

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 23/04/2027.

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

REVISÃO TAXONÔMICA, FILOGENIA E DISTRIBUIÇÃO DE *PABSTIELLA*
BRIEGER & SENGHAS (ORCHIDACEAE: PLEUROTHALLIDINAE)

NICOLÁS GUTIÉRREZ MORALES

Rio Claro – SP
2025

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

REVISÃO TAXONÔMICA, FILOGENIA E DISTRIBUIÇÃO DE *PABSTIELLA*
BRIEGER & SENGHAS (ORCHIDACEAE: PLEUROTHALLIDINAE)

NICOLÁS GUTIÉRREZ MORALES

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

Orientador: Dr. Eric de Camargo Smidt

Coorientador: Dr. Antonio Luiz Vieira
Toscano de Brito

Rio Claro – SP
2025

G984r Gutiérrez Morales, Nicolás
Revisão taxonômica, filogenia e distribuição de Pabstiella Brieger
& Senghas (Orchidaceae: Pleurothallidinae) / Nicolás Gutiérrez
Morales. -- Rio Claro, 2025
403 p. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP),
Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: Eric de Camargo Smidt
Coorientador: Antonio Luiz Vieira Toscano de Brito

1. Botânica Morfologia. 2. Botânica sistemática. 3. Botânica
Taxonomia. 4. Botânica Distribuição geográfica. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: **Revisão taxonômica, filogenia e distribuição de Pabstiella Brieger & Senghas (Orchidaceae: Pleurothallidinae)**

AUTOR: NICOLÁS GUTIÉRREZ MORALES

ORIENTADOR: ERIC DE CAMARGO SMIDT

COORIENTADOR: ANTONIO LUIZ VIEIRA TOSCANO DE BRITO

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal), área: Biologia Vegetal pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. ERIC DE CAMARGO SMIDT (Participação Virtual)
Laboratório de Sistemática e Ecologia Molecular de Plantas / Universidade Federal do Paraná

Prof. Dr. PEDRO LUÍS RODRIGUES DE MORAES (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / UNESP Instituto de Biociências de Rio Claro
SP

Prof. Dr. ADAM PHILIP KARREMANS (Participação Virtual)
Centro de Investigación Jardín Botánico Lankester / Universidad de Costa Rica

Profa. Dra. CARLA ADRIANE ROYER (Participação Virtual)
Departamento de Botânica - Setor de Ciências Biológicas / Universidade Federal do Paraná - Curitiba/PR

Prof^a. Dr^a. ANNA VICTÓRIA SILVÉRIO RIGHETTO MAUAD (Participação Virtual)
Departamento de Genética / Universidade Federal do Paraná - UFPR

Rio Claro, 23 de abril de 2025

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da UNESP e ao Departamento de Botânica da UFPR pelo suporte. O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. Agradeço ao Eric pela orientação e confiança para tomar decisões difíceis. Ao Toscano, por toda a informação fornecida sobre seu trabalho prévio com o gênero. Aos funcionários dos herbários que me receberam atenciosamente, principalmente à Marília, no UPCB. Aos amigos, companheiros e professores em Curitiba, que me acompanharam e ajudaram nesta etapa, principalmente aos alunos da PPG em Botânica da UFPR, os dias na faculdade sempre foram melhores depois do almoço ou do café da tarde em boa companhia. A Jéssica e Benjamín, que são o motor que me dá as forças no dia a dia; à minha família na Colômbia, que sempre esteve presente; e à minha família no Brasil, que me ajudou e me apoiou. Ao meu pai, Olegario, que desde pequeno me estimulou na busca do conhecimento. Aos botânicos brasileiros que já trabalharam com este gênero, especialmente J. Barbosa Rodrigues. A Marcos Klingelfus e sua família, pela amizade e confiança, sua ajuda foi fundamental para o desenvolvimento da tese. Também à rede dos amantes das microorquídeas, que contribuíram na busca pelas espécies raras ou recentemente descritas.

Resumo

Pabstiella (Pleurothallidinae) é um dos gêneros de orquídeas com maior número de espécies endêmicas da Mata Atlântica. Apesar dos contínuos avanços em sistemática e taxonomia, ainda há diversas confusões taxonômicas, devido ao número limitado de coletas para muitas espécies, ao pequeno tamanho das plantas e flores, entre outros fatores. Este trabalho baseia-se em uma revisão taxonômica detalhada do gênero, incluindo a curadoria de coleções de herbário, a elaboração de descrições morfológicas padronizadas, bem como de pranchas botânicas e ilustrações feitas a partir de plantas vivas, assim como de espécimes secos e preservados em álcool. Os resultados são apresentados em seis capítulos, sendo quatro deles já publicados. O capítulo principal, atualmente em fase final, consiste em uma revisão abrangente de 113 espécies do gênero *Pabstiella*, resultante da análise de cerca de 1800 registros de herbário, além de material cultivado de mais de 100 espécies do gênero. São propostos 20 novos sinônimos e 39 lectótipos são designados. Também são listadas as espécies obscuras e aquelas que consideramos não pertencer ao gênero. Os capítulos dois, três e quatro, já publicados, tratam da descrição de cinco espécies novas e da proposta de onze novos sinônimos. O capítulo cinco refere-se à filogenia publicada do gênero *Madisonia* e à transferência de três espécies de *Pabstiella* para esse gênero. No último capítulo, apresenta-se uma análise geral dos padrões de riqueza e distribuição geográfica do gênero.

