

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos
Naturais**

LUIZ CARLOS DE MATOS BONATES

**ANATOMIA ECOLÓGICA DA FOLHA E DA RAÍZ E ASPECTOS
ECOFISIOLÓGICOS DE ORCHIDACEAE EPÍFITAS DE UMA CAMPINA DA
AMAZÔNIA CENTRAL**

MANAUS

2007

LUIZ CARLOS DE MATOS BONATES

**ANATOMIA ECOLÓGICA DA FOLHA E DA RAÍZ E ASPECTOS
ECOFISIOLÓGICOS DE ORCHIDACEAE EPÍFITAS DE UMA CAMPINA DA
AMAZÔNIA CENTRAL**

Tese apresentada para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas junto ao Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais, área de concentração em Botânica, do Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia e Universidade Federal do Amazonas.

ORIENTADOR: Prof. Dr. PEDRO IVO SOARES BRAGA

MANAUS

2007

B699

Bonates, Luiz Carlos de Matos

Anatomia ecológica da folha e da raiz e aspectos ecofisiológicos de
Orchidaceae epífitas de uma Campina da Amazônia Central / Luiz
Carlos de Matos Bonates. --- Manaus : [s.n.], 2007.

2 v. : il.

Tese (doutorado)-- INPA/UFAM, Manaus, 2007

Orientador : Braga, Pedro Ivo Soares

Área de concentração : Botânica

1. Orchidaceae. 2. Epífita. 3. Anatomia. 4. Ecofisiologia. 5. Folha.
6. Raiz. 7. Campina amazônica. I. Título.

CDD 584.15

LUIZ CARLOS DE MATOS BONATES

ANATOMIA ECOLÓGICA DA FOLHA E DA RAÍZ E ASPECTOS ECOFISIOLÓGICOS DE ORCHIDACEAE EPÍFITAS DE UMA CAMPINA DA AMAZÔNIA CENTRAL

Tese apresentada para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas junto ao Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais, área de concentração em Botânica, do Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia e Fundação Universidade do Amazonas.

Tese aprovada em 11/06/2007.

Banca examinadora:

1. Dr. **CARLOS ROBERTO BUENO** (INPA)
2. Dr. **EDUARDO LLERAS PEREZ** (EMBRAPA)
3. Dr. **HILDEBERTO CALDAS DE SOUZA** (UFOP)
4. Dr. **JEAN-LOUIS GUILLAUMET** (MHN/FRANÇA)
5. Dra. **MARIA TEREZA FERNANDEZ PIEDADE** (INPA)
6. Dra. **MARILENE MARINHO NOGUEIRA** (UFMG)
7. Dr. **ROGÉRIO GRIBEL SOARES NETO** (INPA)

DEDICO

- Marina Bonates Cândido, meu pequenino botão de flôr silvestre (*in memorian*);
- Aos meus pais Aldemar (*in memorian*) e Herlene, que com amor e firmeza, me educaram;
- Aos meus filhos Felipe e Sandra e seus adoráveis, peraltas e divertidos rebentos (Pedro, Jorge Lucas e Dylan);
- A Ana Cléia Néri Alves, minha eterna companheira;
- A Louismar de Matos Bonates (meu irmão querido) e família;
- A Frede Abreu e David Bahia em nome daqueles que, de uma forma ou de outra, sensibilizam-se diante da exuberante magia da capoeiragem.

AGRADECIMENTOS

Esta tese é uma modesta contribuição, fruto de um árduo e envolvente trabalho, cujos empecilhos somente foram minimizados a partir da colaboração de várias pessoas. A elas, minha sincera gratidão. Gostaria, no entanto, de agradecer em especial, as seguintes pessoas e instituições:

- Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e sua Coordenadoria de Pesquisas em Botânica pela oportunidade proporcionada;
- Ao Prof. Dr. Pedro Ivo Soares Braga, meu orientador, sempre atento aos meus devaneios e conflitos acadêmicos, pelo apoio, orientação, amizade e confiança em mim depositada;
- Ao Prof. Dr. Jorge Porto, Chefe da Divisão dos Cursos de Pós – Graduação (INPA), pela lisura e isenção;
- A senhora Beatriz, Secretária da Pós-Graduação e a senhora Neide, Secretária do Curso de Botânica pela competência e, principalmente, pela paciência dispensada;
- Ao Wilson Meireles, do Laboratório Temático de Microscopia Ótica e Eletrônica do INPA, pela excelência profissional;
- A Sandra Bonates, Herlene Bonates, Cléia Alves, Felipe Bonates e Élcio Barbosa pela preciosa ajuda, apoio e, principalmente, pela paciência;
- A Luizinho Coelho, João Rodrigues e Célio Cruz, amigos de todas as horas;
- Aos meus colegas da Coordenadoria de Pesquisas em Botânica do INPA;
- A Cris, ao Ulisses, ao Jorge Laborda e Jorge Antunes pela paciência e generosidade;
- Aos meus colegas do Curso de Botânica, principalmente a Odi, Izabel Reis e Welma.

RESUMO

Relaciona-se a anatomia ecológica da folha e da raiz de vinte e cinco espécies epífitas de *Orchidaceae* ocorrentes na Campina amazônica com as vias de fixação do Carbono do tipo C₃ e CAM, com a distribuição espacial e com o manejo orquidiocultural. Adicionalmente, propõe-se um modelo anatômico descritivo para as raízes absorventes e uma classificação para os feixes fibrovasculares, além de se dividir as lâminas foliares destas espécies em categorias e se fazer interpretações ecológicas e evolutivas. Assim, temos que *Brassavola martiana*, *Bulbophyllum setigerum*, *Cattleya eldorado*, *Encyclia amicta*, *Encyclia tarumana*, *Encyclia vespa*, *Epidendrum compressum*, *Epidendrum huebneri*, *Epidendrum sculptum*, *Epidendrum strobiliferum*, *Maxillaria tarumaensis* e *Maxillaria uncata*, adotam, alternadamente, em períodos quentes e secos, a via CAM, estando aptas para vegetarem em ambientes com radiação abundante, xéricos e /ou oligotróficos, como os da campina aberta e, na orquidiocultura, podem dispensar um regime rigoroso de irrigação. Por outro lado, temos que *Bifrenaria longicornis*, *Encyclia fragrans*, *Epidendrum nocturnum*, *Maxillaria* sp, *Maxillaria camaridii*, *Maxillaria pauciflora*, *Maxillaria pendens*, *Maxillaria rudolfi*, *Maxillaria villosa*, *Ornithidium parviflorum*, *Rudolfiella aurantiaca*, *Sobralia fragrans* e *Sobralia macrophylla* possuem somente a via de fixação C₃, não apresentando via alternativa para períodos quentes e secos, sendo que esta falta é compensada pela presença de pseudobulbos, graus variados de suculência ou por perda estratégica de folhas, estando bem adaptadas para a colonização de ambientes umbrófilos como os da Campina sombreada e, na orquidiocultura, necessitam de um regime mais rigoroso de irrigação. As espécies possuem em comum, porém com número diferenciado, vários caracteres anatômicos e que estão diretamente relacionados com o xeromorfismo, oligotrofismo e herbivoria, entre outros, que em conjunto, constituem uma síndrome adaptativa evolutiva para os ecossistemas amazônicos.

Palavras – chave: Epífita, *Orchidaceae*, anatomia, ecofisiologia, folha, raiz, campina amazônica.

ABSTRACT

Root and leaf ecological anatomy of twenty-five *Orchidaceae* epiphytic species occurring in the Amazonian campina is related with C₃ and CAM type carbon fixation pathways, spatial distribution and orchid growing management. Furthermore, we propose a descriptive anatomical model for the absorbing roots as well as a classification for fibrovascular bundles, in addition to dividing these species leaf blades into categories and making ecological and evolutionary interpretations. Thereby, we see that *Brassavola martiana*, *Bulbophyllum setigerum*, *Cattleya eldorado*, *Encyclia amicta*, *Encyclia tarumana*, *Encyclia vespa*, *Epidendrum compressum*, *Epidendrum huebneri*, *Epidendrum sculptum*, *Epidendrum strobiliferum*, *Maxillaria tarumaensis* and *Maxillaria uncata*, adopt the CAM pathway in hot and dry periods alternately. They are capable of living in rich light radiation, xeric and/or oligotrophic environments, such as open grassland. In orchid growing, they can do without a rigorous irrigation regime. On the other hand, we see that *Bifrenaria longicornis*, *Encyclia fragrans*, *Epidendrum nocturnum*, *Maxillaria* sp, *Maxillaria camaridii*, *Maxillaria pauciflora*, *Maxillaria pendens*, *Maxillaria rudolfi*, *Maxillaria villosa*, *Ornithidium parviflorum*, *Rudolfiella aurantiaca*, *Sobralia fragrans* and *Sobralia macrophylla* only present the C₃ fixation pathway with no other alternative in hot and dry seasons. This is offset by the presence of pseudobulbs, varying succulence degrees or leaf strategic loss, and they are well adapted for colonising environments with little light radiation such as, shaded grassland and, in orchid growing they need a more rigorous irrigation regime. The species present several anatomical characters in common, yet, in a differentiated number, which is directly related to xeromorphism, oligotrophism and herbivoria, among others, which together, comprise an evolutionary adaptive syndrome for the Amazonian ecosystems.

Key Words: Epiphyte, *Orchidaceae*, anatomy, ecofisiology, leaf, root, Amazonian campina.

LISTA DE FIGURAS

	PÁG
Figura 1 - A: Campina sombreada da Amazônia central; B: Campina aberta da Amazônia central.....	11
Figura 2 - <i>Bifrenaria longicornis</i> Lindl., em ambiente natural de Campina.....	70
Figura 3 - Aspectos da folha de <i>Bifrenaria longicornis</i>	81
Figura 4 - Vista do plano transversal da raiz de <i>Bifrenaria longicornis</i>	82
Figura 5 - <i>Brassavola martiana</i> Lindl em ambiente natural de Campina.....	83
Figura 6 - Vista frontal das epidermes de <i>Brassavola martiana</i>	94
Figura 7 - Vista em plano transversal da folha e da raiz de <i>Brassavola martiana</i>	95
Figura 8 - Detalhes das regiões da raiz de <i>Brassavola martiana</i>	96
Figura 9 - <i>Bulbophyllum setigerum</i> Lindl em ambiente natural de Campina.....	97
Figura 10 - Aspectos da folha de <i>Bulbophyllum setigerum</i>	107
Figura 11 - Aspectos da raiz de <i>Bulbophyllum setigerum</i>	108
Figura 12 - <i>Cattleya eldorado</i> Lindl., em ambiente natural de Campina.....	109
Figura 13 - Aspectos das epidermes de <i>Cattleya eldorado</i>	120
Figura 14 - Aspectos geral da folha e da raiz de <i>Cattleya eldorado</i> em plano transversal.....	121
Figura 15 - Aspectos da folha e da raiz de <i>Cattleya eldorado</i>	122
Figura 16 - Aspectos da raiz de <i>Cattleya eldorado</i>	123
Figura 17 - <i>Encyclia amicta</i> (Lindl.) Schltr., em ambiente natural de Campina...	124
Figura 18 - Aspecto geral da folha de <i>Encyclia amicta</i>	136
Figura 19 - Aspectos da raiz de <i>Encyclia amicta</i>	137
Figura 20 - <i>Encyclia fragans</i> (Sw.) Lemé., em ambiente natural.....	138
Figura 21 - Aspecto geral da folha de <i>Encyclia fragans</i>	149

	PÁG
Figura 22 - Aspectos da folha e da raiz de <i>Encyclia fragrans</i>	150
Figura 23 - Seqüência de formação de câmaras fistulosas corticais na raiz de <i>Encyclia fragrans</i>	151
Figura 24 - <i>Encyclia tarumana</i> Schltr., em ambiente natural de Campina.....	152
Figura 25 - Aspectos da folha de <i>Encyclia tarumana</i>	163
Figura 26 - Aspectos da folha de <i>Encyclia tarumana</i>	164
Figura 27 - Aspectos da raiz de <i>Encyclia tarumana</i>	165
Figura 28 - <i>Encyclia vespa</i> (Vell) Dressl., em ambiente natural de Campina.....	166
Figura 29 - Aspectos da folha de <i>Encyclia vespa</i>	177
Figura 30 - Aspectos da folha de <i>Encyclia vespa</i>	178
Figura 31 - Aspectos da raiz de <i>Encyclia vespa</i>	179
Figura 32 - <i>Epidendrum compressum</i> Griseb., em ambiente natural de Campina.....	180
Figura 33 - Aspectos da folha de <i>Epidendrum compressum</i>	190
Figura 34 - Aspectos da folha de <i>Epidendrum compressum</i>	191
Figura 35 - Aspectos da raiz de <i>Epidendrum compressum</i>	192
Figura 36 - <i>Epidendrum huebneri</i> Schltr., em ambiente natural de Campina....	193
Figura 37 - Aspectos da folha de <i>Epidendrum huebneri</i>	204
Figura 38 - Aspectos da folha de <i>Epidendrum huebneri</i>	205
Figura 39 - Aspectos da raiz de <i>Epidendrum huebneri</i>	206
Figura 40 - <i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq., em ambiente natural de Campina...	206
Figura 41 - Aspectos das epidermes foliares de <i>Epidendrum nocturnum</i>	218
Figura 42 - Aspectos da folha e da raiz de <i>Epidendrum nocturnum</i>	219
Figura 43 - Aspectos da raiz de <i>Epidendrum nocturnum</i>	220
Figura 44 - <i>Epidendrum sculptum</i> Rchb. f. em ambiente natural de Campina....	221

	PÁG
Figura 45 - Aspectos da epiderme foliar de <i>Epidendrum sculptum</i>	231
Figura 46 - Aspectos do mesofilo de <i>Epidendrum sculptum</i>	232
Figura 47 - Aspectos da raiz de <i>Epidendrum sculptum</i>	233
Figura 48 - <i>Epidendrum strobiliferum</i> Rchb. f. em ambiente natural de Campina.....	234
Figura 49 - Aspectos da epiderme foliar de <i>Epidendrum strobiliferum</i>	245
Figura 50 - Aspectos das epidermes foliares de <i>Epidendrum strobiliferum</i>	246
Figura 51 - Aspectos da folha de <i>Epidendrum strobiliferum</i>	247
Figura 52 - Aspectos da raiz de <i>Epidendrum strobiliferum</i>	248
Figura 53 - <i>Maxillaria</i> sp em ambiente natural de Campina.....	249
Figura 54 - Aspectos da epiderme foliar de <i>Maxillaria</i> sp.....	261
Figura 55 - Aspectos da folha de <i>Maxillaria</i> sp.....	262
Figura 56 - Aspectos da raiz de <i>Maxillaria</i> sp.....	263
Figura 57 - <i>Maxillaria camaridii</i> Rchb. f. em ambiente natural de Campina.....	267
Figura 58 - Aspectos da epiderme foliar de <i>Maxillaria camaridii</i>	275
Figura 59 - Aspectos da folha de <i>Maxillaria camaridii</i>	276
Figura 60 - Aspecto geral da raiz de <i>Maxillaria camaridii</i>	277
Figura 61 - <i>Maxillaria pauciflora</i> em ambiente de cultivo.....	278
Figura 62 - Aspectos da folha de <i>Maxillaria pauciflora</i>	289
Figura 63 - Aspectos da folha e da raiz de <i>Maxillaria pauciflora</i>	290
Figura 64 - Aspectos da raiz de <i>Maxillaria pauciflora</i>	291
Figura 65 - <i>Maxillaria pendes</i> Pabst., em ambiente natural de Campina.....	292
Figura 66 - Aspectos da folha de <i>Maxillaria pendes</i>	303
Figura 67 - Aspecto da raiz de <i>Maxillaria pendes</i>	304

	PÁG
Figura 68 - <i>Maxillaria rudolfi</i> Hoehne em ambiente de cultivo.....	305
Figura 69 - Aspectos da epiderme foliar de <i>Maxillaria rudolfi</i>	317
Figura 70 - Aspectos da folha de <i>Maxillaria rudolfi</i>	318
Figura 71 - Aspectos da raiz de <i>Maxillaria rudolfi</i>	319
Figura 72 - <i>Maxillaria tarumaensis</i> Hoehne em ambiente de cultivo.....	320
Figura 73 - Aspecto da epiderme foliar de <i>Maxillaria tarumaensis</i>	332
Figura 74 - Aspecto da folha de <i>Maxillaria tarumaensis</i>	333
Figura 75 - Aspectos da raiz de <i>Maxillaria tarumaensis</i>	334
Figura 76 - <i>Maxillaria uncata</i> Lindl em ambiente de cultivo.....	335
Figura 77 - Aspecto da folha de <i>Maxillaria uncata</i>	346
Figura 78 - Aspecto da folha de <i>Maxillaria uncata</i>	347
Figura 79 - Aspecto da raiz de <i>Maxillaria uncata</i>	348
Figura 80 - <i>Maxillaria villosa</i> (Barb. Rodr.) Cogn., em ambiente natural de Campina.....	349
Figura 81 - Aspectos da epiderme foliar de <i>Maxillaria villosa</i>	360
Figura 82 - Aspecto da folha de <i>Maxillaria villosa</i>	361
Figura 83 - Aspecto da raiz de <i>Maxillaria villosa</i>	362
Figura 84 - <i>Ornithidium parviflorum</i> (P& E) Rchb., em ambiente natural de Campina.....	363
Figura 85 - Aspectos da epiderme foliar de <i>Ornithidium parviflorum</i>	374
Figura 86 - Aspecto da olha de <i>Ornithidium parviflorum</i>	375
Figura 87 - Aspecto da raiz de <i>Ornithidium parviflorum</i>	376
Figura 88 - <i>Rudolfiella aurantiaca</i> (Lindl.) Hoehne em ambiente natural de Campina.....	377
Figura 89 - Aspecto da epiderme foliar de <i>Rudolfiella aurantiaca</i>	388

	PÁG
Figura 90 - Aspecto da raiz de <i>Rudolphiella aurantiaca</i>	389
Figura 91 - <i>Sobralia fragrans</i> Lindl., em ambiente natural de Campina.....	390
Figura 92 - Aspecto as epiderme foliar de <i>Sobralia fragrans</i>	401
Figura 93 - Aspecto da folha e da raiz de <i>Sobralia fragrans</i>	402
Figura 94 - <i>Sobralia macrophylla</i> Rchb.f. em ambiente natural de Campina.....	403
Figura 95 - Aspecto da epiderme de <i>Sobralia macrophylla</i>	414
Figura 96 - Aspecto da folha de <i>Sobralia macrophylla</i>	415
Figura 97 - Aspecto da raiz de <i>Sobralia macrophylla</i>	416
Figura 98 - Alguns dos fatores de características que afetam a distribuição de <i>Orchidaceae</i> dentro de um ecossistema.....	464

LISTA DE GRÁFICOS

	PÁG
Gráfico 1 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Bifrenaria longicornis</i> Lindl., relacionadas com a eficiência.....	80
Gráfico 2 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Brassavola martiana</i> Lindl., relacionadas com a eficiência.....	93
Gráfico 3 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Bulbophyllum setigerum</i> Lindl., relacionadas com a eficiência.....	106
Gráfico 4 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Cattleya eldorado</i> Lindl., relacionadas com a eficiência.....	119
Gráfico 5 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Encyclia amicta</i> (Lindl.) Schltr., relacionadas com a eficiência.....	135
Gráfico 6 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Encyclia fragrans</i> (Sw.) Lemeé., relacionadas com a eficiência.....	148
Gráfico 7 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Encyclia tarumana</i> Schltr., relacionadas com a eficiência.....	162
Gráfico 8 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Encyclia vespa</i> (Vell) Dressl., relacionadas com a eficiência.....	176
Gráfico 9 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Epidendrum compressum</i> Griseb., relacionadas com a eficiência.....	189
Gráfico 10 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Epidendrum huebneri</i> Schltr., relacionadas com a eficiência.....	203
Gráfico 11 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq., relacionadas com a eficiência.....	217

	PÁG
Gráfico 12 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Epidendrum sculptum</i> Rchb. f., relacionadas com a eficiência.....	230
Gráfico 13 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Epidendrum strobiliferum</i> Rchb. f., relacionadas com a eficiência.....	244
Gráfico 14 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria</i> sp relacionadas com a eficiência.....	260
Gráfico 15 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria camaradii</i> Rchb. f., relacionadas com a eficiência.....	274
Gráfico 16 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria pauciflora</i> Barb. Rodr., relacionadas com a eficiência.....	288
Gráfico 17 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria pendes</i> Pabst., relacionadas com a eficiência.	302
Gráfico 18 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria rudolfi</i> Hoehne., relacionadas com a eficiência.....	316
Gráfico 19 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria tarumaensis</i> Hoehne., relacionadas com a eficiência.....	331
Gráfico 20 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria uncata</i> Lindl., relacionadas com a eficiência..	345
Gráfico 21 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria villosa</i> (Barb. Rodr) Cogn., relacionadas com a eficiência.....	359
Gráfico 22 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Ornithidium parviflorum</i> (P. & E.) Rchb. f., relacionadas com a eficiência.....	372
Gráfico 23 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Rudolfiela aurantiaca</i> (Lindl.) Hoehne., relacionadas com a eficiência.....	387
Gráfico 24 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Sobralia fragrans</i> Lindl., relacionadas com a eficiência..	400

	PÁG
Gráfico 25 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de <i>Sobralia macrophylla</i> Rchb. f., relacionadas com a eficiência.....	413
Gráfico 26 - Somatório e percentual de contribuição das características anatômicas entre as raízes das <i>Orchidaceae</i> estudadas relacionadas com a eficiência.....	460
Gráfico 27 - Percentual das características anatômicas das raízes por espécie relacionadas à eficiência.....	431
Gráfico 28 - Ordem crescente dos percentuais das características ligadas a orquidocultura entre as espécies de <i>Orchidaceae</i> epifíticas de uma Campina amazônica.....	432
Gráfico 29 - Número e percentual dos tipos de folhas das espécies estudadas.....	433

LISTA DE TABELAS

	PÁG
Tabela 1 - Algumas características anatômicas das plantas e suas relações com a produção vegetal.....	39
Tabela 2 - Lista das espécies de Orchidaceae epifíticas estudadas que vegetam em uma Campina amazônica.....	61
Tabela 3 - Lista de características morfo-anatômicas específicas encontradas em <i>Bifrenaria longicornis</i> Lindl., que permitem enquadrar suas folhas como plicadas.....	77
Tabela 4 - Características anatômicas da raiz de <i>Bifrenaria longicornis</i> Lindl relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	78
Tabela 5 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual de destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Bifrenaria longicornis</i> Lindl., na produtividade para a orquidicultura.....	79
Tabela 6 - Lista de características morfo-anatômicas específicas encontradas em <i>Brassavola martiana</i> Lindl., que permitem enquadrar suas folhas como coriáceas carnosas.....	90
Tabela 7 - Características anatômicas da raiz de <i>Brassavola martiana</i> Lindl relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	91
Tabela 8 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Brassavola martiana</i> Lindl., na produtividade para a orquidicultura.....	92
Tabela 9 - Lista de características específicas encontradas em <i>Bulbophyllum setigerum</i> Lindl., que permitem enquadrar suas folhas como coriáceas carnosas.....	103
Tabela 10 - Características anatômicas da raiz de <i>Bulbophyllum setigerum</i> Lindl relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	104
Tabela 11 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Bulbophyllum setigerum</i> Lindl., na produtividade para a orquidicultura.....	105
Tabela 12 - Lista de características específicas encontradas em <i>Cattleya eldorado</i> Lindl., que permitem enquadrar sua folha como coriácea dura.....	116

	PÁG
Tabela 13 - Características anatômicas da raiz de <i>Cattleya eldorado</i> Lindl relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	117
Tabela 14 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Cattleya eldorado</i> Lindl., na produtividade da planta para a orquidiocultura.....	118
Tabela 15 - Lista de características específicas encontradas em <i>Encyclia amicta</i> (Lindl) Schltr., que permitem enquadrar suas folhas como coriáceas duras.....	132
Tabela 16 - Características anatômicas da raiz de <i>Encyclia amicta</i> (Lindl.) Schltr., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	133
Tabela 17 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Encyclia amicta</i> (Lindl.) Schltr., na produtividade para a orquidiocultura.....	134
Tabela 18 - Lista de características específicas encontradas em <i>Encyclia fragrans</i> (Sw.) Lemée, que permitem enquadrar sua folha como coriácea mole.....	145
Tabela 19 - Características anatômicas d.a raiz de <i>Encyclia fragrans</i> (Sw) Lemée., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	146
Tabela 20 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Encyclia fragrans</i> (Sw) Lemée., na produtividade da planta para a orquidiocultura.....	147
Tabela 21 - Lista de características específicas encontradas em <i>Encyclia tarumana</i> Schltr., que permitem enquadrar sua folha como Coriácea dura.....	159
Tabela 22 - Características anatômicas da raiz de <i>Encyclia tarumana</i> Schltr., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	160
Tabela 23 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Encyclia tarumana</i> Schltr., para produtividade na orquidiocultura.....	161
Tabela 24 - Lista de características específicas encontradas em <i>Encyclia vespa</i> (Vell.) Dressl., que permitem enquadrar sua folha como coriácea dura.....	173

	PÁG
Tabela 25 - Características anatômicas da raiz de <i>Encyclia vespa</i> (Vell.) Dressl., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	174
Tabela 26 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Encyclia vespa</i> (Vell.) Dressl., na produtividade para a orquidiocultura.....	175
Tabela 27 - Lista de características específicas encontradas em <i>Epidendrum compressum</i> Griseb, que permitem enquadrar sua folha como coriácea dura...	186
Tabela 28 - Características anatômicas da raiz de <i>Epidendrum compressum</i> Griseb., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	187
Tabela 29 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Epidendrum compressum</i> Griseb., na produtividade da planta para a orquidiocultura.....	188
Tabela 30 - Lista de características específicas encontradas em <i>Epidendrum huebneri</i> Schltr., que permitem enquadrar sua folha como coriácea dura.....	200
Tabela 31 - Características anatômicas da raiz de <i>Epidendrum huebneri</i> Schltr., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	201
Tabela 32 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Epidendrum huebneri</i> Schltr., na produtividade da orquidiocultura.....	202
Tabela 33 - Lista de características específicas encontradas em <i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq., que permitem enquadrar sua folha como coriácea dura.....	214
Tabela 34 - Características anatômicas da raiz de <i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	215
Tabela 35 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq., na produtividade da planta para a orquidiocultura.....	216
Tabela 36 - Lista de características específicas encontradas em <i>Epidendrum sculptum</i> Rchb. f., que permitem enquadrar sua folha como coriácea dura.....	227
Tabela 37 - Características anatômicas da raiz de <i>Epidendrum sculptum</i> Rchb. f., com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	228

	PÁG
Tabela 38 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Epidendrum strobiliferum</i> Rchb. f., na produtividade da planta para a orquidiocultura.....	229
Tabela 39 - Lista de características específicas encontradas em <i>Epidendrum strobiliferum</i> Rchb. f., que permitem enquadrar sua folha como coriácea dura...	241
Tabela 40 - Características anatômicas da raiz de <i>Epidendrum strobiliferum</i> Rchb. f., com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	242
Tabela 41 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Epidendrum strobiliferum</i> Rchb. f., na produtividade da planta para a orquidiocultura.....	243
Tabela 42 - Lista de características específicas encontradas em <i>Maxillaria</i> sp que permitem enquadrar sua folha como coriácea mole.....	247
Tabela 43 - Características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria</i> sp relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	258
Tabela 44 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Maxillaria</i> sp na produtividade da orquidiocultura.....	259
Tabela 45 - Lista de características específicas encontradas em <i>Maxillaria camaridii</i> Rchb. f., que permitem enquadrar sua folha como coriácea mole.....	271
Tabela 46 - Características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria camaridii</i> Rchb. f., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	272
Tabela 47 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Maxillaria camaridii</i> Rchb. f., na produtividade da planta para a orquidiocultura.....	273
Tabela 48 - Lista de características específicas encontradas em <i>Maxillaria pauciflora</i> Barb. Rodr. que permitem enquadrar sua folha como coriácea mole.....	285
Tabela 49 - Características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria pauciflora</i> Barb. Rodr., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	286

	PÁG
Tabela 50 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Maxillaria pauciflora</i> Barb. Rodr., na produtividade da orquidiocultura.....	287
Tabela 51 - Lista de características específicas encontradas em <i>Maxillaria pendens</i> Pabst. que permitem enquadrar sua folha como coriácea mole.....	299
Tabela 52 - Características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria pendens</i> Pabst., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	300
Tabela 53 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Maxillaria pendens</i> Pabst., na produtividade da planta para a orquidiocultura.....	301
Tabela 54 - Lista de características específicas encontradas em <i>Maxillaria rudolfi</i> Hoehne que permitem enquadrar sua folha como coriácea mole.....	313
Tabela 55 - Características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria rudolfi</i> Hoehne, relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	314
Tabela 56 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Maxillaria rudolfi</i> na produtividade da planta para a orquidiocultura.....	315
Tabela 57 - Lista de características específicas encontradas em <i>Maxillaria tarumaensis</i> Hoehne., que permitem enquadrar sua folha como coriácea dura.....	328
Tabela 58 - Características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria tarumaensis</i> Hoehne, relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	329
Tabela 59 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Maxillaria tarumaensis</i> Hoehne., na produtividade da planta para a orquidiocultura.....	330
Tabela 60 - Lista de características morfo-anatômicas específicas encontradas em <i>Maxillaria uncata</i> Lindl., que permitem enquadrar suas folhas como coriáceas carnosas.....	342
Tabela 61 - Características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria uncata</i> Lindl., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	343

	PÁG
Tabela 62 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Maxillaria uncata</i> Lindl., na produtividade da planta para a orquidiocultura.....	344
Tabela 63 - Lista de características específicas encontradas em <i>Maxillaria villosa</i> (Barb. Rodr.) Cogn., que permitem enquadrar sua folha como coriácea mole.....	656
Tabela 64 - Características anatômicas da raiz de <i>Maxillaria villosa</i> (Barb. Rodr.) Cogn., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	657
Tabela 65 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Maxillaria villosa</i> (Barb. Rodr.) Cogn., na produtividade da planta para a orquidiocultura...	658
Tabela 66 - Lista de características específicas encontradas em <i>Ornithidium parviflorum</i> (Poepp. & Endl.) Rchb. f., que permitem enquadrar sua folha como coriácea mole.....	370
Tabela 67 - Características anatômicas da raiz de <i>Ornithidium parviflorum</i> (Poepp. & Endl.) Rchb. f., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	371
Tabela 68 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Ornithidium parviflorum</i> (Poepp. & Endl.) Rchb. f., na produtividade da orquidiocultura.....	372
Tabela 69 - Lista de características morfo-anatômicas específicas encontradas em <i>Rudolfiella aurantiaca</i> (Lindl.) Hoehne., que permitem enquadrar suas folhas como plicadas.....	384
Tabela 70 - Características anatômicas da raiz de <i>Rudolfiella aurantiaca</i> (Lindl.) Hoehne., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	385
Tabela 71 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Rudolfiella aurantiaca</i> (Lindl.) Hoehne., na produtividade da orquidiocultura.....	386
Tabela 72 - Lista de características específicas encontradas em <i>Sobralia fragrans</i> Lindl., que permitem enquadrar suas folhas como plicadas.....	397
Tabela 73 - Características anatômicas da raiz de <i>Sobralia fragrans</i> Lindl. relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	398

