

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO**

**Wellington Forster**

Estudo taxonômico das espécies com folhas  
planas a conduplicadas do gênero  
*Octomeria* R.Br. (Orchidaceae)

**Orientador: Prof. Dr. Vinicius Castro Souza**

**Co-orientador: Prof. Dr. Fábio de Barros**

**São Paulo**

**2007**

## RESUMO

*Octomeria* é um gênero neotropical que ocorre desde a América Central, Antilhas, Colômbia, Venezuela, Guiana, Suriname, Guiana Francesa, Suriname, Equador, Peru, Bolívia, Brasil, Paraguai até o Norte da Argentina. O gênero compreende aproximadamente 150 espécies, com importantes centros de diversidade, nas Guianas, Bacia Amazônica e especialmente o Sudeste e Sul do Brasil. O estudo taxonômico das espécies com folhas planas a conduplicadas do gênero *Octomeria* é aqui apresentada. O grupo é caracterizado por plantas de hábito geralmente epífitico, rizoma reduzido ou longo-escandente, com ramicaules curtos ou longos, as folhas distintamente conduplicadas e planas. A inflorescência fasciculada ou uniflora, sendo que as flores possuem sépalas e pétalas do muito semelhantes entre si, porém desiguais no tamanho; as sépalas laterais podem ser conadas ou livres, o polinário geralmente tem 8 polínias, exceto para uma espécie com 6 polínias. Neste trabalho são reconhecidas 64 espécies na seção, sendo quatro novas para a ciência. São apresentados uma chave de identificação, descrições morfológicas, ilustrações, período fenológico, distribuição geográfica, hábitat e comentários gerais para cada uma das espécies. A revisão revelou 17 espécies não incluídas no tratamento taxonômico por falta de informações sobre as mesmas. Foram excluídos um total de 23 táxons de *Octomeria* por não apresentarem os caracteres diagnósticos do gênero. O estudo filogenético foi realizado através do uso de seqüências nucleotídicas de nrDNA (ITS). A análise molecular foi feita utilizando a busca heurística e a máxima parcimônia como critério de otimização, a polarização dos caracteres foi feita pelo método do grupo-externo. A análise teve como objetivo verificar as relações entre *Octomeria* e gêneros próximos e o posicionamento das categorias infragenéricas estabelecidas para *Octomeria*. Segundo os resultados obtidos nessa análise *Atopoglossum* e *Brachionidium* emergiram numa politomia com *Octomeria*, os três gêneros foram indicados como monofiléticos. Dentro de *Octomeria*, as seções *Octomeria* e *Teretifoliae* se mostram polifiléticas, revelando não ser possível esse tratamento sistemático anteriormente proposto para o gênero. A coleta de mais dados moleculares poderá resultar em melhores árvores onde poderão ser inferidos os relacionamentos entre as espécies e estabelecer um novo tratamento infragenérico.

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

### 1.1. Orchidaceae

Orchidaceae constitui-se em uma família com aproximadamente 850 gêneros e 20.000 a 25.000 espécies (Dressler, 1981, 1993; Chase *et al.* 2003), sendo uma das maiores famílias das angiospermas. A família apresenta ampla dispersão pelo globo, com exceção das regiões polares e desérticas. De acordo com Dressler (1981), Orchidaceae distribui-se desde o Norte da Suécia e Alasca, até a Terra do Fogo e Ilhas Macquarie, sendo que somente algumas poucas plantas vasculares de outras famílias são encontradas um pouco mais ao norte ou ao sul. Entretanto, é nas regiões tropicais que sua ocorrência se dá com maior intensidade e variabilidade de espécies, destacando-se o Neotrópico, como a região do mundo mais rica em orquídeas (Dressler, 1981, 1993; Pridgeon, 2003).

Na América do Sul, as duas regiões com máxima concentração de orquídeas são as regiões Sudeste, principalmente na sua porção oriental, e Sul do Brasil, e a noroeste do continente, incluindo toda a área dos Andes, da Bolívia até o Oeste da Venezuela (Brieger, 1960). Dessa forma, a Floresta Atlântica do Brasil é considerada, depois da região Andina, a segunda área da América do Sul mais rica em espécies (Barros, 1999), muitas das quais são endêmicas.

O posicionamento das Orchidaceae em nível de ordem e sua relação com famílias próximas não são consenso entre os autores. Dalhgren *et al.* (1985) incluíram Orchidaceae entre as Liliales, ao passo que Takhtajan (1980) considerou esta família formando a ordem monotípica Orchidales. Cronquist (1981, 1988) também aceitou a ordem Orchidales, mas incluiu nela as famílias Geosiridaceae, Corsiaceae e Burmanniaceae. Trabalhos envolvendo sistemática filogenética baseada em dados macromoleculares, têm incluído Orchidaceae entre as Asparagales, mais precisamente como grupo irmão das demais famílias da ordem, sendo posicionada próximo as famílias Asteliaceae, Blandfordiaceae, Boryaceae, Hypoxidaceae e Lanariaceae (Chase *et al.*, 1994, 1995, 1996, 2000, Soltis *et al.*, 2005). Apesar de Orchidaceae apresentar o ovário ínfero e microporogênese simultânea (os quatro micrósporos separando-se de uma vez, após ambas as divisões meióticas terem se completado) caracteres esses compartilhados com as demais Asparagales, esses não correspondem a sinapomorfias para toda ordem (Soltis *et al.*, 2005). Assim, Orchidaceae não possuem a maior parte das sinapomorfias morfológicas da ordem, caracterizada pelas sementes sem fitomelanina e os nectários raramente septais. A única provável sinapomorfia de Orchidaceae se restringe à produção de protocormos (Soltis *et al.* 2005).

Os padrões de biogeografia e filogenia de Orchidaceae são altamente consistentes apontando a família como evolutivamente recente, com datação aproximada de 60 milhões de anos (van den Berg, *com. pess.*). A dispersão a longa distância é o fator primordial na distribuição das espécies desta família, além do evento de movimento das placas tectônicas durante a evolução geológica do globo (Chase *et al.*, 2003).

A classificação de Orchidaceae mais amplamente usada é aquela proposta por Dressler (1993) e está baseada principalmente no número e posição das anteras. Esse sistema propõe o arranjo da família em cinco subfamílias: Apostasioideae, Cyripedioideae, Orchidoideae, Spiranthoideae e Epidendroideae, 22 tribos e 70 subtribos. Porém, vale destacar que estudos filogenéticos para a família vêm trazendo uma nova abordagem para organizar um sistema de classificação (Cameron *et al.*, 1999; Cameron, 2004; Freudenstein *et al.*, 2004; Freudenstein & Rasmussen, 1999). Os estudos iniciais sobre hipóteses filogenéticas de Orchidaceae foram baseados em caracteres morfológicos (Burns-Balogh & Funk, 1986; Szlachetko, 1995). Posteriormente, novos estudos foram realizados mas baseados na análise de fragmentos de restrição de DNA (Cameron *et al.* 1999; Cameron 2004, Freudenstein *et al.* 2004). Dessa forma, do ponto de vista filogenético e sobretudo taxonômico, Orchidaceae está sendo melhor compreendida com o crescente uso de dados macromoleculares e/ou morfológicos em análises cladísticas. A partir desses estudos, o número de subfamílias vêm sendo mantido, entretanto com expressivas modificações na circunscrição de algumas subfamílias, as quais foram revisadas e modificadas (Pridgeon *et al.*, 1999; 2001a, 2003, 2006). Apostasioideae e Cyripedioideae, ambas subfamílias apareceram concordantes como evidenciado pela morfologia e dados moleculares nas análises filogenéticas, sem modificações em suas circunscrições. De acordo com Cameron *et al.* (1999) as orquídeas vanilíoides (tribo *Vanillae* sensu Dressler, 1993) constituem um grupo segregado das demais orquídeas Epidendroideae,

subfamília a qual era anteriormente reconhecida a inserção de seus membros. Assim, esse grupo monofilético recebeu novo tratamento constituindo a subfamília Vanilloideae (Pridgeon *et al.*; 2003). O posicionamento e distinção de Spiranthoideae (sensu Dressler, 1993) teve grande modificação, uma vez que os táxons dessa subfamília apareceram junto as demais Orchidoideae, evidenciando o reconhecimento de uma única subfamília: Orchidoideae (Cameron *et al.*, 1999; Pridgeon *et al.* 2001a, 2003; Chase *et al.*, 2003). Finalmente, Epidendroideae, a maior das subfamílias, com aproximadamente 19.000 espécies, pode ser considerada a mais problemática quanto ao tratamento sistemático, especialmente na circunscrição de tribos e subtribos Chase *et al.* (2003). Epidendroideae forma um grupo parafilético que está dividido em dois grandes clados. As Epidendroideae basais caracterizadas pela presença de antera ereta a subereta e polínias com pólen livre, as derivadas são caracterizadas pelo hábito predominantemente epífítico ou rupícola, caules geralmente modificados em pseudobulbos, antera incumbente e as polínias revestidas por viscina (Cameron *et al.*, 1999). Uma reorganização dos gêneros em Epidendroideae foi sistematizada por Chase *et al.* (2003) e Pridgeon *et al.* (2006)