Palavras-chave: Distribuição geográfica, endemismo, epífitas, herbários, Mata Atlântica, sistemática vegetal.

Abstract

Pabstiella (Pleurothallidinae) is one of the orchid genera with the highest number of species endemic to the Atlantic Forest. Despite continuous advances in systematics and taxonomy, several taxonomic issues remain unresolved, largely due to the limited number of collections for many species, the small size of the plants and flowers, among other factors. This work is based on a detailed taxonomic revision of the genus, which included herbarium curation, the preparation of standardized morphological descriptions, as well as digital plates and illustrations prepared from living plants, and from dried and spirit-preserved specimens. The results are presented across six chapters, four of which have already been published. The main chapter, currently in its final stage, consists of a comprehensive revision of 113 species of the genus *Pabstiella*, based on the analysis of approximately 1800 herbarium records, in addition to cultivated material of more than one hundred species of the genus. Twenty-one synonyms are proposed, and 39 lectotypes are designated. Obscure species and those considered not to belong to the genus are also listed. Chapters two, three, and four, already published, consist of the description of five new species and the proposal of eleven new synonyms. Chapter five refers to the published phylogeny of the genus *Madisonia* and the transfer of three species from *Pabstiella* to the genus. The last chapter presents a general analysis of species richness and the geographic distribution patterns of the genus.

Keywords: Geographic distribution, endemism, epiphytes, herbaria, Atlantic Forest, plant systematics.

SUMARIO

INTRODUÇÃO GERAL	7
CAPÍTULO 1. TAXONOMIC REVISION OF <i>PABSTIELLA</i> (ORCHIDACEAE: PLEUROTHALLIDINAE)	18
CAPITULO 2. <i>PABSTIELLA HILEIAENSIS</i> (ORCHIDACEAE PLEUROTHALLIDINAE), A NEW SPECIES FROM THE ATLANTIC RAINFOREST IN SOUTHERN BAHIA, BRAZIL	332
CAPITULO 3. NOVELTIES AND NOMENCLATURAL NOTES IN <i>PABSTIELLA</i> (ORCHIDACEAE) FROM THE BRAZILIAN ATLANTIC RAINFOREST OF BAHIA AND ESPÍRITO SANTO	341
CAPÍTULO 4. CONTRIBUTIONS TO THE KNOWLEDGE OF <i>PABSTIELLA</i> (ORCHIDACEAE: PLEUROTHALLIDINAE) FROM BRAZIL: A NEW SPECIES, NEW SYNONYMS AND TAXONOMIC NOTES	362
CAPITULO 5. AN EXPANDED CONCEPT OF <i>MADISONIA</i> INCLUDES MISCELLANEOUS SPECIES OF PLEUROTHALLIDINAE (ORCHIDACEAE): EVIDENCE FROM MOLECULAR ANALYSIS.	377
CAPITULO 6. PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DO GÊNERO <i>PABSTIELLA</i> BRIEGER & SENGHAS (PLEUROTHALLIDINAE) AO LONGO DA MATA ATLÂNTICA BRASILEIRA	393
CONSIDERAÇÕES FINAIS	399

INTRODUÇÃO GERAL

Orchidaceae é uma das maiores famílias de plantas com flores, com aproximadamente 29.500 espécies distribuídas em 762 gêneros (Perez-Escobar *et al.* 2024; Chase *et al.* 2015). A família é composta por cinco principais clados, correspondentes às subfamílias Apostasioideae, Vanilloideae, Cypripedioideae, Orchidoideae e Epidendroideae. Apostasioideae representa o grupo mais basal, sendo irmã de todas as demais subfamílias, enquanto Epidendroideae é a mais derivada e diversa, reunindo cerca de 80% do total de espécies conhecidas (Givnish *et al.* 2015; Chase *et al.* 2015).

A origem dessa família cosmopolita remonta ao Cretáceo Inferior (120 ± 6 Ma), sendo a região de Laurásia o local mais provável de origem do ancestral comum mais recente das orquídeas (Ramírez *et al.* 2007; Givnish *et al.* 2015; Perez-Escobar *et al.* 2024). A diversificação inicial começou no Cretáceo Superior (83 ± 10 Ma), mas a origem da maioria das espécies atuais ocorreu nos últimos 5 milhões de anos (Perez-Escobar *et al.* 2024). Essa extraordinária radiação recente está associada à variedade de interações desenvolvidas com outros organismos, principalmente fungos e animais (Ackerman *et al.* 2023; Karremans *et al.* 2023). Tais interações influenciaram significativamente a morfologia das plantas, promovendo a evolução das polínias, o hábito epífito, adaptações morfológicas e fisiológicas a ambientes variados, e o desenvolvimento de diversos mecanismos de polinização, fatores que impulsionaram a rápida diversificação da família, especialmente nas regiões montanhosas tropicais (Tremblay *et al.* 2004; Givnish *et al.* 2015).

Entre as centenas de linhagens dessa família altamente diversa, aquelas com as maiores taxas de especiação são as epífitas neotropicais (Perez-Escobar *et al.* 2024). Quatro dos cinco países mais ricos em espécies de orquídeas estão na América do Sul, e as maiores taxas de especiação conhecidas ocorrem na Costa Rica e no Panamá (Perez-Escobar *et al.* 2024). Na América do Sul, essa rápida especiação está relacionada à elevação dos Andes há cerca de 15 milhões de anos (Givnish *et al.* 2016; Perez-Escobar *et al.* 2017), bem como às oscilações climáticas entre o Mioceno e o Plioceno, que favoreceram a conexão e desconexão entre os diferentes biomas e a drenagem dos mares interiores que então existiam (Antonelli *et al.* 2012; Gutiérrez Morales *et al.* 2021). Em algumas subtribos exclusivamente neotropicais, como Pleurothallidinae e Laeliinae, a complexidade topográfica e

climática dessa região megadiversa favoreceu a formação de muitas espécies de distribuição restrita, resultantes de processos de especiação *in situ* (Givnish *et al.* 2015; Givnish *et al.* 2016; Perez-Escobar *et al.* 2017).

