Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 63 (2008)

Heft: 1

Artikel: Anatomie foliaire du genre Baptistonia Barb. Rodr. (Orchidaceae, Oncidiinae)

Autor: Chiron, Guy / Guiard, Josiane

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-879223

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 01.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Anatomie foliaire du genre Baptistonia Barb. Rodr. (Orchidaceae, Oncidiinae)

Guy Chiron & Josiane Guiard

Abstract

CHIRON, G. & J. GUIARD (2008). Foliar anatomy of the genus Baptistonia Barb. Rodr. (Orchidaceae, Oncidiinae). *Candollea* 63: 101-113. In French, English and French abstracts.

The microscopic examination of the genus *Baptistonia* Barb. Rodr. *(Orchidaceae, Oncidiinae)* has shown that the foliar anatomy does not strongly differ from the analogous structures shown by the other members of this subtribe. Two characteristics have been recognized of special interest for the phylogeny of *Baptistonia,* the density and the shape of the stomata. If the clade *Gomesa* R. Br., which includes the members of *Baptistonia,* has evolved from an ancestor of *Oncidium* Sw., a density presenting less than 45 stomata/mm² shows here synapomorphy for the genus *Baptistonia,* whereas a density of more than 60 stomata/mm² and the occurrence of distinctly elliptic stomata are to synapomorphies for the genus *Gomesa.*

Key-words

ORCHIDACEAE – *Baptistonia* – Foliar anatomy – Phylogeny – Stomata

Résumé

CHIRON, G. & J. GUIARD (2008). Anatomie foliaire du genre Baptistonia Barb. Rodr. (Orchidaceae, Oncidiinae). *Candollea* 63: 101-113. En français, résumés anglais et français.

L'étude microscopique des feuilles du genre *Baptistonia* Barb. Rodr. *(Orchidaceae, Oncidiinae)* montre que les structures anatomiques foliaires ne diffèrent guère de celles présentées par la majorité des autres membres de cette sous-tribu. Deux caractères toutefois présentent un intérêt certain pour la phylogénie de *Baptistonia,* soit la densité des stomates et leur ellipticité. Si l'on considère que le clade *Gomesa* R. Br., auquel appartiennent les *Baptistonia,* a évolué à partir d'un ancêtre proche des *Oncidium* Sw., une densité présentée inférieure à 45 stomates/mm² est considérée ici comme une synapomorphie pour le genre *Baptistonia,* tandis qu'une densité supérieure à 60 stomates par mm² et la présence d'une forte ellipticité des stomates sont des synapomorphies pour le genre *Gomesa.*

Adresses des auteurs: GC: Herbiers de l'Université Claude Bernard Lyon 1, rue Raphaël Dubois 9, 69622 Villeurbanne Cedex, France.
Email: **g.r.chiron@wanadoo.fr**
JG: IFR 027, rue des Martyrs 17, 38054 Grenoble cedex 9, France.

Soumis le 22 mai 2007. Accepté le 18 décembre 2007.

 © CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 2008

Introduction

La sous-tribu *Oncidiinae* Benth. est l'une des plus vastes de la famille *Orchidaceae*. Elle regroupe plus de 1200 espèces, toutes néotropicales, réparties en plusieurs dizaines de genres, le nombre précis de ceux-ci dépendant des auteurs, comme DRESSLER (1993: 177-181) qui en dénombre 77. Plusieurs genres de ce taxon ont été reconnus comme des regroupements non naturels car non monophylétiques, comme le genre *Oncidium* Sw. CHASE (1986), sur la base de caractères morphologiques, propose déjà la répartition des espèces de ce genre en neuf groupes. Ceci n'est pas étonnant, car l'utilisation seule de la morphologie florale, comme c'est le cas pour la définition traditionnelle d'*Oncidium* pour établir les relations de parenté chez les orchidées, a fait depuis plusieurs années l'objet de critiques (cf. BENZING, 1987). Des études préliminaires, basées sur l'analyse moléculaire de fragments d'ADN tels que les sites de restriction de l'ADN des chloroplastes (CHASE & PALMER, 1992), ou l'ITS (WILLIAMS & al., 2001; CHASE & al., 2005), suggèrent que la plus grande partie des représentants brésiliens de ce genre sont plus proches du genre *Gomesa* R. Br., originaire du Brésil, que du groupe contenant le type du genre *Oncidium,* originaire du Mexique et de l'Amérique Centrale. Ils forment avec ce genre et quelques genres alliés un groupe monophylétique endémique du sud-est brésilien et désigné comme «clade *Gomesa*» (cf. FARIA, 2004). De la même manière, les espèces d'*Oncidium* de la section *Waluewa* (Regel) Schltr., une espèce de la section *Crispa* Pfitzer, et l'espèce unique *(B. echinata)* contenue dans le genre *Baptistonia* s.str. Barb. Rodr. dès la création de ce dernier semblent, malgré la faiblesse du nombre de taxons étudiés, constituer à l'intérieur de ce clade un sous-groupe monophylétique correspondant au genre *Baptistonia* s.l. (CHIRON & CASTRO NETO, 2004). Lors de cette nouvelle délimitation du genre *Baptistonia,* CHIRON & CASTRO NETO (2004) ont indiqué les traits morphologiques macroscopiques, tant végétatifs que floraux, qui le caractérisent, mais n'ont rien dit des caractères anatomiques.

Or l'importance des caractères anatomiques pour la phylogénie de certaines familles de monocotylédones est affirmée depuis longtemps, que ce soit hors des *Orchidaceae* (METCALFE, 1963; STACE, 1965), ou au sein de cette famille (BAKER, 1972 [pour les *Laeliinae* Benth.]; PRIDGEON, 1982 [pour les *Pleurothallidinae* G. Don], ou STERN & al., 2004 [pour les *Maxillariinae* Hook. f. et *Lycastinae* Schltr.]). On trouve cependant dans la littérature un nombre encore très limité d'études anatomiques relatives aux *Oncidiinae.* Ainsi, AYENSU & WILLIAMS (1972) s'intéressent aux genres *Palumbina* Rchb. f. et *Odontoglossum* Kunth, WILLIAMS (1979) aux types de stomates observés chez plusieurs espèces (dont aucune n'appartient à *Baptistonia),* PRIDGEON & al. (1983) aux tilosomes présents sur les racines, ROJAS LEAL (1993) au genre *Lemboglossum* Halb. et aux genres alliés, SANDOVAL-ZAPOTITLA (1993) au genre *Cuitlauzina* La Llave & Lex., et SANDOVAL-ZAPOTITLA & TERRAZAS (2001) au clade *Trichocentrum* Poepp. & Endl. STERN & CARLSWARD (2006) en étudiant divers genres de cette sous-tribu, ne traitent aucun taxon brésilien du genre *Oncidium* s.l. WILLIAMS (1974), qui a étudié l'anatomie foliaire de 22 genres des *Oncidiinae* représentés par 80 espèces, dont deux appartenant à *Gomesa,* ne traite aucune espèce du genre *Baptistonia* s.l. En définitive, peu de choses ont été publiées sur l'anatomie foliaire du genre *Baptistonia* lui-même ou des groupes des orchidées proches de ce genre sur le plan de la phylogénie.

Le présent article présente les résultats de l'étude anatomique menée sur l'ensemble des espèces du genre *Baptistonia* en les comparant aux caractéristiques déjà publiées pour les groupes d'*Oncidiinae* les plus proches, afin d'évaluer l'utilité de différents caractères anatomiques pour la phylogénie du genre.

Matériel et méthodes

Matériel

Le tableau 1 indique les espèces utilisées dans la présente étude et précise pour chacune d'elles les spécimens examinés, ainsi que leur origine. Deux espèces de *Baptistonia* sont absentes de l'étude, aucun matériel frais n'étant disponible au moment des expérimentations. Il s'agit de *Baptistonia damacenoi* Chiron & V. P. Castro et *B. velteniana* V. P. Castro & Chiron. Deux autres espèces, *Carriella colorata* et *Oncidium trulliferum,* étroitement apparentées au genre *Baptistonia* et pour lesquelles aucune donnée anatomique n'a pu être trouvée dans la littérature, ont pour ces raisons été ajoutées à la liste. Le genre *Gomesa* est proche de *Baptistonia* et doit servir de point de comparaison dans toute étude phylogénétique. Il comprend cinq ou six espèces dont quatre ont pu être étudiées. Pour servir de référence et de contrôle vis à vis des quelques études publiées sur le genre *Oncidium,* nous avons complété notre liste par l'espèce *O. swartzii.* Un témoin a été placé en herbier (LY) pour chacun des spécimens.

