

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 31/07/2020.

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)**

**FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DE *Barbosella* Schltr. (ORCHIDACEAE,
PLEUROTHALLIDINAE), GÊNERO COM DISTRIBUIÇÃO DISJUNTA NO
NEOTRÓPICO**

MÔNICA BOLSON

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do
Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista,
como parte dos requisitos para obtenção do título de
Doutora em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Julho – 2018

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA DE *Barbosella* Schltr. (ORCHIDACEAE,
PLEUROTHALLIDINAE), GÊNERO COM DISTRIBUIÇÃO DISJUNTA NO
NEOTRÓPICO

MÔNICA BOLSON

Orientador: Prof. Dr. Eric de Camargo Smidt

Julho – 2018

Filogenia e Biogeografia

de *Barbosella* Schltr.

(Orchidaceae, Pleurothallidinae),

gênero com distribuição disjunta

no Neotrópico



Mônica Bolson

RIO CLARO

2018

B693f Bolson, Mônica
 Filogenia e Biogeografia de *Barbosella* Schltr.
 (Orchidaceae, Pleurothallidinae), gênero com distribuição
 disjunta no Neotrópico / Mônica Bolson. -- Rio Claro,
 2018
 161 p. : il., tabs., fotos, mapas

 Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista
 (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
 Orientadora: Eric de Camargo Smidt

 1. Filogenia e Biogeografia. 2. Anatomia. 3. Um novo
 sinônimo. 4. O gênero no Brasil. 5. Field Guide. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do
Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Filogenia e Biogeografia de *Barbosella Schltr.* (Orchidaceae: Pleurothallidinae): gênero com distribuição disjunta no Neotrópico.


AUTORA: MÔNICA BOLSON

ORIENTADOR: ERIC DE CAMARGO SMIDT

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), pela Comissão Examinadora:



Prof. Dr. ERIC DE CAMARGO SMIDT
Departamento de Ciências Biológicas / Universidade Federal do Paraná

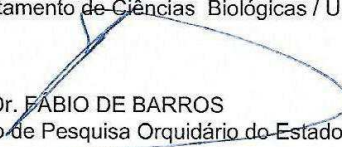


Profª. Drª. ALESSANDRA IKE COAN
Departamento de Botânica / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Prof. Dr. PEDRO LUIS RODRIGUES DE MORAES
Departamento de Botânica / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Prof. Dr. CASSIO VAN DEN BERG
Departamento de Ciências Biológicas / Universidade Estadual de Feira de Santana - Feira de Santana/BA



Prof. Dr. FABIO DE BARROS
Núcleo de Pesquisa Orquidário do Estado, São Paulo/SP / Jardim Botânico de São Paulo, Instituto de Botânica

Rio Claro, 31 de julho de 2018

AGRADECIMENTOS

Estes agradecimentos são para todos aqueles que contribuíram de forma direta ou indireta para a realização desse trabalho, não somente ao trabalho em si (tese), mas também as condições positivas de trabalho e convívio compartilhadas.

Um agradecimento mais que especial ao meu orientador, Prof. Dr. Eric de Camargo Smidt, por toda a orientação e por se apresentar sempre disposto a me ajudar, além da parceria e o respeito cultivados durante nosso tempo de convívio. Obrigada por confiar em mim e sempre me incentivar a seguir em frente.

Sou também profundamente grata ao Dr. Antonio L.V. Toscano de Brito, um dos maiores especialistas em Pleurothallidinae no mundo, que em muitos aspectos representou o papel de “coco”orientador (como ele mesmo se denomina) e um colaborador fundamental, sempre pronto a me ajudar e disponibilizar bibliografias valiosas. Agradeço por ter me recebido prontamente para o estágio no Marie Selby Botanical Gardens (Sarasota, FL, EUA). Também agradeço imensamente ao Selby por me receber e financiar a minha viagem permitindo o estudo com as exsicatas provenientes de diversos herbários do mundo, e em especial a Bruce Holst, Jeannie Perales, Wade Collier (*my bff* nos EUA) e Zita Kasza (*my grandma* que sempre zelou por mim enquanto estive lá).

À Prof. Dr^a. Erika Amano pelo grande auxílio e orientação com o trabalho anatômico de *Barbosella*. Pela amizade e os diversos conselhos. Aproveito este agradecimento ao Laboratório de Botânica Estrutural e ao Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal do Paraná (UFPR), por me proporcionarem condições e cederem materiais para a realização de parte desta tese.

Sou grata ao suporte proporcionado pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal) do Instituto de Biociências da UNESP, Campus Rio Claro, e seus docentes, principalmente ao Prof. Dr. Julio A. Lombardi por ter me acolhido como orientada durante os primeiros meses do curso e ao Prof. Dr. Fabio Pinheiro, parecerista dos meus relatórios anuais, com suas valiosas correções e sugestões. Estendo este agradecimento aos amigos e colegas que fiz em Rio Claro por tornarem meus dias mais leves e felizes enquanto estive fora de casa. Apesar da minha ausência na UNESP, tenho um carinho enorme por todos.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de estudos concedida.

Ao IBAMA/SISBIO pelo fornecimento das licenças de coleta e aos vários funcionários das unidades de conservação visitadas. Agradeço também a todos os curadores e funcionários dos herbários visitados ou que permitiram os empréstimos das exsicatas.

Especiais agradecimentos aos professores, técnicos, amigos e colegas (são muitos para nomear) do Departamento de Botânica da UFPR, que me acompanharam enquanto eu crescia na Botânica desde o mestrado, instruindo-me e dividindo horas desses longos anos de aprendizado na Pós-Graduação.

Aos amigos e colegas do Laboratório de Sistemática e Ecologia Molecular de Plantas (LSEMP) da UFPR, de imenso valor foi a ajuda e o convívio por parte dessas pessoas, em especial a Anna Victória S. R. Mauad, Giuliana Taques, Micheli C. Dias e Prof. Dr^a. Viviane da Silva-Pereira.

Sou imensamente grata aos amigos que a Botânica me proporcionou: Ana Paula Cardoso, Caroline Ribeiro, Cassiana de Oliveira, Cristiana Barbosa, Daniela C. Imig, Duane F. Lima, Fabiano R. da Maia, João H. D. Padilha, Leonardo Biral do Santos, Milena do C. Santos, Lucas F. Bacci, Shirley Feuerstein e Thuane Bochorny. Vocês acompanharam tudo isso de perto e estiveram presentes em diversos momentos (acadêmicos ou não). Obrigada por tudo meus amores!

À Helena Ignowski, pelas magníficas ilustrações e principalmente pela amizade e carinho sempre presente. Você me traz calma, amiga!

À Karin C. de Camargo e Miguel Machnicki-Reis pela ajuda com os trabalhos de anatomia e taxonomia de *Barbosella*, respectivamente; e por me proporcionarem a experiência de coorientação na academia.

Agradeço aos orquidófilos que disponibilizaram materiais e fotos de Pleurothallidinae, principalmente a Marcos L. Klingelfus pela grande ajuda com materiais, pela amizade e parceria nos campos.

Ao melhor grupo (extra doutorado) que tenho a honra em fazer parte: Circo UFPR!!! Essa “tchurma” com certeza foi fundamental para eu não desanimar durante esta jornada. Trupe, com vocês já dei as melhores gargalhadas da vida. Gratidão por todo apoio, carinho e por esses incríveis anos de convívio. Hey: Circôôô!!!