A subtribo Pleurothallidinae é a mais rica em espécies da família Orchidaceae, com aproximadamente 5.640 espécies concentradas nas montanhas do norte dos Andes, América Central e Mata Atlântica. Trata-se da linhagem com a maior taxa de especiação e a que apresenta o crescimento mais acelerado, com uma média de 100 espécies descritas a cada ano (Karremans *et al.* 2023; Perez-Escobar *et al.* 2017, 2024). A subtribo representa o maior grupo dentro da família com especialização na polinização por Diptera (Borba *et al.*, 2011; Karremans & Diaz-Morales, 2019).

Entre os 46 gêneros atualmente reconhecidos na subtribo (Karremans *et al.* 2023), destaca-se um dos mais representativos do Brasil: *Pabstiella* Brieger & Senghas, uma linhagem altamente diversa, com taxa de endemismo no país de até 95%. Quase a totalidade destas espécies é endêmica da Mata Atlântica, com poucas ocorrências na Amazônia e no Cerrado. Destaca-se a alta diversidade na Serra do Castelo, Espírito Santo, e em menor medida nas diferentes serras do Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Minas Gerais, Santa Catarina e no sul da Bahia (Gutiérrez Morales *et al.* 2021b).

O nome *Pabstiella* foi proposto como gênero monotípico por Brieger & Senghas (1975) no primeiro volume do livro *Die Orchideen* e validado um ano depois na revista *Die Orchidee* (1976) para diferenciar *Pleurothallis mirabilis* Schltr., uma espécie atípica devido ao mento conspicuo formado pela sinsepala côncava e pelo pé da coluna alongado. No entanto, na monografia do gênero *Pleurothallis* R. Br., Luer (1986) considerou o nome *Pabstiella* inválido devido à ausência de uma descrição em latim na primeira publicação de Brieger & Senghas. Sem perceber a validação posterior, Luer (1986) criou o subgen. *Mirabilia* para acomodar essa espécie dentro de *Pleurothallis*.

Assim o nome *Pabstiella* foi ignorado por vários anos e suas espécies continuaram a serem descritas e identificadas como *Pleurothallis*, o que é evidenciado tanto em herbário quanto na bibliografia (Sprunger *et al.* 1996; Miller *et al.* 2006). Adicionalmente, a variação na morfologia floral e vegetativa do gênero levou a interpretações taxonômicas equivocadas, com várias espécies sendo

transferidas a diferentes gêneros de Pleurothallidinae como *Acianthera* Scheidw., *Specklinia* Lindl. e *Trichosalpynx* Luer.

Na sua lista ilustrada das orquídeas do Brasil, Pabst & Dungs (1975) reconheceram uma aliança ou morfogrupo correspondente majoritariamente às espécies atualmente atribuídas a *Pabstiella*, a seção *Fractiflexae*, caracterizada pela inflorescência laxa e flores sucessivas. Embora essa seção não tenha sido formalmente publicada, representou a primeira aproximação ao verdadeiro conceito de *Pabstiella*, antes do surgimento das análises moleculares da subtribo Pleurothallidinae.

Botânicos europeus como Lindley (1836b, 1840, 1842, 1846, 1859) e Reichenbach (1850, 1865, 1864, 1869, 1876) descreveram as primeiras espécies atualmente atribuídas a *Pabstiella* sob o gênero *Pleurothallis*, no século XIX, baseando-se em plantas cultivadas ou em desenhos enviados da América do Sul para a Europa, muitas vezes sem indicação precisa de localidade. Quase paralelamente, no Brasil, João Barbosa Rodrigues (1877, 1881) desenhou e descreveu mais de vinte espécies, a maioria sob o gênero *Lepanthes* Sw., posteriormente transferidas para *Pleurothallis* pelo Cogniaux (1896) na Flora Brasiliensis.

Ao longo do século XX, mais espécies atualmente atribuídas a *Pabstiella* continuaram a ser descritas sob o gênero *Pleurothallis*. Destacam-se botânicos europeus como Cogniaux (1906, 1907), Schlechter (1918, 1922, 1925), Brade (1949) e Porsch (1905), mas principalmente botânicos brasileiros como Hoehne (1934, 1938, 1939, 1946, 1952) em São Paulo, e Pabst (1956, 1967, 1972, 1973), no Rio de Janeiro. No último quarto do século, Luer (1976, 1982) descreveu algumas espécies dos Andes e da Amazônia e iniciou sua série de monografias sobre a subtribo Pleurothallidinae, tratando as espécies de *Pabstiella* em subgêneros distintos dentro de *Pleurothallis* (Luer 1986).

