



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAIBA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

**CITOGENÉTICA DE ESPÉCIES BRASILEIRAS DA SUBTRIBO
PLEUROTHALLIDINAE (ORCHIDACEAE: EPIDENDROIDEAE)**

Irenice Gomes de Oliveira

Areia-PB
2010

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

IRENICE GOMES DE OLIVEIRA

**CITOGENÉTICA DE ESPÉCIES BRASILEIRAS DA SUBTRIBO
PLEUROTHALLIDINAE (ORCHIDACEAE: EPIDENDROIDEAE)**

Dissertação apresentada a Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Agronomia do Centro de Ciências Agrárias como parte dos requisitos para a obtenção do título de **MESTRE** em **AGRONOMIA**, na Área de concentração em **ECOLOGIA VEGETAL E MEIO AMBIENTE** pela Universidade Federal da Paraíba-UFPB/Areia

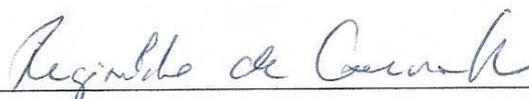
ORIENTADOR: LEONARDO PESSOA FELIX

**CITOGENÉTICA DE ESPÉCIES BRASILEIRAS DA SUBTRIBO
PLEUROTHALLIDINAE (ORCHIDACEAE)**

Dissertação aprovada em 01/03/2010

IRENICE GOMES DE OLIVEIRA

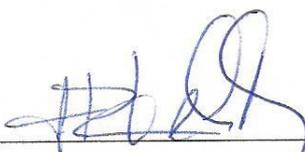
BANCA EXAMINADORA



Examinador (a) Prof. Dr. Reginaldo de Carvalho (UFRPE)



Examinador (a) Profa. Dra. Ana Emília Barros e Silva (UFPB)



Orientador Prof. Dr. Leonardo Pessoa Felix (UFPB)

Ficha Catalográfica Elaborada na Seção de Processos Técnicos da
Biblioteca Setorial do CCA, UFPB, campus II, Areia – PB.

O48c *Oliveira, Irenice Gomes de.*

**Citogenética das espécies brasileiras da subtribo pleurothallidinae
(Orchidaceae: Epidendroideae). / Irenice Gomes de Oliveira - Areia:
UFPB/CCA, 2010.**

59f. : il.

Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Centro de Ciências Agrárias.
Universidade Federal da Paraíba, Areia, 2010.
Bibliografia.

Orientador: Leonardo Pessoa Felix.

*Aos meus pais, José Gomes de
Oliveira (in memória) e Irene
Agostinho de Oliveira pelo
exemplo de honestidade,
simplicidade e determinação.
A minha irmã e irmãos pelo
apoio e incentivo de sempre.
Dedico!*

AGRADECIMENTOS

Este trabalho só foi possível graças à ajuda de inúmeras pessoas que me auxiliaram de diversas formas. Manifesto aqui meus sinceros agradecimentos em especial:

Ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia do Centro de Ciências Agrárias (CCA da Universidade Federal da Paraíba (UFPB), por permitir o uso de suas dependências.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa.

Ao Professor, Leonardo Pessoa Felix, meu orientador (paizão) pela enorme paciência, dedicação, amizade, por me receber de braços abertos em sua residência como hospede e por toda a disposição em colaborar em todas as etapas deste trabalho.

A D. Normanda pelo apoio e força nas horas de angústia e por ceder um pouco de seu espaço

A Laelia e Catleya, pelo carinho, atenção, companheirismo e por ceder um pouco de seu espaço

A minha Mãe Irene Agostinho pela paciência, amor e pelo apoio emocional nas horas mais difíceis, fundamentais no desenvolvimento e elaboração do projeto.

A meus irmãos pelo grande amor, carinho e orgulho de vocês por mim.

A minha amiga Karina Linhares pela força dada no início do sonho que agora se torna realidade.

Aos meus amigos do Laboratório de Citogenética Sarah, Ju Gomes, Paulinéia, Lânia, Marinez, Ju Castro, Erton, Bruno, Diego, Enoque e Saulo pelo apoio nas horas de trabalho duro.

A minha amiga D. Zezé e todos de sua família pelo apoio na minha chegada e pelos muitos momentos de carinho e atenção.

A Ramon por seu apoio e força em me emprestar sua família durante a seleção.

Aos meus amigos do curso Mary, Josy, Ju Silva, Erbs, Perla, Wiara, Dani, Polly Agra, Fabrício por dividir comigo momentos bons e momentos extremamente difíceis.

A minha colega de apartamento Polly Karla por dividir muitas noites de risadas e muito estudo e momentos difíceis também.

A minha turma do mestrado pelas horas difíceis de estudo para as provas de estatística e pelas divertidas horas de confraternizações.

Ao S. Adilson, D. Nazaré, Bibi, Naty, Mara, Renata, Suênia e Wellington pelo carinho e auxílio nas horas de aperto.

Aos meus familiares, por todo apoio, compreensão e auxílio em todos os momentos.

Aos meus amigos que, mesmo sem muito compreender o que acontecia comigo, me apoiaram neste período, e compreenderam a minha ausência.

Aos meus amigos de Areia-PB pelo carinho e receptividade.

Ao amigo Seu Tita (in memória), Vanda e Seu Hélio meus agradecimentos pela força de sempre.

Aos meus amigos de perto e de longe que me apoiaram por email ou pessoalmente, nas horas de muita angustia e indecisão.

E em especial ao meu grande amigo Nollet pelo apoio direto na hora de escrever e nas horas em que me sentia insegura.

Irenice Gomes

SUMÁRIO

	Pág.
Lista de figuras.....	ix
Lista de tabelas.....	x
Resumo.....	xi
1. Introdução.....	13
2. Revisão da Literatura.....	14
2.1. Família Orchidaceae Juss.	14
2.1.1. Taxonomia.....	17
2.1.2. Distribuição.....	19
2.1.3. Morfologia e adaptações.....	20
2.1.4. Pleurothallidinae.....	22
2.2. Contribuição da Citogenética à Taxonomia.....	25
2.2.1. Citogenética Pleurothallidinae.....	29
3. Referências Bibliográfica.....	30
Manuscrito: Variação Numérica e Evolução Cariotípica em espécies da subtribo Pleurothallidinae (Orchidaceae: Epidendroideae)	
Resumo.....	39
Introdução.....	40
Materiais e Métodos.....	41
Resultados.....	43
Discussão.....	45
Referência Bibliográfica.....	49

LISTA DE FIGURAS

Variação Numérica e Evolução Cariotípica em espécies da subtribo Pleurothallidinae (Orchidaceae: Epidendroideae)

	Pág.
<p>Figura 1: Metáfases mitóticas de espécies da subtribo Pleurothallidinae. A. <i>Acianthera modestíssima</i> ($2n = 46$); B. <i>Acianthera ochreatea</i> ($2n = 40$); C. <i>Acianthera</i> sp. <i>aff. pubescens</i> ($2n = 30$); D. <i>Acianthera recurva</i> ($2n = 40$); E. <i>Acianthera strupifolia</i> ($2n = 44$); F. <i>Anathallis obovata</i> ($2n = 40$); G. <i>Anathallis</i> sp ($2n = 50$) ; H. <i>Anathallis sclerophylla</i> ($2n = 30$); I. <i>Masdevallia infracta</i> ($2n = 42$). A barra em G corresponde a 10 μm. </p>	43
<p>Figura 2: Metáfases mitóticas de espécies da subtribo Pleurothallidinae. A. <i>Myoxanthus lonchophyllus</i> ($2n = 44$); B. <i>Octomeria glazioveana</i> ($2n = 38$); C. <i>Pleurothallopsis nemorosa</i> ($2n = 44$); D. <i>Specklinia grobyi</i> ($2n = 20$); E. <i>Specklinia picta</i> ($2n = 20$); F. <i>Stelis deregularis</i> ($2n = 30$); G. <i>Stelis</i> sp. <i>nv. aff. expansa</i> ($2n = 32$); H. <i>Stelis</i> sp. ($2n = 38$); I. <i>Zootrophion atropurpureum</i> ($2n = 38$); A barra em G corresponde a 10 μm.....</p>	44
<p>Figura 3. Cladograma da Subtribo Pleurothallidinae baseado em Pridgeon <i>et al.</i> (2001) evidenciando gêneros com registros cariológicos.</p>	46

ÍNDICE DE TABELAS

Variação Numérica e Evolução Cariotípica em espécies da subtribo Pleurothallidinae (Orchidaceae: Epidendroideae)

	Pág.
Tabela 1: Números cromossômicos e espécies analisadas de Pleurothallidinae, procedências, números de coletor, referências e herbário onde cada material está depositado e contagens prévias. PE, CE, BA, RS, MG, SP, PR, AM e AL correspondem aos estados do Brasil, Pernambuco, Ceará, Bahia, Rio Grande do Sul, Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Amazonas e Alagoas, respectivamente.	54
Tabela 2. Números cromossômicos conhecidos para espécies de Pleurothallidinae (gêneros de acordo com Pridgeon & Chase (2001, 2002).	56

RESUMO

A subtribo Pleurothallidinae pertence à subfamília Epidendroideae (Orchidaceae), compreende aproximadamente 4100 espécies, distribuídas em 35 gêneros exclusivamente neotropicais, cariologicamente variáveis e com boa representatividade no Brasil. O presente trabalho objetivou analisar através da coloração convencional com Giemsa representantes brasileiros dessa subtribo, visando identificar linhagens cromossômicas relacionadas a ramos monofiléticos desta subtribo, principais mecanismos de evolução cariotípica do grupo e seu número básico. Todas as espécies apresentaram cromossomos pequenos e cariótipos geralmente simétricos, medindo desde 0,61 a 2,3 μm em *Anathallis sclerophylla*. Todos os registros cariológicos foram inéditos, exceto para *Specklinia grobyi* e *Anathallis obovata*. A subtribo mostrou-se bastante variável em relação aos números cromossômicos, com registro de $2n = 20$ em *Specklinia grobyi* e *S. picta*, $2n = 30$ em *Acianthera pubescens* e *Anathallis sclerophylla*, $2n = 32$ em *Stelis sp. nv. aff. expansa*, $2n = 34$ em *S. deregularis*, $2n = 38$ em *Octomeria glazioviana* e *Zootrophion atropurpureum*, $2n = 40$ em *Acianthera ochreatea*, *A. recurva* e *Anathallis obovata*, $2n = 42$ em *Masdevallia infracta*, $2n = 44$ em *Acianthera strupifolia*, *Myoxanthus lonchophyllus* e *Pleurothallopsis nemorosa*, $2n = 46$ em *Acianthera modestissima* e $2n = 50$ em *Anathallis sp.* A poliploidia e disploidia possivelmente parecem ser o principal mecanismo de evolução cariotípica na subtribo e estes mecanismos parecem ser os principais responsáveis pela elevada variação numérica observada em algumas linhagens evolutivas da subtribo. Todas as espécies analisadas apresentaram núcleos interfásicos semi-reticulados com cromatina condensada formando cromocentros de contorno irregular e padrão de condensação profásica proximal, com regiões pericentroméricas precocemente condensadas em relação aos demais segmentos cromossômicos.

1. INTRODUÇÃO

A subtribo Pleurothallidinae compreende aproximadamente 4100 espécies (Pridgeon *et al.* 2005), distribuídas em 35 gêneros exclusivamente neotropicais. São plantas predominantemente epifíticas de regiões úmidas, embora ocorram mais raramente espécies terrestres e rupícolas (Luer, 1986). Caracterizam-se por apresentar crescimento simpodial, rizoma curto ou mais ou menos rastejante, ramicaules sem pseudobulbos, unifoliados, inflorescências terminal ou raramente lateral, simples ou fasciculada (Dressler, 1993; Stenzel, 2000).

No Brasil, a subtribo Pleurothallidinae está distribuída em 30 gêneros (Luer, 1986), principalmente da região sudeste do Brasil, restritos principalmente às encostas úmidas e nebulosas da Serra do Mar. Entre esses gêneros, *Pleurothallis sensu lato* destaca-se por apresentar um total de 1120 espécies distribuídas em 28 secções e 106 alianças (Pabst & Dungs, 1975). Além desses, *Stelis* (>500 espécies) (Neyland *et al.*, 1995), *Octomeria* (143 espécies) e *Masdevallia* (507 espécies) se destacam pela riqueza de espécies que ocorrem no Brasil (Pabst & Dungs, 1975).

Apesar de ser relativamente fácil o reconhecimento da subtribo, a delimitação dos gêneros tem sido bastante controversa. Pridgeon *et al.* (2001) realizaram um amplo estudo filogenético molecular da subtribo, onde vários dos gêneros delimitados com base em caracteres da morfologia floral (Luer, 1986) não eram monofiléticos. A partir dessa hipótese de filogenia, foi proposta uma nova delimitação taxonômica para os gêneros de Pleurothallidinae que passou a compreender um total de ~35 gêneros (Pridgeon & Chase, 2001, 2002), ao invés dos 29 anteriores da classificação de Luer (1986).

Pridgeon & Chase (2001), apresentaram uma análise filogenética da subtribo Pleurothallidinae, baseada em dados macromoleculares, permitindo assim uma reorganização dos gêneros da subtribo sendo as principais mudanças atribuídas à subdivisão do gênero *Pleurothallis sensu lato* que teve muitas de suas espécies transferidas para os gêneros *Acianthera* Scheidw., *Anathallis* Barb. Rodr., *Anthereon* Pridgeon & M.W. Chase, *Phloeophila* Hoehne & Schltr., *Specklinia* Lidl. e *Stelis* Sw. (Barros, 2003).

A subtribo é cariológicamente pouco conhecida, o que tem dificultado a interpretação das relações taxonômicas e filogenéticas entre diferentes gêneros e entre espécies de grandes gêneros como *Pleurothallis* R. Br., *Octomeria* R. Br.. Apenas cerca de 1% das espécies de Pleurothallidinae são cariológicamente conhecidas, com números cromossômicos variando entre $2n = 20$ em *Specklinia grobyi*, a $2n = 84$ em *Pleurothallis bivalvis*. Números intermediários como $2n = 28, 30, 32, 40$, também são freqüentes na subtribo (Felix, 2001). Essa escassez de dados cromossômicos aliada a grande variabilidade numérica, tem dificultado a indicação do número básico da subtribo e de seus maiores gêneros.

Apesar da escassez de registros cariológicos, a variabilidade numérica observada em alguns clados da árvore filogenética proposta por Pridgeon *et al.* (2001), parece ser relativamente suportada em termos de números cromossômicos, enquanto para a maioria dos ramos inexistem dados que possam ser utilizados para inferir relações taxonômicas ou filogenéticas (L. P. Felix, dados não publicados).

O presente trabalho consiste na análise comparativa de metáfases mitóticas coradas convencionalmente com Giemsa em 18 espécies brasileiras da subtribo Pleurothallidinae, objetivando relacionar à variabilidade cromossômica, visando identificar linhagens cromossômicas relacionadas a ramos monofiléticos desta subtribo, principais mecanismos de evolução cariotípica do grupo e seu número básico, observada com linhagens monofiléticas da subtribo, em especial aquelas relacionadas a táxons brasileiros.

2. REVISÃO DA LITERATURA

2.1 - FAMÍLIA ORCHIDACEAE JUSS.