Aos meus pais, irmã, meus tios “curitibanos”, Rafael Lemos, e a toda minha família, pelo incentivo e suporte imensurável em toda essa caminhada. E, principalmente por vibraram com minhas conquistas e compreenderam meus momentos de ausência. Saibam que meu coração sempre esteve presente em todas as reuniões de família em que não pude comparecer... Eu amo vocês!

Mais um ciclo se encerra e sou muito grata por todas as experiências vividas e amizades (muitas!) construídas.

RESUMO

Barbosella, um gênero pequeno dentro da subtribo Pleurothallidinae, compreende 20 espécies de orquídeas geralmente epífitas, de crescimento cespitoso ou reptante, inflorescência racemo uniflora, labelo com uma base côncava com um distinto sistema de articulação livre com o pé da coluna (*ball-and-socket*), e antera com quatro polínias. De ampla distribuição, desde a América Central através das florestas úmidas dos Andes, até o norte da Argentina e sul do Brasil na Floresta Atlântica, o gênero apresenta distribuição disjunta entre as florestas costeiras. As relações filogenéticas de *Barbosella* foram investigadas usando nrITS, cinco regiões plastidiais (*atpI-atpH*, *matK*, *psbD-trnT*^(GGU), *trnQ-5'-rps16* e *trnH-psbA*) e 43 caracteres morfológicos, analisadas por máxima verossimilhança, inferência bayesiana e máxima parcimônia. Também foram realizadas reconstruções de caracteres morfológicos, datação molecular e análises biogeográficas. O gênero é fortemente suportado como monofilético, com provável origem no Mioceno Médio-Superior (~ 11 Ma) onde a Floresta Atlântica e a Floresta Andina estão distribuídas e hoje são divididas por uma imensa área seca. A primeira diversificação de *Barbosella* ocorreu no Mioceno Superior (~ 8 Ma) envolvendo um evento de vicariância e, posteriormente, múltiplas dispersões em ambas as áreas, onde hoje as espécies são restritas. Com o intuito de investigar como a morfologia interna e externa dos órgãos vegetativos evoluiu entre as diferentes linhagens e habitats ocupados pelo gênero, a anatomia da raiz, rizoma, ramicaule e folha de representantes de *Barbosella* foram descritas. Durante a elaboração da monografia das espécies brasileiras de *Barbosella*, um nome negligenciado desde a sua publicação (*B. perinii*) é indicado como sinônimo de *B. macaheensis*. Visto que quase a metade do gênero ocorre no Brasil, um tratamento taxonômico é apresentado para as nove espécies brasileiras, incluindo descrições morfológicas, ilustrações, fotografias, chave de identificação, status de conservação e distribuição geográfica. Novos registros são descritos, dois lectótipos e um epítipo são designados. Por último, um guia de campo é apresentado com as espécies do Brasil.

Palavras-chave: análise filogenética, anatomia vegetativa, evolução de caracteres morfológicos, flora, monocotiledôneas, nomenclatura, padrões biogeográficos

ABSTRACT

Barbosella orchids, a small genus in the subtribe Pleurothallidinae with 20 species, are usually epiphytes, with long-repent or caespitose growth; inflorescence always a single-flowered raceme; and lip with basal cavity articulated to the column foot (*ball-and-socket*), and anther with four pollinias. It is distributed from Central America through the Andes rainforest to southeastern of Brazil in Atlantic Forest, the genus presents a disjunct distributed between coastal forests. Phylogenetic relationships of *Barbosella* species were investigated using nrITS, five plastid regions (*atpI-atpH*, *matK*, *psbD-trnT^(GGU)*, *trnQ-5'-rps16* e *trnH-psbA*) and 43 morphological characters, analyzed using maximum likelihood, Bayesian inference and maximum parsimony to infer evolutionary relationships. Morphological characters reconstruction, molecular dating and biogeographical analyses were also performed. The genus is strongly supported as monophyletic, with probable origin through the Middle-Late Miocene (~ 11 Ma), where the Atlantic Forest and Andean Forest are nowadays distributed and separated by a dry area. The early diversification within the genus occurred in the Late Miocene (~ 8 Ma) involving a vicariance event and subsequently multiple dispersals in both areas, where the species are restricted nowadays. In order to investigate both internal and external morphology of the vegetative organs have evolved among different lineages and habitats occupied by the genus, the anatomy of the root, rhizome, ramicaul and leaf of *Barbosella* representatives were described, as well as morphological character evolution were analyzed. During a study to monograph the *Barbosella* species from Brazil, a name largely overlooked since its publication (*B. perinii*) is indicated here as a synonym of *B. macaheensis*. Since almost half of the genus occurs in Brazil, a taxonomic review of the nine Brazilian species including morphological descriptions, taxonomic discussions, illustrations, identification key, updated synonymy and distribution maps as well their conservation status are provided for each taxon. New records are described; two lectotypes and an epitype are designated. Lastly, a field guide with the Brazilian species is presented.

Key words: biogeography patterns, flora, monocots, morphological characters evolution, nomenclature, phylogenetic analysis, vegetative anatomy

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	12
REFERÊNCIAS	20

CAPITULO I / CHAPTER I Relações filogenéticas e padrões biogeográficos de <i>Barbosella</i> (Orchidaceae, Pleurothallidinae), gênero com distribuição disjunta no Neotrópico / <i>Phylogenetic relationships and biogeography patterns of Barbosella (Orchidaceae, Pleurothallidinae), genus with a disjunct distribution in the Neotropics ...</i>	25
---	----

Abstract.....	27
Introduction.....	28
Materials and methods	30
Results.....	35
Discussion.....	38
Acknowledgements.....	41
References.....	42
Figures	50
Supporting Information	54

CAPITULO II / CHAPTER II Anatomia comparada dos órgãos vegetativos de <i>Barbosella</i> (Orchidaceae, Pleurothallidinae) / <i>Comparative vegetative anatomy of Barbosella (Orchidaceae, Pleurothallidinae).....</i>	69
--	----

Abstract.....	71
Resumo	71
Introdução	72
Material e métodos.....	73
Resultados.....	74
Discussão	78
Agradecimentos	80
Referências.....	80
Figuras	83
Tabela.....	90

CAPITULO III / CHAPTER III Um nome negligenciado e um novo sinônimo em <i>Barbosella</i> (Pleurothallidinae, Orchidaceae) / A neglected name and new synonym in <i>Barbosella</i> (Pleurothallidinae, Orchidaceae).....	92
Abstract.....	93
Resumo	93
Introduction.....	94
Methods	95
Synonymy and Taxonomy Note	95
Acknowledgements.....	97
References.....	98
Figures	100
CAPITULO IV / CHAPTER IV O gênero <i>Barbosella</i> (Orchidaceae, Pleurothallidinae) no Brasil / <i>The genus Barbosella</i> (Orchidaceae, Pleurothallidinae) in Brazil.....	106
Abstract.....	108
Resumo	108
Introduction.....	109
Methods	110
Results.....	111
Taxonomy	111
Identification Key	112
Acknowledgements.....	139
References.....	140
Figures	148
CAPITULO V / CHAPTER V Field Guide: ORCHIDACEAE: Pleurothallidinae, <i>Barbosella</i> Schltr. do Brasil / <i>Field Guide: ORCHIDACEAE: Pleurothallidinae, Barbosella Schltr. from Brazil</i>	155
CONSIDERAÇÕES FINAIS	159

INTRODUÇÃO GERAL

Os mais recentes tratamentos taxonômicos de Orchidaceae são o de Pridgeon et al. (1999, 2001a, 2003, 2005, 2009, 2014), pela série *Genera Orchidacearum* (GO). Publicada em seis volumes, a série tem como intuito apresentar uma classificação mais robusta das orquídeas, em relação aos sistemas publicados anteriormente com a família (SCHLECHTER, 1926; GARAY, 1960; DRESSLER; DODSON, 1960; DRESSLER, 1979, 1981, 1986, 1993). Além do tratamento taxonômico, Pridgeon e colaboradores (1999, 2001a, 2003, 2005, 2009, 2014) propuseram uma verdadeira classificação filogenética para Orchidaceae, através da inclusão de dados moleculares.