## **1.2. Caracterização morfológica da família**

Com base, principalmente, nos trabalhos de Dressler (1981, 1993) e Cribb (1999), pode-se caracterizar a família conforme segue:

Ervas perenes, terrestres, epífitas, rupícolas ou raramente hemiepífitas ou saprófitas, com micorrizas. Crescimento monopodial ou, mais comumente, simpodial. Raízes adventícias, freqüentemente aéreas, às vezes assimilatórias, com velame nas epífitas e em algumas terrestres, ou tuberosas. Caule rizomatoso nas orquídeas simpodiais, em geral reptante, subterrâneo ou aéreo, muitas vezes com ramificações laterais, dotado de um ou mais entrenós, muitas vezes parcialmente espessado em pseudobulbo ou cormo, geralmente folhoso. Folhas glabras ou, ocasionalmente, pilosas, geralmente inteiras, raramente palmadas ou lobadas, alternas, freqüentemente dísticas, às vezes espiraladas, planas, plicadas ou, muitas vezes, cilíndricas, raramente ausentes ou reduzidas (notavelmente nas espécies saprófitas); prefoliação conduplicada ou convoluta; bainha geralmente presente, às vezes articulada com a lâmina ou com o pseudopecíolo; nervação paralelinérvea, ocasionalmente reticulada. Inflorescência ereta ou pendente, em espiga, racemo, panícula, ou uniflora, emergindo da axila de uma folha, terminal, basal ou lateral, às vezes envolvida por bráctea tubulosa (espata). Flores de variados tamanhos, geralmente vsitosas, trímeras, zigomorfas, bissexuais ou, raramente, unissexuais e polimórficas, sésseis ou pediceladas, geralmente ressupinadas, com torção do ovário em 180° ou 360°, perianto em duas séries, geralmente petalóide; sépalas 3, geralmente livres, mas às vezes unida, a dorsal freqüentemente diferenciada das laterais, ocasionalmente as laterais adnadas ao pé da coluna para formar um mento; pétalas 3, livres ou raramente unidas, a mediana geralmente muito diferenciada das demais, constituindo o labelo; labelo inteiro ou variadamente lobado, livre ou, freqüentemente, unido com a coluna em vários níveis, a região central (disco) geralmente ornamentada com calosidades arredondadas, lamelas, cristas ou tricomas; nectários septais, quando presentes, modificados e diversificados em esporão ou cunículo; filetes unidos aos estiletos formando o ginostêmio ou coluna, curto ou alongado, às vezes formando um pé basal (pé-da-coluna), ocasionalmente provido de expansões aliformes ou digitiformes próximo ao ápice; antera fértil 1, raramente 2 ou 3, terminal ou incumbente, mais raramente dorsal, operculada ou deiscente por fendas

longitudinais, ereta ou subereta; grãos de pólen liberados livres como mônades, tétrades ou, mais freqüentemente, aglutinados em massas para formar polínias; polínias quando presente, ceróides ou cartilaginosas, macias ou duras, sécteis ou não, em número de 2, 4, 6 ou 8, nuas ou apendiculadas, muitas vezes ligadas pela caudícula e/ou estipe, sendo este último, geralmente, associado ao viscido, formando o polínario; estigma 3-lobado, com parte de um dos lobos modificado para formar o rostelo, os outros lobos constituindo a porção fértil do estigma, geralmente localizados em depressão ou, em alguns casos, uma superfície achatada ou convexa, geralmente sobre a superfície ventral da coluna, atrás da antera, ou os lobos férteis em formato digitiformes curtos ou longos; ovário ínfero, unilocular com placentação parietal ou, raramente, trilocular com placentação axial; óvulos numerosos, diminutos, anátropos, bitegumentados, raramente unitegumentados, tenuinucelados. Fruto cápsula carnosa, raramente baga, geralmente abrindo-se lateralmente por 1-3 ou 6 fendas, valvas geralmente unidas no ápice mesmo após a deiscência, mas, em alguns casos, separando-se completamente. Sementes muito pequenas, numerosas, geralmente fusiforme-alongadas ou subglobosas, alva-amareladas ou negras, secas, raramente aladas; cotilédone ausente ou reduzido, endosperma ausente, embrião rudimentar, às vezes formado por poucas células indiferenciadas, testa membranácea.

### **1.3. A subtribo Pleurothallidinae Lindl. ex G. Don**

Inserida entre as Epidendroideae e pertencente à tribo Epidendreae (Dressler, 1993; van den Berg *et al.*, 2005), a subtribo Pleurothallidinae é considerada como abrangendo cerca de 4.100 espécies subordinadas a 37 gêneros (Pridgeon & Chase, 2001; Pridgeon, 2006), perfazendo 15-20% do total de espécies da família. A subtribo está distribuída do Sul da Flórida (EUA), Índias Ocidentais, México até a Argentina e Sul do Brasil. Entretanto, a maior riqueza de espécies ocorre nas florestas úmidas da Costa Rica, Panamá, Colômbia, Equador, Peru, Venezuela e Brasil (Pridgeon, 1982a). O grupo caracteriza-se pela ocorrência do hábito epifítico ou rupícola, raramente saxícola e terrestre, crescimento distintamente simpodial com raízes velamentosas designadas anatomicamente como "*Pleurothallis*-type" (Dressler, 1993) surgindo do rizoma. Este geralmente é muito curto e o caule secundário ou ramicaule, são extremamente delgados e partem diretamente do rizoma, são articulados pelos nós, em geral aéreos e eretos a suberetos, podendo apresentar um anel ligeiramente intumescido ao redor do ponto de inserção da inflorescência denominado "annulus", as bainhas geralmente infundibular cobrem o ramicaule, as quais aparecem secas, paleáceas e evanescentes na maturidade. Os ramicaules são unifoliados, exceto no gênero *Fronitaria*, que apresenta ramicaules multifoliados; a folha é conduplicada, às vezes cilíndrica a subcilíndrica, articulada, delgada a carnosa e coriácea, peciolada ou séssil; a inflorescência é terminal ou lateral, ereta a pendente, apresentar a flor solitária (uniflora), racemosa, paniculada ou distintamente fasciculada, freqüentemente envolvida por bráctea tubulosa em geral denominada de espata; as flores geralmente diminutas, ressupinadas ou não; o pedicelo encontra-se articulado com o ovário (exceto nos gêneros *Dilomilis*, *Tomzania*, e *Neocogniauxia*); às sépalas subsimilares livres ou com vários graus de conação entre si ou somente as laterais, às vezes com osmóforos no ápice; pétalas geralmente menores que as sépalas, às vezes também com osmóforos no ápice; labelo unido à coluna ou articulado ao pé-da-coluna, geralmente móvel ou ativamente móvel em alguns casos; coluna curta ou alongada, freqüentemente com um distinto pé-da-coluna na porção basal; antera apical e incumbente ou dorsal e ereta; às polínias

gelamente apresentam-se ovóides a clavadas, em número de duas, quatro, seis, ou oito, nuas ou com um pequeno caudículo e, dotadas de um minúsculo viscidio, especialmente quando a antera é ereta; estigma inteiro ou bilobado; fruto cápsula esférica a cilíndrica, deiscente por uma ou duas valvas ( Pridgeon, 1982a; Stern & Pridgeon, 1984; Dressler, 1993; Pridgeon, 2006).

A subtribo Pleurothallidinae apresenta forte tendência à miofilia, sendo suas espécies polinizadas por diversas espécies de dípteros (Dodson, 1962a, b; van der Pijl & Dodson, 1966; Chase 1995; Chase & Peacor, 1987; Singer & Cocucci, 1999; Borba & Semir, 2001), porém, outros agentes polinizadores também foram relatados, como beija-flores, afídeos e coleópteros (Dodson, 1962a, b; Dod, 1986; Christensen, 1994).

A articulação associada com a camada de abscisão entre o ovário e pedicelo tem sido utilizada para distinguir Pleurothallidinae das demais subtribos em Epidendreae, onde a articulação ocorre somente na base do pedicelo (Garay, 1956, Dressler, 1981, 1993; Luer, 1986a). Entretanto, outro caráter pode ser associado a subtribo, a presença de um anel no ramicaule (annulus), de função ainda não muito bem conhecida (Stern *et al.*, 1985; Luer, 1986a) encontrado apenas nos gêneros mais derivados Pridgeon *et al.* (2001).