	PÁG
Tabela 74 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Sobralia fragrans</i> Lindl., na produtividade da planta para a orquidocultura.....	399
Tabela 75 - Lista de características específicas encontradas em <i>Sobralia macrophylla</i> Rchb.f., que permitem enquadrar suas folhas como plicadas.....	410
Tabela 76 - Características anatômicas da raiz de <i>Sobralia macrophylla</i> Rchb.f., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.....	411
Tabela 77 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de <i>Sobralia macrophylla</i> Rchb.f., na produtividade da planta para a orquidocultura.....	412
Tabela 78 - Quadro sinóptico com as características encontradas nas espécies epifíticas de <i>Orchidaceae</i> de uma Campina amazônica, para enquadrar suas folhas como pertencentes aos tipos.....	417
Tabela 79 - Número e percentual das principais características anatômicas das raízes absorventes relacionadas ao hábito e habitat de <i>Orchidaceae</i> epifíticas de uma Campina amazônica.....	426
Tabela 80 - Número e percentual das principais características anatômicas das raízes absorventes de <i>Orchidaceae</i> epifíticas de uma Campina amazônica relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, assimilatória, de reserva, a pressão mecânica e de bloqueio a patógenos.....	427
Tabela 81 - Número e percentual de características anátomo-morfo-fisiológicas relacionadas com uma melhor produtividade da planta para a orquidocultura das espécies de <i>Orchidaceae</i> epifíticas de uma Campina amazônica.....	428
Tabela 82 - Vias fotossintéticas C3 e CAM e o tipo anatômico foliar de espécies de orquídeas epifíticas de uma Campina da Amazônia central.....	429
Tabela 83 - Categorização, número e percentual quanto ao ângulo e perenicidade foliar entre as espécies de <i>Orchidaceae</i> epifíticas de uma Campina amazônica.....	437
Tabela 84 - Presença de hipoderme, número de camadas do mesofilo, suculência e suculência anatômica específica, tipo de via fotossintética e tipo de folha de espécies de orquídeas epifíticas de uma Campina da Amazônia central.....	438
Tabela 85 - Hipoestômatia, anfiestômatia, tipo de estômato, presença de câmara subestomática e ornamentação cuticular das folhas de <i>Orchidaceae</i> epifíticas de uma Campina amazônica.....	455

	PÁG
Tabela 86 - Número e percentual entre as espécies epifíticas de <i>Orchidaceae</i> de uma Campina amazônica, do tamanho do poro estomático e do tipo de projeção cuticular, acompanhado do tipo anatômico de folha e vias fotossintéticas C3 / CAM.....	454
Tabela 87 - Número de estômatos e de tricomas das epidermes adaxiais e abaxiais de espécies epifitas de <i>Orchidaceae</i> de uma Campina amazônica.....	453
Tabela 88 - Número e percentual da presença de leucoflavonas, ráfides, velame e de micorrizas em espécies epifíticas de <i>Orchidaceae</i> de uma Campina amazônica.....	452
Tabela 89 - Tipos de feixe fibrovascular, presença de ninhos de fibras esclerenquimáticas e de linhas de pontuação em espécies epifíticas de <i>Orchidaceae</i> de uma Campina amazônica.....	451
Tabela 90 - Caracteres anatômicos foliares de algumas <i>Orchidaceae</i> epifíticas de uma Campina amazônica que estão relacionados com xeromorfismo habitacional e/ou escleromorfismo nutricional.....	452
Tabela 91 - Esquema de distribuição da ocorrência das vias fotossintéticas C3 (menos avançada) e CAM (mais avançada) nas diversas categorias taxonômicas de espécies epifíticas de uma Campina da Amazônia central.....	461
Tabela 92 - Testes fisiológicos e análise da suculência anatômica de CO ₂ para a determinação das vias de fixação do carbono em espécies epifitas de <i>Orchidaceae</i> de uma Campina amazônica.....	462
Tabela 93 - Quadro sinóptico com o habitat, hábito, caracteres morfo-anatômicos e via de fixação do carbono de espécies epifíticas de <i>Orchidaceae</i> de um Campina amazônica.....	467

SUMÁRIO

VOLUME I	PÁG
INTRODUÇÃO	01
As <i>Orchidaceae</i>	02
<i>Orchidaceae</i> no Brasil e na Amazônia	04
O ecossistema de campina	05
Campina aberta	10
Campina sombreada	10
Campina alta	10
Considerações anatômicas, fisiológicas e ecológicas	12
Aspectos relacionados à anatomia ecológica	13
Xeromorfismo e escleromorfismo	17
Suculência	20
Caracteres anatômicos foliares de <i>Orchidaceae</i>	21
Tipos anatômicos de folhas	22
Tecido Vascular	26
Caracteres anatômicos da raiz de <i>Orchidaceae</i>	28
Região Externa (sistema dérmico)	29
Região do Córtex (sistema fundamental)	32
Região do Estelo ou Cilindro Central (sistema vascular)	34
A anatomia vegetal e relações com a orquidocultura	36
Aspectos Fisiológicos	43
Aspectos Ecológicos	44
Estratégias adaptativas	46
Oligotrofismo	46
Luminosidade	50
Dessecação	53
Adaptações morfológicas foliares	56
Adaptações da anatomia foliar de <i>Orchidaceae</i>	56
Proposições	58
METODOLOGIA	60
Área de estudo	60
Material de estudo	60
Caracterização das folhas	62
Procedimentos anatômicos	63
Procedimentos ecofisiológicos	65
Procedimentos estatísticos	68
Hipóteses de trabalho	68
RESULTADOS	70
1. <i>Bifrenaria longicornis</i> Lindl.	70
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	70
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	71
Descrição anatômica da raiz.....	73
Medidas fisiológicas.....	75
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	75

	PÁG
2. <i>Brassavola martiana</i> Lindl.	83
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	83
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	84
Descrição anatômica da raiz.....	86
Medidas fisiológicas.....	88
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	88
3. <i>Bulbophyllum setigerum</i> Lindl.	97
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	97
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	98
Descrição anatômica da raiz.....	100
Medidas fisiológicas.....	102
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	102
4. <i>Cattleya eldorado</i> Lindl.	109
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	109
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	110
Descrição anatômica da raiz.....	112
Medidas fisiológicas.....	114
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	114
5. <i>Encyclia amicta</i> (Lindl.) Schltr.	124
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	124
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	125
Descrição anatômica da raiz.....	127
Medidas fisiológicas.....	130
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	130
6. <i>Encyclia fragans</i> (Sw.) Lemée.	138
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	138
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	139
Descrição anatômica da raiz.....	141
Medidas fisiológicas.....	143
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	144
7. <i>Encyclia tarumana</i> Schltr.	152
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	152
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	153
Descrição anatômica da raiz.....	155
Medidas fisiológicas.....	157
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	158
8. <i>Encyclia vespa</i> (Vell.) Dressl.	166
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	166
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	167
Descrição anatômica da raiz.....	169
Medidas fisiológicas.....	171
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	172

	PÁG
9. <i>Epidendrum compressum</i> Griseb.	180
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	180
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	181
Descrição anatômica da raiz.....	182
Medidas fisiológicas.....	184
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	185
10. <i>Epidendrum huebneri</i> Schltr.	193
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	193
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	194
Descrição anatômica da raiz.....	196
Medidas fisiológicas.....	198
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	189
11. <i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	207
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	207
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	208
Descrição anatômica da raiz.....	210
Medidas fisiológicas.....	213
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	213
12. <i>Epidendrum sculptum</i> Rchb. f.	221
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	221
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	222
Descrição anatômica da raiz.....	224
Medidas fisiológicas.....	226
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	226
13. <i>Epidendrum strobiliferum</i> Rchb. f.	234
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	234
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	235
Descrição anatômica da raiz.....	237
Medidas fisiológicas.....	239
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	239
14. <i>Maxillaria</i> sp.	249
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	249
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	250
Descrição anatômica da raiz.....	253
Medidas fisiológicas.....	255
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	255

VOLUME II

15. <i>Maxillaria camaridii</i> Rchb. f.	264
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	264
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	265
Descrição anatômica da raiz.....	267
Medidas fisiológicas.....	269

Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	270
16. <i>Maxillaria pauciflora</i> Barb. Rodr.	278
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	278
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	279
Descrição anatômica da raiz.....	281
Medidas fisiológicas.....	284
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	284
17. <i>Maxillaria pendes</i> Pabst.	292
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	292
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	293
Descrição anatômica da raiz.....	295
Medidas fisiológicas.....	297
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	297
18. <i>Maxillaria rudolfi</i> Hoehne.	305
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	305
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	306
Descrição anatômica da raiz.....	309
Medidas fisiológicas.....	311
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	311
19. <i>Maxillaria tarumaensis</i> Hoehne.	320
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	320
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	321
Descrição anatômica da raiz.....	323
Medidas fisiológicas.....	326
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	326
20. <i>Maxillaria uncata</i> Lindl.	335
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	335
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	336
Descrição anatômica da raiz.....	338
Medidas fisiológicas.....	340
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	340
21. <i>Maxillaria villosa</i> (Barb. Rodr.) Cogn.	349
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	349
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	350
Descrição anatômica da raiz.....	352
Medidas fisiológicas.....	355
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	355
22. <i>Ornithidium parviflorum</i> (Poepp. & Endl.) Rchb. f.	363
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	363
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	364
Descrição anatômica da raiz.....	366
Medidas fisiológicas.....	369

Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	369
23. <i>Rudolfiella aurantiaca</i> (Lindl.) Hoehne.	377
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	377
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	378
Descrição anatômica da raiz.....	379
Medidas fisiológicas.....	382
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	382
24. <i>Sobralia fragrans</i> Lindl.	390
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	390
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	391
Descrição anatômica da raiz.....	393
Medidas fisiológicas.....	396
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	396
25. <i>Sobralia macrophylla</i> Rchb. f.	403
Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz.....	403
Descrição anatômica da lâmina foliar.....	404
Descrição anatômica da raiz.....	406
Medidas fisiológicas.....	409
Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras	409
DISCUSSÕES E CONCLUSÕES.....	434
Considerações sobre anatomia foliar e das raízes das <i>Orchidaceae</i> epifíticas da vegetação de Campina.....	434
Metodologia.....	434
Anatomia foliar.....	434
Anatomia da raiz.....	453
Considerações sobre as vias de fixação de CO₂, dos tipos C₃ e CAM nas <i>Orchidaceae</i> epifíticas da vegetação de Campina.....	458
Subsídios para a integração dos dados anátomo-eco-fisiológicos e interpretação da distribuição espacial das <i>Orchidaceae</i> epifíticas da vegetação de Campina.....	463
Considerações sobre a orquidiocultura.....	468
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	469
BIBLIOGRAFIA.....	490

INTRODUÇÃO

A palavra biodiversidade foi acrescentada ao vocabulário científico na década de 1980 e pode ser conceituada como a diversidade biológica ou a diversidade das formas de vida, sendo um processo biológico complexo e hierarquicamente organizado – do gene ao ecossistema. A acumulação de dados e o entendimento dos níveis desta complexidade são fundamentais para o estabelecimento de políticas sócio-econômicas.

A biodiversidade, em uma visão econômica, cada vez mais é considerada como um valor altamente significativo para a riqueza de uma nação. Com o desenvolvimento da economia ecológica os estudos sobre a valorização da biodiversidade apontam, sobremaneira, para o manejo da fauna e da flora como fonte importante de recursos para as populações locais e para a nação (INPA, 1998).

A diminuição ou aumento da biodiversidade está relacionado com os processos naturais da variabilidade genética e os mecanismos para que esta ocorra e se mantenha, só são possíveis na natureza ou por manipulação genética.

Em termos evolutivos, a grande diversidade de seres vivos é resultante dos acúmulos de mutações favoráveis durante milhões de anos. Assim, torna-se necessário à conservação das espécies selvagens para garantir o acesso das gerações futuras aos recursos genéticos e, conseqüentemente, a importância da conservação *in situ* torna-se a cada dia mais reconhecida - parques nacionais, reservas biológicas e extrativistas, entre outros, são importantes bancos genéticos e que necessitam de preservação e de estudos científicos (INPA, 1998).

Considerado como a maior fonte de biodiversidade terrestre do planeta, o ecossistema amazônico tem fascinado e atraído pessoas e despertando interesses diferenciados. A destruição deste patrimônio genético que abriga mais de dez por cento da biota universal (número superior a um milhão de espécies) seria desastrosa, biológica ou economicamente falando, pois nesta biota pode estar contida, por exemplo, fármacos para cura de males como o câncer e a aids, assim

como, sua destruição pode causar profundas alterações no equilíbrio climático global.

A intocabilidade desta biota, a sua exploração imediatista e pragmática ou o seu manejo sustentado, são alguns dos principais paradigmas apresentados até o momento para o usufruto desta imensa riqueza. O modelo do manejo auto-sustentável tem-se mostrado bastante exeqüível, pois parece ser a melhor forma de equacionar o paradoxo contido na trinômia “preservação-exploração-qualidade de vida”, sendo que o mesmo só pode ser viabilizado dentro de uma sólida base científica.

Faz-se necessário ampliar o leque de pesquisas interdisciplinares e de pessoal qualificado, para que se possa colaborar na apresentação de propostas e soluções adequadas para uma política de desenvolvimento racional e justa para Amazônia, que priorize a valorização da natureza, do homem e da qualidade da vida como um todo.

As Orchidaceae

Uma das famílias de plantas componentes da biodiversidade amazônica é a família ***Orchidaceae***, que é historicamente apreciada pela espetacular beleza de suas flores, pela raridade de algumas espécies e sua facilidade de hibridização, características que dão as mesmas, um grande valor comercial na floricultura. Por outro lado, a sua exploração indiscriminada e predatória, torna-as extremamente vulneráveis em seus ambientes naturais, colocando-as em risco de extinção (Madson, 1977; Braga, 1987 a; Lira, 2002).

Conforme Souza (2005), a família ***Orchidaceae*** pertence à ordem ***Asparagales*** e segundo Garay (1960) é cosmopolita, tendo seu centro de origem na Ásia, possivelmente na Malásia, durante o período Cretáceo, começando sua expansão no início do período Terciário. São plantas predominantes nas áreas tropicais possuindo distribuição pantropical, localizadas principalmente nas florestas da África equatorial, sudeste da Ásia e Brasil, onde possui inúmeras espécies com potencial ornamental (Brieger, 1962).

Orchidaceae são muito numerosas constituindo-se em uma das maiores famílias de plantas floríferas, com seus membros ocupando diversificados ecossistemas e nichos ecológicos, exceto os polares e os desérticos, mas estão aptas a explorarem áreas alagadas, barreiras rochosas, áreas sombreadas ou com alta luminosidade, assumindo hábitos subterrâneos, semi-aquáticos, epifíticos e terrestres, o que denota uma alta diversidade de formas e adaptações (Holttum, 1953; Withner, 1959; Braga, 1982a, 1987b; Braga & Mera; 1981; Heywood, 1996).

Segundo a estimativa de Dressler (1981), após considerar as inúmeras incertezas dentre as estimativas de diversos autores, a família *Orchidaceae* apresenta entre 20.000 a 25.000 espécies distribuídas em 725 gêneros.

Gentry & Dodson (1987), informam que cerca de 67% das espécies de orquídeas possuem o hábito epifítico sendo este encontrado em 460 de seus gêneros. Conforme Benzing (1987), duas em cada três espécies de epífitas vasculares são orquídeas.

Na região neotropical a família agrupa, juntamente com a família ***Bromeliaceae***, a maioria das espécies de magnoliófitas com tal hábito (Janzen, 1980), possuindo as ***Orchidaceae*** cerca de 11.000 espécies epifíticas distribuídas em 80 gêneros inteira ou predominantemente epifíticos (Gentry & Dodson, 1987).

Segundo Holttum (1955), a orquídea ancestral teria seguido o mesmo hábito simpodial de outras monocotiledôneas. Presumiu isto, pelo motivo das orquídeas menos avançadas apresentarem as seguintes características: raízes suculentas sem velame, rizomas subterrâneos delgados, caule alongado, cormo ou possivelmente pseudobulbos com muitos internós e varias folhas dobradas em espiral.

Orquídeas mais avançadas, pelo contrário, mostram raízes aéreas com velame, rizomas suculentos ou sua completa ausência, hábito monopodial, caules modificados com pseudobulbos e internós simples, redução do número de folhas as quais são conduplicadas, agrupadas ou dísticas. A inflorescência pode progredir de terminal para a posição lateral ou para posição axilar. O pseudobulbo poderia derivar fileticamente de dois órgãos - de um ancestral terrestre bulboso revestido de vários nós na base do caule, tais como encontrados em *Bletia* ou *Phainus* ou de um espessamento de toda a parte aérea do caule do broto, resultando eventualmente em pseudobulbos de um único internó (Dressler & Dodson, 1960).

Orchidaceae no Brasil e na Amazônia

O maior desenvolvimento da família **Orchidaceae** deu-se no Brasil, onde se tem cerca de 198 gêneros e 2.350 espécies nativas (Pabst & Dungs, 1975, 1977). Estes autores consideram que a bacia amazônica abrange os estados do Amazonas, Pará, Acre, Rondônia, Amapá e Roraima, deixando de fora o noroeste do Maranhão e o norte do Mato Grosso. A partir desta divisão, eles informam que na bacia, encontram-se 94 gêneros de orquídeas com 352 espécies. Conforme Braga (1987a) sete destes gêneros são pantropicais e um subtropical e os demais são neotropicais. Poucos são os gêneros que como *Orleanesia*, *Duckeela* e *Xerorchis* têm seu centro de distribuição na bacia amazônica.

Quanto à penetração da família na bacia amazônica em termos geocronológicos, é bem recente, da ordem de um milhão de anos (Brieger, 1964). A sua distribuição na bacia está intimamente relacionada com as áreas geológicas, climatológicas e fitogeográficas (Braga, 1982b).

Hoehne (1949) e Lacerda (1981) mencionam que no complexo vegetacional que é a floresta amazônica, ocorre uma baixa densidade de orquídeas na floresta de terra firme. Ducke & Black (1954), citam sua profusão nos igapós e nas campinas e Braga (1982b), cita 64 gêneros, 155 espécies e 1 híbrido natural da família para as campinas da Amazônia brasileira.

Braga (1979) discorre sobre a ocorrência das **Orchidaceae** em alguns dos diversos tipos de ecossistemas amazônicos e comenta que, assim como nas florestas de várzea e igapó, as campinas amazônicas são muito ricas em espécies de orquídeas, tanto quanto no número de indivíduos como na biomassa, se comparadas aos demais tipos de vegetação, observando que das espécies encontradas na região amazônica, a maioria ocorre em campinas.

As espécies de igapó, da vegetação serrana baixa, da várzea e dos campos de terra firme, são as mesmas que ocorrem na campina aberta e sombreada, sendo que as de floresta de terra firme são igualmente características as da campina alta. O igapó tem maior importância como via de migração e a vegetação serrana baixa, como centro de evolução e dispersão de orquídeas da Amazônia.

As **Orchidaceae**, além de seu importante papel como componente florístico dos ecossistemas amazônicos, possuem um alto valor comercial na floricultura

assim como, alcalóides com potencialidades farmacológicas. São ainda utilizadas na agricultura, pesca, piscicultura, decoração, adornos, cosméticos, lubrificantes, artesanato, na produção de gomas resinas e na veterinária, sendo também importante na produção de vanilina, que é extraída do gênero *Vanilla*. Informações mais detalhadas sobre o valor econômico das orquídeas podem ser encontradas em Lawler (1984) e Nkorthen (1984).

A lista oficial de flora ameaçada de extinção do IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente) de 1992 conta com 107 espécies, das quais nove (9) são orquídeas, sendo oito pertencentes ao gênero *Laelia* e uma ao gênero *Cattleya* (*C. schilleriana* Rchb. f.), que estão colocadas na categoria “em perigo”.

O estudo da família ***Orchidaceae*** na região amazônica ainda é incipiente e com pouca literatura especializada. Muitas pesquisas ainda devem ser efetuadas nos diversos ramos da botânica para que se possa conhecer e explorar toda a potencialidade das espécies amazônicas desta família seja como componente florístico da biota ou como um elemento economicamente viável.

Na presente revisão bibliográfica temos os seguintes trabalhos sobre orquídeas amazônicas:

- Taxonomia e distribuição: Braga (1978, 1979, 1981a,b, 1982a,b, 1983, 1994), Braga & Lacerda (1982), Campacci (2000), Da Silva *et alli* (1995), Da Silva & Da Silva (1998, 2000), Dunsterville (1973), Lacerda (1995), Luz (2001), Miranda (1982, 1996), Pabst (1967), Salvestrini (2002).

- Biologia floral: Braga (1976, 1987a, b).

- Aspectos ecológicos com orquídeas epifíticas e terrestres: Braga (1977, 1981c, 1982 a, b), Braga & Vilhena (1981), Bonates (1987, 1993), Bonates & Braga (1992), Cruz (1994), Lacerda (1981), Lira, Bonates & Braga (1997).

- Micropropagação: Lira (2002).

O ecossistema de campina

A floresta amazônica comporta diferentes unidades fitogeográficas, condicionadas a fatores pedológicos, fisiográficos e microclimáticos, os quais contribuem para o surgimento das mais diversas formações vegetacionais, como as

campinas, as campinaranas (também chamadas de campinas altas), as florestas de terra firme, as restingas litorâneas, mangues, savanas, as formações de cerrados etc. O tipo vegetacional não florestal, regionalmente conhecido como campina, é típico da região amazônica principalmente da Amazônia central e ocidental.

Segundo Pires (1973) e Anderson (1981), essas formações não florestais que se desenvolvem sobre areia branca, ocorrem em vários pontos da Amazônia (Venezuela, Peru e Guianas), recebendo os mais diversos tipos de nomes vernaculares como em Rondônia, onde as mesmas são conhecidas como charravascal, chavascal e carrasco ou ainda, em outras localidades, mucucuzal (Lisbôa, 1975) humirizal, (Aubréville, 1961), caatinga (Spruce, 1908; Anderson, 1981) e bana (Sobrado & Medina, 1980).

Conforme Braga (1979), as diversas expressões desse tipo vegetacional, ocupam aproximadamente 64000 km², cerca de 1,7% de vegetação da Amazônia brasileira, crescendo em solos arenosos bastantes drenados e pobres em nutrientes, sendo a flora extremamente endêmica e de baixa diversidade florística. Prance (1987) e Nelson (1996) consideram estes valores maiores e que representam 5,8%.

Anderson (1981) comenta que a fisionomia escleromórfica da campina indica uma falta de nutrientes e/ou periódicas deficiências de água no solo. Condições edáficas extremas e a insularidade desses sítios provavelmente têm atuado como poderosos fatores seletivos, gerando uma biota caracteristicamente pobre em diversidade e rica em endemismos.

Vieira Salgado & Oliveira Filho (1962), comentaram que as campinaranas amazônicas estão condicionadas a dois fatores correlacionados – o solo e a água. O solo, por ser oligotrófico (pobre em nutrientes), determina a estrutura raquítica da plantas e a água, por proporcionar o desenvolvimento da vegetação, sendo esta hipótese posteriormente comprovada por Reichardt *et alli* (1975). Dentro desta concepção, Shubart (1983) informa que se na Amazônia houvesse um considerável abaixamento do lençol freático durante a estação seca, as raízes curtas não o alcançariam e, em conseqüência, a água disponível na camada enraizada do solo, seria insuficiente para manter qualquer tipo de vegetação.

Ribeiro *et alli* (1978), ao analisarem as águas coletadas no lençol freático das campinas amazônicas, concluíram que as principais fontes de nitrogênio na

água da campina são o material em decomposição (litter), chuvas, água de lavagem da floresta e produtos do metabolismo de microorganismos.

Ribeiro & Santos (1975) concluíram que não só a água e o solo seriam importantes para as campinas e campinaranas. A temperatura e a umidade relativa do ar e a temperatura do solo, influenciariam diretamente nos processos vitais do metabolismo das plantas. Estes autores estudaram a climatologia desta comunidade e obtiveram os seguintes dados para a campina: umidade relativa média entre 81.0% e 90.0%; temperatura do ar entre a mínima absoluta de 17.7^o C, máxima absoluta de 38.0^oC e temperatura média de 24.3^oC e 27.3^oC; temperatura do solo entre o solo-areia 25.6^oC e 42.3^oC, solo, areia e líquens 23.6^oC e 32.4^oC e solo com cobertura vegetal 23.3^oC e 29.4^oC.

Na campinarana obtiveram: umidade relativa média entre 91,0% e 97.0%; temperatura do ar ente a mínima absoluta de 19,0^oC, máxima absoluta de 33.0^oC e temperatura média de 23.3^oC e 26.0^oC.

Os mesmos autores comentam que a precipitação na área de campina é mais intensa no período de dezembro a maio, e nos meses de junho a novembro ocorre menor quantidade de chuva. Foram registradas cerca de 2.917,8h de insolação, ocorrendo a maior concentração de insolação nos meses de julho a outubro e quanto à radiação solar obteve-se cerca de 95.184 cal/cm², sendo que os totais mais baixos ocorreram entre janeiro e junho.

Lisbôa R. (1976) estudou a ecologia das briófitas que ocorrem nesta comunidade e fez medições da incidência luminosa sob a copa de *Aldina heterophylla* Spr. Ex Benth e *Glycoxyllum inophyllum* (Mart. Ex Miq.) Ducke, lenhosas forófitas, tendo obtido para a primeira a média de 3524,34 lux em baixo da copa, 26895,38 lux fora da copa, e 13,03% de luz filtrada; e para a segunda, obteve a média de 8220,89 lux embaixo da copa, 24464,10 lux fora da copa e 33,67% de luz filtrada. Conforme os dados, a percentagem de luz filtrada por *A. heterophylla* é bem menor que a de *G. inophyllum*, sendo este um dos fatores na manutenção de tantas epífitas nas árvores de *A. heterophylla*.

Ferreira (1997) não se sabe ao certo, quais fatores abióticos afetam o surgimento das campinas e campinaranas da Amazônia central e ocidental. A distribuição dessas formações em pontos tão eqüidistantes na floresta amazônica

implica que estas formações podem apresentar condições ecológicas bem diversificadas, causando grande diferença em sua composição florística e estrutural.

Quanto à origem da campinas e campinarana amazônica a literatura botânica possui poucas referências; temos Ducke & Black (1954) considerando que os solos dessas duas formações se originaram de antigos leitos de rios e lagos, além de estarem associadas aos rios de água preta, pobres em sedimentos. Posteriormente, essa observação foi confirmada por Sioli (1960), para quem estes ecossistemas são ocorrentes, em geral, em manchas de areia branca sobre planícies do complexo granito-gnássico do Pré-cambriano. Sakamoto (1957) afirma que surgiram no seio dos latossolos amarelos de texturas leves, médias ou pesadas, cujas gêneses se devem, provavelmente, à superposição de sedimentos do Pleistoceno sobre sedimentos de origens Terciárias mais antigas.

Shubart (1983) levantou a hipótese de que as campinas da região de Manaus e do rio Cueiras (Amazônia central) seriam de origem antrópica, pelo fato de ter sido encontrado nas mesmas, cacos de cerâmica indígena e carvão vegetal, mas considera outros tipos de gêneses. Sendo assim, os índios teriam apenas aproveitado essas áreas parcialmente limpas para a construção de suas aldeias.

Falesi *et alli* (1971), Falesi (1986), comentam que essas formações sempre ocorreram sobre solos arenosos e que estariam sofrendo um processo de podzolização.

Janzen (1974), parte da hipótese de que a origem das campinas está ligada à erosão de depósitos aluviais, derivados de arenitos da Venezuela e de rochas graníticas do norte das Guianas. Fittikau (1973) comenta que a origem das campinas da Amazônia central estaria associada não só aos rios de águas pretas que são oriundos das Guianas, mas também à geoquímica desta região.

Lleras & Kirkbride Jr. (1978), discutem que os solos das campinas do alto rio Negro na Amazônia Ocidental e as da região de Manaus (Amazônia central), foram originados pela degradação do escudo guianense que cujos sedimentos foram posteriormente transportados pelos rios que nasceram neste escudo e, em seguida, drenaram em direção norte do rio Amazonas. Analogamente, concluíram que a existência de campinas e campinaranas ao sul da Amazônia, mais precisamente na

serra do Cachimbo (PA), possuem seus solos originados pela degradação da parte norte do escudo do planalto central e não, dos escudos das Guianas.

Segundo Braga (1982 b), as razões que levam a existência de variações florísticas e fisionômicas tão bruscas e o porquê de uma flora tão especializada, com a presença de espécies que não ocorrem normalmente em outras formações, ainda estão por ser esclarecidas.

Chama-se atenção para o fato de que, principalmente as campinas circunvizinhas a Manaus e ao longo de estradas de rodagem no Amazonas ou as próximas da sede de municípios, são constantemente depredadas pela exploração sistemática e tradicional de areia destinada à construção civil e, recentemente, a areia também vem sendo utilizada como uma das matérias-primas para monitores de plasma nas fábricas de eletro-eletrônicos do Distrito Industrial de Manaus. A depredação também ocorre pela retirada de madeira para lenha e carvão, assim como, pela retirada de suas epífitas de maneira predatória, visando o comércio de plantas ornamentais (observação pessoal)

Lacerda (1982) já denunciava este fato e Anderson (1981) alertava que espécies endêmicas correm perigo de extinção devido a sucessivas queimadas das campinas e a extração de areia em áreas de desenvolvimento na Amazônia, o que impede a sucessão e a possibilidade de restabelecimento vegetacional.

Para saber sobre o valor da preservação da campina amazônica e o seu uso para atividades antrópicas, consultar Anderson (1981).

Fisionomicamente, a vegetação de campina é caracterizada por ser aberta, arbustiva, agrupada, com a ocorrência de árvores relativamente baixas, com um determinado grau de esclerofilia, casca rugosa, ramificação tortuosa, não apresentando um acúmulo significativo de serrapilheira e, de maneira geral, há profusão de epífitas, tais como briófitas, orquídeas e bromélias (Lisbôa, 1975; Braga, 1977, 1979, 1982b; Ferreira, 1997).

A denominação popular e também a científica do ecossistema de campina é relativamente extensa e diversificada (Braga, 1982b), ocorrendo, a par disto, a sua inclusão em outros tipos vegetacionais, dificultando o trabalho de quem o estuda.