Atualmente, a família é composta por 736 gêneros reconhecidos (CHASE et al., 2015), uma das maiores e mais diversas famílias vegetais, e está distribuída em quase todo o mundo, com exceção das regiões desérticas e polares (DRESSLER, 1993). Apresenta-se em maior abundância e diversidade nas regiões tropicais e subtropicais. No Neotrópico, a região dos Andes é a área mais rica em orquídeas, seguida da Floresta Atlântica brasileira. No Brasil, as orquídeas descritas até recentemente perfazem aproximadamente 2500 espécies distribuídas em 221 gêneros (FLORA DO BRASIL 2020, em construção).

Poucas famílias de plantas possuem tanta diversidade vegetativa quanto as orquídeas. A estrutura da flor é bastante uniforme em número e disposição de peças, mas há uma grande diversidade de tamanho e detalhes estruturais (DRESSLER, 1993). O monofiletismo da família é sustentado por numerosos estudos, baseado tanto em dados morfológicos quanto moleculares (DRESSLER, 1981, 1993; CAMERON et al., 1999; FREUDENSTEIN; RASMUSSEN, 1999; PRIDGEON et al., 1999; FREUDENSTEIN et al., 2000, 2004).

A família atualmente é dividida em cinco subfamílias: Apostasioideae Garay, Vanilloideae Szlach., Cyripedioideae Garay, Orchidoideae Lindl., e Epidendroideae Lindl., esta última constitui a maior subfamília do grupo com ampla distribuição geográfica (PRIDGEON et al., 2005). Epidendroideae está dividida em 16 tribos, dentre as quais a tribo Epidendreae está dividida em seis subtribos: Bletiinae Bentham, Chysinae Schlechter, Coeliinae Dressler, Laeliinae Bentham, Poneriinae Pfitzer e Pleurothallidinae Lindley (PRIDGEON et al., 2005; CHASE et al., 2015).

A subtribo Pleurothallidinae conta com aproximadamente 5100 espécies distribuídas em 44 gêneros (KARREMANS, 2016), sendo responsável por cerca de 20% das espécies de toda a família Orchidaceae (HIGGINS; WILLIAMS, 2009; KARREMANS, 2016). De distribuição exclusiva no Neotrópico, a maioria das espécies de Pleurothallidinae é composta por ervas de crescimento simpodial, unifolioladas com o caule secundário (ramicaule) não pseudobulboso, e a inflorescência apresenta uma articulação associada a uma zona de abscisão entre o ovário e o pedicelo (LUER, 1986; DRESSLER, 1993; PRIDGEON, 2005a).

Suas flores possuem características de miofilia, como por exemplo, o tamanho reduzido e a forma radial, e ainda o labelo que pode conter manchas, pequenas projeções, fendas e lóbulos fusionados (van der PIJL; DODSON, 1966; LUER, 1986; NEYLAND et al., 1995; PRIDGEON et al., 2005; KARREMANS et al., 2015). Muitas espécies de Pleurothallidinae apresentam estruturas com função de atração de polinizadores através de secreção de fragrâncias, que podem ser encontradas no labelo, pétalas e/ ou sépalas (PRIDGEON; STERN, 1983; DRESSLER, 1993; PRIDGEON; STERN, 1985; SCHIESTL et al., 2003; SCHIESTL; JOHNSON, 2013; CARDOSO-GUSTAVSON et al., 2017). Nectários também já foram identificados dentro da subtribo como atrativos para os polinizadores oferecendo recompensa (BARBOSA et al., 2009; MELO et al., 2010).

Barbosella Schltr., um dos gêneros reconhecidos em Pleurothallidinae, foi estabelecido em 1918 por Rudolf Schlechter em homenagem ao botânico pioneiro nos estudos de Arecaceae e Orchidaceae brasileiras, João Barbosa Rodrigues (SCHLECHTER, 1918). O gênero foi baseado em *Pleurothallis gardneri* Lindl. e *P. miersii* Lindl., duas espécies brasileiras, muito pequenas e similares entre si e que podem coexistir na natureza (LINDLEY, 1842; LUER, 2000). No entanto, Schlechter (1918) falhou em não designar o material tipo para o gênero, o que mais tarde levou Angely (1972) a estabelecer *Barbosella miersii* (Lindl.) Schltr. como lectótipo.

Atualmente, *Barbosella* compreende 20 espécies (TABELA 1) com ampla distribuição neotropical, ocorrendo nas florestas tropicais e subtropicais de altitudes variadas e umidade relativa do ar elevada. As espécies estão distribuídas desde a América Central através dos Andes e com uma espécie nas Antilhas, até o norte da Argentina e sul do Brasil, país onde cerca de 50% das espécies estão presentes, principalmente na Floresta Atlântica (LUER, 2000; PRIDGEON, 2005b; FLORA DO BRASIL 2020, em construção).

TABELA 1. Listagem e os países de ocorrência das espécies atualmente aceitas do gênero *Barbosella*.

Espécies	Ocorrência
<i>Barbosella australis</i> (Cogn.) Schltr.	Brasil
<i>B. circinata</i> Luer	Panamá
<i>B. cogniauxiana</i> (Speg. & Kraenzl.) Schltr.	Brasil e Argentina
<i>B. crassifolia</i> (Edwall) Schltr.	Brasil
<i>B. cucullata</i> (Lindley) Schltr.	Venezuela, Colômbia, Bolívia, Equador e Peru
<i>B. dolichorhiza</i> Schltr.	Costa Rica, Panamá, Colômbia, Equador e Peru
<i>B. dusenii</i> (A. Samp.) Schltr.	Brasil
<i>B. fuscata</i> Garay	Colômbia e Equador
<i>B. gardneri</i> (Lindl.) Schltr.	Brasil
<i>B. geminata</i> Luer	Costa Rica
<i>B. macaheensis</i> (Cogn.) Luer	Brasil
<i>B. miersii</i> (Lindl.) Schltr.	Brasil
<i>B. orbicularis</i> Luer	Panamá, Venezuela e Equador
<i>B. portillae</i> Luer	Equador
<i>B. prorepens</i> (Rchb.f.) Schltr.	República Dominicana, Guatemala, Costa Rica, Nicarágua, Panamá, Venezuela, Colômbia, Equador, Peru e Bolívia
<i>B. ricii</i> Luer & R.Vásquez	Bolívia
<i>B. schista</i> Luer & R.Escobar	Colômbia
<i>B. spiritu-sanctensis</i> (Pabst) F.Barros & Toscano	Brasil
<i>B. trilobata</i> Pabst	Brasil
<i>B. vasquezii</i> Luer	Bolívia

