

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
THUANE BOCHORNY DE SOUZA BRAGA**

**BIOGEOGRAFIA DO GÊNERO *GALEANDRA* LINDL. (ORCHIDACEAE: CATASETINAE)
NO NEOTRÓPICO E ESTUDO TAXONÔMICO PARA O ESTADO DO PARANÁ**

**CURITIBA
2015**

THUANE BOCHORNY DE SOUZA BRAGA

**BIOGEOGRAFIA DO GÊNERO *GALEANDRA* LINDLEY (ORCHIDACEAE:
CATASETINAE) NO NEOTRÓPICO E ESTUDO TAXONÔMICO PARA O ESTADO DO
PARANÁ**

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre, pelo Curso de Pós-graduação em Botânica do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Eric de Camargo Smidt

Co-orientadora: Dra. Silvana Helena

Nascimento Monteiro

**CURITIBA
2015**



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Botânica



“Biogeografia do gênero *Galeandra* Lindl. (Orchidaceae: Catasetinae) e estudo taxonômico para o estado do Paraná”

por

Thuane Bochorny de Souza Braga

**Dissertação aprovada como requisito parcial
para obtenção do grau de Mestre no Programa
de Pós-Graduação em Botânica, pela Comissão
formada pelos Professores**


Prof Dr Eric de Camargo Smidt (UFPR)- PRESIDENTE


Prof Dr Claudio José Barros de Carvalho (UFPR)


Dr^a Miriam Kaehler (USP)

Curitiba, 19 de fevereiro de 2015.

"... Hoje entendo bem meu pai. Um homem precisa viajar. Por sua conta, não por meio de histórias, imagens, livros ou tv. Precisa viajar por si, com seus olhos e pés, para entender o que é seu. Para um dia plantar as suas próprias árvores e dar-lhes valor. Conhecer o frio para desfrutar do calor. E o oposto. Sentir a distância e o desabrigo para estar bem sob o próprio teto. Um homem precisa viajar para lugares que não conhece para quebrar essa arrogância que nos faz ver o mundo como o imaginamos, e não simplesmente como é ou pode ser; que nos faz professores e doutores do que não vimos, quando deveríamos ser alunos, e simplesmente ir ver".

(Trecho do livro *Mar sem fim* do escritor brasileiro Amyr Klink).

Dedico este trabalho aos meus amados pais, Leonam Braga e Sonia Bochorny, por toda a dedicação, amor e incentivo nas escolhas da minha vida.

AGRADECIMENTOS

Muitas foram às pessoas que me incentivaram e colaboraram para a realização deste estudo.

Aos meus pais. Por todo o incentivo, pelos inúmeros sacrifícios para que eu pudesse estudar e por todo amor que a mim foi dedicado. Por me ensinarem a contemplar a natureza. Também ao meu irmão Tainan, meu companheiro e amigo de toda a vida.

Ao meu orientador Professor Dr. Eric de Camargo Smidt, responsável pela ideia deste trabalho, pelo voto de confiança, pela oportunidade que proporcionou a minha formação, pela amizade e paciência. À minha co-orientadora Dra. Silvana Helena Nascimento Monteiro, que mesmo a distância, sempre colaborou para que eu pudesse compreender um pouco mais sobre as galeandras.

Ao Professor Dr. Claudio José Barros de Carvalho por sempre me incentivar a crescer como aluna e me fazer encarar os mistérios da Biogeografia, assim como aos professores Dr. Paulo Labiak por sua atenção e dedicação ao me ensinar a lidar com os programas e Dra. Miriam Kaehler por todas as correções e sugestões.

Agradeço também, em especial, a Dra. Diana Lucia Grisales Ochoa, por ser tão dedicada ao me ensinar, a minha admiração.

Ao Professor Dr. Armando Carlos Cervi de quem sentirei muitas saudades.

Agradeço também ao Professor Dr. Rodrigo de Andrade Kersten, amigo e orientador, que me ensinou os primeiros passos na Botânica, muito obrigada pela oportunidade e pela atenção dedicada a mim.

Aos meus amigos do curso de Pós-Graduação em Botânica e de fora do curso, pelo apoio e incentivo que sempre me deram.

Aos professores do curso de Pós Graduação em Botânica.

A Osmar dos Santos Ribas, Eraldo Barboza, Juarez Cordeiro e José Morais da Silva (Bagre) do Museu Botânico Municipal, que desde meu estágio na graduação sempre me incentivaram.

Aos curadores dos herbários pelo empréstimo ou consulta de materiais.

A Capes pela concessão da bolsa de mestrado.

A todos que me ajudaram de alguma forma, no percurso destes dois anos de intenso trabalho e dedicação.

RESUMO GERAL

A região neotropical abriga a maior diversidade de espécies do planeta, contendo aproximadamente 37% de todas as plantas conhecidas atualmente. Explicar esta extraordinária diversidade tem sido um grande desafio, que requer identificar padrões de distribuição geográfica dos táxons e compreender quais processos podem ter influenciado sua diversificação. *Galeandra* Lindl. é um gênero de orquídeas neotropicais, que possui 18 espécies de forma de vida epífita ou terrícola. Suas espécies são reconhecidas pelas flores com labelo em forma de funil e calcar na base, sendo o gênero considerado monofilético com duas linhagens principais, um grupo de epífitas, associadas principalmente a região Amazônica e um grupo de espécies terrícolas, mais associadas às regiões de Cerrado. Esta dissertação teve como objetivo investigar os padrões de distribuição geográficos atuais e os processos envolvidos na história evolutiva de *Galeandra* e apresenta-se dividida em três capítulos: estudo dos padrões biogeográficos do gênero e sua conservação (Capítulo I); a história biogeográfica de *Galeandra* (Capítulo II) e a flora para o estado do Paraná (Capítulo III). A primeira parte deste estudo indicou que as áreas com maior riqueza e diversidade estão presentes no Brasil e três novas áreas de endemismo são indicadas na América Central, na Amazônia e no Cerrado. A situação de conservação do gênero é preocupante, já que 55,5% das espécies encontram-se em alguma categoria de ameaça. No segundo capítulo, contendo a datação molecular, a história evolutiva de *Galeandra* foi datada do Período Neógeno ao Quaternário e compartilha um ancestral comum das linhagens modernas no Mioceno Médio (~14.3 Ma). Os eventos biogeográficos que deram origem à diversificação das linhagens podem estar relacionados a eventos geológicos e climáticos como as mudanças nos padrões de drenagem da região amazônica, o fim dos sistemas de lagos, o desenvolvimento progressivo da “Diagonal de Formações Abertas Secas” e ao Istmo do Panamá. A análise de reconstrução de áreas ancestrais indicou que a diversificação de *Galeandra* parece estar relacionada à Amazônia, de onde o grupo se expandiu para o Cerrado, Mata Atlântica e posteriormente para a América Central. Na terceira e última parte desta dissertação o estudo taxonômico para o estado do Paraná, mostrou que o gênero está presente nas cinco unidades fitogeográficas do estado, sendo que das quatro espécies encontradas, três apresentaram-se em alguma categoria de ameaça.

Palavras-chave: Biogeografia histórica, conservação, diversificação, distribuição geográfica, padrões de distribuição, endemismo, neotrópico, Orchidaceae, taxonomia.

GENERAL ABSTRACT

The Neotropics is the region with the greatest diversity of species on the planet and approximately 37% of all plants currently known. To explain this extraordinary diversity has been a major challenge, which requires identifying distribution patterns of taxa and understand which processes may have influenced their diversification. *Galeandra* Lindl. is a neotropical genus of orchid, which has 18 species of epiphytic or terrestrial plants. The genus are recognized by the flowers with lip-shaped funnel and calcar at the base. The genus is considered monophyletic with two main clades, a group of epiphytes mainly associated with Amazon and a group of terrestrial species more associated with savanna regions. This work aimed to investigate the current geographic distribution patterns, the processes involved in the evolution history of *Galeandra* and is composed by three chapters: study of Conservation and distribution patterns (Chapter I); the biogeographic history of *Galeandra* (Chapter II) and the flora for Paraná state (Chapter III). The first part of this study shows that the most richness and diversity areas are present in Brazil and three areas of endemism were identified: Central America, the Amazon and Cerrado. The species conservation situation is concerning, since 55.5% are in some category of threat. The second chapter, dealing with the molecular dating, *Galeandra* showed a evolutionary history from the Neogene Period to the Quaternary and the most common ancestor was reconstructed at Middle Miocene (~ 14.3 Ma). The biogeographic events that led to the diversification of lineages may be related to geological and climatic events such as the changes in drainage patterns in the Amazon region; the end of Amazonian lake systems; the progressive development of "Diagonal of Open Formations " and the Isthmus of Panama. The reconstruction analysis of ancestral areas indicated that the *Galeandra*'s ancestral was probably Amazon, and several dispersals events led the group has expanded to Cerrado, Atlantic Forest and then to Central America. The third and final part of this dissertation contains the taxonomic study for Paraná state which presented *G. beyrichii*, *G. montana* , *G. paraguayensis* e *G. stylloisantha* in the five phytogeographic units of the state, and three species were classified in some category of threat.

Keywords: Biogeography history, conservation, diversification, distribution patterns, endemism, geographic distribution, neotropics, Orchidaceae, taxonomy.

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1. Habitats, forma de vida e morfologia floral das espécies de *Galeandra*. **A.** Floresta de igapó, habitat de *G. devoniana*; **B.** Campo rupestre em área de Cerrado, habitat de *G. montana*; **C.** *G. santarenensis*, epífita típica da região amazônica; **D.** *G. greenwoodiana*, epífita mexicana em cultivo; **E.** Habitat de *G. devoniana*, epífita nas florestas de Igapó da Amazônia; **F.** *G. junceaoides*, terrícola em áreas de campo; **G.** Flor de *G. junceaoides*, em área de campo úmido. Fotos: **A e C.** S. H. N. Monteiro, **B.** T. Bochorny, C. **D.** W. Bussey, **E.** J. B. F. Silva, **F e G.** M. Mercadante.....4

Figura 2. Morfologia floral de *Galeandra* **A.** *G. batemanii* **B.** *G. baueri* **C.** *G. beyrichii* **D.** *G. blanchetii* **E.** *G. cristata* **F.** *G. devoniana* **G.** *G. greenwoodiana* **H.** *G. junceaoides* **I.** *G. magnicolumna* **J.** *G. minax* **K.** *G. montana* **L.** *G. paraguayensis* **M.** *G. santarenensis* **N.** *G. stangeana* **O.** *G. stylomisantha* **P.** *G. xerophila* (modificado de MONTEIRO *et al.* 2007).....5

Figura 3. Uma das três árvores obtidas pela análise de máxima verossimilhança das regiões nucleares e plastidiais combinadas. Números acima dos ramos são mudanças esperadas por local; valores de bootstrap > 50 % são indicados em negrito abaixo ramos (MONTEIRO *et al.* 2010).....7

CAPÍTULO I

Figura 1. Distribuição geográfica das 18 espécies de *Galeandra* no neotrópico. **A** – espécies terrícolas; **B** – espécies epífitas.....20

Figura 2. Análises baseadas nos padrões de distribuição geográfica de *Galeandra* em quadrículas de 1°x1° **A** - riqueza de espécies; **B** - diversidade de espécies; **C** - áreas complementares prioritárias para conservação de todas as espécies do gênero.....22

Figura 3. Áreas endêmicas para o gênero *Galeandra* utilizando Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE). (▲) *G. batemanii* Rolfe e *G. greenwoodiana* Warford (●) *G. junceaoides* Barb. Rodr. e *G. xerophila* Hoehne (■) *G. santarenensis* S. H. N. Monteiro e da Silva e *G. magnicolumna* G. A. Romero & Warford.....23

CAPÍTULO II

Figura 1. Análise de datação molecular das linhagens de *Galeandra*. Cronograma mostrando os intervalos de confiança de 95% das idades dos nós (indicados por barras azuis). A topologia da árvore foi obtida através do consenso de maioria bayesiano de 50%. Os quadrados pretos indicam os pontos de calibração baseados em evidência molecular e fóssil [1: idade de radiação *Cyrtopodium*; 2: idade radiação de *Grobya*].....41

Figura 2. Reconstrução das áreas ancestrais de cada nó na filogenia de *Galeandra* de acordo com o Método Bayesiano Binário (BBM). Os gráficos de setores indicam a distribuição ancestral mais provável dos táxons nas áreas. As letras (ABCDE) nos terminais da topologia correspondem às áreas de distribuição das espécies: A – América Central; B – Antilhas; C – Chocó; D – Amazônia; E – Guianas; F – Diagonal Seca e G – Mata Atlântica.....43

Figura 3. Mapa paleográfico representando o Sistema Pebas da região noroeste da América do Sul. Modificado de Hoorn *et al.* (2010).....45

Figura 4: Épocas do Cenozóico e indicadores de eventos climático-ambientais: média global de oxigênio/temperatura (Figura modificada de Zachos *et al.* 2001).....46

CAPÍTULO III

Figura 1. *Galeandra* presentes no estado do Paraná. A-D *G. beyrichii* A- Hábito, destacando a disposição das brácteas; B- Flor, vista frontal e lateral; C- Sépalas e pétalas; D- Labelo em forma de funil (*Silva J. M. et al. 2873; Engels M. E. 229*). E-G *G. montana* E- Hábito, destacando disposição das folhas; F- Sépalas e pétalas; G- Labelo trilobado (*Hatschbach 58992; 23753*). H-I *G. paraguayensis* H- Sépalas e pétalas I- Labelo trilobado (*Hatschbach 15891*). J-L *G. styllomisantha* J- Hábito, destacando disposição das folhas e inflorescência; K- Sépalas e pétalas; L- Labelo trilobado.....68

Figura 2. Mapa da distribuição geográfica de *Galeandra* no estado do Paraná (●) *G. beyrichii* (▲) *G. styllomisantha* (+) *G. paraguayensis* (■) *G. montana*.....69

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

Tabela 1. Presença nas unidades de conservação, área de ocupação, status de conservação e padrões de distribuição geográfica das 18 espécies de *Galeandra*.....24

CAPÍTULO II

Tabela 1. Espécies utilizadas nas análises biogeográficas e suas distribuições geográficas. A – América Central; B – Antilhas; C – Chocó; D – Amazônia; E – Guianas; F – Diagonal Seca e G – Mata Atlântica.....38

Tabela 2. Idade média e 95% de HPD (High Posterior Density) em milhões de anos (Ma) dos nós e clados mais representativos obtidos na reconstrução filogenética de *Galeandra*.....42

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	1
1.1 A região Neotropical.....	1
1.2 A família Orchidaceae Juss.....	2
1.3 O gênero Galeandra	3
2. OBJETIVOS.....	8
3. REFERÊNCIAS	8
CAPÍTULO I. Padrões de distribuição e conservação de <i>Galeandra</i>	
Lindl. (Orchidaceae: Catasetinae)	13
RESUMO	14
ABSTRACT	15
1. INTRODUÇÃO	16
2. MATERIAL E MÉTODOS	17
2.1 Amostra de dados	17
2.2 Distribuição geográfica	17
2.3 Análise de riqueza, diversidade e complementaridade	17
2.4 Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE)	18
2.5 Distribuição dos táxons nas Unidades de Conservação.....	18
2.6 Status de Conservação.....	18
3. RESULTADOS	19
3.1 Distribuição geográfica	19
3.2 Riqueza, diversidade e complementaridade de <i>Galeandra</i>	21
3.4 Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE)	23
3.5 Status de Conservação.....	24
4. DISCUSSÃO.....	25
4.1 Padrões de distribuição geográfica, riqueza, diversidade e endemismo	25
4.2 Definição do status e indicação das áreas prioritárias para conservação	26
5. PERSPECTIVAS FUTURAS	27
6. REFERÊNCIAS	27

CAPÍTULO II. História biogeográfica do gênero <i>Galeandra</i> Lindl. (Orchidaceae: Catasetinae)	32
RESUMO	33
ABSTRACT	34
1. INTRODUÇÃO	35
2. MATERIAL E MÉTODOS	36
2.1 Amostra de dados.....	36
2.2 Modelo de evolução.....	36
2.3 Análise filogenética e datação molecular	37
2.4 Análises biogeográficas	38
2.4.1 Delimitação das áreas	38
2.4.2 Método Bayesiano Binário (BBM).....	39
3. RESULTADOS	39
3.1 Análise Filogenética	39
3.2 Datação molecular e diversificação das linhagens	40
3.3 Distribuições ancestrais das linhagens.....	43
4. DISCUSSÃO.....	45
4.1 Evolução biogeográfica de <i>Galeandra</i>	45
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	49
6. REFERÊNCIAS	49
CAPÍTULO III. O gênero <i>Galeandra</i> Lindl. (Orchidaceae: Catasetinae) no estado do Paraná, Brasil.	55
RESUMO	57
ABSTRACT	58
1. INTRODUÇÃO	59
2. MATERIAL E MÉTODOS	60
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	61
4. REFERÊNCIAS	71
CONCLUSÃO GERAL	74
ANEXOS.....	75

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1 A região Neotropical

O fascínio pela história natural do neotrópico, presente nos estudos de Augustin Pyramus de Candolle (1820) desde o início do século XIX, continua intrigando cientistas de diversas partes do mundo que tentam compreender a origem e a complexa evolução da biota neotropical através do tempo. O reconhecimento de padrões de distribuição geográfica que se repetem, fez com que naturalistas como Sclater (1858) e Wallace (1878) propusessem a classificação do mundo em seis regiões biogeográficas: Neotropical, Neártica, Etiópica, Paleártica, Oriental e Australiana. Atualmente essa classificação se mantém com algumas mudanças (Olson *et al.* 2001; Graham 2011), deixando evidente que a distribuição das espécies não ocorre de forma individual ou aleatória, mas que existem padrões biogeográficos comuns entre diferentes táxons de uma biota, causados pela evolução de processos complexos.

Contendo aproximadamente 37% de todas as plantas conhecidas atualmente (Richardson 2001; Christenhusz; Chase 2013; Hugues *et al.* 2013), a região neotropical é conhecida por sua notável biodiversidade, abrangendo os trópicos do Novo Mundo, que compreende a América do Sul, a América Central, o sul do México e o sul da península da Flórida (Morrone 2006). Como componente biogeográfico, esta região não pode ser considerada única e homogênea, uma vez que a porção sul da América do Sul divide semelhanças com a flora e fauna da Nova Zelândia e sudeste da Austrália enquanto a parte tropical conecta-se com a porção tropical da África, Índia e Oceania. Estas relações complexas entre flora e fauna neotropical tornam a reconstrução da história biogeográfica da região, um enorme desafio (Morrone 2013).