As análises filogenéticas de Pridgeon *et al.* (2001) e Pridgeon & Chase (2001) redefiniram a subtribo Pleurothallidinae, resultando na transferência de muitas espécies brasileiras de *Pleurothallis sensu lato.*, para outros gêneros. O gênero *Anthereon* Pridgeon & M.W. Chase foi criado após essa análise, e agrupou seis espécies de *Pabstiella* caracterizadas pelo mento conspicuo formado pelo sinsepalo e o pé da coluna alongado. Luer (2002) discutiu o problema nomenclatural dessa transferência e, finalmente, Barros (2002) reconheceu a validade do nome

Pabstiella, transferindo para ele as seis espécies originalmente incluídas em *Anthereon*. A nova circunscrição do gênero foi aceita por Pridgeon (2005) e por Luer (2006, 2007), que transferiu 68 espécies para *Pabstiella*.

Nos últimos 20 anos, a exploração de áreas pouco amostradas da Mata Atlântica brasileira permitiu a descoberta e descrição de dezenas de novas espécies de *Pabstiella*, muitas delas restritas a uma ou poucas localidades. Como resultado, o número total de espécies aceitas elevou-se para cerca de 136 (POWO, 2025), com novidades sendo publicadas anualmente (Campacci 2020, 2022, 2023; Gutierrez Morales *et al.* 2021a, 2023, 2025).

Muito variáveis em tamanho, as plantas são geralmente cespitosas, os ramicaules estão envolvidos por 2–4 bainhas estriadas com o ápice oblíquo, agudo ou engrossado com óstios dilatados, assemelhando-se a bainhas leparentiformes (Toscano de Brito & Luer 2016; Gutierrez Morales *et al.* 2021a). As inflorescências possuem um sistema de ramificação extremamente abreviado, sendo que a inflorescência principal e o pedúnculo estão muito reduzidos (Rojas Alvarado & Karremans 2024). Cada inflorescência pode produzir de 1 a 7 coflorescências eretas ou flexuosas, muito variáveis devido à diferença no comprimento do pseudopedúnculo, raque e ao número de flores. As flores são frequentemente sucessivas, raramente simultâneas. As sépalas laterais são carinadas externamente, conatas em um sinsépalo oblongo, concavo. O labelo é geralmente oblongo, trilobado, com um par de calos longitudinais no terço médio e papiloso-verrucoso em direção ao ápice (Gutierrez-Morales *et al.* 2023, 2025).

O gênero é bem sustentado por evidências moleculares (Chiron *et al.* 2012; Perez-Escobar *et al.* 2017; Gutierrez Morales *et al.* 2021b) e está relacionado ao gênero hiperdiverso *Stelis*, e a *Pleurothallis*, dentro da afinidade *Pleurothallis* (sensu Karremans 2016). Uma análise molecular das Pleurothallidinae brasileiras, que incluiu aproximadamente 32 espécies de *Pabstiella*, permitiu identificar dois principais clados no gênero: um clado mais antigo, composto por poucas espécies amplamente distribuídas pela América do Sul; e um clado mais recente, que reúne a maior parte das espécies e é quase totalmente restrito à Mata Atlântica brasileira (Chiron *et al.* 2012).

Mais recentemente, a análise filogenética de quase 60 espécies do gênero, em uma matriz molecular que incluiu também outras 40 espécies da subtribo Pleurothallidinae, permitiu, por um lado, a delimitação de seções infragenéricas, a

maioria das quais amplamente sustentada pela morfologia, e, por outro, a proposição de uma hipótese biogeográfica do gênero *Pabstiella* e da subtribo Pleurothallidinae (Gutiérrez Morales *et al.* 2021b).

Apesar dos avanços em sistemática e taxonomia, a diversidade do gênero ainda gera confusões e incertezas. Algumas espécies são bem definidas, enquanto outras conformam complexos de espécies de difícil delimitação. Semelhanças vegetativas entre táxons podem ter levado à subestimação da diversidade real do gênero, especialmente em grupos pouco estudados e morfologicamente similares. Além disso, o pequeno tamanho e a fragilidade das flores em material herborizado, somados à ausência de descrições detalhadas, dificultam a identificação precisa de espécimes herbários.

Considerando todas as dificuldades de trabalhar com *Pabstiella*, e levando em consideração a ausência de uma revisão taxonômica do gênero, e a ameaça que representa o desmatamento da Mata Atlântica para a sobrevivência dessas espécies, urge a realização de uma revisão abrangente que permita o esclarecimento taxonômico do grupo, fornecendo ferramentas não apenas para a sistemática, mas também para estratégias de conservação voltadas à preservação da biodiversidade da Mata Atlântica.

Desta forma, a presente tese teve como objetivo principal a revisão taxonômica de *Pabstiella*. Três capítulos já publicados, incluem a descrição de cinco novas espécies e a sinonimização de 11 táxons. O capítulo principal consta da revisão de 113 espécies de *Pabstiella*, baseada na análise de aproximadamente 1800 registros de herbário, bem como de material vivo de mais de 100 espécies e da bibliografia existente, assim, 20 nomes são sinonimizados e lectotipos são designados 39 nomes dos gêneros *Lepanthes*, *Pabstiella* e *Pleurothallis*. O capítulo cinco se refere a filogenia do gênero *Madisonia* Luer e a transferência de três espécies de *Pabstiella* para esse gênero. No último capítulo se apresenta uma análise geral da distribuição, riqueza e endemismo das espécies de *Pabstiella* no Brasil.

REFERÊNCIAS

ACKERMAN, J.; PHILLIPS, R. D.; TREMBLAY, R. L.; KARREMANS, A. P.; REITER, N.; PETER, C. I.; BOGARÍN, D.; PEREZ-ESCOBAR, O. A.; LIU, H. Beyond the various contrivances by which orchids are pollinated: global patterns in orchid

pollination biology. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 202, p. 295-324, 2023.