Observations anatomiques

Deux types d'observations anatomiques ont été menées, les observations de la surface de l'épiderme et celles de coupes histologiques. Elles ont été effectuées sur des échantillons prélevés sur des feuilles fraîches entre le tiers apical et le milieu. Comme les variables environnementales (température, hygrométrie, humidité du substrat, vent, etc.) peuvent affecter le développement et le nombre de stomates (STACE, 1965), des feuilles récentes adultes, développées dans l'année écoulée et portées par des spécimens mis en culture expérimentale depuis plus d'un an dans un environnement contrôlé, ont été choisies pour minimiser le risque de biais

Tableau 1. – Liste des 38 spécimens utilisés dans la présente étude.

Espèce	No d'enregistrement	Origine	Collecteur et numéro de collecte
Baptistonia albinoi (Schltr.) Chiron & V. P. Castro	*GC0087*	production horticole	*Ecoorquideas s.n.*
B. albinoi (Schltr.) Chiron & V. P. Castro	*GC0091*	production horticole	*Ecoorquideas s.n.*
B. albinoi (Schltr.) Chiron & V. P. Castro	*GC0092*	production horticole	*Ecoorquideas s.n.*
B. brieniana (Rchb. f.) V. P. Castro & Chiron	*GC2675*	Paraguay, Villa Rica	*Chiron 4610*
B. cornigera (Lindl.) Chiron & V. P. Castro	*GC2459*	Brésil, PR, Iguaçu	*Chiron 3008*
B. cornigera (Lindl.) Chiron & V. P. Castro	*GC2878*	Brésil, RJ, Magdalena	*Ramos s.n.*
B. cruciata (Rchb. f.) V. P. Castro & Chiron	*GC2876*	Brésil, RJ, Nova Friburgo	*Chiron 5411*
B. echinata Barb. Rodr.	*GC3055*	Brésil, SP, Morro Grande	*Jardin botanique de São Paulo s.n.*
B. gutfreundiana (Chiron & V. P. Castro) Chiron & V. P. Castro	*GC2579*	Brésil, BA	*Castro Neto s.n.*
B. gutfreundiana (Chiron & V. P. Castro) Chiron & V. P. Castro	*GC2781*	Brésil, BA	*Ecoorquideas s.n.*
B. gutfreundiana (Chiron & V. P. Castro) Chiron & V. P. Castro	*GC2958*	Brésil, BA, Camacã	*Chiron 5848*
B. kautskyi (Pabst) V. P. Castro & Chiron	*GC2694*	Brésil, ES, Corrego da Fortuna	*Chiron 4816*
B. kautskyi (Pabst) V. P. Castro & Chiron	*GC3071*	Brésil, BA, Pau Brasil	*Régent s.n.*
B. leinigii (Pabst) V. P. Castro & Chiron	*GC3117*	Brésil, PR, Serra do Mulato	*Chiron 7018*
B. lietzei (Regel) Chiron & V. P. Castro	*GC3067*	Brésil, SP	*Bioorchids s.n.*
B. lietzei (Regel) Chiron & V. P. Castro	*GC3068*	Brésil, SP, Pedra Aguda	*Régent s.n.*
B. nitida (Barb. Rodr.) V. P. Castro & Chiron	*GC2591*	production horticole	*Nego s.n.*
B. pabstii (Campacci & Espejo) V. P. Castro & Chiron	*GC3042*	Brésil, RJ	*Régent s.n.*
B. pabstii (Campacci & Espejo) V. P. Castro & Chiron	*GC3059*	Brésil, RJ	*Régent s.n.*
B. pubes (Lindl.) Chiron & V. P. Castro	*GC3034*	Brésil, RJ	*Vico s.n.*
B. pubes (Lindl.) Chiron & V. P. Castro	*GC3036*	production horticole	*Vico s.n.*
B. pubes (Lindl.) Chiron & V. P. Castro	*GC3054*	Brésil, RJ	*Régent s.n.*
B. pulchella (Regel) Chiron & V. P. Castro	*GC2861*	Brésil, RJ, Boa Esperança	*Chiron 5466*
B. riograndensis (Cogniaux) V. P. Castro & Chiron	*GC3114*	Brésil, RS, Forromecco	*Chiron 7062*
B. sarcodes (Lindl.) Chiron & V. P. Castro	*GC2683*	Brésil, SP, Guaratuba	*Chiron 4850*
B. silvana (V. P. Castro & Campacci) V. P. Castro & Chiron	*GC2942*	Brésil, BA, Serra Boa	*Chiron 5800*
B. truncata (Pabst) Chiron & V. P. Castro	*GC2824*	Brésil, RJ, Boa Esperança	*Chiron 5486*
B. truncata (Pabst) Chiron & V. P. Castro	*GC2899*	Brésil, RJ	*Lauro s.n.*
B. uhlii Chiron & V. P. Castro	*GC2689*	Brésil, ES	*Uhl s.n.*
B. widgrenii (Lindl.) V. P. Castro & Chiron	*GC2574*	Brésil, sud MG	*Castro Neto s.n.*
Carriella colorata (Königer & J. G. Weinm.) V. P. Castro & Lacerda	*GC2796*	Brésil	*Régent s.n.*
Gomesa alpina Porsch	*GC2823*	Brésil, RJ, Alambari	*Chiron 5346*
G. crispa (Lindl.) Rchb. f.	*GC2803*	Brésil, RJ, Boa Esperança	*Chiron 5462*
G. laxiflora (Lindl.) Rchb. f.	*JG1963*	Brésil, ES, vers Venda Nova	*Chiron 4725*
G. recurva R. Br.	*GC2658*	Brésil, ES, vers Venda Nova	*Chiron 4703*
G. recurva R. Br.	*GC2671*	Brésil, ES, vers Venda Nova	*Chiron 4670*
Oncidium swartzii Chiron & Braem	*GC1919*	production horticole	*Exofleur s.n.*
O. trulliferum Lindl.	*GC2850*	Brésil, SP, Jureia	*Chiron 5249*

lié à cette sensibilité. Quelques feuilles prélevées sur des individus sauvages ont été utilisées comme point de comparaison pour vérifier la validité des mesures ainsi obtenues.

Pour l'observation au microscope électronique à balayage, les échantillons de feuille fraîche ont été fixés sur les porte-échantillons au moyen d'adhésif double face puis placés en atmosphère déshydratante pendant 24 heures au minimum. Ils ont été dorés ensuite par pulvérisation dans un appareil POLARON SC7620 pendant 3 minutes. L'observation a été effectuée sur le microscope HITACHI S-570 de l'UMR 5125 de l'Université Claude Bernard Lyon 1, avec une tension de 20KV.

Pour l'observation de la surface des épidermes, les échantillons de feuille fraîche ont été délicatement grattés à la lame de rasoir jusqu'à l'élimination des autres constituants de la feuille, puis lavés à l'eau distillée afin d'éliminer tout contenu cellulaire et enfin placés entre lames et lamelles. Les dimensions des cellules de l'épiderme ont été observées sur 50 mesures en dehors des cellules de contact des stomates. L'épaisseur de leurs parois a été évaluée dans la partie médiane de la feuille sur l'ensemble des spécimens examinés sur 15 mesures et plus. Les mesures de la densité des stomates ont été effectuées sur une dizaine de points de la surface foliaire.

Pour la réalisation de coupes anatomiques, la préparation du matériel a été faite à l'Université de Lyon 1 à partir d'échantillons de feuilles fraîches selon l'une ou l'autre des méthodes ci-dessous.

La première méthode a été utilisée pour obtenir des coupes épaisses (de l'ordre d'une dizaine de microns) qui ont été utiles pour observer des structures en volume, mais qui n'ont pas permis d'obtenir des photographies nettes. Cette méthode comprend les étapes suivantes:

1 fixation avec un mélange 2% de PFA et 0,2% de glutaraldéhyde;
2 lavage dans du PBS 1X (GIBCO) pendant 15 minutes;
3 lavages dans une solution de sucrose à 30%, avec agitation permanente en deux phases: premier lavage de 2 heures puis second lavage toute une nuit;
4 inclusion dans le milieu «tissue tek OCT compound» (AKURA réf. 4583);
5 congélation dans de l'isopentane refroidi dans l'azote liquide;
6 conservation du matériel à -80° C;
7 réchauffage à -20° C 24 heures avant la coupe;
8 coupes de 10 µm d'épaisseur à l'aide du cryotome LEICA CM 300 équipé d'un couteau métallique;
9 montage sur lame polysine et séchage 24 heures à température ambiante;
10 coloration spécifique selon besoin. Notamment, pour différencier les tissus lignifiés (colorés en vert) et les tissus cellulosiques (colorés en rose), la double coloration Carmin Vert d'iode a été utilisée.