O gênero é composto por plantas geralmente epífitas, com crescimento cespitoso ou reptante, capazes de formar grandes e densos tapetes, característica esta presente em todas as espécies brasileiras. O ramicaule é reduzido em relação às folhas e não possui ânulo. As folhas são coriáceas, elípticas a suborbiculares ou semicilíndricas a cilíndricas, agudas a obtusas. É um dos únicos gêneros dentre a subtribo que apresenta caracteres vegetativos como o tamanho e forma das folhas, determinantes na identificação e reconhecimento de algumas espécies (LUER, 2000). A inflorescência é um racemo unifloro, com o pedúnculo mais longo que as folhas, delicado, que emerge lateralmente a partir do ramicaule. As flores são ressupinadas pela torção do ápice do pedúnculo (com exceção de *B. circinata*); as sépalas são similares, a dorsal livre, ereta ou patente, as laterais geralmente conadas formando sinsepálo (com exceção de *B. portillae*). Labelo inteiro a trilobado, disco com

sulco, lobos agudos a obtusos, glabros, base côncava com um distinto sistema de articulação livre com o pé da coluna, denominado *ball-and-socket*. Coluna com pé desenvolvido, geralmente bulboso, e ápice fimbriado. Antera incumbente, com quatro polínias de tamanhos iguais, clavadas, de ornamentação gemada, e caudículo presente (LUER, 2000; STENZEL, 2000; PRIDGEON, 2005b) (Figura 1).

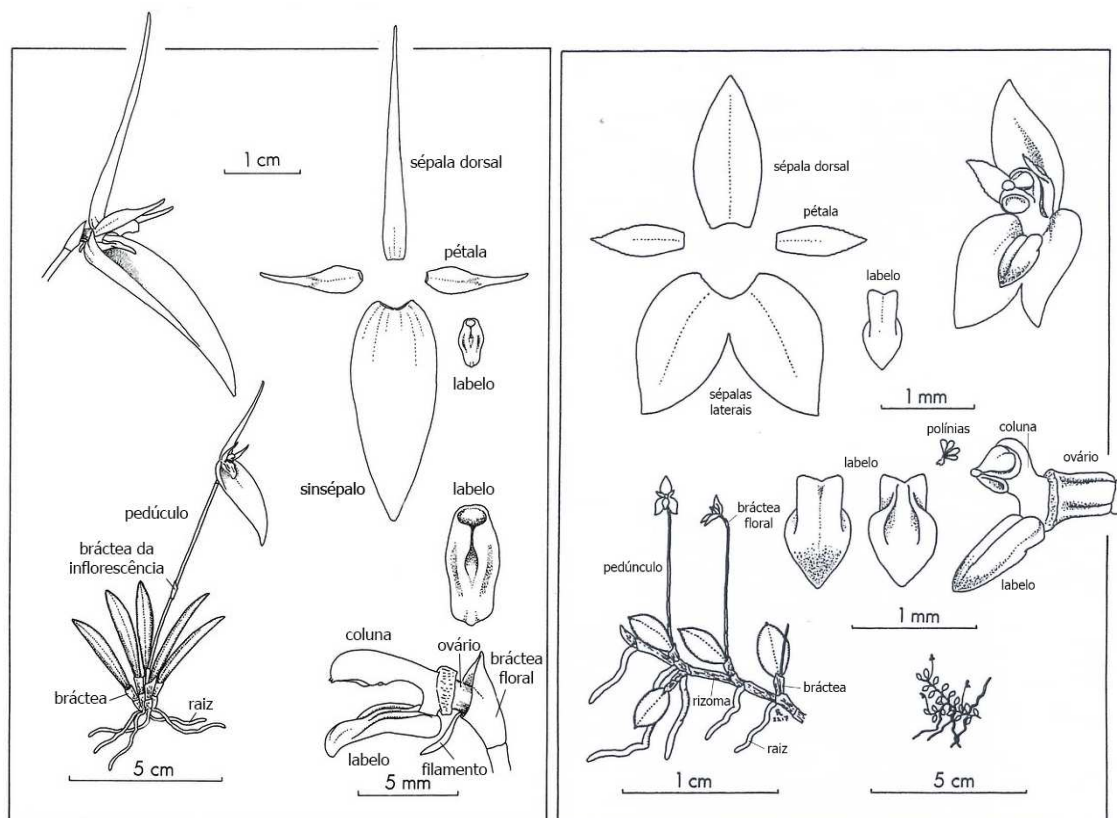


Figura 1 - Aspecto morfológico geral de *Barbosella cucullata* (esquerda) e *Barbosella miersii* (direita).

(Fonte: Adaptado de LUER, 2000).

Luer (1981) alocou *Barbosella miersii* em um gênero monoespecífico, denominado *Barbrodria* Luer devido a morfologia do labelo e da coluna ser distintas do que caracteriza o gênero *Barbosella*. A primeira revisão para o gênero foi realizada por Luer (2000), em um de seus volumes do *Icones Pleurothallidarum*, reconhecendo 18 espécies apenas. No entanto, a primeira filogenia molecular de Pleurothallidinae realizada por Pridgeon et al. (2001b) indicou *Barbrodria* altamente suportada dentro de *Barbosella*, e a partir daí o gênero *Barbrodria* passa a ser tratado como sinônimo. Dois anos após a revisão, Luer (2002) publica uma nova espécie, *B. portillae* Luer, encontrada apenas no Equador.

Com o desenvolvimento de técnicas moleculares, ferramentas estatísticas e a consolidação da sistemática filogenética como um método para estabelecer relações de parentesco entre organismos, os estudos em sistemática têm apresentado cada vez mais a abordagem filogenética e evolutiva na interpretação dos padrões morfológicos, de distribuição geográfica e delimitações taxonômicas. Filogenias moleculares permitem ainda inferir a ocorrência de processos biológicos como o surgimento de linhagens, a evolução de caracteres morfológicos e padrões ecológicos, incluindo processos de diversificação, tanto em ampla escala geográfica e níveis hierárquicos superiores, como em escala local e ao nível populacional (AVISE, 2000; FELSENSTEIN, 2004).

Pridgeon et al. (2001b) com o intuito de verificar o monofiletismo e a relação evolutiva dos gêneros da subtribo Pleurothallidinae, abrangeram 185 táxons na primeira filogenia realizada para o grupo. Os espaçadores internos transcritos ITS1 e ITS2 e o gene 5.8S do DNA ribossômico nuclear, adicionados a sequências do DNA plastial, como o gene *matK*, o intron *trnL* e o espaçador intergênico *trnL-F* foram utilizados nessa filogenia. Vários dos resultados corroboram as classificações baseadas na morfologia citadas por Luer (1986). Baseados ainda nessa primeira filogenia molecular, Pridgeon e Chase (2001) publicaram uma reclassificação para Pleurothallidinae, e através de cladogramas bem suportados, forneceram várias retribuições nomenclaturais, entre as quais a sinonimização do gênero *Barbrodria* em *Barbosella*.

Uma recente atualização sobre as relações filogenéticas de Pleurothallidinae foi realizada por Karremans (2016), através de um compilado de estudos publicados baseados em filogenia molecular. A Figura 2 apresenta a atual visão geral das principais afinidades dentro da subtribo, com oito afinidades e seus respectivos gêneros. O posicionamento de alguns gêneros e espécies dentro da subtribo ainda é questionável, demonstrando a necessidade de maiores estudos, tanto moleculares quanto taxonômicos. O gênero *Barbosella* encontra-se posicionado na Afinidade *Restrepia* (Re), grupo que inclui ainda os gêneros *Chamelophyton* Garay, *Dresslerella* Luer, *Echinosepala* Pridgeon & M.W.Chase, *Myoxanthus* Poepp. & Endl., *Pleurothallopsis* Porto & Brade, *Restrepia* Kunth and *Restrepiella* Garay & Dunst.