BARBOSA RODRIGUES, J. **Genera et species orchidearum novarum, v. 1.** Rio de Janeiro: Fleiuss, pp. 209, 1877.

BARBOSA RODRIGUES, J. **Genera et species orchidearum novarum, v. 2.** Sebastianópolis: Typographia Nacional, pp. 295, 1881.

BARBOSA RODRIGUES, J. **Genera et species orchidearum novarum.** *Vellozia*, 2. ed., v. 1, p. 115-133, 1891.

BARROS, F. Notas nomenclaturais em Pleurothallidinae (Orchidaceae), principalmente brasileiras. **Bradea**, v. 8, p. 293-297, 2002.

BORBA, E. L.; BARBOSA, A. R.; MELO, M. C.; GONTIJO, S. L.; OLIVEIRA, H. O. Mating systems in the Pleurothallidinae (Orchidaceae): evolutionary and systematic implications. **Lankesteriana**, v. 11, p. 207-221, 2011.

BRADÉ, A. C. Contribuição para o conhecimento da flora do estado do Espírito Santo: espécies novas das famílias Orchidaceae, Rubiaceae e Gentianaceae. **Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v. 9, p. 9-25, 1949.

BRIEGER, F. G.; MAATSCH, R.; SENGHAS, K. (Ed.). **Die Orchideen: ihre Beschreibung, Kultur und Züchtung. 3. Aufl.**, v. 1. Berlin; Hamburg: Paul Parey, pp. 698, 1975.

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

CAMPACCI, M. A. Novas espécies e híbridos naturais. **Coletânea de orquídeas brasileiras**, v. 16, p. 637-680, 2020.

CAMPACCI, M. A. Novos táxons e combinações nomenclaturais. **Coletânea de orquídeas brasileiras**, v. 18, p. 717-764, 2022.

CAMPACCI, M. A. Novas espécies e híbridos naturais. **Coletânea de orquídeas brasileiras**, v. 19, p. 765-812, 2023.

CHASE, M. W.; CAMERON, K. M.; FREUDENSTEIN, J. V.; PRIDGEON, A. M.; SALAZAR, G.; VAN DEN BERG, C.; SCHUITMAN, 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.

COGNIAUX, A. C. Orchidaceae, Tribus VI: Pleurothallidinae. **Flora Brasiliensis**, v. 3, p. 320-646, 1896.

COGNIAUX, A. Orchidaceae. In: MARTIUS, C. F. P.; EICHLER, A. G.; URBAN, I. (Ed.). **Flora brasiliensis**, v. 3(6). München, pp. 604, 1906.

COGNIAUX, A. Notes sur les Orchidées du Brésil et des régions voisines. **Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique**, v. 43, p. 266-356, 1907.

GIVNISH, T. J.; SPALINK, D.; AMES, M.; LYON, S. P.; HUNTER, S. J.; ZULUAGA, A.; ILES, W. J.; CLEMENTS, M. A.; ARROYO, M. T.; 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, 20151553, 2015.

GIVNISH, T. J.; SPALINK, D.; AMES, M.; LYON, S. P.; HUNTER, S. J.; ZULUAGA, A.; DOUCETTE, A.; CARO, G. G.; MCDANIEL, J.; CLEMENTS, M. A.; ARROYO, M. T. Orchid historical biogeography, diversification, Antarctica and the paradox of orchid dispersal. **Journal of Biogeography**, v. 43, p. 1905-1916, 2016.

GUTIÉRREZ MORALES, N.; TOSCANO DE BRITO, A. L. V.; SMIDT, E. C. *Pabstiella hileiaensis* (Orchidaceae, Pleurothallidinae), a new species from the Atlantic Rainforest in southern Bahia, Brazil. **Phytotaxa**, v. 518, p. 61-68, 2021a.

GUTIÉRREZ MORALES, N.; TOSCANO DE BRITO, A. L. V.; MAUAD, A. V. S. R.; SMIDT, E. C. Molecular phylogeny and biogeography of *Pabstiella* (Pleurothallidinae: Orchidaceae) highlight the importance of the Atlantic Rainforest for speciation in the genus. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 195, p. 568-587, 2021b.

GUTIÉRREZ MORALES, N.; TOSCANO DE BRITO, A. L. V.; SMIDT, E. C. Novelties and nomenclatural notes in *Pabstiella* (Orchidaceae) from the Brazilian Atlantic Rainforest of Bahia and Espírito Santo. **Phytotaxa**, v. 625, p. 161-179, 2023.

GUTIÉRREZ MORALES, N.; TOSCANO DE BRITO, A. L. V.; RESTREPO, E.; GIL-AMAYA, K.; SMIDT, E. C. Contributions to the knowledge of *Pabstiella* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) from Brazil: a new species, new synonyms and taxonomic notes. **Phytotaxa**, v. 696, p. 145-157, 2025.

HOEHNE, F. C. Contribuições para o conhecimento da flora orchidologica brasilica III. **Boletim de Agricultura (São Paulo)**, v. 34, p. 600-638, 1934.

HOEHNE, F. C. Cinquenta e uma novas espécies da flora do Brasil e outras descrições e ilustrações. **Arquivos de Botânica do Estado de São Paulo**, v. 1, p. 1-23, 1938.

HOEHNE, F. C. Dezoito novas espécies para a flora do Brasil e outras regiões da América Meridional e Central. **Arquivos de Botânica do Estado de São Paulo**, v. 12, p. 1-49, 1939.