A família Orchidaceae foi estabelecida em 1789 por Jussieu ao publicar sua obra *Genera Plantarum* (Jussieu, 1789). Antes de Jussieu classificar a família, Linnaei já havia descrito oito gêneros de orquídeas, incluindo todas as espécies epífitas que foram incluídas no gênero *Epidendrum* (Linnaei, 1753). O nome orquídea vem do grego *orchis* (testículo), em referência ao formato dos dois pequenos tubérculos que as espécies do gênero *Orchis* apresentam (Pabst & Dungs, 1975). Como este foi o primeiro

gênero de orquídeas a ser formalmente descrito, constitui o tipo nomenclatural de toda a família (Jussieu, 1789).

A classificação da família Orchidaceae é constantemente submetida a revisões, e o número de gêneros conhecidos vem aumentando ao longo dos anos, atualmente elevando-se a mais de 800 (Judd *et al.*, 2009). O número exato é incerto, pois não há consenso acerca dos critérios para a formação dos gêneros. Conforme a referência consultada, os gêneros aceitos são diferentes, resultando em grande variação. Isto pode ser verificado pela comparação da quantidade de gêneros publicados desde 2002 para classificação das espécies anteriormente subordinadas ao gênero *Dendrobium* Clements & Jones (2002) e os gêneros aceitos pelo banco de dados do Royal Botanic Garden (Govaerts *et al.*, 2009). A tendência mais recente é a classificação baseada em caracteres moleculares, geralmente associados a outras abordagens, constituindo a chamada classificação filogenética, que teoricamente reflete as relações evolutivas entre os grupos de espécies. Grande debate ocorre pelos membros de ambas as tendências como se conclui pelas palavras do filogenista Mark Chase, que relega a morfologia a plano secundário Chase (2001), e impacientes palavras de Carlyle August Luer, um morfologista que há trinta anos vem se dedicando às espécies da subtribo Pleurothallidinae Luer (2004), com as regras de Chase.

As espécies de orquídeas são um desafio para os teóricos em Biologia, no que diz respeito ao próprio conceito de espécie, aquela formada por indivíduos capazes de reproduzirem-se produzindo descendentes férteis. A maioria das espécies de orquídeas é capaz de cruzar com as espécies próximas e produzir híbridos férteis. Estes híbridos ainda podem ser cruzados com outras espécies, e produzir novas gerações de híbridos férteis. Mesmo a maioria dos gêneros próximos pode ser cruzado produzindo descendentes férteis. Há inumeráveis híbridos entre espécies, e milhares mesmo entre gêneros. Há híbridos obtidos através do cruzamento de várias gerações de híbridos de quatro ou mais gêneros distintos. Este fenômeno é um dos trunfos dos orquidicultores, que podem misturar suas espécies e obter uma combinação quase infinita de novas formas e cores, embora híbridos ocorrem também naturalmente sem a intervenção humana (Hoehne, 1940; Chase *et al.*, 2003). É possível que várias espécies classificadas pelos botânicos sejam, na verdade, híbridos naturais há muito estabelecidos na natureza.

Dessa forma, a delimitação exata de cada espécie de orquídea também muitas vezes é bastante complicada. Muitos grupos encontram-se isolados e apresentam pequenas diferenças morfológicas que alguns estudiosos julgam suficientes para o estabelecimento de espécies independentes enquanto outros julgam estas variações apenas como características normais de endemismos, sem importância suficiente para caracterizar uma espécie à parte (Chan, 1994). Assim também o número exato de espécies de orquídeas aceito pela comunidade científica é altamente variável conforme a referência consultada.

Há ainda complicadores em que espécies próximas cruzam-se habitualmente, produzindo grupos de plantas ligeiramente diferentes e mesmo novas espécies muito próximas a uma das espécies parentais, ou casos em que as espécies originais acabam por mesclarem-se totalmente aos descendentes produzindo grupos de plantas muito variáveis (Hoehne, 1953). A tendência moderna é a de se classificar estas espécies de difícil delimitação em complexos que algumas vezes de fato constituem-se por muitas espécies intermediárias de difícil separação. Nestes casos, nota-se claramente a diferença entre alguns indivíduos extremos, mas a maioria é de difícil identificação. Há muitos exemplos, dentre os quais citamos os complexos *Brasiliorchis picta* (Hook.) R. B. Singer, S. Koehler & Carnevali, *Prosthechea vespa* (Vell.) W. E. Higgins e *Heterotaxis sessilis* (Sw.) F. Barros, além de inumeráveis outros.

A divisão das espécies pelos gêneros é muito irregular. Há grande quantidade de gêneros com apenas uma espécie e alguns com mais de mil. Apesar de muitos destes grandes gêneros estarem passando por processos de revisão, citamos aqui alguns como estavam até recentemente: *Bulbophyllum* com quase duas mil espécies; *Lepanthes*, *Stelis*, *Epidendrum*, *Pleurothallis*, e *Dendrobium* com mais de mil; *Oncidium*, *Habenaria* e *Maxillaria* com cerca de 700, e *Masdevallia* com mais de 500 (Dressler, 1993).

As primeiras grandes obras sobre as Orchidaceae do Brasil, foram elaboradas por Rodrigues (1877, 1881, 1882, 1891). Suas ilustrações, que se encontram depositadas na Biblioteca Barbosa Rodrigues do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, foram incluídas na sua obra original e publicadas em Rodrigues (1999). Cogniaux (1893-1896, 1898-1902, 1904-1906) no tratamento elaborado na *Flora Brasiliensis* apresentou 142 gêneros e 1455 espécies, reunindo nesta obra os dados e materiais de

muitos botânicos. Hoehne (1940, 1942, 1945, 1953) escreveu quatro volumes sobre Orchidaceae na obra *Flora Brasílica*. Estes trabalhos possuem descrições, ilustrações e chaves de identificação para muitos dos gêneros e espécies encontrados no Brasil. Pabst & Dungs (1975, 1977) publicaram a última grande obra para as espécies do Brasil. Nesse trabalho os autores apresentaram um guia para identificação de 2356 espécies e 191 gêneros brasileiros.

2.1.1. Taxonomia

Orchidaceae constitui uma das maiores famílias da Ordem Asparagales, e representa cerca de 10% de todas as espécies de Angiospermas, com diferentes estimativas feitas por diversos autores quanto ao número total de espécies: cerca de 30.000 (Garay, 1960), 20.000 (Dahlgren *et al.*, 1985, Souza & Lorenzi, 2008), ou 19.500 (Dressler 1993; Judd *et al.*, 2009). Anualmente cerca de 150 espécies novas são descritas (Chase *et al.*, 2000, 2003; Freudenstein, Rasmussen, 1997, 1999; Freudenstein *et al.*, 2004; Pridgeon *et al.*, 1999, 2001, 2003; Stevens, 2001), tanto através de revisões de gêneros já estabelecidos, quanto em relação a espécies taxonomicamente discutíveis, além das novas espécies encontradas na natureza.

Orchidaceae foi posicionada em diferentes ordens dentro das Monocotiledôneas. Atualmente, a família constitui um clado basal na ordem Asparagales, sendo sustentada como um grupo monofilético pelas seguintes sinapomorfias: flores com simetria bilateral, usualmente ressupinadas; presença de uma pétala mediana diferenciada das laterais (labelo); junção do estilete, filete e estigma formando um órgão chamado coluna ou ginostêmio; e semente sem endosperma e com embrião diminuto (Chase *et al.* 2000, Stevenson & Loconte, 1995). Plantas com pólen coeso formando polínias, com antera incumbente, ou tombada para trás, com folhas claramente plicadas e raízes raramente carnosas.

Segundo Judd *et al.* (1999, 2009) a família Orchidaceae está dividida em 70 subtribos, 22 tribos e cinco subfamílias: Apostasioideae, Cyripediodeae, Vanilloideae, Orchidoideae e Epidendroideae. No entanto a subdivisão tradicionalmente reconhecida para a família Orchidaceae, incluía a subfamília spiranthoideae e não reconhecia a subfamília Vanilloideae e se baseava principalmente no número e na posição da antera

(Dressler, 1993). Esta subdivisão foi posteriormente revista por Cameron *et al.* (1999), pela inclusão das Spiranthoideae em Orchidoideae e segregação das Vanilloideae a partir de vários membros das Epidendroideae. Esse tratamento taxonômico foi confirmado por diversos estudos filogenéticos posteriores (Chase *et al.*, 2003; Freudenstein *et al.*, 2004; van den Berg *et al.*, 2005). Epidendroideae é a maior subfamília de Orchidaceae, compreendendo mais gêneros e espécies que todas as demais subfamílias juntas. Caracteriza-se, principalmente, por possuir uma antera incumbente ou secundariamente ereta, ao contrário das outras subfamílias que possuem, em geral, anteras eretas (Dressler, 1993; Freudenstein *et al.*, 2002). Outra característica de grande importância taxonômica é a constituição do polinário que, nesse grupo, consta de um número variável de polínias de consistência cerosa ou cartilaginosa (Dressler, 1993).

Apostasioideae já foi considerada como uma família distinta, Apostasiaceae, constituída apenas por dois gêneros, *Apostasia* e *Newiedia*. As espécies destes gêneros apresentam flores actinomorfas, dois a três estames férteis que não estão fusionadas ao estigma, como na maioria das orquídeas das outras subfamílias. Cypripedioideae também já foi tratada como uma família distinta, Cypripediaceae, apresentando de quatro a cinco gêneros (Bocayuva, 2005). Suas flores apresentam dois estames férteis com pólen viscoso, ligeiramente agregado, mas não formando polínias. Orchidoideae e Spiranthoideae representam grande parte das orquídeas terrestres e apresentam distribuição cosmopolita (Bocayuva, 2005). Orchidoideae é caracterizada por apresentar uma antera com o viscidio basal na coluna e habitat principalmente terrestre (Bocayuva, 2005, Cameron *et al.*, 1999). A subfamília Epidendroideae é representada pelas orquídeas epífitas que apresenta o maior número de caracteres derivados, tais como a grande variedade da morfologia floral e a presença de polínias ou polinário (Dressler, 1993; Christenson, 2004).

Epidendroideae forma um grupo monofilético que, atualmente, está dividido em dois grandes clados. Um deles compreende as Epidendroideae derivadas, que apresentam polínias revestidas por viscinia, antera incumbente, caule geralmente modificado em pseudobulbos e hábito predominantemente epifítico ou rupícola. Existem, no entanto, gêneros (e.g. *Psilochilus*, *Triphora*, *Epipactis* e *Neottia*) que parecem pertencer às Epidendroideae, mas que não possuem os caracteres

sinapomórficos que definem esse grupo (Cameron *et al.* 1999, Freudenstein *et al.* 2004). Esses gêneros compreendem o clado das Epidendroideae basais, um grupo cujas polínias possuem pólen livre e anteras eretas ou suberetas (Cameron *et al.* 1999).

Epidendroideae é a maior das subfamílias, ocorrendo principalmente nos trópicos e subtropicais, mas também é encontrada em clima temperado até o Círculo Ártico sendo dividida em 16 tribos, dentre as quais a tribo Epidendreae (Cribb & Chase 2005).

2.1.2. Distribuição

Os representantes de Orchidaceae estão distribuídos por quase todas as regiões do planeta, com a grande maioria concentrando-se nos trópicos (Dressler 1981). Apesar dessa distribuição cosmopolita, os diferentes continentes possuem floras distintas e alguns gêneros estão limitados a continentes específicos (Dressler 1981). Na região neotropical a família é altamente diversificada, sobretudo na América Central, nos Andes e na Floresta Atlântica (Smith *et al.* 2004). Dressler (1993) avaliou que nos trópicos ocorram cerca de 10.850 espécies e que 13 gêneros são exclusivos do Neotrópico, incluindo dois dos mais diversos, *Pleurothallis* (1120 espécies) e *Epidendrum* (1500 espécies) (Pridgeon *et al.*, 1999).

A América do Sul é o continente que abriga a maior diversidade da família, sendo a Colômbia o país com maior número de espécies (ca. 3.000) e o Brasil, juntamente com o Equador, o segundo mais rico com aproximadamente 2.500 cada (Dressler 1981). Dados foram publicados em IUCN (1996), indicando mais de 3.500 espécies para Equador e Colômbia e 2.223 para o Brasil, seguindo a obra de Pabst & Dungs (1975, 1977). Barros (1996), a partir desta mesma obra e com o levantamento das publicações de espécies novas, estimou cerca de 2.400 espécies para o Brasil. Sua distribuição é ampla, sendo considerada uma família tipicamente tropical, bastante variável, tanto do ponto de vista morfológico como daquele do número de cromossomos de suas espécies (Blumenschein, 1957; Felix & Guerra, 2000; 2005).

O sucesso desta família é creditado aos numerosos e diminutos diásporos, permitindo dispersão bem sucedida a médias e longas distâncias (Pabst & Dungs 1977; Nunes & Waechter 1998; Waechter 1998a), e a outras adaptações e especializações,

como a presença de velame e de pseudobulbos, relações com polinizadores e simbiose com fungos micorrízicos (Dressler, 1993).

O Brasil é o país que abriga a flora mais rica do planeta, o que certamente está relacionado à sua extensão territorial, mais de 8.500.000 km², associada à enorme diversidade edáfica, climática e geomorfológica, levando a uma ampla gama de tipos vegetacionais (Rapini *et al.* 2009). No Brasil ocorrem cerca de 200 gêneros e 2500 espécies de Orchidaceae (Dressler 1993, Souza & Lorenzi, 2008). A riqueza de espécies de Orchidaceae no Brasil se concentra, sobretudo na Mata Atlântica (>50%) (van den Berg *et al.*, 2009), sendo considerado o terceiro país mais diversificado (Pabst & Dungs 1975, Dressler 1981, Barros, 1996). A diversidade e a riqueza de espécies da família Orchidaceae são fortemente influenciadas pela geografia (relevo) e pelas condições climáticas, sendo clara uma redução no número de espécies em regiões ao Sul do paralelo 30° (Waechter, 1996).

2.1.3. Morfologia e adaptações

A maioria das orquídeas é epífita, porém existem espécies rupícolas, terrícolas, palustres e saprofíticas (Dressler, 1993). Essa diversidade de formas de vida possibilita a ocupação de diferentes tipos de ambientes, uma vez que orquídeas podem ser encontradas em formações vegetais diversas (Hoehne, 1949). As formas epifíticas possuem raízes aéreas, geralmente esbranquiçadas, com epiderme pluriestratificada denominada velame, com função provavelmente relacionada a captação de água (Gemtchújnicov 1976, Mauseth 1995, Souza & Lorenzi, 2005). A grande capacidade adaptativa das orquídeas pode ser explicada, em parte pelas várias formas vegetativas presentes na família, as quais podem representar diferentes estratégias relacionadas, basicamente, com a obtenção e reserva de água e nutrientes. Caule intumescido formando pseudobulbo, folhas carnosas e raízes velamentosas são algumas dessas estratégias. Apesar das estruturas vegetativas serem bastante diversas na família, a construção floral das orquídeas é mais ou menos uniforme quanto ao número e arranjo de suas partes. Entretanto, há variação em detalhes estruturais, na forma e tamanho dos componentes básicos o que leva ao surgimento de estruturas muito complexas (van der Pijl & Dodson 1966). Inflorescência indeterminada, terminais ou axilares, às vezes

reduzidas a uma flor solitária (Judd *et al.* 2009). As flores de Orchidaceae são geralmente zigomorfas, possuindo três sépalas e três pétalas, sendo uma destas diferenciada em labelo. Os órgãos reprodutivos são fundidos em uma estrutura, a coluna, com uma ou mais raramente duas ou três anteras e uma região estigmática formada pela fusão dos três estigmas (Dressler, 1981). Na maioria das orquídeas os grãos de pólen são reunidos em duas ou mais polínias, e estas, em conjunto com o viscido (e estipe, em alguns gêneros), que é a extremidade adesiva responsável pela fixação ao polinizador, formam o polinário. Na coluna, o polinário é separado do estigma por uma região denominada rostelo (Dressler, 1993). Em orquídeas vanilóides (Cameron & Chase, 1999), e em algumas Epidendroideae basais (Cameron *et al.* 1999), os grãos de pólen são liberados como mônades ou tétrades livres e estruturas como viscido e estipe estão ausentes.