As circunscrições genérica, infragenérica e mesmo da subtribo Pleurothallidinae têm sido alvo de controvérsias entre os taxonomistas de Orchidaceae há mais de dois séculos (Lindley, 1830-1840, 1856, 1859<sup>a</sup>, b; Bentham, 1883; Pfitzer, 1887, 1889; Schlechter, 1926; Garay 1956, 1974, 1979; Brieger 1975, 1976; Dressler, 1981, 1993; Stern *et al.*, 1985; Neyland *et al.*, 1995; Pridgeon, 1982b; Luer, 1986a, b, c, 1987, 1988, 1989, 1990, 1991, 1992, 1993, 1994, 1995, 1996a, b, 1997, 1998a, b, 1999, 2000a, b,c, 2001, 2002a, b, 2003, 2004; Pridgeon & Chase, 2001; Pridgeon, 2006). Os gêneros têm sido diferenciados com base em combinação de caracteres morfológicos vegetativos e, especialmente florais, que compreendem a presença ou ausência do annulus no ramicaule, formato do ramicaule, o número de polínias no polinário, grau de coalescência entre as sépalas, presença de estruturas adjacentes como os osmóforos, além de motilidade ou não do labelo (Luer, 1986a). Vale ressaltar que tem sido pouco freqüente o uso taxonômico dos dados morfológicos presentes na estrutura da coluna em Pleurothallidinae, talvez devido ao reduzido tamanho e a não satisfatória preservação dessa estrutura nos materiais herborizados.

A primeira tentativa de entender a evolução da subtribo foi proposta por Garay (1974), inferindo sobre as possíveis relações evolutivas intergenéricas baseando-se no número de polínias e caracteres florais. Ainda, com hipóteses evolutivas, Pridgeon (1982a, b) também utilizou muitos caracteres morfológicos florais (número de polínias e especialização do perianto) mas associados aos caracteres anatômicos (tricomas, cutícula, epiderme, hipoderme, entre outros). De acordo com Pridgeon (1982b) Pleurothallidinae apresentaria sete linhas filogenéticas, as quais representariam adaptações para o hábito epifítico e polinização por dípteros, ainda, constatou que haveria a redução das séries do número de polínias, de oito para seis, de seis para quatro e de quatro para duas, sendo que oito representaria a condição plesiomórfica.

Entretanto, de acordo com o estudo cladístico apresentado por Neyland *et al.* (1995) a redução do número de polínias não seria linear como evidenciado por Pridgeon (1982b), embora as oito polínias de *Octomeria* representassem, na análise filogenética, um estado aparentemente plesiomórfico, polinários com duas ou quatro polínias teriam surgido logo no início do curso evolutivo das Pleurothallidinae.

O estudo filogenético mais abrangente em número de táxons representados na análise foi elaborado por Pridgeon *et al.* (2001b). Esse estudo baseado exclusivamente em caracteres moleculares revelou que

Pleurothallidinae é monofilética e que os gêneros *Dilomilis* e *Neocogniauxia* são grupo irmão da subtribo com grande suporte. Apesar de *Tamzanonia* não ter sido disponibilizada nesse estudo, os estudos anteriores apresentados para o gênero sugerem esta mesma posição. Assim, outros estudos filogenéticos (van den Berg *et al.*, 2000; 2005) corroboraram para a inclusão desses três gêneros em Pleurothallidinae (Pridgeon & Chase, 2001; Pridgeon *et al.*, 2006). Ressalta-se que Dressler (1993) já havia sugerido que Pleurothallidinae poderia ser irmã ou ter derivado de algo semelhante a *Dilomilis*, especialmente pelos aspectos morfológicos, como oito polínias e caule não em pseudobulbo.

A análise filogenética também identificou um alto grau de homoplasia nos caracteres anatômicos e morfológicos, especialmente os florais, os quais são reconhecidamente utilizados na classificação dos elementos da subtribo: espessamento da hipoderme foliar, diferenciação do clorenquima foliar e espessamento espiralado dos idioblastos, graus de conação das sépalas, pétalas com osmóforos no ápice, motilidade do labelo, estigmas bilobados. Portanto, para Pridgeon *et al.* (2001b) ficou evidenciado o pequeno grau de confiança no uso desses caracteres para entendimento evolutivo do grupo, sendo que a maior parte dessas informações provavelmente estariam ligada às adaptações ou respostas fenotípicas frente à pressão seletiva imposta pelos polinizadores. De acordo com o estudo apresentado, os caracteres podem ser usados na distinção dos taxa, sobretudo na preparação de descrições e chaves, mas não são sinapomorfias. Dessa forma, existiriam apenas duas sinapomorfias não moleculares em Pleurothallidinae: presença de annulus no ramicaule presente em todos os gêneros com duas polínias e, de estômato ciclocítico e elevado evidenciado em todas as espécies de *Dresslerella* e *Echinosepala*. Ainda, de acordo com Pridgeon *et al.* (2001b) a subtribo apresentaria alguns gêneros parafiléticos e polifiléticos. O maior gênero é *Pleurothallis sensu lato*, que é também o mais problemático taxonomicamente, uma vez que é claramente polifilético.

Dessa forma, a partir dos dados desse estudo filogenético, foi proposto um novo tratamento taxonômico para a subtribo, incluindo a revisão e modificação da circunscrição de muitos gêneros (Pridgeon & Chase, 2001; Pridgeon *et al.*, 2006).

Embora o trabalho de Pridgeon *et al.* (2001b) tenha sido o primeiro a abordar a sistemática filogenética de Pleurothallidinae com enfoque especialmente baseado em dados macromoleculares, novos trabalhos sobre filogenia nesta linha de pesquisa poderão ainda, revelar mais novidades para o entendimento taxonômico e evolutivo do grupo.

#### **1.4. O gênero *Octomeria* R.Br.**

*Octomeria* compreende aproximadamente 150 espécies, amplamente distribuídas pela América Tropical, desde Cuba e pequenas Antilhas (Dominica, Guadeloupe, Granada, Martinica, Montserrat, St Kitts, St Lucia, St Vincent), Belize, Nicarágua, Costa Rica, Colômbia, Equador, Peru, Bolívia e Venezuela, Trinidad & Tobago, Guiana, Suriname, Guiana Francesa, até o Brasil, Paraguai e Norte da Argentina. O centro de diversidade encontra-se nas Guianas, Bacia Amazônica e nas regiões Sudeste e Sul do Brasil.

As espécies de Pleurothallidinae, em geral, apresentam pouco valor ornamental, devido às dimensões reduzidas de suas flores, além de serem geralmente plantas de difícil cultivo, motivo que reduziu o interesse por parte dos colecionadores de orquídeas. Entretanto, algumas espécies de *Octomeria* apresentam, quando em

floração, um belo efeito ornamental, como *O. crassifolia* Lindl., *O. grandiflora* var. *grandiflora* Lindl. e *O. juncifolia* Barb.Rodr.

O número de polínias difere substancialmente entre os gêneros de Pleurothallidinae, com a maioria dos táxons possuindo apenas um par. Cinco gêneros foram descritos com oito polínias: *Atopoglossum*, *Brachionidium*, *Octomeria*, *Pleurothallopsis* e *Yolanda*. O primeiro destes foi *Octomeria* por Brown (1813), com cerca de 150 espécies, caracterizado pelas inflorescências com o eixo extremamente reduzido de modo que as flores individuais formam densos fascículos ou apenas uniflora e as partes florais semelhantes entre si, embora tais caracteres também estão presentes em outras Pleurothallidinae. De acordo com Luer (1986a) *Yolanda* assemelharia muito tanto no porte e estrutura floral de *Brachionidium*, propondo a sua sinonimização.

*Octomeria* aproxima-se morfológicamente de *Brachionidium* pelo aspecto geral de suas flores, com sépalas e pétalas semelhantes e antera com oito polínias (exceto para algumas espécies de *Brachionidium* e *Octomeria splendida* que possuem seis polínias). *Brachionidium* difere pelas flores não resupinadas, coluna provida de duas cavidades estigmáticas laterais ao rostelo triangular.

O gênero monotípico *Pleurothallopsis* foi proposto por Porto & Brade (1937), o qual foi caracterizado por apresentar um longo pedúnculo, as sépalas laterais conatas, entretanto, para Luer (1986a) se não fosse a diferença no número de polínias, os gêneros *Octomeria*, *Pleurothallopsis* e *Restrepiopsis* poderiam ser unidos, justamente pela grande semelhança dos caracteres florais. Neste contexto, Luer (1991) propôs *Pleurothallopsis* como um subgênero de *Octomeria*, mas esse tratamento foi refutado pela análise filogenética apresentada por Pridgeon *et al.* (2001b), que revelou uma relação muito próxima entre *Pleurothallopsis* e *Restrepiopsis*, a ponto de não se justificar a separação desses dois gêneros e não relacionado com *Octomeria*. Assim, houve uma nova circunscrição para *Pleurothallopsis*, o qual incluiu todas as espécies de *Restrepiopsis* (Pridgeon & Chase, 2001). A filogenia apresentada neste trabalho, também corroborou com o mesmo resultado.

*Atopoglossum* foi proposto por Luer (2004) para incorporar os três táxons endêmicos de Cuba, os quais devido ao número de polínias foram descritos dois pertencentes ao gênero *Octomeria* (*O. excentrica* Luer e *O. prostata* Stenzel) e outro em *Pleurothallis* (*P. ekmanii* Schltr.), uma vez, que a análise filogenética apresentada por Stenzel (2004) mostrou essas espécies reunidas num clado e proximamente relacionadas com *Octomeria* e *Brachionidium*.