La seconde méthode a été effectuée pour obtenir des coupes fines (de l'ordre du micron) nécessaires à la réalisation de prises de vues de qualité, mais ne permettant pas la visualisation de structures en trois dimensions. Cette méthode comprend les étapes suivantes:

1 inclusion des échantillons dans des blocs de résine selon le procédé de Guignard & Zhou (2005);
2 coupes de 1 µm d'épaisseur, à l'aide de l'ultramicrotome (REICHERT Ultracut S) jusqu'à ce que l'échantillon affleure, puis d'un couteau en diamant pour l'obtention des coupes;
3 montage des coupes sur lame de verre;
4 coloration à 100° C dans un mélange 1/1 de bleu de méthylène et d'azur 2 et rinçage abondant.

L'observation des différentes préparations a été effectuée au moyen d'un microscope OLYMPUS BH-2, les prises de vues étant effectuées à l'aide d'un boîtier CANON 400D dans le laboratoire particulier du second auteur (J. Guiard).

Résultats et discussion

L'observation microscopique montre:

- un limbe dépourvu de trichomes et de papilles;
- une cuticule relativement fine;
- un épiderme constitué d'une couche monocellulaire (les cellules étant en première approximation aussi épaisses que larges);
- un mésophylle plutôt fin, homogène, avec quelques espaces lacunaires de type aquifère;
- des faisceaux disposés sur deux rangs dans l'épaisseur de la feuille. L'observation, après coloration, montre que les faisceaux abaxiaux sont purement fibreux tandis que les faisceaux adaxiaux, plus larges, sont vasculaires;
- des stomates présents uniquement sur l'épiderme abaxial.

Cuticule

La surface de la cuticule est lisse et ondulée car elle épouse les irrégularités de l'épiderme. Elle est souvent parsemée de dépôts cireux en plaquettes. Son épaisseur est relativement faible (probablement parce que ces plantes poussent en milieu fortement et constamment humide, que ce soit dans leur milieu naturel ou en culture expérimentale). Elle est en outre plus faible sur la face abaxiale que sur la face adaxiale. A titre d'exemple, cette épaisseur varie, chez *Baptistonia cornigera,* de 1,7 à

4 µm. Ces valeurs ont été obtenues en mesurant l'épaisseur en une quinzaine d'endroits différents de la face adaxiale de l'échantillon. Les autres épaisseurs mesurées sont de 2 à 2,7 µm pour *B. albinoi,* 2,7 à 4 µm pour *B. silvana,* ca. 3 µm pour *B. echinata* et de 2 à 3,5 µm pour *Gomesa crispa.* Ces valeurs sont tout à fait comparables à celles observées de 2,5 à 5 µm chez la grande majorité des *Oncidiinae* (STERN & CARLSWARD, 2006). A l'intérieur de cette sous-tribu, ce caractère s'avère donc de peu d'intérêt pour la phylogénie car il est trop stable.

Cellules épidermiques

Observé en face adaxiale ou abaxiale (fig. 1A, 1B), l'épiderme consiste en une couche de cellules irrégulièrement polygonales, généralement sub-carrées à allongées, moins fréquemment plus larges que longues. En réalité, on observe chez chaque espèce une variation de forme importante. Les cellules de l'épiderme adaxial semblent plus régulières en forme et orientation. Elles sont toutes polygonales allongées dans le sens longitudinal de la feuille. La taille des cellules est aussi plutôt homogène dans le genre et très variable sur une même plante. Les dimensions observées vont de 30 à 120 µm pour la longueur et de 25 à 45 µm pour la largeur, sur la face abaxiale. Les cellules de l'épiderme adaxial ont été observées sensiblement plus grandes. Les longueurs sont respectivement de 30 à 80 µm pour les espèces chez qui l'on a observé les cellules les plus courtes *(Baptistonia truncata, B. gutfreundiana,* notamment) et de 45-120 µm pour les espèces à longues cellules (en particulier *Baptistonia lietzei, B. silvana* et *B. uhlii).* Il est important de noter que ces variations ne sont pas liées à la taille de la plante étudiée. Ces différences, de 1 à 1,5 entre les espèces à «grandes» cellules et espèces à «petites» cellules, comparées aux variations intraspécifiques, de 1 à presque 3, rendent ce caractère peu pertinent pour la phylogénie du genre.

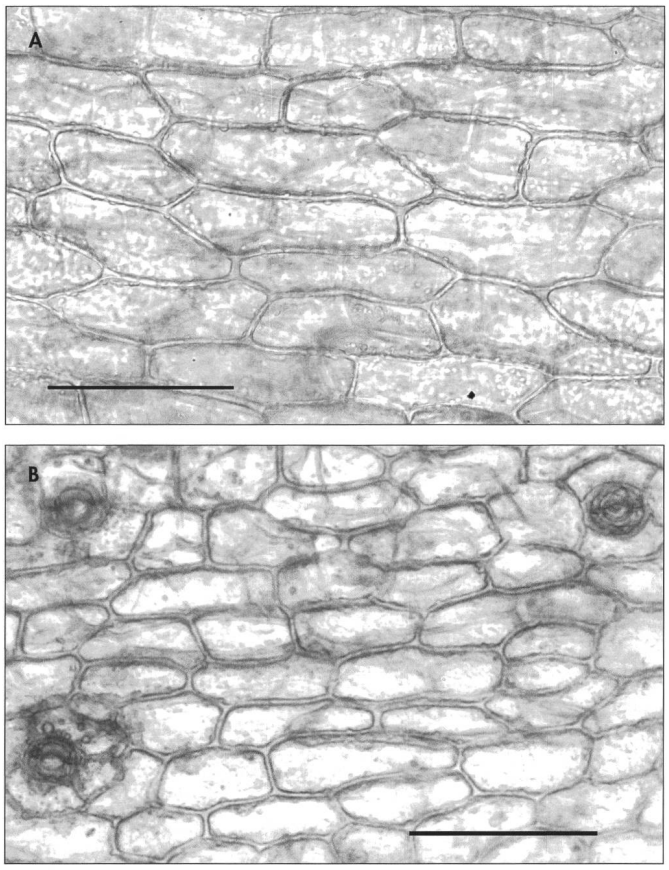

Fig. 1. – *Baptistonia cruciata GC2876.* **A.** Epiderme adaxial; **B.** Epiderme abaxial (barre d'échelle: 100 µm).

Dans l'exemple de la figure 1, les parois des cellules épidermiques montrent une épaisseur qui varie de 3,5 à 3,9 µm. Sur l'ensemble des spécimens examinés, ce paramètre varie de 1,6 à 4,5 µm, avec des variations pouvant atteindre ± 25% entre deux mesures effectuées sur un même échantillon, comme chez *B. uhlii* par exemple, ou être inférieures à ± 10% entre les moyennes évaluées sur deux spécimens différents de la même espèce (cf. tableau 2). La valeur médiane est de 3,1 µm. Trois espèces ont des parois cellulaires dont l'épaisseur dépasse cette moyenne de plus de 25%, *B. brieniana, B. uhlii* et *Oncidium trulliferum.* Quatre espèces ont des parois dont l'épaisseur est inférieure de plus de 25% à cette moyenne: *Baptistonia riograndensis, B. widgrenii, Gomesa laxiflora* et *G. recurva.* Là encore, les variations à l'intérieur d'un taxon étant trop importantes par rapport aux variations entre taxons, ce caractère s'avère non pertinent en termes de phylogénie. Les parois radiales sont droites ou légèrement ondulées, jamais franchement sinueuses. Les cellules épidermiques sont disposées en files parallèles à l'axe longitudinal de la feuille, plus ou moins régulières. L'épiderme ne présente aucun développement en forme de papilles, comme on peut l'observer chez d'autres genres d'*Oncidiinae* (voir à titre d'exemple SANDOVAL-ZAPOTITLA & TERRAZAS, 2001: fig. 2 et 8). Ceci semble être une constante dans le clade *Gomesa.*

Stomates

Un petit nombre de travaux ont montré l'intérêt que pouvait présenter l'étude des stomates et de leurs cellules subsidiaires, notamment pour évaluer le degré de parenté de certains groupes d'orchidées. Dans le domaine plus restreint des *Oncidiinae,* citons, par exemple, AYENSU & WILLIAMS (1972), pour qui la combinaison de divers caractères d'anatomie foliaire comme la dimension et la distribution des stomates permet de considérer *Osmoglossum* (Schltr.) Schltr. et *Palumbina* Rchb. f. comme étroitement apparentés. WILLIAMS (1974, 1979) montre que les caractéristiques des stomates, notamment leur densité, peuvent être utiles en taxinomie. SANDOVAL-ZAPOTITLA (1993) indique que l'anatomie foliaire, notamment le nombre de stomates, permet de rapprocher *Cuitlauzina pendula* La Llave & Lex. de certains groupes d'*Oncidiinae*

Tableau 2. – Densités et ellipticités des stomates, épaisseurs des parois des cellules épidermiques et type de complexe stomatique.