No presente estudo, usou-se a terminologia apresentada por Braga (1982b) por já haver sido utilizada pelo autor da presente tese em trabalhos anteriores sobre campina amazônica.

Campina aberta

Vegetação raquítica de porte baixo, com um escleromorfismo acentuado e penetração excessiva da luz, sendo formada por ilhas e agrupamentos de plantas que começam a colonizar a área ou áreas contínuas, com a vegetação mantendo as mesmas características (figura 1b).

Campina sombreada

Apresenta um estágio mais avançado de diversidade em espécies arbóreas e herbáceas, formada de vegetação contínua e de porte mais alto (figura 1a).

Campina alta

Representa o estágio avançado do gradiente sucessional da campina, podendo ter árvores que atingem trinta metros de altura. Alguns elementos da floresta de terra firme do tipo densa podem estar presentes.

Esta classificação fitofisionômica está intrinsecamente relacionada com os tipos de solo da campina, onde os mesmos influenciam fortemente no aparecimento de subtipos vegetacionais, conforme o seguinte resumo, baseado em Braga (1982 b):

- **Areias quartzosas distróficas:** Perfis pouco evoluídos, excessivamente drenados, bastante permeáveis, de textura grosseira. São solos de profundidade média acima de dois metros, ocorrendo em relevo plano à suave ondulado, tendo como material de origem os arenitos. Por serem excessivamente drenados, podem ocorrer déficits na reserva efetiva de umidade.



Figura 1 - A: Campina sombreada da Amazônia central; B: Campina aberta da Amazônia central.

- Solos litolíticos distróficos: São solos rasos, com o perfil pouco evoluído, apresentando textura e fertilidade dependendo do material de origem. Normalmente são encontradas exposições rochosas, sobre relevo ondulado ou fortemente ondulado.

- Podzol hidromórfico: É caracterizado pela presença de iluviação acentuada de matéria orgânica e/ou sesquióxidos de ferro e alumínio não acompanhado de argila cristalina. Compreendem solos minerais muito arenosos, com a drenagem imperfeita. A textura normalmente é barro-arenosa, com predominância da areia grossa. A reserva efetiva de umidade do solo pode ser insuficiente durante a estação seca.

- Podzol vermelho amarelo álico latossólico: São solos representados por latossolos com conteúdo variável de argila. Apresentam falta de acumulação de húmus, estrutura complexa, com extratos dificilmente distinguíveis e a presença notável de elementos típicos da floresta de terra firme.

Pode-se observar, portanto, que os solos da campina, de uma maneira geral, possuem a textura pesada, são arenosos, bastante drenados e oligotróficos, sendo o solo da Campina INPA/SUFRAMA, classificado como o de areias quartzosas distróficas e ocupando sedimentos terciários, pertencentes à Formação Alter do Chão, do grupo Barreiras (Braga, 1982b; Shubart, 1983; Luizão, 1995).

Considerações anatômicas, fisiológicas e ecológicas.

Poucos trabalhos foram realizados em busca de dados anatômicos, fisiológicos e ecológicos sobre espécies típicas ocorrentes em campina da Amazônia brasileira.

Ferri (1960) trabalhou com anatomia ecológica analisando o padrão de abertura estomática, transpiração cuticular e anatomia foliar de espécies de uma “caatinga” do Rio Negro (Amazonas) e Morretes & Ferri (1972) descreveram a anatomia foliar de algumas espécies da mesma área. Braga & Braga (1975) estudaram duas espécies de *Loranthaceae* hemiparasitas das campinas com tendência a possuírem hospedeiros específicos, analisando ainda, aspectos

anatômicos e ecofisiológicos. Braga M. (1977) estudou a anatomia foliar de algumas espécies de *Bromeliaceae* e Vilhena (1978) fez a anatomia foliar de algumas espécies de *Humiriaceae* que ali ocorrem.

Com a anatomia de *Orchidaceae*, temos somente os trabalhos de Braga & Vilhena (1981) que estudaram a anatomia ecológica foliar de *Epidendrum huebneri* Schltr., e ainda os trabalhos de ecofisiologia e anatomia ecológica foliar de quatorze espécies de orquídeas que vegetam no estrato terrestre de uma campina da Amazônia central realizados por Bonates (1987,1993) e por Bonates & Braga (1992) e o estudo de nove espécies epifíticas e pseudoterrestres de campina (Bonates, Lira & Braga, em preparação) e do complexo estomático do gênero *Catasetum* de espécies nativas da Amazônia por Lira, Bonates & Braga (1997).

As epífitas apresentam estratégias diversificadas e peculiares para sobreviverem ao ambiente xérico e oligotrófico da campina. Para cultivá-las ou até comercializá-las, é necessário um conhecimento profundo da sua diversidade funcional e estrutural, para que se dê um suporte técnico correto para o seu manejo ou sua cultura intensiva, efetivada por modernas técnicas, como as demonstradas em Lira (2002). Portanto, tanto a orquidocultura quanto o manejo sustentado de qualquer espécie vegetal, necessitam de respostas básicas sobre o ciclo vital das plantas, das condições e influências do seu local de crescimento.

A seguir, alguns destes aspectos anatômicos, fisiológicos e ecológicos que são imprescindíveis para que as plantas possam vegetar e adaptar-se aos diferentes ecossistemas e que serão levados em conta no presente estudo.

Aspectos relacionados à anatomia ecológica

O escopo da presente pesquisa, em um sentido amplo, orientou-se no sentido da biologia em buscar responder o porquê de certos tipos de organismos viverem onde vivem e por que não o fazem em outros lugares?

Segundo Epstein (1972), Strasburguer (1981), Crawley (2000a) e Nultsch (2000), o organismo é adaptado ao meio em que vive e os tipos e as distribuições atuais dos seres vivos são uma conseqüência de longos e continuados processos evolutivos. A adaptação é uma propriedade do fenótipo e é o fenótipo que está exposto diretamente à influência de um determinado estímulo do meio.

A faixa de potencialidades do fenótipo é definida pelo genótipo, sendo que as mudanças no genótipo ocorrem ao acaso, através das mutações, fato que irá modificar as potencialidades do fenótipo e essas modificações estão sujeitas ao fenômeno da seleção natural. As mutações que fazem o indivíduo mais apto ao seu meio contribuem através de sucessivas gerações, com um aumento proporcional do reservatório genético da população muito mais do que aquelas que possuem a tendência inversa (Epstein, 1972; Crawley, 2000b).

Através da evolução da diploidia e da troca sexual de material genético, ficou disponível em populações de organismos superiores, um imenso reservatório de variabilidade latente, do qual a seleção natural faz surgir novas formas em resposta as mudanças nas condições de vida. Barreiras geográficas, morfológicas, anatômicas e fisiológicas à troca de genes causam o isolamento genético e permitem adaptações muitas vezes altamente especializadas e mesmo bizarras a qualquer tipo de meio (Heywood, 1970; Crawley, 2000b; Nultsch, 2000).

Epstein (1972), Bell & Lechowicz (1994) e Hutchings (2000) reportam que o êxito adaptativo implica em que o organismo use o meio vantajosamente para suprir suas necessidades e contorne as características que lhe são impróprias. Neste aspecto, por causa das plantas não possuírem adaptações que lhes permitam locomoverem-se de um lado para outro em busca de ambientes mais favoráveis, elas se tornam sujeitas às variações do meio em que vegetam, sejam estes do ar, do solo e da água. Para adequar-se a estas variações do meio é necessário que a planta possua um bom lastro de plasticidade fenotípica. A plasticidade morfológica representa também plasticidade fisiológica, uma vez que é através dos processos fisiológicos de crescimento e desenvolvimento que as plantas ou os seus órgãos adquirem o tamanho e formas que possuem (para uma boa revisão sobre plasticidade fenotípica em plantas consultar Via 1994; Bell & Lechowicz, 1994).

Dentro de um genótipo há limites para a amplitude de respostas fenotípicas ao meio (Bradshaw, 1965). As respostas genotípicas das plantas ao habitat foram demonstradas experimentalmente por Turesson (1922), que mostrou existir uma diversificação evolucionária mesmo dentro das espécies, ao coletar plantas pertencentes à mesma espécie crescendo em áreas geograficamente separadas, sendo que as plantas mostraram aspectos característicos relacionados ao seu habitat e quando estas foram cultivadas na mesma área experimental durante vários

anos, mantiveram aspectos que as caracterizavam em seus habitats originais. A estas “variedades” ecológicas que representam a resposta genotípica da espécie ao habitat, Turesson chamou-as de ecótipos. A diferenciação ecotípica tem sido deste então reconhecida como um resultado da seleção natural.

Walter (1986) esclarece que a espécie como unidade taxonômica, é freqüentemente bastante diferenciada no sentido ecofisiológico, apresentando gradações quantitativas nas suas propriedades ecofisiológicas, caso que são chamadas de “ecocline”.

Stebbins (1974) assinala que as características vegetativas são mais sujeitas à variabilidade plástica do que as reprodutivas. A longa e contínua atividade meristemática, seguida pelo aumento gradual das células formadas, oferece ampla oportunidade para que os fatores externos exerçam sua influência, como ocorre nas lâminas foliares.

Ao contrário disso, no desenvolvimento dos órgãos reprodutivos, como as flores, as características genéticas são mais marcantes e determinantes, já que as flores possuem um tempo relativamente curto para a formação de suas estruturas e de outras delas derivadas, como o caso de estruturas pequenas como as sementes, de modo que a influência do meio e de seus estímulos é minimizada.

A folha, ao contrário da flor, tem sido freqüentemente considerada como o órgão mais plástico das plantas, o mais anatomicamente variável e o que apresenta uma maior plasticidade fenotípica. É o órgão que mais responde morfofisiologicamente a estímulos e/ou mudanças externas e internas (Esau, 1960; Heywood, 1970; Metcalfe & Chalk, 1979; Cutter, 1987; Fahn, 1997; Dickison, 2000)

A folha é o principal sítio do complexo fenômeno da fotossíntese nas plantas superiores e sua estrutura, como resultado da seleção natural, reflete esse propósito. A realização da fotossíntese é a principal função da lâmina foliar, sendo que, em algumas folhas suculentas, a folha também exerce uma segunda função que seria a de estocagem de água e de produtos de reserva (Whatley & Whatley, 1982).

Assim, em um sistema como o fotossintético, a luz incidente é um fator primordial e a máxima exposição superficial a esta, deve ser analisada como uma vantagem seletiva. Por esta exposição, a condição ótima para a fotossíntese opera

sempre sob a ameaça de dessecação, pois a facilidade de acesso à luminosidade e ao CO₂ traz consigo a facilidade de perda de vapor de água. (Gemmell, 1981; Whatley & Whatley, 1982). Segundo Kramer & Kozlowski (1979), a estrutura foliar atual da maioria das plantas desenvolveu-se numa direção que torna a transpiração inevitável, excetuando-se um número restrito delas que cujas folhas se apresentam cobertas por fortes camadas de cutina e com poucos estômatos.

Esau (1960) reporta que as monocotiledôneas possuem muitos tipos de folhas que parecem ser altamente especializadas e complexas de se interpretar do ponto de vista anatômico-morfológico, pois é fato reconhecido de que os fatores abióticos não atuam isoladamente em um ser vivo, mas de forma inter-relacionada tornando-se difícil identificar-se qual o fator que estimula um dado efeito adaptativo.

Cutter (1987) comenta que plantas que são características de certos nichos ecológicos, muitas vezes apresentam uma estrutura que se acredita estar adaptada àquele meio particular. Entretanto, a hipótese de que estas características estruturais são adaptações que evoluíram para alcançar as necessidades impostas pelos habitats e que lhes conferem vantagens, pode ser questionada à luz de experimentações, que mostram *e.g.*, que a transpiração não é necessariamente reduzida nas folhas com pêlos abundantes ou estômatos abaixo do nível da epiderme. Deve-se considerar, portanto, que pode existir uma relação causal, em vez de adaptativa, entre o meio e a estrutura, embora também se deva considerar que essas não são mutuamente exclusivas.

Se as características morfológicas internas e externas consideradas como adaptativas forem comuns aos *taxa*, devem-se considerar estas adaptações como pertencentes ao padrão morfo-genético do *taxa*, pelo fato de que as mesmas podem estar bem fixadas geneticamente. Se elas aparecem somente na espécie ou variedade estudada de forma transitória e dentro de condições ambientais específicas, devem ser consideradas como morfo-adaptativas. Assim, temos que uma dada forma (um padrão) deverá pela ação da seleção natural, estar adaptada a uma função, e quanto maior for a integração positiva entre a forma e a função, é que se estabelecerá um maior grau de eficiência adaptativa geral ou particular (Heywood, 1970; Strasburguer,1981; Bonates,1987,1993; Bonates & Braga,1992; Fahn, 1997; Dickson, 2000; Larcher,2000).

As adaptações foliares têm sido historicamente usadas como indicadores de condições ambientais. Algumas plantas exibem adaptações estruturais óbvias em sua morfologia externa e estas ajudam a espécie sobreviver em um habitat particularmente adverso. Outras adaptações são menos óbvias, tais como aquelas que implicam em diversidade na estrutura do tecidos ou das células e somente podem ser visualizadas mediante cuidadoso exame microscópico.

Adaptação, *sensu lato*, seria um processo terminal de ajustamento fenotípico ou genético de organismos ou populações a condições ambientais particulares, que lhes permitam sobreviver, reproduzir e desenvolverem-se. A adaptação inclui respostas de curto prazo, aclimações e evolução genotípicas (ACIESP, 1977; Larcher, 2000).

As adaptações são consideradas especializadas se elas estão direcionadas a um subconjunto particular de características dentro da heterogeneidade ambiental e podem ser generalizadas se elas representarem especializações a uma ampla faixa de características ambientais (Dickison, 2000).

Por outro lado, os caracteres de adaptação se estabilizam hereditariamente, mas se conservam variáveis em correspondência com as alterações do ambiente (Strasburguer, 1981).

Uma visão íntima da estrutura interna da folha é efetivada pela anatomia ecológica foliar e a partir dela, pode-se estabelecer correlações entre a forma dos tecidos e células com a função dos processos metabólicos ocorridos nestes sítios, analisando-se as possíveis variações nestes tecidos e relacionando-as com diversos fatores ambientais, procurando-se com isto, contribuir para o entendimento dos processos e das respostas vitais das plantas em função das mudanças destes fatores. Por estes motivos, a anatomia ecológica é uma das abordagens mais válidas para auxiliar o estudo de ecofisiologia das plantas (Lleras, 1977; Bonates, 1987; Lüttge, 1997; Dickison, 2000)

Xeromorfismo e escleromorfismo

Na literatura sobre a variação foliar é dada grande atenção ao estudo dos caracteres xeromorfos. Isto se dá, principalmente, pelo motivo de que as

características xeromorfas (e outras, de ecótipos) mostram uma graduação variável em relação à constância e de um outro lado, fatores ambientais podem induzir um grau de xeromorfia em folhas normalmente mesomorfas ou intensificar os caracteres xeromorfos em xerófitas (Shields, 1950; Vasilevskaia, 1964; Esau, 1960).

Poucos trabalhos têm sido desenvolvidos na flora brasileira sobre o oligotrofismo, principalmente em ecossistemas complexos e ricos em biodiversidade como a Amazônia e o Cerrado e como sugere Paviani (1983), o oligotrofismo representa um valioso campo de investigação aberto às indagações de ordem anatômica, fisiológica, ecológica e edafológica.

Xerófitas são as espécies que crescem em habitats secos ou naqueles onde a água não está fisiologicamente disponível **e.g** vegetais halófitas (Ferri, 1955, 1963; Seddon, 1974)

Xeromorfa é a característica de plantas com adaptações estruturais ou funcionais que impedem ou reduzem a perda de água por transpiração e que podem estar relacionados com outras variáveis ambientais que não a água (Cutter, 1987; ACIESP, 1997).

Lleras (1978) chama atenção para os termos *escleromorfismo* ou *esclerófita* que não devem ser usados como sinônimos de xeromorfismo ou xerófita. Etimologicamente, estes termos são de origem grega e **skleros** significa duro, rígido e botanicamente designa estruturas com alto conteúdo de tecido de sustentação e **xeros** significa seco, árido e **morpho**, forma, padrão. Temos assim que, escleromorfismo ou esclerofitismo, designa características estruturais e que xerofitismo, indica adaptações ecológicas. Comenta ainda, que atualmente, no uso comum, escleromorfismo inclui caracteres além dos implícitos na definição etimológica, tais como: espessura do mesofilo, maior número de estômatos por unidade de área e maior venação por unidade de área, entre outros.

O xeromorfismo em um dado grupo de plantas pode ser interpretado como uma resposta adaptativa resultante de um processo evolutivo que resulta diretamente na melhoria da eficiência em termos de sobrevivência e indiretamente, de sucesso reprodutivo (Dickison, 2000).

Lleras (1978), Medri (1977, 1980), Lüttge (1997), Dickison (2000) chamam atenção para que caracteres aparentemente xeromórficos nem sempre indicam

xerofilia. Estes caracteres também são comuns em condições de esclerofilia, causada por fatores como a oligotrofia do solo, o que causa uma baixa produtividade orgânica assim como, pela toxicidade de uma grande quantidade de alumínio no solo (Goodland, 1971) ou então, pela severa deficiência em elementos organogênicos, principalmente nitrogênio e fósforo (Loveless, 1961,1962; Nordenkampf 1987; Medina & Cuevas 1989, 1994; Benzing 1989a, 1989b; Larcher, 2000).

Dickison (2000) reporta que folhas escleromorfas também são encontradas em muitas plantas lenhosas de pântanos. Chama a atenção para o fato de que a ocorrência relativamente comum da esclerofilia em muitas monocotiledôneas e dicotiledôneas tem sido relacionada a folhas de longa vida, que por sua vez, seriam adaptações à limitação de nutrientes ou também uma forma de tornar as folhas impalatáveis para os animais.

Lleras (1978), baseado no trabalho de Maximov (1931) lista uma série de características conhecidas como Lei de Zalenski, que são comumente relacionadas com xerofilia e esclerofilia, que são:

- Células menores, maior número de estômatos por unidade de área.
- Paredes mais espessas e menos sinuosas nas células epidérmicas.
- Diferenciação mais marcada entre tecido paliçádico e esponjoso.
- Menor espaço intercelular.
- Tecido mecânico mais desenvolvido.
- Maior venação por unidade de área.
- Tamanho menor de folha.
- Mesófilo mais espesso.

Esau (1974), Cutter (1987), Nordenkampf (1987), Fan (1997), Dickison (2000) informam que as características mais óbvias da folha xeromórfica são: uma baixa razão entre a área da superfície foliar e o volume foliar, redução no tamanho da célula, aumento interno da área de superfície livre do tecido vivo (em parte de um maior desenvolvimento do parênquima lacunoso) e uma maior densidade de sistema vascular e de estômatos. Estas características possibilitam altas taxas fotossintéticas sob condições favoráveis de suprimento de água. Outras características

xeromórficas ajudam a evitar um descontrole na perda de água durante períodos de estresses:

- para reduzir a taxa transpiratória, uma epiderme recoberta por uma cutícula grossa e ceras e possuidora de um grande número de tricomas.

- Os estômatos podem estar imersos ou agrupados em sulcos ou criptas na superfície inferior da lâmina foliar, com as margens cuticulares sobrepondo-se as depressões e em conseqüência disto, a abertura ostiolar é protegida do contato com o ar externo e conseqüentemente com a baixa umidade.

- O tecido vivo e transpirador é freqüentemente reduzido em favor de um tecido vizinho de células esclerenquimáticas mortas, o que ajuda a impedir o murchamento, pois a pressão do turgor celular nem sempre pode ser sempre mantido em níveis elevados dentro das xerófitas.

- Ocorrência de uma ou mais camadas de células intensamente lignificadas distribuídas imediatamente abaixo da epiderme, formando uma hipoderme.

- Presença de um parênquima paliçádico isobilateral.

- A lâmina da folha pode ser involuta ou dobrada.

Estas características quando ocorrem conjuntamente formam síndromes adaptativas que podem ser interpretadas sob óticas diferenciadas ou gerar indicativos para análises minuciosas, acompanhadas de medidas fisiológicas ou de testes experimentais.

Suculência

Dentro do grupo das xerófitas, existem plantas que possuem as folhas, caules e raízes do tipo suculento ou carnoso, sendo estas, adaptadas para ter capacidade de estocar uma grande quantidade de água livre e de produtos secundários.

Estas plantas são caracterizadas por também possuírem as células epidérmicas, mormente espessadas e fortemente cutinizadas, pela presença de estruturas e substâncias mucilaginosas proeminentes, assim como, células incolores, que em sua maioria, são grandes, freqüentes e com paredes delgadas. As

paredes dessas células podem ser reforçadas com espessamento secundário de celulose ou lignina. Se estes espessamentos formam faixas estreitas, elas são denominadas de estrias ou fitas e se são largas, denominadas de bandas.

Os espessamentos servem para prevenir o colapso das paredes quando o turgor celular é reduzido e contribuem para a rigidez do limbo foliar. As faixas de espessamento também podem estar associadas ao mesofilo que possui pouco ou nenhum esclerênquima (Cutter, 1987; Dickison, 2000).

A suculência é uma das condições necessária para o funcionamento da via fotossintética do tipo CAM ocorrendo, porém, que nem todas as suculentas possuem esta via fotossintética. É importante ressaltar que o tipo de suculência CAM, não implica necessariamente, em uma carnosidade aparente, mas sim em uma suculência anatomicamente detectável no clorênquima, que deverá possuir células do mesofilo grandemente vacuolizadas e incolores, com cloroplastos periféricos ou não (Coutinho, 1963; Medina, 1974,1977; Avadhani *et alli*, 1980; Wiesberg, 1981; Bonates, 1987; Nordenkamp, 1985; Dickison, 2000; Larcher, 2000).

Caracteres anatômicos foliares de Orchidaceae

Ao estudar-se a anatomia de **Orchidaceae**, nota-se que as mesmas, possuem vários caracteres que embora sejam marcadamente de natureza morfo-genética e que caracterizem um determinado **taxon**, são sensíveis a mudanças ambientais e contribuem para a adaptação da planta ao seu habitat, principalmente quando relacionados com variações micro-climáticas (Sanford, 1974a; Withner *et alli*, 1974; Bonates, 1987; Bonates & Braga, 1993). Como exemplo, pode-se citar a ocorrência de características adaptativas xeromórficas dos estômatos de um grande número de **Orchidaceae** como sugerido por Ziegenspeck (1938).

Os primeiros trabalhos anatômicos sobre folhas de orquídeas começam por Chatin (1857), Krüger (1883), Möbius (1887) e Tominski (1905). Temos ainda os estudos de Cyge (1930) com folhas e ecologia de orquídeas indígenas e o grandioso trabalho de Solereder & Meyer (1930) descrevendo folhas de 150 gêneros de **Orchidaceae** e mais recentemente, o trabalho com **Oncidiinae** realizado por Ayensu & Williams (1972). A partir destes autores citados, Withner *et alli* (1974), estabeleceram uma classificação para folhas de orquídeas, que ao contrário das

revisões anteriores, preocupa-se em analisar os caracteres anatômicos sob parâmetros evolutivos e ecológicos, buscado informar sobre o crescimento, desenvolvimento e derivações das *Orchidaceae*. Withner e seus associados, baseados em características morfológicas e anatômicas foliares dividem as folhas das *Orchidaceae* em duas categorias distintas que não significativamente absolutas, sendo que o aparecimento destas em combinação, pode bem ser a regra em vez de exceção.

A seguir, apresenta-se uma síntese das principais características apontadas por Withner *et alli* (1974) para estabelecer as categorias anatômicas das folhas de *Orchidaceae*.

Tipos anatômicos de folhas

a) Tipo Plicada: A primeira categoria seria a folha do tipo “plicada” ou com “costelas”: são folhas geralmente alongadas, podendo ser estreitas ou largas. São delgadas e membranáceas e possuem nervuras ou “costelas” proeminentes que acompanham os feixes fibrovasculares. São decíduas, permanecendo somente uma estação. A retenção de água, tão importante para orquídeas epifíticas, é feita em sua maioria, por pseudobulbos, raízes carnosas, rizomas ou várias outras estruturas subterrâneas, sendo, portanto, a função básica da folha plicada, somente a fotossíntese.

- Epiderme: as duas faces da folha plicada possuem a superfície coberta por uma camada cutinosa ou apenas, em um dos lados, sendo o mais comum, o da epiderme adaxial.

Os estômatos estão geralmente restritos a superfície inferior, são ovais com distribuição paralela ao logo da folha. São isolados e podem estar submersos abaixo da superfície epidermática, podendo possuir proeminência cuticular externa, apresentam um reforço nas células-guardas e pequenos poros de ar, sendo este tipo de estômato comum para ambientes secos. Um segundo tipo de estômato pode ser encontrado em folhas que são carentes de desenvolvimento da camada cuticular ou das paredes externas. Esse tipo não possui proeminência e os poros de ar são grandes e estão presentes em epífitas e em muitos tipos terrestres de nichos relativamente úmidos.

- **Tricomas:** a ocorrência deles na superfície foliar não é comum e são freqüentemente restritas as epidermes abaxiais. Os pêlos são semelhantes para todos os tipos de folha, podendo ser unitários ou em grupos, localizados em depressões na epiderme. O ápice emergente do pêlo ou qualquer outro tipo proeminente de pêlo simples ou estruturas mais ramificadas são complexos. Os pêlos podem ser unicelulares ou pluricelulares, ásperos, compostos de feixes hastes de uma única célula e são em geral, secretores e as secreções pegajosas ou oleosas.

- **Mesofilo:** diretamente abaixo da epiderme, células isodiamétricas e em algumas espécies, tendem a ser mais alongadas. Não se encontra uma clara distinção de células em paliçada e outros tipos distintos.

- **Tecido vascular:** o feixe individual é composto de xilema e floema arrodados de fibras e separados um do outro por camadas de fibras esclerenquimáticas. A bainha do feixe pode se estender de duas até mais que oito células de espessura, com maior concentração de fibras adjacentes ao floema. O floema é inferior ao xilema.

b) **Tipo Coriácea:** A segunda categoria seria a do tipo de folhas “coriáceas”. É um grupo mais heterogêneo que inclui todas as folhas que não são plicadas. A designação coriácea é baseada em características relacionadas com a superfície da folha. Esses tipos de folhas não apresentam uma nervura central proeminente. A cutícula é espessa e muito cerosa, as folhas são mais grossas que o do tipo plicado e podem ser carnosas. Os caracteres de dureza e robustez dos membros dentro do grupo são extremamente uniformes, e o tecido de sustentação não é confinado só aos feixes vasculares. As folhas coriáceas, geralmente, racham ou estalam quando dobradas em algum ponto. Temos três subclasses de folhas coriáceas para as ***Orchidaceae***:

1) **Coriáceas duras:** São portadoras variações consideráveis em espessamentos, indo de fina para fortemente espessa. A forma da folha é, em geral, alongada, apresentando conduplicação para com a nervura central que se projeta. São plantas de hábitos predominantes epifíticos. Sua forma em V apresenta um decréscimo na superfície achatada da área diretamente exposta ao sol, adicionando também um maior suporte para a folha.

- Epiderme: as células da epiderme adaxial são usualmente maiores que as da abaxial. As superfícies das maiorias das folhas são ásperas ou rugosas ao toque, por causa do forte espessamento de suas paredes. As coriáceas duras possuem uma cobertura mais densa de cutina na epiderme adaxial ou igual em ambos os lados, dependendo da orientação da folha.

A folha é hipo-estomática e eventualmente, anfistomática. Os estômatos estão localizados em suaves depressões e alguns projetam pequenas papilas acima da superfície da folha. As células subsidiárias não são conspícuas, contudo, algumas células adjacentes podem ocorrer, câmaras subestomáticas estão presentes e a presença de pêlos não é comum.

O mesofilo é constituído de células isodiamétricas, e as do mesofilos superiores, ligeiramente maiores ou estas podem ter diferenciação para alongamentos, fato que as deixam parecidas com células em paliçada. Espessamentos secundários nas ligações das paredes das células podem ocorrer e são orientados em sua maioria na direção da nervura. Ocasionalmente, as células do mesofilo podem apresentar estrias de Caspary.

A respeito da presença de estrias de Caspary em folhas ou até mesmo de uma endoderme foliar é um fato incomum em angiospermas, embora tenha sido documentado em certas monocotiledôneas por Van Fleet, 1942; Haberlandt, 1965 e em *Bonnetiaceae* (dicotiledônea) por Dickison & Weitzan (1996). Estes últimos avisam que muitas vezes é difícil visualizar a estria de Caspary, por isso, alguns autores preferem chamar tais células de “endodermóides” ou chamar o conjunto de células foliares que apresentam estrias de Caspary, de camada endodermal. A função presumível destas células seria a de controlar o fluxo de água e íons entre o mesofilo e o feixe vascular.

As folhas coriáceas duras diferem das coriáceas mole por terem a paredes da epiderme mais espessas, maior cobertura de cutina, presença de uma série de feixes de fibras esclerenquimáticas ocorrentes por todo o mesofilo e/ou células esclerenquimáticas distintas ocorrentes perto ou na superfície da folha. O número de células destes feixes varia de 4 a mais de 20 células. Os feixes fortalecem estruturalmente a folha e por estarem na periferia, proporcionam uma maior proteção para o mesofilo de pressões mecânicas advindas do meio externo.

2) Coriácea Mole: são folhas delgadas, moles, às vezes quase coriáceas carnosas e estão presentes em orquídeas terrestres e epífitas. São flexíveis e sem firmeza. O limbo é arredondado ou alongado e a folha não é equitante.

- Epiderme: é composta de células alongadas e achatadas com tendência para terem paredes delgadas, um frágil e volumoso espessamento da parede pode ser identificado na periclinal externa. Podem-se encontrar cloroplastos em grandes concentrações nas células epidérmicas adaxiais.

- Estômatos: A folha é hipo-estomática ou anfistomática, neste último caso, com o maior número de estômatos na epiderme adaxial, são isolados e situados em suaves depressões ou superficiais, com pequenas proeminências, grandes poros de ar e com câmaras subestomáticas.

As células subsidiárias não estão presentes, em geral.

- Tricomas: podem estar presentes nas duas faces da lâmina ou em uma só face, geralmente, a abaxial.

- Mesofilo: As células são arredondadas. As células das camadas superiores são maiores, mas não chegam a formar uma camada paliçada. Cloroplastos estão presentes em grande número na metade superior do mesofilo, mas as células deste contêm menos cloroplastos do que as folhas plicadas. De maneira contrária, os mesofilos das coriáceas moles são mais envolvidos em armazenagem do que o do tipo plicado de folha. O limbo das coriáceas mole pode ser, ocasionalmente, expandido por espaços intracelulares.