2.1.4. Pleurothallidinae

A subtribo Pleurothallidinae possui cerca de 4.100 espécies, distribuídas do Sul da Flórida até o Sul do Brasil e Argentina, incluindo espécies terrestres, rupícolas ou epífitas, com hábito simpodial, caules aéreos e sem pseudobulbo (Pridgeon *et al.* 2005). Estão presentes nesta subtribo os gêneros *Brachionidium*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Pleurothallis* “*sensu lato*” e *Pleurothallopsis*, entre outros (Gomes, 2005). As espécies do gênero *Octomeria*, embora de difícil cultivo, despertam interesse por parte de colecionadores, em especial espécies com flores de maiores dimensões, como *Octomeria crassifolia* Lindl., *O. grandiflora* var. *grandiflora* Lindl. e *O. juncifolia* Barb. Rodr. (Forster, 2007).

Segundo Chase *et al.* (2003), as orquídeas são um dos grandes focos nas publicações de filogenia. A mais recente, a obra *Genera Orchidacearum* (Pridgeon *et al.*, 1999; 2001; 2003), agrega várias das novas propostas feitas na última década.

Estudos filogenéticos têm sido realizados para ajudar a compreender a filogenia da subtribo como, por exemplo, o trabalho em que Neyland *et al.* (1995) utilizaram as características anatômicas e morfológicas para analisar as relações filogenéticas da subtribo Pleurothallidinae e consideraram o gênero *Octomeria* próximo de *Pleurothallis*. Já Pridgeon *et al.* (2001) estudaram a filogenia desta subtribo com o

auxílio de seqüências de DNA nuclear e do cloroplasto, usando os marcadores ITS, *trnL-F* e *matK*, e consideraram, *Octomeria* e *Brachionidium* gêneros irmãos, e os gêneros *Pleurothallopsis*, *Myoxanthus* e *Echinosepala*, posicionados em outro clado, próximo ao clado *Octomeria-Brachionidium*, juntamente com os gêneros *Barbosella*, *Restrepiella*, *Restrepia* e *Dresslerella*.

O gênero *Brachionidium* Lindl. possui cerca de 65 espécies e está distribuído pelas Antilhas, Guatemala, Costa Rica, Venezuela, Guiana, Brasil e Bolívia (Pridgeon *et al.* 2005). De acordo com a filogenia da subtribo apresentada por Pridgeon & Chase (2001), *Brachionidium* é o gênero mais relacionado com *Octomeria*, e ambos formam um dos cladogramas basais, irmão de todas as demais Pleurothallidinae (exceto *Dilomilis* e *Neocogniauxia*, cuja inclusão na subtribo é discutível).

O gênero *Echinosepala* Pridgeon & Chase, anteriormente tratado como subgêneros *Silenia* Luer e *Satyria* Luer do gênero *Myoxanthus* Poepp. & Endl. (Luer, 1992), tem como espécie tipo *Pleurothallis aspasicensis* Rchb.f. [= *Echinosepala aspasicensis* (Rchb. f.) Pridgeon & M.W. Chase]. Pridgeon & Chase (2001), com base em dados de filogenia molecular, trataram esses subgêneros, em conjunto, como um gênero autônomo denominado *Echinella* Pridgeon & M. W. Chase. Posteriormente, Pridgeon & Chase (2002) propuseram o novo nome *Echinosepala* Pridgeon & Chase, ao perceber que *Echinella* Pridgeon & M. W. Chase é um homônimo posterior de *Echinella acharius* (1810), um gênero de algas verdes. Pertencem a *Echinosepala* nove espécies e o táxon caracteriza-se, entre os gêneros afins, por possuir inflorescência com uma única flor no ápice do ramicaule, flores carnosas, externamente pubescentes, ápice da pétala não cilíndrico e antera com ápice ciliado (Luer, 1992).

O gênero *Myoxanthus* Poepp. & Endl. possui cerca de 40 espécies, distribuídas na América Central e América do Sul. São plantas de tamanhos variáveis, normalmente epífitas, com folhas eretas e ramicaules que geralmente crescem a partir de um curto rizoma coberto por bainhas ornamentadas por tricomas unicelulares. Possui flores solitárias ou reunidas em fascículos, com duas polínias, assim como o gênero *Echinosepala*, o ápice das pétalas é, em geral, cilíndrico e a antera tem ápice ciliado (Luer, 1992, Pridgeon *et al.* 2005).

O gênero *Octomeria* R. Br. compreende aproximadamente 150 espécies, distribuídas na região Neotropical, desde Cuba e Antilhas até o norte da Argentina,

sendo as Regiões Sul e Sudeste do Brasil, onde os estados de maior ocorrência são Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro, Minas Gerais e Espírito Santo (Pabst & Dungs, 1975; Pridgeon, 1992, Pridgeon *et al.* 2005), importantes centros de diversidade. Mais de 110 espécies ocorrem no território brasileiro, que é considerado seu principal centro de dispersão. A maioria das espécies habitam áreas mais ou menos sombrias e úmidas. São plantas dotadas de curto rizoma e de ramicaules normalmente finos, encimados por uma única folha grande ou pequena, teretiforme ou plana, geralmente coriácea. Segundo Pridgeon *et al.*, (2001) *Octomeria* é o mais primitivo dos gêneros da subtribo Pleurothallidinae.

Abrange plantas com tamanhos variados, desde muito pequenas, com 5-6 mm como *O. pygmaea* C. Schweinf., até plantas grandes, com 70-80 cm de altura como *O. grandiflora* var. *hirtzii* (Luer) W. Forst. (Forster 2007). O gênero possui oito polínias, o que lhe dá o nome, embora haja uma única espécie conhecida com seis polínias (*Octomeria splendida* Garay & Dunsterv.), e as flores são isoladas ou em fascículos e surgem sobre pedúnculos curtos, na base da folha (Pridgeon, 1992; Miller *et al.* 1996; Forster, 2007). Luer (1986), ao estudar a subdivisão infra-genérica, reconheceu como válidas as duas seções aceitas por Cogniaux (1896): seção *Octomeria sensu* Luer (tratada por Cogniaux 1896 como seção *Planifoliae* Barb. Rodr.), que possui folhas planas a conduplicadas, como as espécies *Octomeria diaphana* Lindl., *O. crassifolia* Lindl., *O. grandiflora* Lindl. e *O. linearifolia* Barb. Rodr.; e seção *Teretifoliae* Barb. Rodr., que possui folhas cilíndricas a subcilíndricas, como as espécies *O. juncifolia* Barb. Rodr. e *O. brevifolia* Cogn. Segundo Forster (2007), o gênero *Octomeria* é monofilético, enquanto suas seções são polifiléticas. Seus resultados, porém, não permitiram esclarecer o posicionamento das espécies de *Octomeria*, embora tenham deixado claro que o tipo de folha (cilíndrica, plana ou conduplicada) não deve ser mais utilizado na delimitação dos táxons infra-genéricos.

Estudos ainda não publicados sobre a filogenia de *Octomeria* indicam que as características morfológicas normalmente observadas para separar as espécies deste gênero não tornam estes grupos naturais uma vez que ocorreu evolução, embora o sistema seja útil para efeito de identificação (Forster, 2007). Aguardam-se grandes mudanças na classificação das espécies de *Octomeria* para os próximos anos, com a redução de cerca de 25 espécies a serem colocadas em sinonímia ou '*incertae sedis*', que

na prática é o reconhecimento da impossibilidade de identificar uma espécie pela descrição original.

O gênero *Pleurothallopsis* Porto & Brade foi originalmente proposto por Porto & Brade, em 1937, para uma única espécie, *Lepanthes nemorosa*, descrita por Barbosa Rodrigues em 1882. Este era um gênero monoespecífico, cuja espécie existia desde o Rio de Janeiro até o Sul da Bahia. Luer (1991), o reduziu a um subgênero de *Octomeria*. Segundo Pridgeon e Chase (2001), os resultados das análises filogenéticas, que colocava *Pleurothallopsis* como gênero irmão de *Restrepiosis*, isolado de *Octomeria*, promoveram-no novamente ao status de gênero, ampliando sua descrição para abrigar também as espécies antes subordinadas ao gênero *Restrepiosis*, as quais são provenientes do norte da América do Sul e América Central. Segundo Chase *et al.* (2003), estes dois gêneros situam-se entre *Restrepia* e *Myoxanthus*, dentro de um grupo maior que também inclui, além dos gêneros citados acima, *Barbosella*, *Echinosepala*, *Dresslerella*, *Restrepiella* e *Barbrodria*.

O gênero possui cerca de 16 espécies que ocorrem da Guatemala a Bolívia e Venezuela, com uma espécie alcançando o Sul do Brasil (Pridgeon *et al.* 2005). Suas espécies apresentam ramicaule rodeado por uma série de bainhas e flores solitárias, e, embora *Pleurothallopsis nemorosa* possua oito polínias, as demais espécies do gênero possuem apenas quatro (Luer, 1986). Luer (1991) propôs tratar o gênero *Pleurothallopsis* como subgênero de *Octomeria*, mas, essa posição, foi refutada pela análise filogenética realizada por Pridgeon *et al.* (2001) e Pridgeon & Chase (2001) que indicou que os dois não estão diretamente relacionados, além de considerar *Octomeria* como um grupo irmão de *Brachionidium* formando um clado basal em Pleurothallidinae. Forster (2007), por sua vez, mostrou, por dados filogenéticos baseados em sequências de ITS, a formação de três clados para *Atopoglossum*, *Brachionidium* e *Octomeria*, sem esclarecer a relação entre eles.

O gênero *Pleurothallis* R. Br. apresenta aproximadamente 2.000 espécies (Luer, 1986b), das quais, cerca de 320 ocorrem no Brasil (Pabst e Dungs, 1975; 1977). Luer (2002) restabeleceu o gênero *Pleurothallis* e seus subgêneros, sinonimizando os taxa da nova combinação de Pridgeon e Chase (2001). Posteriormente, Luer (2004) transferiu algumas espécies do gênero *Pleurothallis* para os gêneros *Acianthera* e *Specklinia*, estabelecidos por Pridgeon e Chase (2001).

O gênero *Acianthera* Scheidw. ao qual estão subordinadas 177 espécies (Luer, 2004), foi proposto por Scheidweiler ao descrever *Acianthera punctata*, hoje considerada sinônimo da *Acianthera recurva*. Segundo Chase *et al.* (2003) *Acianthera* forma o terceiro grande clado de espécies de Pleurothallidinae, separado das outras espécies de *Pleurothallis*, por apresentar inflorescências terminais, que emergem próximo a zona de abscisão das folhas, não apresentando ânulo, e por possuírem duas polínias (Gonçalves e Waechter, 2004).

Anathallis Barb. Rodr., gênero proposto por João Barbosa Rodrigues, em 1877. Garay designou como seu lectótipo a *Anathallis fasciculata* descrita por Barbosa Rodrigues, geralmente considerada sinônimo da *Anathallis obovata*. Tratando então de *Anathallis* conforme concebida por Barbosa Rodrigues, é um gênero bem definido, com cerca de 80 espécies distribuídas do México ao sul do Brasil, normalmente ocorrendo em florestas sombrias ou abertas, úmidas ou mais secas. Para o Brasil são referidas cerca de 40 espécies.

O gênero *Barbosella* Schltr. foi proposto por Schlechter, em 1918, com base em *Pleurothallis gardneri*, anteriormente descrita por Lindley. Compreende 18 espécies miniaturas que existem desde o México, espalhando-se por toda a América Tropical, até o Norte da Argentina. No Brasil são encontradas cerca de 10 espécies. Apresentam apenas uma delicada flor por inflorescência, que brota em longo e finíssimo pedúnculo. Segundo Chase *et al.* (2001) este gênero situa-se entre *Restrepiella*, do qual é muito próximo, e *Acianthera*, que já pertence a outro grande grupo.

O gênero *Stelis* Sw. foi proposto por Swartz em 1799, baseando sua descrição na espécie tipo, *Stelis ophioglossoides*, anteriormente descrita por Jacquin como *Epidendrum ophioglossoides*. Existem mais de oitocentas espécies de *Stelis* espalhadas pela América tropical, sendo que entre cerca de 50 e 100 no Brasil. A incerteza no número de espécies da flora brasileira é devida ao fato de nenhum estudo detalhado dessas espécies terem sido publicados em muitas décadas. São plantas epífitas, de crescimento cespitoso, as flores normalmente são triangulares, com sépalas curtas, mais largas que longas abertas num plano, habitam florestas úmidas, que apresentam certa variedade vegetativa, porém muito pouca variedade quanto à floração. Quando se encontram fora do período de floração, e sem vestígios de hastes secas, podem ser

facilmente confundidas com *Pleurothallis*. As pétalas são espessas, mas tão pequenas que em algumas espécies só são visíveis com lupa.

Baseados nos resultados de análises filogenéticas Pridgeon e Chase (2001) alegam existir grande quantidade de gêneros descritos, desejando reduzir o número de gêneros existentes, transferiram grande quantidade de espécies do gênero *Pleurothallis*. Entretanto, segundo Luer (2002), trata-se de uma transferência desnecessária, uma vez que para estas espécies, em quase todos os casos já havia gêneros descritos. Apesar de a análise molecular indicar que estas espécies se encontram em um estágio evolucionário muito próximo de *Stelis*, as espécies transferidas apresentam floração completamente diferente destas. Ao contrário, na maioria dos casos sua morfologia é muito mais próxima de *Pleurothallis*. Luer (2002) alega ainda que a transferência em massa de todas as espécies por ele classificadas em subgêneros de *Pleurothallis* com base na amostragem feita em uma única espécie de todo o grupo não é suficiente para garantir a nova classificação dessas espécies.

Parte das espécies transferidas para *Stelis* em estudos mais recentes a cargo da Universidade da Flórida tem indicado o posicionamento da maioria dessas espécies no subclado irmão de *Stelis*, *Pabstiella* e *Effusiella*. Luer (2007) publicou a maior parte dessas novas combinações. Enfim, a controvérsia na comunidade científica sobre a aceitação dessa transferência é grande. Se hoje não conseguimos identificar facilmente uma espécie de *Stelis*, ao menos o gênero era imediatamente identificável antes da transferência proposta pelo grupo de Kew.

O gênero *Zootrophion* Luer foi proposto por Luer considerando a espécie anteriormente descrita por Lindley como *Specklinia atropurpurea*. *Zootrophion* é formado por cerca de 20 espécies epífitas de crescimento cespitoso, algumas muito parecidas entre si e de difícil identificação. Habitam florestas quentes úmidas e sombrias, a grande maioria do noroeste da América do Sul, com apenas uma presente no sudeste do Brasil, *Zootrophion atropurpureum*. Seu caule tem secção redonda ou levemente achatada, com bainhas glabras e folhas mais ou menos carnosas. A inflorescência emerge do topo do ramicaule, é curta, com uma ou muito poucas vezes flores em sua maioria belamente coloridas e vistosas, que podem ser consideradas grandes dentre as desta subtribo. Em estudo preliminar sobre a filogenia de

Pleurothallidinae Pridgeon *et al.* (2001), afirmam *Zootrophion*, pertence ao quarto grande clado de gêneros da subtribo.