Valeurs observées chez les spécimens étudiés (ci-dessous), et valeurs moyennes des espèces étudiées (ci-contre).
Complexe stomatique: S = type stephanocytique (S4: 4 cellules subsidiaires, S5: 5 cellules subsidiaires); B = type brachyparacytique; PI = type polaire irrégulier.

	Densité [stomates/mm²]		Ellipticité			Complexe stomatique	Epaisseurs des parois [µm]		
Spécimens	Moyenne	Ecart-type	Min	Moyenne	Max		Min	Moyenne	Max
Baptistonia albinoi GC0087			1,03	1,03	1,03				
B. albinoi GC0091	37,7	5,9	1	1,06	1,12	S4	2,2	2,6	3
B. albinoi GC0092	39,1	6,3	1,1	1,15	1,2	S4	2,2	2,6	3
B. brieniana GC2675	24,3	2,3	1	1	1	S4	3,5	4,4	5,2
B. cornigera GC2459			1,03	1,125	1,22				
B. cornigera GC2878	22,8	4,2	1,03	1,125	1,22	S4 (S5)	3,1	3,7	4,3
B. cruciata GC2876	30,7	2,9	1	1,075	1,15	S4 (B)	3,5	3,7	3,9
B. echinata GC3055	30,1	2,3	1	1,09	1,18	S4 (S5)	2,2	2,4	2,6
B. gutfreundiana GC 2579	35,7	5,0	1,05	1,075	1,1	S4	2,6	3	3,4
B. gutfreundiana GC2958	27,9	4,1	1,04	1,105	1,17	S4	2,8	3,3	3,7
B. kautskyi GC3071	27	4,7	1	1,02	1,04	S4	2,6	2,9	3,1
B. leinigii GC3117	39,8	6,2	1,15	1,15	1,15	S4			
B. lietzei GC3067	22,6	3,2	1	1,02	1,04	S4	3,4	3,9	4,3
B. lietzei GC3068	20,6	3,5	1,1	1,135	1,17	S4	2,2	2,8	3,4
B. nitida GC2591	21,6	3,5	1,09	1,11	1,13	S4	3,1	3,5	3,8
B. pabstii GC3042	33	4	1	1,03	1,06	S4 (S5)	3,1	3,5	3,8
B. pabstii GC3059	29,9	3,9	1,1	1,175	1,25	S4 (S5)	3,1	3,3	3,4
B. pubes GC3034	24,9	2,3	1,2	1,25	1,3	S4	2,6	3	3,4
B. pubes GC3036	20,3	3,7	1,1	1,25	1,4	S4	3,4	3,6	3,8
B. pulchella GC2861	34,7	6	1,13	1,135	1,14	S4	3,4	3,8	4,2
B. riograndensis GC3114	36,9	3,9	1,03	1,03	1,03	S4			
B. sarcodes GC2683	27,2	3,9	1	1	1	S4 (B)	3	3,4	3,8
B. silvana GC 2942	36,2	3,6	1,03	1,03	1,03	S4	3	3,4	3,8
B. truncata GC2824	28,3	3,9	1	1,055	1,11	S4 (B)	2,6	3,4	4,2
B. truncata GC2899	63,7	6	1,3	1,365	1,43	S4 (B)	3,7	4	4,2
B. uhlii GC2689	22,7	3,2	1,04	1,085	1,13	S4 (PI)	3,4	4,5	5,6
B. widgrenii GC2574	41,9	3,4	1,08	1,125	1,17	S4	1,8	2	2,2
Carriella colorata GC2796	26,3	3,8	1,05	1,06	1,07	S4	3,5	3,7	3,9
Gomesa alpina GC2823	62,1	6,7	1,12	1,2	1,28	S4	2,6	3	3,4
G. crispa GC2803	86,4	7,9	1,43	1,44	1,45	S4	2,6	3,2	3,8
G. laxiflora GC1963	53,2	4	1,22	1,395	1,57	S4	1,7	1,7	1,7
G. recurva GC2658	77,5	7	1,2	1,2	1,2	S4	1,8	2	2,2
G. recurva GC2671	64,2	3,6	1,15	1,2	1,25	S4	1,3	1,6	1,9
Oncidium swartzii GC1919	55,5	5	1	1,05	1,1	S4	3,1	3,5	3,8
O. trulliferum GC2850	54,6	7	1	1,065	1,13	S4 (PI)	3,2	4,2	5,2

Tableau 2. – Suite

Espèces	Densité [stomates/mm²] Moyenne	Ecart-type	Min	Ellipticité Moyenne	Max	Complexe stomatique	Epaisseurs des parois [µm] Min	Moyenne	Max
B. albinoi	38	6		1,08		S4	2,2	2,6	3
B. brieniana	24,5	2,5		1		S4	3,6	4,4	5,2
B. cornigera	23	4		1,12		S4 (S5)	3,1	3,7	4,3
B. cruciata	31	3		1,08		S4 (B)	3,5	3,7	3,9
B. echinata	30	2		1,09		S4 (S5)	2,2	2,4	2,6
B. gutfreundiana	30	6		1,09		S4	2,8	3,1	3,4
B. kautskyi	27	4,5		1,02		S4	2,7	2,9	3,1
B. leinigii	40	6		1,15		S4	2	2,5	3
B. lietzei	21	4		1,08		S4	2,2	3,2	4,2
B. nitida	21,5	3,5		1,11		S4	3,2	3,5	3,8
B. pabstii	31	5		1,10		S4 (S5)	3,2	3,5	3,8
B. pubes	22	5		1,25		S4	2,6	3,2	3,8
B. pulchella	34,5	6		1,14		S4	3,4	3,8	4,2
B. riograndensis	37	4		1,03		S4	1,6	1,8	2
B. sarcodes	27	4		1		S4 (B)	3	3,4	3,8
B. silvana	36	3,5		1,03		S4	3	3,4	3,8
B. truncata	28	4		1,06		S4 (B)	2,6	3,4	4,2
B. uhlii	23	3		1,09		S4 (Pl)	3,4	4,5	5,6
B. widgrenii	42	3,5		1,12		S4	1,8	2	2,2
Cariella colorata	26	4		1,06		S4	3,5	3,7	3,9
Gomesa alpina	62	6		1,2		S4	2,6	3	3,4
G. crispa	86,6	8		1,44		S4	2,6	3,2	3,8
G. laxiflora	53	4		1,4		S4	1,6	1,7	1,8
G. recurva	71	7		1,2		S4	1,3	1,7	2,1
Oncidium swarztii	55,5	5		1,05		S4	3,2	3,5	3,8
O. trulliferum	54,5	7		1,07		S4 (Pl)	3,2	4,2	5,2

(comme *Osmoglossum* et *Palumbina)* et de les séparer d'autres (comme *Leochilus* Knowles & Westc.). Toutefois, nous n'avons pas connaissance d'études systématiques au niveau de l'espèce.

Les stomates sont uniformément répartis sur toute la surface abaxiale des feuilles et disposés, non pas selon des lignes longitudinales plus ou moins strictes comme il arrive chez d'autres membres des *Oncidiinae (Oncidium swartzii,* par exemple), mais plutôt de manière aléatoire. En outre, aucune différence significative de répartition d'un côté à l'autre de la veine médiane n'a été observée.

La densité des stomates chez *Baptistonia* semble être un caractère stable chez la plupart des espèces comme le présente le tableau 2. La figure 2 représente la plage de variation de cette grandeur pour 19 espèces de *Baptistonia* (ainsi que pour les autres *Oncidiinae* étudiés). La plage de variation égale deux fois l'écart-type des mesures effectuées. La deuxième remarque qu'inspire la figure 2 est relative à la variation de la densité entre espèces, et entre genres. Si l'on excepte le spécimen *GC2899* de *Baptistonia truncata,* tous les représentants examinés de *Baptistonia* (de même que *Carriella colorata)* ont une densité de stomates inférieure à 45/mm².