A posição de *Octomeria* em Pleurothallidinae, ao longo da história de classificação, tem sido constante, devido aos caracteres florais, com sépalas e pétalas semelhantes e sobretudo a antera com oito polínias, características que foram consideradas "primitivas" para a subtribo (Garay, 1979; Neyland *et al.*, 1995). Na análise filogenética apresentada por Pridgeon *et al.* (2001b), *Octomeria* apareceu como grupo irmão de *Brachionidium* compondo um clado basal em Pleurothallidinae. Entretanto, a análise filogenética baseada no marcador ITS apresentada neste trabalho, indicou a formação de três clados, que constituem *Atopoglossum*, *Brachionidium* e *Octomeria* porém a relação entre esses gêneros não foi esclarecida, uma vez, que apareceram numa politomia (Fig. 1).

#### **1.4.1. Histórico taxonômico**

O gênero *Octomeria* foi sugerido por Brown (1813), incluindo neste *Epidendrum graminifolium* L. Lindley (1830-1840) foi um dos primeiros estudiosos das espécies de *Octomeria*, mas destaca-se João Barbosa



Rodrigues como um dos principais estudiosos do gênero, especialmente, no que se refere às espécies brasileiras. Os dois únicos tratamentos envolvendo o gênero como um todo foram realizados por Barbosa-Rodrigues (1882) e Cogniaux (1896). No tratamento realizado por Barbosa Rodrigues (1882), o gênero *Octomeria* foi dividido em agrupamentos informais, baseados nas folhas, separadas entre planas e cilíndricas. Barbosa Rodrigues (1882) reconheceu em *Octomeria* duas subdivisões e alguns subgrupos informais baseados no formato das folhas e também em características das sépalas laterais quanto a conação. São eles: *Planifoliae* (*Macrophyllae-Pluriflorae*, *Macrophyllae-Pauciflorae* e, *Microphyllae*) e *Teretifoliae* (*Macrophyllae* e *Microphyllae*). Em seu trabalho, Barbosa-Rodrigues também apresentou a descrição de várias espécies novas, grande parte provenientes da região Sudeste do Brasil. Em sua contribuição para o conhecimento das espécies de *Orchidaceae* para a Flora Brasileira, Cogniaux (1896) reconheceu os agrupamentos informais de Barbosa-Rodrigues (1882) em seções, porém estabeleceu quatro subseções para *Octomeria*. Ele também considerou a importância do caráter taxonômico presente nas folhas (*Octomeria* seção *Planifoliae* Barb.Rodr. e *Octomeria* seção *Teretifoliae* Barb.Rodr), além disso, baseando no tamanho das plantas e grau de conação das sépalas laterais organizou as espécies em subseções: *O.* seção *Planifoliae* (subseção *Majores* Cogn. e *Pusillae* Cogn.) e *O.* seção *Teretifoliae* (subseção *Leptophyllae* Cogn. e *Scirpoideae* Cogn). Schlechter (1927) reconheceu também a seção *Kinetoglossum* para incluir *O. campos-portoi*, diferenciando esta seção das demais pela presença de mobilidade do labelo.

Pabst & Dungs (1975) apresentaram em seus estudos para a flora de orquídeas brasileiras, uma listagem de espécies com ilustração das peças florais. Estes autores reconheceram também algumas seções em *Octomeria*, porém com algumas modificações em relação aos trabalho de Cogniaux (1896) agrupando informalmente as espécies em "Alianças" (Tab. 2)

Tabela 2: Tratamento taxonômico de *Octomeria* acordo com Pabst & Dungs (1975).

<b>Seção <i>Planifoliae</i></b>	<b>Seção <i>Teretifoliae-Scirpoidea</i></b>	<b>Seção <i>Kinetoglossum</i></b>
-folhas sempre planas, normais, coriáceas ou carnosas	-folhas roliças, curvadas ou retas	-folhas aciculares, plantas medianas, labelo livre e articulado com o pé-da-coluna
<i>O. crassifolia</i> Alliance	<i>O. leptophylla</i> Alliance	Duas espécies
<i>O. grandiflora</i> Alliance	<i>O. lichenichola</i> Alliance	
<i>O. pusilla</i> Alliance	<i>O. cucullata</i> Alliance	
<i>O. linearifolia</i> Alliance	<i>O. chamaeleptotes</i> Alliance	
<i>O. diaphana</i> Alliance	<i>O. sanct-angeli</i> Alliance	
<i>O. tricolor</i> Alliance	<i>O. irrorata</i> Alliance	
<i>O. helvola</i> Alliance	<i>O. geraensis</i> Alliance	
	<i>O. praestans</i> Alliance	
	<i>O. gracilis</i> Alliance	
	<i>O. brevifolia</i> Alliance	

Luer (1986a) indicou sinonímias e lectotipificações para compor as seções e subseções de *Octomeria*, aceitando essencialmente as mesmas divisões infragenéricas propostas por Cogniaux (1893-1896) (Tab.3).

Tabela 3: Grupos infragenéricos em *Octomeria* sensu Luer (1986a).

<b>Octomeria seção Octomeria R.Br.</b> - Folha coriácea ou carnosa, conduplicadas, planas; ramicaules curtos ou longos, reptantes ou cespitosos
<b>subseção Octomeria R.Br. (sin. seção Planifoliae Barb.Rodr. e seção Octomeria subseção Majores Cogn.)</b> - Planta de porte médio ou grande, ramicaule alongado, sépalas laterais livres
<b>Subseção Pusillae Cogn.</b> -Planta de porte pequeno, ramicaule abreviado, sépalas laterais mais ou menos conadas
<b>Octomeria seção Teretifoliae Barb.Rodr.</b> -Folha cilíndrica ou subcilíndrica, ramicaules curtos ou longos, reptantes ou cespitosos.
<b>Subseção Leptophyllae Cogn.</b> -Sépalas laterais conadas
<b>Subseção Scirpoideae Cogn. (sin. Seção Kinetoglossum Schltr. e seção Teretifoliae-Scirpoideae Pabst)</b> -Sépalas laterais livres

A análise filogenética feita por Pridgeon *et al.* (2001b), utilizando dados moleculares das regiões ITS, do DNA nuclear ribossômico, e dos fragmentos *trnL-F* e *matK*, do DNA plastidial, demonstrou que *Octomeria* juntamente com *Brachionidium* formam um grupo basal em Pleurothallidinae. Ainda, segundo Pridgeon *et al.* (2001) este clado apresenta caracteres que poderiam ser considerados pouco especializados na subtribo, como a presença de antera com seis a oito polínias e ausência de "annulus" no ramicaule. Entretanto, esses caracteres são homopláticos, uma vez que apareceram independentemente em outros gêneros ao longo da evolução da subtribo.

A análise filogenética apresentada neste trabalho, aponta que o gênero é monofilético com moderada sustentação, entretanto as seções mostraram-se polifiléticas.(ver item 4.5). Entretanto, tal fato não tornou entrave para a realização de um estudo taxonômico em *Octomeria*. Na impossibilidade de revisar todas as espécies de *Octomeria* e, evitando delimitar grupos geopolíticos, elaborou-se uma listagem com os taxa atualmente reconhecidos como válidos. As espécies foram distribuídas em agrupamentos que definiam categorias infragenéricas anteriormente propostas: espécies com folhas planas a conduplicadas e espécies com folhas cilíndricas a subcilíndricas). Essas informações, ainda que preliminares, ajudou na delimitação da Tese. Dessa forma, o tratamento taxonômico realizado envolveu apenas as espécies de *Octomeria* com folhas planas a conduplicadas.

## 2.OBJETIVO

O presente trabalho teve como objetivos:

- 1- Realizar o estudo taxonômico das espécies com folhas planas a conduplicadas do gênero *Octomeria* abrangendo revisão histórica para a solução de problemas nomenclaturais, apresentando descrições morfológicas, chaves analíticas de identificação, ilustrações, mapas de distribuição, habitats, comentários sobre a variabilidade morfológica e taxonomia das espécies.
- 2- Realizar um estudo filogenético de *Octomeria*. O estudo compreendeu duas hipóteses filogenéticas: (1) Filogenia de *Octomeria* e gêneros próximos, visando verificar o monofiletismo e o esclarecimento das relações dentro da subtribo Pleurothallidinae; (2) Filogenia das espécies de *Octomeria* de diferentes categorias infragenéricas anteriormente estabelecidas, visando verificar as relações e circunscrição desses grupos.