O gênero *Physosiphon* foi proposto por Lindley, em 1835. Pfeiffer designou como seu lectótipo o *Physosiphon loddigesii* Lindley, cujo nome era inválido, considerado um sinônimo do *Physosiphon emarginatus* (Ruiz & Pavón) Lindl. A quantidade exata de espécies pertencentes a este gênero é incerta, pois recentemente muitas foram removidas para outros gêneros e supostamente restam duas. A parte vegetativa das plantas parece com a de *Stelis*. A principal característica que distingue este gênero de *Pleurothallis* ou *Stelis* está nas sépalas de suas flores, condescidas até a metade de seu comprimento, formando um largo tubo, de modo que as flores se assemelham às *Masdevallia* da subsecção *Tubulosae*. A inflorescência é alongada, racemosa, multiflora, com flores que se abrem simultaneamente. Luer (1986) transformou-o em subgênero de *Pleurothallis*. Pridgeon e Chase (2001), transferiram suas espécies para gêneros diversos, inclusive *Stelis*. Mesmo a validade de *Physosiphon* como um todo tem sido discutida. De todos os gêneros que fazem parte de *Pleurothallidinae*, este é um dos que suscitam mais dúvidas. As espécies classificadas neste gênero, já foram incluídas em diversos outros gêneros ao longo do tempo e realmente nenhuma se parece muito com outra. Por exemplo, o *Physosiphon parahybunensis* frequentemente é classificada como *Acianthera parahybunensis* e mesmo como *Stelis* e *Pleurothallis deregularis* foi recentemente incluída por Luer no gênero *Pseudostelis* e também em *Stelis* por Pridgeon & Chase (2001).

A classificação dos gêneros de Pleurothallidinae passa por profunda reformulação resultando bastante incerta neste momento. Por um lado encontram-se os filogenistas que classificam as espécies com base principalmente em resultados de análises de sequências de DNA, por outro os morfologistas, que se baseiam em caracteres anatômicos das espécies. A tendência atual, liderada pelo grupo de filogenistas da Universidade da Florida tenta atender às duas tendências trabalhando em conjunto com morfologistas e tem obtido grande apoio de ambos os grupos e da comunidade científica.

Segundo o estudo preliminar sobre a filogenia de Pleurothallidinae citado acima, o qual não trata especificamente da morfologia, e de fato pouca importância lhe atribui, podem-se dividir preliminarmente os gêneros em oito grupos segundo sua evolução,

com a ressalva de que alguns dos grupos apresentam limites obscuros ou diferentes conformes às análises. Neste trabalho, Pridgeon *et al.* (2001) sugerem a eliminação de diversos gêneros propostos por Luer alegando que os caracteres morfológicos utilizados para sua separação não são suficientes para validar esses gêneros, pois não refletem a evolução das espécies mas apenas os caracteres morfológicos por si mesmos, muitos destes encontrados em outras espécies e gêneros.

2.2. CONTRIBUIÇÃO DA CITOGENÉTICA À TAXONOMIA

De acordo com Guerra (1988), o estudo da genética por meio da citologia engloba todo e qualquer estudo relacionado com o cromossomo, isolado ou em conjunto, condensado ou distendido, tanto no que diz respeito a sua morfologia, organização, função e replicação, quanto a sua variação e evolução. A análise cromossômica sempre foi um dos pontos estimulantes da citologia e da genética, tendo relação entre os estudos taxonômicos e evolutivos, bem como no melhoramento genético e na caracterização do germoplasma (Brammer *et al.*, 2007).

O destaque principal é a citotaxonomia clássica que se caracteriza pela observação do número e da morfologia dos cromossomos mitóticos e do seu comportamento na meiose (Stebbins, 1971). Na citogenética molecular a análise cromossômica, tem sido de grande importância para o entendimento da evolução, genética e estabilidade cariotípica dos materiais estudados. Por muito tempo a caracterização cromossômica foi baseada especialmente em parâmetros morfológicos, como o tamanho dos braços, posição dos centrômeros e localização das constrições secundárias. Com a implantação de técnicas de bandeamento, que permitem a visualização de blocos de coloração diferenciada (banda), a caracterização cromossômica foi melhorada significativamente (Brasileiro-Vidal e Guerra, 2002).

Os estudos cariológicos no Brasil especialmente a partir dos anos noventa passaram a abordar aspectos da evolução cariotípica em diversos grupos de plantas no país. Melo *et al.* (1997) reconheceram diversas linhagens evolutivas no gênero *Passiflora* com a utilização de técnicas de coloração convencional e bandeamento C. Nos últimos anos, a citogenética alcançou importantes progressos relacionados ao desenvolvimento da biologia molecular, o que permitiu o aparecimento de novas e

diversificadas técnicas citológicas, como a hibridização fluorescente *in situ* ou FISH (Pedrosa *et al.*, 2002). Essas técnicas vêm permitindo um detalhamento minucioso dos cariótipos, admitindo o reconhecimento de pequenas variações cromossômicas, difíceis de serem detectadas com técnicas convencionais. Contudo, o alto custo em drogas e dos equipamentos de laboratório torna restrita sua aplicação a grupos com interesse econômico já comprovado. Desse modo, a variabilidade no número e na morfologia cromossômica continuam sendo amplamente utilizadas nas análises cariológicas (Guerra, 2000; Guerra, 2008). Dados obtidos com a coloração convencional têm permitido um entendimento de alterações numéricas e estruturais na evolução cariotípica no gênero *Habenaria* (Felix & Guerra, 1998) e no reconhecimento do número básico na subtribo Oncidinae (Felix & Guerra, 2000).

Os cromossomos constituem o próprio material genético e, portanto, alterações destes são importantes para o destino do indivíduo e para o rumo evolutivo das espécies. A análise comparativa dos dados citogenéticos em espécies aparentadas muitas vezes permite distinguir as características de cada espécie, e aquelas que são comuns a todas ou a maioria delas (Guerra, 1988; Stebbins, 1971). As alterações cromossômicas podem afetar a adaptação do indivíduo, alterando sua expressão gênica, além de ajustar a adaptação da sua descendência, podendo ainda transformar uma população em subpopulações cromossomicamente incompatíveis, contribuindo assim para a especiação. O número cromossômico é uma característica de cada espécie podendo variar entre as espécies do mesmo gênero e ainda entre citotipos de uma mesma espécie (Grant, 1989).

Desde o início do século XX, a Citogenética vem sendo amplamente utilizada em trabalhos que envolvem caracterização taxonômica, estudos de evolução e filogenia (Stuessy, 1990). A citogenética vegetal também é um instrumento importante para o melhoramento de plantas. A identificação de alterações cromossômicas meióticas na análise de híbridos e de seus descendentes permite identificar a ocorrência de homeologia cromossômica entre os genomas parentais (Guerra, 2004). Além disso, os dados cariológicos têm contribuído de forma expressiva para a caracterização taxonômica em diversos níveis, como na delimitação de subfamílias, tribos e subtribos (Felix & Guerra, 2000, 2005), e táxons infra-genéricos, como na seção do gênero *Habenaria* (Felix & Guerra, 1998).

2.2.1. Citogenética Pleurothallidinae

3. REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

- BARROS, F. Notas taxonômicas para espécies brasileiras dos gêneros *Epidendrum*, *Platystele*, *Pleurothallis* e *Scaphyglottis* (Orchidaceae). **Acta Botanica Brasilica** v.10(1), p. 139-151,1996.
- BARROS, F. Notas taxonômicas sobre espécies brasileiras dos gêneros *Catasetum*, *Isabelia*, *Veyretia*, *Acianthera* e *Anathallis* (Orchidaceae). **Hoehnea**, 2003.
- BLUMENSCHHEIN, A.. **Estudos citológicos na família Orchidaceae**. Doctoral thesis. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1957.
- BOCAYUVA, M. F. A família Orchidaceae no Parque Natural Municipal da Prainha, Rio de Janeiro, Brasil. **Dissertação de Mestrado**, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Escola Nacional de Botânica Tropical, Rio de Janeiro, p. 115, 2005.
- BRAMMER, S. P. *et al.* **Citogenética vegetal: da era clássica a molecular**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2007. 9 p. html. (Embrapa Trigo. Documentos Online, 85). Disponível em: <http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p_do85.htm>. Acesso em 14 de set., 2008.
- BRASILEIRO- VIDAL, A. N.; GUERRA, M. **Citogenética Molecular em Cereais**. In: BRAMMER, S. P.; IORCZESKI, E. J. (Org.). Atualização em técnicas celulares e moleculares aplicadas ao melhoramento genético vegetal. Passo Fundo: EMBRAPA trigo, p. 277-298, 2002.
- CAMERON, K. M. & CHASE, M. W. **Phylogenetic relationships of Pogoniinae (Vanilloideae, Orchidaceae): an herbaceous example of the eastern North America-eastern Asia phytogeographic disjunction**. *Journal of Plant Research*. v. 112, p. 317-329, 1999.
- CAMERON, K. M., CHASE, M. W., WHITTEN, W.M., KORES, P. J., JARRELL, D. C., ALBERT, V. A., YUKAWA, T., HILLS, H. G., and GOLDMAN, D. H. **A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: evidence from *rbcL* nucleotide sequences**. *American Journal of Botany* v.86, p. 208-224, 1999.
- CHAN, C. L. **The species concept**, pp. 27 *in*: *Orchids of Borneo*. The Sabah Society and Kew: Bentham-Moxon Trust, v. 1, 1994.

- CHASE, M.W. **Molecular systematic, parcimony and orchid classificação.** *In:* PRIDGEON, A.M., CRIBB, P.J., Chase, M.W. and RASMUSSEN, F.N. (eds.). *Genera Orchidacearum*, Oxford. University Press, Oxford, UK, v. 1, p. 83, 2001.
- CHASE, M. W., CAMERON, K. M., BARRETT, R. L. & FREUDENSTEIN, J.V. **DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification.** *In:* K.W. Dixon, S.P.Kell, R.L.Barrett & P.J. Cribb (eds). *Orchid conservation.* Natural History Publications, Sabah, pp. 69-89, 2003.
- CHASE, M. W., SOLTIS, D. E., 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., and PIRES, J. C. **Higher-level systematics of the monocotyledons: An assessment of current knowledge and a new classification.** Pp. 3-16, *in:* WILSON, K. L., & MORRISON, D. A. (eds), *Monocots: Systematics and Evolution.* CSIRO, Collingwood, 2000.
- CHRISTENSON, E. Orchidaceae. *In:* MORI, S.A., HENDERSON, A., STEVENSON, D.W. & SCOTT, N.H. (eds.), **Flowering plants of the Neotropics.** Princenton University press, Princenton and Oxford, p. 465-468, 2004.
- CLEMENTS, M.A. and JONES, D.L. **Nomenclatural changes in the Dendrobieae (Orchidaceae)** 1: The Australasian Region. *Orchadian*, v. 13 (11), p. 485-497, 2002.
- CRIBB PJ, CHASE MW. **Distribution.** *In:* Pridgeon AM, Cribb PJ, Chase, MW, Rasmussen FN, eds. *Genera Orchidacearum.* Oxford: Oxford University Press, 3. 2005.
- COGNIAUX, A.C. Orchidaceae, Tribus VI: Pleurothallidinae. *In:* C.F.P. Martius, A.W. Eichler & I. Urban (eds.). **Flora Brasiliensis.** F. Fleischer, Monarchii, v. 3(4), p. 320-646, 1896.
- COGNIAUX, A. Orchidaceae. Pp. 1-672. *In:* C.F.P. MARTIUS, A.G. EICHLER & I. URBAN (eds.). **Flora brasiliensis** 3(4). Monachii, Typographia Regia, 1893-1896.
- COGNIAUX, A. Orchidaceae. Pp. 1-664. *In:* C.F.P. Martius, A.G. Eichler & I. Urban (eds.). **Flora brasiliensis** 3(5). Monachii, Typographia Regia, 1898-1902.
- COGNIAUX, A. Orchidaceae. 604 p. *In:* C.F.P. MARTIUS; A.G. EICHLER & I. URBAN (eds.). **Flora brasiliensis** 3(6). Monachii, Typographia Regia, 1904-1906.

- CRIBB, P.J. and CHASE, M.C. Epidendroideae (part one). *In*: PRIDGEON, A.M., CRIBB, P.J., Chase, M.W. and RASMUSSEN, F.N. (eds.). **Genera Orchidacearum**. v. 4. Oxford University Press, New York, p 3-7, 2005.
- DAHLGREN, R. M. T., CLIFFORD, H. T., & YEO, P. F. **The Families of the Monocotyledons**. Springer, Berlin., 1985.
- JUSSIEU, A. L., **Genera Plantarum: secundum ordines naturalis disposita, juxta methodum in: Horto régio parisiensi exaratum, anno M.DCC.LXXIV**. Parisiis: apud viduam herissant et Theopillum Barrois, 1789.
- DRESSLER, R. L. **The Orchids: natural history and classification**. Harvard University, 1981.
- DRESSLER, R. L. **Phylogeny and Classification of the Orchid Family**. Dioscorides Press, Portland, v. 314 p, 1993.
- FELIX, L. P. and GUERRA, M. Chromosomal variability and the basic number of the subfamily Epidendroideae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. p. 1-54. Submetido.
- FELIX, L. P. & GUERRA, M. Basic chromosome numbers of terrestrial orchids. **Pl. Syst. Evol.** 254: 131-148, 2005.
- FELIX, L. P. Citogenética e citotaxonomia de orquídeas do Brasil, com ênfase no gênero *Habenaria* Willd. (Tese). Recife. UFPE. 221p., 2001.
- FELIX, L. P. & GUERRA, M. Cytogenetics and Cytotaxonomy os Some Brazilian Species of Cymbidoid Orchids – *in*: **Genetics and Molecular Biology**, 23, 4, 957-978, 2000.
- FELIX, L. P. & GUERRA, M. Cytogenetic studies on especies of *habenaria* (Orchidaceae) occurring in the Northeast of Brazil. **Lindleyana**. São Paulo: American Orchid Society, v.13, p. 224-230, 1998.
- FORSTER, W. Estudo taxonômico das espécies com folhas planas a conduplicadas do gênero *Octomeria* R. Br. (Orchidaceae). **Tese de Doutorado**, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2007.