Dans le tableau 2, sur deux spécimens de *Baptistonia gutfreundiana,* on relève des densités de 27 ± 9 et 35 ± 7 stomates/mm². Ces valeurs très variables de densité s'expliquent par l'origine hybride de cette espèce. Les parents de cet hybride naturel aujourd'hui fixé sont *B. silvana* et *B. cornigera,* dont les valeurs de densité encadrent celles de *B. gutfreundiana.*

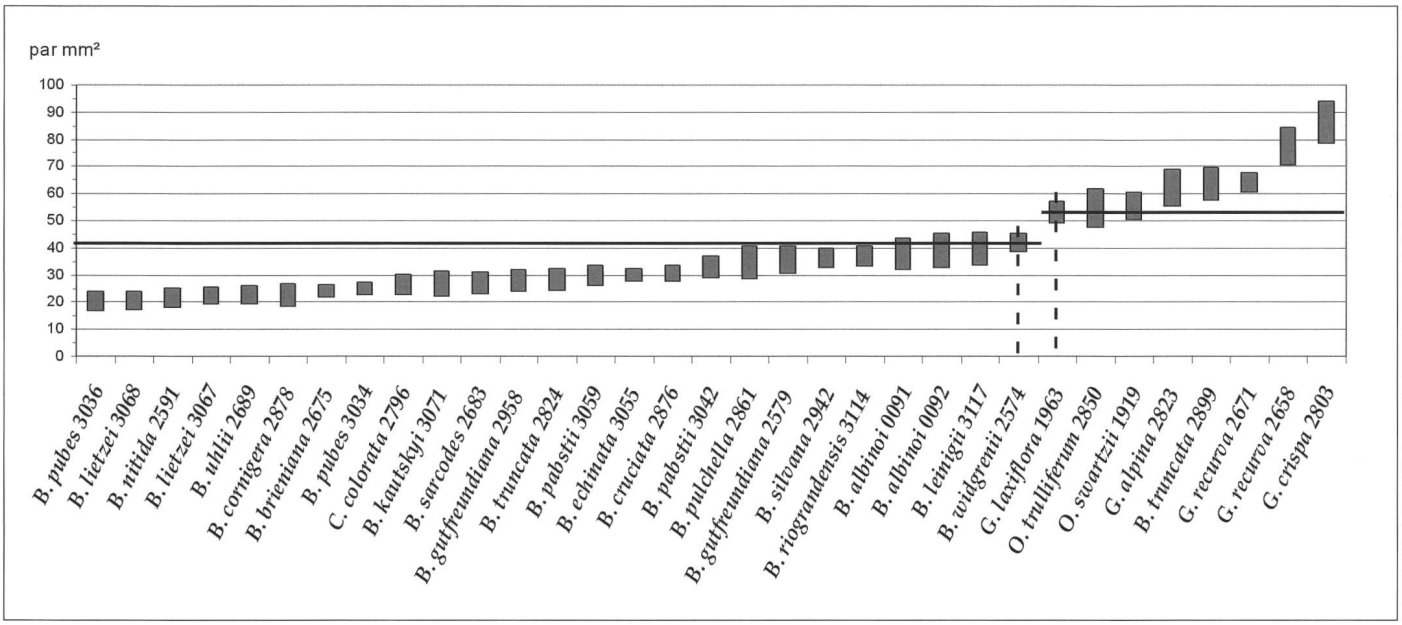

Fig. 2. – Densité de stomates pour divers représentants d'*Oncidiinae (B. = Baptistonia, C. = Carriella, G. = Gomesa, O. = Oncidium)* (barre d'incertitude : ± 1 écart-type autour de la moyenne).

En dehors de ce cas, la densité de stomates est plutôt stable chez *B. albinoi, B. lietzei, B. pabstii* et *B. pubes,* autres espèces pour lesquelles plus d'un spécimen ont été examinés. La densité de stomates semble plutôt être stable chez *B. albinoi, B. lietzei, B. pabstii* et *B. pubes,* autres espèces pour lesquelles plus d'un spécimen ont été examinés. Seul *B. truncata* est hétérogène. L'un des spécimens, *GC2824,* présente une densité de 28 ± 3 stomates/mm² alors que le second, *GC2899,* affiche 63 ± 7 sans que rien dans l'origine ou la culture de ces deux plantes ne puisse expliquer un tel écart. Les représentants des autres genres *(Oncidium swartzii, Oncidium trulliferum,* les quatre espèces de *Gomesa)* montrent tous une densité supérieure ou égale à 55 stomates/mm². Cela démontre l'intérêt de ce paramètre d'un point de vue phylogénétique. Une évaluation statistique plus fine est nécessaire avant de prétendre l'utiliser également pour distinguer des espèces morphologiquement proches, comme, par exemple, *Baptistonia brieniana* et *B. albinoi.* Chez ces deux espèces on a mesuré respectivement des densités nettement distinctes, de 24 ± 3 stomates/mm² pour la première et de 37 ± 7 et 39 ± 1 stomates/mm² pour les deux spécimens de la seconde (tableau 2).

Les stomates présentent (fig. 3) un contour circulaire à longitudinalement elliptique (dans l'axe de la feuille), avec une ouverture parallèle à cet axe. Sur une même feuille, on peut observer des stomates plus ou moins elliptiques. L'ellipticité, mesurée par le rapport de longueurs du grand axe et du petit axe, peut atteindre 1,43. Les variations présentées par une même plante, ou par une même espèce, sont du même ordre de grandeur que celles observées entre espèces. Chez *B. pubes GC3036,* l'ellipticité varie de 1,1 à 1,4, sans que ceci ne soit

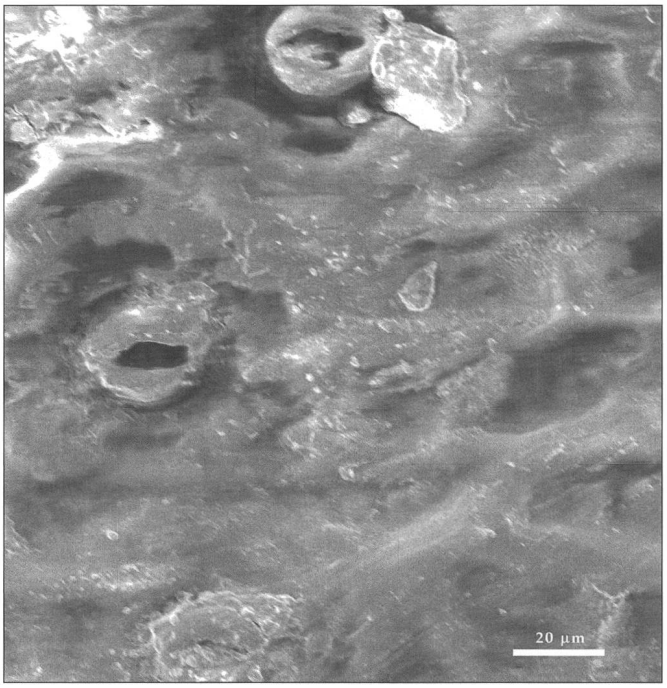

Fig. 3. – Stomates de *Baptistonia nitida GC2591* au microscope électronique à balayage (barre d'échelle : 20 µm).

dû à l'état de turgescence des cellules de garde, comme observé sur plusieurs échantillons. En valeurs moyennes, toutefois, on peut noter (tableau 2, fig. 4) que les stomates de la plupart des espèces de *Baptistonia* sont significativement moins allongés que ceux des *Gomesa.* Parmi les spécimens de notre étude, on peut ainsi classer les stomates en sub-circulaires (ellipticité inférieure ou égale à 1,05), faiblement elliptiques (ellipticité comprise entre 1,05 et 1,2) et elliptiques (ellipticité supérieure ou égale à 1,2) et utiliser ce caractère dans une étude phylogénétique des *Baptistonia.*

Les stomates ont une longueur de l'ordre de 30-35 µm avec des variations entre spécimens de la même espèce aussi importantes qu'entre espèces différentes (fig. 5). On obtient ainsi, pour les 3 spécimens de *B. gutfreundiana* étudiés, les valeurs 27 ± 1, 30 ± 2 et 32 ± 2 µm, et pour *B. pubes,* les valeurs de 31 ± 1 et 37 ± 2 µm. Ce paramètre est d'un ordre de grandeur équivalent chez les autres *Oncidiinae* étudiés, avec cependant des valeurs légèrement plus faibles pour les *Gomesa* (de 26 à 30 µm) et pour *Oncidium swartzii* (30 µm). Toutefois, ces écarts sont trop faibles pour être pertinents sur le plan taxinomique.

Les cellules de garde sont quant à elles de forme elliptique et généralement insérées à mi-épaisseur de l'épiderme. La cavité sous-stomatique est peu développée. Ces deux derniers caractères sont habituels chez les genres d'*Oncidiinae* les plus proches des *Oncidium* s.str.