- Feixes fibrovasculares: Estão presentes algumas vezes em camadas ao longo do eixo longitudinal da folha. A variação no tamanho do feixe, sendo quase que um padrão um feixe grande precedidos por três feixes menores de tamanhos iguais ou diferentes. Os feixes são iguais aos da folha plicada e a capa de fibras do floema tende a ser maior que a da plicada. Os cordões de fibras podem estar presentes sem estarem associados a algum tecido de condução. Estes cordões aparecem como suportes naturais e são encontrados em camadas acima e abaixo do tecido condutivo ou dispersos entre as nervuras. A ocorrência de tais feixes de fibras está estritamente correlacionada com a rigidez da folha e deve ser notada uma gradação de mole e delgado, para duro e rígido, ou de caída para ereta sendo que a

gradação mencionada é relacionada ao número de cordões extravasculares e sua posição com a superfície da folha.

3) Coriácea Carnosa: este subgrupo inclui folhas que são quase que completamente eretas. Exibem uma certa robustez e são mais amolecidas do que folhas coriáceas duras. Estas folhas possuem espessamento cuticular e paredes espessas na epiderme, o que lhes conferem a robustez. A combinação de muitas células espessadas do mesofilo com a deficiência de um grande número de fibras extravasculares conferem-lhes a carnosidade. Folhas eretas deste tipo tendem a enrolar e fundir o seu limbo em forma de um cilindro, formando uma estrutura conduplicada, com um sulco visível onde aparece à margem da folha. Como consequência do enrolamento, a face adaxial do limbo não entra em contato com o ambiente externo. A face abaxial é robusta e recoberta com uma cutícula espessa. A face adaxial interna (somente a calha ou canal) não é evidente a algumas carnosas e possui a cobertura fraca e flexível. A superfície externa é comparável funcionalmente com a superfície superior de folhas coriáceas duras, onde a superfície interior apresenta características que levam ao desenvolvimento da carnosidade.

Tecido Vascular

Uma outra característica anatômica das orquídeas é o arranjo e os tipos de células que formam o tecido vascular. A estrutura de um feixe vascular é comum aos das outras monocotiledôneas, com floema e xilema circundados por bainha de fibras esclerenquimáticas de paredes espessas e algumas vezes, parênquima esclerificado. Diversos tipos de células fibróticas constituem a bainha do feixe vascular, a saber:

a) A fibra pode circundar o feixe inteiro ou ser um tanto restrito ao lado do floema. Está sempre presente como se fosse uma capa ao redor do lado externo do floema e pode, às vezes, separar o floema do xilema. Estas fibras são denominadas como fibras da capa do floema e estas capas podem constituir uma bainha de até seis células espessadas, embora de duas a três células seja mais comum. A região de ligação entre o floema e o xilema pode ter somente de uma a duas células espessas. As fibras são longas, com diâmetro de 20 - 50 μm e suas terminações

são arredondadas. As paredes densamente lignificadas e com espessamento secundário de até cinco camadas distintas, numa média de 3,5 - 5 μm de espessura.

Numerosas pontuações pontilham as paredes das fibras. Estas pontuações ou “buracos” são proeminentes e grandes com diâmetro de até 35 μm . Eles possuem uma borda reforçada e as aberturas variam de 12 – 19 μm . A borda da pontuação forma uma aréola com uma projeção em forma de um mamilo que se prolonga na direção de cima por cerca de 7 - 10 μm . Esta projeção pode ser levemente pontuda ou arredondada ou ainda, ter a aparência de ter sido quebrada. O ponto central é possivelmente um engrandecimento ou espessamento da membrana da pontuação. A projeção pode ser empurrada para fora por pressão externa ou interna através da abertura. Inúmeras outras famílias apresentam tais pontuações em graus variáveis e sua presença parece ser comum na vascularização das ***Orchidaceae*** em geral.

b) Um segundo tipo de fibra é encontrada ao redor do xilema. Ela ocorre unindo as fibras da capa do floema ou do parênquima esclerificado ou ainda ser o único membro da bainha. Estas fibras chamadas de fibra da capa do xilema possuem de 70 – 110 μm de largura e são bastantes longas. Suas paredes são lignificadas, suas terminações afuniladas e com pontuações terminais simples e paredes mais finas do que as fibras da capa de fibras do floema.

c) Um terceiro tipo de célula que entra na composição da bainha do feixe fibrovascular, é a do parênquima esclerificado. São células parenquimáticas que se lignificaram e ficam no meio termo entre fibras esclerenquimáticas e parênquima comum. São oblongas e chatas. Algumas células, particularmente aquelas que tocam o xilema são alongadas e mais finas, atingindo o comprimento de até 2000 μm . As paredes são finas e lignificadas e são profusamente pontilhadas pelas pontuações ovais simples. Estas pontuações são grandes e distribuídas uniformemente pelas paredes. Estas células parenquimáticas esclerificadas estão geralmente restritas a área do xilema e não estão em contato direto com as células condutoras.

A distribuição destes três tipos de fibras componentes da bainha esclerenquimática se apresenta de forma homogênea em torno do floema e só constituem as capas de fibras, enquanto que ao lado do xilema, podem mostrar os

três tipos de células com pouco ou nenhum padrão consistente, ora na distribuição, ora na organização.

O xilema em cada feixe consiste geralmente de cinco a dez células e possui vasos com reforços das paredes escalariformes ou helicoidais. Estes dois tipos são encontrados juntos e não formam nenhum padrão particular. Dentro do feixe, fibras xilemáticas podem ser encontradas enroladas com a massa de vasos, mas estas, entretanto, estão geralmente restritas às bordas externas do xilema.

O floema é separado do xilema por uma faixa de esclerênquima e é composto de oito a dez células de elementos de tubos crivados e células companheiras.

Caracteres anatômicos da raiz de *Orchidaceae*

Pridgeon (1982) considera que o sucesso das *Orchidaceae* em colonizar a maior parte dos ecossistemas terrestres pode em parte ser explicado pelas adaptações para a estocagem de água e de nutrientes sendo que estes recursos, via de regra, estão disponíveis de forma transitória e escassa no hábito epífítico. Algumas destas adaptações estão associadas com as suas raízes.

O referido autor informa ainda que não existe descrito na literatura, um tipo “padrão” de raiz de *Orchidaceae*, existindo sim, uma diversidade morfológica e fisiológica de tipos paralelos aos diferentes graus dos microsítios ecológicos explorados pelas diferentes espécies de *Orchidaceae* e cita alguns exemplos:

- raízes aéreas que nunca penetram ou se acoplam ao substrato, onde algumas são geotrópicas negativas.
- raízes estritamente terrestres com alguns tipos modificando-se em órgãos de estocagem.
- raízes de várias espécies são cilíndricas, entretanto algumas delas podem apresentar estrutura morfológica e anatômica dorsiventral. As raízes dorsiventrais podem ser excepcionalmente verdes em certos brotos em latência de orquídeas e podem substituir as folhas como órgão fotossintético.

Garay (1972) estabelece uma distinção entre tipos de raízes de epífitas e raízes terrestres: o velame ou epiderme multisseriada é uma característica epífítica

enquanto a raízes com pelos presentes é uma possibilidade para ambas. Garay nota que algumas espécies de orquídeas terrestres podem ter até mais de três camadas em sua epiderme, sendo que Holm (1904) e Moss (1923) descreveram raízes terrestres com velame. Garay também reporta que a estrutura poliestélica é ocorrente em raízes tuberosas de **Orchidoideae**.

Bell (1991), Pridgeon & Chase (1995), definem como “raízes absorventes”, aquelas dotadas de uma epiderme simples ou velame e exoderme, sendo que este conjunto forma o tecido dermal de absorção da raiz das **Orchidaceae**.

Ainda Pridgeon (1982) estabelece que a maioria das orquídeas epífitas e de muitas terrestres pode ter sua anatomia descrita de forma simplificada como a seguir:

“a camada mais externa é uma epiderme especializada de uma ou mais camadas chamada de velame. Interior ao velame, encontra-se o córtex composto basicamente de células parenquimáticas com paredes pouco espessadas e clorofiladas. A camada mais externa do córtex é especializada e denomina-se de exoderme e a camada mais interna deste, denomina-se endoderme sendo também especializada. Interior ao córtex, encontra-se o estelo ou cilindro central que é composto de um periciclo unisseriado e de tecidos vasculares (floema e xilema primários)”.

Para um melhor entendimento da constituição anatômica das raízes maduras de orquídeas epífitas com a função precípua de absorção e tendo como base os trabalhos de Shushan (1959), Sanford & Adanlawo (1973), Withner **et alli** (1974), Pridgeon (1982), Benzing **et alli** (1982, 1983), Bell (1991), Pridgeon & Chase (1995), Pita & Menezes (2002), Glória & Guerreiro (2003) descreve-se aqui, de forma generalizante, a organização anatômica dos tecidos da estrutura primária, revelando a nítida separação entre os sistemas dérmico, fundamental e vascular, comentando-se algumas de suas funções ligadas ao fluxo de água e nutrientes, a saber:

Região Externa (sistema dérmico)

É derivada do dermatogênio e pode ser constituída de epiderme simples (como em **Diurideae** nos gêneros *Acianthus*, *Corybas*, *Cyrtostylis* e *Townsonia*) ou de uma epiderme especializada, uni ou multiestratificada, denominada de velame (Pridgeon & Chase, 1995).

- Epiderme unisseriada: O formato das suas células comuns em vista transversal podem ser elípticas, retangulares, isodiamétricas, poligonais a elípticas

anticlinalmente. As paredes externas podem ser levemente espessadas ou mais, sendo que todas elas tendem para um espessamento uniforme. Pode-se identificar uma fina cutícula junto à epiderme. Algumas células podem sofrer expansão tubular e se diferenciarem em pêlos radiculares e aumentar a superfície de absorção. As paredes das células oferecem pouca resistência à passagem de água e sais minerais, conferindo a estas células, a função de absorção e proteção.

- Velame: É uma epiderme multisseriada, especializada, dando proteção mecânica ao córtex e atua na absorção de água e ainda diminui a sua perda, sendo ocorrentes em raízes de plantas terrestres e epífitas de ***Orchidaceae***, ***Araceae***, ***Liliaceae***, ***Dioscoreaceae***, ***Taccaceae***, ***Amarallydaceae*** e ***Commelinaceae***. (Engard 1944, Dycus & Knudson 1957, Esau 1966, Cutter 1969 e 1971, Fahn 1974, Withner *et alli* 1974, Dahlgren & Clifford 1982, Pridgeon 1982, Mauseth 1988).

O velame é composto de células, maduras ou mortas e apresenta um número variável de camadas de células **e.g.** vinte e quatro camadas em *Cyrtopodium punctatum* sendo, porém, o mais comum são duas, três, quatro e cinco camadas originadas de divisões periclinais das iniciais da protoderme (Pridgeon 1982, Pridgeon 1983).

Em plano transversal, as células podem ser isodiamétricas a elípticas, irregularmente poligonais e periclinalmente longas, podendo ocorrer espessamentos secundários das paredes. Estes espessamentos podem constituir um fino e espesso retículo envolvendo as paredes e estas podem apresentar poros pequenos e/ou grandes, regular ou irregularmente distribuídos (Pridgeon, 1982).

A camada de células mais externa, às vezes, se diferencia das camadas mais internas no padrão de desenvolvimento e é formada por células, na maioria das vezes, de diâmetro menor que as células das demais camadas. Devido a essas distinções, Sanford & Adalawo (1973) sugeriram o termo epivelame para esta camada externa.

Sob condições ambientais apropriadas, a camada externa pode desenvolver pêlos radiculares (Dycus & Knudson 1957 e Benzing *et alli* 1982).

Sanford & Adalawo (1973) observaram a presença de pêlos em orquídeas epífitas de coqueiros. Entretanto, não foi observada a presença desses pêlos em raízes de uma espécie rupícola de *Pleurothallis rupestris* Lindl. por Scatena & Nunes (1996).

O velame das orquídeas funciona como uma esponja (a entrada de água é puramente passiva), permitindo que a raiz mobilize uma reserva temporária, mas altamente acessível, de água e sais minerais (Benzing *et alli* 1982). Uma vez em contato com esses fluidos, os mesmos penetram no velame por capilaridade (Esau 1966, Benzing 1990). Este último autor atribui ao velame uma função de proteção, quando ele se encontra vazio, isto é, com células cheias de ar.

Por outro lado, Dycus & Knudson (1957) verificaram que na região apical da raiz, onde o velame apresenta células vivas, ocorre absorção de água e nutrientes, mas como essa região é reduzida, sua capacidade de absorção é insignificante.

A composição histoquímica das paredes do velame maduro varia consideravelmente entre as espécies, especialmente com respeito à quantidade de lignina e da suberina (Noel, 1974 e Benzing *et alli* 1983). A lignificação pode ser mais intensa nas camadas inferiores e nas camadas mais externas, mais freqüentemente espessadas e mais fortemente suberizadas que as outras (Sanford & Adanlawo, 1973).

Duas hipóteses foram levantadas para explicar a função dos espessamentos das paredes do velame. A primeira é que os espessamentos aumentam a área para a condensação do vapor de água (Mulay & Panikkar, 1956) e a segunda é que os espessamentos servem meramente de suporte e de prevenção para o colapso celular (Link 1851, Kraft 1954 e Noel 1974).

- Tilossomos: São excrescências internas nas paredes das células e podem ser encontrados nas camadas mais profundas do velame, sendo estas adjacentes as células de passagem da exoderme. O termo tilossomo (do grego *tilos* = fibra + *soma* = corpo) é proposto por Pridgeon *et alli* (1983) em substituição a termos anteriormente aplicados (pequenos corpos ou corpos esféricos). O citado autor considera estes termos inapropriados, imprecisos e inconsistentemente aplicados.

Benzing *et alli* (1982) estudou a ultraestrutura de tilossomos e células de passagem de *Sobralia macrantha* e observou que as paredes tangenciais externas das células de passagem desenvolvem-se desigualmente, que há abundância de mitocôndrias e que plasmodesmos são comuns nas paredes compartilhadas pelas células de passagem e células corticais adjacentes. Adicionalmente observou que os tilossomos encompridam o caminho da água a ser transpirada e criou a “hipótese do tampão” – os tilossomos atuam como uma barreira para a transpiração. Eles constituem elementos altamente compactos quando secos e quando umedecidos,

umentam a sua superfície tornando-se frouxos. Atuam como válvulas promovendo o movimento da água dentro do córtex enquanto está é absorvida pelo velame.

Segundo (Pridgeon 1994a) e Pridgeon & Chase (1995), pêlos da raiz (tricomas) podem estar presentes, sendo unicelulares, multicelulares-uniseriados ou multicelulares-multiseriados:

- Os unicelulares são filamentosos, não glandulares, crescem para fora das células da epiderme ou velame.

- Os multicelulares são geralmente encontrados contíguos às camadas mais externas do córtex, não são ramificados e não são glandulares.

- Os unisseriados são compostos de uma célula apical alongada, suportada por uma base de 4 a 5 células.

- Os multisseriados são constituídos por mais de 5 camadas de células, formando bases em forma de circunferências com composição acima de 20 células.

Pridgeon (1982) notifica que os tilossomos e estrias de Caspary da endoderme podem servir de bloqueio para vários patógenos. Cianobactérias, algas verdes, fungos e endomicorrizas têm sido reportadas em velames de orquídeas.

Região do Córtex (sistema fundamental)

Corresponde à região compreendida entre a epiderme ou velame e o cilindro vascular. É constituído por várias camadas de células parenquimáticas que, normalmente, não apresentam cloroplastos e podem conter amido. Divide-se em três áreas – a exoderme, o parênquima cortical e a endoderme, sendo as três derivadas de uma ou duas camadas oriundas da periblema, que está logo abaixo do dermatogênio.

As células do córtex apresentam, geralmente, disposições radiadas, podendo-se algumas vezes, se verificar a diferenciação entre o córtex externo e o interno. Os espaços intercelulares são proeminentes no córtex radicular (Glória & Guerreiro, 2003).

- Exoderme: Segundo a maioria dos autores (Engard 1944, Esau 1966, Cutter 1969, 1971, Fahn 1974, Pridgeon 1982, Rudall 1987), é uma camada unisseriada ou bisseriada, e a mais externa do córtex, subjacente ao velame e tem sua origem no meristema fundamental.

Outros autores chamam a exoderme de hipoderme (Barnabas 1996, Seago *et alli* 1999 a, b), denominação esta usada, mais comumente, apenas para folha e caule, também adotada por Pita & Menezes (2002).

No plano transversal, as células são retangulares, elípticas a poligonais, com espessamento suberizado e/ou lignificado relativamente uniforme distribuído pelas paredes das células. Porém este espessamento pode variar e está correlacionado com a tolerância ao habitat. Um núcleo e um fino citoplasma podem estar presentes na maturidade (Sanford & Adanlawo 1973, Pridgeon, 1982).

Células de passagem são ocorrentes, absorvem e transferem água e solutos. Estas células são regularmente isodiamétricas, com paredes finas, não lignificadas, protoplastos conspícuos e com plasmodesmos presentes entre as paredes das células de passagem e das células corticais adjacentes. Em situações de aridez acentuada, as células de passagem assim como as do velame enchem-se de ar e diminuem a transpiração da raiz (Sanford & Adalawo 1973, Benzing *et alli* 1982, Pridgeon 1982, Benzing *et alli* 1983, Pita & Menezes 2002).

Benzing & Ott (1981) estabeleceram uma analogia entre célula de passagem exodermal e a célula-domo do tricoma bromelioide:

- absorção passiva e contenção temporária de umidade.
- dispersão da luminosidade, reduzindo a proporção da incidência de irradiância fotossinteticamente ativa disponível para fotoassimilação ou capaz de causar fotoinibição ou descoloração.
- em xerófitas é possível uma redução da carga de aquecimento do órgão utilizando uma pequena evaporação refrigeradora.

- Parênquima Cortical: Visto em vista transversal é constituído de células elípticas, ovaladas, isodiamétricas a poligonais, clorofiladas ou não, altamente vacuoladas e com numerosos espaços intercelulares presentes.

Freqüentemente possuem hifas e “novelos” de endomicorrizas, ambas nas camadas mais externas ou distribuídas amplamente por todo o córtex. Solereder & Meyer (1930) notam que as micorrizas podem destruir a epiderme e algumas das células corticais.

Idioblastos contendo ráfides, grãos de amido e outras substâncias ergásticas, podem estar presentes por todo parênquima cortical (Benzing *et alli* 1982 e Pridgeon 1982).

- **Endoderme:** Ao contrário do restante do córtex, a camada mais interna, a endoderme, possui um arranjo compacto e carece de espaços intercelulares (Glória & Guerreiro, 2003). Suas células são isodiamétricas, alongadas, menores que as do córtex externo e do periciclo, sendo vacuoladas.

Glória & Guerreiro (2003) informam que a endoderme é caracterizada pela presença de estrias de Caspary em suas paredes anticlinais (radiais e transversais). A estria, que lembra uma fita, está presente na porção média da parede primária, que é impregnada de suberina, sendo que às vezes lignificada.

Sendo a endoderme compacta e as estrias de Caspary impermeáveis à água e íons, todas as substâncias que entram e saem do cilindro vascular devem passar pelos protoplastos das células da endoderme. Portanto, estas células desviam o fluxo de solutos do apoplasto (via espaços intercelulares e paredes celulares) para o simplasto (através da membrana plasmática ou de numerosos plasmodesmos que fazem conexão entre as células).

A endoderme envolve o estelo em forma de um anel segmentado de células de paredes espessadas com suberina alternadas com camadas de ceras nas paredes tangenciais. Há também deposição de celulose que podem tornar-se lignificadas. Se isto só acontece na parede interna forma-se um espessamento em “U” e se ocorre na parede externa e interna, forma-se um espessamento em “O” (Glória & Guerreiro, 2003).

Células endodermis espessadas e nucleadas podem ocorrer opostas a cada grupo de células floemáticas, enquanto células endodermis de paredes finas e nucleadas ocorrem opostas a grupos de protoxilema. Estas últimas retêm as estrias de Caspary e não sofrem espessamentos adicionais. A elas, dá-se o nome de células de passagem endodermis (Pridgeon 1982; Glória & Guerreiro, 2003).

Região do Estelo ou Cilindro Central (sistema vascular)

É constituído pelo periciclo, xilema, floema e medula.

Conforme o conceito clássico de Van Tienghem e Douliot, o estelo (palavra que significa coluna) expressa a unidade de estrutura do eixo da planta (raiz e caule).

Segundo Esau (1960, 1974), a classificação do estelo em vários tipos baseia-se principalmente na distribuição relativa dos tecidos vasculares e não-

vasculares quando examinados no estágio primário do desenvolvimento do eixo. Assim temos:

a) Protostelo – é considerado o menos avançado filogenicamente e o tecido vascular forma uma coluna sólida. O floema pode circundar o xilema com uma camada relativamente uniforme, ou os tecidos vasculares podem entremear-se na forma de feixes ou placas. São comuns em plantas inferiores, mas também ocorrem em alguns caules de plantas aquáticas de angiospermas. O cilindro vascular das raízes das plantas com sementes são classificados como protostelo.

b) Sifonostelo ou estelo tubular – o tecido vascular se dispõe ao redor de um centro não-vascular, a medula. O sifonostelo e suas variações são característicos das Pteropsidas e também de raízes adventícias de monocotiledôneas.

c) Eustelo - o estelo é seccionado, tanto por lacunas foliares quanto por outras regiões fasciculares. São os estelos comuns as gimnospermas, dicotiledôneas e de algumas monocotiledôneas.

d) Atactostelo – é o estelo de muitas monocotiledôneas. O sistema vascular consiste de uma rede de feixes amplamente distribuídos.

Em raízes não especializadas de orquídeas, a sua grande maioria são monoestélicas (cilindro vascular único constituído somente de xilema e floema) sendo que a poliestelia (vários estelos sendo cada um provido de uma endoderme própria, com a medula presente ou ausente) ocorre em poucas espécies (Pridgeon & Chase, 1995). Ogura (1953), interpreta o surgimento da poliestelia não como uma bifurcação de um estelo simples, como White (1907) sustentou, mas como uma separação de traços da raiz originados ao nó proximal logo abaixo do primórdio meristemático.

- Periciclo: Localizado entre a endoderme e os tecidos vasculares composto de uma ou duas camadas de células, sendo a parte mais externa do estelo. Geralmente unisseriado, pode ser constituído de parênquima ou conter esclerênquima. Suas células alternam-se com grupos de xilema e floema primários (Glória & Guerreiro, 2003).

Pridgeon (1982) relata que o periciclo exhibe um desenvolvimento similar ao da endoderme. Suas células tornam-se lignificadas e na maturidade são arranjadas alternando segmentos de células de paredes finas e/ou espessas com células

nucleadas. Suas células de paredes finas, usualmente de 3 a 4 por segmento, estão situadas entre os segmentos de células de passagem endodermiais do lado de fora e o protoxilema do lado de dentro. As de paredes espessas, os elementos lignificados do periciclo, são diretamente centrípetos as células da endoderme de paredes espessas. Em todas as paredes, ocorrem pontuações simples, grandes e circulares.

Como parte do periciclo podem-se encontrar células fortemente espessadas denominadas de fibras substitutas, que são derivadas de divisões anticliniais.

Withner *et alli* (1974) informa que a endoderme e o periciclo não são bem limitados nas raízes de orquídeas.

- Xilema: É primário com o protoxilema periférico com vasos de espessamento espiralado. O metaxilema apresenta-se mais central e com vasos de espessamento escalariformes e / ou reticulados. Forma um maciço provido de projeções (arcos) que se dirigem ao periciclo, conferindo solidez ao cilindro vascular. Os cordões de floema se alternam com os arcos do xilema.

O número de arcos xilemáticos é variável, e as raízes podem ser classificadas em diarcas (dois arcos), triarcas (três arcos), tetrarcas (quatro arcos) e poliarcas (cinco ou mais arcos). O xilema é exarco, pois sua maturação ocorre centripetamente, com os elementos do protoxilema voltados para a periferia do órgão e os elementos do metaxilema para o interior deste. Separando o xilema do floema temos fibras substitutas pesadamente espessadas (Esau 1974, Withner *et alli* 1974, Pridgeon 1982, Bowes 1997).

- Floema: O floema é primário, oposto ao xilema, com o protofloema não diferenciado das células adjacentes do anel do periciclo e com metafloema central.

- Medula: Composto por células cilíndricas, vivas, podendo conter cloroplastos e abundante quantidade de amido. As paredes possuem pontuações simples. Lignificação evidente nas primeiras células periféricas e subseqüentemente as células mais centrais menos lignificadas. Ocorrem numerosos espaços intercelulares distribuídos simetricamente por toda a medula.

A anatomia vegetal e relações com a orquidiocultura

Em monoculturas não há diversidade vegetal e conseqüentemente, não há diversidade animal. É prática comum o uso de agrotóxicos e fertilizantes para resolver problemas relacionados a estes cultivos. Entretanto, pesquisas sobre a

resistência estrutural do corpo do vegetal vêm revelando aspectos muitos interessantes que colaboram com a possibilidade de minimizar o uso de agrotóxicos e otimizar o uso de fertilizantes, além de expressarem a preocupação de um melhor entendimento do dinamismo do vegetal frente às condições impostas pelos manejos (Marschner, 1995; Alves de Brito & Rodella, 2001).

Enfim, técnicas de propagação vegetativa como a micropropagação, a qualidade de forragens, a nutrição mineral e outras características como condições do solo, da água, da luminosidade, da temperatura exercem influência e/ou estão ligadas às características estruturais do vegetal e conseqüentemente afetam a sua produtividade.

Segundo Silva *et alli* (2005), em excelente trabalho de revisão bibliográfica sobre o tema em pauta, as estruturas de revestimento do corpo do vegetal também estão diretamente relacionadas com a fitotecnia, sendo que as relações entre os tecidos de revestimento e a produção vegetal expressam-se principalmente na fitopatologia, na forragicultura e na propagação vegetativa. Substâncias são geralmente depositadas nas estruturas de revestimento dos vegetais, tanto na superfície, quanto no interior das células de revestimento, principalmente nas folhas. Muitas das substâncias como as resinas, ceras, celulose, cortiça, dentre outras são matéria-prima para diversos usos, sendo que elas também expressam peculiaridades nas diversas áreas da fitotecnia.

Silva *et alli* (2005) apresentam uma lista de várias características anatômicas e suas relações com a produção vegetal e com a fitotecnia (Tabela 1). Comenta que o comportamento dos vegetais não permite uma padronização devido à dinamicidade e complexidade de suas diferentes espécies, dos variados ambientes e de suas inter-relações.

Conforme Morin (1999), a complexidade sistêmica aumenta, por um lado, com o aumento do número e da diversidade dos elementos e, por outro lado, com o caráter cada vez mais flexível, cada vez mais complicado e menos determinista das inter-relações. Uma planta pode manifestar sua resistência sob determinadas condições e manter ou não este caráter em outras condições. Assim, entende-se que o resultado da condição da estrutura do vegetal muitas vezes é uma razão indireta de dada situação, fato que inviabiliza também as análises reducionistas e padronizadas.

Silva *et alli* (2005) também comenta e cita exemplos da especificidade e da relatividade existente nas interfaces da anatomia vegetal com a produção vegetal. Eis alguns:

a) A qualidade da cutícula em maçã é fator importante para a sua comercialização. A síntese da cera da cutícula acontece até a senescência do fruto. Se ocorrer um ferimento, placas de cera são formadas para reparar e/ou proteger. Porém, a umidade, a temperatura, a saúde da planta e as substâncias aplicadas podem interferir nesse processo. Sem o reparo com a cera os frutos ficam expostos à dessecação na região da ferida (Curry, 2001).

b) A cutícula como uma estrutura de resistência aos patógenos e a pastagem dos insetos deve ser analisada com prudência, pois depende da quantidade e da composição química desta estrutura além das características do agente de inter-relação. Microorganismos considerados patógenos podem depender ou não de pressão mecânica para entrar na planta hospedeira. Além disso, a cutícula possui regiões descontínuas como em células secretoras de tricomas glandulares, em papilas de certas flores e até mesmo em poros (Cutter 1986; Agrios 1977).

c) Os estômatos são estruturas importantes para a produção vegetal, pois representam a porta de entrada e escoamento dos gases da fotossíntese, além de serem também porta de entrada para microrganismos. As diferentes espécies de plantas variam quanto ao número, forma e mobilidade dos estômatos, o que conseqüentemente interfere na capacidade fotossintética destas. Além disso, o comportamento dos estômatos sofre influências abióticas diretas (Larcher, 2000).

d) Os tricomas também se manifestam de diferentes maneiras de acordo com as condições oferecidas às plantas. A importância comercial do algodão, da paina, hortelã e tantas outras plantas de interesse medicinal ou condimento, estão diretamente relacionados aos tricomas (Cutter 1986).

Tabela 1 - Algumas características anatômicas das plantas e suas relações com a produção vegetal (Modificada e resumida de Silva *et alli* 2005).

CARACTERÍSTICAS

CUTÍCULA

Espessura.

A cutícula mais espessa pode:

- reduzir a digestibilidade por microrganismos ruminais.
- limitar a saída e entrada de inóculos de plantas infectadas;
- reduzir a exsudação de nutrientes e outras substâncias requeridas nos estágios iniciais de desenvolvimento de patógenos.

A cutícula menos espessa pode:

- dificultar a aclimação de plantas micropropagadas.

Cera epicuticular

- pode proporcionar resistência a patógenos que dependem da água para a germinação ou multiplicação, pois às vezes, impede a formação de um filme de água contínuo sobre a superfície celular.
- variações genéticas na forma da cera têm sido associadas com a resistência à seca;
- a cutícula lisa desprovida de cera tem pouca resistência às pulverizações.

ESTÔMATOS

Adição de fitormônios e o ambiente controlado em experimentos:

- ausência do mecanismo de fechamento;
- aumento no número de estômatos e no tamanho das células-guarda;
- aumento em número e redução do tamanho;
- redução do número de estômatos.

Incidência de menor intensidade luminosa (50% e 30% da luz solar total):

- pode ocorrer uma redução média de 20% e 40% do número de estômatos por mm².
-

Tabela 1 - Algumas características anatômicas das plantas e suas relações com a produção vegetal. (Modificada e resumida de Silva *et alli* 2005). continuação

Incidência de menor intensidade luminosa (50% e 30% da luz solar total):

- pode ocorrer uma redução média de 20% e 40% do número de estômatos por mm².

Estrutura estomática na relação com os microrganismos:

- estômatos podem ser facilitadores do acesso de microrganismos ao mesofilo foliar;
- estômatos que se abrem tardiamente durante o dia podem proporcionar resistência a esporos de certos fungos;
- morfologia da crista cuticular do estômato, peculiar a algumas espécies, pode impedir a entrada de bactérias;
- maior densidade estomática pode proporcionar resistência, apesar do patógeno penetrar na planta através destes.