- FREUDENSTEIN V. J., VAN DEN BERG C, GOLDMAN D. H, KORES P. J., MOLVRAY, M., CHASE M.W. An expanded plastid dna phylogeny of orchidaceae and analysis of jackknife branch support strategy. **American Journal of Botany** 91(1): 149-157, 2004.
- FREUDENSTEIN, J. V., F. N. RASMUSSEN and E. M. HARRIS. The evolution of anther morphology in orchids - incumbent anthers, superposed pollinia, and the vandoid complex. **American Journal of Botany** v. 89, p.1747-1755, 2002.
- FREUDENSTEIN, J.V. and RASMUSSEN, F.N. What does morphology tell us about orchid relationships? A cladistic analysis. **Am. J. Bot.** 86:225-248, 1999.
- FREUDENSTEIN, J.V. and RASMUSSEN, F.N. Sectile pollen and relationships in Orchidaceae. **Plant Syst. Evol.** V. 205, p. 125-146, 1997.
- GARAY, L.A. **On the origin of the orchidaceae.** Botanical Museum Leaflets Of Harvard University; v.19(3), p.57-96,1960.
- GEMTCHÚJNICOV, I.D., **Manual de taxonomia vegetal.** Plantas de interesse econômico, agrícolas, ornamentais e medicinais. Ed. Agronômica Ceres, São Paulo, 1976.
- GOMES, R.S., **Artificial key to the genera of Pleurothallidinae.** In: A.M. Pridgeon, P.J. Cribb, M.W. Chase, & F.N. Rasmussen (eds.) *Genera Orchidacearum*. v. 4. Oxford University Press, New York. p. 325-328, 2005.
- GONÇALVES, S.M. & WAECHTER, J.L. Notas taxonômicas e nomenclaturais em espécies brasileiras de *Acianthera* (Orchidaceae). **Hoehnea** v.31 (2), p.113-117, 2004.
- GOVAERTS, R., M. A. CAMPACCI, D. HOLLAND BAPTISTA, P. CRIBB, A. GEORGE, K. KREUZ, AND J. J. WOOD. **World checklist of Orchidaceae.** Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew,UK, 2005.Website, <http://www.kew.org/wcsp/monocots/> [accessed 10 December 2009].
- GRANT, V. **Especiacion vegetal.** Mexico: Noriega Editores, 587p., 1989.
- GUERRA, M., Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implications. **Cytogenetic and Genome Research.** v. 120, p. 339 – 350, 2008.
- GUERRA, M. **FISH - conceitos e aplicações na citogenética.** Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética. 184p., 2004.

- GUERRA, M.; NOGUEIRA, M. T. M. The cytotaxonomy of Emilia (Asteraceae: Senecioneae) species occurring in Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, Vienna, v. 170, p. 229-236, 2001.
- GUERRA, M., Chromosome number variation and evolution in Monocots. Pp. 127-136. In: K. L. Wilson & D. A. Morrison (Eds.). **Monocots: Systematics and Evolution**. CSIRO, Melbourne, 2000.
- GUERRA, M. **Introdução a Citogenética Geral**, Editora Guanabara Koogan. Rio de Janeiro, RJ, 1988.
- HOEHNE, F. C. **Flora Brasílica**, Fascículo 1, v. 12.1; 1 a 12 – Orchidaceae, Introdução, 1940.
- HOEHNE, F.C. Orchidaceae. In: HOEHNE, F.C. (Ed.). **Flora Brasílica**, v. 12, 224 p., 1942.
- HOEHNE, F.C. Orchidaceae. In: HOEHNE, F.C. (Ed.). **Flora Brasílica**, v. 12, 389 p., 1945.
- HOEHNE, F.C. **Iconografia das Orchidaceas do Brasil**. São Paulo, Secretaria da Agricultura, 1949.
- HOEHNE, F. C. **Flora Brasílica**, Fascículo 10, v. 12.7; 140 – *Maxillaria heterophylla* p. 313, 1953.
- IUCN/SSC Orchid Specialist Group Orchids – **Status Survey and Conservation Action Plan.**, 1996.
- JUDD, W. S., CAMPBELL, C. S., KELLOGG, E. A., & STEVENS, P. F. **Plant Systematics: A Phylogenetic Approach**. Sinauer, Sunderland, Mass, 1999.
- JUDD, W. S., CAMPBELL, C. S., KELLOGG, E. A., STEVENS, P. F. e DONOGHUE, M. J. **Sistemática Vegetal: Um enfoque filogenético**. 3ed. Porto Alegre: Artemed, 612 p., 2009
- LINNAEI, C. **Species Plantarum**: exhibentes plantas rite cognitae, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas...Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753.

- LUER, C. A. Icones Pleurothallidarum I - Systematics of the Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.** 15: 81p., 1986a.
- LUER, C.A. Icones Pleurothallidarum III. Systematics of *Pleurothallis* (Orchidaceae). **Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.** 20, 109p., 1986b.
- LUER, C.A. Icones Pleurothallidarum VIII - Systematics of the *Lepanthopsis*, *Octomeria* subgenus *Pleurothallopsis*, *Restrepiella*, *Restrepiopsis*, *Salpistele* and *Teagueia*. **Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.** 39, 161p., 1991.
- LUER, C.A. Icones Pleurothallidarum IX - Systematics of *Myoxanthus* addenda to *Platystelete*, *Pleurothallus* subgenus *Scopula* and *Scaphosepalum*. Monographs in: **Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.** 44, 128p., 1992.
- LUER, C.A. A systematic method of classification of the Pleurothallidinae versus a strictly phylogenetic method. **Selbyana**, v. 23, p. 57-110, 2002.
- LUER, C. A. Icones Pleurothallidarum XXVI: *Pleurothallis* subgenus *Acianthera* and three allied subgenera; A second Century of News Species of *Stellis* of Ecuador; *Epibator*, *Ophidion*, *Zootrophion*. **Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.** 95, 256 p., 2004.
- LUER, C. A. Icones Pleurothallidarum XXIX. A Third Century of *Stelis* of Ecuador, Systematics of *Apoda-Prorepentia*, Systematics of Miscellaneous Small Genera, Addenda New Genera, Species and Combinations (Orchidaceae). **Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard** v. 112, p.1–130, 2007.
- MAUSETH, J.D. **Botany introduction to plant biology**. 2 ed. Saunders College Publishing, Philadelphia, 1995.
- MELO, N. F., GUERRA, M, BENKO-ISEPPON, A. M., MENEZES, N. L. Cytogenetics and cytotaxonomy of Velloziaceae. **Plant Systematics and Evolution** v. 204, p. 257-273, 1997.
- MILLER, D., WARREN, R. & MILLER, I. **Orquídeas do alto da serra: da Mata Atlântica pluvial do sudeste do Brasil**. 2 ed. Salamandra, Rio de Janeiro, 1996.
- NEYLAND, R., L. E. URBATSCH, AND A. M. PRIDGEON. A phylogenetic analysis of subtribe Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** v.117, p.13–28, 1995.

- NUNES, V.F. e WAECHTER, J.L. Florística e aspectos fitogeográficos de Orchidaceae epifíticas de um morro granítico subtropical. **Pesquisas. Botânica**, n. 48, p. 127-191, 1998.
- PABST, G. F. J. and DUNGS, F. **Orchidaceae Brasiliensis**. Brucke Verlag Kurt Schmersow, Hildeshein, v. 1. 1975.
- PABST, G.F.J. and DUNGS, F. **Orchidaceae Brasiliensis**. Brucke-Verlag Kurt Schmersow, Hildeshein, v. 2. 1977.
- PEDROSA, A.; SANDAL, N.; STOUGAARD, J.; SCHWEISER, D.; BACHMAIR; A. Chromosomal map of the model Legume *Lotus japonicus*. **Genetics, Atlanta**, v.161, p.1661-1672, 2002.
- PRIDGEON, A.M. **The illustrated encyclopaedia of orchids**. Timber Press, Portland, 1992.
- PRIDGEON, A.M., CRIBB, P., CHASE, M. & RASMUSSEN, F.N. **Genera Orchidacearum**. vol. 1. General Introduction, Apostasioideae, Cyripedioideae. Oxford University Press, New York, 1999.
- PRIDGEON, A.M. & CHASE, M.W. Nomenclatural notes on Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Lindleyana**, v. 17, p. 98-101, 2002.
- PRIDGEON, A.M. & CHASE, M.W. A phylogenetic reclassification of Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Lindleyana**, v. 16, p. 235-271, 2001.
- PRIDGEON, A.M., SOLANO, R. & CHASE, M.W. Phylogenetic relationship in Pleurothallidinae (Orchidaceae): combined evidence from nuclear and plastid DNA sequences. **American Journal of Botany**, v. 88 p. 2286-2308, 2001.
- PRIDGEON, A.M.; BLANCO, M.; GOMES, R.S.; GRAYER, R.; HERMANS, J.;STENZEL, H. & VEITH, N.C. **Subtribe Pleurothallidinae**. *In*: A.M. PRIDGEON, P.J. CRIBB, M.W. CHASE & F.N. RASMUSSEN (eds.). **Genera Orchidacearum**. v 4. Oxford University Press, New York, p 319-422, 2005.
- PRIDGEON, A. M., CRIBB, P. J., CHASE, M. W., & RASMUSSEN, F. N. (eds). **Genera orchidacearum. Volume 3. Orchidoideae (Part 2), Vanilloideae**. Oxford University Press, Oxford., 2003.

- RAPINI, A., ANDRADE, M. J. G., GIULIETTI, A. M., QUEIROZ, L. P. & SILVA, J. M. C. Introdução. *In: Giulietti, A. M. et al.*. Plantas raras do Brasil – Belo Horizonte, MG: Conservação Internacional, 496 p., 2009.
- RODRIGUES, J.B. **Genera et Species Orchidearum Novarum**. Rio de Janeiro, Typographia Nacional. v. 1. 206 p., 1877.
- RODRIGUES, J.B. **Revista de Engenharia** 3, 1881.
- RODRIGUES, J.B. **Genera et Species Orchidearum Novarum**. Rio de Janeiro, Typographia Nacional. v.2. 295 p., 1882.
- RODRIGUES, J.B. **Genera et Species Orchidearum novarum** 3, Vellozia 2nd ed. , 1891.
- SMITH, N., MORI, S. A., HENDERSON, A., STEVENSON, D. W., & HEALD, S. V. (eds). **Flowering Plants of the Neotropics**. Princeton University Press, Princeton, 2004.
- SOUZA, V.C. e LORENZI, H. **Botânica Sistemática: Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APGII**. Nova Odessa, São Paulo: Instituto Plantarum, p.291, 2005.
- SOUZA, V.C. e LORENZI, H. **Botânica Sistemática**. Nova Odessa, Instituto Plantarum, 2008.
- STEBBINS, G. L. **Cromossomal variation in higher plants**. Edward Arnold, London, 1971.
- STENZEL, H. Pollen morphology of the subtribe *Pleurothallidinae* Lindl. (*Orchidaceae*). **Grana** v. 39, p. 108-125, 2000.
- STEVENS, P. F. **Angiosperm Phylogeny Website**. Version 3.,13 (Friday) July 2001 - University of Missouri, St Louis, and Missouri Botanical Garden, 2001.
- STEVENSON, D. W., e LOCONTE, H. Cladistic analysis of monocot families. Pp. 543-578, in Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F., & Humphries, C. J. (eds), **Monocotyledons: Systematics and Evolution**. Royal Botanic Gardens, Kew, 1995.
- STUESSY, F.O.D.F. **Plant taxonomy: a sistematic evolution of comparative data**. New York, Columbia University Press, p. 514, 1990.

- VAN DEN BERG, C. **Tribe Epidendroideae**. In: A.M. Pridgeon, P.J. Cribb, M.W. Chase, & F.N. Rasmussen (eds.). *Genera Orchidacearum*. v. 4. Oxford University Press, New York, pp.162-164, 2005.
- VAN DEN BERG, C., BARROS, F., SINGER, R. B., AZEVEDO C. O., CHIRON, G. R., SMIDT, E. C., FORSTER, W., FELIX, L. P., FIGUEIRÊDO, G. R. G. & MONTEIRO, S. H. N. **Orchidaceae**. In: Giulietti, A. M. *et al.*. *Plantas raras do Brasil – Belo Horizonte*, MG: Conservação Internacional, 496 p., 2009.
- VAN DER PIJL, L. and DODSON, C.H. **Orchid Flower - their pollination and evolution**. University of Miami Press, Coral Gables, Florida, 214 p., 1966.
- WAECHTER, J. L. Epiphytic orchids in eastern subtropical South America. In: 15th World Orchid Conference, 1998, Rio de Janeiro. *Proceedings*. **Turriers: Naturalia**. p. 332-341, 1996.
- WAECHTER, J. L. Epifitismo vascular em uma floresta de restinga do Brasil Subtropical. **Rev. Ciência e Natura**, v. 20 p. 43-66, 1998.

Varição Numérica e Evolução Cariotípica em espécies da subtribo Pleurothallidinae (Orchidaceae: Epidendroideae)

Irenice Gomes de Oliveira¹, Felipe Nollet Medeiros de Assis¹, Fábio de Barros², Erton Mendonça de Almeida¹, Leonardo Pessoa Felix¹.

1. Laboratório de Citogenética Vegetal, Setor Botânica, Departamento de Fitotecnia, Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal da Paraíba, Campus III, 58.397.000, Areia, PB, Brasil. e-mail: nicecrat@hotmail.com

2. Secção Orquidário, Instituto de Botânica de São Paulo

A subtribo Pleurothallidinae pertence à subfamília Epidendroideae (Orchidaceae), compreende aproximadamente 4100 espécies, distribuídas em 35 gêneros exclusivamente neotropicais, cariologicamente variáveis e com boa representatividade no Brasil. O presente trabalho objetivou analisar através da coloração convencional com Giemsa representantes brasileiros dessa subtribo, visando identificar linhagens cromossômicas relacionadas a ramos monofiléticos desta subtribo, principais mecanismos de evolução cariotípica do grupo e seu número básico. Todas as espécies apresentaram cromossomos pequenos e cariótipos geralmente simétricos, medindo desde 0,61 a 2,3 μm em *Anathallis sclerophylla*. Todos os registros cariológicos foram inéditos, exceto para *Specklinia grobyi* e *Anathallis obovata*. A subtribo mostrou-se bastante variável em relação aos números cromossômicos, com registro de $2n = 20$ em *Specklinia grobyi* e *S. picta*, $2n = 30$ em *Acianthera pubescens* e *Anathallis sclerophylla*, $2n = 32$ em *Stelis sp. nv. aff. expansa*, $2n = 34$ em *S. deregularis*, $2n = 38$ em *Octomeria glazioviana* e *Zootrophion atropurpureum*, $2n = 40$ em *Acianthera ochreatea*, *A. recurva* e *Anathallis obovata*, $2n = 42$ em *Masdevallia infracta*, $2n = 44$ em *Acianthera strupifolia*, *Myoxanthus lonchophyllus* e *Pleurothallopsis nemorosa*, $2n = 46$ em *Acianthera modestissima* e $2n = 50$ em *Anathallis sp.* A poliploidia e disploidia possivelmente parecem ser o principal mecanismo de evolução cariotípica na subtribo e estes mecanismos parecem ser os principais responsáveis pela elevada variação numérica observada em algumas linhagens evolutivas da subtribo. Todas as espécies analisadas apresentaram núcleos interfásicos semi-reticulados com cromatina condensada formando cromocentros de contorno irregular e padrão de condensação prófásica proximal, com regiões pericentroméricas precocemente condensadas em relação aos demais segmentos cromossômicos.

Palavras-chave: Poliploidia, disploidia, número básico, mitoses, citotaxonomia.

INTRODUÇÃO

A subtribo Pleurothallidinae compreende aproximadamente 4100 espécies (Pridgeon *et al.* 2005), distribuídas em 35 gêneros exclusivamente neotropicais. São plantas predominantemente epifíticas de regiões úmidas, embora ocorram mais raramente espécies terrestres e rupícolas (Luer, 1986). Caracterizam-se por apresentar crescimento simpodial, rizoma curto ou mais ou menos rastejante, ramicaules sem pseudobulbos, unifoliados, inflorescências terminal ou raramente lateral, simples ou fasciculada (Dressler, 1993; Stenzel, 2000).