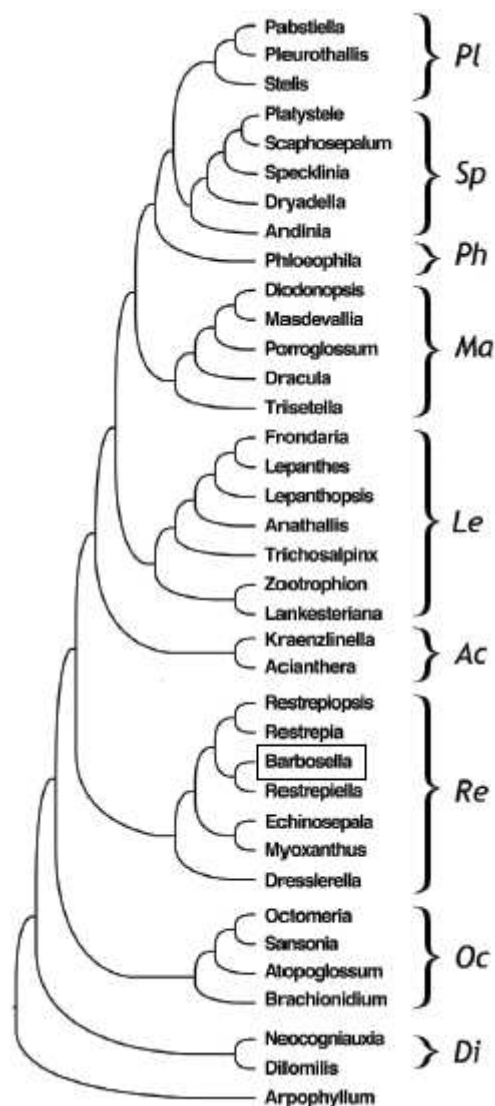


Figura 2 - Visão geral das principais afinidades em Pleurothallidinae.

(Fonte: Adaptado de KARREMANS, 2016).

Aliados às análises filogenéticas, nas últimas décadas, os métodos biogeográficos têm permitido inferir padrões de diversificação das linhagens de plantas atuais e como esses padrões se originaram (MORRONE, 2006; PENNINGTON et al., 2006). Esta diversificação provavelmente está associada a processos ecológicos (ANTONELLI; SAN MARTÍN, 2011) e eventos geológicos complexos que agiram em conjunto ao longo do tempo (HOORN et al., 2010; 2011).

A região neotropical é conhecida por sua notável biodiversidade, abrangendo os trópicos do Novo Mundo, que compreende a América do Sul, a América Central, o sul do México e o sul da Flórida (MORRONE, 2006). No entanto, a reconstrução da história

biogeográfica do Neotrópico não é uma tarefa fácil, por se tratar de uma região que não é única e nem homogênea, já que compartilha semelhanças com a flora e fauna da Nova Zelândia e sudeste da Austrália, e ainda com a porção tropical da África, Índia e Oceania (MORRONE, 2013).

Dessa forma, os estudos capazes de abordar informações filogenéticas e de datação molecular de diferentes grupos neotropicais podem auxiliar na compreensão de eventos que influenciaram a diversificação dos táxons no espaço e no tempo. Com a utilização de uma amostragem robusta, tanto em representatividade de táxons quanto em marcadores moleculares, e da utilização de registros fósseis (RAMÍREZ et al., 2007; CONRAN et al., 2009), Gustafsson et al. (2010) realizaram a datação molecular para Orchidaceae, indicando que a família pode ter se diversificado antes do que se pensava, há cerca de 80 Ma (milhões de anos) em um período de resfriamento global, no Cretáceo Superior. No entanto, as estimativas de idade de Chomicki et al. (2015) indicam que Orchidaceae compartilhou o ancestral comum mais recente (MRCA) por volta de 94 Ma. Já GIVNISH et al. (2015) apontam que a família divergiu de seu MRCA há cerca de 112 Ma e que as linhagens de orquídeas viventes divergiram uma da outra aproximadamente há 90 Ma.

Trabalhos recentes têm abordado os processos de diversificação dentro de alguns grupos da família (CHOMICKI et al., 2015; GIVNISH et al., 2015; PÉREZ-ESCOBAR et al., 2017). Em Pleurothallidinae esses estudos demonstraram que a subtribo tem uma das maiores taxas de diversificação de espécies dentro Orchidaceae, e que se originou no Mioceno Inferior (~ 20 Ma) (GIVNISH et al., 2015; PÉREZ-ESCOBAR et al., 2017).

Mesmo com poucos registros fósseis de orquídeas, sendo que nenhum deles está relacionado a Pleurothallidinae, existe a possibilidade de datar os eventos de cladogênese que originaram os gêneros da subtribo e também suas respectivas linhagens infragenéricas. Tendo em mãos as idades estimadas para tais cladogêneses é possível inferir sobre a dinâmica evolutiva de todo um grupo, como também definir possíveis rotas de migração e hipotetizar eventos que propiciaram a diversificação de linhagens (FOREST, 2009).

Apesar de Luer (2000) apresentar uma revisão para as espécies de *Barbosella*, até o momento, o gênero nunca foi estudado sob o ponto de vista da sistemática filogenética. Recentemente vários estudos filogenéticos abordaram Pleurothallidinae (PRIDGEON et al., 2001b; PRIDGEON; CHASE, 2001; PRIDGEON; CHASE, 2003; KARREMANS, 2016; PÉREZ-ESCOBAR et al., 2017) e, apesar do seu monofiletismo, ainda faltam estudos para entender a relação de todas as linhagens dentro dessa enorme subtribo.

A primeira filogenia molecular de Pleurothallidinae (PRIDGEON et al., 2001b) incluiu quatro espécies de *Barbosella*. Posteriormente, o gênero foi incluído com seis espécies, em uma análise filogenética de *Pleurothallis sensu lato* inferida a partir de sequências de ITS (nrDNA) (CHIRON et al., 2012), onde ficou evidenciado a colocação de *Barbosella* em um dos oito grupos reconhecidos em Pleurothallidinae.

Barbosella, por se tratar de um gênero com distribuição disjunta no neotrópico, a caracterização dos processos biogeográficos pode contribuir para o entendimento dos centros de riqueza e endemismo para Orchidaceae na região Neotropical. Sendo assim, este trabalho tem como objetivo geral investigar as relações filogenéticas e identificar os padrões biogeográficos do gênero baseado em caracteres morfológicos e moleculares e o estudo da distribuição dos táxons. Mais especificamente (i) testar o monofiletismo de *Barbosella*, utilizando o maior número de espécies possíveis, empregando análises baseadas em dados morfológicos e moleculares; (ii) dada a distribuição disjunta do gênero entre a região andina e a Floresta Atlântica, caracterizar os padrões de distribuição geográfica de *Barbosella*; (iii) investigar caracteres morfológicos e anatômicos vegetativos e sua importância para a sistemática do gênero; (iv) realizar um levantamento florístico e tratamento taxonômico das espécies do gênero para o Brasil; e (v) confeccionar um guia de campo (Field Museum) para as espécies brasileiras.