Estresse hídrico:

- pode ocorrer um acréscimo de cerca de 50% do número de estômatos, porém, com redução significativa de tamanho (dessecação do protoplasma);
- pode ocorrer a redução do número dos estômatos;
- estômatos abaixo do nível das células epidérmicas ou ainda restritos às cavidades das superfícies das folhas;
- ao primeiro sinal de deficiência hídrica as plantas conservam os estômatos fechados.

Deficiência de nitrogênio:

- sob deficiência de nitrogênio, geralmente, desenvolvem-se folhas pequenas, com estômatos com problemas no mecanismo de abertura e fechamento.

Estrutura estomática na relação com a fotossíntese, respiração e transpiração:

- maior número de estômatos por área ajudam a explicar as maiores taxas de condutância estomática, transpiratória e fotossintética das plantas.
 - cultivares da mesma espécie e espécies do mesmo gênero podem diferenciar quanto à densidade estomática.
-

Tabela 1 - Algumas características anatômicas das plantas e suas relações com a produção vegetal. (Modificada e resumida de Silva *et alli* 2005). continuação

TRICOMAS

Morfologia e densidade:

- alta densidade pode interferir na continuidade do filme de água sobre a superfície da planta, dificultando a germinação dos esporos, a multiplicação de bactérias, a ovoposição de insetos adultos, a nutrição e a mobilidade de larvas;
- alta densidade é preferência para ovoposição de alguns insetos;
- tricomas em forma de gancho ou anzol podem contribuir como resistência a insetos nocivos;
- exsudados de tricomas glandulares podem matar microrganismos ou insetos por envenenamento, colando-o, repelindo-o ou impedindo o crescimento.
- tricomas calcificados e silificados podem ser resistentes aos insetos.

Densidade dos tricomas mediante as condições oferecidas

O aumento da densidade (dependendo da espécie) pode estar ligado a:

- ausência de Fe (ferro);
- ambiente seco e locais ensolarados (estresse hídrico);
- presença de umidade elevada.

A redução da densidade (dependendo da espécie) pode estar ligada a:

- deficiência de zinco (Zn);

LIGNINA

- as folhas de sombra podem ter menor proporção de tecido esclerenquimático;
 - a proporção de lignina pode aumentar com o acréscimo de temperatura;
 - o excesso de nitrogênio pode reduzir compostos fenólicos, conseqüentemente, a lignina das folhas;
 - a área ocupada pelos tecidos lignificados pode aumentar com o crescimento das plantas, tanto em folhas quanto em caules.
-

Tabela 1 - Algumas características anatômicas das plantas e suas relações com a produção vegetal. (Modificada e resumida de Silva *et alli* 2005). continuação

PARÊNQUIMA CLOROFILIANO

- em casos de micropropagação, os parênquimas clorofilianos podem apresentar alterações celulares causando vulnerabilidade à transferência das plantas para as condições externas.

Estresse hídrico

- pode ocorrer o aumento da densidade, redução dos espaços intercelulares e no tamanho das células do mesofilo.

Luz

- plantas umbrófilas submetidas a pleno sol podem apresentar redução de parênquima nas folhas que surgem.

Eficiência fotossintética

- maior proporção de tecido parenquimático pode estar relacionado com maior eficiência fotossintética;
 - pode ocorrer uma variação na quantidade dos tecidos parenquimáticos em folhas no sentido da posição inferior para a posição superior das plantas.
-

Estudos de anatomia vegetal ecológica que se relacionam com a orquidicultura de espécies amazônicas de orquídeas ainda são em número bastante reduzido, tendo apenas os trabalhos de Braga & Vilhena (1981); Bonates & Braga (1992); Lira, Bonates & Braga (1997) que a partir da análise de algumas relações anátomo-eco-fisiológicas sugerem tratos orquidoculturais relacionados à irrigação, radiação e nutrição.

Lira (2002) pesquisou a propagação *in vitro* de *Cattleya eldorado* utilizando diferentes meios de cultura.

Aspectos Fisiológicos

- Vias de assimilação do carbono: São conhecidos três modelos fotossintéticos essenciais, pelos quais as plantas verdes superiores fixam o dióxido de carbono e conforme Medina *et alli* (1976), Szarek & Troughton (1976), Medina (1977), Osmond (1978), Lüttge (1997), Larcher (2000) teriam, em síntese, as seguintes características:

1) Via Calvin-Benson (C₃): o mais comum entre as plantas. Possui um alto ponto de compensação de CO₂, fotorrespiração, ausência de bainha vascular com cloroplastos desenvolvidos e mesofilo estratificado ao redor do feixe vascular no clorênquima, cloroplastos granais (tilacóides empilhados) fixação diurna de CO₂, sendo a ribulose-disfosfato (RUDP) o carbono acceptor.

2) Via Hatch-Slack (C₄): Possui baixo ponto de compensação de CO₂, sem fotorrespiração detectável, com anatomia “Kranz” (mesofilo radial arranjado ao redor dos feixes vasculares no clorênquima), cloroplastos granais ou agranais (tilacóides em lamelas), fixação diurna de CO₂, sendo o fosfoenolpiruvato (PEP) o carbono acceptor e o produto estável é o oxaloacetato, que é convertido em malato ou aspartato. O malato é descarboxilado para produzir CO₂, onde é refixado pela RUDP carboxilase. O caminho C₄ ocorre primariamente em plantas de origem tropical, que crescem sob altas intensidades luminosas e altas temperaturas.

3) Via CAM (no idioma inglês, Crassulaceam Acid Metabolism). No português, CAM – (Metabolismo Ácido das Crassuláceas). Possui ponto de compensação do CO₂ e fotorrespiração variáveis, tecido assimilatório suculento,

vacúolos grandes, cloroplastos granal, fixação diurna e noturna de CO₂ e a presença de suculência anatomicamente detectável. A reação inicial de fixação de CO₂ é pelo malato, sendo semelhante ao caminho C₄ que é realizado sob escuridão. Durante períodos de iluminação, o malato é descarboxilado para a produção de CO₂, onde é fixado pela via C₃.

Medina & Troughton (1974), Medina *et alli* (1977), Arditti (1982), Larcher (2000) reportam que nas plantas CAM, a intensidade e a duração da fixação do CO₂ no escuro e na luz depende da espécie, do grau de desenvolvimento e condições do ambiente, mas em cactos suculentos, agave, aloés e muitas espécies de ***Orchidaceae*** e ***Bromeliaceae***, os ritmos dos ácidos carboxílicos são mantidos sob quaisquer circunstâncias.

Nas ***Orchidaceae***, ***Bromeliaceae*** e ***Cactaceae*** o metabolismo CAM evoluiu nas espécies terrestres vegetando em habitats xéricos. A adaptação para habitats sombreados, úmidos ou epifíticos é então um fenômeno secundário, sendo que o metabolismo CAM permanece como uma propriedade fisiológica não deletéria (Medina, 1996).

Evans (1971) considera que a distribuição taxonômica e os mecanismos fisiológicos conhecidos sugerem que o ciclo de Calvin-Benson (C₃) seja a via menos avançada de fotossíntese e, que as vias fotossintéticas CAM e C₄ sejam um suplemento à antiga via C₃.

Aspectos Ecológicos

De acordo com Avadhani *et alli* (1978,1980), um grande número de adaptações morfológicas, anatômicas e fisiológicas relacionadas ao estabelecimento em um dado habitat, podem ser encontradas nas ***Orchidaceae***.

Autores como Sanford (1974a, 1974b), Waechter (1980), Pridgeon (1983), Braga (1987a) informam que a adaptação ao hábito epifítico pela família ***Orchidaceae*** deu-se pela seleção evolutiva de caracteres tais como:

A) raízes com epiderme multisseriada (velame) – uma epiderme multisseriada que consegue absorver em apenas 15 minutos, de 30 a 70 % do próprio peso (Braga, 1987b; Larcher, 2000).

Sanford & Adanlawo (1973) informam que quanto mais seco o ambiente maior o número de camadas da epiderme multisseriada. A função das várias camadas de células periféricas das raízes de epífitas, principalmente a exoderme, seria a de conservação da água no meio interno, através da prevenção da transpiração e evaporação do tecido cortical. As raízes algumas vezes formam grandes emaranhados nidiformes capazes de colher e conservar detritos vegetais úteis para a planta. Segundo Hoehne, (1945), essa função também pode ser desempenhada em conjunto com as folhas e os pseudobulbos. Went (1940), Pridgeon (1983) reportam que os velames estocam também minerais.

B) suculência: as orquídeas freqüentemente apresentam suculência, podendo armazenar água e outras substâncias em raízes (carnosas), folhas (carnosas ou coriáceo-carnosas) e caules modificados denominados de pseudobulbos. (Witnher *et alli*, 1974; Benzing, 1986; Braga, 1987b).

As folhas suculentas e coriáceas das orquídeas epifíticas são bem mais resistentes à dessecação e proporcionam dificuldades para a herbivoria (Janzen, 1980).

C) desenvolvimento da via CAM (Witnher 1974).

D) sementes: muito pequenas leves e numerosas, podem ser transportadas pelo vento ou pela água de uma parte para outra, em qualquer época, transpondo muitas barreiras fitogeográficas. (Sanford, 1974a; Braga, 1987a).

E) associação mimercófila: As sementes da orquídea germinam nos detritos orgânicos dos formigueiros onde, além de existir o pH ideal para germinação, encontram-se acumulados os nutrientes necessários para o seu desenvolvimento. Atraindo as formigas, as plantas conseguem uma proteção biológica contra os herbívoros que, eventualmente, viriam a causar-lhes danos (Braga & Lacerda, 1982).

Braga (1983) chama atenção para o fato de que as epífitas verdadeiras, além de terem adaptações especiais, geralmente germinam sobre uma determinada planta (hospedeiro) e nela permanecem durante todo o seu ciclo de vida, sem entrarem em contato com o solo. Entretanto, existem plantas epífitas que podem ser encontradas ocasionalmente vivendo no substrato terrestre, o que seria um hábito secundário ocasional.

Situação semelhante à descrita foi encontrada por Braga (1977, 1982b), Bonates (1987; 1993) e Bonates & Braga (1992), ao estudarem espécies de ***Orchidaceae*** ocorrentes no substrato terrestre da vegetação de campina aberta e campina sombreada da Reserva Biológica INPA/SUFRAMA. Os autores encontram nove espécies de epífitas secundariamente terrestres ocasionais, três pseudoterrestres e duas terrestres e pseudoepífitas em uma amostragem de quatorze espécies. Eles reportam que muitas destas orquídeas possuem o hábito primário epifítico, mas por vários fatores, caem do substrato e encontram no estrato terrestre da campina, condições ideais de sobrevivência, tais como drenagem e intensidade luminosa.

Estratégias adaptativas

A maioria dos trabalhos que tratam de aspectos ecológicos das orquídeas epífitas e/ou outras epífitas vasculares na região neotropical, restringem-se a habitats de montanha (Consultar Holttum, 1960; Sanford, 1974a, 1974b; Walter, 1983 para uma revisão).

Na presente pesquisa, analisou-se, a partir de parâmetros morfo-anatômicos e ecofisiológicos (**e.g.**, o escleromorfismo), aspectos das estratégias adaptativas que orquídeas nativas da campina amazônica, de hábito primário epifítico e secundariamente, utilizam perante as condições rigorosas de oligotrofismo, de luminosidade e dessecação, assim como, deu-se ênfase a algumas características foliares morfo-anatômicas que são importantes para a sobrevivência das orquídeas neste ecossistema.

A seguir, uma breve retrospectiva sobre as citadas estratégias adaptativas.

Oligotrofismo

Kummerow (1973) *apud* Marín & Medina (1981), reconhece as esclerófitas como um grupo “fitoplástico”, adaptável a uma ampla gama de condições.

Oppenheimer (1970) Morrow & Mooney (1974), consideram que o baixo requerimento de N e P juntamente com a resistência a déficits hídricos, são requisitos preponderantes na distribuição das esclerófitas e que estas características

estão fixadas geneticamente e lhes conferem a possibilidade de explorar ambientes oligotróficos.

A esclerofilia pode ser interpretada como uma consequência evolucionária da pressão seletiva imposta por solos oligotróficos, principalmente com deficiência de P, em regiões úmidas ou com invernos e verões secos (Beadle, 1966; Loveless, 1961, 1962).

Medina *et alli* (1978) e Sobrado & Medina (1980), interpretam a esclerofilia como uma resposta da planta a solos arenosos oligotróficos e com grande variação no nível de água. Plantas esclerófilas seriam bem adaptadas a tais ambientes porque tem um metabolismo que funciona em baixos níveis de P e N e por possuírem uma estrutura foliar que presumivelmente reduz ou tolera a perda de água.

Lange & Lange (1963); Sobrado & Medina (1980) e Marín & Medina (1981) comentam que as folhas esclerófitas possuem maior termostabilidade e são mais resistentes ao déficit hídrico do que as mesófitas, sendo que as folhas esclerófitas não são restritas a habitats secos, encontrando-se distribuídas em todo o gradiente de precipitação das zonas tropicais e que este fato indica que, a seleção de folhas esclerófitas não está associada primariamente com o déficit hídrico. Mooney & Dunn (1970b) dizem que elas fotossintetizam por todo o ano.

Em ambientes oligotróficos uma das estratégias utilizadas pelas plantas para contornar a baixa disponibilidade de nutrientes, pode ser a construção de novos órgãos por meio de retranslocação dos minerais absorvidos e que já haviam sido empregados em outras partes da planta. Essa reutilização possibilita a conservação dos nutrientes por mais tempo no corpo da planta. Para isso a abscisão foliar é reduzida e individualizada reduzindo a produção de matéria seca.

A programação endógena (genotípica, morfo-genética ou hormonal) de um crescimento reduzido, facilita a manutenção de uma concentração suficiente de substâncias minerais nos tecidos, possibilitando ma melhor utilização do suprimento de nitrogênio e fósforo através das diminuições harmônicas das taxas metabólicas. (Larcher, 2000).

Medina *et alli* (1990) estudaram o conteúdo nutricional, área foliar específica e espessura foliar de espécies esclerófilas do alto rio Negro, nos

seguintes ecossistemas; terra firme, caatinga amazônica alta e bana, comparando-as com esclerófilas do Mediterrâneo. Apesar de sua estrutura esclerófila, as folhas das espécies estudadas são relativamente intolerantes à seca. Durante períodos sem chuva, a condutância estomatal foliar diminui acentuadamente evitando o desenvolvimento de uma grande pressão xilemática negativa. O superaquecimento é evitado por muitas espécies por uma pronunciada inclinação da superfície foliar.

O referido autor conclui que a estrutura esclerófila não é necessariamente uma adaptação para seca, mas é, provavelmente, uma seleção para ambientes pobres. Esta conclusão leva a confirmar a evidência relatada por vários autores de que esclerófilas podem ganhar predominância em solos deficientes em P não só em áreas úmidas, mas também semi-áridas. Chama atenção ainda, para o fato de que florestas fisionomicamente similares as campinas amazônicas perto de São Carlos do Rio Negro tem sido descritas nas Guianas (Richards, 1957) e na Ásia (Brünig, 1970; Specht & Womersley, 1979).

Klinge (1985) estudando os níveis de nutrientes foliares e o comprimento foliar de 14 espécies lenhosas de campina comparou-as com outras áreas geoquimicamente ricas como as várzeas, concluiu que a campina está muito abaixo e que os níveis de bioelementos são próximos aos da terra firme.

Herrera *et alli* (1978) esclarece que as florestas úmidas do alto rio Negro, tanto as do tipo de terra firme quanto à do complexo de caatinga Amazônica crescem em solos que podem ser considerados como extremamente oligotróficos. Cuevas & Medina (1986) comenta que este oligotrofismo resulta, entretanto, de causas diferenciadas, a saber:

- Florestas de terra firme que nunca são inundadas, possuem quantias relativamente altas de P imobilizadas nos horizontes superiores do solo, são relativamente ricas em N e notadamente pobres em Ca e Mg.

Cuevas (1983) informa que florestas altas de caatinga são freqüentemente encharcadas durante e depois de pesadas chuvas. A decomposição da matéria orgânica é mais lenta que a da terra firme, devido à anaerobiose e a qualidade da folha, conseqüentemente, o N do solo é muito pouco aproveitável. A Floresta de Bana possui um nível alto de água após chuvas pesadas e o teor de todos os nutrientes do solo é mais baixo, especialmente N e P.

Por um outro lado, Rizzini (1997) não concorda com a influência dos nutrientes sobre a morfogênese vegetal. A base de sustentação de seus argumentos se apóia nas premissas de que “Uma coisa são dados experimentalmente obtidos e outra, muito diversa, é a implicação ecológica dos mesmos” e ainda “. A transferência do laboratório para a Natureza (ou passagem da Fisiologia para a Ecologia) pode tropeçar em barreiras impostas pela ação modificadora (ou prevalecente) de fatores outros, interferentes”.

Comenta ainda que sob uma vegetação em equilíbrio natural, As concentrações de nutrientes pouco variam em vista dos sistemas de reincorporação ao solo dos minerais retirados pelas raízes, devolvidos pela massa de resíduos decompostos na superfície ou na profundidade e pela lavagem do ar e das copas pela água pluvial. Explica que os nutrientes são basicamente importantes para a economia orgânica, mas sua ação sobre a morfogênese é indireta, através da nutrição. Somente em condições extremas de excesso ou de ausência é que influem diretamente – mas essas condições não são encontradas na natureza, senão localmente.

A respeito da relação entre características escleromórficas e a influência do N e do P, o citado autor opina, em síntese, o seguinte:

- Os dados experimentais gerados em ensaios laboratoriais sobre a ação dos sais solúveis de N, tanto na carência ou excesso deste, tem aplicabilidade reduzida. O conceito de oligotrofismo edáfico que se tem é restrito, visto depender de plantas cultivadas, dotadas de elevadas exigências nutritivas porque são relacionadas com a produção. Rizzini *op. cit.* chama atenção para as afirmações de Bonner & Galston (1955) comentam que “O nitrogênio contido em um determinado solo tende a permanecer constante e com valor característico para cada complexo particular de condições ambientais e para cada tipo especial de vegetação”

Considera que é impossível acreditar na influência morfo-genética da deficiência nitrogenada em condições naturais – quando é patente que os sais de N são mais copiosos nas regiões de vegetação “xeromórfica” ou “xerofítica”.

Rizzini *op.cit.* considera que as características esclerófilas devam ser classificadas como heliomórficas, separando de sua origem, a seca e o oligotrofismo. P é um nutriente geralmente escasso, particularmente em solos

tropicais – bem entendidos hoje como solos pobres em geral não podendo, portanto, sua escassez utilizada como fator para explicar a esclerofilia.

Rizzini *op. cit.* evoca os experimentos de Dasonville (1898). Medisch (1966b), Atkinson (1973) e Atkinson & Davison (1973) entre outros, para sedimentar sua opinião. Os dois últimos autores estudaram os efeitos da carência do P sobre numerosas ervas de habitats muito diversos, usando soluções nutritivas sem e com (40ppm) P, onde os resultados foram notavelmente uniformes. Os autores examinaram o crescimento, a hidratação, o conteúdo de água, o déficit hídrico, o peso seco, etc., e deixaram as plantas sem rega para observarem as diferenças concernentes à resistência à seca. O crescimento, principalmente o foliar, foi severamente afetado pela carência de P, exibindo um aspecto suculento, devido a um aumento da matéria sólida e não de hidratação, que chega a reduzir-se de 81% em relação ao controle. O déficit hídrico era maior nas plantas deficientes. Estas, sem regas, levavam de duas a cinco vezes mais tempo para revelarem sinais de falta de água e não murchavam como os controles, mas secavam sem flacidez dos limbos. A redução do conteúdo hídrico, diminuindo as células e concentrando a matéria sólida, faz as folhas se tornarem rígidas.

O fato dos espécimes crescidos sem P serem um pouco mais resistentes, em confronto com os fatos relatados, torna para Rizzini, bastante remotas a possibilidade de a carência fosfórica explicar a esclerofilia.

Luminosidade

Dentro de uma determinada comunidade os gradientes microclimáticos são bem evidenciados. A parte aérea das plantas recebe radiação de vários tipos e por todos os lados:

- radiação solar direta espalhada na atmosfera;
- radiação difusa em dias nublados;
- radiação refletida da superfície do solo.

Por este motivo, a maioria das plantas ordena sua superfície de assimilação de forma que poucas folhas recebam radiação solar direta permanentemente, ficando a maioria dos limbos foliares parcialmente sombreados, recebendo radiação

difusa. Como estratégia para atenuação da luminosidade, as folhas adotam vários ângulos em direção ao horizonte. Assim temos, folhas eretas, suberetas, arcuadas, folhas posicionadas em perfil, folhas com o ápice voltado para baixo com se estivessem penduradas, folhas em forma de cilindro, folhas escamiformes, entre outras (McMillen & McClendon, 1979; Whatley & Whatley, 1982; Juniper & Jeffrey, 1983; Jones, 1992; Larcher, 2000).

Quando a radiação incide sobre as folhas, uma parte é refletida e outra é absorvida e o restante é transmitido. A radiação total que retorna da folha é composta pela radiação refletida pela superfície foliar e parte pela radiação espalhada pelo interior do limbo. A capacidade de reflexão foliar depende da natureza da superfície *e. g.*, pilosa, cutinosa, rugosa, *etc.* (Lyshede, 1982; Juniper & Jeffrey, 1983; Karabourniotis *et alii*; Larcher, 2000).

No interior do mesofilo, a maior parte da radiação é absorvida, sendo que durante sua passagem pela folha à radiação atravessa sucessivas camadas de células e sua intensidade declina exponencialmente (Terashima & Saeki, 1985). Nos espaços intercelulares, a radiação é totalmente refletida e, dependendo da estrutura e quantidade de cloroplastos, a folha absorve em média, 60% a 80% da radiação fotossinteticamente ativa. Os idioblastos (em algumas suculentas) e os feixes de fibras (em esclerófilas) facilitam a passagem da luz pelas camadas de mesofilos espessos. (Vogelmann & Björn, 1986). Muitas herbáceas das florestas tropicais úmidas que vivem em ambientes sombreados, têm em sua epiderme superior células no formato de lentes que concentram a fraca radiação em grupos de cloroplastos no mesofilo (Dickson, 2000).

A radiação ultravioleta é detida em grande parte pela cutícula e pela parede externa suberizada da epiderme, bem como pelos compostos fenólicos do suco celular das camadas mais externas.

Larcher (2000) reporta que a planta responde a radiação exibindo em seu metabolismo, desenvolvimento e morfologia, diversos tipos de adaptações ambientais (modulativas e modificativas) e genéticas (evolutivas), a saber:

a) Adaptações modulativas - ocorrem rapidamente e são temporárias *e. g.*, movimentos de fotomodulação em folhas, movimentos fototrópicos, fotonásticos e fototáticos.

b) Adaptações Modificativas – adaptam as plantas às condições de pressão do ambiente, durante o período de crescimento, mantendo as características estruturais da planta, **e.g.**, adaptações estruturais e metabólicas entre folhas de sol e de sombra.

c) Adaptações evolutivas – são de caráter genotípico e determinam as diferenças, às vezes muito notáveis, que aparecem na ecologia de distribuição de várias espécies e ecótipos de plantas. Assim, as plantas de sol podem adaptar-se a sombra e as plantas de sombra exibem comportamento análogo (porém inverso).

As adaptações modulares, modificativas e evolutivas não se excluem mutuamente, mas se superpõem de tal modo, que permitem ajustamentos precisos, garantido assim, uma melhor adaptabilidade.

As plantas também podem ser divididas, segundo Richards (1952); Walter (1971), quanto a sua necessidade de luz em: umbrófilas – as que crescem no chão e nos troncos das árvores; semi-heliófilas – as que crescem margeando a vegetação ou nos galhos; heliófitas – as que crescem em pleno sol.

Segundo Davidson (1967), a luz é um dos mais importantes fatores ambientais que influenciam no desenvolvimento das orquídeas.

Withner (1959) relata que exemplares nativos de *Cattleya* da América do Sul criados em casa de vegetação, quando comparados com exemplares nativos criados no seu habitat natural mostraram os seguintes efeitos formativos influenciados pelos níveis de luz:

a) Plantas nativas no ambiente natural. – são pequenas, roliças com folhas duras e coriáceas, com uma distinta cor amarelo-esverdeada e as folhas estalam quando curvadas.

b) Plantas nativas cultivadas em casa de vegetação – plantas altas e mais suculentas, com folhas estreitas, com tons verdes escuro e pobres em produção de flores.

Salvestrini, (2002) estudando a distribuição espacial e o comportamento de forrageio de *Encyclia mapuerae* e *Epidendrum huebneri* na Reserva Biológica de Campina do INPA/SUFRAMA conclui que a luminosidade explica a distribuição espacial das duas espécies.

Medina *et alli* (1978,1990) informa que várias espécies esclerófilas de floresta tropical chuvosa e do tipo vegetacional bana na Amazônia, evitam o superaquecimento causado pela abundância de incidência luminosa com uma pronunciada inclinação da superfície da folha. Na bana, 55% das espécies estudadas, apresentaram ângulos (relativo ao eixo vertical) menores que 45°. O alto grau de inclinação foliar em todas espécies da bana é uma característica desta vegetação.

Dessecação

A dessecação nas plantas é adiada por todos mecanismos que capacitam a planta a manter um conteúdo hídrico favorável nos tecidos por maior tempo possível, apesar do déficit hídrico do substrato e da atmosfera. A capacidade de estocagem água e os mecanismos para evitar a dessecação, alcançam um máximo de eficiência quando estão acoplados aos mecanismos de redução da superfície transpirante e da alta resistência à transpiração pela via epidérmica (Kramer & Kozlowksi, 1979; Turner & Kramer, 1980; Salisbury, 1996; Larcher 2000).

Coutinho (1964), Jones (1992), Lütge (1997), chamam a atenção para o fato de que epífitas e algumas herbáceas terrestres vivem em condições edáficas e microclimáticas que com relativa facilidade podem tornar-se áridas. Por isto, muitas destas plantas se comportam como espécies altamente homeohídricas, apresentando grande controle de seu balanço hídrico. Notadamente, as plantas CAM ocupam, principalmente, lugares com secas periódicas ou pobres em substratos. Segundo Larcher (2000), entre as ***Bromeliaceae*** e ***Orchidaceae*** epífitas, cerca de 50 a 60 % destas, são plantas com metabolismo CAM.

Mais de 20.000 espécies de plantas pertencentes a 25 famílias possuem a assimilação CAM. Entre elas, temos representantes com hábitos epifíticos e aquáticos de pteridófitas, mono e dicotiledôneas, assim como, foi detectado que esta capacidade de efetuar o metabolismo CAM pode se restringir somente a um determinado órgão de uma planta (Szarek & Thing, 1977; Griffiths, 1989). Em orquídeas **e.g.**, Arditti & Dueker (1968) informam que as flores verdes de *Cymbidium*, especialmente as sépalas, fixam CO₂ tanto na luz quanto na obscuridade.

Medina (1996) comenta que nas florestas úmidas, as famílias **Orchidaceae** e **Bromeliaceae** possuem um grande número de gêneros com representantes C₃ e CAM. Nas **Orchidaceae**, no gênero *Bulbophyllum* (com mais de 1000 espécies epifíticas) e *Dendrobium* (900 espécies epifíticas) existe uma variação quase que contínua nos valores da $\delta^{13}\text{C}$ menor do que -30% à -12% . A atividade CAM nestes gêneros é correlacionada com o desenvolvimento da suculência (Withner *et alli*, 1986).

A larga distribuição das plantas CAM entre os vegetais e a multiplicidade de variações desse processo, permite supor, que o mecanismo de assimilação de CO₂ se estabeleceu em diferentes linhas evolutivas. A característica comum mais marcante destas plantas é a sua baixa exigência, que permite a ocupação de variados nichos. A ocupação deste nicho se dá por uma passagem evolutiva gradual (que é mais facilmente detectada dentro de um gênero) da via C₃ para o tipo intermediário C₃/CAM, até o tipo completamente dependente do metabolismo CAM, ou por meio de uma diferenciação bastante específica diretamente conduzida para a via CAM, como o ocorrente para algumas plantas de ambientes aquáticos oligotróficos (Lösch, 1987).

Bonates (1987, 1982) reporta que das quatro subfamílias da família **Orchidaceae** que ocorrem no Brasil, de acordo com Pabst & Dungs (1975, 1997), foram notadas a presença de representantes das subfamílias **Neottioideae** e **Epidendroideae** vegetando no estrato terrestre da campina. Dentro das **Neottioideae**, o gênero *Sobralia*, com as espécies *Sobralia fragrans* Lindl. e *Sobralia macrophylla* Rchb. f. enquadram-se como plantas de via C₃. Nas **Epidendroideae**, na tribo **Epidendreae**, a distribuição das vias C₃ e CAM estiveram indistintamente distribuídas. Na mesma subfamília, na tribus **Vandaeae**, apenas ocorreu à via de fixação de CO₂ do tipo C₃.

É interessante assinalar, segundo Pabst & Dungs (1975, 1977), que a subfamília **Neottioideae**, tribo **Neottieae**, subtribo **Sobralinae** e o gênero *Sobralia* são menos avançados evolutivamente do que a subtribo **Epidendroideae** e seus representantes anteriormente citados (Bonates, 1987, 1992).

Black (1973), Osmond *et alli* (1973), Medina *et alli*, (1977), Lüttge (1997), Larcher (2000) informam que plantas CAM são ambientalmente sensíveis e podem

usar facultativamente os caminhos fotossintéticos do CO₂, de acordo com o desenvolvimento das condições ambientais **e.g.** suculentas que são convencionalmente C₃ ao passarem por períodos de estresse hídrico, adotam facultativamente a via CAM, retornando ao modo C₃ quando cessa o mesmo.

De acordo com as condições ambientais, suculentas CAM, entre elas, as ***Orchidaceae***, utilizam como estratégia adaptativa de sobrevivência a períodos de estiagem, acompanhados de temperaturas elevadas e de grande intensidade luminosa durante o dia e de baixas de temperatura à noite, o seguinte comportamento: Durante as horas de temperaturas elevadas da parte clara do dia, com as raízes e os córtexes das árvores secos e uma baixa umidade relativa, os estômatos se fechariam, conservando a água absorvida nos tecidos; à noite, com a umidade relativa alta e com a temperatura baixa, os estômatos se abririam e a relação temperatura/umidade relativa não induziria um “déficit” hídrico “, sendo que nesta oportunidade é que ocorreria a assimilação do CO₂, que seria estocado nos vacúolos e, com a presença da luminosidade durante o próximo dia, seria descarboxilado e sintetizado. Na literatura, se denomina como “Efeito de Saussure” este fenômeno (Coutinho, 1963, 1969, 1970; Medina, 1987,1974; Wiesberg,1981; Braga, 1981c; Bonates, 1987, 1992).