HOEHNE, F. C. Novidades para as orchidaceas de S. Paulo e Paraná. **Arquivos de Botânica do Estado de São Paulo**, v. 2, p. 21-24, 1946.

HOEHNE, F. C. Espécies e variedades novas de orchidaceas do Brasil. **Arquivos de Botânica do Estado de São Paulo**, v. 2, p. 121-136, 1952.

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

KARREMANS, A. P.; MORENO, J. S.; GIL-AMAYA, K.; GUTIÉRREZ MORALES, N.; ESPINOSA, F.; MESA, S.; RESTREPO, E.; RINCÓN-GONZÁLEZ, M.; SERNA, A.; SIERRA-ARIZA, M.; VIEIRA-URIBE, S. Colombian Orchidaceae: a catalogue of the Pleurothallidinae. **Lankesteriana**, v. 23, p. 181-400, 2023.

KARREMANS, A. P.; WATTEYN, C.; SCACCABAROZZI, D.; PEREZ-ESCOBAR, O. A.; BOGARIN, D. Evolution of seed dispersal modes in the Orchidaceae: has the *Vanilla* mystery been solved? **Horticulturae**, v. 9, p. 1270, 2023.

KARREMANS, A. P.; DIAZ-MORALES, M. The Pleurothallidinae: extremely high speciation driven by pollinator adaptation. In: **Proceedings of the 22nd World Orchid Conference**. Guayaquil Convention Center, 8–12 nov., p. 363-388, 2019.

LINDLEY, J. Miscellaneous Notes. **Edwards's Botanical Register**, v. 26, p. 1-90, 1840.

LINDLEY, J. Miscellaneous matter of the Botanical Register. **Edwards's Botanical Register**, v. 28, p. 1-86, 1842.

LINDLEY, J. New Garden Plants. **The Gardeners' Chronicle & Agricultural Gazette**, v. 6, p. 207, 1846.

LINDLEY, J. An enumeration of the known species of orchids: *Pleurothallis*. **Folia Orchidacea**, v. 9, p. 1-44, 1859.

LUER, C. A. *Icones Pleurothallidinarum* III. Systematics of *Pleurothallis* (Orchidaceae). **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**, v. 20, p. 1-107, 1986.

LUER, C. A. A systematic method of classification of the Pleurothallidinae versus a strictly phylogenetic method. **Selbyana**, v. 23, n. 1, p. 57-110, 2002.

LUER, C. A. *Icones Pleurothallidinarum* XXVIII: reconsideration of *Masdevallia*, systematics of *Specklinia* and vegetatively similar genera (Orchidaceae).

Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, v. 105, p. 1-281, 2006.

LUER, C. A. *Icones Pleurothallidinarum XXIX: a third century of Stelis of Ecuador and systematics of Apoda-Prorepentia and miscellaneous small genera, addenda: new genera, species, and combinations (Orchidaceae)*. **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**, v. 112, p. 1-130, 2007.

MILLER, D.; WARREN, R.; MILLER, I. M.; SEEHAWER, H. **Serra dos Orgãos, sua história e suas orquídeas**. Rio de Janeiro: Editora Scart, pp. 574, 2006.

PABST, G. F. J. Additamenta ad orchideologiam Brasiliensem II. **Archivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v. 14, p. 7-27. 1956.

PABST, G. F. J. Additamenta ad orchideologiam Brasiliensem V. In: **Anais do 15 Congresso da Sociedade de Botânica do Brasil**, Gráfica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, p. 109-118. 1967.

PABST, G. F. J. Additamenta ad orchideologiam Brasiliensem XIII. **Bradea**, v. 1, n. 24, p. 267-271. 1972.

PABST, G. F. J. Additamenta ad orchideologiam Brasiliensem XV. **Bradea**, v. 1, n. 36, p. 361-370. 1973.

PABST, G. F. J.; DUNGS, F. **Orchidaceae Brasilienses (Band 1)**. Hildesheim: Brücke-Verlag Schmersow, pp. 408, 1975.

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.

PÉREZ-ESCOBAR, O. A.; BOGARÍN, D.; PRZELOMSKA, N. A. S.; ACKERMAN, J. D.; BALBUENA, J. A.; BELLOT, S.; BUHLMANN, R. P.; CABRERA, B.; CANO, J. A.; CHARITONIDOU, M.; CHOMICKI, G.; CLEMENTS, M. A.; CRIBB, P.; FERNANDEZ, M.; FLANAGAN, N. S. *et al.* The origin and speciation of orchids. **New Phytologist**, v. 242, n. 2, p. 700-716. 2024.

PONERT, J.; ANDRADE, M. P.; KARREMANS, A. P.; CHUMOVÁ, Z.; TRÁVNÍČEK, P. A new species of *Pabstiella* (Pleurothallidinae, Orchidaceae) from Ecuador. **Phytotaxa**, v. 500, n. 2, p. 108-116. 2021.

PORSH, O. Neue Orquideen aus Sudbrasilien. **Oesterreichische Botanische Zeitschrift**, v. 55, p. 150-163. 1905.

POWO. **Plants of the World Online**. Royal Botanic Gardens, Kew. Disponível em: <https://powo.science.kew.org/>. Acesso em: 16 dez. 2024.

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

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

PRIDGEON, A. M. Subtribe Pleurothallidinae. In: PRIDGEON, A. M.; CRIBB, P. J.; CHASE, M. W.; RASSMUSEN, F. N. **Genera Orchidacearum. v. 4. Epidendroidae (Part One)**. p. 405-412. 2005.