Complexe stomatique

Le schéma général des cellules subsidiaires associées aux stomates observé chez les *Baptistonia* est majoritairement constitué de quatre cellules, deux polaires et deux latérales (SOLEREDER & MEYER, 1930). Néanmoins, selon WILLIAMS (1979), le complexe stomatique typique chez les *Oncidiinae* est le plus souvent constitué de deux cellules subsidiaires, une pour chaque cellule de garde. Certains groupes, comme les *Trichocentrum,* ou certains *Oncidium,* en présentent cependant quatre. Dans la plupart des cas, les cellules subsidiaires faiblement différenciées présentent des surfaces analogues et sont disposées de manière radiale par rapport au stomate. Dans la classification de CARPENTER (2005), elles sont dites de type «stéphanocytique» («Stephanocytic Type»). STERN & CARLSWARD (2006) parlent eux d'organisation tétracytique. Quelques exemples d'une telle distribution sont illustrés pour *B. lietzei* (fig. 6A) et *B. gutfreundiana* (fig. 6B). Ce nombre peut cependant être parfois de cinq, comme on peut l'observer chez *B. cornigera* (fig. 6C). Parfois, on n'observe que trois cellules subsidiaires, faiblement différenciées, une en position polaire et deux en position latérale, comme chez *B. uhlii* (fig. 6D). Selon la terminologie de CARPENTER (2005), un tel complexe est de type polaire irrégulier («Irregular-Polar»). Un quatrième type de distribution, dit «brachyparacytique» («Brachyparacytic») et caractérisé par la présence de deux cellules subsidiaires latérales étroites et parallèles aux cellules de garde, peut être enfin observé chez *B. cruciata* (fig. 6E) et *B. truncata* (fig. 6F).

Le tableau 2 présente les différents types de complexes stomatiques de chaque espèce étudiée. Toutefois il est connu que, chez de nombreuses orchidées, on peut observer, sur une même feuille, plusieurs types de complexes stomatiques (SINGH, 1981). L'arrangement le plus commun est de type stéphanocytique, généralement à quatre cellules subsidiaires, parfois cinq. Les autres types évoqués ci-dessus ne sont observés que chez un petit nombre d'espèces. En définitive, ce caractère, trop homogène dans le genre étudié, ne semble pas pertinent en matière de phylogénie.

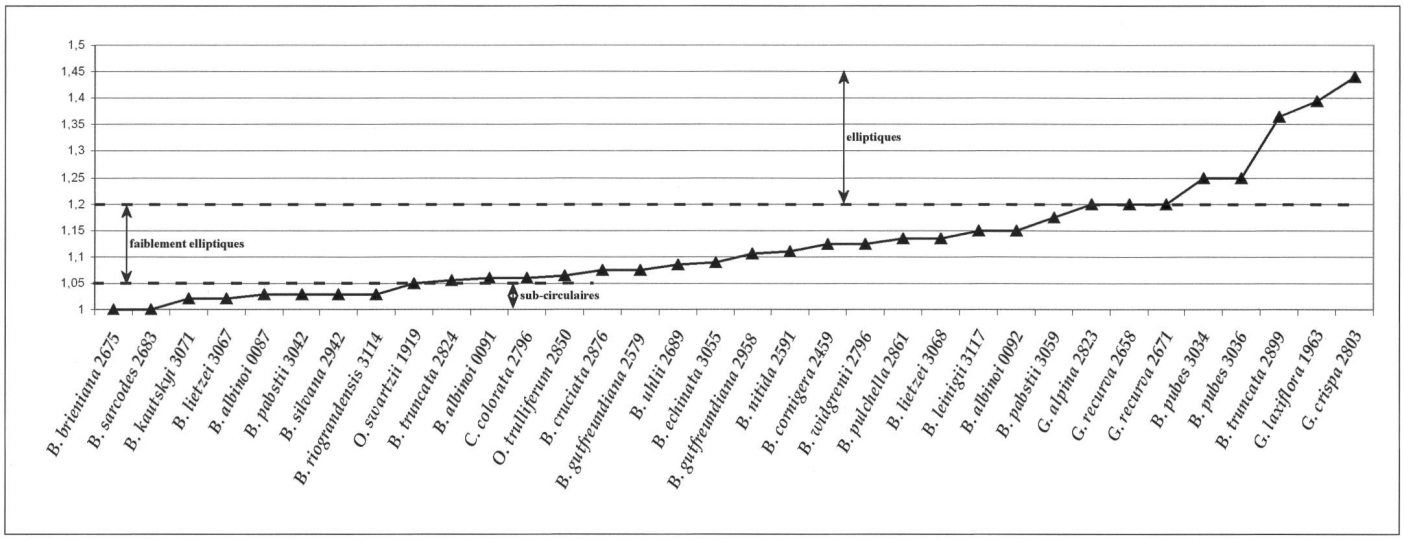

Fig. 4. – Ellipticité moyenne des stomates chez divers représentants d'*Oncidiinae (B. = Baptistonia, C. = Carriella, G. = Gomesa, O. = Oncidium).*

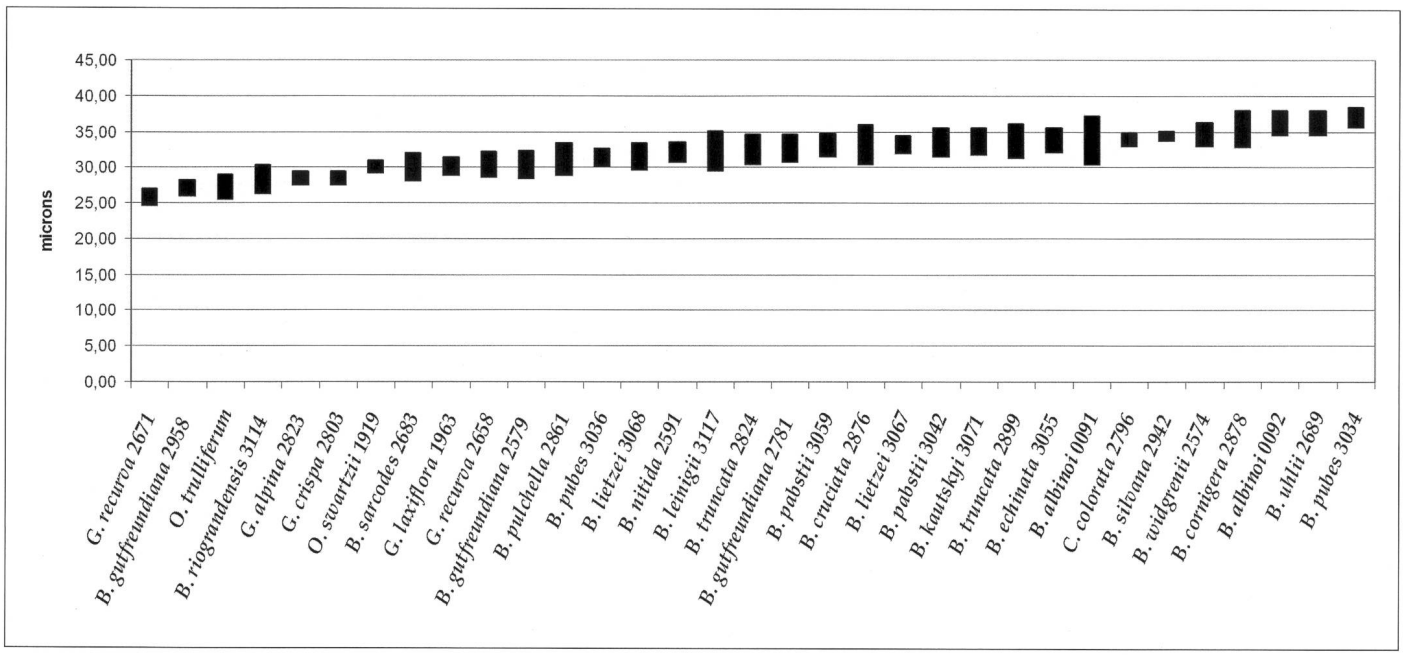

Fig. 5. – Longueur des stomates mesurée chez divers représentants d'*Oncidiinae (B. = Baptistonia, C. = Carriella, G. = Gomesa, O. = Oncidium)* (barre d'incertitude: ± 1 écart-type autour de la moyenne).

Les variations de taille et forme de ces cellules ont parfois pu être attribuées à l'entassement des stomates eux-mêmes mais, dans le matériel étudié ici, ce cas est rare, car la densité des stomates est trop faible pour qu'ils soient très souvent proches les uns des autres.

Faisceaux vasculaires et fibreux

Le mésophylle des plantes examinées est de type homogène, c'est-à-dire que l'on ne distingue pas d'assise palissadique à côté du parenchyme lacuneux, riche en chloroplastes. Il est traversé longitudinalement (a) par plusieurs faisceaux vasculaires, soit un faisceau principal (fig. 7 et 8), médian, flanqué de faisceaux latéraux espacés d'environ 0,5 mm et (b) par des faisceaux fibreux proches de la face abaxiale et de diamètre inférieur. Cette organisation est celle que l'on observe généralement chez la sous-tribu *Oncidiinae* (cf. WILLIAMS, 1974: fig. 30).