Como foi visto anteriormente, as ***Orchidaceae*** que vegetam na campina também convivem periodicamente, durante o ano, com uma situação edáfica e microclimática semelhante à descrita acima, como comprovado por Bonates (1987, 1992), Bonates & Braga (1993) que registraram a citada estratégia para orquídeas que vegetam no estrato terrestre da campina ao fazerem correlações entre a anatomia foliar e tipos de fixação de CO₂. Das quatorze espécies estudadas, seis adotam, facultativamente, em períodos quentes e secos, a via CAM, possuindo vários caracteres anatômicos xeromórficos, tais como estômatos protegidos por projeção cuticular, cutícula espessa, hipoderme esclerificada, ninhos de fibras esclerenquimáticas e suculência anatômica. Oito espécies possuem somente a via C₃, não apresentando uma via alternativa para períodos quentes e secos. Esta falta é compensada pela presença de pseudobulbos, raízes carnosas e com velam e pela perda estratégia das folhas.

Raghavendra & Das (1978), reportam que a via C₄ já foi demonstrada em aproximadamente 18 famílias de plantas e, fortuitamente, Nuernbergk (1963), Kluge

& Ting (1978), Arditti (1979), sugerem a possibilidade de que a via C₄ possa existir em ***Orchidaceae***, sendo que as fotossínteses C₃ e CAM já foram bem comprovadas neste táxon.

Adaptações morfológicas foliares

A redução de tamanho e a rigidez das folhas são características de resistência à seca. Devido a isto, autores como Walter (1968) e Seddon (1974), informam que folhas esclerófilas são descritas como xeromórficas e esclarecem que em climas iguais ao do Mediterrâneo (seco e quente), existem plantas com folhas de comprimento mediano.

Em climas com verões secos e invernos úmidos, as folhas escleromorfas sempre-verdes tem sido interpretadas como uma estratégia ecológica bem sucedida para longos períodos de seca do verão (Di Castri, 1973). Para Mooney & Dunn, (1970b) isto é aceitável, mas ressalvam que, aparentemente, o sistema de raízes profundas é menos importante para a resistência a seca do que a estrutura da folha, já que estas plantas são mais capazes de explorar solos com uma reserva de água abundante do que as raízes superficiais das espécies decíduas.

Estudos sobre relações hídricas em plantas de clima Mediterrâneo mostram a importância da transpiração para evitar a temperatura foliar extremamente alta. Essas plantas são termo-estáveis, porque não permitem a redução da transpiração durante a escassez hídrica no verão (Lange & Lange, 1963; Dunn, 1975). Como citado anteriormente, o impedimento da alta temperatura foliar pode ser também atingido pela redução da quantidade de energia absorvida da luz incidente pela folha, sendo esta redução alcançada pelo progressivo ajuste do ângulo foliar a radiação incidente, principalmente durante períodos de fluxos de maior densidade de luz e temperatura do ar (Medina *et alli* 1978; Larcher, 2000).

Adaptações da anatomia foliar de *Orchidaceae*

Withner *et alli* (1974) chama atenção para as seguintes considerações sobre as adaptações ecológicas relacionadas com a anatomia foliar de ***Orchidaceae***:

Os tipos de folha de orquídeas devem ser relacionados com o ambiente que vegetam e as modificações dos tipos coriáceas, carnosas e plicadas estão diretamente relacionadas com a ecologia do indivíduo e não com um gênero determinado.

É fato freqüente que diversas orquídeas que compartilham o mesmo nicho ecológico possuam tipos similares de folhas, quer estas espécies estejam estreitamente relacionadas ou não.

Os tipos de folhas de orquídeas são um resultado direto de modificações que as capacitam a suportar um micro-habitat específico e devem ser vistas com tais.

A folha plicada proporciona uma grande área de superfície para exposição à luz visando à otimização fotossintética, particularmente em locais úmidos e sombreados. A desidratação não chega a ser um problema crucial, pois a estocagem de alimento e água é efetuada em raízes, cormos e rizomas carnosos ou caules suculentos.

Pode-se considerar que as orquídeas evoluíram vegetativamente a partir do desenvolvimento do hábito epifítico e das folhas plicadas juntamente com pseudobulbos, o que as capacitou a habitar novos nichos.

A evolução e proliferação de orquídeas têm sido acompanhadas por respostas aos ambientes onde as precipitações e as temperaturas são sazonais, e o sol e o calor são mais diretos do que em florestas úmidas sombreadas. Estas condições mais xéricas, implicam como pré-requisito para a sobrevivência, uma grande capacidade de estocar e reter água. As folhas coriáceas moles e carnosas são exemplos de esplêndidas modificações para estocagem de água, mas dependem de um ambiente um tanto sombreado ou fresco; as folhas coriáceas duras representam o máximo de eficiência em estocagem hídrica. As células epidérmicas fortemente espessadas e, o mais importante, as camadas de fibras esclerenquimáticas, são excelentes proteções contra a desidratação.

Proposições

Este estudo é a continuidade das pesquisas realizadas por Braga & Bonates iniciadas em 1987 em ecossistema de campina amazônica, que buscam correlacionar dados de anatomia ecológica, ecofisiologia, ecologia, fitossociologia e evolução de orquídeas nativas.

Espera-se contribuir para o aumento da compreensão sobre a biologia das **Orchidaceae** em geral e, em particular, para as da Amazônia brasileira, com um substancial incremento de conhecimento, pois como foi mostrado anteriormente, existe uma carência de conhecimento básico sobre as mesmas.

As informações geradas ajudarão ainda a compor um banco de dados sobre as espécies de **Orchidaceae** das campinas da Amazônia brasileira, que por sua vez, beneficiará o Banco de Germoplasma de Plantas Ornamentais da Amazônia Brasileira do Departamento de Biologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Amazonas.

Possivelmente estas espécies serão umas das poucas **Orchidaceae** que possuem a possibilidade de ter seu germoplasma (Reserva Biológica de Campina do INPA) totalmente caracterizado, pois está sendo estudada conjuntamente a sua fitossociologia, biologia reprodutiva, biologia molecular, anatomia ecológica, ecofisiologia, cultura de tecidos e fungos endofíticos, proporcionando condições para a reconstrução e/ou conservação destes ecossistemas e ainda, para a orquidicultura e manejo auto-sustentado das mesmas.

A pesquisa aqui desenvolvida, em sua forma ampla, visa, a partir da integração de dados anátomo-eco-fisiológicos, fornecer subsídios que contribuam para o entendimento das estratégias de ocupação e sobrevivência no ecossistema de Campina por diversas espécies de orquídeas amazônicas.

De forma mais específica, procura:

a) Descrever e classificar morfo-anatomicamente a lâmina foliar das espécies estudadas, dando-se ênfase as características ligadas diretamente ao fluxo hídrico, luminosidade e nutrientes na planta.

b) Indicar caracteres anômicos foliares de natureza morfo-genética e os de natureza morfo-adaptativa nas espécies estudadas.

c) Verificar a existência de síndromes adaptativas morfo-anatômicas e ecofisiológicas nas espécies em estudo.

d) Discriminar as vias metabólicas de assimilação do carbono das espécies estudadas.

f) Sugerir tratos culturais e/ou de manejo para as espécies estudadas.

METODOLOGIA

Área de estudo

A pesquisa foi realizada com material botânico coletado na Reserva Biológica de Campina do INPA-SUFRAMA, Br 174 (rodovia Manaus - Caracaraí), km 45, entre as coordenadas geográficas 2^o 30' 00" de latitude Sul e 60^o 00' 00" de longitude Oeste de Greenwich e altitude de 44 metros sobre o nível do mar (Ribeiro & Santos, 1975).

Selecionou-se este local por ser o mesmo de fácil acesso, ter segurança e por ser uma reserva que já possui uma razoável informação científica **e.g.** estudos realizados por Anderson (1981), Anderson **et alli** (1975,1981), Bonates (1987,1992) Bonates & Braga (1993), Braga (1977, 1979, 1982b), Braga & Braga (1975), Ferreira (1977), Lisboa (1975), Lisboa R. (1976) Luizão (1995), Prance (1975), Ribeiro & Santos (1975) Ribeiro **et alli** (1978), Salvestrini, 2002; Santos & Ribeiro (1975), Schubart (1983), entre outros.

Material de estudo

Folhas e raízes absorventes completas e totalmente distendidas de espécies de **Orchidaceae** de hábito primário epifítico ocorrentes na vegetação de Campina da Reserva Biológica do INPA, conforme Braga (1977).

Para aferição de todos os parâmetros foliares desta pesquisa, foram analisadas e coletadas folhas perfeitamente desenvolvidas das espécies selecionadas, na quantidade de dez a trinta folhas, de sete a cinquenta indivíduos por espécie, conforme a quantidade média de folhas de cada uma.

A partir de Braga (1977) foram escolhidas e estudadas cerca de vinte e cinco (25) espécies epifíticas de **Orchidaceae** e estas, se encontram ordenadas na tabela 2. Contudo, muitas dessas espécies são uni ou bifolioladas, ou são micrófilas ou então não possuíam um número abundante de indivíduos que permitisse a retirada de muitas folhas para serem processadas anatomicamente e principalmente, para os

Tabela 2 - Lista das espécies de *Orchidaceae* epifíticas estudadas que vegetam em uma Campina amazônica. (de acordo com Pabst & Dungs, 1975, 1977; Braga, 1977, 1982b).

SUBFAMÍLIA	TRIBUS	SUBTRIBUS	GÊNERO E ESPÉCIE
<i>Neottioideae</i>	<i>Neottieae</i>	<i>Sobrallinae</i>	<i>Sobralia fragrans</i> Lindl <i>Sobralia macrophylla</i> Rchb. f.
<i>Epidendroideae</i>	<i>Epidendreae</i>	<i>Dendrobiinae</i>	<i>Bulbophyllum setigerum</i> Lindl. <i>Encyclia amicta</i> (Lindl.) Schltr. <i>Encyclia fragrans</i> (Sw.) Lemée. <i>Encyclia tarumana</i> Schltr. <i>Encyclia vespa</i> (Vell.) Dressl. <i>Epidendrum compressum</i> Jacq. <i>Epidendrum huebneri</i> Schltr. <i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq. <i>Epidendrum sculptum</i> Rchb. f. <i>Epidendrum strobiliferum</i> Rchb. <i>Cattleya eldorado</i> Lindl. <i>Brassavola martiana</i> Lindl.
	<i>Vandeeae</i>	<i>Zygopetalinae</i>	<i>Bifrenaria longicornis</i> Lindl. <i>Maxillaria</i> sp. <i>Maxillaria camaridii</i> Rchb. f. <i>Maxillaria pauciflora</i> Barb. Rodr. <i>Maxillaria pendes</i> Pabst. <i>Maxillaria rudolfi</i> Hoehne. <i>Maxillaria tarumaensis</i> Hoehne. <i>Maxillaria uncata</i> Lindl. <i>Maxillaria villosa</i> Barb. Rodr. <i>Ornithidium parviflorum</i> (P & E) Rchb. F. <i>Rudolfiella aurantiaca</i> (Lindl.) Hoehne.

testes fisiológicos, sem que isto afetasse a população da espécie na Reserva Biológica de Campina. Por este motivo, algumas poucas espécies não foram contempladas em alguns testes fisiológicos que exigiam em sua execução, uma grande quantidade de material foliar.

O material estudado foi identificado por Pedro Ivo Soares Braga, especialista na família Orchidaceae, sendo o material testemunho depositado no Herbário do INPA.

Das espécies selecionadas, quatorze tiveram suas folhas anteriormente pesquisadas por Bonates (1987, 1992) e Bonates & Braga (1993) em estudos anatômicos, fisiológicos e de distribuição espacial de espécies do estrato terrestre da Reserva Biológica de Campina do INPA-SUFRAMA, por possuírem indivíduos vegetando no referido estrato, o que motivou a inclusão das citadas espécies naquele trabalho.

Para folhas e raízes dos indivíduos epifíticos das vinte e cinco espécies aqui elencadas todos os dados gerados na presente pesquisa são inéditos.

Caracterização das folhas

- Morfofisiológica – Foi utilizada classificação de Marín & Medina (1981) que ao estudarem a duração foliar em bosques secos tropicais, estabeleceram os seguintes critérios para separar folhas decíduas (caducas) de folhas sempre-verdes (perenifólias):

a) Decíduas: Possuem duração foliar média de seis meses e comuns à maioria das espécies sendo mais delgadas. A sua taxa fotossintética é maior e são chamadas freqüentemente de mesófilas, num sentido fisiológico, ou seja, transpiram sem restrição durante todo o dia seguindo o curso da capacidade evaporativa do ar.

b) Sempre-Verdes: Possuem duração foliar média de onze a treze meses e são restritas a poucos ecossistemas. São grossas e com textura coriácea, possuem uma taxa fotossintética menor e são chamadas freqüentemente de esclerófilas. Em climas com verões secos e invernos úmidos, as folhas escleromorfas sempre-verdes tem sido interpretadas como uma estratégia ecológica bem sucedida para longos períodos de seca do verão (Di Castri, 1973).

Para Mooney & Dunn, (1970b) isto é aceitável, porém ressalvam que, aparentemente, o sistema de raízes profundas é menos importante para a resistência a seca do que a estrutura da folha, já que estas plantas são mais

capazes de explorar solos com uma reserva de água abundante do que as raízes superficiais das espécies decíduas.

- Morfo-anatômica: O estudo da anatomia ecológica foi feito pela "abordagem florística", na qual o investigador examina e caracteriza um conjunto inteiro de espécies relacionadas ou não ocupando o mesmo habitat (Dikson, 2000).

A caracterização anátomo-ecológica das folhas teve como base a classificação de Withner *et alli* 1974 que as divide em Plicada e Coriácea (mole, dura e carnosas). Utilizou-se como suporte os trabalhos de Bonates 1987, que introduziu pequenas modificações nas características classificatórias de Withner *et alli* 1974, com o intuito de adaptá-la para a realidade do ecossistema de campina amazônica e ainda os de Braga 1982b e Lleras 1978.

A classificação dos estômatos foi feita segundo Rasmussen 1987. Este autor, revisando as classificações estomáticas de *Orchidaceae*, baseadas no número e na organização de células subsidiárias, concluiu que o número delas varia de zero (estômato anomocítico) a sete (estômato ciclocítico). Informa que a condição tetracítica é freqüente, assim como são numerosos os casos de duas células subsidiárias, os paracíticos, como observados por Williams (1979) em *Oncidieae*. Quanto à densidade estomática verificou que o número médio de estômatos por unidade de área (mm²) varia numa faixa de 8 – 180 e que densidades baixas foram encontradas em folhas suculentas e densidades mais altas em folhas de espécies de ambientes pantanosos.

As interpretações do desempenho morfofisiológico e ecológico dos estômatos foram fundamentadas em Meidner & Mansfield (1968), Rasmussen (1987) e Willmer & Fricker (1966).

Procedimentos anatômicos

O material coletado das folhas e raízes foram fixados em álcool 70% glicerinado ou guardados *in natura* em freezers. A folha histologicamente processada foi dividida, dependendo da área de seu limbo, em quatro regiões (meio-base, meio-meio, meio-margem e meio-ápice), retirando-se destas, segmentos de 1cm².

As raízes foram divididas em duas regiões (zona de distensão e zona de maturação) para efeito comparativo, retirando-se de cada região, segmentos de 3 cm de comprimento.

- Dissociação das epidermes - Segmentos das epidermes foliares foram dissociados com mistura de Jeffrey (uma parte de ácido crômico / uma parte de ácido nítrico), lavados em água, corados com Astrablau-Fucsina, desidratados em série alcoólica e montados em gelatina glicerinada (Johansen, 1940).

- Cortes histológicos – Segmentos de limbos foliares e de raízes foram incluídos em parafina, posteriormente desparafinados, corados em Astrablau-Fucsina, desidratados em série alcoólica e montados em bálsamo do Canadá ou Verniz-Cristal. Adicionalmente, foram feitos cortes a mão livre dos segmentos de limbo foliar e raízes com lâminas de barbear, os quais foram descorados com hipoclorito de sódio e posteriormente corados em Astrablau-Fucsina, imersos em série alcoólica para desidratação e montados em gelatina glicerinada, como utilizado em Bonates 1987.

Para a microscopia eletrônica de varredura, os segmentos *in natura* de folha e raiz foram cortados e desidratados em estufa, afixados em suportes (stub) com fita dupla face e observados em um aumento máximo de cinco mil vezes.

- Aferições anatômicas - No Laboratório de Anatomia Vegetal da Coordenação de Pesquisas em Botânica e no Laboratório Temático de Microscopia Óptica e Eletrônica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) foram realizadas as seguintes tarefas:

- Observações: Em microscópio ótico Zeiss e microscópio eletrônico de varredura LEO - 435 VP em diversos aumentos.

- Testes histoquímicos para cutina e lignina foram baseados em Johansen, 1940; Patiño, 1986 e Ruzin, 1999.

- Testes óticos com luz polarizada para visualização de inclusões cristalinas foram baseados em Pridgeon 1998 e Lacey, 1999.

- Contagens e medições com régua micrometrada, desenhos esquemáticos em câmara clara e eletrofotomicrografias de varredura e fotomicrografias digitais em diversos aumentos foram fundamentados em Reynolds, 1999 e em Ruzin, 1999 e realizadas em microscópio ótico Zeiss com câmara clara Zeiss adaptada, régua micrometrada Zeiss, Axion Photo 2 Zeiss com capturador de imagem e, finalmente, com um microscópio eletrônico de varredura LEO 435 VP em diversos aumentos.

- Descrições - Os tecidos componentes do limbo foliar e da raiz foram descritos em detalhes sendo que as peculiaridades de cada tecido foram resumidas

em forma de tabelas ao final da descrição de cada espécie e estas apresentadas em ordem alfabética. Foi dada uma maior ênfase para as características anatômicas diretamente relacionadas com o fluxo hídrico, com nutrientes e radiação.

Procedimentos ecofisiológicos

- Discriminação da via metabólica do carbono - A discriminação das vias C₃ e CAM foi feita pela análise da razão ¹³C / ¹²C e adicionalmente, por separação colorimétrica (Troughton *et alli* 1978; Medina *et alli* 1977; Wiesberg, 1981; Bonates, 1987; Bonates & Braga, 1992; Osmond *et alli* 1991, Barbosa, 1995).

Wiesberg (1981), Medina (1996), Larcher (2000) comentam que a variação dos valores da $\delta^{13}\text{C}$ em plantas CAM é dependente das condições ambientais, pelo fato das mesmas serem ambientalmente sensíveis, principalmente ao fator temperatura onde o metabolismo CAM ocorre a partir de temperatura inferior a 20⁰ C, sendo que em temperaturas maiores que 20⁰ C há uma redução drástica de fixação de CO₂. Por causa desta sensibilidade CAM, usou-se neste trabalho, o método colorimétrico de Kauko (um método qualitativo) como um auxiliar na confirmação das plantas discriminadas como CAM pelo método da $\delta^{13}\text{C}$ (um método quantitativo). Esta combinação de métodos tem sido feita com sucesso por diversos autores tais como Medina & Troughton (1974); Medina *et alli* (1977); Bonates (1987); Holthe *et alli*, (1987) e Bonates & Braga (1992).

- Análise da razão (δ) isotópica do carbono - Para a análise de discriminação de relação do Carbono ¹³C / ¹²C, foi usada a espectrometria de massa, de acordo com a metodologia discutida por Ducatti *et alli* (1979) para a determinação de plantas C₃ e CAM com uma margem de erros analíticos de 0,2%.

O dióxido de carbono atmosférico contém aproximadamente 1,1% do isótopo do ¹³C e 98,9 % do ¹²C. Durante a fotossíntese, as plantas discriminam fortemente o ¹³C, devido a pequenas diferenças nas propriedades físico-químicas combinadas com diferenças nas suas massas. Esta discriminação pode ser usada para designar os vários grupos de plantas em função dos seus metabolismos fotossintéticos (Ehleringer *et alli*, 1991).

O padrão de referência utilizado é o convencionado internacionalmente pela rocha calcária fóssil de *Belemnitella americana* do "Cretaceous Pee Dee" (PDB), onde o valor de ¹³C foi fixado em partes por mil (‰), sendo sua razão absoluta fixada com o valor de 0,0112372 conforme Craig (1957). O sinal ao lado do valor da ¹³C

indica se a amostra analisada tem maior ou menor razão $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ em relação ao PDB. Por exemplo, uma amostra com um valor da ^{13}C de $-10,00\%$ tem uma razão $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ de 10 partes por mil menores que o padrão PDB (Boutton, 1991).

A marcante diferença entre as enzimas carboxilantes que regulam a fixação primária em vegetais superiores mostram variações na proporção dos isótopos estáveis do Carbono, que se incorporam como CO_2 na matéria orgânica sintetizada. A RUDP-carboxilase-oxigenase (C_3) utiliza preferencialmente o tipo molecular CO_2 de massa 44 (^{12}C), sendo que a PEP-carboxilase (CAM e C_4) utiliza igualmente o CO_2 de massa 44 e 45 (^{13}C). A relação entre $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ no material vegetal permite determinar qual a via de entrada do carbono na planta, sendo a discriminação do ^{13}C expressa por $\delta^{13}\text{C}$ (Barbosa, 1995).



Segundo O'leary (1981) e Ehleringer *et alli*, 1991, a $\delta^{13}\text{C}$ de plantas pode variar em uma faixa -7 à -35% . As plantas de ciclo C_4 atuam no intervalo de -7 a -15% ; as plantas com ciclo C_3 atuam no intervalo de -20 à -35% e as plantas com o ciclo CAM (Crassulaceam Acid Metabolism) no intervalo -10 a -22% .

Foram coletadas folhas dos indivíduos na campina, no período de seca, compreendido entre os meses de junho a novembro, sob condições de déficit hídrico. Após a coleta, as folhas foram desidratadas em estufa, moídas e pesadas cinquenta gramas de cada espécie, que foram enviadas para análise no Laboratório de Isótopos Estáveis do Centro de Energia Nuclear na Agricultura da Universidade de São Paulo (CENA-USP).

- Teste colorimétrico de Kauko - Consiste na verificação das variações do Ph da solução de Kauko, conforme a atmosfera apresente maiores ou menores teores de CO_2 graças às modificações da cor da solução.

Quando o teor de CO_2 livre no meio diminui, a solução torna-se mais alcalina e adquire uma cor púrpura com a faixa de pH entre 8,2 a 9,2 indicando que houve uma fixação de CO_2 no meio. Quando o teor de CO_2 livre aumenta no meio, a solução torna-se mais ácida e adquire uma coloração amarelo-vivo com um pH na faixa de 5,3 a 6,5 indicando que não houve fixação de CO_2 , e sim a ocorrência de respiração celular, comprovando-se desta forma o aumento do teor de CO_2 livre no meio.

Temos então:

planta C₃ 
 planta CAM 

Para este teste, foram coletados na Campina, três indivíduos adultos de cada espécie, sendo os mesmos posteriormente cultivados em casa de vegetação, onde foram submetidos a condições de deficiência hídrica e a altas taxas de radiação luminosa, procurando-se com isso, reproduzir as condições xéricas daquele ecossistema.

Folhas destes indivíduos foram retiradas e trazidas para o laboratório em câmara úmida, sendo feita uma verificação da ausência de epífilas com auxílio de uma lupa, pois se presentes, ao respirarem, poderiam mascarar o resultado.

Após o exame, foram cortados segmentos no sentido transversal do eixo foliar, preservando-se a maior quantidade de limbo possível, sendo os segmentos então colocados em tubos de ensaio contendo solução de Kauko em equilíbrio com atmosfera. Os referidos tubos foram então envolvidos com papel alumínio e lacrados com tampas de borracha e colocados numa câmara de temperatura (marca Precizion, modelo CCA) controlada a 18⁰ C.

A escolha desta faixa de temperatura se dá pelo fato de que a mínima absoluta na Campina é de 17,7⁰ C (Ribeiro & Santos, 1975) e, segundo Medina *et alli* (1977), a fixação noturna de CO₂ começa a partir de 20⁰ C, sendo seu ótimo na faixa de 15⁰ C, procurando-se assim simular as condições de temperatura encontradas na Campina.

Foi feita para cada espécie, uma bateria de dez tubos de ensaio e um controle (de acordo com Coutinho, 1963, 1964, 1969,1970; Medina *et alli* 1977; Braga & Vilhena, 1981; Bonates, 1987; Bonates & Braga, 1992).

- Incidência de radiação - As espécies também foram classificadas visualmente quanto à necessidade de luz, segundo Richards (1952) e Walter (1971), que as dividiram em:

- a) umbrófilas – as que crescem no chão e nos troncos das árvores.
- b) semi-heliófilas – as que crescem margeando a vegetação ou nos galhos.
- c) heliófitas – as que crescem em pleno sol.

- Inclinação da folha - Como dito anteriormente, muitas plantas evitam o superaquecimento causado pela abundância de incidência luminosa com uma pronunciada inclinação da superfície da folha.

Segundo Nobel & Long (1987), a inclinação da folha é medida pelo ângulo (α) entre o eixo da folha e o horizonte e pode-se classificar as folhas baseando-se nos intervalos entre estes ângulos, a saber:

- a) Planófilas: folhas com α de 0° a 29° .
- b) Extremófilas: folhas com α de 30° a 69° .
- c) Erectófilas: folhas com α de 69° a 90° .

As medidas do ângulo foliar foram feitas no local da coleta com um inclinômetro portátil (Ehleringer, 1991).

As folhas também foram classificadas morfológicamente quanto ao formato do limbo foliar (arcuada, ereta ou subereta) em relação ao ângulo visual de inserção foliar no caule, como utilizado por Braga (1977).

Procedimentos estatísticos

O presente trabalho buscou fundamentalmente descrever e qualificar as espécies estudadas. Porém, em algumas interpretações, realizou-se uma estatística descritiva para alguns parâmetros.

Hipóteses de trabalho

Foram testadas as seguintes hipóteses:

- 1) As folhas de Orchidaceae epífitas que habitam as campinas amazônicas respondem com variações morfo-fisiológicas (diferenciadas ou não) aos diferentes nichos da campina. As integrações destas variações formam síndromes adaptativas nas espécies e contribuem para que as mesmas habitem e colonizem o ecossistema.

- 2) As folhas das orquídeas epífitas apresentam algumas estruturas morfo-anatômicas bem diferenciadas e que são reconhecidas como estruturas xeromórficas, oligotróficas ou herbivóricas. Algumas destas estruturas podem fazer parte da expressão morfo - genética do taxon e não da expressão morfo-adaptativa.

- 3) As **Orchidaceae** possuidoras da via de fixação do carbono tipo CAM estão mais adaptadas para a colonização de ambientes epifíticos ou terrestres mais xéricos, como os da Campina aberta, do que as que possuem via de fixação tipo C_3 .

Estas últimas estão bem mais adaptadas para a colonização de ambientes epifíticos ou terrestres menos xéricos e umbrófilos, como os da Campina sombreada.

RESULTADOS

1. *Bifrenaria longicornis* Lindl.



Figura 2 - *Bifrenaria longicornis* Lindl., em ambiente natural de Campina.

Material estudado

Coletor: P.I.S. Braga 2759 (INPA 49732).

Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz

Epifítica na Campina aberta e sombreada, planta perene e sempre verde, heliófila a umbrófila. Folha única em cima do pseudobulbo, ereta, coriácea, decídua, oblongo lanceolada, larga, alongada, delgada, margem inteira, nervuras proeminentes, cerca de 20-25 cm de comprimento por cerca de 5-6 cm de largura. Raízes numerosas, subfasciculadas, filiformes, com cerca de 50cm comprimento e apresentando velame.

Descrição anatômica da lâmina foliar

- EPIDERMES – As epidermes adaxial e abaxial, em vista frontal, são constituídas de células anisodiamétricas, com paredes retas a ligeiramente curvas, de espessuras médias, orientadas perpendicularmente ao comprimento foliar e com as cutículas com as superfícies suavemente ornamentadas.

Na microscopia de varredura, as duas epidermes aparentam suas superfícies cuticulares densas, pastosas e profusamente adornadas por espículas de aparência reflectora.

Em vista transversal às epidermes são uniestratificadas, com células tabulares, aclorofiladas, sendo que as da adaxial são ligeiramente maiores nas paredes periclinais e com a periclinal externa recebendo reforço celulósico bem maior em todas as suas paredes do que nas outras regiões.

As epidermes estão recobertas por uma cutícula espessa e levemente ondulada e com ranhuras sendo que a da epiderme adaxial é mais grossa e menos ondulada. Nos ângulos formados entre as porções superiores das anticlinais com as periclinais externas, nota-se pequenos espaços intercelulares que penetram até $\frac{1}{4}$ da parede anticlinal e que são preenchidos pela cutícula.

As folhas são hipoestomáticas, os estômatos são paracíticos (média de 35 estômatos por mm^2), com uma distribuição paralela à nervura, são esféricos ou ovais e solitários. Estão localizados em depressões na epiderme e apresentam câmaras subestomáticas e supraestomáticas, estas com acentuadas projeções cuticulares que, observadas em corte transversal e em primeiro plano, possuem a forma de “garra” que formam pequenos poros assim como, um acentuado espessamento celulósico no pólo inferior das células-guardas.

Ocorrem tricomas desde a base até o ápice da folha em ambas as epidermes, sendo mais freqüentes na epiderme adaxial (média de 3 tricomas por mm^2) em relação à abaxial (média de 2 tricoma por mm^2), não sendo observada uma constância dos mesmos na nervura central.

Os tricomas, em ambas as epidermes são pluricelulares e unisseriados, constituídos de duas a três células, sendo a base formada por duas células e o

corpo por uma grande célula que tem as paredes reforçadas e o citoplasma mucilaginoso. Localizam-se em depressões, não apresentam características excretoras e são caliciformes, sendo que os da epiderme abaxial parecem ser maiores que os da adaxial.

- CLORÊNQUIMA – Situado logo abaixo das epidermes, é homogêneo, constituído por oito camadas em média de células isodiamétricas, poliédricas, não havendo uma clara distinção entre células paliçádicas e lacunosas. O mesofilo é constituído de um clorênquima com espaços intercelulares bem diferenciados do tipo meato embora existam algumas câmaras.

As células do mesofilo tendem a serem paralelas com as da epiderme. Possuem paredes finas, com espessamento paralelo às paredes periclinais das células epidérmicas, sendo que no mesofilo inferior, as paredes periclinais são maiores que as do superior.

Os cloroplastos aparentam não possuir dimorfismos, estando agrupados ou não dentro do citoplasma e distribuídos de maneira uniforme por todo o clorênquima.

Não foi notada a ocorrência de idioblastos e de tecidos secretores.

- CONDUÇÃO E SUSTENTAÇÃO – Os feixes fibrovasculares estão situados em um mesmo nível na região mediana do mesofilo, sendo que alguns apresentam quase o mesmo calibre daquele que compõem nervura principal.

Os feixes são colaterais, com o xilema superior ao floema, sendo ambos separados por um cordão de fibras (tipo VI) ou contíguos (tipo IV) tendo ainda nos seus pólos, capas de fibras fortemente espessadas, onde a capa do xilema é bem mais desenvolvida que a do floema. O xilema mostra vasos com reforço escalariforme, predominando intensamente sobre o tipo helicoidal.