### 3. CONCLUSÃO

#### 3.1. Tratamento taxonômico

O tratamento taxonômico revelou 64 espécies de *Octomeria* com folhas planas a conduplicadas, sendo quatro novas para ciência. Foram apresentadas um total de 17 espécies que não puderam ser esclarecidas, por isso incluídas em *insertae sedis*. Abaixo estão listados os táxons estudados:

1. *Octomeria anceps* Porto & Brade
2. *Octomeria anomala* Garay & Dunst.
3. *Octomeria bomboizae* Luer
4. *Octomeria callosa* Luer
5. *Octomeria cochlearis* Rchb.f.
6. *Octomeria concolor* Barb.Rodr.
7. *Octomeria connellii* Rolfe
  - 7.1. *Octomeria connellii* var. *connellii*
  - 7.2. *Octomeria connellii* var. *flaviflora* (C.Schweinf.)W.Forst.
8. *Octomeria cordilabia* C.Schweinf.
9. *Octomeria costaricensis* Schltr.
10. *Octomeria crassifolia* Lindl.
11. *Octomeria dalstroemii* Luer
12. *Octomeria dentifera* C.Schweinf.
13. *Octomeria diaphana* Lindl.
14. *Octomeria erosilabia* C.Schweinf.
15. *Octomeria estrellensis* Hoehne
16. *Octomeria exchlerophyllata* Barb.Rodr.
17. *Octomeria exigua* C.Schweinf.
18. *Octomeria gemmula* Carnevali & I.Ramírez
19. *Octomeria graminifolia* (L.) R.Br.
20. *Octomeria grandiflora* Lindl.
  - 20.1. *Octomeria grandiflora* var. *grandiflora*
  - 20.2. *Octomeria grandiflora* var. *hirtzii* (Luer) W.Forst.
21. *Octomeria guentheriana* Kraenzl.
22. *Octomeria harantiana* H.Bock.
23. *Octomeria heleneana* Carnevali & Delascio
24. *Octomeria helvola* Barb.Rodr.
25. *Octomeria integrilabia* C.Schweinf.
26. *Octomeria itatiaiae* Brade & Pabst
27. *Octomeria lamellaris* Luer
28. *Octomeria lancipetala* C.Schweinf.

29. *Octomeria linearifolia* Barb.Rodr.
30. *Octomeria lithophila* Barb.Rodr.
31. *Octomeria micrantha* Barb.Rodr.
32. *Octomeria minuta* Barb.Rodr.
33. *Octomeria mocoana* Schltr.
34. *Octomeria montana* Barb.Rodr.
35. *Octomeria monticola* C.Schweinf.
36. *Octomeria multiflora* Barb.Rodr.
37. *Octomeria nana* C.Schweinf.
38. *Octomeria ochroleuca* Barb.Rodr.
39. *Octomeria oncidioides* Luer
40. *Octomeria parvifolia* Rolfe
41. *Octomeria parvula* C.Schweinf.
42. *Octomeria pusilla* Lindl.
43. *Octomeria pygmaea* C.Schweinf.
44. *Octomeria rodeiensis* Barb.Rodr.
45. *Octomeria rodriguesii* Barb.Rodr.
46. *Octomeria romerorum* Carnevali & I.Ramírez
47. *Octomeria rotundata* Luer & Hirtz
48. *Octomeria rotundiglossa* Hoehne
49. *Octomeria rubrifolia* Barb.Rodr.
50. *Octomeria sagittata* (Rchb.f.) Garay
51. *Octomeria sarcophylla* Barb.Rodr.
52. *Octomeria sarthouae* Luer
53. *Octomeria semiconnata* C.Schweinf.
54. *Octomeria setigera* Pabst
55. *Octomeria splendida* Garay & Dunst.
56. *Octomeria steyermarkii* Garay & Dunst.
57. *Octomeria tapircataractae* G.A.Romero & Luer
58. *Octomeria tricolor* Rchb.f.
59. *Octomeria tridentata* Lindl.
60. *Octomeria warmingii* Rchb.f.
61. *Octomeria* sp1
62. *Octomeria* sp2
63. *Octomeria* sp3
64. *Octomeria* sp4

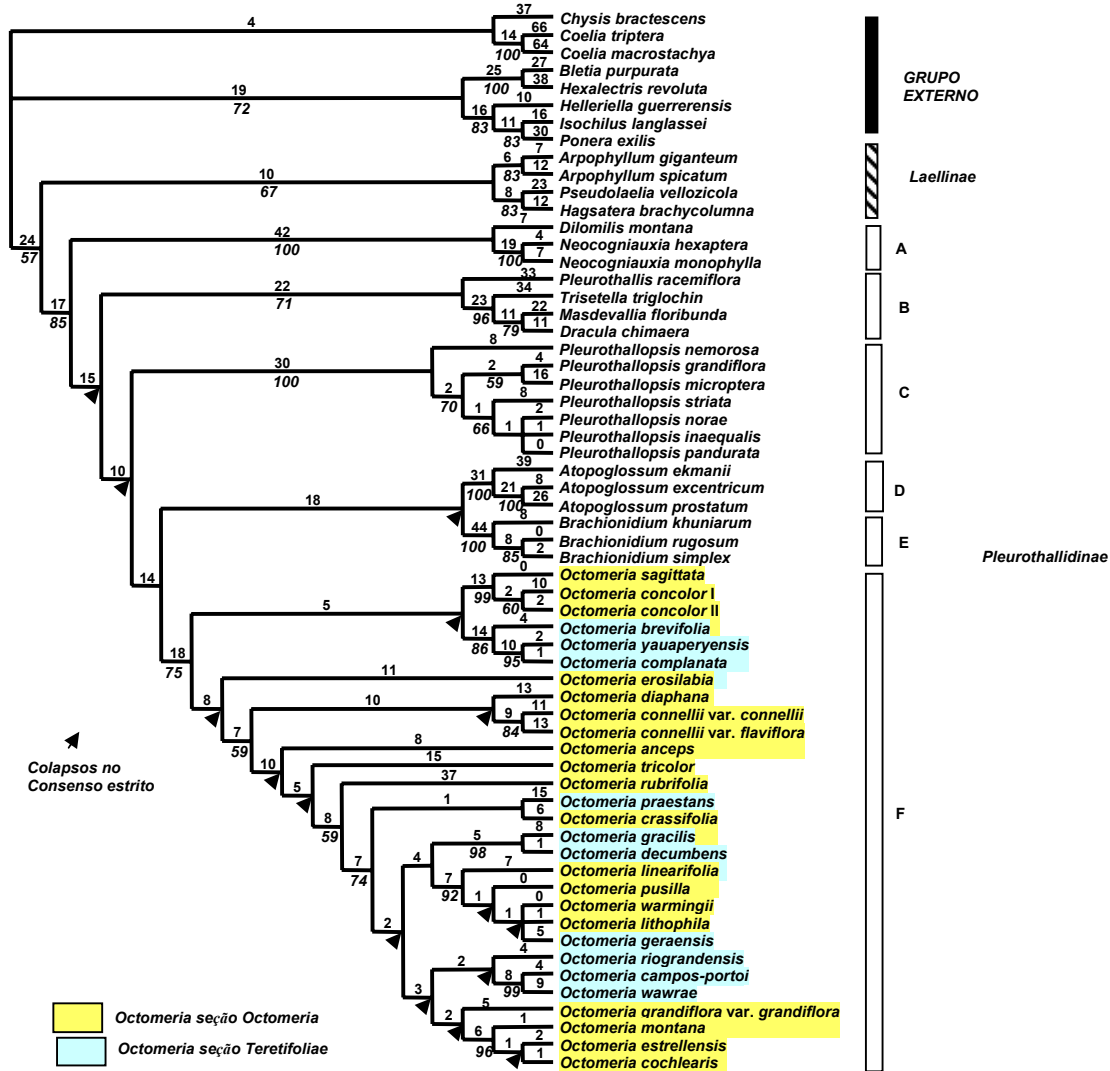
***Insertae Sedis***

1. *Octomeria aetheoantha* Barb.Rodr.

2. *Octomeria colombiana* Schltr.
3. *Octomeria buchtienii* Schltr.
4. *Octomeria chloidophylla* (Rchb.f.) Garay
5. *Octomeria dusenii* Schltr.
6. *Octomeria fibrifera* Schltr.
7. *Octomeria langerepens* Schltr.
8. *Octomeria longifolia* Schltr.
9. *Octomeria oppenheimii* U.Damm.
10. *Octomeria ouropretana* H.Barb.
11. *Octomeria petulans* Rchb.f.
12. *Octomeria recchiana* Hoehne
13. *Octomeria rhodoglossa* Schltr.
14. *Octomeria serpens* Schltr.
15. *Octomeria stellaris* Barb.Rodr.
16. *Octomeria surinamensis* H.Focke
17. *Octomeria ventii* H.Dietr.

### **3.2. Análise filogenética de *Octomeria* e gêneros próximos**

A matriz total alinhada apresentou um comprimento de 771 pares de bases. Após a exclusão de 61 caracteres nas duas extremidades, restaram 709 caracteres, dos quais 402 foram variáveis e 304 informativos para parcimônia. Foram geradas 292 árvores mais parcimoniosas a partir da busca heurística, com 1331 passos, índice de consistência (CI) de 0,46 e índice de retenção (RI) de 0,72. Uma dessas árvores está representada na figura. O consenso estrito não apresentou uma boa resolução, com grande politomia, representado na árvore onde o consenso colapsa (Fig. 1).