O advento de técnicas filogenéticas e métodos biogeográficos nas últimas décadas tem permitido inferir quais os padrões de diversificação das linhagens de plantas atuais e, quais processos deram origem a estes padrões (Pennington *et al.* 2006; Morrone 2006). Esta diversificação provavelmente está associada a processos ecológicos (Antonelli & San Martín 2011 & Rull 2011) e eventos geológicos complexos que agiram em conjunto ao longo do tempo (Graham 2011; Hoorn *et al.* 2010, 2011; Christenhusz & Chase 2013).

Neste contexto, estudos recentes capazes de abordar informações filogenéticas e de datação molecular dos grupos neotropicais (Calvente *et al.* 2011; Givnish *et al.* 2011; Lohmann *et al.* 2013) podem fornecer importantes perspectivas para compreensão de eventos que influenciaram a diversificação dos táxons no espaço e no tempo.

1.2 A família Orchidaceae Juss

Considerada uma das maiores famílias das fanerógamas, Orchidaceae Juss abrange cerca de 7% das angiospermas, com cerca de 25.000 espécies (Dressler 1993). Essa exuberante riqueza de orquídeas possibilitou a ocupação de diversos ambientes, e por isso, estão atualmente presentes em quase todas as regiões do mundo, principalmente nas regiões dos trópicos e subtropicais, especialmente na região neotropical (Bechtel *et al.* 1986). De acordo com os registros fósseis, o ancestral comum das linhagens modernas de orquídeas, foi datado no Cretáceo Superior (~77 Ma), embora a diversificação da maioria dos clados de Orchidaceae teria ocorrido durante o Terciário (Ramirez *et al.* 2007; Gustafsson *et al.* 2010).

Estudos moleculares e morfológicos da família indicam que Orchidaceae está dividida em cinco subfamílias (Apostasioideae, Vanilloideae, Cyripedioideae, Orchidoideae e Epidendroideae) baseadas em regiões plastidiais e nucleares e principalmente no número e na posição das anteras (Chase *et al.* 2003), sendo que Epidendroideae possui aproximadamente 18.000 espécies em 650 gêneros, com distribuição cosmopolita (Pridgeon *et al.* 1998; Pridgeon *et al.* 2005; Stevens 2014).

Apesar da diversidade e importância ecológica de seus representantes, estudos evolutivos de datação molecular e de padrões de distribuição geográfica das orquídeas no neotrópico ainda são pouco conhecidos (Brieger 1969). Entre os estudos que abordaram algum tipo de padrão biogeográfico em gêneros de Orchidaceae estão os de van den Berg e Martins (1996) que investigaram os padrões de *Cattleya*; Smidt *et al.* (2007) com padrões de riqueza e endemismo do gênero *Bulbophyllum* através do método PAE; Chiron (2009) realizou estudo similar com o gênero *Baptistonia* e Menini Neto e Forzza (2012) com estudos de riqueza, diversidade e endemismo de *Pseudolaelia*. Estes estudos identificaram alguns centros de riqueza para as orquídeas, sendo a Mata Atlântica a área de maior representatividade da família. Os únicos estudos contendo datação molecular para Orchidaceae são o de Ramirez *et al.* (2007) e Gustafsson *et al.* (2010), e para o gênero *Hoffmansgella* de Antonelli *et al.* (2010).

1.3 O gênero *Galeandra* Lindley

Galeandra Lindley pertence à família Orchidaceae, representante da subfamília Epidendroideae, subtribo Catasetinae e atualmente é reconhecido como monofilético (Pridgeon *et al.* 2009; Monteiro *et al.* 2010). Este gênero possui 18 espécies de distribuição neotropical, estando presente desde o sul da Flórida, México, Antilhas, atravessando a América Central e a América do Sul até o norte da Argentina, sendo a grande maioria das espécies encontradas no Brasil (Pridgeon *et al.* 2009; Monteiro *et al.* 2010). Suas espécies possuem forma de vida epífita ou terrícola, sendo que as epífitas encontram-se geralmente associadas a matas ciliares, crescendo preferencialmente em forófitos da família Arecaceae e as espécies terrícolas são mais comumente encontradas em áreas de campo no bioma Cerrado, em solos arenosos e úmidos (Figura 1) (Monteiro, 2007).

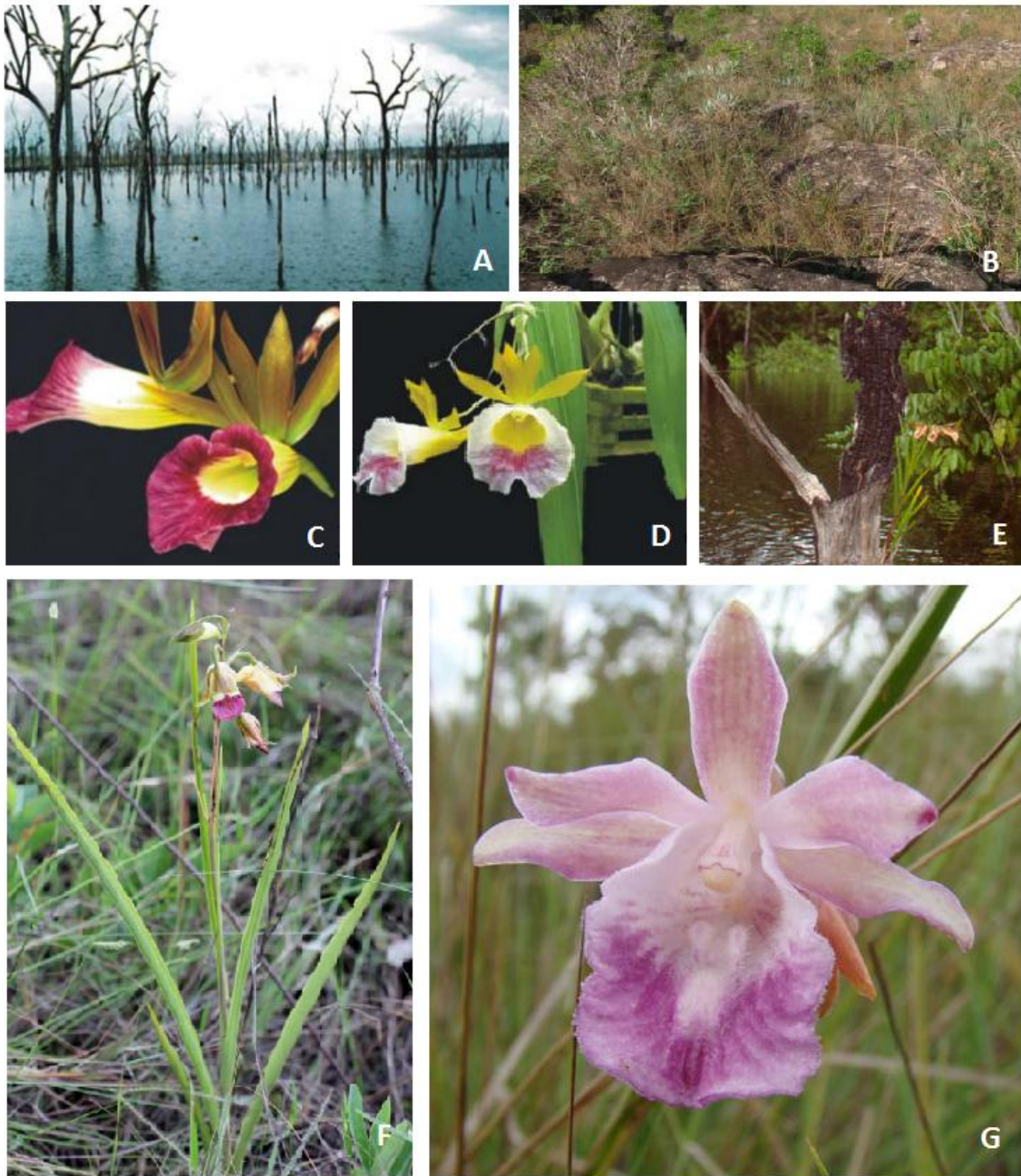


Figura 1. Habitats, forma de vida e morfologia floral das espécies de *Galeandra*. **A.** Floresta de igapó, habitat de *G. devoniana* Schomb. ex. Lindl.; **B.** Campo rupestre em área de Cerrado, habitat de *G. montana* Barb. Rodr.; **C.** *G. santarenensis* S. H. N. Monteiro & da Silva, epífita típica da região amazônica; **D.** *G. greenwoodiana* Warford, epífita mexicana em cultivo; **E.** Habitat de *G. devoniana*, epífita nas florestas de Igapó da Amazônia; **F.** *G. junceaoides* Barb. Rodr., terrícola em áreas de campo; **G.** Flor de *G. junceaoides*, em área de campo úmido. Fotos: **A e C.** S. H. N. Monteiro, **B.** T. Bochnory, **D.** W. Bussey, **E.** J. B. F. Silva, **F e G.** M. Mercadante.

De alto valor ornamental, devido às flores vistosas e de longa duração, *Galeandra* é reconhecido pelas flores com labelo em forma de funil e calcar na base (Figura 2), além de folhas invaginantes e pseudobulbos homoblásticos, fusiformes ou ovoides (Monteiro *et al.* 2009). Porém, devido a grande variação morfológica nestes e outros caracteres, a delimitação taxonômica das espécies é complexa, gerando ao longo do tempo 61 binômios para o gênero, alguns destes transferidos para *Eulophia*, ou subordinados a sinônimos de outras espécies de *Galeandra*, sendo em parte solucionado pela revisão taxonômica do gênero (Monteiro 2007).

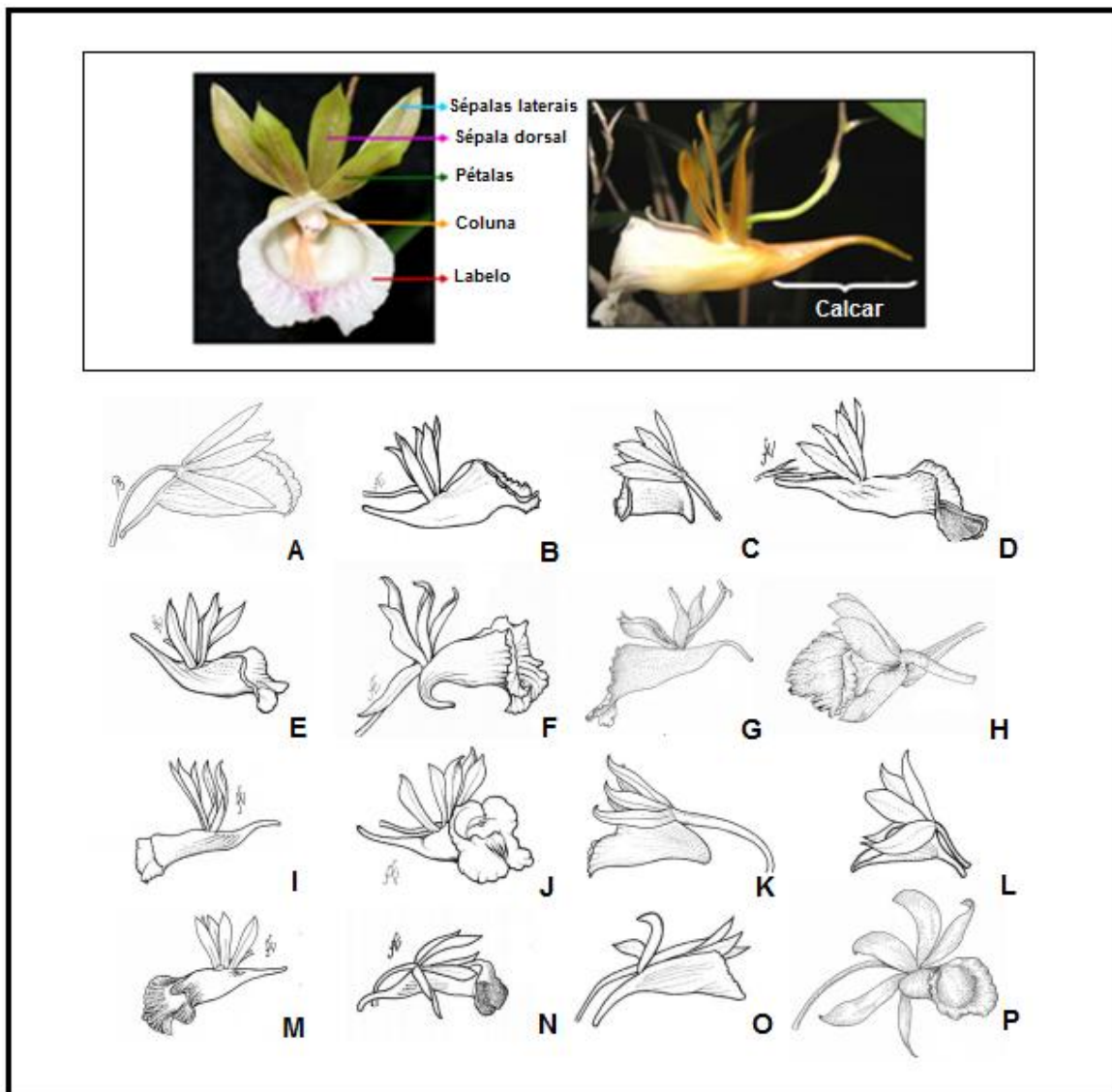


Figura 2. Morfologia floral de *Galeandra* A. *G. batemanii* Rolfe B. *G. baueri* Lindl. C. *G. beyrichii* Rchb. f. D. *G. blanchetii* E. S. Rand E. *G. cristata* Lindl. F. *G. devoniana* Schomb. ex. Lindl. G. *G. greenwoodiana* Warford H. *G. junceaoides* Brab. Rodr. I. *G. magnicolumna* G. A. Romero J. *G.*

minax Rchb. f. **K.** *G. montana* Barb. Rodr. **L.** *G. paraguayensis* Cogn. **M.** *G. santarenensis* S. H. N. Monteiro & da Silva **N.** *G. stangeana* Rchb. f. **O.** *G. stylloisantha* (Vell.) Hoehne **P.** *G. xerophila* Hoehne (modificado de Monteiro 2007).

Proposto por Lindley (1832), o primeiro registro de *Galeandra* foi feito com base na ilustração de uma planta coletada em Caiena, na Guiana Francesa. O nome genérico é uma alusão à forma da antera e é composto por duas palavras: *galea* que significa “capacete” e *andron* “parte da casa onde ficam os homens”. *Galeandra* foi inicialmente subdividida por Barbosa Rodrigues (1882) em duas seções: *Galeandra* sect. *Campestridae*, que inclui espécies com pseudobulbos curtos e cônicos, folhas lineares estreitas, e escapos alongados; e *Galeandra* sect. *Rivularidae* composta por espécies com pseudobulbos alongados, folhas lineares, e escapos curtos. Cogniaux (1895) manteve as seções propostas por Barbosa Rodrigues, criando as subseções *Galeandra* subsect. *Synanthae* (espécies com pseudobulbos que retêm suas folhas durante o período de floração) e *Galeandra* subsect. *Hysteranthae* (espécies com pseudobulbos que estão sem folhas durante a floração), no entanto esta divisão apresentava problemas de delimitação por não formarem seções e subseções monofiléticas (Pridgeon *et al.* 2009; Monteiro *et al.* 2010).

O primeiro estudo filogenético contendo *Galeandra* (Pridgeon *et al.* 1998) indicou o gênero como parafilético, provavelmente devido à baixa amostragem dos táxons (três espécies) e apenas duas regiões de DNA. Posterior a este estudo, Monteiro (2007) e Monteiro *et al.* (2009) realizaram estudo taxonômico para o gênero e a filogenia molecular, reformulando a circunscrição das espécies, baseando-se em marcadores moleculares de regiões plastidiais (*psbA-trnH*, *rpoB-Trnc* e *trnS-TRNG*) e nucleares (ITS e ETS) de 15 espécies, indicando *Galeandra* como um grupo monofilético (Monteiro *et al.* 2010). De acordo com esta hipótese filogenética mais recente (Figura 3), as espécies apresentam-se divididas em dois clados, um contendo as espécies epífitas e outro as terrícolas, sendo *Galeandra devoniana* espécie-irmã de ambos os clados.

Esta dicotomia dos clados epífita e terrícola, tendo *G. devoniana* com forma de vida epífita e distribuição exclusivamente amazônica, sugere que a forma de vida terrícola seja derivada, hipótese suportada pelo fato de *Grobya* e *Catasetum* (gêneros próximos a *Galeandra*) serem predominantemente epífitos. A adaptação ao hábito terrícola pode ter sido a “inovação chave” na diversificação do gênero, permitindo a ocupação de áreas com vegetação aberta (Monteiro *et al.* 2010).

Diante disso, por se tratar de um gênero pequeno com ampla distribuição neotropical, *Galeandra* constitui um modelo adequado para o estudo dos padrões e processos

biogeográficos que possam ter influenciado a história evolutiva do gênero no espaço e no tempo.