No Brasil, a subtribo Pleurothallidinae está distribuídas em 30 gêneros (Luer, 1986), principalmente da região sudeste do Brasil, restritos principalmente às encostas úmidas e nebulosas da Serra do Mar. Entre esses gêneros, *Pleurothallis sensu lato* destaca-se por apresentar um total de 1120 espécies distribuídas em 28 secções e 106 alianças (Pabst & Dungs, 1975). Além desses, *Stelis* (>500 espécies) (Neyland *et al.* 1995), *Octomeria* (150 espécies) e *Masdevallia* (~30 espécies) se destacam pela riqueza de espécies que ocorrem no Brasil (Pabst & Dungs, 1975).

Apesar de ser relativamente fácil o reconhecimento da subtribo, a delimitação dos gêneros tem sido bastante controversa. Pridgeon *et al.* (2001) realizaram um amplo estudo filogenético molecular da subtribo, onde vários dos gêneros delimitados com base em caracteres da morfologia floral (Luer, 1986) não eram monofiléticos. A partir dessa hipótese de filogenia, foi proposta uma nova delimitação taxonômica para os gêneros de Pleurothallidinae que passou a compreender um total de ~35 gêneros (Pridgeon & Chase, 2001, 2002), ao invés dos 29 anteriores da classificação de Luer (1986).

Pridgeon & Chase (2001), apresentaram uma análise filogenética da subtribo Pleurothallidinae, baseada em dados macromoleculares, permitindo assim uma reorganização dos gêneros da subtribo sendo as principais mudanças atribuídas à subdivisão do gênero *Pleurothallis sensu lato* que teve muitas de suas espécies transferidas para os gêneros *Acianthera* Scheidw., *Anathallis* Barb. Rodr., *Anthereon* Pridgeon & M.W. Chase, *Phloeophila* Hoene & Schltr., *Specklinia* Lidl. e *Stelis* Sw. (Barros, 2003).

A subtribo é pouco conhecida cariologicamente, o que tem dificultado a interpretação das relações taxonômicas e filogenéticas entre diferentes gêneros e entre espécies de grandes gêneros. Apenas cerca de 1% das espécies de Pleurothallidinae foram citologicamente analisadas, com números cromossômicos variando entre $2n = 20$ em *Specklinia grobyi*, a $2n = 84$ em *Pleurothallis bivalvis*. Números intermediários como $2n = 28, 30, 32, 40$, também são freqüentes na subtribo (Felix, 2001). Essa escassez de dados cromossômicos aliada a grande variabilidade numérica, tem dificultado a indicação do número básico da subtribo e de seus principais gêneros.

Apesar da escassez de registros cariológicos, a variabilidade numérica observada em alguns clados da árvore filogenética proposta por Pridgeon *et al.* (2001), parece haver uma grande variabilidade de números cromossômicos, embora inexistam dados cariológicos para a maioria dos ramos (Figura 3). O presente trabalho consiste na análise comparativa baseadas em coloração convencional com Giemsa em 18 espécies brasileiras da subtribo Pleurothallidinae, objetivando relacionar a variabilidade cromossômica observada com linhagens monofiléticas da subtribo, em especial aquelas relacionadas a táxons brasileiros.

MATERIAL E MÉTODOS

A maioria das espécies foi cedida para cultivo pelo Instituto de Botânica de São Paulo ou coletada diretamente no campo, todas provenientes do território brasileiro, das regiões Norte, Nordeste, Sul e Sudeste. A tabela 1 foi organizada de forma a relacionar todas as espécies analisadas de acordo com o tratamento filogenético proposto por Pridgeon *et al.* (2001), Pridgeon & Chase (2001, 2002) e os binômios e nomes de autores compilados de acordo com o World Checklist of Orchidaceae (Govaerts *et al.*, 2009). Além da Tabela 1 foi organizada uma segunda tabela (Tabela 2), com base em nossos próprios resultados e em dados compilados da literatura, contidos nos índices de números cromossômicos de Goldblatt (1985) Tanaka & Kamemoto (1984) e Goldblatt & Johnson (1994). Quando possível, para cada gênero foi indicado o número cromossômico básico, que em geral correspondeu ao número mais freqüente no gênero. Uma outra evidência que auxiliou na indicação do número básico, foi a existência de

alguma relação com o número mais freqüente em gêneros localizados na base do cladograma da subtribo de Pridgeon *et al.* (2001).

Para as análises mitóticas foram adotadas as recomendações de Guerra & Sousa (2002) para coloração convencional. Raízes com cerca de três centímetros foram coletadas e submetidas ao pré-tratamento com 8-hidroxiquinoleína (0,002M) em geladeira durante 24 horas, sendo em seguida fixadas em Carnoy 3: 1 por 18-24 horas e estocadas a -20° no próprio fixador, para posterior análise. Para o preparo das lâminas, as raízes foram lavadas duas vezes em água destilada por cinco minutos, hidrolisadas em ácido clorídrico 5N por 20 minutos, novamente lavadas em água destilada por cinco minutos e o meristema esmagado em ácido acético 45%. As lâminas foram congeladas em nitrogênio líquido, para remoção da lamínula, e em seguida, coradas convencionalmente com Giemsa 2% e montadas em Entellan.

Para a determinação ou confirmação do número cromossômico foram analisadas um mínimo de cinco metáfases por espécie. As melhores células foram fotografadas com uma câmera digital Olympus® D-54 adaptada a um microscópio Olympus BX41. Para as medições cromossômicas, foram utilizadas as cinco melhores células, utilizando o programa Image Tool (Donald *et al.*, 2007).

RESULTADOS

Todas as espécies analisadas apresentaram núcleos interfásicos semi-reticulados (Figuras 1G, 1E, F, H) com cromatina condensada formando cromocentros de contorno irregular e padrão de condensação profásica proximal, com regiões pericentroméricas precocemente condensadas em relação aos demais segmentos cromossômicos. Algumas espécies como *Acianthera modestissima* (Figura 1A), *A. strupifolia* (Figura 1E), *Myoxanthus lonchophyllus* (Figura 2A), *Pleurothallopsis nemorosa* (Figura 2C) e *Stelis* sp. (Figura 2H), apresentaram caracteristicamente um a vários pares cromossômicos de condensação tardia em relação aos demais cromossomos do complemento. Em geral as espécies exibiram cariótipos simétricos, exceto *A. modestissima* (Figura 1A), *Pleurothallopsis nemorosa* (Figura 1C) e *M. lonchophyllus* (Figura 2A) e *Anathallis sclerophylla* (Figura 1H), que tiveram cariótipos levemente assimétricos, com um conjunto cromossômico ligeiramente maior que os demais cromossomos do

complemento. Os cromossomos foram geralmente pequenos variando de 0.84 μm em *Stelis* sp. nv. aff. *expansa* a 2.30 μm em *Anathallis sclerophylla*.

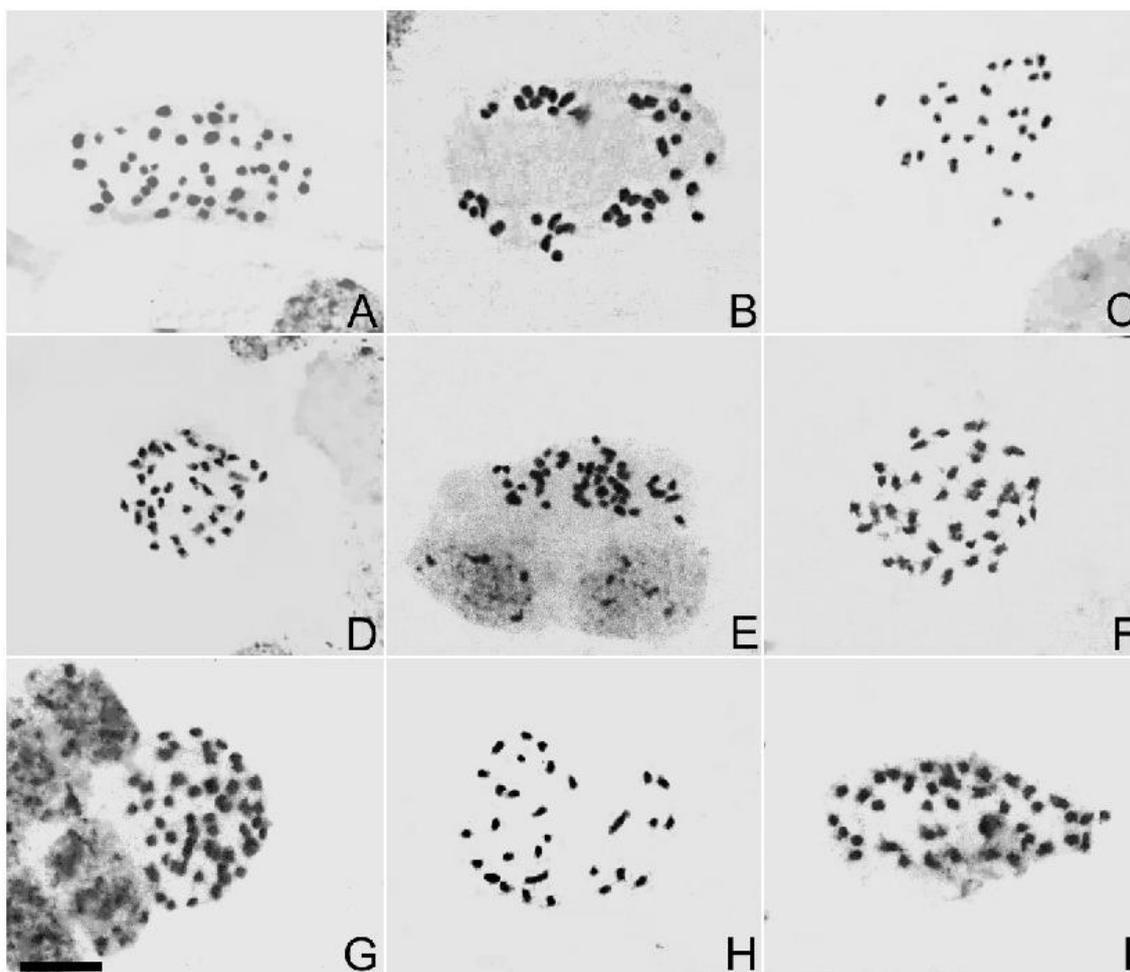


Figura 1: Metáfases mitóticas de espécies da subtribo Pleurothallidinae. **A.** *Acianthera modestissima* ($2n = 46$); **B.** *A. ochreatea* ($2n = 40$); **C.** *Acianthera* sp. aff. *pubescens* ($2n = 28$); **D.** *A. recurva* ($2n = 40$); **E.** *A. strupifolia* ($2n = \text{ca. } 42$); **F.** *Anathallis obovata* ($2n = 40$); **G.** *Anathallis* sp. ($2n = 50$); **H.** *A. sclerophylla* ($2n = 30$); **I.** *Masdevallia infracta* ($2n = 42$). A barra em G corresponde a 10 μm .

O grupo mostrou-se bastante variável em relação aos números cromossômicos, apresentando espécies com $2n = 20$ como *Specklinia grobyi* e *S. picta* a $2n = 50$ em *Anathallis* sp. Os números, medidas cromossômicas e contagens prévias de todas as espécies analisadas encontram-se sumarizados na Tabela 1.

No gênero *Acianthera*, $2n = 28$ ocorreu em *Acianthera* aff. *pubescens* (Figura 1C), $2n = 40$ em *A. ochreatea* (Figura 1B), e *A. recurva* (Figura 1D), $2n = 44$ em *A. strupifolia* (Figura 1E) e $2n = 46$ em *A. modestissima* (Figura 1A). Esta última e *A. recurva* se destacaram por apresentar, mesmo em metáfase, um conjunto de

cromossomos menores e de condensação tardia. Em *Anathallis*, os números foram bastante divergentes, com $2n = 30$ em *A. sclerophylla* (Figura 1H), $2n = 40$ em *A. obovata* (Figura 1F) e $2n = 50$ em *Anathallis* sp. (Figura 1G). A única espécie analisada do gênero *Masdevallia*, exibiu $2n = 42$ (Figura 1I). Nas demais espécies, $2n = 20$ ocorreu em *Specklinia grobyi* (Figura 2D), e em *Specklinia picta* (Figura 2E), $2n = 30$ em *Stelis deregularis* (Figura 2F), $2n = 32$ em *Stelis* sp. *nv. aff. expansa* (Figura 2G), $2n = 38$ em *Octomeria glazioveana* (Figura 2B), e *Stelis* sp. (Figura 2H), $2n = 42$ em *Masdevallia infracta* (Figura 1 I) e $2n = 44$ em *Myoxanthus lonchophyllus* (Figura 2A), e *Pleurothallopsis nemorosa* (Figura 2C). *Myoxanthus lonchophyllus*, *Octomeria glazioveana*, *Pleurothallopsis nemorosa*, e *Stelis* sp., exibiram cromossomos de condensação tardia.

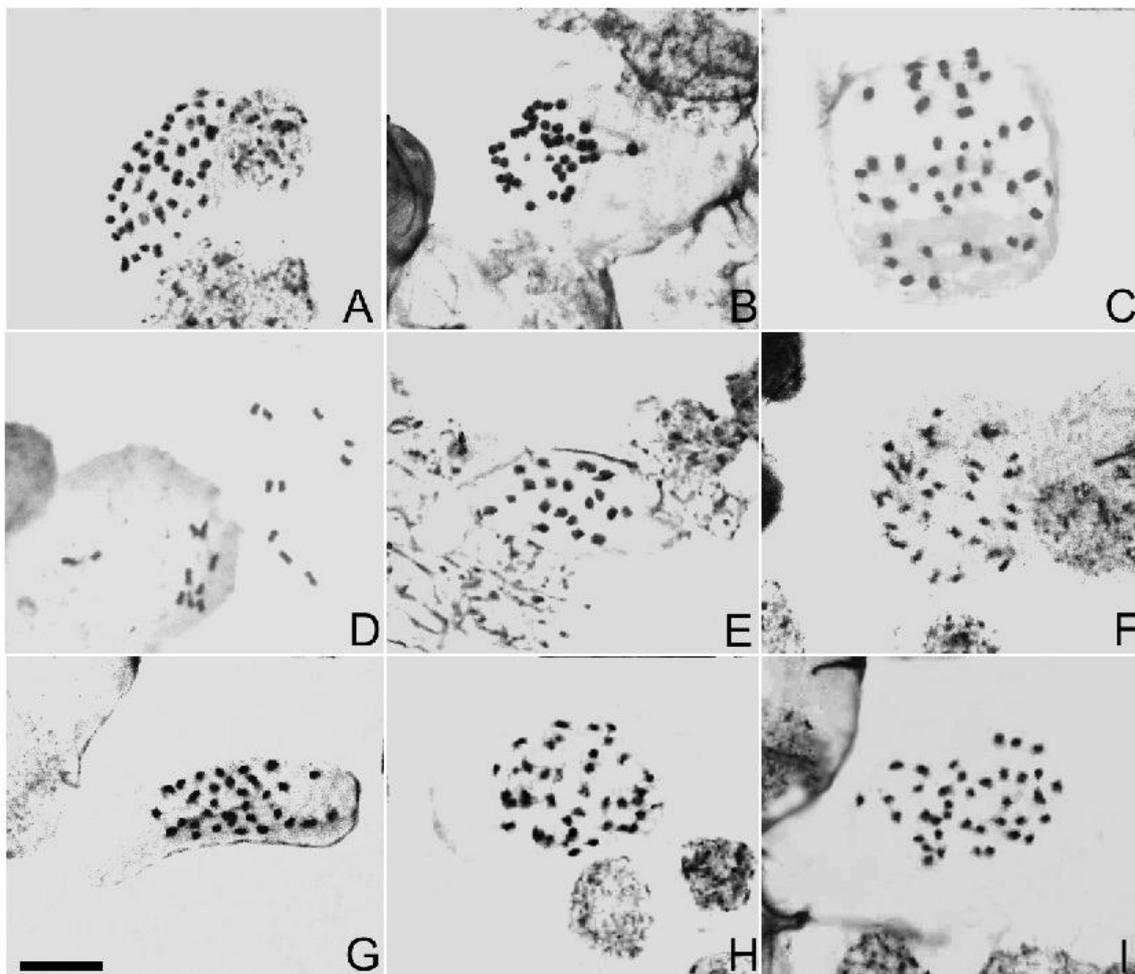


Figura 2: Metáfases mitóticas de espécies da subtribo Pleurothallidinae. **A.** *Myoxanthus lonchophyllus* ($2n = 44$); **B.** *Octomeria glazioveana* ($2n = 38$); **C.** *Pleurothallopsis nemorosa* ($2n = 44$); **D.** *Specklinia grobyi* ($2n = 20$); **E.** *Specklinia picta* ($2n = 20$); **F.** *Stelis deregularis* ($2n = 34$); **G.** *Stelis* sp. *nv. aff. expansa* ($2n = 32$); **H.** *Stelis* sp. ($2n = 38$); **I.** *Zootrophion atropurpureum* ($2n = 38$); A barra em G corresponde a 10 μm .