**Figura 1:** Cladograma de uma das 292 árvores parcimoniosas, escolhida ao acaso e acrescida com os colapsos do consenso estrito. Os valores acima nos ramos referencem-se ao número de passos, enquanto aqueles abaixo referencem-se aos índices de *bootstrap* (CI= 0,46; RI= 0,72; L= 1331).

Nas filogenias produzidas, Laellinae é grupo irmão de Pleurothallidinae. Foram amostrados os grupos já indicados como sendo basais em Laeliinae: *Arpophyllum* e *Pseudolaelia* (van den Berg *et al.*, 2000).

Na análise também ficou confirmado o monofiletismo de Pleurothallidinae, com *bootstrap* de 85%. Apesar da análise ter como objetivos analisar o monofiletismo de *Octomeria*, hipótese filogenética dos grupos

infragenéricos, além da sua relação com outros gêneros mais proximamente relacionados, outros gêneros reconhecidamente mais distanciados foram utilizados.

Dentro da subtribo Pleurothallidinae foram encontrados alguns ramos principais, que foram designados A a E para facilitar a indicação na figura 1. Entre os diferentes cladogramas de Pleurothallidinae os comprimentos de ramo sugerem que existe variação suficiente no marcador ITS, e os colapsos observados são provavelmente devidos a elevado grau de homoplasia dos caracteres, como indicado pelo baixo índice de consistência observado para a árvore. Entretanto, dentro dos gêneros *Pleurothallopsis*, *Brachionidium*, *Atopoglossum* e alguns subclados de espécies de *Octomeria*, os comprimentos de ramo foram extremamente baixos, indicando que os colapsos no consenso foram provavelmente devido a falta de variabilidade do marcador.

Clado A – Prévios estudos (Cameron *et al.*, 1999; van den Berg *et al.*, 2000; Freudeinstein *et al.*, 2000) já indicavam forte sustentação para inclusão de *Dilomilis* e *Neocogniauxia* em Pleurothallidinae. Neste trabalho houve um bootstrap de 100 % para a sustentação deste clado. Dessa forma, a única sinapomorfia morfológica conhecida para Pleurothallidinae, a presença da articulação entre o pedicelo e ovário deixa de existir, pois falta nestes dois gêneros.

Clado B - Este clado, com 71% de sustentação compreende claramente os gêneros que apresentam duas polínias, o labelo possui mobilidade e o ramicaule é provido de annulus (*Dracula chimera*, *Masdevallia floribunda*, *Pleurothallis racemiflora*, *Trisetella triglochis*, *Masdevallia floribunda*).

Clado C - Este clado, apresentou bootstrap de 100%, agrupando todas as espécies de *Pleurothallopsis*.

Pridgeon *et al.* (2001) já havia evidenciado o reconhecimento das espécies de *Restreplopsis* com o gênero monotípico *Pleurothallopsis* num clado com alta sustentação. Assim, aqui também fica corroborado esta sustentação, além de confirmar que a proposta de Luer (198) para incluir *Pleurothallopsis nemorosa* como um subgênero de *Octomeria* não deve ser utilizado. Este gênero monofilético possui caracteres considerados pouco especializados na subtribo, como ramicaule sem annulus e quatro ou oito polínias.

Clado D – O conjunto dos cladogramas D, E e F, emergiu com sustentação inferior a 50 % de *bootstrap*. Estes três cladogramas compreendem respectivamente os gêneros *Atopoglossum*, *Brachionidium* e *Octomeria*. Os três gêneros compartilham caracteres tido como pouco especializados na subtribo, como ramicaule sem annulus e polinários com oito polínias e ocasionalmente seis polínias para algumas espécies de *Brachionidium*. Essa politomia não permite revelar precisamente a relação entre esses gêneros. Ficou evidenciado o colapso na árvore de consenso envolvendo *Atopoglossum* (clado D) obteve suporte de 100% e apresenta apenas três espécies com distribuição restrita para Cuba. Ressalta-se aqui que devido aos caracteres de hábito e número de polínias, duas espécies de *Atopoglossum* foram descritas anteriormente no gênero *Octomeria*. Entretanto, Stenzel (2004) verificou numa análise filogenética que *Atopoglossum excentricum* (sin. *Octomeria excentrica*), *Atopoglossum prostaticum* (sin. *Octomeria prostata*), assim como *Pleurothallis ekmanii* formaram um clado com forte sustentação, grupo irmão de *Octomeria*.

Clado E - *Brachionidium* obteve suporte de 100% na análise. O gênero possui 35 espécies distribuídas pela América Tropical (Luer, 1986a). Pode ser diferenciado por apresentar o estigma dividido e separado pelo rostelo triangular enquanto que *Atopoglossum* e *Octomeria* o estigma é inteiro.

Clado F – *Octomeria* foi indicado como monofilético com 75% de suporte. A resolução encontrada também foi relativamente baixa, com muitos cladogramas colapsados no consenso. Apesar de todos os colapsos,

entretanto, o posicionamento das categorias infragenéricas estabelecidas para *Octomeria* puderam ser esclarecidas. Como resultado desta análise ficou evidente que ambas as seções são polifiléticas, pois mesmo nos poucos grupos em que houve resolução ocorreu uma mistura de táxons das duas seções *Octomeria* e *Teretifoliae*. Diante destes resultados iniciais, e de a topologia sugerir a existência de outros agrupamentos de espécies nunca propostos anteriormente, fica claro que futuramente *Octomeria* deva sofrer um novo tratamento infragenérico que possa refletir a filogenia em um gênero com número elevado de espécies. Entretanto, os dados obtidos no presente trabalho são insuficientes para estas proposições. Provavelmente, com a inclusão de mais terminais e também a utilização de mais marcadores moleculares possam futuramente, esclarecer o posicionamento das espécies de *Octomeria* para propor uma nova classificação dentro do gênero. Assim, os estados de caráter atribuídos as folhas na separação e reconhecimento das seções não devem ser mais utilizados formalmente como categoria taxonômica, embora, trata-se de um caráter que ainda é utilizado para o reconhecimento dos dois grupos de trabalho em *Octomeria*: “espécies de folhas planas a conduplicadas” e “espécies de folhas cilíndricas”. Estudos futuros de filogenia deverão se integrar a uma análise cuidadosa da morfologia e anatomia em busca de caracteres que possam embasar uma possível nova classificação baseada em grupos monofiléticos dentro do gênero.

#### 4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barbosa Rodrigues, J. 1882. *Genera et Species Orchidearum Novarum II*. Rio de Janeiro: Typographia Nacional 256 p.
- Barros, F. 1988. Morfologia da coluna e sua aplicação na taxonomia do gênero *Pleurothallis* R.Br. (Orchidaceae), no Brasil. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, SP. 215 p.
- Barros, F. 1999. Análise multivariada de distribuição geográfica das espécies de orquídeas dos campos rupestres do Brasil. *Tese de Doutorado*. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, SP. 206 p.
- Bentham, G. 1883. Orchideae. In *Genera Plantarum*. G. Bentham & J.D. Hooker (eds.). 3(2): 460-636.
- Borba, E.L. & Semir, J. 2001. Pollinator specificity and convergence in fly-pollinated *Pleurothallis* (Orchidaceae) species: a multiple population approach. *Ann. Bot.* 88: 75-88.
- Brieger, F.G. 1960. Geografie distribution and phylogeny of orchids. *The Report of 3<sup>rd</sup> World Orchid Conference* 328-333.
- Brieger, F.G. 1975. Subtribus: Pleurothallidinae. In *Die Orchideen*, F.G. Brieger, R. Maatsch & K. Senghas (eds.) 1(7): 412-448.
- Brieger, F.G. 1976. Subtribus: Pleurothallidinae. In *Die Orchideen*, F.G. Brieger, R. Maatsch & K. Senghas (eds.) 1(8): 449-459.
- Brown, R. 1813. *Octomeria* in *Hortus Kew.*, ed. 2, 5:211.
- Burns-Balogh, P. & Funk, V.A. 1986. A phylogenetics analysis of the Orchidaceae. *Smithson. Contr. Bot.* 61: 1-76.
- Cameron, K.M. 2004. Utility of plastid *psaB* gene sequences for investigating infrafamilial relationship within Orchidaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 1157-1180.