Encontra-se no mesofilo inferior, bem próximo à epiderme, uma contínua camada de pequenos ninhos de fibras esclerenquimáticas, constituídos em média de seis a vinte células possuidoras de grandes pontuações.

Nas demais regiões da folha, ocorrem à mesma disposição de tecidos descritos anteriormente.

Descrição anatômica da raiz

REGIÃO EXTERNA (SISTEMA DÉRMICO)

- Velame – A região mais externa é um velame constituído de cinco camadas, em média, de células vivas (conteúdo citoplasmático presente) ou mortas (sem conteúdo citoplasmático). São isodiamétricas, poligonais irregulares com paredes anticlinais de três a quatro vezes maiores que as periclinais.

As paredes são de fina a medianamente espessadas e são impregnadas por suberina em variados graus. Espessamentos reticulares em forma de fios envolvendo as paredes estão presentes, sendo que estes não são muito evidentes.

O epivelame é constituído por células menores que as camadas mais internas. Não foi notada a presença de pelos radiculares e de tilossomos

REGIÃO DO CÓRTEX (SISTEMA FUNDAMENTAL)

- Exoderme – unisseriada, mas em algumas regiões, pode-se encontrar uma segunda e curta camada. As células exodermas são isodiamétricas, poligonais curtas, com pouco conteúdo citoplasmático aparente, levemente espessadas, sendo que suas paredes periclinais externas que ficam em contato direto com a periclinal interna das células da última camada do velame, têm o seu espessamento diminuído. Todas as paredes são relativamente impregnadas de forma uniforme com lignina e suberina.

Nota-se a presença de células de passagem que são isodiamétricas, menores que as células comuns da exoderme, possuem paredes finas, com pouca ou nenhuma lignificação, são nucleadas e com citoplasma evidente. As células de passagem podem formar agrupamentos de até três elementos e se alternam com cada grupo de cinco a sete células comuns da exoderme.

- Parênquima cortical – É compacto, constituído de sete a nove camadas de células isodiamétricas, ovaladas ou não, tetra ou pentagonais, com poucos ou sem cloroplastos, incolores em sua maioria, altamente vacúoladas, com espaços intercelulares do tipo meato e paredes finas de celulose. As células diminuem de diâmetro nas extremidades do córtex, sendo que as da última camada da extremidade interna, são as menores e possuem as suas paredes periclinais internas e parte das anticlinais espessadas por impregnações de suberina e/ou lignina.

Não foi notada a presença de hifas ou novelos fúngicos no córtex ou células do velame assim como, amiloplastos, idioblastos contendo ráfides e outras substâncias ergásticas.

É comum à presença de fibras com espessamento mediano e uniforme de celulose e em menor grau, de lignina, na região mediana e periférica do córtex.

- Endoderme – Situada logo após o parênquima cortical, encontra-se uma endoderme envolvendo o estelo. Ela é uniestratificada, compacta, sem espaços intercelulares, com células isodiamétricas, poliédricas (tetraédricas em sua maioria) menores que as do córtex externo, vacuoladas. As paredes são fortemente espessadas por suberina e/ou celulose lignificada e os espessamentos, em sua maioria, tomam a forma da letra U, pois a parede periclinal interna é suavemente espessada, não sendo detectada a presença de ceras nas paredes tangenciais.

O espessamento permite separar as células da endodermais em dois tipos:

- As que possuem as paredes mais espessadas e são nucleadas ou não e situam-se opostas aos grupos de células floemáticas, formando blocos lineares que variam de cinco a sete células.

- O segundo tipo (células de passagem) possui paredes mais finas, são nucleadas, ocorrem solitárias ou em duplas e são opostas a pólos de protoxilema. Apresentam estrias de Caspary não muito evidentes e não sofrem espessamentos adicionais.

REGIÃO DO ESTELO OU CILINDRO CENTRAL (SISTEMA VASCULAR)

Monoestélico e constituído por um periciclo, xilema, floema e medula.

- Periciclo – Localizado logo após a endoderme, é unisseriado, pouco delimitado, alternando-se com grupos de protoxilema e protofloema. É constituído de células parenquimáticas reforçadas com lignina que se esclerificam totalmente ou não e são possuidoras de pontuações simples, grandes e circulares.

- Xilema – É primário com o protoxilema periférico e vasos de espessamento espiralado. O metaxilema apresenta-se mais central e com vasos de espessamento escalariformes e / ou reticulados. É exarco, poliarco (contém quinze arcos de xilema, em média, direcionados ao periciclo) e alternado com os cordões de floema e separados destes por numerosas fibras substitutas densamente esclerificadas.

- Floema – O floema é primário, oposto ao xilema, com o protofloema não diferenciado das células adjacentes do anel do periciclo e com metafloema central.
- Medula - Situada no centro do cilindro central é composta por células isodiamétricas, de tamanho irregular, vivas, vacuolizadas, com pontuações e com paredes suavemente espessadas. A medula possui poucos amiloplastos e cloroplastos, sendo que algumas células centrais sofreram a lise de suas paredes formando uma câmara fistulosa.

Medidas fisiológicas

- TESTE COLORIMÉTRICO DE KAUKO E VALOR MÉDIO DO PH – Não houve fixação noturna de CO₂, uma vez que os tubos das amostras adquiriram a coloração amarelo-vivo, indicando respiração celular sem fixação noturna de CO₂. Com a medida adicional de pH, observou-se que o meio apresentou-se ácido, com o pH médio de 5,3.
- DISCRIMINAÇÃO DA RAZÃO $13C/12C \pm 0,2\%$ - A espécie apresentou valor de -30,5 enquadrando-a na amplitude de valores de plantas C₃.

Estes dados caracterizam *Bifrenaria longicornis* Lindl como uma planta C₃.

Dados apresentados em formas de tabelas, gráficos e figuras.

Na tabela 3 lista-se as características anatômicas que permitem enquadrar as folhas de *Bifrenaria longicornis* Lindl., como sendo pertencentes ao grupo de folhas plicadas, de acordo com a classificação modificada de Withner *et alli*, (1974), com um percentual de 64 % como indica a tabela 78.

Na tabela 4 apresentam-se as características anatômicas da raiz de *Bifrenaria longicornis* Lindl., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, assimilatória, de reserva, da pressão mecânica e do bloqueio de patógenos.

No gráfico 1 mostra-se o número e o percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de *Bifrenaria longicornis* Lindl., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, assimilatória, de reserva, da pressão mecânica e do bloqueio de patógenos.

Na tabela 5 apresentam-se o percentual e as características anátomo-fisiológicas encontradas em *Bifrenaria longicornis* Lindl., que podem ser relacionadas

a um melhor desempenho na produtividade da planta para a orquidiocultura (características elencadas de Silva *et alli*, 2005).

A figura 3 e 4 mostra aspectos anatômicos da folha e da raiz de *Bifrenaria longicornis* Lindl.

Tabela 3 - Lista de características morfo-anatômicas específicas encontradas em *Bifrenaria longicornis* Lindl., que permitem enquadrar suas folhas como plicadas (classificação modificada de Withner *et alli*, 1974).

FOLHAS
1. Pseudobulbos
2. Alongadas
3. Largas
4. Delgadas
5. Persistentes
6. Eretas
7. Nervuras proeminentes
ESTÔMATOS
8. Hipoestomática
9. Paracíticos
10. Paralelos à nervura
11. Solitários
12. Localizados em depressões
13. Com projeção cuticular
14. Poros esféricos e pequenos
15. Reforço nas células-guardas
16. Ovais ou esféricos
TRICOMAS
17. Maior frequência na epiderme abaxial
18. Pluricelulares
19. Bases em depressões
OUTRAS
20. Células da epiderme adaxial maiores
21. Clorênquima uniforme
22. Xilema e Floema separados por um cordão de fibras esclerenquimáticas

Tabela 4 - Características anatômicas da raiz de *Bifrenaria longicornis* Lindl relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.

CARACTERÍSTICAS DOS TECIDOS DA RAIZ DE <i>Bifrenaria longicornis</i> .	Característica presente	AÇÃO RELACIONADA AO TECIDO				
		Fluxo Hídrico	Assimilação	Reserva	Pressão Mecânica	Bloqueio de patógenos
1. Hifas fúngicas exofticas.	não					X
2. Endomicorizas presentes	não					X
3. Velame com cinco ou mais camadas	sim	X			X	X
4. Tilossomos presentes	não					
5. Células exodermais fortemente espessadas	não				X	X
6. Parênquima cortical estreito	não					
7. Parênquima cortical largo	sim	X		X		X
8. Células parenquimáticas corticais grandemente vacuoladas e incolores.	sim	X		X		X
9. Células do córtex com muitos cloroplastos	não					
10. Células do córtex com muitos amiloplastos	não					
11. Fibras esclerenquimáticas, barras ou fitas de espessamento presentes.	sim	X			X	
12. Células endodermais fortemente espessadas	sim	X			X	X
13. Periciclo esclerificado	sim	X			X	X
14. Medula esclerificada	não			X		
15. Células medulares com paredes finas, com vacúolos grandes e incolores.	sim			X		
16. Células medulares com cloroplastos	sim		X			
17. Células medulares com amiloplastos	sim			X		
18. Pelos radiculares presentes	não					
Número de características envolvidas em cada ação relacionada à eficiência.		6	1	5	5	8

Tabela 5 – Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de *Bifrenaria longicornis* Lindl., na produtividade para a orquidocultura (baseada e modificada a partir de Silva *et alli*, 2005).

CARACTERÍSTICA	<i>Bifrenaria longicornis</i>
1. Cutícula espessa.	+
2. Cutícula lisa.	+
3. Epiderme esclerificada.	-
4. Abertura estomática diurna tardia.	-
5. Projeção cuticular supra-estomática.	+
6. Estômatos abaixo do nível da epiderme.	+
7. Maior número de estômatos por mm ² .	+
8. Baixa densidade tricomas por mm ² .	+
9. Alta densidade de tricomas por mm ² .	-
10. Tricomas glandulares.	-
11. Redução do espaço intercelular.	-
12. Maior quantidade de parênquima clorofiliano.	-
13. Ninhos de fibras superficiais.	+
14. Pseudobulbos presentes.	+
15. Folhas coriáceas.	-
16. Metabolismo CAM.	-
17. Raiz com velame.	+
18. Tilossomos.	-
19. Hipoderme	-
20. Tecidos condutores com capas de fibras	+
% de características relacionadas a um melhor desempenho: 50 %	

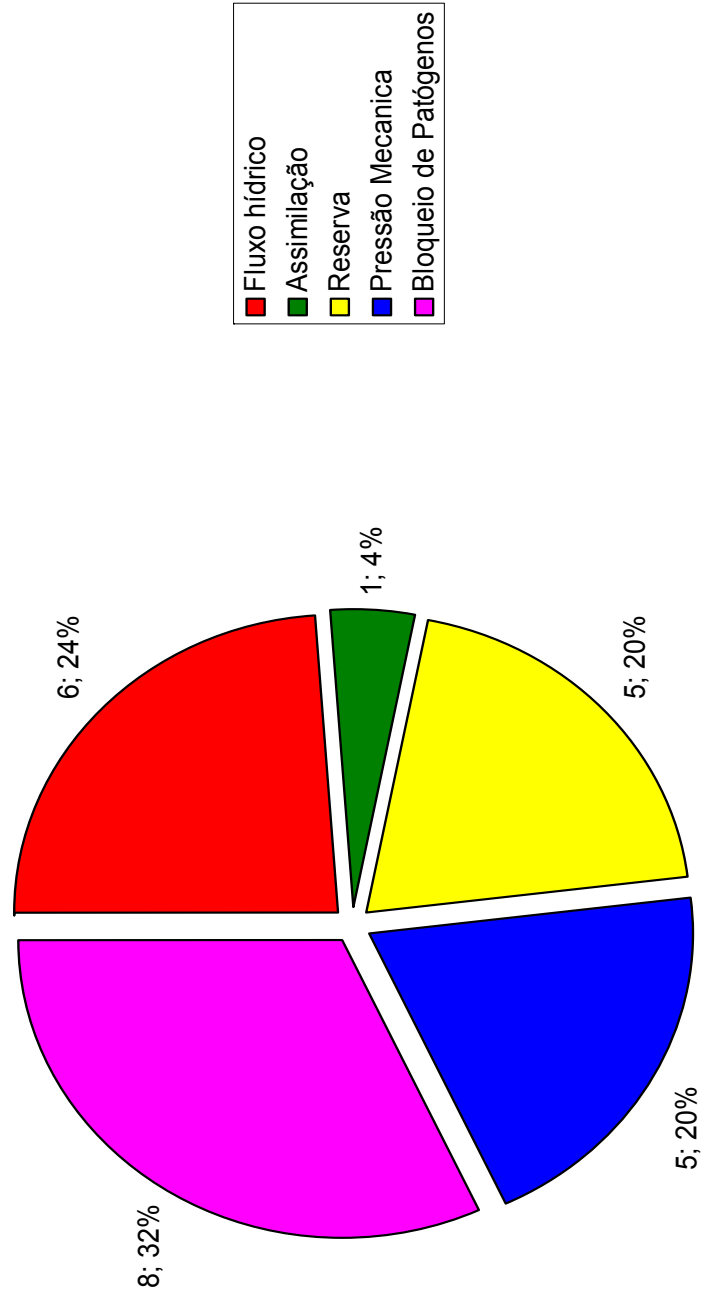


Gráfico 1 - Número e percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de *Brifrenaria longicornis* Lindl., relacionadas com a eficiência.

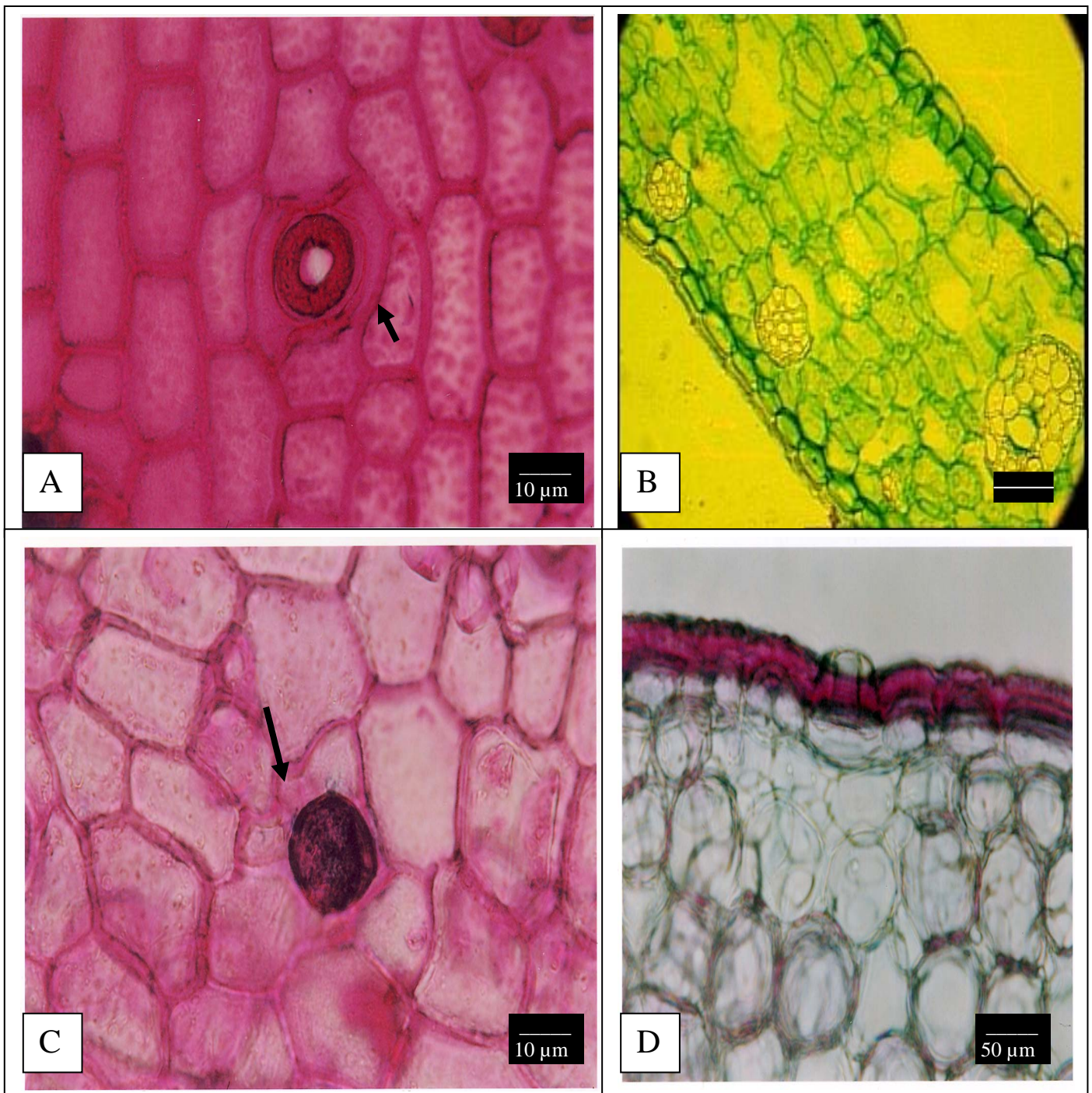


Figura 3 – Aspectos da folha de *Bifrenaria longicornis*. A: Epiderme abaxial. (seta = estômato paracítico). B: Mesofilo. C: Epiderme adaxial (seta = tricoma). D: Mesofilo inferior.

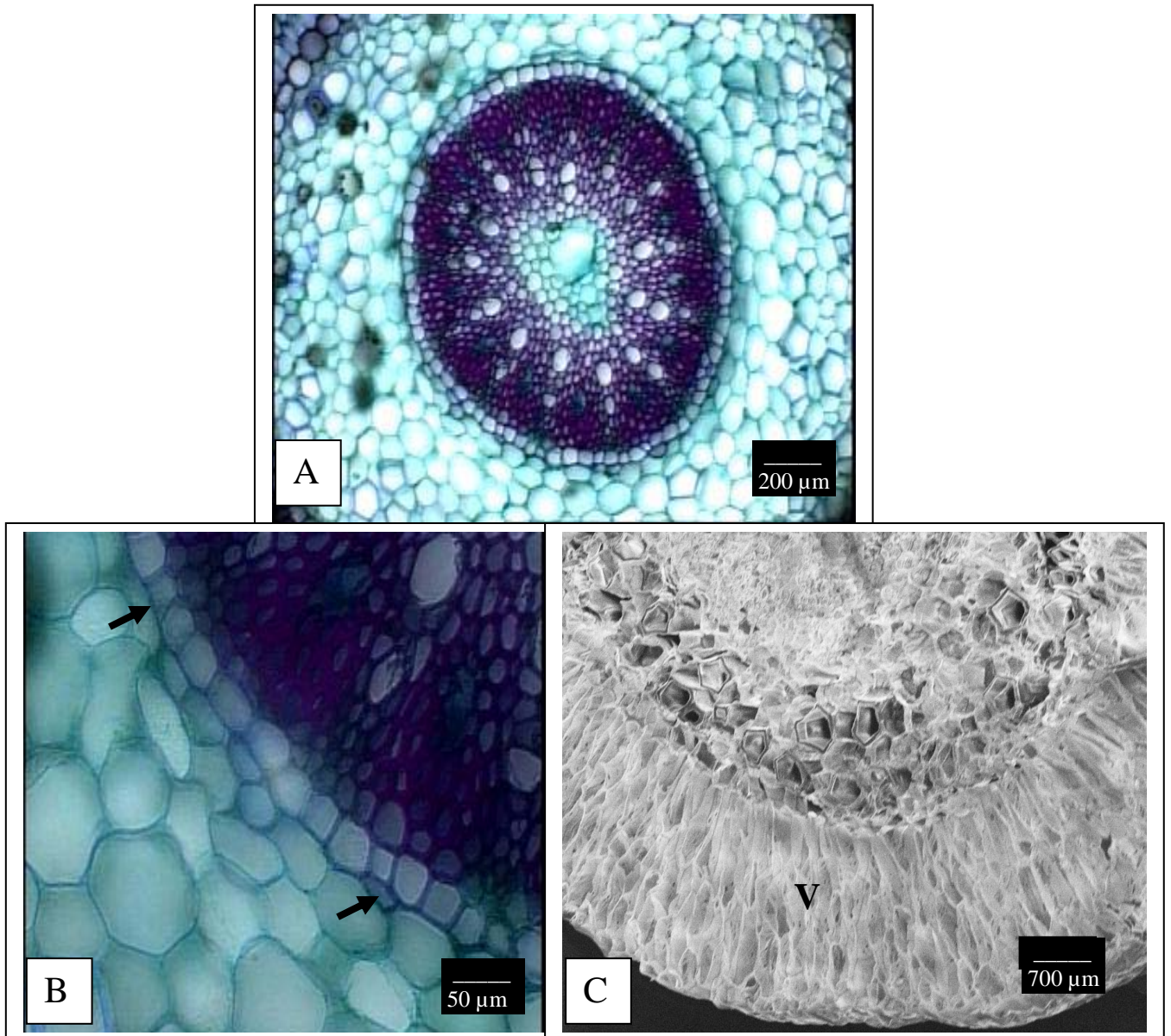


Figura 4 – Vista do plano transversal da raiz de *Bifrenaria longicornis*. A: Córtex e cilindro central. B: Endoderme e células de passagem (seta). C: Velame (V).

2. *Brassavola martiana* Lindl



Figura 5 - *Brassavola martiana* Lindl em ambiente natural de Campina.

Material estudado

Coletor: P.I.S. Braga 2951 (INPA 51125).

Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz

Epífita a terrestre secundária na Campina sombreada e Campina aberta, perene e sempre verde, heliófila a semi-umbrófila. Folha única disposta no ápice de pseudobulbo roliço e quase imperceptível, arcuada, subereta e ereta, persistente, filiforme, sulcada, alongada, estreita, cerca de 23-30 cm de comprimento, cerca de 0,5-1 cm de altura. Raízes esparsas, subfasciculadas, filiformes, com cerca de 1 m comprimento e apresentando velame.

Descrição anatômica do limbo foliar

- EPIDERMES – AMBAS as epidermes (adaxial e abaxial), em vista frontal, são constituídas de células anisodiamétricas, com paredes retas a suavemente curvas, medianamente espessadas, orientadas perpendicularmente ao comprimento foliar e cutículas com superfícies medianamente ornamentadas e de aspecto rugoso.

Na microscopia de varredura, a superfície cuticular epidérmica é de aspecto denso, pastoso e profusamente adornado por cristas e espículas de aparência reflectora.

Em vista transversal, as epidermes são uniestratificadas, com células tabulares, aclorofiladas, apresentando fortes espessamentos celulósicos e providas de algumas células contendo vacúolos-ráfides, assim como células esclerificadas.

As epidermes estão recobertas por espessa uma cutícula, contínua por toda a folha, ondulada e com ranhuras perpendiculares à epiderme. As epidermes possuem ainda, pequenos espaços intercelulares pouco diferenciados que são preenchidos pela cutícula.

Ambas as epidermes apresentam uma contínua “linha de pontuações” situadas na região das porções inferiores das paredes anticlinais sendo que, as periclinais internas destas células possuem profusos campos de pontuações simples com as paredes periclinais externas das células do clorênquima.

As folhas são anfiestomáticas, com maior predominância estomática na epiderme abaxial (14 estômatos por mm^2) em relação à adaxial (11 estômatos por mm^2). Os estômatos são paralelos à nervura, paracíticos, esféricos, solitários ou germinados, sendo que estes últimos apresentam-se com certa freqüência. Os estômatos estão situados no mesmo nível das células epidérmicas comuns e possuem câmaras subestomáticas e supraestomáticas, estas últimas com acentuadas projeções cuticulares que, observadas em corte transversal e em primeiro plano, possuem a forma de “garra” que formam pequenos poros assim como, um acentuado espessamento celulósico no pólo inferior das células-guardas.

Não foi notada a presença de tricomas.

- CLORÊNQUIMA – Situado logo abaixo das epidermes, é homogêneo e com posto, em média, por vinte camadas de células poliédricas e anisodiamétricas.

As células não são paralelas às da epiderme e possuem grandes vacúolos, ocorrendo ainda várias camadas de células incolores, sem cloroplastos, dispersas pelo mesofilo, relacionadas com a reserva de água.

Não apresentam uma clara distinção entre células paliçadas e lacunosas, sendo que na região da nervura central, as células tendem a alongar suas paredes anticlinais e, na região do mesofilo inferior por toda a folha, as células são mais isodiamétricas, constituindo-se o mesofilo por um compacto clorênquima, com espaços intercelulares do tipo meato.

As paredes anticlinais possuem um espessamento celulósico acentuado quando comparadas às paredes periclinais

Os cloroplastos aparentam não possuir dimorfismos, estando agrupados ou não, dentro do citoplasma, distribuindo-se de maneira uniforme por todo o clorênquima.

• CONDUÇÃO E SUSTENTAÇÃO – Os feixes fibrovasculares formam três camadas medianas com a seguinte configuração:

- uma camada intermediária que ocupa o meio do mesofilo e onde está contida à nervura central e também os maiores feixes. Estes diminuem paulatinamente o diâmetro à medida que se aproximam da periferia.

- As duas camadas restantes, uma superior e a outra inferior à camada do meio, possuem a mesma configuração, sendo que nelas, os feixes são praticamente do mesmo diâmetro.

As camadas de feixes tendem a acompanhar o formato conduplicado da folha.

Os feixes fibrovasculares são do tipo I e III, com o xilema superior ao floema e contíguos no tipo I e separados no tipo III. Estão envolvidos de parênquima esclerificado, células endodermóides e por fibras esclerenquimáticas densamente espessadas, que nos pólos dos feixes formam capas, apresentando-se a do floema maior que a do xilema. O xilema apresenta vasos com reforço escalariforme, em predominância ao reforço helicoidal.

Encontram-se por toda periferia da folha, duas camadas de fibras esclerenquimáticas sendo uma mais externa e que possui ninhos em torno de onze fibras e a outra, que é mais interna, localiza-se três camadas de células abaixo da primeira e que possui ninhos constituídos de dezoito células com os espessamentos

pouco desenvolvidos. As duas camadas intercalam-se e, suas fibras, tais como as fibras periféricas dos feixes fibrovasculares, possuem grandes e conspícuas pontuações.

Nas demais regiões da folha ocorrem à mesma disposição dos tecidos descritos anteriormente.

Descrição anatômica da raiz

REGIÃO EXTERNA (SISTEMA DÉRMICO)

- Velame - A região mais externa é um velame constituído de cinco camadas, em média, de células vivas (conteúdo citoplasmático presente) ou mortas (sem conteúdo citoplasmático). São isodiamétricas, poligonais irregulares com paredes anticlinais de três a quatro vezes maiores que as periclinais, de fina a medianamente espessadas. Finos espessamentos reticulares envolvendo as paredes estão presentes, sendo que estes não muito evidentes e ainda, as paredes são impregnadas por suberina em variados graus.

Apresenta um epivelame constituído por células isodiamétricas, poliédricas e menores que as camadas mais internas.

Tilossomos ocorrem nas camadas mediana e interna do velame, alguns ocupando às vezes metade do lúmen celular e sempre estabelecido entre as paredes periclinais internas e anticlinais inferiores.

Não foi notada a presença de pelos radiculares e nem de hifas exofíticas ou endofíticas.

REGIÃO DO CÓRTEX (SISTEMA FUNDAMENTAL)

- Exoderme - unisseriada, mas em algumas regiões, pode-se encontrar uma segunda e curta camada. As células exodermis são isodiamétricas, poligonais curtas, possuem pouco conteúdo citoplasmático e são fortemente espessadas nas paredes anticlinais e periclinais externas, sendo que as paredes periclinais internas que ficam em contato direto com a periclinal externa das células da primeira camada do córtex, têm o seu espessamento diminuído. Todas as paredes são relativamente impregnadas de forma uniforme com lignina e suberina.

Nota-se a presença de células de passagem que são isodiamétricas, hexagonais, com paredes finas, nucleadas, com pouca ou nenhuma lignificação.

Estas células podem ser solitárias ou em duplas e se intercalam com grupos de cinco células normais da exoderme.

- Parênquima cortical - É constituído de nove a dez camadas de células isodiamétricas, ovaladas, clorofiladas ou não, incolores em sua maioria, altamente vacuoladas, com inúmeros espaços intercelulares do tipo meato e paredes finas de celulose.

As células diminuem de diâmetro nas extremidades do córtex, sendo que as da última camada da extremidade interna, são as menores e possuem as suas paredes periclinais internas e parte das anticlinais reforçadas por barras de espessamento de suberina e/ou lignina.

Nas camadas mais externas e em algumas células do velame, ocorrem poucas quantidades de hifas e/ou novelos de micorrizas.

Não apresenta idioblastos contendo ráfides e outras substâncias ergásticas, mas grãos de amido estão presentes em grande quantidade por todo parênquima cortical.

- Endoderme – Situada logo após o parênquima cortical, encontra-se uma endoderme envolvendo o estelo. É uniestratificada, podendo ter em algumas regiões ter adição centrífuga de duas ou três células, compacta, sem espaços intercelulares, com células isodiamétricas, poliédricas, menores que as do córtex externo, com pouco ou nenhum citoplasma. As paredes são fortemente espessadas a totalmente esclerificadas, impregnadas de suberina e/ou celulose lignificada e os espessamentos, em sua maioria, tomam a forma da letra O.

Foi detectada a presença de cera nas paredes tangenciais.

O espessamento das paredes permite separar as células da endodermais em dois tipos:

- As que possuem as paredes mais espessadas e que possuem protoplasma ou não e situam-se opostas aos grupos de células floemáticas, formando blocos lineares que variam de cinco a sete células.

- Um segundo tipo (células de passagem) possui paredes mais finas e são nucleadas e ocorrem solitárias ou em duplas e são opostas a grupos de protoxilema. Apresentam estrias de Caspary pouco evidentes e sofrem espessamentos adicionais.

REGIÃO DO ESTELO OU CILINDRO CENTRAL (SISTEMA VASCULAR)

Monoestélico e constituído por um periciclo, xilema, floema e medula.

- Periciclo - Localizado logo após a endoderme, é unisseriado, muito pouco delimitado, alternando-se com grupos de protoxilema xilema e protofloema. É constituído de células parenquimáticas esclerificadas e possuidoras de pontuações simples, grandes e circulares.

- Xilema - É primário com o protoxilema periférico e vasos de espessamento espiralado. O metaxilema apresenta-se mais central e com vasos de espessamento escalariformes e/ou reticulados. É exarco, poliarco (contém quinze arcos de xilema em média direcionados ao periciclo) e alternado com os cordões de floema e separados deste por numerosas fibras substitutas densamente esclerificadas.