DISCUSSÃO

Todas as contagens cromossômicas do presente trabalho são inéditas, exceto para *Anathallis obovata* e *Specklinia grobyi*. Esta última teve seu registro prévio (Nakata & Hashimoto, 1983), confirmado na presente análise, mas para *Anathallis obovata*, o registro de $2n = 40$ do presente trabalho divergiu do registro prévio de $2n = 42, 43, 45$, observado em cinco indivíduos coletados na Bolívia (Nakata & Hashimoto, 1983). Esse último registro indica que a ocorrência de variações numéricas intraespecíficas em Pleurothallidinae é relativamente freqüente, uma vez que em pelo menos mais uma espécie analisada por Nakata & Hashimoto (1983), *Pleurothallis revoluta*, também foram observados diferentes números entre diferentes indivíduos. É provável que e a ampla variação de números cromossômicos a própria diversidade taxonômica da subtribo Pleurothallidinae possa ao menos parcialmente estar relacionada à variabilidade numérica intraespecífica observada em algumas espécies dessa subtribo (Tabela 2). Variações numéricas em populações naturais constituem um eficiente mecanismo de isolamento reprodutivo, com destacado papel na especiação (Levin, 2002).

A subtribo Pleurothallidinae possui uma variação numérica surpreendente, mesmo para a família Orchidaceae, um grupo reconhecidamente variável em termos de números cromossômicos. De um total de 45 espécies analisadas, são conhecidos 22 diferentes números cromossômicos, dos quais apenas os gêneros *Pleurothallis* e *Stellis*, com nove e 10 espécies analisadas respectivamente, possuem juntos 17 diferentes números cromossômicos. *Habenaria*, da subfamília Orchidoideae, possui espécies neotropicais notavelmente variáveis em termos de números cromossômicos (Felix & Guerra, 1998), o que suporta a polifilia do gênero (Felix & Guerra, 2005; Bateman *et al.*, 2003). Contudo, Pleurothallidinae, embora numericamente variável, constitui um grupo monofilético (Pridgeon *et al.*, 2001). Nesse caso, a escassez de informações cromossômicas poderá dificultar a interpretação da filogenia da subtribo. Em geral grandes gêneros de Pleurothallidinae mesmo após a ampla distribuição de espécies proposta por Pridgeon e Chase (2001, 2002), são bastante variáveis em termo numérico (Figura 3). Algumas vezes, linhagens monofiléticas podem ser caracterizadas por um número ou por um determinado padrão de evolução cromossômica numérica. Na família

Amaryllidaceae, por exemplo, o gênero *Hippeastrum* é fortemente caracterizado por $x=11$ (Poggio *et al.*, 2007), enquanto *Zephyranthes* é numericamente bastante variável (Coe, 1954). Os dois gêneros constituem linhagens monofiléticas da tribo Hippeastreae (Meerow *et al.*, 2000), embora possuam distintos padrões de evolução cariotípica.

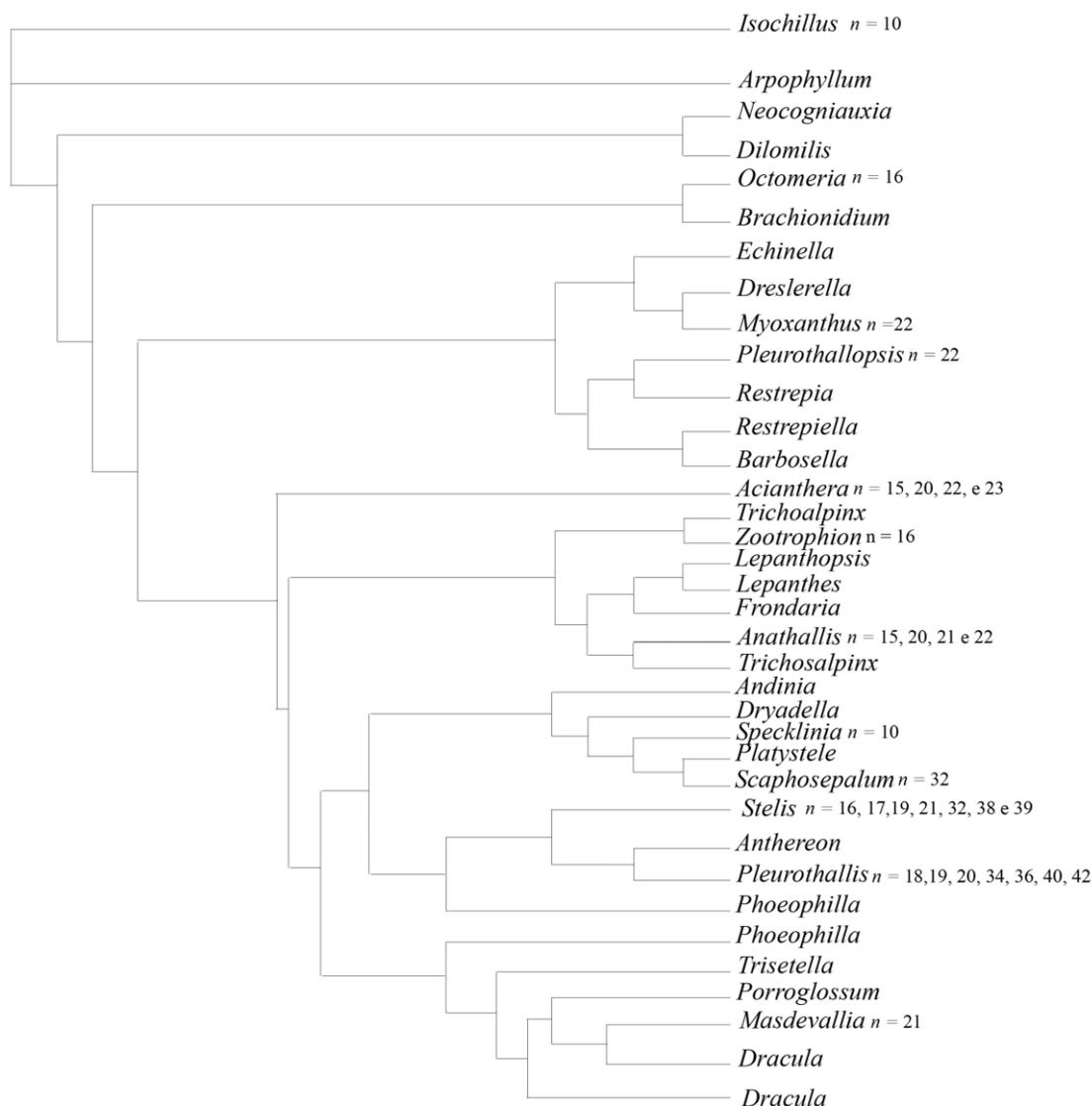


Figura 3. Cladograma da Subtribo Pleurothallidinae baseado em Pridgeon *et al.* (2001) evidenciando gêneros com registros cariológicos.

Os gêneros *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Pleurothallopsis* e *Zootrophion*, não possuíam registros prévios na literatura. De um total de 35 gêneros reconhecidos para a subtribo (Chase *et al.*, 2003), há registros cromossômicos para apenas nove, incluindo os quatro gêneros analisados pela primeira vez no presente trabalho (Tabela 2). Espécies

de orquídeas neotropicais são freqüentemente pouco estudadas em termos cariológicos, o que se reflete algumas vezes, na dificuldade de se compreender a filogenia e relações taxonômicas dessas espécies.

A subtribo Pleurothallidinae constitui um grupo taxonomicamente bastante complexo e tem passado por importantes tratamentos taxonômicos com base em hipóteses de filogenia (Pridgeon *et al.*, 2001). As novas combinações envolvem principalmente a transferência de muitas espécies brasileiras de *Pleurothallis sensu* Luer (1986) para os gêneros *Acianthera*, *Anathallis*, *Stelis* e *Specklinia*, entre outros (Pridgeon & Chase, 2001, 2002; Barros, 2003, 2005; Borba, 2003). Essas novas combinações evitam a formação de grupos parafiléticos e constituem ramos geralmente bem suportados em termos de *bootstrap* (Pridgeon *et al.*, 2001). Na subtribo, os gêneros *Anathallis*, *Pleurothallis* e *Stelis* se destacaram por apresentar uma variação cromossômica numérica notável, indicando que as diversas linhagens que compõem esses gêneros possuem números cromossômicos recorrentes. No gênero *Brachyscome* (Asteraceae), observou-se também diferentes linhagens apresentando os mesmos números cromossômicos, ou de diferentes números em uma mesma linhagem, sugerindo também a ocorrência de evolução paralela para este estado de caráter (Watanabe *et al.*, 1999). Por outro lado, *Acianthera*, com 131 espécies e 11 com registros cariológicos, parece ser um gênero mais homogêneo em termos de números cromossômicos, com $n = 20$ na maioria das espécies. Esse número é comum em outros gêneros de Pleurothallidinae e mais freqüentemente observado na subfamília Epidendroideae e do próprio gênero *Anathallis* (Felix & Guerra, submetido). *Acianthera* apesar de ser um gênero miófilo de polinização cruzada, suas espécies apresentam elevada variabilidade genética dentro de populações rupícolas e moderada diferenciação entre populações, sugerindo que diferentes populações poderiam ser cromossomicamente auto-compatíveis, contribuindo assim para a diversidade morfológica do gênero (Ribeiro *et al.*, 2006), em detrimento da variabilidade cariotípica.

O gênero *Specklinia*, com 90 espécies no total e apenas duas analisadas, apresentou $2n = 20$ em populações da Bolívia de *S. grobyi* (Nakata & Hashimoto, 1983) e em nossa amostra de São Paulo, e em uma população do Amazonas de *S. picta*. Curiosamente, na subfamília Epidendroideae, esse mesmo número ocorre em uma

espécie de *Liparis* da subtribo Liparidinae e em *Calanthe* da subtribo Collabiinae, sugerindo que esse número estaria ligado ao cariótipo ancestral da subtribo Pleurothallidinae. Todavia, esses números podem corresponder a uma redução displóide ascendente a partir de um número básico ancestral $x = 7$ proposto para a família Orchidaceae como um todo (Felix & Guerra, 2000; 2005), ou ser originário de disploidia descendente, neste caso a partir de um poliplóide secundário com $n = 14$. Para comprovação de qualquer uma dessas hipóteses, seria desejável a ocorrência de um desses números haplóides em uma linhagem basal da subtribo, como nos gêneros *Octomeria* e *Brachionidium*. Entretanto, o único registro para *Octomeria* é o da presente amostra com $2n = 38$ e *Brachionidium* não tem registro cromossômico.

Uma observação sumária nos poucos dados cariológicos disponíveis para a subtribo Pleurothallidinae é fortemente sugestiva de que o grupo tem um número básico relacionado a $n = 20$ que ocorre em aproximadamente 22% das espécies com registros de números cromossômicos, ou de $x = 10$ observado em *Specklinia*. Algumas vezes uma série poliplóide pode ser obscurecida por disploidias ascendentes ou descendentes (Brandham, 1999), originando uma segunda série poliplóide derivada da primeira que, segundo Guerra (2008) ocorre em espécies filogeneticamente relacionadas pelo aumento ou diminuição no número cromossômico haplóide, além de imprimir ao cariótipo de algumas dessas espécies acentuada assimetria. Cariótipos assimétricos são geralmente derivados de cariótipos mais simétricos. Nesse caso, *Acianthera strupifolia* ($2n = 44$), *Acianthera modestissima* ($2n = 46$), *Myoxanthus lonchophyllus* ($2n = 44$) e *Pleurothallopsis nemorosa* ($2n = 46$) que possuem cariótipos ligeiramente assimétricos podem representar linhagens displóides ascendentes originárias a partir de ancestrais com $n = 20$ ou 21 observados em vários gêneros da subtribo. Outras disploidias ascendentes na subtribo são reportadas na literatura, como em *Anathallis brevipes* ($2n = 43$), *Anathallis obovata* ($2n = 42$) e *Stelis segoviensis* ($2n = 42$) (Tanaka & Maekawa, 1983; Nakata & Hashimoto, 1983). Outras linhagens como *Zootrophion atropurpureum* ($2n = 38$), *Pleurothallis ruscifolia* ($2n = 38$) e *Stelis pachyglossa* ($2n = 38$), dentre outras, representam uma linhagem que pode ter surgido por disploidia descendente, de $n = 20$ para $n = 19, 18$, encontrados em aproximadamente 40% dos representantes atuais.