- Cameron, K.M. & Chase, M.W. 1999. Phylogenetic relationships of Pogoniinae (Vanilloideae, Orchidoideae): an herbaceous example of the eastern North America-eastern Asia phytogeographic disjunction. *J. Plant Research*. 112: 317-329.
- Cameron, K.M.; Chase, M.W., Whitten, W.M.; Kores, P.J.; Jarrel, D.C.; Albert, V.A.; Yukawa, T.; Hills, H.G. & Goldman, D.H. 1999. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: evidence from *rbcL* nucleotide sequences. *Amer. J. Bot.* 86: 208-224.
- Chase, M.W. 1985. Pollination of *Pleurothallis* endostachys. *Am. Orchid Soc. Bull.* 54: 431-434.
- Chase, M.W. & Peacor, D.R. 1987. Crystals of calcium oxalate hydrate on the perianth of *Stelis* Sw. *Lindleyana* 2(2): 91-94.
- Chase, M.W. & Hills, H.G. 1991. Silica gel: an ideal material for field preservation of samples for DNA studies. *Taxon* 40: 215-220.
- Chase, M.W.; Cameron, K.M.; Hills, H.G. & Jarrel, D. 1994. Molecular systematics of the Orchidaceae and other lilioid monocots. In *Proceedings of the 14<sup>th</sup> World Orchid Conference*. A.M. Pridgeon (ed.), HMSO, Edinburgh. 61-73.
- Chase, M.W.; Stevenson, D.W.; Wilkin, P. & Rudall, P.J. 1995. Monocot systematics: a combined analysis. In *Monocotyledons: Systematics and Evolution*, P.J. Rudall, P.J. Cribb, D.F. Cutler & C.J. Humphries (eds.). Royal Botanic Gardens, Kew. 685-730.
- Chase, M.W., Rudall, P.J. & Conran, J.G. 1996. New circumscription and a new family of asparagoid lilies: genera formerly included in Anthericaceae. *Kew Bull.* 51: 667-680.
- Chase, M.W.; Cameron, K.M.; Barret, R.L. & J.V. Freudenstein. 2003. DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. In *Orchid Conservation*, K.W. Dixon, S.P. Kell, R.L. Barret & P.J. Cribb (eds.). Natural History Classification, Kota Kinabalu, Sabah. 69-89.
- Chase, M.W.; Soltis, D.S.; Soltis, P.S.; Rudall, P.J.; Fay, M.F.; Hahn, W.H.; Sullivan, S.; Joseph, J.; Molvray, M.; Kores, P.J.; Givnish, T.J.; Sytsma, K.J. & Pires, J.C. 2000. Higher-level systematics of monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. In *Monocots: Systematics and evolution*, K.L. Wilson & D.A. Morrison (eds.), CSIRO, Collingwood, Australia. P. 3-16
- Christensen, D.E. 1994. Fly Pollination in the Orchidaceae. In *Orchid Biology, Reviews and Perspectives vol. VI*. J. Arditti (ed.), University of California, Irvine, CA. 415-454.
- Cogniaux, A.C. 1896. Orchidaceae, Tribus VI: Pleurothallidinae. In *Flora Brasiliensis*, C.F.P. Martius, A.W. Eichler & I. Urban (eds.), Monarchii: F.Fleischer 3(4): 320-646.
- Cribb, P.J. 1999. Morphology of Orchidaceae. In *Genera Orchidacearum. General Introduction, Apostasioideae, Cyripedioideae*. Vol. 1, AM. Pridgeon, P.J. Cribb, M.W. Chase & F.N. Rasmussen (eds.). Oxford University Press, Oxford. p. 13-23.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York. 1262 p.
- Cronquist, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. The New York Botanical Garden, Allen Press, New York. 555 p.
- Dahlgren, R.M.T.; Clifford, H.T.; Yeo, P.F. 1985. *The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin. 520 p.

- Dod, D.D. 1986. Afidios y tripidos polinizan orquídeas em las Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Moscoso* 4: 200-202.
- Dodson, C.H. 1962a. The importance of pollination in the evolution of the orchids in Tropical America. *Am. Orchid Soc. Bull.* 31: 525-534.
- Dodson, C.H. 1962b. The importance of pollination in the evolution of the orchids in Tropical America. *Am. Orchid Soc. Bull.* 31: 641-649.
- Dressler, R.L. 1981. *The Orchids: natural History and Classification*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 332 p.
- Dressler, R.L. 1993. *Phylogeny and Classification of the Orchid Family*. Dioscorides Press, Portland, Oregon 313 p.
- Freudenstein, J.V. & Rasmussen, F.N. 1999. What does morphology tell us about orchid relationships? – A cladistic analysis. *Am. J. Bot.* 86(2): 225-248.
- Freudenstein, J.V.; van den Berg, C.; Goldman, D.H.; Kores, P.J.; Molvray, M. & Chase, M.W. 2004. An expanded plastid DNA phylogenetic analysis of Orchidaceae and analysis of Jackknife clade support strategy. *Am. J. Bot.* 91: 149-157.
- Garay, L.A. 1956. Studies in American orchids II. The genus *Brachionidium* Lindl. *Canad. J. Bot.* 34: 721-743.
- Garay, L.A. 1974. *Acostea* Schltr. y los géneros del complejo *Pleurothallis*. *Orquideologia* 5(2): 63-73.
- Garay, L.A. 1979. Systematics of the genus *Stelis* Sw. *Bot. Mus. Leaflet.* 27(7-9): 167-259.
- Kores, P.K.; Cameron, K.M.; Molvray, M.; Chase, M.W. 1997. The phylogenetic relationships of the Orchidoideae and Spiranthoideae (Orchidaceae) as inferred from *rbcl* plastid sequences. *Lindleyana* 12: 1-11.
- Lindley, J. 1830-1840. *The genera and species of Orchidaceous plants*. Ridgways, London.
- Lindley, J. 1858. *Folia Orchidaceae VIII. Stelis*, p. 1-19. J. Matthews, London.
- Lindley, J. 1859a. *Folia Orchidaceae VIII. Restrepia* p.1-6; *Brachionidium* p.1; *Pleurothallis* p.1-6. J. Matthews, London.
- Lindley, J. 1859b. *Folia Orchidaceae IX. Pleurothallis*. J. Matthews, London.
- Luer, C.A. 1986a. Icones Pleurothallidarum. I. Systematics of the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 15. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1986b. Icones Pleurothallidarum. II. Systematics of *Masdevallia* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 16. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1986c. Icones Pleurothallidarum. III. Systematics of *Pleurothallis* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 20. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1987. Icones Pleurothallidarum. IV. Systematics of *Acostaea*, *Condylago*, and *Porroglossum* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 24. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1988. Icones Pleurothallidarum. V. Systematics of *Dresslerella* and *Scaphosepalum*. Addenda to *Porroglossum* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 26. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.

- Luer, C.A. 1989. Icones Pleurothallidarum. VI. Systematics of *Pleurothallis* subgenus *Ancipitia*, subgenus *Scopula*, and *Trisetella*. Addenda to *Porroglossum* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 31. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1990. Icones Pleurothallidarum. VII. Systematics of *Platystele* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 38. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1991. Icones Pleurothallidarum. VIII. Systematics of *Lepanthopsis*, *Octomeria* subgenus *Pleurothallopsis*, *Restrepiella*, *Restrepiopsis*, *Salpistele*, and *Teagueia*. Addenda to *Platystele*, *Porroglossum*, and *Scaphosepalum* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 39. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1992. Icones Pleurothallidarum. IX. Systematics of *Myoxanthus*. Addenda to *Platystele*, *Pleurothallis* subgenus *Scopula*, and *Scaphosepalum* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 44. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1993. Icones Pleurothallidarum. X. Systematics of *Dracula* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 46. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1994. Icones Pleurothallidarum. XI. Systematics of *Lepanthes* subgenus *Brachycladium* and *Pleurothallis* subgenus *Aenigma*, *P.* subgenus *Elongatia*, *P.* subgenus *Kraenzlinea*. Addenda to *Dracula*, *Lepanthopsis*, *Myoxanthus*, *Platystele*, *Porroglossum*, and *Trisetella* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 52. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1995. Icones Pleurothallidarum. XII. Systematics of *Brachionidium*. Addenda to *Dresslerella*, *Platystele*, and *Porroglossum* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 57. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1996a. Icones Pleurothallidarum. XIII. Systematics of *Restrepia* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 59. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1996b. Icones Pleurothallidarum. XIV. Systematics of *Draconanthes*, *Lepanthes* subgenus *Marsipanthes*, and subgenus *Lepanthes* of Ecuador. Addenda to *Brachionidium*, *Lepanthes* subgen. *Brachycladium*, *Platystele*, *Pleurothallis* subgenus *Aenigma*, and subgen. *Ancipitia* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 61. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1997. Icones Pleurothallidarum. XV. Systematics of *Trichosalpinx*. Addenda to *Dracula*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, and *Scaphosepalum*. Corrigenda to *Lepanthes* of Ecuador (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 64. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1998a. Icones Pleurothallidarum. XVI. Systematics of *Pleurothallis* subgenera *Crocodeilanthe*, *Rhynchopera*, *Talpinaria*. Addenda to *Lepanthes* of Ecuador, *Masdevallia*, *Platystele*, *Pleurothallis*, *Restrepia*, and *Scaphosepalum* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 65. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 1998b. Icones Pleurothallidarum. XVII. Systematics of subgen. *Pleurothallis* sect. *Abortivae*, sect. *Truncatae*, sect. *Pleurothallis* subsect. *Acroniae*, subsect. *Pleurothallis*, subgen. *Dracontia*, subgen. *Uncifera*. Addenda to *Dracula*, *Lepanthes*, *Masdevallia*, *Porroglossum*, and *Scaphosepalum* (Orchidaceae). *Monographs in Systematic Botany*, vol. 72. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.