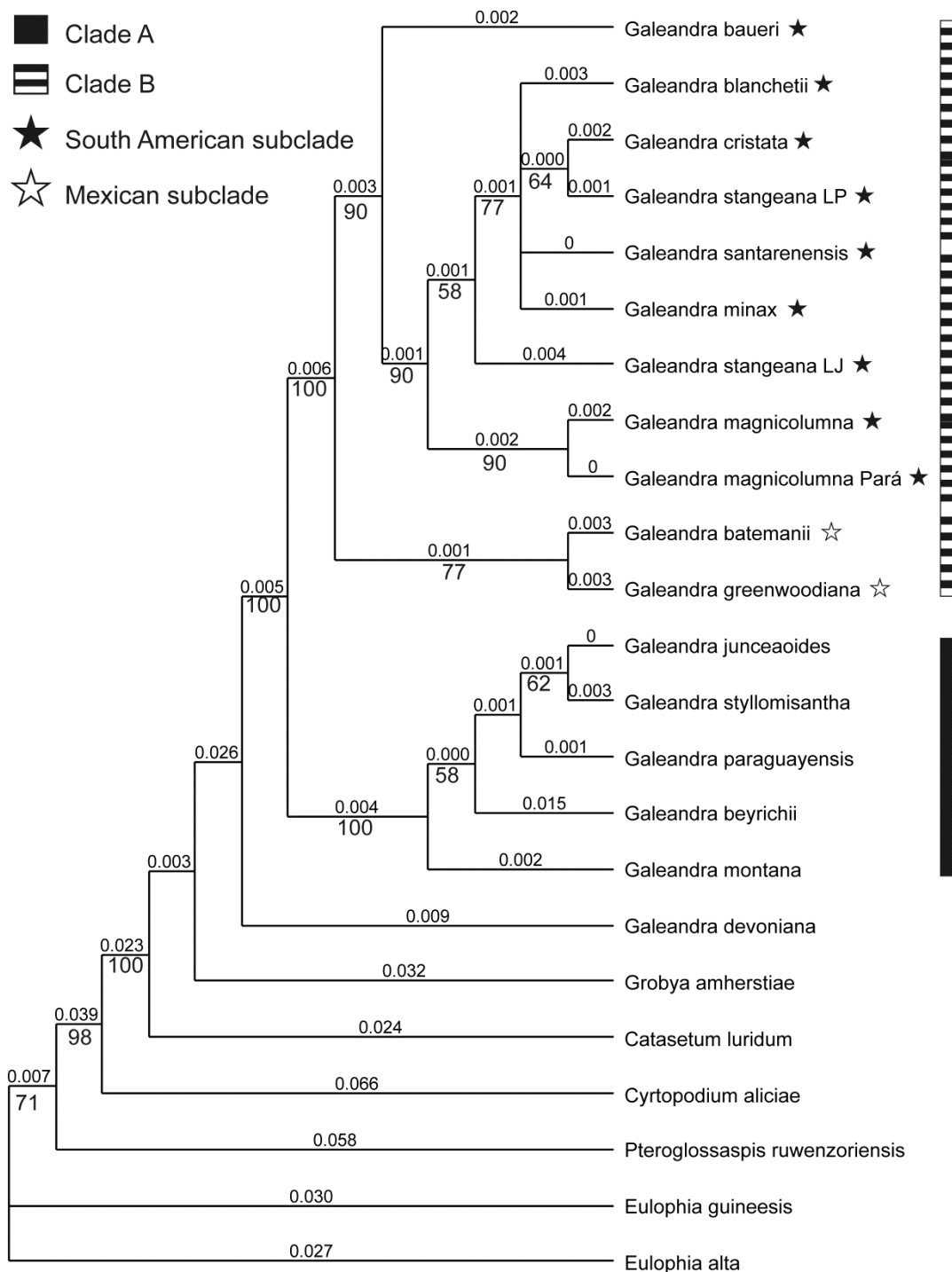


Figura 3. Uma das três árvores obtidas pela análise de máxima verossimilhança das regiões nucleares e plastidiais combinadas. Clado A e B representam a forma de vida terrícola e epífita das espécies respectivamente. Números acima dos ramos são mudanças esperadas por local; valores de bootstrap > 50 % são indicados em negrito abaixo ramos (MONTEIRO *et al.* 2010).

2. OBJETIVOS DA DISSERTAÇÃO

A presente dissertação teve como objetivos centrais: (i) identificar padrões biogeográficos do gênero *Galeandra* e áreas prioritárias para conservação das espécies (ii) inferir uma hipótese sobre a história biogeográfica do gênero através da filogenia molecular datada e (iii) apresentar a taxonomia de *Galeandra* para a flora do Paraná.

3. REFERÊNCIAS

ANTONELLI, A.; SAN MARTÍN, I. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, vol. 60 (2): p. 403–414, 2011.

DE CANDOLLE, A. P. Géographie botanique. In: LEVRAUL T, F. C. Dictionnaire des sciences naturelles 19. Paris: Levrault, p. 359-436, 1820.

BARBOSA-RODRIGUES, J. Genera et species Orchidearum novarum II. Rio de Janeiro: C. & H. Fleiuss, 1882.

BECHTEL, H.; CRIBB, P.; SAUNERT, E. The manual of cultivated orchid species. British Library Cataloguing in Publication Data, Londres. 585p., 1986.

BRIEGER, F. G. Patterns of evolutionary and geographical distribution in neotropical orchids. *Biol. J. Linn. Soc.*, vol. 1, p. 197-217, 1969.

CALVENTE, A.; ZAPPI, D. C.; FOREST, F.; LOHMANN, L.G. Molecular Phylogeny, Evolution and Biogeography of South American Epiphytic Cacti. *International Journal of Plant Sciences*, vol. 172 (7): p. 902 – 914, 2011.

CHASE, M. W.; CAMERON, K. M.; BARRETT, R. L. & 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, Kota Kinabalu, Sabah. p. 69-89, 2003.*

CHIRON, G. R. Riqueza e endemismo de espécies de *Baptistonia* (Orchidaceae) no Brasil, *Hoehnea*, vol. 36(3): p. 459-477, 2009.

CHRISTENHUSZ, M. J. M.; CHASE, M. W. Biogeographical patterns of plants in the Neotropics – dispersal rather than plate tectonics is most explanatory, *Botanical Journal of the Linnean Society*, London, 2013.

COGNIAUX, C. A. Orchidaceae. In: Martius, K. F. P. von *Flora Brasiliensis*, vol. 5(3): p. 292-310, 1895.

DRESSLER, L. R. *Phylogeny and classification of the orchid Family*. Dioscorides Press, Portland, 1993.

GIVNISH, T.J.; BARFFUS, M.H.J.; VAN E E B.; RIINA, R.; SCHULTE, K.; HORRES, R.; GONSISKA, P.A.; JABAILY, R.S.; CRAYN, D.M.; SMITH, J.A.C.; INVERNO, K.; BROWN, G.K.; EVANS, T.M.; HOLST, B.K.; LUTHER, H.; ATÉ, W.; ZIZKA, G.; BARRY, P.E. & SYTSMA K.J. Phylogeny, adaptative radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* vol. 98: p. 872-895, 2011.

GRAHAM, A. *A Natural History of the New World: the ecology and evolution of plants in the Americas*. The University of Chicago, Ltd. London, p.71-79, 2011.

GUSTAFSSON, A. L. S., VEROLA, C. F., ANTONELLI, A. Reassessing the temporal evolution of orchids with new fossils and a Bayesian relaxed clock, with implications for the diversification of the rare South American genus *Hoffmannseggella* (Orchidaceae: Epidendroideae). *BMC Evolutionary Biology* vol. 10: p. 177, 2010.

HOORN, C.; WESSELINGH, F. P.; TER STEEGE, H.; BERMUDEZ, M. MORA A.; SEVINK, J.; SANMARTÍN, I.; SANCHEZ-MESEGUER, A.; ANDERSON, C. L.; FIGUEIREDO, J. P.; JARAMILLO, C.; RIFF, D.; NEGRI, F. R.; HOOGHMSTRA, H.; LUNDBERG, J.; STADLER, T. SÄRKINEN, T.; ANTONELLI, A. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity, *Science*, vol. 330: p. 927-931, 2010.

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

HUGUES, C.E.; PENNINGTON, R.T.; ANTONELLI, A. Neotropical Plant Evolution: Assembling the Big Picture, Botanical Journal of the Linnean Society, vol. 171: p. 1–18, 2013.

LINDLEY, J. *Galeandra* in: Bauer, F. A. *Illustrations of orchidaceous plants*. Londres: J. Ridgeway and Sons. t.8, 1832.

LOHMANN, L. G.; BELL, C. D.; CALIÓ, M. F., WINKWORTH, R. C. Pattern and timing of biogeographical history in the Neotropical tribe Bignonieae (Bignoniaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, vol. 171: p.154 – 170, 2013.

MENINI-NETO, L. M.; FORZZA, R. C. Biogeography and conservation status assessment of *Pseudolaelia* (Orchidaceae), Botanical Journal of the Linnean Society, 2012.

MONTEIRO, S. H. N. Revisão taxonômica e filogenia do gênero *Galeandra* Lindl. (Orchidaceae: Catasetinae). Tese de doutorado, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia, p. 190, 2007.

MONTEIRO, S. H. N.; SILVA, M. F. F.; SECCO, R. S. O gênero *Galeandra* (Orchidaceae) na Amazônia Brasileira. Acta Amazonica, vol. 39(1): p. 21 – 34, 2009.

MONTEIRO, S.H.N.; SELBACH-SCHNADELBACH, A.; OLIVEIRA, R. P. de; VAN DEN BERG, C. Molecular Phylogenetic of *Galeandra* (Orchidaceae: Catasetinae) based on Plastid and Nuclear DNA Sequences. Systematic Botany, vol. 35 (3): p. 476 – 486, 2010.

MORRONE, J. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on Panbiogeographic and Cladistic analyses of the entomofauna, Annu. Rev. Entomol. vol. 51: p. 467 – 94, 2006.

MORRONE, J.J. Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics*, p. 1 - 13, 2013.

OLSON, D. M.; DINERSTEIN E., WIKRAMANAYAKE E. D. , BURGESS, N. D. POWELL, G. V. N., UNDERWOOD, E. C., D'AMICO, J. A.; ITOUA, I., STRAND, H. E., MORRISON, J. C, LOUCKS, C. J., ALLNUTT, T. F., RICKETTS, T. H., KURA, Y., LAMOREUX, J. F., WETTENGEL, W. W.; HEDAO, P.; KASSEM, K. R. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, vol. 51 (11): p. 933 - 938, 2001.

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

PRIDGEON, A. M.; CRIBB, P. J.; CHASE, M.; HAMUSSEM F. (eds.) *Genera Orchidacearum* v. 1 General introduction, Apostasioideae, Cyripedioideae. New York: Oxford University Press, 1998.

PRIDGEON, A. M.; CRIBB, P.J.; CHASE, M.W. *Genera Orchidacearum* v.4, p.1: Epidendroideae. New York: Oxford University Press, 2005.

PRIDGEON, A.M.; CRIBB, P.J.; CHASE, M.W.; RASMUSSEN, F.N. *Genera Orchidacearum* v.5, p.2: Epidendroideae. New York: Oxford University Press, 2009.

RAMÍREZ SR, GRAVENDEEL B, SINGER RB, MARSHALL CR, PIERCE NE Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature* vol. 448: p. 1042 – 1045, 2007.

RICHARDSON, J.E., PENNINGTON, R.T., PENNINGTON, T.D. & HOLLINGSWORTH, P.M. Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science* vol. 293: p. 2242 – 2245, 2001.

RULL, V. Neotropical Biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 26 (10), 2011.

SCLATER, P. L. On the geographical distribution of the members of the class Aves. J. Proc. Linnean Soc. London (Zool.), vol. 2: p. 130 - 145, 1858.

SMIDT, E.C., SILVA-PEREIRA, V., BORBA, E.L., VAN DEN BERG, C. Richness, distribution, and important areas to preserve Bulbophyllum in the Neotropics, Lankesteriana vol. 7(1-2): p. 107 - 113, 2007.

STEVENS, P. F. Asparagales. Disponível em: <<http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/orders/asparagalesweb.htm>> Acesso em 10/02/2014.

VAN DEN BERG; MARTINS, P.S. Biogeography of Brazilian *Cattleyas*: geographic distribution, morphological variability, evolutionary and taxonomic consequences, p: 315-320. In: Pereira C.E. de B. (ed.) Proceedings of 15th World Orchid Conference, Rio de Janeiro, Naturalia, Turriers, France, 1996.

WALLACE, A. R. The geographical distribution of animals; with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's surface, New York: Harper & Brothers, Publishers, vol. 2., 1876.

CAPÍTULO I

PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E CONSERVAÇÃO DE *GALEANDRA* LINDLEY (ORCHIDACEAE: CATASETINAE)

Manuscrito redigido conforme as instruções do periódico *Brazilian Journal of Botany*

RESUMO

Galeandra Lindley é um gênero com distribuição neotropical, que inclui 18 espécies com forma de vida epífita ou terrícola, distribuídas em diversas fitofisionomias. O objetivo deste estudo foi (i) caracterizar os padrões de distribuição geográfica, riqueza, diversidade e endemismo de *Galeandra*; (ii) comparar a distribuição do gênero com as áreas protegidas em unidades de conservação; (iii) determinar o status de conservação das espécies; e (iv) indicar as áreas mais importantes para conservação dos táxons. Para tanto, foram consultadas coleções de herbários, ferramentas de Sistema de Informação Geográfica (SIG) e Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE). O status de conservação foi definido de acordo com os critérios da IUCN (International Union for Conservation of Nature). Os resultados indicaram que as áreas com maior riqueza estão distribuídas no Brasil, na mesorregião do Rio Amazonas (Pará), na Chapada dos Guimarães (Mato Grosso) e na Chapada dos Veadeiros (Goiás). As áreas de diversidade são, em sua maioria, coincidentes com as áreas de maior riqueza, incluindo ainda, às regiões de Orinoco na Venezuela e a Serra do Cipó em Minas Gerais, Brasil. Para a conservação dos táxons são necessários esforços de proteção *in situ* em seis áreas: México, Nicarágua, Venezuela e no Brasil nos estados do Pará, Mato Grosso e Goiás. Foram identificadas através da PAE, três áreas de endemismo para o gênero na América Central, na Amazônia e no Cerrado. Segundo os critérios da IUCN, 10 espécies (55,5%) encontram-se em alguma categoria de ameaça, sendo *Galeandra carnevaliana* considerada criticamente em perigo de extinção. As análises quando consideradas em conjunto indicam que segundo a distribuição do gênero *Galeandra*, a maioria das espécies encontram-se agrupadas em dois domínios fitogeográficos, sendo as epífitas presentes principalmente na Amazônia, e as espécies terrícolas mais concentradas no bioma Cerrado.

Palavras-chave: Amazônia, cerrado, conservação, distribuição geográfica, PAE.

ABSTRACT

Galeandra Lindley is a genus with neotropical distribution, which includes 18 species of epiphytic or terrestrial life form, spread in different vegetation types. The aim of this study were: (i) to characterize the distribution patterns, richness, diversity and endemism of *Galeandra*; (ii) to compare the distribution of the genus in protected areas of conservation units; (iii) to determine the conservation status of the species; and (iv) to indicate the most important areas for conservation of taxa. Therefore, herbarium collections were consulted and Geographic Information System tools (GIS) and Analysis of Parsimonious Endemicity (PAE). Were used the conservation status was defined according to the criteria of IUCN. The results indicate that areas with greater richness are distributed in Brazil, middle region of the Amazon River (Pará), in Chapada dos Guimarães (Mato Grosso) and Chapada dos Veadeiros (Goiás). The diversity of areas is mostly coincident with the areas of greatest richness, including the regions of the Orinoco in Venezuela and the Serra do Cipó in Minas Gerais, Brazil. For the conservation of the taxa are needed protection efforts in six areas: Mexico, Nicaragua Venezuela, and in Brazil in the states of Pará, Mato Grosso and Goiás. This areas were identified through the PAE, three areas of endemism for the genus in Central America in the Amazon and Cerrado. According to the IUCN criteria, 10 species (55.5%) are in some category of threat, *Galeandra carnevaliana* being considered critically endangered. The combined analyzis indicates that most species are grouped into two phytogeographic areas, and epiphytes present mainly in the Amazon, and terrestrial species more concentrated in the Cerrado biome.

Keywords: Amazon, cerrado, conservation, geographic distribution, PAE.

1. INTRODUÇÃO

Galeandra Lindley é um gênero de Orchidaceae neotropical que inclui 18 táxons com forma de vida epífita ou terrícola. Suas espécies possuem registro de ocorrência desde o Sul da Flórida até o norte da Argentina, sendo que no Brasil estão presentes 13 espécies (Monteiro *et al.* 2009).

Reconhecido como um gênero monofilético, a filogenia de *Galeandra* está baseada em regiões nucleares (nrITS e ETS) e plastidiais (*rpoB-trnC*, *psbA-trnH* e *trnS-trnG*), e apresenta *G. devoniana* como espécie-irmã epífita de dois clados principais, um de espécies epífitas e outro contendo as terrícolas (Monteiro *et al.* 2010). Entre os principais caracteres diagnósticos de *Galeandra* estão o formato dos pseudobulbos (cilíndricos ou fusiformes nas epífitas; curtos e ovóides nas terrícolas), a morfologia do labelo infundibuliforme (presença ou ausência de tricomas na superfície, número e forma das carenas), assim como, o formato do calcar (linear ou obtuso) e indumentos na coluna (presença ou ausência de tricomas) e a forma de vida das espécies (Monteiro *et al.* 2010).

Apesar da diversidade e importância ecológica de seus representantes, o estudo dos padrões de distribuição das orquídeas no neotrópico ainda é pouco conhecido (Brieger, 1969). Entre os estudos que abordaram algum tipo de padrão biogeográfico estão os de van den Berg e Martins (1996) que investigaram os padrões de distribuição de *Cattleya* Lindl. (Orchidaceae: Epidendroideae); Smidt *et al.* (2007) com padrões de riqueza e endemismo do gênero *Bulbophyllum* Thouars através do método PAE; Chiron (2009) realizou estudo similar com o gênero *Baptistonia* Barb. Rodr. e Menini Neto e Forzza (2012) com estudos de riqueza, diversidade e endemismo de *Pseudolaelia* Porto & Brade. Estes estudos identificaram alguns centros de riqueza para Orchidaceae, sendo a Mata Atlântica apontada como área de maior representatividade para todos os grupos estudados.

Por se tratar de um gênero com ampla distribuição no neotrópico com representantes em quase todos os biomas (Monteiro *et al.* 2010; Barros *et al.* 2014) acreditamos que nossos resultados possam contribuir com a descrição de mais centros de riqueza e endemismo para Orchidaceae na região Neotropical.

Para tanto, o objetivo deste trabalho foi: (i) caracterizar os padrões de distribuição geográfica, riqueza, diversidade e endemismo de *Galeandra*; (ii) comparar a distribuição do gênero com as áreas protegidas em unidades de conservação; (iii) determinar o status de conservação das espécies; e (iv) indicar as áreas mais importantes para conservação da maioria dos táxons.

2. MATERIAL E MÉTODOS:

2.1 Amostra de dados

O registro das espécies de *Galeandra* foi baseado nas coleções dos herbários ALCB, AMES, AMO, B, BAH, BHCB, BM, BR, CEN, CEPEC, CVRD, F, HAMAB, HB, HF, HUEFS, HRB, IAN, INPA, K, K-L, MBM, MBML, MG, MO, NY, P, PORT, R, RB, S, SP, UB, UFMA, UFMT, US e W (siglas segundo Thiers, atualizado continuamente), complementados com consulta em bases de dados (Lista de espécies da Flora do Brasil: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2014>; NYBG: Virtual Herbarium: <http://sciweb.nybg.org/Science2/hcol/lists/orchidaceae.html>; e <http://www.tropicos.org>), totalizando 911 registros de *Galeandra* no neotrópico, dos quais apenas 718 foram considerados para este estudo. As informações, quando consideradas duvidosas (identificações, coordenadas e localidades), foram excluídas. A terminologia adotada para as espécies está de acordo com a circunscrição proposta na revisão taxonômica e na hipótese filogenética do gênero (Monteiro *et al.* 2010).

2.2 Distribuição geográfica

O levantamento das coordenadas geográficas foi realizado através de dados do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE 2014) e do *software* GeoCAT (Geospatial Conservation Assessment Tool - Bachman *et al.* 2011), com base nas informações contidas nas etiquetas das exsicatas. Os padrões de distribuição foram classificados para este estudo como (1) distribuição restrita, para táxons com área de distribuição de até 100.000 km²; (2) distribuição intermediária, para áreas de 100.000 a 300.000 km² e (3) distribuição ampla, para táxons presentes em áreas maiores que 300.000 km².