Dessa forma, esta tese tem os capítulos propostos da seguinte forma:

CAPÍTULO I: Relações filogenéticas e padrões biogeográficos de *Barbosella* (Orchidaceae, Pleurothallidinae), gênero com distribuição disjunta no Neotrópico;

CAPÍTULO II: Anatomia comparada dos órgãos vegetativos de *Barbosella* (Orchidaceae, Pleurothallidinae);

CAPÍTULO III: Um nome negligenciado e um novo sinônimo em *Barbosella* (Pleurothallidinae, Orchidaceae);

CAPÍTULO IV: O gênero *Barbosella* (Orchidaceae, Pleurothallidinae) no Brasil;

CAPÍTULO V: FieldGuide: Orchidaceae: Pleurothallidinae, *Barbosella* Schltr. do Brasil.

REFERÊNCIAS

- ANGELY, J. **Flora Analítica e Fitogeográfica do Estado de São Paulo**, vol. 6. Phytón, São Paulo, 336 pp., 1972.
- ANTONELLI, A.; SAN MARTÍN, I. Why are there so many plant species in the Neotropics? **Taxon**, v. 60, n. 2, p. 403–414, 2011.
- AVISE, J.C. **Phylogeography: the history and formation of species**. Cambridge: Harvard University Press, 447 pp., 2000.
- BARBOSA, A.R.; MELO, M.C.; BORBA, E.L. Self-incompatibility and myophily in *Octomeria* (Orchidaceae, Pleurothallidinae) species. **Plant Systematics and Evolution**, v. 283, n. 1, p. 1–8, 2009.
- CAMERON, K.M.; CHASE, M.W.; WHITTEN, W.M.; KORES, P.J.; JARELL, D.C.; ALBERT, V.A.; YUKAWA, T.; HILLS, H.G.; GOLDMAN, D.H. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: Evidence from *rbcL* nucleotide sequences. **American Journal of Botany**, v. 86, p. 208–224, 1999.
- CARDOSO-GUSTAVSON, P.; SOUZA, S.R.; BARROS, F. Floral volatile profile in Pleurothallidinae, an orchid subtribe pollinated by flies: ecological and phylogenetic considerations. **Phytochemistry Letters**, v. 22, p. 49–55, 2017.
- CHASE, M.W.; CAMERON, K.M.; FREUDENSTEIN, J.V.; PRIDGEON, A.M.; SALAZAR, G.; van den BERG, C.; SCHUITEMAN A. An updated classification of Orchidaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 177, p. 151–174, 2015.
- CHIRON, G.R.; GUIARD, J.; van den BERG, C. Phylogenetic relationships in Brazilian *Pleurothallis sensu lato* (Pleurothallidinae, Orchidaceae): evidence from nuclear ITS rDNA sequences. **Phytotaxa**, v. 46, p. 34–58, 2012.
- CHOMICKI, G.; BIDEL, L.P.R.; MING, F.; COIRO, M.; ZHANG, X.; WANG, Y.; BAISSAC, Y.; JAY-ALLEMAND, C.; RENNER, S.S. The velamen protects photosynthetic orchid roots against UV-B damage, and a large dated phylogeny implies multiple gains and losses of this function during the Cenozoic. **New Phytologist**, v. 205, p. 1330–1341, 2015.
- CONRAN, J.G.; BANNISTER, J.M.; LEE, D.E. Earliest orchid macrofossils: early Miocene *Dendrobium* and *Earina* (Orchidaceae: Epidendroideae) from New Zealand. **American Journal of Botany**, v. 96, p. 466–474, 2009.
- DRESSLER, R.L. The subfamilies of Orchidaceae. **Selbyana**, v. 5, n. 2, p. 197–206, 1979.
- DRESSLER, R.L. **The orchids: natural history and classification**. Cambridge: Harvard University Press., 332 pp., 1981.

- DRESSLER, R.L. **Phylogeny and classification of the orchid family**. Portland: Dioscorides Press., 312 pp., 1993.
- DRESSLER, R.L. Recent advances in orchid phylogeny. **Lindleyana**, v. 1, p. 520, 1986.
- DRESSLER, R.L.; DODSON, C.H. Classification and phylogeny in the Orchidaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 47, p. 25–68, 1960.
- FELSENSTEIN, J. **Inferring phylogenies**. Sunderland: Sinauer, 664 pp., 2004.
- FLORA DO BRASIL 2020, em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 19 Jun 2018.
- FOREST, F. Calibrating the Tree of Life: fossils, molecules, and evolutionary timescales. **Annals of Botany**, v. 104, p.789–794, 2009.
- FREUDENSTEIN, J.V.; RASMUSSEN, F.N. What does morphology tell us about orchid relationships? A cladistic analysis. **American Journal of Botany**, v. 86, p. 225–248, 1999.
- FREUDENSTEIN, J.V.; SENYO, D.M.; CHASE, M.W. Mitochondrial DNA and relationships in the Orchidaceae. *In*: WILSON, K.L.; MORRISON, D.A. **Monocots II: Systematics and Evolution**. Melbourne: CSIRO, p. 421–429, 2000.
- FREUDENSTEIN, J.V.; van den BERG, C.; GOLDMAN, D.H.; KORES, P.J.; MOLVRAJ, M.; CHASE, M.W. An expanded plastid DNA phylogeny of Orchidaceae and analysis of jackknife branch support strategy. **American Journal of Botany**, v.91, p.149–157, 2004.
- GARAY, L. On the origin of the Orchidaceae. **Botanical Museum Leaflets**, v. 19, p. 57–88, 1960.
- GIVNISH, T.J.; SPALINK, D.; AMES, M.; LYON, S.P.; HUNTER, S.J.; ZULUAGA, A.; ILES, W.J.D, CLEMENTS, M.A.; ARROYO, M.T.K.; LEEBENS-MACK, J.; ENDARA, L.; KRIEBEL, R.; NEUBIG, K.M.; WHITTEN, W.M.; WILLIAMS, N.H.; CAMERON, K.M. Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, p. 1–10, 2015.
- GUSTAFSSON, A.L.S.; VEROLA, C.F.; ANTONELLI, A. Reassessing the temporal evolution of orchids with new fossils and a Bayesian relaxed clock, with implications for the diversification of the rare South American genus *Hoffmannseggella* (Orchidaceae: Epidendroideae). **BMC Evolutionary Biology**, v. 10, n. 177, p. 13, 2010.
- HIGGINS, W.E.; WILLIAMS, N.H. Pleurothallidinae: how many genera? *In*: SAULEDA, R.P.; SANDOW, L.A. (Eds.) **Proceedings of the 19th World Orchid Conference**. American Printing Arts, Miami, USA, p. 425–430, 2009.
- HOORN, C.; WESSELINGH, F.P.; TER STEEGE, H.; BERMUDEZ, M.A.; MORA A.; SEVINK, J.; SANMARTÍN, I.; SANCHEZ-MESEGUER, A.; ANDERSON, C.L.; FIGUEIREDO, J.P.; JARAMILLO, C.; RIFF, D.; NEGRI, F.R.; HOOGHIEMSTRA, H.;

LUNDBERG, J.; STADLER, T.; SÄRKINEN, T.; ANTONELLI, A. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. **Science**, v. 330, p. 927–931, 2010.