Em síntese, a elevada variabilidade cromossômica numérica observada na subtribo Pleurothallidinae é sugestiva de uma intensa variação disploide para mais ou para menos. As poliploidias parecem ser mais raras, mas podem ser observadas em *Stelis restrepioides* com $2n = 74, 78$; *S. gelida* $2n = 32, 64$ e *Pleurothallis revoluta* com $2n = 40, 80$ (Nakata & Hashimoto, 1983). Entretanto seria necessário o conhecimento de um número maior de espécies e gêneros de Pleurothallidinae para se ter um cenário mais seguro para evolução cariotípica do gênero.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BORBA, E. L. Novas combinações em *Acianthera* (*Pleurothallis* s. l.; Orchidaceae: Pleurothallidinae) ocorrentes nos campos rupestres brasileiros. **Sitentibus**: série Ciências Biológicas. v. 3 (1/2), p. 22–25, 2003.
- BARROS, F. Notas taxonômicas sobre espécies brasileiras dos gêneros *Acianthera*, *Anathallis*, *Specklinia* e *Heterotaxis* (Orchidaceae). **Hoehnea**. v. 32(3), p. 421-428, 2005
- BARROS, F. Notas taxonômicas sobre espécies brasileiras dos gêneros *Catasetum*, *Isabelia*, *Veyretia*, *Acianthera* e *Anathallis* (Orchidaceae). **Hoehnea**. v. 3. p. 22-25, 2003.
- BATEMAN, R. M., HOLLINGSWORTH P. M., PRESTON, J., YI-BO, L., PRIDGEON, A. M and CHASE, M. W. **Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae)**. Botanical Journal of the Linnean Society, v. **142**, p. 1–40, 2003.
- BRANDHAM, P. **Cytogenetics**. In: PRIDGEON, A. M.; CRIBB, P. J.; CHASE, M. W.; RASMUSSEN, F. N. **Genera Orchidacearum**. v. 1. Oxford Univ. Press, 1999.
- CHASE, M. W., CAMERON, K. M., BARRETT, R. L. and FREUDENSTEIN, J.V. **DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification**. In:

- DIXON, K.W., KELL, S.P., BARRETT, R.L. & CRIBB, P.J. (eds). Orchid conservation. Natural History Publications, Sabah, p. 69-89, 2003.
- COE, G. E. Chromosome Numbers and Morphology in *Habenanthes* and *Zephyranthes*, **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 81: 2, p. 141-148, 1954.
- DONALD C., BRENT D. S., Mc DAVID W. D., GREER D. B. UTHSCSA ImageTool (IT) -Version 3.0 <http://ddsdx.uthscsa.edu/dig/download.html>, 2007.
- DRESSLER, R.L. **Phylogeny and Classification of the Orchid Family** Deoscorides Press. 314p. 1993.
- FELIX L. P. and GUERRA, M. Chromosomal variability and the basic number of the subfamily Epidendroideae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. p. 1-54. Submetido.
- FELIX, L. P. Citogenética e citotaxonomia de orquídeas do Brasil, com ênfase no gênero *Habenaria* Willd. (Tese). Recife. UFPE. 221p. 2001.
- FELIX, L.P. and GUERRA, M. Cytogenetics and Cytotaxonomy os Some Brazilian Species of Cymbidiosis Orchids – *in*: **Genetics and Molecular Biology**, v. 23(4), p. 957-978, 2000.
- FELIX, L.P. & GUERRA, M. Cytogenetic studies on especies of *habenaria* (Orchidaceae) occurring in the Northeast of Brazil. **Lindleyana**. São Paulo: American Orchid Society, v. 13, p. 224-230, 1998.
- FELIX, L. P. and GUERRA, M. **Basic Chromosome numbers of terrestrial orchids**. *Pl. Syst. Evol.* v. 254, p.131 – 148, 2005.
- GOLDBLATT, P. Index to plant chromosome numbers 1982–1983. **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**. v.13, p.1–224, 1985.

- GOLDBLATT, P. and JOHNSON D. E. Index to plant chromosome numbers 1990-1991. **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**. v. 51, p. 1–267, 1994.
- GOVAERTS, R., M. A. CAMPACCI, D. HOLLAND BAPTISTA, P. CRIBB, A. GEORGE, K. KREUZ, AND J. J. WOOD. **World checklist of Orchidaceae**. Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew, UK, 2005. Website, <http://www.kew.org/wcsp/monocots/> [accessed 20 february 2009].
- GUERRA, M., Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implications. **Cytogenetic and Genome Research**. v. 120, p. 339 – 350, 2008.
- GUERRA, M. and SOUZA, M.J. **Como Analisar Cromossomos. Um Guia de Técnicas em Citogenética Vegetal, Animal e Humana**. Ribeirão Preto SP. FUNPEC editora, 131p., 2002.
- LEVIN, D. A., **The role of chromosomal change in plant evolution**, Oxford series in Ecology and evolution, 2002.
- LUER, C. A. Icones Pleurothallidinarum I - Systematics of the Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.** 15: 81 p., 1986.
- MEEROW, A. W., GUY, C. L., LI, Q. and YANG, S. Phylogeny of the American Amaryllidaceae based on rDNA ITS sequences, **Systematic Botany**, American Society of Plant Taxonomists, v. 25(4), p. 708–726, 2000.
- NAKATA, M. and HASHIMOTO, T. Cytological Studies on phanerogams in Southern Peru, III. Chromosomes of some orchid species. **Bull. Natn. Sci. Mus.**, Tokyo, Ser. B, v.18(4), p. 157-169, 1990.
- NAKATA, M. and HASHIMOTO, T. Karyomorphological studies on species of *Pleurothallis*, Orchidaceae. **Ann. Tsukuba Bot. Gard.** v. 2, p.11-32, 1983.

- NEYLAND, R., L. E. URBATSCH, and A. M. PRIDGEON. A phylogenetic analysis of subtribe Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** v. 117, p.13–28, 1995.
- PABST, G. F. J. and DUNGS, F. **Orchidaceae Brasiliensis**. Brucke Verlag Kurt Schmiersow, Hildesheim, v. 1, 1975.
- POGGIO, L., GONZÁLEZ, G. and NARANJO, C. A. Chromosome studies in *Hippeastrum* (Amaryllidaceae): variation in genome size, *Hippeastrum* L. Poggio, **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 155, p. 171–178, 2007.
- PRIDGEON, A.M. and CHASE, M.W. A phylogenetic reclassification of Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Lindleyana**. v. 16, p. 235-271, 2001.
- PRIDGEON, A.M., SOLANO, R. and CHASE, M.W. Phylogenetic relationship in Pleurothallidinae (Orchidaceae): combined evidence from nuclear and plastid DNA sequences. **American Journal of Botany**. v. 88 p. 2286-2308, 2001.
- PRIDGEON, A.M.; BLANCO, M.; GOMES, R.S.; GRAYER, R.; HERMANS, J.; STENZEL, H. and VEITH, N.C. **Subtribe Pleurothallidinae**. In: A.M. PRIDGEON, P.J. CRIBB, M.W. CHASE & F.N. RASMUSSEN (eds.). *Genera Orchidacearum*. Oxford University Press, New York. v. 4, p 319-422, 2005.
- PRIDGEON, A.M. and CHASE, M.W. Nomenclatural notes on Pleurothallidinae (Orchidaceae). **Lindleyana**, v. 17, p. 98-101, 2002.
- RIBEIRO, M. F., KÖHLER, A., BOELTER, C. R. **Polinização de *Acianthera aphtosa* (lindl.) Pridgeon & M. W. Chase (Orchidaceae) por Otitidae (Diptera)** Revista da FZVA. Uruguaiana, v.13, n.2, p. 85-89. 2006.
- STENZEL, H. Pollen morphology of the subtribe Pleurothallidinae Lindl. (Orchidaceae) **Grana**. v. 39(2) p.108-125, 2000.

TANAKA, R. and KAMEMOTO, H. Chromosomes in orchids: counting and number.
in: Arditti, J. ed *Orchid Biology: Reviews and perspectives III*. Ithac: Cornell
University Press. p. 324-401, 1984

TANAKA, R. and MAEKAWA, F. Observation of chromosome in some orchid
species from Peru and Mexico. **Ann Tsukuba Bot Gard.** v. 2, p. 33-45, 1983.

WATANABE, K., YAHARA, T., DENDA, T. and KOSUGE, K., Chromosomal
evolution in the genus *Brachyscome* (Asteraceae, Astereae): statistical tests
regarding correlation between changes in karyotype and habit using phylogenetic
information. **J. Plant Res.** v. 112, p.145-161. 1999.

Tabela 1: Números cromossômicos e espécies analisadas de Pleurothallidinae, procedências, números de coletor, referências e herbário onde cada material está depositado e contagens prévias. PE, CE, BA, RS, MG, SP, PR, AM e AL correspondem aos estados do Brasil, Pernambuco, Ceará, Bahia, Rio Grande do Sul, Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Amazonas e Alagoas, respectivamente.

Táxons	Proveniência ^a	Coletor e N ^o EAN	2n	Figs.	Previous counts (2n)	Chromosom length(μm)
<i>Acianthera Scheidw.</i>						
<i>A. modestissima</i> (Rchb. f. & Warm.) Pridgeon & M. W. Chase	Brejo da Madre de Deus, PE		46	1A		0.97 a 1.65
<i>A. ochreatea</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase	Morro do chapéu, BA	LPFelix, 12527	40	1B		1,16 a 2.22
<i>Acianthera</i> sp. aff. <i>pubescens</i>	Canguçu, RS	S. Pitrez, S/N	28	1C		0.97 a 1,39
<i>A. recurva</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase	Pedra do Indaiá, MG	IBt 16984	40	1D		0.94 a 1.70
<i>A. strupifolia</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase	Ilha Comprida, SP	LPFelix, 12813	44	1E		0.87a 1.70
<i>Anathallis Barb. Rodr.</i>						
<i>A. obovata</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase	Itaúna, MG	IBt 10566	40	1F	42,43 e 45	
<i>Anathallis</i> sp.	Ubatuba, SP	IBt 2401	50	1G		
<i>A. sclerophylla</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase	Itariri, SP	IBt 16545	30	1H		0.61 a 2.30
<i>Masdevallia Ruiz & Pav.</i>						
<i>M. infracta</i> Lindl.	Cultivada	LPFelix, 10779	42	1I		
<i>Myoxanthus Poepp. & Endl.</i>						
<i>M. lonchophyllus</i> (Barb. Rodr.) Luer	Matinhos, PR	IBt 10566	44	2A		0.85 a 1.77
<i>Octomeria R. Br.</i>						
<i>O. glazioveana</i> Regel	Ilha Comprida, SP	LPFelix, S/N	38	2B		0,97 a 1,33
<i>Pleurothallopsis Porto & Brade</i>						
<i>P. nemorosa</i> (Barb. Rodr.) Porto & Brade	Peruíbe, SP	IBt 14688	44	2C		1.06 a 1.85
<i>Specklinia Lindl.</i>						
<i>S. grobyi</i> (Bateman ex Lindl.) F. Barros		IBt 1514	20	2D	20	
<i>S. picta</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase	Manaus, AM	IGOliveira, S/N	20	2E		

Tabela 1 (Cont.)

Táxons	Proveniência^a	Coletor e N^o	2n	Figs.	Previous counts (2n)	Chromosom length
<i>Stelis</i> Sw.						
<i>S. deregularis</i> Barb. Rodr.	Rio Grande da Serra, SP	IBt 15940	34	2F		1.15 a 1.74
<i>Stelis</i> sp. nv. <i>aff. expansa</i>	Maranguape, CE	LPFelix, 8295	32	2G		0.84 a 1.45
<i>Stelis</i> sp	Ibateguara, AL	JCabral, S/N	38	2H		1,33 a 1,68
<i>Zootrophion</i> Luer						
<i>Z. atropurpureum</i> (Lindl.) Luer	Cananéia, SP	IBt 15005	38	2I		1,04 a 1,48

Tabela 2. Números cromossômicos conhecidos para espécies de Pleurothallidinae (gêneros de acordo com Pridgeon & Chase (2001, 2002).

TAXON/ Number of species	<i>n</i>	<i>2n</i>	Source
<i>Acianthera</i> Scheidw./ 131			
<i>A. aurantiolateritia</i> (Speg.) Pridgeon & M. W. Chase (as <i>Pleurothallis aurantiolateritia</i>)		40	G85
<i>A. brevipes</i> (H.Focke) Pridgeon & M. W. Chase (as <i>P. brevipes</i>)		43	G85
<i>A. aff. casapensis</i> (as <i>Pleurothallis aff. coffeicola</i>)		40	G85
<i>A. luteola</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase (as <i>Pleurothallis luteola</i>)		40	G85
<i>A. modestissima</i> (Rchb. f. & Warm.) Pridgeon & M. W. Chase		46	PW
<i>A. ochreatea</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase		40	PW
<i>A. pubescens</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase		30	PW
<i>A. recurva</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase		40	PW
<i>A. teres</i> (Lindl.) Borba (as <i>Pleurothallis teres</i>)		40	G85
<i>A. pubescens</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase (as <i>Pleurothallis vittata</i>)	21		TK84
<i>A. strupifolia</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase		44	PW
<i>Anathallis</i> Barb. Rodr./89			
<i>A. obovata</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase (as <i>Pleurothallis obovata</i>)		50	PW
		43, 42, 45	G85
<i>A. sclerophylla</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase		30	PW
<i>Anathallis</i> sp.		40	PW
<i>Masdevallia</i> Ruiz & Pav./507			
<i>M. civilis</i> Rchb. f. & Warsc.		36	G85

Tabela 2 (Cont.).

TAXON/ Number of species	<i>n</i>	<i>2n</i>	Source
Masdevallia Ruiz & Pav./507			
<i>M. coccinea</i> Linden ex. Lindl.		44	TK84
<i>M. infracta</i> Lindl.		42	PW
Myoxanthus Poepp. & Endl./44			
<i>M. lonchophyllus</i> (Barb. Rodr.) Luer		44	PW
Octomeria R. Br./143			
<i>O. glazioveana</i> Regel		38	PW
Pabstiella Brieger & Senghas/7			
<i>P. tripterantha</i> (Rchb. f.) F. Barros (as <i>P. procumbens</i>)	16		TK84
Pleurothallis R. Br./813			
<i>P. alopex</i> Luer		36	G85
<i>P. bivalvis</i> Lindl.		77	G85
<i>P. bivalvis</i> Lindl. (as <i>P. chanchamayoensis</i>)		84	G85
<i>P. carinata</i> Schweinf.		40	G85
<i>P. matudana</i> C.Schweinf.,		68, 72	G85
<i>Pleurothallis revoluta</i> (R. & P.) Garay		40, 80, ca. 80	G85, GJ94
<i>P. ruscifolia</i> (Jacq.) R. Br.		38	G85
<i>P. saccatilabia</i> Schweinf.		38	G85
<i>P. tridentata</i> Klotz		36	G85
<i>P. xanthochlora</i> Rchb. f.		40	G85
<i>Pleurothallis</i> sp.		38	G85
Pleurothallopsis Porto & Brade/30			
<i>P. nemorosa</i> (Barb. Rodr.) Porto & Brade		44	PW
Scaphosepalum Pfitzer/41			
<i>S. verrucosum</i> (Rchb.f.) Pfitzer (as <i>Masdevallia ochthodes</i>)		64	TK84

Tabela 2: (cont.)

TAXON	<i>n</i>	<i>2n</i>	Source
<i>Specklinia</i> Lindl./90			
<i>S. grobyi</i> (Bateman ex Lindl.) F. Barros (as <i>P. grobyi</i>)		20	PW
		20	G85
<i>S. picta</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase		20	PW
<i>Stelis</i> Sw./490			
<i>S. argentata</i> Lindl.		38	G85
<i>S. ciliaris</i> Lindl.	16		TK84
<i>S. deregularis</i> Barb. Rodr.		34	PW
<i>S. gelida</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase (as <i>P. gelida</i>)		32, 64	G85
<i>S. pachyglossa</i> (Lindl.) Pridgeon & M. W. Chase (as <i>Pleurothallis pachyglossa</i>)		38	G85
<i>S. restrepioides</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase (as <i>Pleurothallis restrepioides</i>)		76, 78	G85
<i>S. segoviensis</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M. W. Chase (as <i>Pleurothallis segoviensis</i>)		42	G85
<i>S. velaticaulis</i> (Rchb. f.) Pridgeon & M. W. Chase (as <i>Pleurothallis velaticaulis</i>)		34	G85
<i>Stelis</i> sp. nv. aff. <i>expansa</i>		32	PW
<i>Zootrophion</i> Luer/12			
<i>Z. atropurpureum</i> (Lindl.) Luer		38	PW

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)