2.3 Análises de Riqueza, Diversidade e Complementaridade

Os mapas de distribuição geográfica (Americas Base Map - Bletter *et al.* 2004), assim como, as análises de riqueza (número total de espécies por quadrícula, levando em conta duas quadrículas vizinhas), de diversidade (índice de Shannon) e de complementaridade (quadrículas que se complementam em termos de composição de espécies) foram

confeccionados no *software* DIVA-GIS versão 7.5 (Hijmans *et al.*, 2014) estabelecendo quadrículas do tamanho de um grau de latitude por um grau de longitude (1°x1°).

2.4 Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE)

Seguindo o método PAE (*Parsimony Analysis of Endemicity*), proposto por Rosen (1988) e modificado por Cracraft (1991), a análise foi baseada em áreas de endemismo previamente delimitadas. As áreas biogeográficas foram delimitadas baseadas na proposta de sete regiões neotropicais de Morrone 2006 e Antonelli *et al.* 2009. A matriz de presença/ausência das espécies nos biomas foi construída no programa Nexus Software Editor (Anexo 1; Page, 2001). As análises de parcimônia foram realizadas através de busca heurística e algoritmo TBR no programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.* 2008), com cinco replicações. Os clados suportados por duas ou mais espécies exclusivas foram considerados endêmicos (Cracraft, 1985; Platnick, 1991; Morrone, 1994a).

2.5 Distribuição dos táxons nas unidades de conservação

A indicação das áreas mais importantes para a conservação de *Galeandra* foi analisada através das informações contidas nas etiquetas de coleta e dos locais de ocorrência das espécies em Unidades de Conservação (FPCUs) a nível estadual e federal, através das ferramentas GeoCAT (Bachman *et al.* 2011; <http://geocat.kew.org>) e SOMABRASIL (Victoria *et al.* 2013; <http://mapas.cnpm.embrapa.br/somabrasil/webgis.html>).

2.6 Status de conservação

O status de conservação de cada táxon foi inferido seguindo as recomendações do sistema IUCN (2014), levando em consideração o número de localidades, a área, extensão e a qualidade do habitat. A extensão de ocorrência (EOO) e a área de ocupação (AOO) foram consultadas usando o *software* GeoCAT (Bachman *et al.* 2011).

RESULTADOS

3.1 Distribuição geográfica

O gênero *Galeandra* está distribuído entre os seguintes limites: ao sul dos Estados Unidos, Florida, Miami (25,7879 S, - 80,2210 W) até o sul do Brasil, Rio Grande do Sul, município de Tavares (-31,2880 S, -51,0905 W). Dos 18 táxons de *Galeandra*, 14 (77,7%) estão concentrados em dois domínios fitogeográficos importantes na formação das paisagens naturais do Neotrópico, o Cerrado e a Amazônia (Fig. 1).

Galeandra apresenta três espécies com ampla distribuição no neotrópico (*G. beyrichii* Rchb. f., *G. montana* Barb. Rodr. e *G. styllomisantha* (Vell.) Hoehne), duas com distribuição intermediária (*G. devoniana* Schomb. ex Lindl. e *G. stangeana* Rchb. f.) e as outras 12 espécies restantes com distribuições mais restritas (Tabela 1).

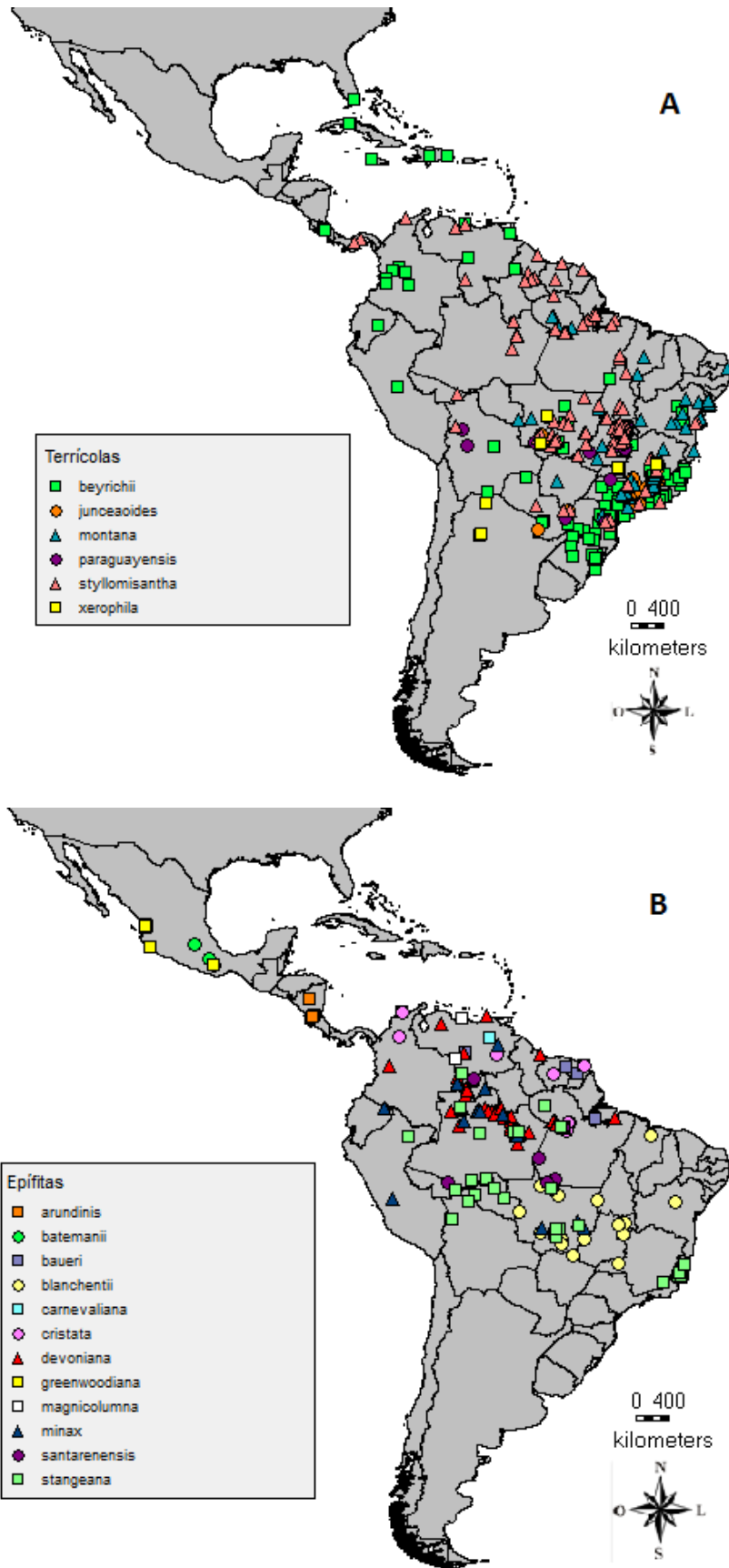


Figura 1. Distribuição geográfica das 18 espécies de *Galeandra* no neotrópico. **A** – espécies terrícolas; **B** – espécies epífitas.

3.2 Riqueza, diversidade e complementaridade de *Galeandra* no neotrópico

As três regiões mais ricas para o gênero ocorrem em território brasileiro: (1) a mesorregião do Rio Amazonas, no estado do Pará (região de Alter do Chão), contendo oito espécies; (2) Chapada dos Guimarães, no estado do Mato Grosso, com sete espécies; (3) Chapada dos Veadeiros, no estado do Goiás e no Distrito Federal com seis espécies cada (Fig. 2A).

Seis regiões apresentaram maior diversidade, sendo algumas coincidentes com as áreas de riqueza: (1) mesorregião do Rio Amazonas e (2) Chapada dos Guimarães com maior índice, seguidas de quatro áreas correspondentes às regiões de (3) Orinoco na Venezuela, (4) Chapada dos Veadeiros em Goiás e mais duas áreas em Minas Gerais na (5) Serra do Cipó e na (6) região sul do estado (Fig. 2B).

Seis áreas foram indicadas como prioritárias para conservação da diversidade total dos táxons: sendo duas principais (1) a mesorregião do Rio Amazonas, no Pará e (2) a Chapada dos Guimarães, no Mato Grosso. Como regiões secundárias (3) Atabapo na Venezuela, (4) Nicarágua, (5) Chapada dos Veadeiros em Goiás e (6) Oaxaca no México (Fig. 2C).

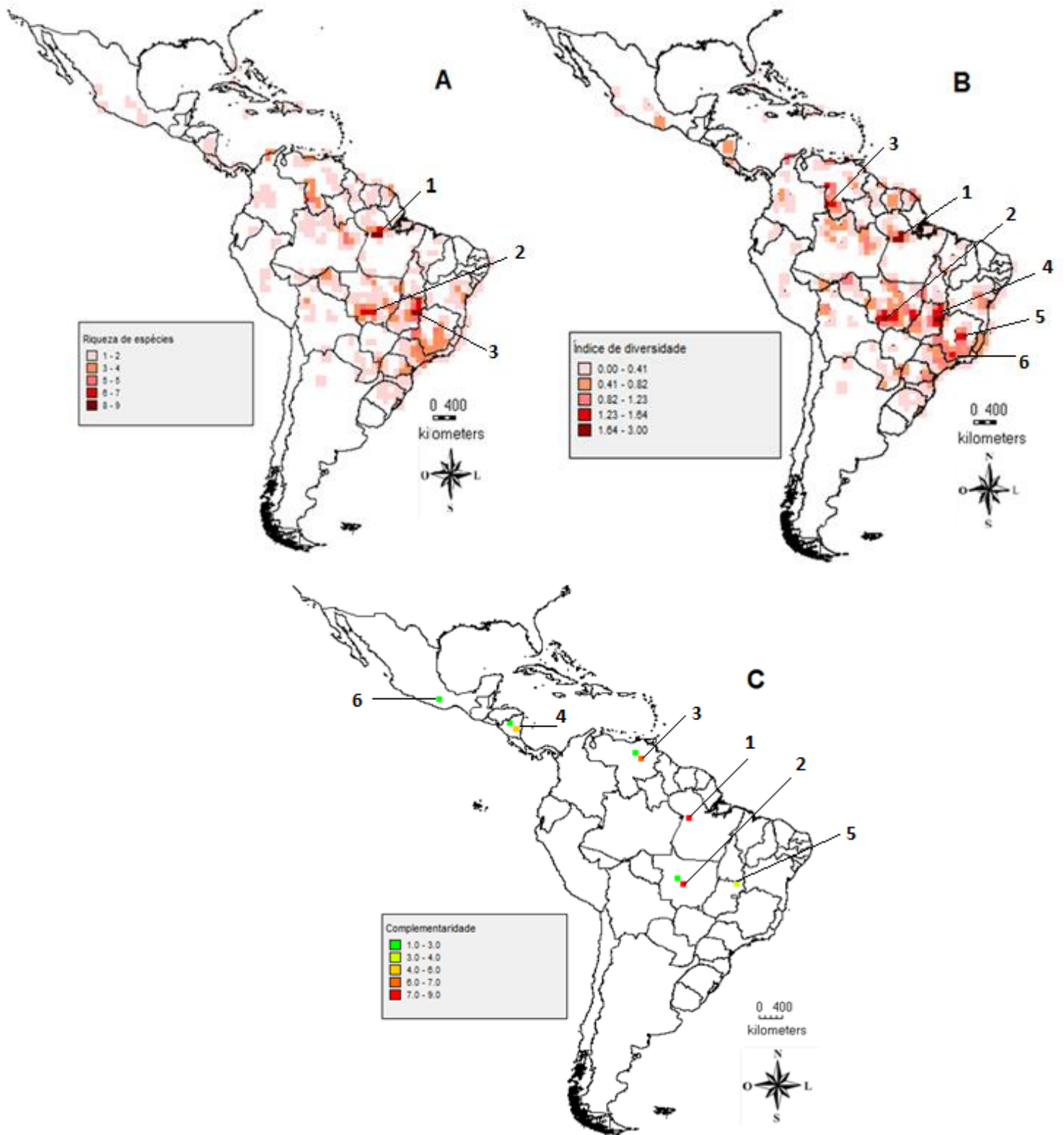


Figura 2. Análises baseadas nos padrões de distribuição geográfica de *Galeandra* em quadrículas de $1^\circ \times 1^\circ$ **A** - riqueza de espécies; **B** - diversidade de espécies; **C** - áreas complementares prioritárias para conservação de todas as espécies do gênero.

3.3 Análise Parcimoniosa de Endemicidade - PAE

A Análise Parcimoniosa de Endemicidade resultou em cinco árvores, igualmente parcimoniosas, com comprimento (C) = 23, índice de consistência (IC) = 0,64 e índice de retenção (IR) = 0,37. A árvore de consenso estrito identificou através do PAE três áreas com congruência entre a distribuição de espécies restritas (com símbolos) para *Galeandra*. Outros biomas do neotrópico não possuem registros para *Galeandra* ou o número de registros (apenas um) foi considerado insuficiente para a análise.

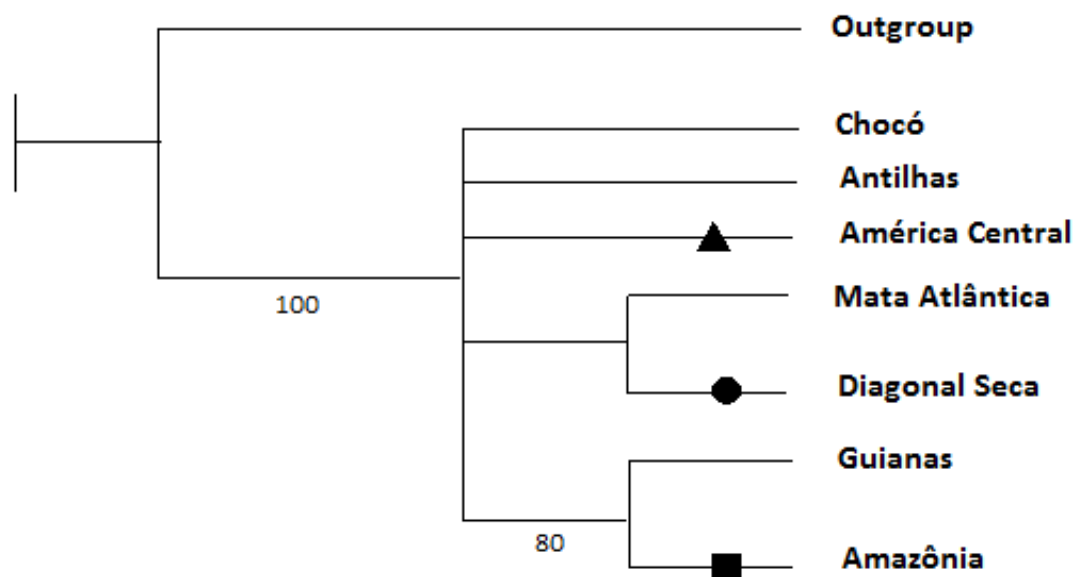


Figura 3. Áreas endêmicas para o gênero *Galeandra* utilizando Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE). (▲) *G. batemanii* Rolfe e *G. greenwoodiana* Warford (●) *G. junceaoides* Barb. Rodr. e *G. xerophila* Hoehne (■) *G. santarenensis* S. H. N. Monteiro e da Silva e *G. magnicolumna* G. A. Romero & Warford. Valores abaixo dos ramos representam o suporte dos clados.

3.5 Status de conservação

A avaliação dos critérios de conservação da IUCN para *Galeandra* indicou uma espécie como criticamente em perigo, três espécies vulneráveis; seis quase ameaçadas e o restante das espécies na categoria pouco preocupante (Tabela 1).

Tabela 1. Presença nas unidades de conservação, área de ocupação, status de conservação e padrões de distribuição geográfica das 18 espécies de *Galeandra*.

Unidades de Conservação					
Espécies	Federal	Estadual	Área de ocupação	Status de conservação	Padrão de distribuição
<i>G. arundinis</i>	0	0	102.000 km ²	VU	Restrito
<i>G. batemanii</i>	0	0	20.000 km ²	VU	Restrito
<i>G. baueri</i>	0	0	32.000 km ²	NT	Restrito
<i>G. beyrichii</i>	8	12	580.000 km ²	LC	Amplio
<i>G. blanchetii</i>	0	1	64.000 km ²	LC	Restrito
<i>G. carnevaliana</i>	0	0	4.000 km ²	CR	Restrito
<i>G. cristata</i>	0	0	36.000 km ²	NT	Restrito
<i>G. devoniana</i>	2	3	252.000 km ²	LC	Intermediário
<i>G. greenwoodiana</i>	0	0	16.000 km ²	VU	Restrito
<i>G. junceaoides</i>	2	3	104.000 km ²	LC	Intermediário
<i>G. magnicolumna</i>	0	0	28.000 km ²	NT	Restrito
<i>G. minax</i>	0	0	64.000 km ²	NT	Restrito
<i>G. montana</i>	6	11	388.000 km ²	LC	Amplio
<i>G. paraguayensis</i>	1	0	92.000 km ²	LC	Restrito
<i>G. santarenensis</i>	0	0	32.000 km ²	NT	Restrito
<i>G. stangeana</i>	1	2	144.000 km ²	LC	Intermediário
<i>G. styllomisantha</i>	3	4	396.000 km ²	LC	Amplio
<i>G. xerophila</i>	0	0	40.000 km ²	NT	Restrito

LC pouco preocupante, VU vulnerável, NT quase ameaçada e CR criticamente em perigo.

3. DISCUSSÃO

4.1 Padrões de distribuição geográfica, riqueza, diversidade e endemismo.

A distribuição geográfica de *Galeandra* apresenta um padrão principal relacionado à forma de vida das espécies concordando com a hipótese filogenética proposta por Monteiro *et al.* (2010) de dicotomia dos clados epífita e terrícola.

A maioria das epífitas (10 spp.) apresenta-se concentrada na região amazônica e habitam principalmente matas de igapó (especialmente sobre *Arecaceae*), matas ciliares e florestas de planície do México, Venezuela e das Guianas. Exceto *Galeandra stangeana* que está presente também nas matas ciliares da Mata Atlântica e *G. blanchetii* presente em áreas de Cerrado. As espécies terrícolas (cinco spp.) ocupam diversos tipos de vegetação aberta no Brasil, Colômbia e Venezuela em áreas de cerrado *sensu strictu* no Platô das Guianas, e em ilhas de vegetação de cerrado amazônico. Exceto *Galeandra beyrichii* que habita locais de sub-bosque em florestas úmidas de diversas fisionomias do neotrópico.