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. 1042-1045. 2007.

REICHENBACH, H. G. Beiträge zu einer Aequinoctialflor Amerikas. Die Orchideen. **Linnaea**, v. 22, p. 809-867, 1850.

REICHENBACH, H. G. Die Wagener'schen Orchideen. **Bonplandia (Hannover)**, v. 2, p. 9-26, 1854.

REICHENBACH, H. G. Ueber einige Garten Orchideen. **Hamburger Garten- und Blumenzeitung**, v. 21, p. 293-301, 1865.

REICHENBACH, H. G. New Plants. **The Gardeners' Chronicle & Agricultural Gazette**, n. 1896, p. 988-989, 1869.

REICHENBACH, H. G. Orchidiographische Beiträge. **Linnaea**, v. 41, p. 17-98, 1876.

ROJAS-ALVARADO, G.; KARREMANS, A. P. A typological and morphological analysis of the Pleurothallidinae (Orchidaceae) inflorescences. **The Botanical Review**, v. 90, p. 221-250, 2024.

SCHLECHTER, F. R. R. Orchidaceae novae, in caldariis Horti Dahlemensis cultae. **Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem**, v. 7, p. 268-280, 1918.

SCHLECHTER, F. R. R. Contribuições ao conhecimento das orquídeas do Brasil. In: SCHLECHTER, R.; HOEHNE, F. C. **Anexos das Memórias do Instituto de Butantan, Secção de Botânica**, v. 1, n. 4, p. 1-68, 1922.

SCHLECHTER, F. R. R.; HOEHNE, F. C. Contribuições ao conhecimento das orquídeas do Brasil. **Arquivos de Botânica do Estado de São Paulo**, v. 1, p. 165-349, 1926.

SCHLECHTER, F. R. R. Die Orchideenflora von Rio Grande do Sul. **Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis, Beihefte**, v. 35, p. 1-108, 1925.

SPRUNGNER, S.; CRIBB, P.; TOSCANO DE BRITO, A. L. V. (Eds.). **João Barbosa Rodrigues – Iconographie des Orchidées du Brésil. Vol. 1: The Illustrations.** Basle: Friedrich Reinhardt Verlag, 324 p., 1996.

TOSCANO DE BRITO, A. L. V.; LUER, C. A. New species and nomenclatural notes in *Pabstiella* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) from Brazil. **Lankesteriana**, v. 16, n. 2, p. 153-185, 2016.

TREMBLAY, R. L.; ACKERMAN, J. D.; ZIMMERMAN, J. K.; CALVO, R. N. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 84, p. 1-54, 2004.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Dentro das Pleurothallidinae do Brasil, *Pabstiella* se destaca pelo número de espécies e pelo elevado percentual de endemismo na Mata Atlântica. O gênero representa uma linhagem de orquídeas epífitas adaptadas a variados tipos de vegetação, e possui enorme diversidade morfológica, tanto vegetativa quanto floral. Sua origem remonta ao Mioceno tardio, há aproximadamente 8 milhões de anos, em um período em que a Mata Atlântica e os Andes ainda estavam conectados. Apesar de sua importância e dos avanços em sistemática e filogenia, o gênero carece de uma revisão abrangente e atualizada que possa auxiliar tanto pesquisadores quanto amadores de orquídeas, especialmente considerando que a maioria das espécies apresenta flores pequenas e de difícil preservação em material herborizado, dificultando sua correta identificação.

O objetivo principal desta tese foi revisar todos os nomes associados ao gênero, a fim de se aproximar do verdadeiro número de linhagens descritas até hoje. A análise baseou-se na revisão de material herborizado, espécimes vivos e da bibliografia pertinente. No processo, foram descritas cinco espécies novas, e onze nomes foram sinonimizados em três artigos já publicados. Uma revisão geral (ainda não publicada) resultou no reconhecimento de 113 espécies, além de 20 novos sinônimos e 39 lectotipificações. Espécies obscuras e aquelas não reconhecidas como pertencentes ao gênero também são listadas e discutidas nesta revisão.

Os resultados obtidos permitem discutir diversos aspectos da história, morfologia, ecologia e distribuição geográfica dessa linhagem diversa.

Destaca-se a importante contribuição do naturalista J. Barbosa Rodrigues. Suas belas ilustrações de orquídeas, realizadas a partir de material vivo e em tamanho natural, registraram a flora da Mata Atlântica há cerca de 150 anos, em áreas que sofreram intenso desmatamento desde então. Apesar dos desafios relacionados à divulgação de suas pesquisas e da ausência de material herborizado como referência para muitas das espécies que descreveu, seu trabalho minucioso ainda é fundamental para os botânicos que o

sucederam. A maioria das espécies que ele descreveu permanece válida, e algumas foram restabelecidas apenas nesta revisão (*P. umbrosa*, *P. striata*). Por outro lado, espécies raras descritas por ele, como *P. sarcopetala* e *P. tenera*, das quais não se encontrou qualquer material físico, ou como *P. tricolor* e *P. ramphastorhyncha*, conhecidas apenas por fragmentos incompletos, podem estar ameaçadas ou extintas devido à perda da vegetação original nas regiões por onde ele percorreu, especialmente em Minas Gerais e no Rio de Janeiro. A revisão de herbários permitiu identificar material original citado por Barbosa Rodrigues, como o holótipo de *P. crassicaulis*, depositado no herbário R (43919), e um fragmento de inflorescência que possivelmente corresponde ao material original de *P. tabacina*, encontrado por Hoehne em um livro pertencente a Barbosa Rodrigues e posteriormente montado e depositado no herbário SP (22511).