- Luer, C.A. 1999. Icones Pleurothallidarum. XVIII. Systematics of *Pleurothallis* subgen. *Pleurothallis* sect. *Pleurothallis* subsect. *Antenniferae*, subsect. *Longiracemosae*, subsect. *Macrophyllae-Racemosae*, subsect. *Perplexae*, subgen. *Pseudostelis*, subgen. *Acuminatia*. Addenda to *Dracula*, *Lepanthes*, *Masdevallia*, and *Pleurothallis*. Miscellaneous new species of *Dryadella*, *Lepanthes*, and *Pleurothallis*. *Monographs in Systematic Botany*, vol. 76. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 2000a. Icones Pleurothallidarum. IX. Systematics of *Masdevallia*, Part One: *M.* subgenus *Polyantha* section *Alaticaulae*, section *Polyanthae*. *Monographs in Systematic Botany*, vol. 77. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 2000b. Icones Pleurothallidarum. XX. Systematics of *Jostia*, *Andinia*, *Barbosella*, *Barbodria*, *Pleurothallis* subgen. *Antilla*, subgen. *Effusia*, subgen. *Restrepioidia*. Addenda to *Lepanthes*, *Masdevallia*, *Platystele*, *Pleurothallis*, *Restrepiopsis*, *Scaphosepalum*, and *Teagueia*. *Monographs in Systematic Botany*, vol. 79. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 2000c. Icones Pleurothallidarum. XXI. Systematics of *Masdevallia*, Part Two: *M.* subgenus *Masdevallia* section *Coriaceae*, section *Dentatae*, section *Durae*, section *Reichenbachianae*, *M.* subgenus *Pygmaeia*. *Monographs in Systematic Botany*, vol. 82. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 2001. Icones Pleurothallidarum. XXII. Systematics of *Masdevallia*, Part Three: *M.* subgenus *Masdevallia* section *Masdevallia* subsection *Masdevallia*, *M.* subgenus *Masdevallia* section *Minutae*. *Monographs in Systematic Botany*, vol. 86. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 2002a. Icones Pleurothallidarum. XXIII. Systematics of *Masdevallia*, Part Four: *M.* subgenus *Masdevallia* subsection *Caudatae*, subsection *Oscillantes*, subsection *Saltatrices*. *Monographs in Systematic Botany*, vol. 87. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 2002b. Icones Pleurothallidarum. XXIV. A first century of new species of *Stelis* of Ecuador. (Part One). Addenda to the *Lepanthes* of Ecuador. Addenda to *Barbosella*, *Dracula*, *Dresslerella*, *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Pleurothallis*, *Restrepia*, *Scaphosepalum*, *Teagueia* and *Trichosalpinx*. *Monographs in Systematic Botany*, vol. 88. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 2003. Icones Pleurothallidarum. XXV. Systematics of *Masdevallia*, Part Five: *Monographs in Systematic Botany*, vol. 91. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Luer, C.A. 2004. Icones Pleurothallidarum. XXVI. *Pleurothallis* subgenus *Acianthera* and three allied subgenera. A second century of new species of *Stelis* of Ecuador. *Epibator*, *Ophidion*, *Zootrophion*. Addenda to *Brachionidium*, *Dracula*, *Lepanthes*, *Platystele*, *Pleurothallis*, *Porroglossum*, and *Masdevallia*, new genera and combinations. *Monographs in Systematic Botany*, vol. 94. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Mansfeld, R. 1930. Blütenanalysen neuer Orchideen von R. Schltr. I. Südamerikanische Orchideen. *Octomeria Feddes Repert. Spec. Novarum Regni Veg.* 58: 38-39.
- Mori, S.A.; Silva, L.A.M.; Lisboa, G. & Coradin, L. 1989. *Manual de manejo do herbário fanerogâmico*. 2 ed. Centro de Pesquisas do Cacau. Ilhéus, Bahia.
- Neyland, R.; Urbatsch, L.E. & Pridgeon, A.M. 1995. A phylogenetic analysis of subtribe Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 117: 13-28.
- Pabst, G.F.J. & Dungs, F. 1975. *Orchidaceae Brasilienses I*. Hildesheim: Kurt Schmiersow. 408 p.

- Pfitzer, E. 1887. *Entwurf einer natuerlichen anordnung der Orchideen*. Carls Winter's Universitaetsbuchhandlung, Heidelberg. 108 p.
- Pfitzer, E. 1889. Orchidaceae. In *Die natuerlichen Pflanzenfamilien*, A. Engler & K. Prantl. (eds.). 2(6): 52-218.
- Porto, & A.C. Brade. 1937. *Pleurothallopsis nemorosa* (Barb.Rodr.) Porto & Brade. Arq. Inst. Biol. Veg. 3: 133.
- Pridgeon, A.M. 1982a. Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* 69(6): 921-938.
- Pridgeon, A.M. 1982b. Numerical analyses in the classification of Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 85: 103-131.
- Pridgeon, A.M. 2003. *The illustrated encyclopaedia of orchids*. Timber Press, Portland. 304 p.
- Pridgeon, A.M. 2006. Subtribe Pleurothallidinae. In *Genera Orchidacearum. Epidendroideae, part 1*. Vol. 4. A.M. Pridgeon, P.J. Cribb, M.W. Chase & F.N. Rasmussen (eds.). p. 319-328.
- Pridgeon, A.M. & Chase, M.W. 2001. A phylogenetic reclassification of Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Lindleyana* 16(4): 235-271.
- Pridgeon, A.M. & Chase, M.W. 2002. Nomenclatural notes on Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Lindleyana* 17(): 98-101.
- Pridgeon, A.M.; Cribb, P.J.; Chase, M.W. & Rasmussen, F.N. (eds.) 1999. *Genera Orchidacearum. General Introduction, Apostasioideae, Cyripedioideae*. Vol. 1. Oxford University Press, Oxford. 196 p
- Pridgeon, A.M.; Cribb, P.J.; Chase, M.W. & Rasmussen, F.N. (eds.) 2001a. *Genera Orchidacearum .Orchidoideae, part 1*. Vol. 2. Oxford University Press, Oxford. 416 p.
- Pridgeon, A.M.; Solano, R. & Chase, M.W. 2001b. Phylogenetic relationships in subtribe Pleurothallidinae (Orchidaceae): combined evidence from nuclear and plastid DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 88(12): 2286-2308.
- Pridgeon, A.M.; Cribb, P.J.; Chase, M.W. & Rasmussen, F.N. (eds.) 2003. *Genera Orchidacearum. Orchidoideae part 2, and Vanilloideae*. Vol. 3. Oxford University Press, Oxford. 358 p.
- Pridgeon, A.M.; Cribb, P.J.; Chase, M.W. & Rasmussen, F.N. (eds.) *Genera Orchidacearum. Epidendroideae part 1*. Vol 4. Oxford University Press. Oxford.
- Schlechter, R. 1926. Das System der Orchidaceen. *Notzblatt Bot. Gart. Museums zu Berlin-Dahlem* 9(88): 563-591.
- Schlechter, R. 1927. *Die Orchideen*. 2 ed. Paul Parey, Berlin. 960 p.
- Singer, R.B. & Cocucci, A.A. 1999. Pollination mechanisms in four sympatric Southern Brazilian Epidendroideae Orchids. *Lindleyana* 14(1): 47-56.
- Soltis, D.E.; Soltis P.S.; Endress, P.K. & M.W. Chase. 2005. *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. 370 p.
- Sprunger, S. (ed.); Cribb, P. & Toscano de Brito, A (colbs.). 1996. *Iconographie des Orchidées du Brésil*, J. Barbosa Rodrigues vol. 2. Illustrations. Freidrich Reinhardt Velarg, Basle.
- Stenzel, H. 2004. Systematics and evolution of the genus *Pleurothallis* R.Br. (Orchidaceae) in the Greater Antilles. *Doctoral thesis*, Humboldt-Universität, Berlin-Germany.
- Stern, W.L. & Pridgeon, A.M. 1984. Ramicaul, a better term for Pleurothallid "secondary stem". *Am. Orch. Soc. Bul.* 53(4): 397-401.

- Stern, W.L. & Pridgeon, A.M. 1985. Stem structure and its bearing on the systematics of Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 91: 457-471.
- Szlachetko, D.L. 1995. Systema Orchidaliium. *Fragmenta Floristica et Geobot. Supl.* 3: 1-152.
- Takhtajan, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225-359.
- van den Berg, C.; Higgins, W.E.; Dressler, R.L. Whitten, W.M.; Soto Arenas, M.A.; Culham, A. & Chase, M.W. 2000. A phylogenetic analysis of Laeliinae (Orchidaceae) based on sequence data from internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Lindleyana* 15(2): 96-114.
- van den Berg, C.; Goldman, D.H.; Freudenstein, J.V.; Pridgeon, A.M.; Cameron, K.M. & Chase, M.W. 2005. An overview of the phylogenetic relationships within Epidendroideae inferred from multiple DNA regions and recircumscription of Epidendreae and Arethusae (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* 92(4): 613-624.
- van der Pijl, L. & Dodson, C.H. 1966. *Orchid flowers: Their pollination and evolution*. University of Miami Press, Coral Gables, Fl.