As áreas apontadas como de maior riqueza, diversidade ou endemismo para o gênero *Galeandra* diferem das áreas encontradas para os estudos anteriores de orquídeas como *Bulbophyllum*, *Baptistonia*, *Cattleya* e *Pseudolaelia*. *Cattleya* possui maior riqueza na costa leste do Brasil e em áreas baixas de encostas úmidas dos Andes (van den Berg & Martins 1996). *Bulbophyllum* nas áreas do sudeste do Brasil, em regiões de contato entre o Cerrado e Mata Atlântica, assim como nos Andes (Smidt *et al.* 2007). Para *Baptistonia* foram indicadas áreas na Mata Atlântica das regiões sul e sudeste (Chiron 2009). Em relação ao gênero *Pseudolaelia*, são reconhecidas áreas de Cerrado e Mata Atlântica em Minas Gerais e no Espírito Santo (Menini-Neto & Forzza 2012).

De acordo com nossos resultados aliados da PAE e da análise de complementaridade, mais três áreas biogeográficas possuem relevância para a conservação de *Orchidaceae* e diferem dos estudos anteriores citados, sendo elas a Amazônia (no Médio Rio Negro no Brasil e Venezuela), o Cerrado (nas Chapadas dos Guimarães e Veadeiros no Brasil) e a América Central (em Oaxaca no México e Nicarágua). A indicação destas novas áreas possivelmente está relacionada a escassez de estudos que contemplem táxons que não pertencem ao bioma Mata Atlântica.

As áreas identificadas como de maior riqueza e diversidade apresentaram coincidência espacial com as áreas de endemismo delimitadas pela PAE, assim como, as relações entre os táxons propostas se mantiveram também na filogenia molecular de

Monteiro *et al.* (2010). Este tipo de congruência corrobora as áreas de endemismo como entidades históricas e não apenas simpatria de espécies exclusivas na área (Harold & Mooi, 1994). Nesse contexto, as áreas prioritárias para conservação podem ser definidas com base em informações capazes de sustentar processos ecológicos e evolutivos dos táxons (Löwenberg – Neto, 2011).

4.2 Definição do status e indicação das áreas prioritárias para conservação

Orchidaceae é reconhecida pelo alto valor ornamental e muitas de suas espécies estão ameaçadas pela coleta indiscriminada (Menini Neto & Forzza 2012). Para *Galeandra* os principais riscos estão relacionados a este tipo de coleta, a degradação do habitat e a baixa representatividade dentro das unidades de conservação.

As análises de distribuição geográfica aliadas ao PAE e as informações de status de conservação indicam um cenário negativo na conservação de *Galeandra*. De acordo com os resultados, 10 espécies (55,5%) encontram-se em alguma categoria de ameaça (NT, VU e CR) com distribuição restrita e não foram registradas em nenhuma unidade de conservação. As outras oito espécies (44,4%) estão agrupadas na categoria pouco preocupante (LC) e encontram-se dentro de alguma das unidades de conservação estaduais ou federais.

Galeandra carnevaliana G. A. Romero & Warford, que aparece na categoria criticamente em perigo (CR) possui a menor área de ocupação e não está presente em nenhuma unidade de proteção. O mesmo ocorre com seis espécies (*G. baueri*, *G. cristata*, *G. magnicolumna*, *G. minax*, *G. santarenensis* e *G. xerophila*) indicadas como quase ameaçadas (NT). As duas espécies que possuem o maior número de registros dentro das unidades de conservação (*G. beyrichii* e *G. montana*) possuem status de conservação pouco preocupante (LC).

Das dez espécies presentes na Amazônia, duas (*G. santarenensis* e *G. magnicolumna*) são endêmicas desta região e não estão contempladas por nenhuma unidade de conservação. Cenário que se repete para 44% das plantas vasculares endêmicas confinadas em apenas 1,4% da superfície terrestre (Myers *et al.* 2000).

A maioria das UCs federais, tanto em número quanto em extensão, encontram-se no bioma Amazônico, seguido da Mata Atlântica e do Cerrado (ICMBIO, 2014). Apesar disso, as espécies de *Galeandra* presentes na Amazônia aparecem nas categorias mais ameaçadas por não estarem presentes em áreas de proteção.

O método para reconhecimento de endemismo PAE foi capaz de identificar três áreas (Amazônia, América Central e o Cerrado) que possuem táxons exclusivos, fornecendo informações valiosas na definição de áreas prioritárias para conservação (Löwenberg – Neto, 2010), no entanto, as indicações das áreas prioritárias, definidas de acordo com as análises e parâmetros utilizados nesse estudo, tem o objetivo de orientar a implementação de políticas públicas de conservação, porém não são garantia de proteção efetiva.

4. PERSPECTIVAS FUTURAS

O reconhecimento dos padrões de distribuição geográfica das espécies tem apresentado notável contribuição para a compreensão da evolução da biodiversidade, sendo incorporada recentemente em alguns esforços conservacionistas (Whittaker *et al.* 2005). As decisões de políticas públicas futuras, referentes às áreas prioritárias para a conservação devem estar embasadas em estudos biogeográficos, gerando informações mais confiáveis para conservação dos táxons ameaçados, como no caso de *Galeandra*, que apesar de ser reconhecido por seu valor ornamental está em situação de ameaça.

5. REFERÊNCIAS

ANTONELLI, A.; NYLANDER, J. A. A.; PERSSON, C.; SANMARTÍN, I. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*: vol. 106(24): p. 9749-9754, 2009.

ICMBIO. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/portal/biodiversidade/unidades-de-conservacao/biomas-brasileiros.html> (Acesso em: 21/08/2014).

BACHMAN, S., MOAT, J., HILL, A. W., DE LA TORRE, J., SCOTT, B. Supporting Red List threat assessment with GeoCAT: geospatial conservation assessment tool. *Zookeys* vol. 150: p. 117-126, 2011.

BARROS, F.; VINHOS, F.; RODRIGUES, V.T.; BARBERENA, F.F.V.A.; FRAGA, C.N. & PESSOA, E.M. Orchidaceae. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB011990>. (Acesso em: 22/05/2014).

BLETTER, N.; JANOVEC, J.; BROSI, B.; DALY, D. C. A digital base map for studying the Neotropical flora. The New York Botanical Garden. Disponível em: http://www.nybg.org/bsci/digital_maps/ (Acesso em: 10/05/2013).

BRIEGER, F. G. Patterns of evolutionary and geographical distribution in neotropical orchids. Biol. J. Linn. Soc., vol. 1, p. 197-217, 1969.

CHIRON, G.R. Riqueza e endemismo de espécies *Baptistonia* (Orchidaceae), no Brasil. Hoehnea vol. 36(3): p. 459 - 477, 2009.

CRACRAFT, J. Historical Biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of Endemism. Ornithological Monographs vol. 36: p. 49-84, 1985.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. Cladistics vol. 24: p. 774–786, 2008.

HAROLD, A. S.; MOOI, R. D. Areas of endemism: definition and recognition criteria. Systematic Biology, vol. 43: p. 261 – 266, 1994.

HIJMANS, R.J., GUARINO, L., BUSSINK, C., MATHUR, P., CRUZ, M., BARRENTES, I., ROJAS, E. DIVA-GIS: A geographic information system for the analysis of species distribution data. Versão 7.5. Disponível em: <http://www.diva-gis.org> (Acesso em 20/01/2014).

IBGE. Índice de nomes Geográficos. Base cartográfica contínua do Brasil ao Milionésimo - BCIM. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. vol.1. Disponível em:

biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/monografias/GEBIS%20.../56282.pdf (Acesso em 15/01/2014).

IUCN. Standards and Petitions Subcommittee. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 8.1. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee Disponível em <http://intranet.iucn.org/webfiles/doc/SSC/RedList/RedListGuidelines.pdf>. (Acesso em 01/2014).

LÖWENBERG – NETO, P. Conservação da Biodiversidade e Biogeografia Histórica In: CARVALHO, C. J. B.; de ALMEIDA, E. A. B. Biogeografia da América do Sul: padrões e processos. Editora Roca, São Paulo, p. 162 – 172, 2011.

MENINI-NETO, L., FORZZA, R.C. Biogeography and conservation status assessment of *Pseudolaelia* (Orchidaceae). Botanical Journal of the Linnean Society vol. 171: p. 191-200, 2013.

MONTEIRO, S. H. N., ROMERO, G. A. & VAN DEN BERG, C. 438. *Galeandra*. In: PRIDGEON, A.M., CRIBB, P.J., CHASE, M.W. & RASMUSSEN, F.N. (eds.) *Genera orchidacearum, Epidendroideae (part two)*. Oxford University, Oxford, vol. 5: p. 29 – 32, 2009.

MONTEIRO, S.H.N.; SELBACH-SCHNADELBACH, A.; OLIVEIRA, R. P. de; VAN DEN BERG, C. Molecular Phylogenetic of *Galeandra* (Orchidaceae: Catasetinae) based on Plastid and Nuclear DNA Sequences. Systematic Botany, vol 3 (35): p. 476 – 486, 2010.

MORRONE, J. J. On identification of areas of endemism. Syst. Biol. Vol. 43: p. 438-441, 1994a.

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

MYERS, N. R. A.; MITTERMEIER, C. G.; MITTERMEIER, G. A. B.; DA FONSECA & J. KENT. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature vol. 403: p. 853-858, 2000.

NYBG. The New York Botanical Garden. Virtual Herbarium. Disponível em: <http://sciweb.nybg.org/Science2/hcol/lists/orchidaceae.html> (Acesso em: 13/05/2014).

PAGE, D. M. 2001. Nexus data editor 0.5.0. Program distributed by the author, Institute of Biomedical and Life Sciences. Univ. of Glasgow, Glasgow. Disponível em: <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/nde.html> (Acesso em: 10/11/2014).

PLATNICK, N.I. On areas of endemism. Australian Systematic Botany vol. 4: p.1–11, 1991.

ROSEN, B. R. From fossils to the earth history: applied historical biogeography. In: MYERS, A., GILLER, P. (Eds.), Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plants distribution. London: Chapman & Hall, 1988.

SMIDT, E. C., SILVA-PEREIRA, V., BORBA, E. L., VAN DEN BERG, C. Richness, Distribution and Important Areas to Preserve *Bulbophyllum* in the Neotropics. Lankesteriana vol. 7 (1-2): p. 107-113, 2007.

THIERS, B. [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponível em: <http://sweetgum.nybg.org/ih/> Acesso em: 21/02/2014.

TROPICOS.ORG. Missouri Botanical Garden. Disponível em: <http://www.tropicos.org/Name/42000388> (Acesso em: 12/05/2014).

VAN DEN BERG, C., MARTINS, P. S. Biogeography of Brazilian Cattleyas: Geographic Distribution, Morphological Variability, Evolutionary and Taxonomic Consequences. 15th World Orchid Conference - Scientific Section, 1996.

VICTORIA, D. de C.; SILVA, G. B. S. da; DRUCKER, D. P.; CUSTODIO, D. de O.; BOLFE, E. L.; BATISTELLA, M. 2013. Tutorial SOMABRASIL: Sistema de Observação e Monitoramento da Agricultura no Brasil. Campinas, SP: Embrapa Monitoramento por Satélite, Comunicado Técnico, vol. 36: 12 p.. Disponível em:

<http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/111147/1/CT-36.pdf>. (Acesso em: 17/12/2014).

WHITTAKER, R.J., M.B. ARAÚJO, P. JEPSON, R.J. LADLE, J.E.M. WATSON & K.J. WILLIS. Conservation Biogeography: assessment and prospect. Diversity and Distributions vol. 11: p. 3-23, 2005.

CAPÍTULO II

HISTÓRIA BIOGEOGRÁFICA DO GÊNERO *GALEANDRA* LINDLEY (ORCHIDACEAE: CATASETINAE)

RESUMO

A região neotropical abriga a maior diversidade de espécies do planeta e contém aproximadamente 37% de todas as plantas conhecidas atualmente, sendo Orchidaceae uma das famílias de angiospermas mais diversificadas desta região. Apesar disso, ainda são pouco conhecidos os eventos biogeográficos que influenciaram a história das linhagens de orquídeas no neotrópico. Diante disso, este estudo teve como objetivo propor uma hipótese biogeográfica para o gênero *Galeandra*, através da hipótese filogenética baseada em cinco regiões moleculares de 15 espécies. Para tanto, foram realizadas análises filogenéticas e estimativas de tempos de divergência através de abordagem bayesiana, utilizando *Dendrobium* e *Earina* (20-23 Ma) fósseis para calibrar as datações. Os relacionamentos filogenéticos e a estimativa do tempo de divergência foram inferidos através do modelo de relógio molecular relaxado não correlacionado lognormal e a reconstrução das áreas ancestrais foram inferidas através do Método Bayesiano Binário. Os resultados obtidos confirmam a monofilia de *Galeandra* e os grupos internos propostos anteriormente. De acordo com a datação molecular, a inferência do tempo de diversificação das linhagens neotropicais de *Galeandra*, se estende do Período Neógeno ao Quaternário e compartilha um ancestral comum das linhagens modernas no Mioceno Médio (~14.3 Ma). Os eventos biogeográficos que deram origem à diversificação das linhagens podem estar relacionados a eventos geológicos e climáticos como (i) as mudanças nos padrões de drenagem da região amazônica; (ii) o fim dos sistemas de lagos amazônicos (iii) desenvolvimento progressivo da “Diagonal de Formações Abertas Secas” e (iv) ao Istmo do Panamá.

Palavras-chave: BEAST, Catasetiinae, datação molecular, diversificação, neotrópico, RASP, relógio molecular relaxado.

ABSTRACT

The Neotropics is the region with the greatest diversity of species on the planet and approximately 37% of all plants currently known, Orchidaceae is one of the most diverse families of angiosperms in the region. Despite this, there are few studies about biogeographic events that its influence in the history of the lineages of orchids in the Neotropics. Thus, this study aimed to propose a biogeographic hypothesis for the genus *Galeandra* by phylogenetic hypothesis based on five molecular regions of 15 species. Therefore, phylogenetic analyzes were performed and estimates of divergence times through Bayesian approach, using *Dendrobium* and *Earina* (20-23 Ma) fossil to calibrate dating. Phylogenetic relationships and the estimated divergence time were inferred through the relaxed molecular clock model uncorrelated lognormal and the reconstruction of ancestral areas were inferred using the Bayesian Binary Method. The results confirm the monophyly of *Galeandra* that was previously proposed for the internal groups. According to molecular dating, the inference time diversification of *Galeandra*, neotropical lineages extending from the Neogene Period to the Quaternary and share a common ancestor in the Middle Miocene (~ 14.3 Ma). The biogeographic events that led to the current distribution of *Galeandra* lineages may be related to geological and climatic events such as the (i) changes in drainage patterns in the Amazon region ; (ii) the end of Amazonian lake systems (iii) progressive development of " Diagonal of Open Formations " and (iv) the Isthmus of Panama.

Keywords: BEAST, Catasetiinae, molecular dating, diversification, Neotropics, RASP, relaxed molecular clock.

1. INTRODUÇÃO

A região neotropical abriga a maior diversidade de espécies do planeta e contém aproximadamente 37% de todas as plantas conhecidas atualmente (Richardson 2001; Christenhusz & Chase 2013; Hugues *et al.* 2013). Esta alta diversificação tem sido associada a processos ecológicos e eventos geológicos complexos que agiram em conjunto ao longo do tempo (Pennington *et al.* 2006; Rull 2008; Antonelli *et al.* 2009; Hoorn *et al.* 2011) tornando a reconstrução da história evolutiva do neotrópico um enorme desafio (Hoorn *et al.* 2010; Morrone 2013).

Para explicar os padrões de diversificação das linhagens de plantas neotropicais e os processos que deram origem a estes padrões, estudos descritivos (Antonelli & Sanmartín 2011), históricos (Gentry 1982; Raven & Axelrod 1974) e de datação molecular (Gustafsson *et al.* 2010; Givnish *et al.* 2011; Calvente *et al.* 2011; Lohmann *et al.* 2013) têm sido realizados. O uso de filogenias moleculares datadas, especialmente em conjunto com informações de registro fóssil e dados geológicos, têm ajudado a testar algumas hipóteses biogeográficas que revelaram importantes informações temporais (Antonelli & Sanmartín 2011) iluminando o contexto geográfico e cronológico de diversificação dos táxons (Riddle *et al.* 2008).

Considerada uma das maiores famílias das fanerógamas, Orchidaceae Juss. abrange cerca de 7% das angiospermas, com aproximadamente 25.000 espécies (Dressler 1999), e está atualmente presente em quase todas as regiões do mundo, especialmente na região neotropical (Bechtel *et al.* 1986). De acordo com os registros fósseis, o ancestral comum das linhagens modernas de orquídeas, surgiu no Cretáceo Superior (~77 Ma), embora a diversificação da maioria dos clados de Orchidaceae ocorreu durante o Terciário (Ramirez *et al.* 2007; Gustafsson *et al.* 2010).

Galeandra Lindl. é um gênero de orquídeas neotropicais com 18 espécies epífitas e terrícolas, presente desde o sul da Flórida, México, Antilhas, atravessando a América Central e a América do Sul até o norte da Argentina (Monteiro *et al.* 2010). O gênero é bem conhecido pelo interesse ornamental, devido às flores vistosas e de longa duração, sendo reconhecido principalmente pelas flores com labelo em forma de funil e calcar na base (Monteiro *et al.* 2009).

Galeandra é considerado monofilético, e apresenta-se dividido em dois clados, um de espécies epífitas e outro de espécies terrícolas, sendo *Galeandra devoniana*, espécie

epífita irmã de ambos os clados. Esta dicotomia das espécies, de acordo com a forma de vida sugere uma adaptação ao hábito terrícola podendo ser uma “inovação chave” na diversificação inicial do gênero (Monteiro *et al.* 2010).

Este capítulo tem como objetivo principal propor uma hipótese biogeográfica de diversificação das linhagens de *Galeandra* na região neotropical, a partir da hipótese filogenética molecular. Os objetivos específicos são: (1) propor hipótese de distribuição ancestral das linhagens atuais de *Galeandra*; (2) propor hipótese do tempo de divergência das linhagens epífita e terrícola e (3) estabelecer uma associação entre o tempo de divergência das linhagens de *Galeandra* com dados geológicos e climáticos que poderiam influenciar a diversificação do gênero.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Amostra dos dados

Foram realizadas duas análises, a primeira contendo a matriz de Orchidaceae compilada por Gustafsson *et al.* (2010), a partir de sequências do *GenBank* (NCBI) de DNA dos genes *rbcL* e *matK*, composta por 73 táxons e 2964 caracteres, incluindo quatro táxons adicionais *Catasetum*, *Cyrtopodium*, *Eulophia* e *Grobya*, (Anexo 2; conforme hipótese proposta por Monteiro *et al.* 2010) para inferir as datas de calibração para *Galeandra*.