A delimitação das espécies de *Pabstiella* baseia-se na combinação de caracteres vegetativos e florais. Destacamos, para futuros estudos, os seguintes: tamanho geral da planta, comprimento dos ramicaules, formato das folhas, tipologia das inflorescências (incluindo comprimento do pedúnculo, ráquis, pedicelos, número de flores e distância entre elas), padrões de cor do perianto, presença de pubescência, verrugas ou papilas nas sépalas e pétalas, presença de carenas na face externa das pétalas, e formato e localização dos lobos laterais e os calos do labelo. As calosidades do labelo nem sempre são fáceis de distinguir. Geralmente localizam-se no terço médio, mas sua cor não contrasta com a do fundo do labelo, podendo assim passar facilmente despercebidas.

Os padrões de coloração das estruturas florais mantêm-se consistentes dentro de uma mesma espécie, mesmo com variações intraespecíficas. Flores estriadas continuam estriadas mesmo quando mudam de cor; da mesma forma, flores pintadas ou manchadas mantêm seu padrão característico. A combinação e localização das listras e manchas também parece ser estável em cada espécie. Além disso, a cor e a textura da antera podem auxiliar na delimitação das espécies. Curiosamente, em algumas espécies da seção *Pabstiella*, como *P. varellae*, *P. verboonenii*, *P. recurviloba* e *P. spathuliglossa*,

as polínias são livres, sem caudícula, uma característica incomum na subtribo Pleurothallidinae, mas que também ocorre no gênero *Trichosalpinx*, e que merece ser analisada em estudos futuros.

Algumas espécies apresentam características muito bem definidas, como *P. carinifera* e *P. mirabilis*, com pouca variação morfológica, enquanto outras são altamente variáveis, como *P. hians*, *P. wacketii* e *P. matinhensis*. É provável que uma revisão mais detalhada dessas espécies revele a existência de táxons crípticos ainda não descritos, considerando que muitas linhagens são evolutivamente recentes e que a especiação ainda está em curso.

Novas espécies vêm sendo descobertas anualmente por orquidófilos e pesquisadores, tanto em áreas pouco amostradas, como o sul da Bahia e partes de Minas Gerais, quanto em regiões relativamente bem estudadas, como a Serra do Mar em São Paulo e no Rio de Janeiro. Em herbários, foi possível identificar espécies ainda não descritas provenientes do Espírito Santo, Rio de Janeiro, Minas Gerais e Santa Catarina.

A Serra Capixaba, no Espírito Santo, pode ter funcionado como refúgio para muitas espécies de *Pabstiella* originadas em outras regiões da Mata Atlântica ou, alternativamente, como centro de radiação da grande diversidade do gênero. Diversas espécies originalmente descritas no Rio de Janeiro, bem como algumas da Bahia e de Minas Gerais, foram posteriormente encontradas nas serras do Espírito Santo, frequentemente apresentando variações na cor e no tamanho das flores, mas mantendo a morfologia geral. Ainda há importantes lacunas no conhecimento da diversidade do gênero em áreas como a Serra da Mantiqueira, o sul da Bahia, remanescentes de Mata Atlântica em Pernambuco, porções da Serra do Mar em São Paulo e no Rio de Janeiro, e nas florestas de araucária no interior do Paraná e Santa Catarina, entre outras. Aprofundar os estudos sobre a distribuição geográfica do gênero, com base em futuras análises filogenéticas mais robustas, poderá permitir inferências biogeográficas mais detalhadas.

Diante da contínua perda de habitat na Mata Atlântica, torna-se essencial iniciar estudos ecológicos sobre as espécies do gênero, pois sua conservação depende principalmente da proteção e restauração das matas nativas que garantem sua sobrevivência.

Um exemplo de boas práticas no estudo de *Pabstiella* foi observado em diversas coleções do herbário SP, onde, a partir de flores secas de material herborizado, foram elaboradas dissecções florais fixadas em pequenas fichas e protegidas por películas de papel-manteiga. Essas fichas foram numeradas e armazenadas em envelopes junto aos respectivos espécimes. Essa metodologia facilitou a observação das estruturas florais sob lupa durante a visita ao herbário e é uma recomendação útil para quem deseja trabalhar com o gênero, pois assegura a preservação do material ao longo do tempo e otimiza o processo de revisão taxonômica.

A presente revisão representa nossa melhor aproximação ao conceito atual de *Pabstiella*; no entanto, ainda há muito a ser feito. É relevante destacar que, das 113 espécies aceitas nesta revisão, 41 são conhecidas por menos de cinco registros e, em 14 casos, apenas um único espécime foi localizado em herbário. Isso revela dois pontos: por um lado, a baixa representatividade amostral de um número significativo de espécies endêmicas e, por outro, a possibilidade de que muitas dessas espécies estejam em algum grau de ameaça. A avaliação do status de vulnerabilidade dessas espécies deve ser uma prioridade para a conservação das orquídeas endêmicas da Mata Atlântica.

A revisão física de materiais nos principais herbários de Minas Gerais e da Bahia, bem como em herbários menores espalhados por diferentes estados do Brasil, poderá ajudar a refinar a taxonomia do gênero e, possivelmente, revelar espécies ainda não descritas, atualmente mal identificadas ou sem identificação.