HOORN, C.; WESSELINGH, F.P.; TER STEEGE, H.; BERMUDEZ, M.A.; MORA, A.; SEVINK, J.; SANMARTÍN, I.; SANCHEZ-MESEGUER, A.; ANDERSON, C.L.; FIGUEIREDO, J.P.; JARAMILLO, C.; RIFF, D.; NEGRI, F.R.; HOOGHIEMSTRA, H.; LUNDBERG, J.; STADLER, T.; SÄRKINEN, T.; ANTONELLI, A. Origins of biodiversity. **Science**, v. 331, p. 398–400, 2011.

KARREMANS A.P. Genera Pleurothallidarum: an updated phylogenetic overview of Pleurothallidinae. **Lankesteriana**, v. 16, n. 2, p. 219–242, 2016.

KARREMANS A.P.; PUPULIN, F.; GRIMALDI, D.; BEENTJES, K. K.; BUTO, R.; FAZZI, G. E.; KASPERS, K.; KRUIZINGA, J.; ROESSINGH, P.; SMETS, E. F.; GRAVENDEE, B. Pollination of *Specklinia* by nectar-feeding *Drosophila*: the first reported case of a deceptive syndrome employing aggregation pheromones in Orchidaceae. **Annals of Botany**, p. 1–19, 2015.

LINDLEY, J. *Pleurothallis gardneri*. *Pleurothallis miersii*. **Edwards's Botanical Register** 28: Misc. p. 83–84, 1842.

LUER, C.A. *Barbrodria*, a new genus in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Selbyana**, v. 5, p. 386–387, 1981.

LUER, C.A. Icones Pleurothallidarum I. Systematics of the Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**, v. 15, p. 29–34, 1986.

LUER, C.A. Icones Pleurothallidarum XX. Systematics of *Jostia*, *Andinia*, *Barbosella*, *Barbrodria*, *Pleurothallis* subgen. *Antilla*, subgen. *Effusia*, subgen. *Restrepioidia*. Addenda to *Lepanthes*, *Masdevallia*, *Platystele*, *Pleurothallis*, *Restrepiopsis*, *Scaphosepalum* and *Teagueia*. **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**, v. 79, p. 7–38, 2000.

LUER, C.A. Icones Pleurothallidarum XXIV: A First Century of New Species of *Stelis* of Ecuador, Part One. Addenda to *Barbosella*, *Dracula*, *Dresslerella*, *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Pleurothallis*, *Restrepia*, *Scaphosepalum*, *Teagueia*, and *Trichosalpinx*. **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**, v. 88, p. 97–122, 2002.

MELO, M.C.; BORBA, E.L.; PAIVA, E.A.S. Morphological and histological characterization of the osmophores and nectaries of four species of *Acianthera* (Orchidaceae: Pleurothallidinae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 286, n. 3–4, p.141–151, 2010.

MORRONE, J.J. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analysis of the entomofauna. **Annual Review of Entomology**, v. 51, p. 467–494, 2006.

MORRONE, J.J. Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. **Cladistics**, v. 30, p. 202–214, 2013.

NEYLAND, R.; URBATSCH, L.C.; PRIDGEON, A.M. A phylogenetic analysis of subtribe Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 117, p. 13–28, 1995.

PENNINGTON, R.T.; RICHARDSON, J.E.; LAVIN, M. Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. **New Phytologist**, v. 172, p. 605–616, 2006.

PÉREZ-ESCOBAR, O.A.; CHOMICKI, G.; CONDAMINE, F.L.; KARREMANS, A.P.; BOGARÍN, D.; MATZKE, N.J.; SILVESTRO, D.; ANTONELLI, A. Recent origin and rapid speciation of Neotropical orchids in the world's richest plant biodiversity hotspot. **New Phytologist**, v. 215, p. 891–905, 2017.

PRIDGEON, A.M. Subtribe Pleurothallidinae. *In*: PRIDGEON, A.M.; CRIBB, P.J.; CHASE, M.W.; RASMUSSEN, F.N. (Eds.), **Genera Orchidacearum**. Epidendroideae (Part One), Vol. 4. Oxford: Oxford University Press, p. 405–412, 2005a.

PRIDGEON, A.M. *Barbosella*. *In*: PRIDGEON, A.M.; CRIBB, P.J.; CHASE, M.W.; RASMUSSEN, F.N. (Eds.), **Genera Orchidacearum**. Epidendroideae (Part One), Vol. 4. Oxford: Oxford University Press, p. 336–338, 2005b.

PRIDGEON, A.M.; CHASE M.W. A phylogenetic reclassification of Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Lindleyana**, v. 16, n. 4, p. 235–271, 2001.

PRIDGEON, A.M.; CHASE, M.W. Phylogenetics of the subtribe Pleurothallidinae (Epidendreae: Orchidaceae) based on combined evidence from DNA sequences. **Lankesteriana**, v. 7, p. 49–50, 2003.

PRIDGEON, A.M.; STERN, W.L. Ultrastructure of osmophores in *Restrepia* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, v. 70, n. 8, p. 1233–1243, 1983.

PRIDGEON, A.M.; STERN, W.L. Osmophores of *Scaphosepalum* (Orchidaceae). **Botany Gazette**, v. 146, p. 115–123, 1985.

PRIDGEON, A.M.; CRIBB, P.J.; CHASE, M.W.; RASMUSSEN, F.N. **Genera Orchidacearum**, Vol. 1. General introduction, Apostasioideae, Cyripedioideae, Oxford: Oxford University Press., 197 pp., 1999.

PRIDGEON, A.M.; CRIBB, P.J.; CHASE, M.W.; RASMUSSEN, F.N. **Genera Orchidacearum**, Vol. 2. Orchidoideae (*Part one*). Oxford: Oxford University Press., 464 pp., 2001a.

PRIDGEON, A.M.; SOLANO, R.; CHASE, M.W. Phylogenetic relationships in Pleurothallidinae (Orchidaceae): combined evidence from nuclear and plastid DNA sequences. **American Journal of Botany**, v. 88, n. 12, p. 2286–2308, 2001b.

PRIDGEON, A.M.; CRIBB, P.J.; CHASE, M.W.; RASMUSSEN, F.N. **Genera Orchidacearum**. Vol. 3. Orchidoideae (*Part two*). Vanilloideae, Oxford: Oxford University Press., 400 pp., 2003.

PRIDGEON, A.M.; CRIBB, P.J.; CHASE, M.W.; RASMUSSEN, F.N. **Genera Orchidacearum**. Vol. 4. Epidendroideae (*Part one*). Oxford: Oxford University Press., 696 pp., 2005.

PRIDGEON, A.M.; CRIBB, P.J.; CHASE, M.W.; RASMUSSEN, F.N. **Genera Orchidacearum**. Vol. 5. Epidendroideae (*Part two*). Oxford: Oxford University Press., 664 pp., 2009.

PRIDGEON, A.M.; CRIBB, P.J.; CHASE, M.W.; RASMUSSEN, F.N. **Genera Orchidacearum**. Vol. 6. Epidendroideae (*Part three*). Oxford: Oxford University Press., 576 pp., 2014.

RAMÍREZ, S.R.; GRAVENDEEL, B.; SINGER, R.B.; MARSHALL, C.R.; PIERCE, N.E. Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. **Nature**, v. 448, p. 1042-5, 2007.

SCHIESTL, F.P.; JOHNSON, S.D. Pollinator-mediated evolution of floral signals. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 5, p. 307–315, 2013.