A segunda análise foi realizada com uma matriz composta por 19 táxons e 4847 caracteres: contendo 15 espécies de *Galeandra*, com dados do *Genbank* baseados em regiões plastidiais (*psbA-trnH*, *rpoB-Trnc* e *trnS-TRNG*) e nucleares (ITS e ETS) (Monteiro *et al.* 2010) e quatro amostras de *Catasetum*, *Cyrtopodium*, *Eulophia* e *Grobya* incluídas como *outgroup*, baseadas em hipóteses filogenéticas prévias (Pridgeon *et al.* 1998; Dressler 1999; Monteiro *et al.* 2010) (tabela 1; anexo 3).

2.2 Modelo de evolução

Para a escolha do modelo de evolução de cada partição foi usado o critério de informação Akaike implementado no programa MEGA 6.0 (Tamura *et al.* 2013). Para as regiões nucleares ETS e ITS os melhores modelos foram HKY + G e T92 + G. Para as regiões plastidiais *psbA-trnH*, *rpoB-Trnc* e *trnS-TRNG* os modelos mais adequados foram T92 + G, GTR + G e T92, respectivamente.

2.3 Análise filogenética e datação molecular

Os relacionamentos filogenéticos e a estimativa de tempo de divergência foram inferidos através de análise bayesiana no programa BEAST v. 1.8.0 utilizando o modelo de relógio molecular relaxado não correlacionado lognormal (Drummond *et al.* 2006; Drummond & Rambaut 2007).

Para a inferência filogenética e datação foram utilizados os seguintes parâmetros no BEAUti v.1.8.0 (conforme Gustafsson *et al.* 2010): os modelos de substituição das partições e modelo do relógio molecular foram considerados individualmente (*unlinked*); a árvore foi considerada única para o conjunto de partições (*linked*). Para a análise foi usado como “*prior*” o processo de especiação “*Yule process*” com início de árvore aleatório (*random*). Na análise foram designadas distribuições “*lognormal*” para a matriz de Orchidaceae e “*normal*” para a matriz de *Galeandra*.

Na primeira matriz de Orchidaceae foram utilizados três fósseis com intuito de calibrar as estimativas do tempo de divergência: (i) na raiz (*stem group*) fixada entre 93 – 120 Ma (fóssil mais antigo conhecido para Asparagales; Ramirez *et al.* 2007) (ii) fóssil de *Dendrobium* (Orchidaceae: Epidendroideae) entre 20 – 23 Ma (Conran *et al.* 2009) (iii) e de *Earina* (Orchidaceae: Epidendroideae) entre 20 – 23 Ma (Conran *et al.* 2009). A análise foi realizada com 20.000.000 de gerações e três réplicas.

Na matriz de *Galeandra*, devido à falta de fósseis dentro do gênero, foram utilizados dois pontos de calibração externos, com intuito de calibrar as estimativas do tempo de divergência das espécies. Fixado no nó do clado externo (*Cyrtopodium – Galeandra*) com 22.2 Ma, correspondente à data estimada na primeira matriz para *Galeandra*. Para este foi designado um prior de distribuição normal (mean)= 22.2; log (SD) = 1.0. Para a calibração do nó interno (*Grobysa/Catasetum– Galeandra*) com idade média de 12.5 Ma, foi designado prior normal de (mean) = 12.5 e (SD) = 1.0. A análise foi realizada com 20.000.000 de gerações e três réplicas.

2.4 Análises biogeográficas

2.4.1 Delimitação das áreas:

A delimitação das áreas para as análises biogeográficas foi baseada nas regiões reconhecidas por Morrone (2006) e Antonelli *et al.* (2009). Foram definidas sete áreas no total: A – América Central; B – Antilhas; C – Chocó; D – Amazônia; E – Guianas; F – Diagonal Seca e G – Mata Atlântica.

Tabela 1. Espécies utilizadas nas análises biogeográficas e suas distribuições geográficas. A – América Central; B – Antilhas; C – Chocó; D – Amazônia; E – Guianas; F – Diagonal Seca e G – Mata Atlântica.

Espécie	Áreas
GRUPO – EXTERNO	
<i>Catasetum luridum</i> Lindl.	FG
<i>Cyrtopodium aliciae</i> L. Linden & Rolfe	FG
<i>Eulophia alta</i> (L.) Fawc. & Rendle	FG
<i>Grobya amherstiae</i> Lindl.	DFG
GRUPO – INTERNO	
<i>Galeandra batemanii</i> Rolfe	A
<i>Galeandra baueri</i> Lindl.	DE
<i>Galeandra beyrichii</i> Rchb. f.	ABCDGF
<i>Galeandra blanchetii</i> E. S. Rand	F
<i>Galeandra cristata</i> Lindl.	DE
<i>Galeandra devoniana</i> Schomb. ex Lindl.	DE
<i>Galeandra greenwoodiana</i> Warford	A
<i>Galeandra junceaoides</i> Barb. Rodr.	FG
<i>Galeandra magnicolumna</i> G. A. Romero & Warford	D
<i>Galeandra minax</i> Rchb. f.	DF
<i>Galeandra montana</i> Barb. Rodr.	DFG
<i>Galeandra paraguayensis</i> Cogn.	FG

<i>Galeandra santarenensis</i> S. H. N. Monteiro & da Silva	D
<i>Galeandra stangeana</i> Rchb. f.	DFG
<i>Galeandra styllomisantha</i> (Vell.) Hoehne	DEFG

2.4.2 Método Bayesiano Binário (BBM)

Para inferir as distribuições ancestrais na filogenia e identificar os eventos biogeográficos envolvidos na história do grupo na região Neotropical foi realizada uma análise de reconstrução de distribuições ancestrais através do método bayesiano binário (Bayesian Binary MCMC –BBM) implementado no programa RASP 2.1b (Yu *et al.* 2012) com probabilidade posterior mínima de 0.95.

Os valores de confiança de cada clado foram obtidos através da árvore de consenso de maioria da análise bayesiana (n=1000) geradas na análise filogenética do BEAST e sobre esta amostra foi feita uma análise de reconstrução de distribuições ancestrais. A análise foi realizada com restrição máxima de duas áreas, sendo que para a distribuição ancestral na raiz da árvore foi escolhida a opção “*outgroup*” (Yu *et al.* 2012).

3. RESULTADOS

3.1 Análise filogenética

O cronograma gerado na análise bayesiana é mostrado na figura 1 com as probabilidades posteriores (PP) iguais ou maiores que 0.95 indicadas acima dos ramos. *Galeandra* foi reconstruído como monofilético com o clado formado por *Grobya* e *Catasetum* como grupo-irmão do gênero, como o que havia sido previamente indicado por Monteiro *et al.* (2010). Os cladogramas apontados por Monteiro *et al.* (2010), se mantiveram na reconstrução filogenética mantendo *G. devoniana* como espécie-irmã do clado epífita e terrícola, além de um sub-clado mexicano dentro do clado epífita. Os principais cladogramas diagnosticados neste estudo apresentaram suporte igual a um de probabilidade posterior.

3.2 Datação molecular e diversificação das linhagens

De acordo com a datação molecular, a inferência do tempo de diversificação das linhagens neotropicais de *Galeandra*, se estende do Período Neogeno ao Quaternário (14.3 – 0.3 Ma) (anexo 4; Walker *et al.* 2012) e compartilha um ancestral comum no Mioceno Médio ~ 14.3 Ma (95% HPD entre 12.4 – 16.1 Ma). A divergência inicial das linhagens atuais do gênero foi datada no Mioceno Tardio (~7.0 Ma), e posterior surgimento dos clados epífita e terrícola no Plioceno (~5.2 Ma). A maior radiação das linhagens de *Galeandra* ocorreu ao longo do Plioceno-Pleistoceno (5.3 – 1.8 Ma) (Figura 1; Tabela 2).

Os clados resultantes das análises, sustentam o relacionamento indicado por Monteiro *et al.* (2010), sendo o evento mais antigo entre as linhagens atuais tendo cerca de 7.0 Ma dando origem a *Galeandra devoniana*, espécie-irmã dos clados recentes. O segundo evento, com ~5.2 Ma, indica a cladogênese das formas de vida epífita e terrícola das espécies de *Galeandra*. A partir deste evento, a reconstrução evolutiva do gênero indica o surgimento do clado epífita atual com ~3.4 Ma, seguido do clado terrícola atual com ~3.0 Ma (ambos no Plioceno) e por fim a diversificação das espécies que compõe atualmente o clado mexicano com ~1.8 Ma (no Pleistoceno). As idades de diversificação (interespecíficas) dentro dos três clados encontram-se datadas principalmente no Pleistoceno.

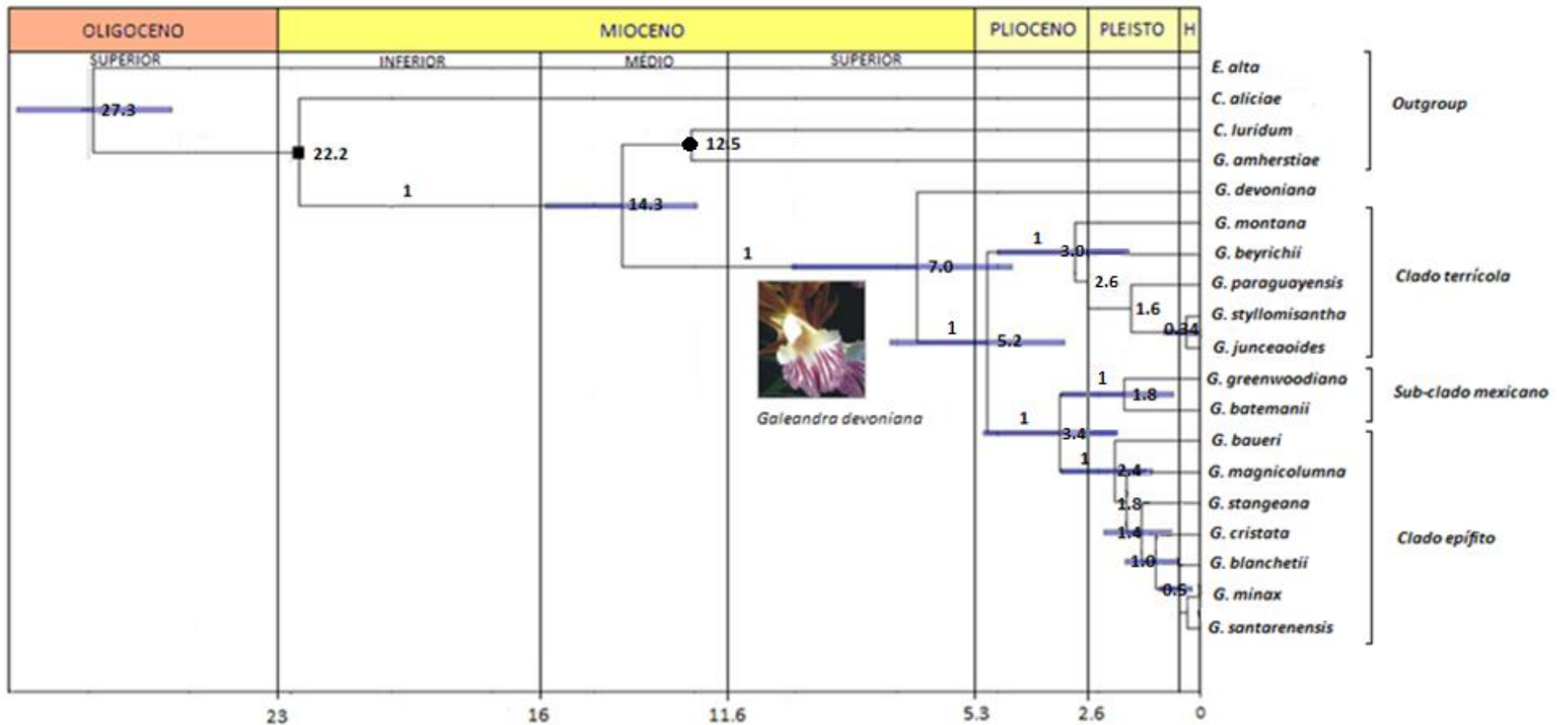


Figura 1. Análises de datação molecular das linhagens de *Galeandra*. Cronograma mostrando os intervalos de confiança de 95% das idades dos nós (indicados por barras azuis). A topologia da árvore foi obtida através do consenso de maioria bayesiano de 50%. Os quadrados pretos indicam os pontos de calibração baseados em evidência molecular e fóssil [■: ancestral comum *Cyrtopodium/Galeandra*; ●: ancestral comum *Grobya/Galeandra*].

Tabela 2. Idade média e 95% de HPD (High Posterior Density) em milhões de anos (Ma), distribuição ancestral, probabilidade posterior (PP) e principais eventos e datas dos nós e clados mais representativos obtidos na reconstrução filogenética de *Galeandra*.

Clado/nó	Idade Média/ 95% HPD (Ma)	Distribuição ancestral	PP dos clados	Eventos / Data (Ma)
<i>Galeandra</i> spp.	14.3 (12.4 – 16.1)	D	1	Mudanças nos padrões de drenagem amazônicos/ (15-11 Ma)
<i>G. devoniana</i>	7.0 (4.6 – 10.1)	D	1	Fim dos sistemas de lagos amazônicos/ (7 – 5 Ma)
Diversificação dos Clados Epífito e Terrícola	5.2 (3.3 – 7.6)	DF	1	Desenvolvimento da Diagonal de Formações Abertas Secas / (7 – 2.5 Ma)
Clado Epífito	3.4 (2.0 – 5.3)	D	1	_____
Clado Terrícola	3.0 (1.7 – 4.9)	F	1	_____
Clado Mexicano	1.8 (0.6 – 3.4)	A	1	Fechamento do Istmo do Panamá (15 – 3.5 Ma)

3.3 Distribuições ancestrais de linhagens de *Galeandra*

A hipótese biogeográfica gerada a partir do modelo selecionado mostra os nós com distribuições ancestrais e suas probabilidades (Figura 2). O Método Bayesiano Binário (BBM) apresentou uma história biogeográfica com dois eventos de vicariância (nós 29 e 31) e 13 eventos de dispersão (expansões de área) seguidos de especiação para compor a hipótese de distribuição atual das linhagens de *Galeandra* na região Neotropical.

O primeiro evento de vicariância (nó 31) representa a diversificação de *Catasetum* (gênero-irmão de *Galeandra*) com distribuição ancestral em uma área hipotética H. A partir deste evento a análise sugere que a distribuição ancestral mais provável a partir da qual houve diversificação das linhagens recentes do gênero *Galeandra* provavelmente ocorreu na Amazônia (nó 30 / PP = 1), como sugerido por Monteiro *et al.* (2010).

O nó 29 (PP = 1) representa o segundo evento de vicariância do grupo e a dicotomia dos clados epífita e terrícola, possivelmente resultante do desenvolvimento da Diagonal de formações Abertas Secas sendo uma barreira ecológica para as espécies predominantemente epífitas de locais mais úmidos como a Amazônia. A partir do nó 29 13 eventos de dispersão (expansões de área) compõe a evolução espaço-temporal de *Galeandra*.

O clado epífita (nó 28/ PP = 1) também indica uma distribuição ancestral amazônica das linhagens e posterior diversificação para áreas de Cerrado. Para o clado terrícola (nó 20/ PP = 1) a análise indicou dispersões da Amazônia para o Cerrado e posterior expansão de distribuição para a Mata Atlântica.

De maneira geral, a reconstrução das distribuições ancestrais de *Galeandra*, indica que o ancestral comum das linhagens atuais do gênero teria surgido na Amazônia de onde ocorreram dispersões (expansões de distribuição) para áreas de Cerrado e Mata Atlântica e posteriormente para a América Central (Figura 1). Essas expansões de distribuição deram origem aos dois clados principais de linhagens atuais epífitas e terrícolas (nó 28 e 20/ PP = 1) e posteriormente ao subclado Mexicano (nó 27/ PP = 1).

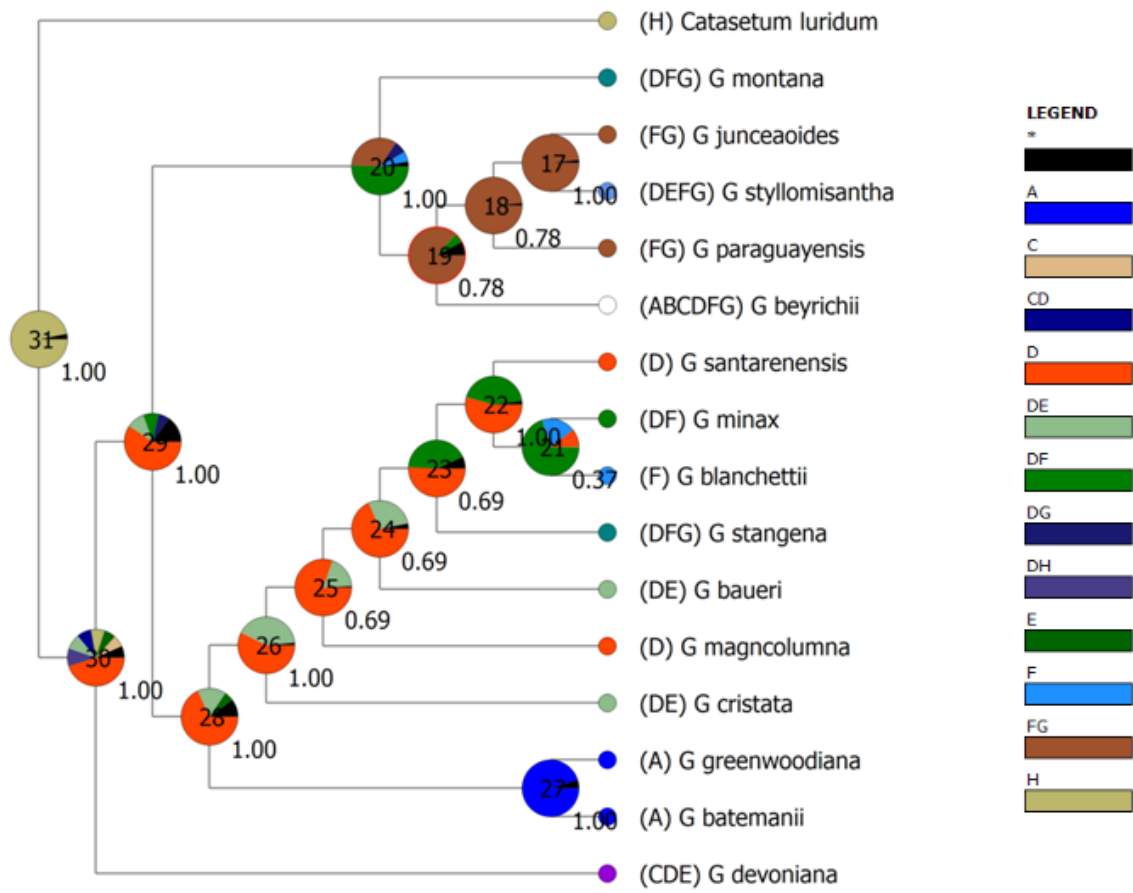


Figura 2: Reconstrução das distribuições ancestrais de cada nó na filogenia de *Galeandra* de acordo com o Método Bayesiano Binário (BBM). Os gráficos de setores indicam a distribuição ancestral mais provável dos táxons nas áreas. As letras (ABCDE) nos terminais da topologia correspondem às áreas de distribuição das espécies: A – América Central; B – Antilhas; C – Chocó; D – Amazônia; E – Guianas; F – Diagonal Seca; G – Mata Atlântica e H – área hipotética.