- Floema - O floema é primário, oposto ao xilema, com o protofloema não diferenciado das células adjacentes do anel do periciclo e com metafloema central.

- Medula: Situada no centro do cilindro central. Composta por células isodiamétricas, de tamanho irregular, vivas, vacuolizadas, sem cloroplastos aparentes e grande quantidade de amido. As paredes possuem pontuações simples, são medianamente espessadas, com lignificação evidente nas primeiras células periféricas e subseqüentemente as células mais centrais menos lignificadas. Ocorrem poucos espaços intercelulares do tipo meato por toda a medula.

Medidas fisiológicas

- TESTE COLORIMÉTRICO DE KAUKO E VALOR MÉDIO DA MEDIÇÃO DO PH – Houve fixação noturna de CO₂, uma vez que os tubos com as amostras adquiriram a coloração púrpura, indicando a fixação de CO₂. Com a medida adicional do pH, observou-se que o meio apresentou-se básico, com pH de 8,2.

- DISCRIMINAÇÃO DA RAZÃO $13C/12C \pm 0,2\%$ - Apresentou o valor de -17,5 enquadrando-a na amplitude de valores de plantas CAM.

Dados apresentados em tabelas, gráficos e figuras.

Na tabela 6 lista-se as características anatômicas que permitem enquadrar as folhas de *Brassavola martiana* Lindl., como sendo pertencentes ao grupo de folhas coriáceas carnosas, de acordo com a classificação modificada de Withner *et alli* (1974), com um percentual de 67 % como indica a tabela 78.

Na tabela 7 apresentam-se as características anatômicas da raiz de *Brassavola martiana* Lindl relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, assimilatória, de reserva, pressão mecânica e bloqueio de patógenos.

No gráfico 2 mostra-se o número e o percentual de contribuição das características anatômicas da raiz de *Brassavola martiana* Lindl., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, assimilatória, de reserva, da pressão mecânica e do bloqueio de patógenos.

Na tabela 8 apresentam-se o percentual e as características anátomo-fisiológicas encontradas em *Brassavola martiana* Lindl., que podem ser relacionadas a um melhor desempenho na produtividade da planta para a orquidiocultura (características elencadas de Silva *et alli*, 2005).

As figuras 6, 7e 8 mostram aspectos anatômicos da folha e da raiz de *Brassavola martiana* Lindl.

Tabela 6 - Lista de características morfo-anatômicas específicas encontradas em *Brassavola martiana* Lindl., que permitem enquadrar suas folhas como coriáceas carnosas. (classificação modificada de Withner *et alli*, 1974).

FOLHAS

1. Folhas não plicadas
 2. Superfície áspera ou rugosa ao tato
 3. Cilíndricas
 4. Mais moles que as Coriáceas duras
 5. Paredes epidérmicas com forte espessamento celulósico
 6. Cutícula espessa
 7. Células epidérmicas esclerificadas
 8. Espessamento secundário em células de mesofilo
 9. Ninhos de fibras esclerenquimáticas em torno de vinte fibras
 10. Ninhos de fibras esclerenquimáticas com fibras não muito desenvolvidas
 11. Ninhos de fibras esclerenquimáticas periféricos
 12. Grupo de células relacionados com o armazenamento da água
-

Tabela 7 - Características anatômicas da raiz de *Brassavola martiana* Lindl., relacionadas com a eficiência do fluxo hídrico, de assimilação, de reserva, de resistência à pressão mecânica e bloqueio de patógenos.

CARACTERÍSTICAS DOS TECIDOS DA RAIZ DE <i>Brassavola martiana</i> .	Característica presente	AÇÃO RELACIONADA AO TECIDO				
		Fluxo Hídrico	Assimilação	Reserva	Pressão Mecânica	Bloqueio de patógenos
1. Hifas fúngicas exofíticas.	não					X
2. Endomicorrizas presentes	sim		X			
3. Velame com cinco ou mais camadas	sim	X			X	X
4. Tilossomos presentes	sim	X				
5. Células exodermis fortemente espessadas	sim	X			X	X
6. Parênquima cortical estreito	não					
7. Parênquima cortical largo	sim	X		X		X
8. Células parenquimáticas corticais grandemente vacuoladas e incolores.	sim	X		X		X
9. Células do córtex com muitos cloroplastos	não					
10. Células do córtex com muitos amiloplastos	sim			X		
11. Fibras esclerenquimáticas, barras ou fitas de espessamento presentes.	sim	X			X	
12. Células endodermis fortemente espessadas	sim	X			X	X
13. Periciclo esclerificado	sim	X			X	X
14. Medula esclerificada	não			X		
15. Células medulares com paredes finas, com vacúolos grandes e incolores.	não					
16. Células medulares com cloroplastos	não					
17. Células medulares com amiloplastos	sim			X		
18. Pelos radiculares presentes	não					
Número de características envolvidas em cada ação relacionada à eficiência.		8	1	5	5	7

Tabela 8 - Algumas características anátomo-fisiológicas e o percentual destas, que podem ser relacionadas a um melhor desempenho de *Brassavola martiana* Lindl., na produtividade para a orquidocultura (baseada e modificada a partir de Silva *et alli*, 2005).

CARACTERÍSTICA	<i>Brassavola martiana</i>
1. Cutícula espessa.	+
2. Cutícula lisa.	-
3. Epiderme esclerificada.	+
4. Abertura estomática diurna tardia.	+
5. Projeção cuticular supra-estomática.	+
6. Estômatos abaixo do nível da epiderme.	-
7. Maior número de estômatos por mm ² .	-
8. Baixa densidade tricomas por mm ² .	-
9. Alta densidade de tricomas por mm ² .	-
10. Tricomas glandulares.	-
11. Redução do espaço intercelular.	-
12. Maior quantidade de parênquima clorofiliano.	+
13. Ninhos de fibras superficiais.	+
14. Pseudobulbos presentes.	+
15. Folhas coriáceas.	+
16. Metabolismo CAM.	+
17. Raiz com velame.	+
18. Tilossomos.	+
19. Hipoderme	-
20. Tecidos condutores com capas de fibras	+
% de características relacionadas a um melhor desempenho: 60 %	

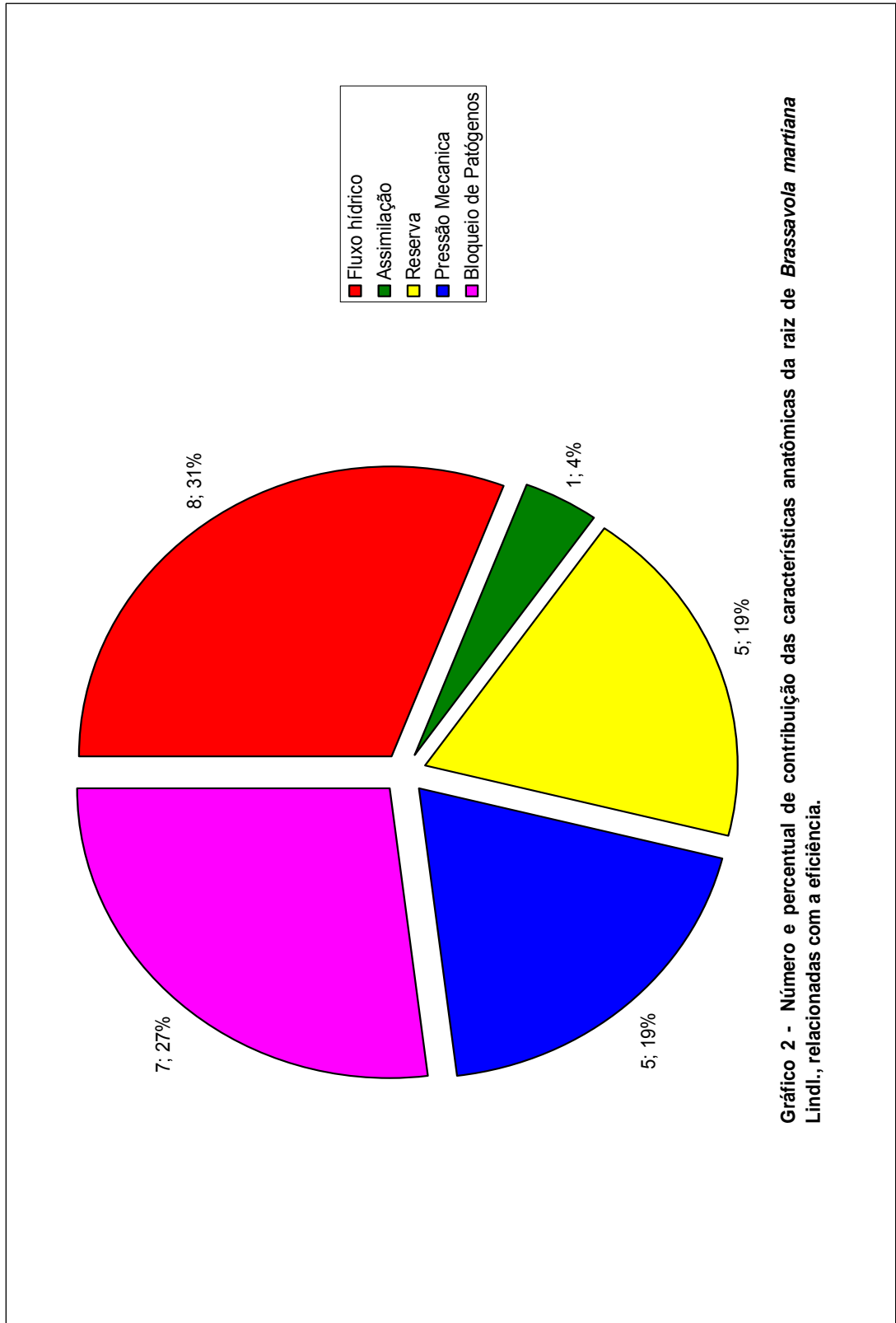


Gráfico 2 - Número e percentual de contribuição de características anatômicas da raiz de *Brassavola martiana* Lindl., relacionadas com a eficiência.

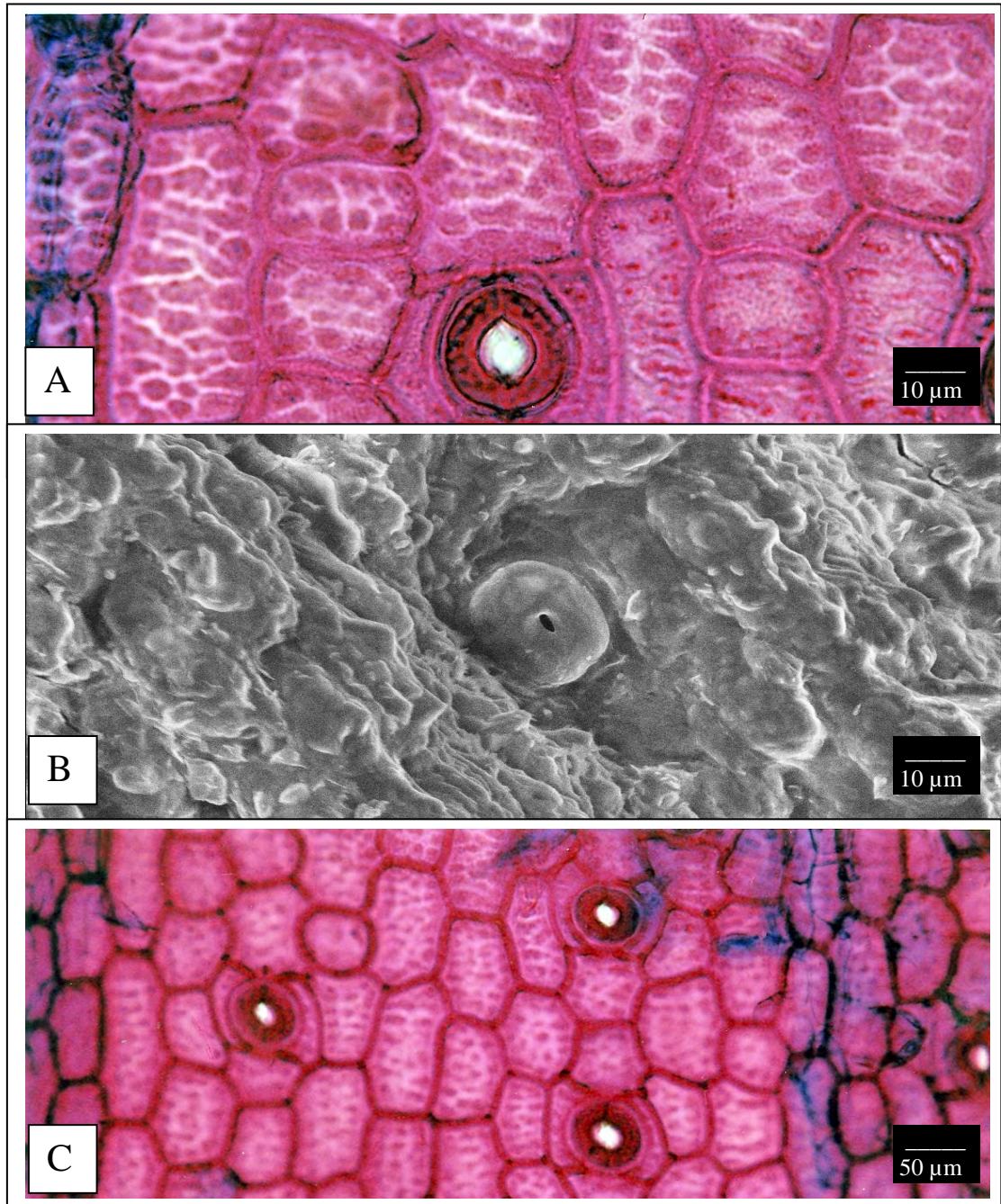


Figura 6 - Vista frontal das epidermes de *Brassavola martiana*. A e C: Epiderme abaxial. B: Epiderme adaxial.

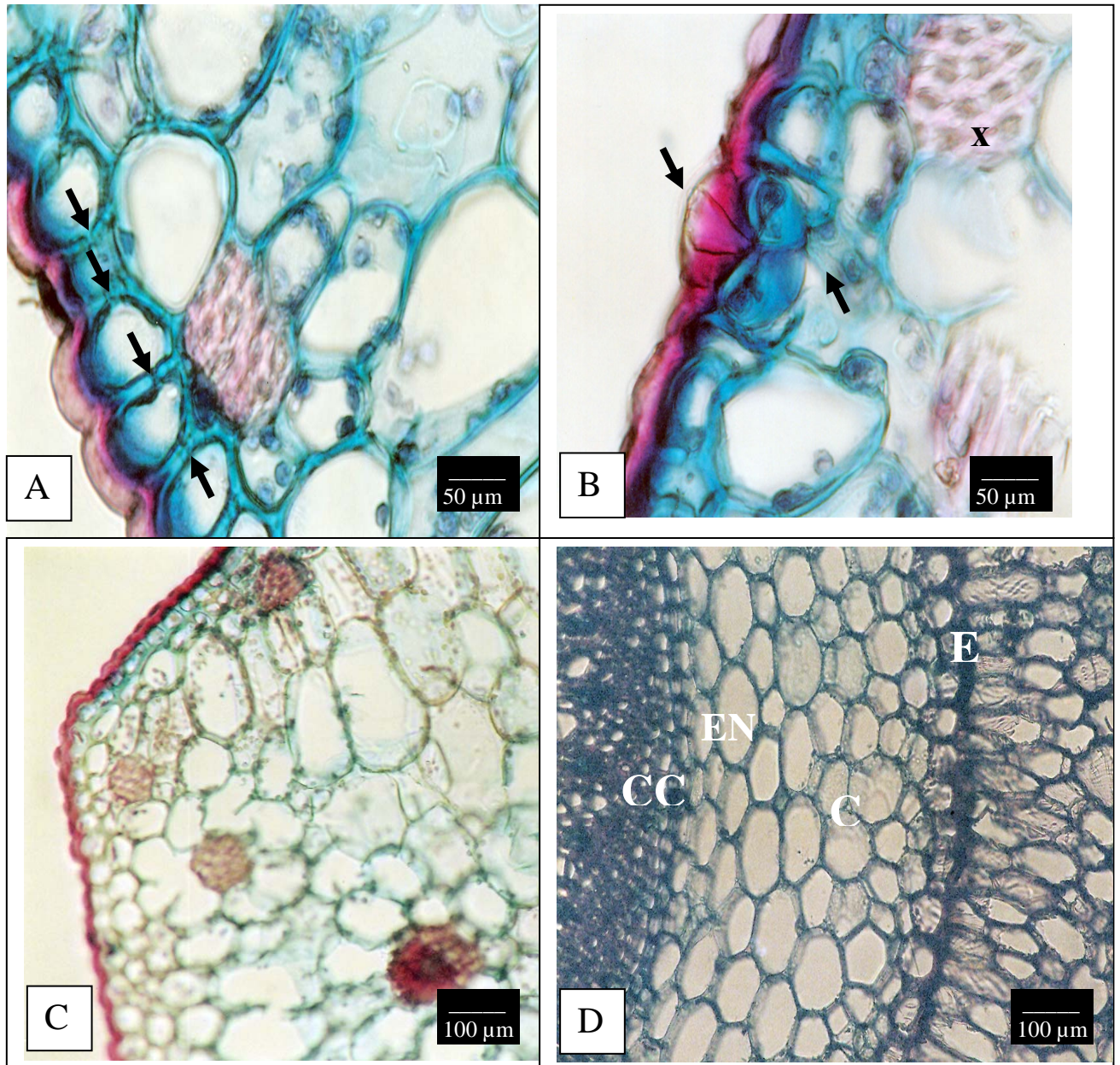


Figura 7 - Vista em plano transversal da folha e da raiz de *Brassavola martiana*. A: Linha de pontuações nas células epidermáticas. B: Câmaras EPI e Hipoestomáticas (setas) e ninho de fibras esclerênquimáticas (X). C: Mesófilo. D: Regiões da raiz, Velame (V), Exoderme (E), Córte (C), Endoderme (EN), Cilindro central (CC).

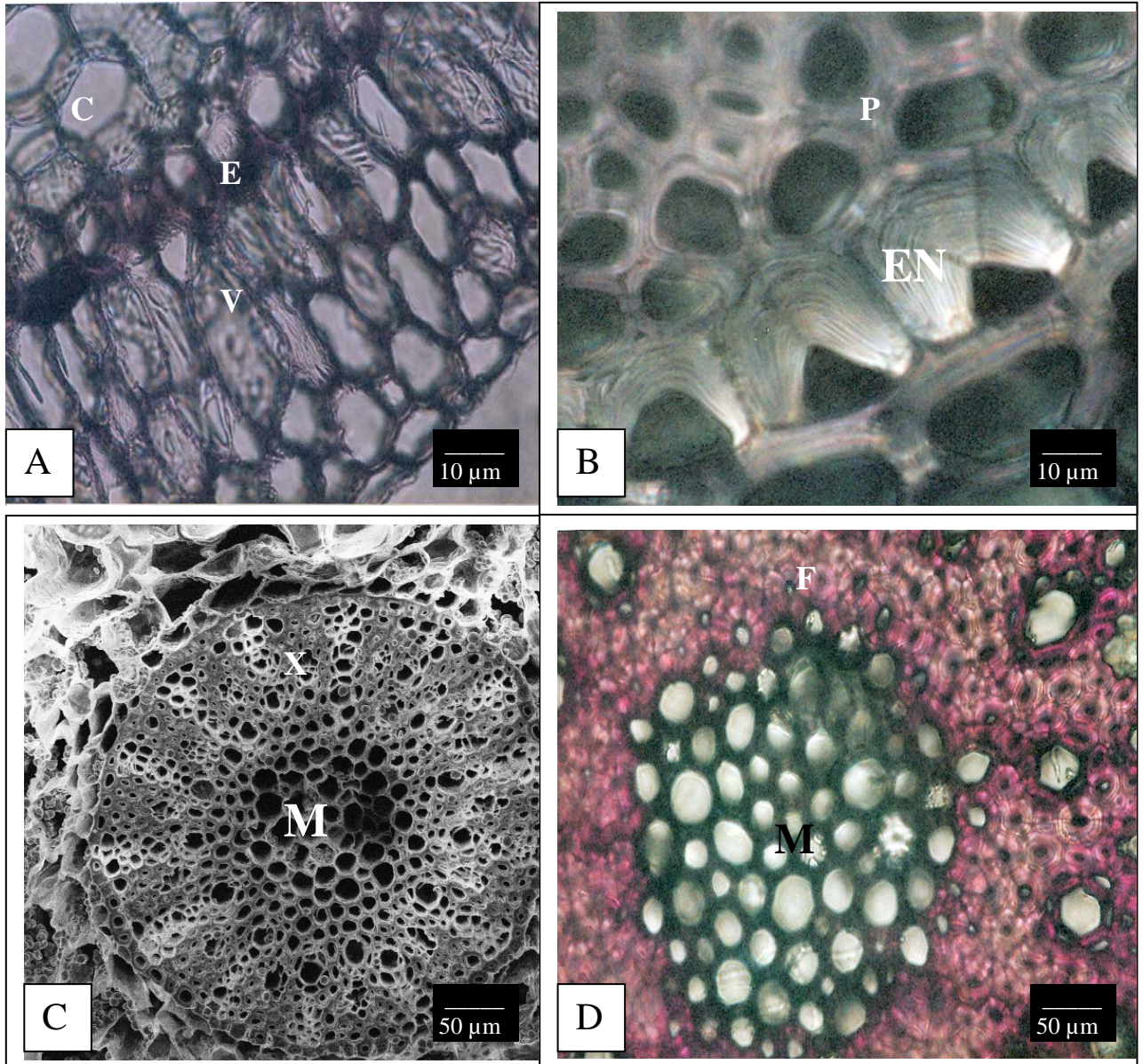


Figura 8 – Detalhes das regiões da raiz de *Brassavola martiana*. A: Velame (V), Exoderme (E), Córteç (C). B: Endoderme (EN), Periciclo (P). C: Arcos Xilemáticos (X), Medula (M). D: Fibras (F), Medula (M).

3. *Bulbophyllum setigerum* Lindl.



Figura 9 - *Bulbophyllum setigerum* Lindl., em ambiente natural de Campina.

Material estudado

Coletor: P.I.S. Braga 2915 (INPA 49749).

Habitat e morfologia da lâmina foliar e da raiz

Epifítica na Campina aberta e sombreada, freqüente em *Pagamea duckei* Standl., perene, sempre verde, umbrófila a semi-umbrófila. Unifoliolada no ápice do pseudobulbo, ereta, coriácea carnosa, persistente, lanceolada, inteira, cerca de 4-8 cm de comprimento por cerca de 6-10 mm de largura. Raízes esparsas, subfasciculadas, flexuosas, com cerca de 10cm comprimento e sem velame.

Descrição anatômica do limbo foliar

- EPIDERME – As epidermes adaxial e abaxial, em vista frontal, são constituídas de células anisodiamétricas, com paredes retas a curvas, medianamente espessadas e orientadas perpendicularmente ao comprimento foliar. As cutículas possuem aspecto liso e sem ornamentações e existem campos de pontuações nas paredes externas.

Na microscopia de varredura as cutículas epidermáticas mostram-se densas, consistentes, de aspecto pouco reflectivo, ornamentadas por suaves cristas e vilosidades, estas últimas acentuadas, algumas incrustações e grúmulos. Hifas fúngicas e epífilas são profusas.

Em vista transversal, as epidermes são uniestratificadas, com células tabulares, alongadas, isodiamétricas, poliédricas, tetragonais ou pentagonais, aclorofiladas, com as da adaxial de tamanho maior.

As duas epidermes possuem as paredes periclinais internas e anticlinais um reforço de celulose suberina em suas paredes periclinais externas, sendo estas recobertas por uma cutícula espessa que se apresenta com aspecto liso a ligeiramente ondulado em ambas epidermes, sendo que o espessamento é maior na adaxial e apresenta nas duas, ranhuras perpendiculares. As epidermes apresentam ainda pequenos espaços intercelulares pouco diferenciados que são preenchidos pela cutícula.

As folhas são hipoestomáticas (média de 29 estômatos por mm^2). Os estômatos são tetracíticos e com distribuição paralela à nervura central, esféricos e solitários. Localizam-se ao mesmo nível das células da epiderme, possuindo câmaras subestomáticas e supraestomáticas, estas últimas formadas por uma acentuada projeção cuticular que, observada em corte transversal, em primeiro plano, possui a forma de “garra” e é formadora de um pequeno poro de ar.

Ocorrem tricomas com baixa frequência, desde a base até o ápice da folha, na epiderme adaxial (7 tricomas por mm^2) e na abaxial (15 tricomas por mm^2). Os tricomas são solitários ou agrupados estando os mesmos imersos em depressões na epiderme. São pluricelulares e constituídos de duas a quatro células, sendo a base formada por duas ou três células e o ápice, por uma grande célula alongada que tem as paredes reforçadas e o citoplasma mucilaginoso. O pólo superior desta célula apical situa-se no mesmo nível da célula epidermática e não ultrapassa a cutícula.

Os tricomas não apresentam características excretoras e são claviformes ou caliciformes.

- CLORÊNQUIMA – Situado logo abaixo das epidermes. É homogêneo, com células isodiamétricas, poliédricas, com paredes finas a suavemente espessadas e, em sua grande maioria, são paralelas com as da epiderme. As células não mostram uma distinção entre células paliçádicas e lacunosas e suas paredes possuem numerosos campos de pontuações primárias.

O mesofilo constitui-se de um compacto clorênquima e é composto de treze a quinze camadas de células em média, com poucos espaços intercelulares do tipo meato e com inúmeras células incolores grandemente vacuolizadas.

Idioblastos ocorrem em forma de células solitárias com paredes secundárias reforçadas por celulose.

Os cloroplastos aparentam não possuir dimorfismos, estando agrupados ou não dentro do citoplasma e distribuídos de maneira uniforme por todo o clorênquima.

- CONDUÇÃO E SUSTENTAÇÃO – Os feixes fibrovasculares formam uma única camada mediana de pequenos e grandes feixes que se intercalam. Os feixes fibrovasculares são do tipo II, onde o xilema é superior ao floema sendo os dois contíguos. Tanto o floema quanto o xilema são circundados por células e/ou fibras endodermóides e parênquima esclerificado que não chegam a formar capas nos pólos dos feixes.

O xilema mostra vasos com reforço escalariforme predominando sobre o helicoidal. As fibras periféricas dos feixes fibrovasculares possuem grandes pontuações com as células das paredes do clorênquima envolvente e pequenas porções citoplasmáticas destas fibras se projetam para o interior da célula clorofiliana vizinha.

Não foi observada a presença de ninhos de fibras esclerenquimáticas por todo o mesofilo.

Nas demais regiões da folha, ocorrem à mesma disposição dos tecidos descritos anteriormente.

Descrição anatômica da raiz

REGIÃO EXTERNA (SISTEMA DÉRMICO)

- Epiderme – A região mais externa é constituída por uma única camada epidérmica de células maduras, com conteúdo citoplasmático presente. São isodiamétricas, tetragonais irregulares, de leve a medianamente espessadas. As paredes anticlinais são mais espessas que as periclinais. As periclinais externas são recobertas por uma densa, grossa e descontínua cutícula.

Não foi notada a presença de pelos radiculares ou de tilossomos sendo que agregados de fungos exofíticos são pouco incidentes.

REGIÃO DO CÓRTEX (SISTEMA FUNDAMENTAL)

- Exoderme – Situada logo abaixo da epiderme, é unisseriada, compacta e sem espaços intercelulares. As células exodermas são isodiamétricas, tetra a pentagonais curtas, com pouco ou nenhum conteúdo citoplasmático e fortemente espessadas. As paredes anticlinais são de celulose lignificada e com espessamento uniforme e as periclinais externas são as mais espessas, pois recebem um visível reforço de suberina. Já as paredes periclinais internas que ficam em contato direto com a periclinal externa das células da primeira camada do córtex, têm o seu espessamento de suberina diminuído.

Nota-se a presença de células de passagem que são isodiamétricas, tetragonais, nucleadas, com paredes periclinais menos espessadas e menos suberificadas. Estas células podem ser solitárias ou em duplas e se intercalam com grupos de cinco a três células normais da exoderme.

- Parênquima cortical - É compacto, constituído de quatro a cinco camadas de células isodiamétricas, ovaladas, clorofiladas ou não, incolores em sua maioria, altamente vacuoladas, com inúmeros espaços intercelulares do tipo meato e paredes finas de celulose. As células diminuem abruptamente de diâmetro nas extremidades do córtex, sendo que as da primeira camada da extremidade externa são os menores e possuem as suas paredes periclinais internas e parte das anticlinais reforçadas por um espessamento de suberina e/ou lignina.

Foram visualizados raros e solitários fibroblastos. Não foram observadas ráfides, grãos de amido e outras substâncias ergásticas ou ainda, endomicorrizas.

- Endoderme – Situada logo após o parênquima cortical, encontra-se uma endoderme envolvendo o estelo. É uniestratificada, compacta, sem espaços intercelulares, com células isodiamétricas, poliédricas, menores que as do córtex externo, com pouco ou nenhum citoplasma. As paredes são fortemente espessadas a totalmente esclerificadas, impregnadas de suberina e/ou celulose lignificada e os espessamentos, tomam a forma da letra O.

Foi detectada a presença de cera nas paredes tangenciais.

O espessamento das paredes permite separar as células da endodermais em dois tipos:

- As que possuem as paredes mais espessadas e que possuem protoplasma ou não e situam-se opostas aos grupos de células floemáticas, formando blocos lineares que variam de três a cinco células.

- O segundo tipo (células de passagem) possui paredes mais finas e são nucleadas e ocorrem solitárias e são opostas a grupos de protoxilema. Não apresentam estrias de Caspary evidentes e sofrem espessamentos adicionais.

REGIÃO DO ESTELO OU CILINDRO CENTRAL (SISTEMA VASCULAR)

Monoestélico e constituído por um periciclo, xilema, floema e medula.

- Periciclo - Localizado logo após a endoderme, é unisseriado, delimitado, alternando-se com grupos de protoxilema xilema e protofloema. É constituído de células parenquimáticas medianamente espessadas e possuidoras de pontuações simples.

- Xilema - É primário com o protoxilema periférico e vasos de espessamento espiralado. O metaxilema apresenta-se mais central e com vasos de espessamento escalariformes e / ou reticulados. É exarco, poliarco (contém cinco arcos de xilema em média direcionados ao periciclo) e alternado com os cordões de floema e separados deste por numerosas fibras substitutas densamente esclerificadas.

- Floema - O floema é primário, oposto ao xilema, com o protofloema não diferenciado das células adjacentes do anel do periciclo e com metafloema central.

- Medula: Não fistulosa e situada no centro do cilindro central. Composta por células isodiamétricas, de tamanho irregular, vivas, vacuolizadas, sem cloroplastos e amiloplastos aparentes. As paredes possuem pontuações simples, são de medianamente a fortemente espessadas.