SCHIESTL, F.P.; PEAKALL, R.; MANT, J. G.; IBARRA, F.; SCHULZ, C.; FRANKE S.; FRANCKE W. The chemistry of sexual deception in an orchid-wasp pollination system. **Science**, v. 302, p. 437–438, 2003.

SCHLECHTER, F.R.R. Die Gattungen *Restrepia* H. B. u. Kth. **Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis**, v. 15, p. 255–270, 1918.

SCHLECHTER, F.R.R. Das System der Orchidaceen. **Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem**, v. 9, p. 563–591, 1926.

STENZEL, H. Pollen morphology of the subtribe Pleurothallidinae Lindl. (Orchidaceae). **Grana**, v. 39, n. 2-3, p. 108–125, 2000.

van der PIJL, L.; DODSON, C.H. **Orchids flowers. Their pollination and evolution**. Coral Gables, FL: University of Miami Press., p. 101–122, 1966.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A presente tese foi organizada em cinco capítulos e, de modo geral, aborda as relações filogenéticas e os padrões biogeográficos do gênero *Barbosella*, o qual está distribuído em dois principais centros de biodiversidade na região neotropical, a Floresta Atlântica e as florestas úmidas dos Andes. Além, de também apresentar a reconstrução evolutiva de caracteres vegetativos anatômicos e uma monografia das espécies brasileiras.

O Capítulo I aborda a filogenia e a biogeografia do gênero onde, a partir de 13 espécies de *Barbosella* em conjunto com outros gêneros relacionados, análises filogenéticas foram realizadas usando dados moleculares e morfológicos, a fim de verificar o monofiletismo do gênero, dada a sua distribuição disjunta. Os resultados obtidos demonstram que *Barbosella* é um grupo monofilético, altamente suportado, e que as relações dos clados internos não ocorrem totalmente de acordo com a distribuição geográfica das espécies. A partir da datação molecular e as análises de biogeografia, os resultados demonstraram que a provável origem de *Barbosella* ocorreu no Mioceno Médio-Superior, por volta de 11 Ma, onde a Floresta Atlântica e a Floresta Andina estão distribuídas e hoje são divididas por uma imensa área seca. A diversificação inicial do gênero ocorreu por um evento de vicariância e, posteriormente, por múltiplas dispersões em ambas as áreas. Os resultados deste capítulo contribuem para o nosso melhor entendimento da evolução de *Barbosella*, bem como evidências sobre a conexão histórica das florestas costeiras da América do Sul.

O Capítulo II descreve e compara a anatomia de raiz, rizoma, ramicaule e folha de 13 espécies de *Barbosella*, bem como gêneros relacionados, a fim de investigar como a morfologia interna e externa dos órgãos vegetativos evoluiu entre as diferentes linhagens e habitats ocupados pelo gênero. Os resultados demonstraram dez caracteres anatômicos sinapomórficos para *Barbosella* e, internamente, o clado das espécies de que ocorre nos Andes diferenciam-se do clado das espécies da Floresta Atlântica por apresentarem caracteres sinapomórficos como ramicaule com células da epiderme em formato papiloso e presença de 14 camadas no córtex; e folha com células da epiderme de formato alongado. As sinapomorfias encontradas nas espécies da Floresta Atlântica são rizoma com seis camadas no córtex e presença de sete feixes vasculares. Dada a quantidade de caracteres anatômicos vegetativos sinapomórficos dentro gênero, a partir

deste estudo foi possível compreender mais a fundo as relações evolutivas em *Barbosella*.

O Capítulo III trata da sinonimização de *B. perinii*, um nome negligenciado desde a sua publicação, son *B. macaheensis*, uma espécie brasileira até então conhecida apenas por duas coletas realizadas há mais de 120 anos. *Barbosella perinii* foi descrita por Augusto Ruschi em 1977, baseada em uma coleta do estado do Espírito Santo, e não foi mencionada na revisão do gênero realizada por Luer no ano de 2000. Durante a elaboração da monografia das espécies brasileiras de *Barbosella*, examinamos os materiais históricos e protólogos de várias espécies, entre eles o material tipo de *B. perinii*; bem como coletas realizadas durante este estudo. Visto as semelhanças encontradas em espécimes analisados, a partir deste estudo foi possível indicar a sinonimização de *B. perinii* em *B. macaheensis*.

O Capítulo IV trata da monografia das espécies brasileiras de *Barbosella*, trabalho este resultante de esforços de coleta em campo, do estudo dos materiais históricos e protólogos, bem como da análise de exsicatas provenientes de vários herbários do mundo. A identificação das espécies de *Barbosella* não é uma tarefa trivial, já que são espécies diminutas e muito semelhantes morfológicamente. Anteriormente eram citadas 10 espécies para o Brasil, mas no presente trabalho atualizamos a listagem para nove espécies reconhecidas no país: *B. australis*, *B. cogniauxiana*, *B. crassifolia*, *B. dusenii*, *B. gardneri*, *B. macaheensis*, *B. miersii*, *B. spiritu-sanctensis* e *B. trilobata*. Através deste tratamento taxonômico atualizamos as descrições morfológicas, realizadas por Luer em 2000; apresentamos ilustrações mais detalhadas, juntamente com fotografias; elaboramos uma chave de identificação; atualizamos o status de conservação das espécies através das categorias e critérios da IUCN, por meio de um levantamento robusto da distribuição geográfica das *Barbosella* brasileiras. A partir disso, apresentamos novos registros para alguns estados brasileiros, dois lectótipos foram designados e um epítipo selecionado, visto que erroneamente outros materiais eram designados como holótipos para as espécies na revisão de Luer.

O Capítulo V apresenta um Guia de Campo com o intuito de auxiliar, não só pesquisadores e cultivadores de orquídeas, como também a comunidade em geral, na identificação das espécies de *Barbosella* do Brasil. Através desse guia ilustrado, de fácil acesso e manuseio, proporcionamos às pessoas conhecimento científico de uma maneira fácil e rápida.

Vale ressaltar que, apesar dos esforços recentes em Pleurothallidinae, muito ainda tem a ser feito para compreender a relação entre os gêneros da subtribo. Os resultados aqui apresentados com o gênero *Barbosella*, embora de grande importância e filogeneticamente bem suportados, representam apenas uma pequena parcela no conhecimento geral deste enorme grupo, levando em consideração que dezenas de espécies de Pleurothallidinae são descritas a cada ano. Como um todo, esta tese também reforça que estudos filogenéticos e biogeográficos têm auxiliado na compreensão de eventos que influenciaram a diversificação de Orchidaceae no espaço e no tempo. Entretanto, outros estudos sobre biosistemática e polinização são fortemente encorajados e podem contribuir ainda mais para as hipóteses filogenéticas. Os trabalhos taxonômicos e nomenclaturais também são essenciais para a compreensão da diversidade em geral, pois, sem esses trabalhos, é impossível estimar a diversidade real. Tendo como a base a monografia realizada nesta tese, percebemos que 65% das nove espécies do Brasil (30% de *Barbosella*) apresentaram algum problema nomenclatural e/ou taxonômico. Extrapolando para Pleurothallidinae, se 65% das espécies da subtribo ainda apresentarem problemas, isso significa que aproximadamente 3300 espécies ainda precisam ser revisadas taxonomicamente. Desta forma fica evidente que esse tipo de abordagem ainda é crucial para o entendimento do grupo.