4. DISCUSSÃO

4.1 Evolução biogeográfica de *Galeandra*

Apesar da falta de registro fóssil para *Galeandra*, que representaria uma estimativa mais confiável da idade do gênero e do tempo de diversificação das linhagens, a proximidade com *Dendrobium* e *Earina* fóssil (Epidendroideae) pode iluminar a datação das linhagens e seu contexto histórico-evolutivo no neotrópico.

Datações moleculares anteriores para Orchidaceae (Ramirez *et al.* 2007; Gustafsson *et al.* 2010), indicaram maior diversificação dos clados de Epidendroideae, principalmente do Oligoceno ao Mioceno. Para *Hoffmannseggella* (Orchidaceae: Epidendroideae), a datação molecular do gênero utilizando os mesmos fósseis de *Dendrobium* e *Earina* (os mesmos utilizados no presente estudo) indicou idades de diversificação no Mioceno Médio (14 - 11 Ma) e posteriores expansões de distribuição das linhagens no neotrópico (Antonelli *et al.* 2010), com intervalos de idade semelhantes ao indicados para *Galeandra* no presente estudo, demonstrando que grupos não estritamente relacionados tiveram, em uma mesma época, eventos importantes de diversificação.

O tempo de divergência calculado nas análises de datação molecular sugere que os ancestrais de *Galeandra* diversificaram há cerca de 14.3 Ma, no Mioceno Médio, sendo a diversificação das espécies atuais a cerca de 7 Ma no Mioceno Tardio (Figura 1). A partir dos resultados obtidos três hipóteses concomitantes podem ser inferidas para o gênero: (i) a diversificação do ancestral comum de *Galeandra* estaria relacionada a mudanças nos padrões de drenagem da região amazônica; (ii) o fim dos sistemas de lagos amazônicos estaria associado a diversificação das linhagens atuais (iii) a forma de vida terrícola, seria uma possível “inovação adaptativa” do gênero para habitar ambientes abertos e mais secos, em resposta ao desenvolvimento progressivo da “Diagonal de Formações Abertas Secas” e (iv) o Istmo do Panamá teria proporcionado oportunidade de expansão da distribuição e diversificação de linhagens epífitas de *Galeandra* que compõe o sub-clado mexicano.

Os resultados obtidos através do BBM corroboram a hipótese proposta por Monteiro *et al.* (2010) que sugeriram uma origem na Amazônia para *Galeandra* e mais tarde a ocupação de ambientes abertos como Cerrado. De acordo com os resultados do presente estudo, *Galeandra* surgiu no Mioceno Médio (~14.3 Ma) e teve sua

diversificação entre o Neógeno e o Quaternário. As análises indicam uma sucessão de eventos simultâneos de dispersão (expansões de distribuição) das linhagens da Amazônia para o Cerrado e do Cerrado para a Mata Atlântica e posteriormente uma expansão da Amazônia para a América Central, mais particularmente na região do México.

Durante o Mioceno (23 – 5.3 Ma), as mudanças tectônicas na Bacia Amazônica decorrentes da elevação da Cordilheira dos Andes fizeram com que alguns locais do oeste da Amazônia fossem submersos, sendo denominados de “lagos amazônicos” (wetlands) ou “Sistema Pebas” de 23 – 10 Ma (Hoorn *et al.* 2010; Figura 3). Estes eventos geológicos alteraram a fisionomia amazônica, sendo documentadas mudanças no relevo, como o soerguimento de extensas áreas (baixos cursos do rio Tapajós e do rio Negro), a subsidência do baixo curso dos rios Madeira, Boa Vista, Tupinambarana, além de mudanças nas redes de drenagem (formação dos traçados atuais dos rios Amazonas, Negro, Solimões, Purus e Xingu) (Costa & Hasui, 1997), áreas que atualmente são habitadas por cerca de 10 espécies de *Galeanhdra*.

Estas mudanças tectônicas aliadas a mudanças climáticas afetaram profundamente a drenagem da área resultando em uma maior deposição de nutrientes na Amazônia, vindos dos Andes (Hoorn *et al.* 2010). Neste período eventos vicariantes podem ter possibilitado a diversificação de táxons (Haffer 2008; Rull 2013) incluindo o ancestral comum de *Galeandra* (~14.3 Ma) que provavelmente habitava as florestas ciliares destes locais de forma epífita, como evidenciado por *Galeandra devoniana* e pelos grupos-irmãos de *Galeandra*, também epífitos (*Catasetum*, *Cyrtopodium*, *Eulophia* e *Grobya*).

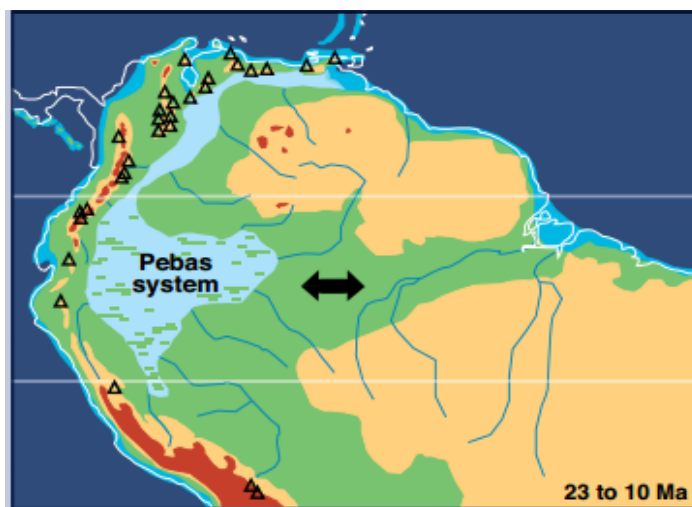


Figura 3. Mapa paleográfico representando o Sistema Pebas da região noroeste da América do Sul. Modificado de Hoorn *et al.* (2010).

Ainda no Mioceno, o fim do evento climático conhecido como “Ótimo Climático do Mioceno Médio” (MMCO : ~15-11 Ma) causou redução rápida e sustentada da temperatura em nível mundial (Zachos *et al.* 2001), assim como, redução do nível do mar. Estas mudanças, parecem ter sido associadas a eventos como o estabelecimento da calota permanente de gelo da Antártica, afetando a circulação atmosférica e oceânica (Zachos *et al.* 2001), sendo registrado um pico de diversificação de plantas (indicados por tubos polínicos) por volta dos ~10 Ma (Hoorn *et al.* 2010).

Durante o Mioceno Tardio (11.6– 5.3 Ma), sedimentos andinos atingiram a costa Atlântica através do sistema de drenagem da Amazônia e o Rio Amazonas se estabeleceu por volta dos 7 Ma (Hoorn *et al.* 2010), neste período registros palinológicos indicam aumento de 10 a 15% da diversidade de plantas, logo após as zonas úmidas (wetlands) terem sido substituídas por ambientes florestais (Guatteria, Annonaceae e Fabaceae). É possível que o estabelecimento de condições terrestres na Amazônia Ocidental tenha sido um importante requisito para a diversificação da biota atual, passando de um sistema lacustre pra um complexo sistema fluvial com alta carga de sedimentos (Hoorn *et al.* 2010). Nesta mesma data (cerca de 7 Ma) o cronograma de *Galeandra* indica um dos principais eventos para a diversificação das espécies atuais na região amazônica.

Durante o Plioceno (5.3 a 2.6 Ma) houve acentuada queda nas taxas de temperatura (~8°C) e precipitação globais, desenvolvendo condições mais áridas e ambientes mais secos como o cerrado e os campos (Insel *et al.* 2010). De acordo com a datação molecular de *Galeandra*, a cladogênese epífita e terrícola do gênero ocorreu por volta dos 5.2 Ma, supondo que a expansão progressiva de ambientes abertos e áridos na América do Sul, que compõe atualmente a “Diagonal de Formações Abertas Secas” pode ter proporcionado uma “inovação adaptativa” dentro de *Galeandra* permitindo a ocupação desses habitats através da forma de vida terrícola.

No caso do clado mexicano composto por *G. batemanii* e *G. greenwoodiana* esta oportunidade de diversificação e expansão pode ter ocorrido há apenas 1.8 Ma, onde as espécies passaram a habitar as florestas de encosta do México. Apesar do fechamento da barreira marítima entre a América do Sul e América do Norte através do Istmo do Panamá, ser amplamente citado para o Plioceno Superior e datado de cerca de 3.5 Ma (Keigwin 1978), evidências recentes indicam que, para muitas linhagens de plantas houveram dispersões anteriores ao fechamento final do Istmo do Panamá, entre o Eoceno e o Oligoceno (Antonelli & Sanmartín 2011; Leigh *et al.* 2013) configurando

um modelo de formação mais antigo de fechamento a aproximadamente 15 Ma (Montes *et. al.* 2012; Stone 2013), corroborado recentemente por Bacon *et. al.* (2013) através de estudos com palmeiras *Copernicia* (Trachycarpeae). As consequências biológicas da mistura de biotas dos dois continentes que haviam sido separados no Cretáceo Superior, criaram oportunidades de expansão e diversificação para flora e fauna de ambas as regiões, sendo documentados para grupos vivos e extintos, conhecido como “Great American Biotic Interchange” (GABI) (Stehli & Webb 1985).

Ao longo do Pleistoceno (2.6 -1.8 Ma), os ciclos de avanço e recuo dos glaciares produziram expansões e retrações de ambientes áridos e úmidos, alternando a formação de corredores de savanas e florestas, permitindo a conexão de estepes e florestas do sul da Argentina às pradarias da Colômbia (Posadas & Ortiz-Jaureguizar 2010). Estas áreas de contato entre os ambientes formaram corredores que podem ter intensificado a diversificação das linhagens mais recentes de *Galeandra*, servindo de vias para expansão de espécies terrícolas amplamente distribuídas atualmente, como *G. beyrichii*, *G. montana* e *G. styllomissantha*, presentes em diversas fitosionomias neotropicais, como a Mata Atlântica, o Cerrado e a Amazônia. De acordo com os resultados do método BBM, um maior número de eventos de dispersão (expansão de distribuição) em *Galeandra* estaria relacionado com a diversificação do grupo, sendo importante ressaltar, que a dispersão anemocórica do gênero, e da maior parte das orquídeas, é um fator determinante para inferir dispersão a longa distância, como evidenciado em *Oeceoclades maculata*, orquídea terrícola com registro de dispersão entre diferentes continentes (Stern 1988).

A diversificação recente (principalmente no Pleistoceno e Holoceno) indicada para todas as espécies pertencentes aos clados terrícola e epífita modernos de *Galeandra* (Figura 1) pode estar relacionada com o processo de especiação ainda incipiente do gênero. Estas evidências de que um longo tempo de diversificação das linhagens estabelecem espécies mais evidentes podem ser destacadas em *G. devoniana* e *G. montana*, que ao contrário dos exemplos citados acima, possuem acentuadas diferenças morfológicas das demais espécies e datas de diversificação mais antigas com ~7.0 e ~3.0 Ma, respectivamente.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A reconstrução biogeográfica de *Galeandra* teve como objetivo principal compreender a diversificação das linhagens do gênero na região Neotropical. Foram realizadas análises filogenéticas e biogeográficas, utilizando abordagens bayesianas, datação molecular e reconstrução de áreas ancestrais. Estas ferramentas possibilitaram inferir uma possível hipótese de diversificação dos principais clados do gênero, que apesar da falta de registro fóssil, está inserido dentro da mesma subfamília de *Dendrobium* e *Earina* fósseis (Epidendroideae). Deve-se levar em consideração também que a presença de um fóssil de *Galeandra* poderia fornecer estimativas mais confiáveis do posicionamento cronológico do gênero, assim como, uma análise molecular incluindo as espécies faltantes (*G. arundinis*, *G. carnevaliana* e *G. xerophila*) permitiria maior entendimento das relações intraespecíficas.

6. REFERÊNCIAS

ANTONELLI, A.; NYLANDER, J. A. A.; PERSSON, C.; SANMARTÍN, I. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*: vol. 106 (24): p. 9749-9754, 2009.

ANTONELLI, A., VEROLA, C. F., PARISOD, C., GUSTAFFSON, A.L. Climate cooling promoted the expansion and radiation of a threatened group of South American orchids (Epidendroideae: Laeliinae), *Biological Journal of the Linnean Society*, 100: 597-607, 2010.

ANTONELLI, A.; SAN MARTÍN, I. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, 60 (2): 403–414, 2011.

BECHTEL, H.; CRIBB, P.; SAUNERT, E. *The manual of cultivated orchid species*. British Library Cataloguing in Publication Data, Londres. 585pp, 1986.

CALVENTE, A.; ZAPPI, D. C.; FOREST, F.; LOHMANN, L.G. Molecular Phylogeny, Evolution and Biogeography of South American Epiphytic Cacti. *International Journal of Plant Sciences*, vol. 172 (7): p. 902 – 914, 2011.

CHRISTENHUSZ, M. J. M.; CHASE, M. W. Biogeographical patterns of plants in the Neotropics – dispersal rather than plate tectonics is most explanatory, *Botanical Journal of the Linnean Society*, London, 2013.

CONRAN, J.G, BANNISTER J. M., LEE D.E.: Earliest orchid macrofossils: Early Miocene *Dendrobium* and *Earina* (Orchidaceae: Epidendroideae) from New Zealand. *American Journal of Botany*, vol. 96 (2): p.466-474, 2009.

COSTA, J. B. S. & HASUI, Y. Evolução geológica da Amazônia. In: COSTA, M. L.; ANGÉLICA, R. S. (Coord.) *Contribuições à Geologia da Amazônia*. Belém: Finepe e SBG, p.15 -90, 1997.

DRESSLER, L. R. *Phylogeny and classification of the orchid Family*. Dioscorides Press, Portland, 1993.

DRUMMOND, A., HO, S., PHILLIPS, M., RAMBAUT, A. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biol*, 4(5):e88, 2006.

DRUMMOND, A. J. & RAMBAUT, A. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, vol. 7, p. 214, 2007.

GENTRY, A. H. (1982) Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann Mo Bot Gard* 69:557–593.

GRAHAM, A. *A Natural History of the New World: the ecology and evolution of plants in the Americas*. The University of Chicago, Ltd. London, p.71-79, 2011.

GIVNISH, T.J.; BARFFUS, M.H.J.; VAN E E B.; RIINA, R.; SCHULTE, K.; HORRES, R.; GONSISKA, P.A.; JABAILY, R.S.; CRAYN, D.M.; SMITH, J.A.C.; INVERNO, K.; BROWN, G.K.; EVANS, T.M.; HOLST, B.K.; LUTHER, H.; ATÉ, W.; ZIZKA, G.; BARRY, P.E. & SYTSMA K.J. Phylogeny, adaptative radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* vol. 98: p. 872-895, 2011.

GUSTAFSSON, A.L.S., VEROLA, C.F., ANTONELLI, A. Reassessing the temporal evolution of orchids with new fossils and a Bayesian relaxed clock, with implications for the diversification of the rare South American genus *Hoffmannseggella* (Orchidaceae: Epidendroideae). *BMC Evolutionary Biology* 10:177, 2010.

HAFFER, J. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology*, vol. 68: p. 917-947, 2008.

HOORN, C.; WESSELINGH, F. P.; TER STEEGE, H.; BERMUDEZ, M. MORA A.; SEVINK, J.; SANMARTÍN, I.; SANCHEZ-MESEGUER, A.; ANDERSON, C. L.; FIGUEIREDO, J. P.; JARAMILLO, C.; RIFF, D.; NEGRI, F. R.; HOOGHIEMSTRA, H.; LUNDBERG, J.; STADLER, T. SÄRKINEN, T.; ANTONELLI, A. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity, *Science*, vol. 330: p. 927-931, 2010.

HUGUES, C.E.; PENNINGTON, R.T.; ANTONELLI, A. Neotropical Plant Evolution: Assembling the Big Picture, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171, 1–18, 2013.

INSEL, N.; POULSEN, C. J.; EHLERS T. A. Influence of the Andes Mountains on South American moisture transport, convection, and precipitation. *Climatics Dynamics* vol. 35: p. 1477–1492, 2010.

KEIGWIN, L. D. J. Pliocene closing of the Isthmus of Panama, based on biostratigraphic evidence from nearby Pacific Ocean and Caribbean sea coresgeology, vol. 6, p. 630-634, 1978.

LEIGH, E. G.; O'DEA, A.; VERMEIJ, G. J. Historical Biogeography of the Isthmus of Panama. Cambridge Philosophical Society, Biological Reviews, 2013.

LOHMANN, L. G.; BELL, C. D.; CALIÓ, M. F., WINKWORTH, R. C. Pattern and timing of biogeographical history in the Neotropical tribe Bignonieae (Bignoniaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, vol. 171: p.154 – 170, 2013.

MONTEIRO, S.H.N.; SILVA, M.F.F.; SECCO, R.S. O gênero *Galeandra* (Orchidaceae) na Amazônia Brasileira. Acta Amazonica, vol. 39(1): 21 – 34, 2009.

MONTEIRO, S.H.N.; SELBACH-SCHNADELBACH, A.; OLIVEIRA, R. P. de; VAN DEN BERG, C. Molecular Phylogenetic of *Galeandra* (Orchidaceae: Catasetinae) based on Plastid and Nuclear DNA Sequences. Systematic Botany, 35, vol 3, pp. 476–486, 2010.

MONTES, C., CARDONA, A., MACFADDEN, R., MORON, S. E., SILVA, C. A., RESTREPO-MORENO, S., RAMIREZ, D. A., WILSON, J., FARRIS, D., BAYONA, G. A., JARAMILLO, C., VALENCIA, V., AND FLORES, J. A. Evidence for middle Eocene and younger emergence in Central Panama: implications for Isthmus closure. Geological Society of America Bulletin, vol. 124, p. 780 – 799, 2012.

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

MORRONE, J.J. Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics* 1-13, 2013.

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

PENNINGTON, R.T., LEWIS, G.P. & RATTER, J.A. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry

Forests. *In* Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation (R.T. Pennington, G.P. Lewis & J.A. Ratter, eds.). The Systematics Association, special vol. 69: p.1-21, 2006.