La figure 7 présente, en microscopie électronique à balayage, la surface extérieure d'un faisceau vasculaire chez *Baptistonia truncata.* La figure 8 en illustre la constitution vue en coupe transversale «fine». Le xylème est en position adaxiale par rapport au phloème et les parois cellulaires du xylème sont renforcées par des sculptures en spirale dont l'architecture est identique chez les *Baptistonia,* les *Gomesa* ou les *Oncidium.* Le xylème et le phloème sont entourés par une gaine interne constituée de deux arcs de fibres (sclérenchyme) l'un en position abaxiale et l'autre en position adaxiale. Ces fibres sont garnies de cellules pierreuses. Associées aux gaines fibreuses des faisceaux vasculaires et disposées en lignes longitudinales (fig. 7), les cellules pierreuses contiennent des corps siliceux coniques d'environ 4 µm de diamètre, et de ce fait sont plus ou moins régulièrement épaissies.

MÖLLER & RASMUSSEN (1984) indiquent que la présence ou absence de cellules pierreuses et le type «conique» ou «sphérique» des corps siliceux présentent une importance taxinomique au niveau de la famille des *Orchidaceae.* Toutefois, ces paramètres sont constants à l'intérieur de la sous-tribu des *Oncidiinae.* Ils ne présentent donc pas d'intérêt pour la phylogénie des *Baptistonia.*

Conclusion

Dans le cadre de son analyse phylogénétique des genres d'*Oncidiinae* endémiques du Brésil, FARIA (2004) a publié une matrice de données morpho-anatomiques dans laquelle on trouve, sous forme d'états de caractères 0/1, des indications relatives à certaines des structures anatomiques présentées ci-dessus (papilles épidermiques, localisation et forme des stomates, mésophylle). Même si le genre *Baptistonia sensu* Chiron & V. P. Castro n'y est représenté que par cinq espèces, ces données confirment en général nos propres observations, soit la présence de cellules épidermiques du limbe foliaire dépourvues de papilles, de stomates localisés sur la face abaxiale

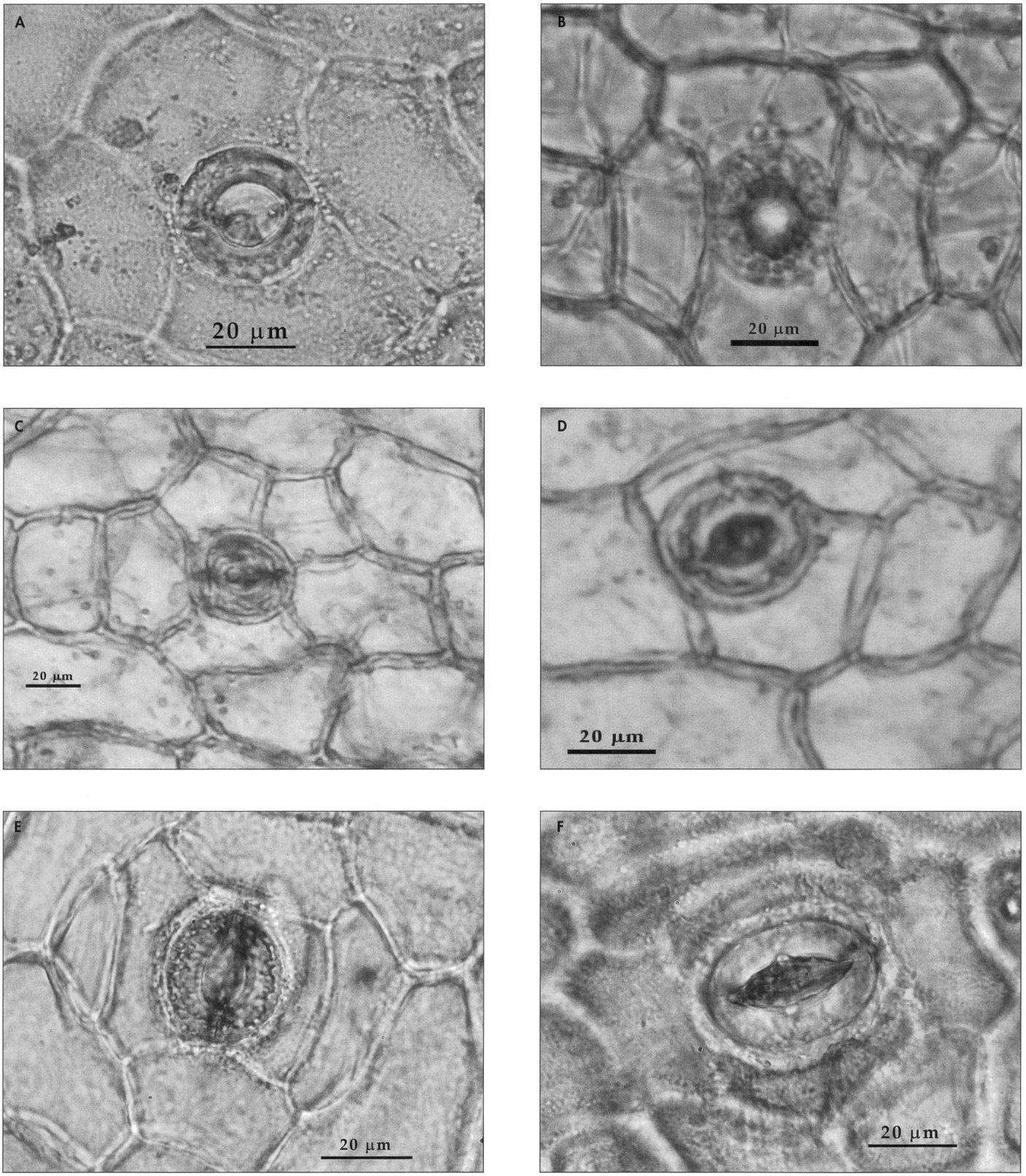

Fig. 6. – Cellules subsidiaires des stomates. **A.** *Baptistonia lietzei GC3067*; **B.** *Baptistonia gutfreundiana GC2579*; **C.** *Baptistonia cornigera GC2878*; **D.** *Baptistonia uhlii GC2689*; **E.** *Baptistonia cruciata GC2876*; **F.** *Baptistonia truncata GC2899* (barres d'échelle: 20 µm).

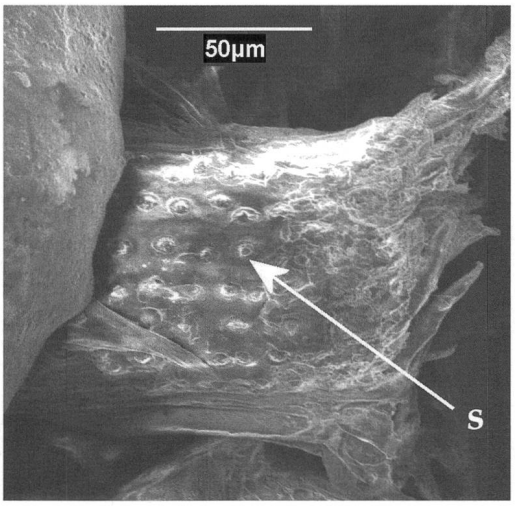

Fig. 7. – Faisceau vasculaire d'une feuille de *Baptistonia truncata GC2899* (s: cellule pierreuse; vue externe en microscopie électronique à balayage) (barre d'échelle: 50 µm).

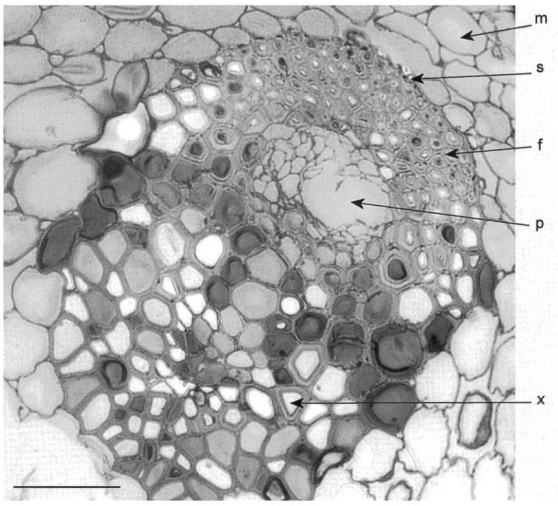

Fig. 8. – Faisceau vasculaire latéral d'une feuille de *Baptistonia cornigera GC2459* (f: fibres; m: mésophylle; p: phloème; s: cellule pierreuse contenant un corps siliceux conique; x: xylème; coupe transversale «1 µm», microscopie optique) (barre d'échelle: 50 µm).

et l'absence de cellules allongées entre les stomates. Ces données confirment également que les stomates présentent une moindre ellipticité chez *Baptistonia* que chez *Gomesa.* Elles divergent quant au type de mésophylle (homogène *versus* différencié en tissu spongieux et tissu palissadique). Selon FARIA (2004), les *Baptistonia* présentent un mésophylle hétérogène et les *Gomesa* un mésophylle homogène, mais aucune observation de cellules palissadiques n'a été faite ici, ce qui est conforme aux dires de WILLIAMS (1974).

Les structures décrites plus haut (cuticule, épiderme, mésophylle, stomates, complexes stomatiques, faisceaux vasculaires, faisceaux fibreux) sont habituelles dans la sous-tribu *Oncidiinae,* mais sont peu variables à l'intérieur du genre *Baptistonia* et même du clade *Gomesa.* En conséquence, elles sont d'un intérêt limité pour la phylogénie. Il en est ainsi de l'épaisseur de la cuticule, de la forme, de la taille et de la disposition des cellules épidermiques, de l'absence de papilles, de la disposition et de la longueur des stomates, de la structure des faisceaux vasculaires et de la présence de cellules pierreuses sur ces faisceaux. L'arrangement des cellules subsidiaires, quoique présentant quelques variations entre les espèces, n'a pas semblé constituer un caractère utilisable pour la phylogénie du genre dans la présente étude.

Toutefois, deux caractères se sont avérés potentiellement pertinents du point de vue phylogénétique, la densité et l'ellipticité des stomates. Si l'on considère que le clade *Gomesa* a évolué à partir de l'ancêtre des *Oncidium,* une densité faible (< 45 stomates/mm²) est un caractère synapomorphique pour le genre *Baptistonia,* tandis qu'une densité élevée (> 60 stomates/mm²) est, d'après nos résultats, un caractère synapomorphique pour le genre *Gomesa.* Quant à l'ellipticité, l'état ancestral étant représenté par des stomates sub-circulaires (ellipticité < 1,05), l'accroissement de l'ellipticité constitue une condition dérivée. Ces deux caractères ont été effectivement utilisés parmi 47 caractères morpho-anatomiques pour tenter de proposer une phylogénie du genre *Baptistonia* (CHIRON, 2007a).

D'une manière générale, les représentants du genre *Baptistonia* présentent une grande homogénéité dans leur anatomie foliaire. Ceci est peut-être du à la récente spéciation de ses membres, si l'on se réfère à l'hypothèse des «redutos» (refuges) d'AB'SABER (2003), mais aussi peut-être causé par la forte similitude des habitats des différentes espèces, comme les forêts humides et sombres des versants principalement atlantiques de la Serra do Mar (CHIRON, 2007b).

Remerciements

Nous remercions V. P. Castro Neto et C. Régent, pour leur aide précieuse dans la recherche du matériel végétal au Brésil, le Professeur G. J. Braem, pour la mise à disposition de matériel de microscopie optique, le Professeur G. Barale et le Dr G. Guignard pour leurs critiques constructives lors de l'élaboration du manuscrit ainsi que le Dr P. Bungener pour les améliorations qu'il a suggérées.

Références

AB'SABER, A. (2003). *Os Dominios de Natureza no Brasil.* Ateliê Editorial, São Paulo.

AYENSU, E. S. & N. H. WILLIAMS (1972). Leaf anatomy of Palumbina and Ondotoglossum subgenus Osmoglossum. *Amer. Orchid Soc. Bull.* 41: 687-696.

BAKER, R. K. (1972). *Foliar Anatomy of the Laeliinae (Orchidaceae).* Thèse de doctorat. Université de Washington.

BENZING, D. H. (1987). Major patterns and process in orchid evolution: a critical synthesis. *In:* ARDITTI, J. (ed.), *Orchid Biology: Review and Perspectives* 4: 33-77. Cornell University Press.

CARPENTER, K. J. (2005). Stomacal architecture and evolution in basal Angiosperms. *Amer. J. Bot.* 92: 1595-1615.

CHASE, M. W. (1986). A monograph of Leochilus (Orchidaceae). *Syst. Bot. Monogr.* 14.

CHASE, M. W., L. HANSON, V. A. ALBERT, W. M. WHITTEN & N. H. WILLIAMS (2005). Life History Evolution and Genome Size in Subtribe Oncidiinae (Orchidaceae). *Ann. Bot. (Oxford)* 95: 191-199.

CHASE, M. W. & J. D. PALMER (1992). Floral morphology and chromosome number in subtribe Oncidiinae (Orchidaceae): evolutionary insights from a phylogenetic analysis of chloroplast DNA restriction site variation. *In:* SOLTIS, P. S., D. E. SOLTIS & J. J. DOYLE (ed.), *Molecular Systematics of Plants:* 324-337. Chapman & Hall.

CHIRON, G. (2007a). Phylogenetic study of the genus Baptistonia (Orchidaceae, Oncidiinae) sensu lato, based on morphological characters. *J. Bot. Res. Inst. Texas.* 1: 913-931.

CHIRON, G. (2007b). Notes sur la distribution géographique de Baptistonia Barbosa Rodrigues (Orchidaceae, Oncidiinae). *Richardiana* 7: 145-173.

CHIRON, G. & V. P. CASTRO NETO (2004). Contribution à la connaissance des orchidées du Brésil. III-Rétablissement du genre Baptistonia Barbosa Rodrigues. *Richardiana* 4: 109-120.

DRESSLER, R. L. (1993). *Phylogeny and Classification of the Orchid Family.* Disocorides Press.

FARIA, A. (2004). *Sistematica filogenetica e delimitação dos generos da subtribo Oncidiinae.* Thèse de doctorat. Université d'Etat de Campinas, Brésil.

GUIGNARD, G. & Z. ZHOU (2005). Comparative studies of leaf cuticle ultrastructure between living and the oldest known fossil ginkgos in China. *Int. J. Pl. Sci.* 166: 145-156.

METCALFE, C. R. (1963). Comparative anatomy as a modern botanical discipline. *In:* PRESTON, R. D. (ed.), *Advance in Botanical Research* 1: 101-147. Academic Press.

MÖLLER, J. D. & H. RASMUSSEN (1984). Stegmata in Orchidales: character state distribution and polarity. *Bot. J. Linn. Soc.* 89: 53-76.

PRIDGEON, A. M. (1982). Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* 69: 921-938.

PRIDGEON, A. M., W. L. STERN & D. H. BENZING (1983). Tilosomes in roots of Orchidaceae: morphology and systematic occurence. *Amer. J. Bot.* 70: 1365-1377.

ROJAS LEAL, A. (1993). *Anatomia Foliar Camparada de Lemboglossum (Orchidaceae: Oncidiinae) y Generos Relacionados.* Thèse de doctorat. Université nationale autonome de Mexico.

SANDOVAL-ZAPOTITLA, E. (1993). Anatomia foliar de Cuitlauzina pendula. *Orquidea (Mexico City)* 13: 181-190.

SANDOVAL-ZAPOTITLA, E. & T. TERRAZAS (2001). Leaf anatomy of 16 taxa of the Trichocentrum clade (Orchidaceae, Oncidiinae). *Lindleyana* 16: 81-93.

SINGH, H. (1981). Development and organisation of stomata in Orchidaceae. *Acta Bot. Indica* 9: 94-100.

SOLEREDER, H. & F. J. MEYER (1930). *Systematische Anatomie der Monokotyledonen. VI. Microspermae.* Verlag von Gebrüder Bornträger.

STACE, C. A. (1965). Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot.* 4: 1-78.

STERN, W. L. & B. S. CARLSWARD (2006). Comparative vegetative anatomy and systematics of the Oncidiinae (Maxillarieae, Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 152: 91-107.

STERN, W. L., W. S. JUDD & B. S. CARLSWARD (2004). Systematic and comparative anatomy of Maxillarieae (Orchidaceae), sans Oncidiinae. *Bot. J. Linn. Soc.* 144: 251-274.

WILLIAMS, N. H. (1974). The value of plant anatomy in Orchid taxonomy. *In:* OSPINA, M. (ed.), *Proceedings of the Seventh World Orchid Conference,* Medelin, Colombie.

WILLIAMS, N. H. (1979). Subsidiary cells in the Orchidaceae: their general distribution with special reference to development in the Oncidieae. *Bot. J. Linn. Soc.* 78: 41-66.

WILLIAMS, N. H., M. W. CHASE, T. FULCHER, M. WHITTEN (2001). Molecular systematics of the Oncidiinae based on evidence from four DNA sequence regions: expanded circumscriptions of Cyrtochilum, Erycina, Otoglossum and Trichocentrum and a new genus (Orchidaceae). *Lindleyana* 16: 113-139.