POSADAS, P. & ORTIZ – JAUREGUIZAR, E. Evolução da Região Andina da América do Sul. *In*: CARVALHO, C. J. B. & ALMEIDA, E. A. B. Biogeografia da América do Sul: padrões e processos, editora Roca, São Paulo, cap. 11, p. 175 – 188, 2010.

PRIDGEON, A. M.; CRIBB, P. J.; CHASE, M.; HAMUSSEM F. (eds.) *Genera Orchidacearum* v. 1 General introduction, Apostasioideae, Cyripedioideae. New York: Oxford University Press, 1998.

RAVEN, P. H., AXELROD, D. I. (1974) Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann Mo Bot Gard.* vol.61: p. 539 – 673.

RAMÍREZ SR, GRAVENDEEL B, SINGER RB, MARSHALL CR, PIERCE NE
Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature* vol. 448: p. 1042–1045, 2007.

RECH, J. A.; CURRIE, B. S.; SHULLENBERGER, E. D.; DUNAGAN, S. P.; JORDAN, T. E.; BLANCO, N.; TOMLINSON, A. J.; ROWE, H. D.; HOUSTON, J. Evidence for the development of the Andean rain shadow from a Neogene isotopic record in the Atacama Desert, Chile, *Earth and Planetary Science Letters* vol. 292: p. 371–382, 2010.

RIDDLE, B. R., DAWSON, M. N., HADLY, E. A., HAFNER, D. J., HICKERSON, M. J., MANTOOTH, S. J., & YODER, A. D. The role of molecular genetics in sculpting the future of integrative biogeography. *Progress in Physical Geography*, vol. 32 (2): p. 173 - 202, 2008.

RICHARDSON, J.E., PENNINGTON, R.T., PENNINGTON, T.D. & HOLLINGSWORTH, P.M. Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science*, vol. 293: p. 2242–2245, 2001.

RULL, V. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology*, vol. 17: p. 2722–2729, 2008.

RULL, V. Paleoclimates and Amazon biodiversity. *Journal of Biogeography*, vol. 40 (8): p. 1413 – 1414, 2013.

STEHLLI, F. G. & WEBB, D. S. The great american biotic interchange. (Plenum Press, New York), pp 49–85, 1985.

STERN, W. L. The long-distance dispersal of *Oeceoclades maculata*. *American Orchid Society Bulletin*, vol. 57(9): p. 960-971, 1988.

STONE, R. Battle for the Americas. *Science*, vol. 341 (6143): p. 230-233, 2013.

TAMURA K, STECHER G, PETERSON D, FILIPSKI A, AND KUMAR S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* vol. 30: p. 2725-2729, 2011.

YU Y., HARRIS A. J., HE X. J. RASP Reconstruct Ancestral State in Phylogenies 3.0. Disponível em: <http://mnh.scu.edu.cn/soft/blog/RASP> (Acesso em setembro/2014).

ZACHOS, J.; PAGANI, M.; SLOAN, L.; THOMAS, E.; BILLUPS, K. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, vol. 292, p. 686 – 693, 2001.

CAPÍTULO III

O gênero *Galeandra* (Orchidaceae: Catasetinae) no estado do Paraná, Brasil

Autores: Thuane Bochner^{1,3}, Silvana Helena Nascimento Monteiro² & Eric de Camargo Smidt¹

1.Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Centro Politécnico, Jardim da Américas, Curitiba - PR, 81531-980. C. P. 19031.

2.Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Herbário. Rua Pacheco Leão, 915 Horto - Rio de Janeiro, RJ, 22460-030

3. e-mail para correspondência: tbochner@gmail.com

Título abreviado: *Galeandra* no estado do Paraná

RESUMO: (O gênero *Galeandra* (Orchidaceae: Catasetinae) no estado do Paraná, Brasil). *Galeandra* possui 18 espécies terrícolas e epífitas com distribuição neotropical, sendo reconhecida principalmente pelas flores com labelo em forma de funil e calcar na base. O objetivo deste trabalho foi realizar o estudo taxonômico de *Galeandra* no estado do Paraná, apresentando descrições, ilustrações, mapa de distribuição, chave de identificação, *status* de conservação e comentários para cada espécie. O gênero está presente nas cinco unidades fitogeográficas do estado, ocorrendo em Floresta Estacional Semidecidual (*Galeandra beyrichii* e *Galeandra styllomisantha*), nas Florestas Ombrófila Mista e Densa (*G. beyrichii*) e na vegetação de estepe (campos) e áreas relictuais de savana (cerrado) (*Galeandra beyrichii*, *Galeandra montana* e *Galeandra paraguayensis*, sendo *G. montana* o primeiro registro para o estado). De acordo com os critérios da IUCN, *G. beyrichii* apresenta baixo risco (LC) de extinção, *G. paraguayensis* pode ser considerada em perigo (EN) e *G. styllomisantha* e *G. montana* como criticamente em perigo (CR).

Palavras-chave: Biodiversidade, Flora do Paraná, IUCN, Mata Atlântica.

ABSTRACT: (The genus *Galeandra* (Orchidaceae: Catasetinae) in the Paraná state, Brazil). *Galeandra* has 18 species with neotropical distribution. Consisting of terrestrial and epiphytic species, the genus is recognized by flowers with funnel-shaped lip and spur at the base. The aim of this study was to do the taxonomic treatment of *Galeandra* in Paraná state, presenting descriptions, illustrations, distribution map, identification key, conservation status and comments for each species. The genus is present in the five phytogeographic units of the state, occurring in steppe vegetation and in relictual areas of savanna (cerrado) with three species *Galeandra beyrichii*, *Galeandra montana* and *Galeandra paraguayensis*, being *G. montana* the first record in the state. In Semideciduous Forest occurs two species (*G. beyrichii* and *Galeandra stylloisantha*), and one (*G. beyrichii*) in Atlantic rainforest and Araucaria Forest. According to IUCN criteria, *G. beyrichii* presents low extinction risk (LC), *G. paraguayensis* is endangered (EN), and *G. stylloisantha* and *G. montana* are critically endangered (CR).

Keywords: Biodiversity, Paraná flora, IUCN, Atlantic rainforest.

1. INTRODUÇÃO

Galeandra Lindl., um dos gêneros da família Orchidaceae, subfamília Epidendroideae, é composto por 18 espécies terrícolas e epífitas, sendo reconhecidas principalmente pelas flores com labelo em forma de funil e calcar na base (Monteiro *et al.* 2010). Este gênero possui distribuição neotropical, sendo que 14 espécies ocorrem no Brasil (Dressler 1993; Pridgeon *et al.*, 2009; Monteiro *et al.* 2010).

Entre os principais estudos de *Galeandra* podem ser citados Barbosa-Rodrigues (1882) que propôs a primeira classificação infragenérica, Cogniaux (1895) na *Flora Brasiliensis* revisou as espécies brasileiras conhecidas e Pabst & Dungs (1975) que listaram 15 espécies em *Orchidaceae Brasiliensis*. Monteiro (2007) realizou a revisão para o gênero e recentemente Monteiro *et al.* (2009; 2010) realizaram a revisão das espécies para a Amazônia e a filogenia do gênero.

A região sul do Brasil pode ser considerada limítrofe para o gênero, com ocorrência apenas da espécie *G. beyrichii* Rchb. f. para os estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina (Barros *et al.* 2014). No Paraná estão presentes, *G. beyrichii*, *G. paraguayensis* Cogn. e *G. stylломisantha* (Vell.) Hoehne (Ziller & Hatschbach, 1995; Barros *et al.* 2014).

O objetivo deste estudo foi apresentar o primeiro estudo taxonômico de *Galeandra* para o estado, através de chave de identificação, descrições, mapa de distribuição, ilustrações, status de conservação e comentários para as espécies, contribuindo para o projeto Flora do Paraná.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Foram estudadas as coleções dos herbários AMES, EFC, HBR, HUEPG, IBT, MBM, NY, P, R, RB, SP, SPF e UPCB (siglas segundo Thiers, 2014). O material coletado durante as saídas de campo (março de 2013 a março de 2014) seguiu procedimento de herborização de Fidalgo & Bononi (1989) e encontram-se depositados no herbário UPCB.

A partir dos dados morfológicos qualitativos e quantitativos obtidos, as descrições foram elaboradas seguindo a terminologia usual de Stern (2004) e Gonçalves & Lorenzi (2011), utilizando caracteres encontrados somente nos espécimes provenientes do Paraná. Os comentários de cada espécie foram baseados nas informações das exsicatas analisadas e em dados complementares de Monteiro *et al.* (2009, 2010). Os sinônimos aceitos neste trabalho estão de acordo com Monteiro *et al.* (2010). A distribuição geográfica dos táxons no estado do Paraná foi mapeada em imagem delimitada por quadrículas de 1° × 1° através do programa DIVA-GIS 7.5 (Hijmans *et al.* 2012). O estado de conservação das espécies foi inferido para o estado do Paraná, seguindo as recomendações do sistema IUCN (2014) levando em consideração o número de localidades, área, extensão e qualidade do *habitat*. Sendo também examinado a Lista Vermelha de Plantas Ameaçadas de Extinção no Estado do Paraná (Hatschbach & Ziller 1995).

A descrição dos *habitats* ocupados pelas espécies foi baseada nas cinco regiões naturais reconhecidas para o estado por Maack (1968): Litoral, Serra do Mar, Primeiro, Segundo e Terceiro Planaltos, apresentando cinco tipos de vegetação (Roderjan *et al.*, 2002; IBGE 2012): Floresta Ombrófila Densa; Floresta Ombrófila Mista; Estepe (Campos); Floresta Estacional Semidecidual e Savana (Cerrado).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram analisadas 35 exsicatas, referentes às coletas realizadas em 19 municípios, sendo encontradas quatro espécies em todo o estado (Fig. 2). Na vegetação de estepe (campos) e áreas relictuais de savana (cerrado) ocorrem três espécies (*G. beyrichii*, *G. montana* e *G. paraguayensis*), especialmente na região do Planalto Ponta Grossa, limitado pela presença da Escarpa Devoniana. Na Floresta Estacional Semidecidual ocorrem duas espécies (*G. beyrichii* e *G. styllomisantha*), nas Florestas Ombrófila Mista e Densa apenas uma (*G. beyrichii*). O registro de *Galeandra junceaoides* Barb. Rodr. para o Paraná (Barros *et al.* 2014) é um equívoco, pois a coleta em questão trata-se da espécie *G. styllomisantha*, que possui grande semelhança morfológica devido ao labelo rômbico e trilobado de margem crenulada.

Na lista vermelha de plantas ameaçadas de extinção no estado do Paraná (Hatschbach & Ziller 1995) *G. paraguayensis* e *G. styllomisantha* aparecem na categoria em perigo. O presente estudo confirma os poucos registros destas espécies no Paraná, e inclui *G. montana* e *G. styllomisantha* como criticamente em perigo, segundo os critérios da IUCN (2014).

Galeandra Lindl., Illustr. Orch. Pl. Gen. T. 8. 1832.0

= *Corydandra* Rchb. Deut. Bot. Herb.-Buch 53. 1841.

Erva terrícola. Raízes cilíndricas, fasciculadas. Pseudobulbos subterrâneos, alvacentos, ovoides, recobertos por bainhas foliares. Bainhas foliares persistentes, imbricadas sobre o pseudobulbo. Folhas laterais, dísticas, coriáceas, lineares, glabras com ápice agudo, raro ausentes (plantas afilas). Inflorescência em racemo simples ou composto, ereta, pauci à pluriflora; pedúnculo cilíndrico, recoberto por brácteas amplexivas, acuminadas; brácteas florais semelhantes às do pedúnculo. Pedicelo,

incluindo o ovário, ereto, com uma bráctea na base. Flores zigomorfas, membranáceas; sépalas e pétalas livres, eretas a reflexas, agudas, margens inteiras; sépala dorsal, oblongo-lanceolada; sépalas laterais levemente falcadas; pétalas semelhantes à sépala dorsal, ligeiramente mais largas; labelo infundibuliforme, trilobado, rômbico ou rômbico-obovado, pubérulo a pubescente, ápice retuso à acuminado; disco composto por quatro carenas paralelas; calcar linear ou obtuso, levemente descendente; coluna apiculada, ligeiramente encurvada, glabra ou pubérula, cavidade do estigma com alas laterais; antera bilocular, cuculada, subarredondada, com ápice obtuso; polínias, duas, ovóides, livres. Fruto cápsula, oblongo, tricarpelar; sementes numerosas.

Chave para as espécies de *Galeandra* (Orchidaceae) ocorrentes no estado do Paraná:

1. Folhas estreitamente lineares 2 – 5 cm de larg.; calcar filiforme.
 2. Flores com sépalas e pétalas esverdeadas, rajadas de violeta, labelo esverdeado com listras branco-rosadas a vináceas nos lobos, margem inteira ou algo crenada, ápice acuminado.....*G. paraguayensis*
 - 2'. Flores com sépalas e pétalas lilás-claro, labelo lilás claro com listras vináceas tênues, margem crenulada, ápice emarginado.....*G. stylloisantha*
- 1'. Folhas lineares 6 – 8 cm de larg. ou ausentes; calcar saquiiforme.
 3. Plantas afilas; inflorescência em racemo simples; labelo inconspicuamente trilobado, branco-esverdeado com estrias vináceas nos lobos, tricomas pubescentes.....*G. beyrichii*
 - 3'. Plantas com folhas persistentes; inflorescência em racemo simples ou composto; labelo conspicuamente trilobado, branco-amarelado a branco-rosado, lobo mediano vináceo, tricomas pubérulos.....*G. montana*

1. *Galeandra beyrichii* Rchb. f., *Linnaea*, 22: 854. 1849

= *Galeandra viridis* Barb. Rodr., *Revista Engen.* 3(9): 143. 1881.

= *Galeandra coxinnensis* Hoehne, *Relat. Commiss. Linhas. Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas.* 4: 15, 1951.

= *Galeandra fiebrigii* Scltr., *Repert. Sp. Nov. Regni Veg.* 10: 47. 1922.

Fig. 1a-d

Pseudobulbo 1,6-3,4 × 1,1-2,1 cm. Folhas ausentes. Inflorescência racemosa, 2-18 flores; pedúnculo 21-85 cm compr.; brácteas do pedúnculo 2,9-7,4 cm compr.; bráctea floral 8-14 mm compr. Flores com calcar 21-38 mm compr.; sépalas esverdeadas, reflexas; sépala dorsal 17-29 × 2-6 mm; sépalas laterais 18-29 × 3-6,6 mm; pétalas esverdeadas, eretas, 18-28 × 3-6,8 mm; labelo 16-23 × 18-30 mm, rômbico-obovado, inconspicuamente trilobado, branco com nervuras internas esverdeadas e listras vináceas nas margens, ápice retuso, margem crenada, pubescente na porção central; calcar 5-6 × 1,5-3 mm, saquiforme; coluna 6-9 × 1,2-2,6 mm, pubérula; antera ca. 1,8 × 2,5 mm. Frutos ca. 3 × 1,6 cm.

Material examinado: Campina Grande do Sul: Ribeirão Grande, 19.III.1967, fl. e fr., *G. Hatschbach 16195* (HB, MBM), Ribeirão Grande, 06.II.1968 *G. Hatschbach 18544* (MBM). Carambeí: Catanduva de Fora, 27.XII.2010, fl., *M.E. Engels 229* (HUPG), Catanduva de Fora, 08.I.2011, fl., *M.E. Engels 232* (HUPG). Cerro Azul: Morro Grande, 05.II.1950, fl., *G. Hatschbach* (MBM 49645), Morro Grande, 25.I.1974, fl., *G. Hatschbach, 33761* (HB, MBM). Cornélio Procópio: arredores, 20.III.2009, fl., *J.M. Silva & E.M. Cunha 7151* (MBM). Curitiba: Ahú, Rua Estados Unidos, s/d, fl., *F. Marino Neto 26* (MBM). Diamante do Norte: 27.IV.1989, fl., *Y.S. Kuniyoshi & C.V. Roderjan 5333* (EFC). Foz do Iguaçu: Parque Nacional de Foz do Iguaçu, 19.II.1968, fl., *G. Hatschbach* (MBM 49647). Irati: Vila São João, 31.III.1983, fl., *R. Kummrow & Lynn Bohs 2265* (MBM). Jaguariaíva: Casa Nova in

silva primaeva, 04.IV.1915, fl., *Dusen 16999* (AMES). Mandirituba: Quatro Pinheiros, 25.I.1968, fl., *G. Hatschbach 18436* (MBM), Rio do Maurício, 18.I.1970, fl., *G. Hatschbach 25981* (MBM). Ponta Grossa: Fortaleza, 13.XII.1969, fl., *G. Hatschbach, 23222* (MBM). Piraí do Sul: Flona de Piraí do Sul, 11.I.2011, fl., *M.E. Engels 228* (HUPG). Rio Branco do Sul: Santa Cruz, 24.III.1971, fl., *G. Hatschbach 26588* (MBM). Santa Maria do Oeste: Rodovia Pitanga-Santa Maria do Oeste, próximo do Rio Feio, 19.II.2004, fl., *G. Hatschbach 76863* (MBM). Siqueira Campos: arredores de Siqueira Campos, 29.III.1974, fl., *R. Kummrow 483* (MBM). Tibagi: Fazenda Monte Alegre, Harmonia, 21.II.1953, fl. e fr., *G. Hatschbach* (MBM 49646), Parque Estadual do Guartelá, 20.I.2004, fl., *M.R.B. do Carmo 658* (HUPG).

Galeandra beyrichii está presente desde o sul da Flórida, México, América Central, Venezuela, Colômbia, Peru, Bolívia, Paraguai Argentina (Govaerts 2014). No Brasil ocorre na BA, DF, ES, GO, MT, MG, SP, RJ, PR, SC e RS (Barros *et al.* 2014). No Paraná está presente na vegetação de Floresta Ombrófila Densa e Mista, Estepe, Cerrado e Floresta Estacional Semidecidual, em áreas sombreadas de subosque. Floresce entre os meses de dezembro a abril.

Galeandra beyrichii distingue-se das demais espécies por não possuir folhas, sendo a espécie provavelmente saprófita (Pridgeon *et al.* 2009). Possui inflorescência em racemo simples e labelo branco com nervuras internas esverdeadas e estrias vináceas nos lobos. De acordo com os critérios da IUCN (2014) enquadra-se na categoria de baixo risco (LC), pois a espécie está presente em 15 municípios do estado, ocorrendo em grande número de localidades, não sendo uma espécie ameaçada.

2. *Galeandra montana* Barb. Rodr. Revista Engen. 3(5): 73. 1881.

Fig. 1e-g

Pseudobulbo 2,8-4 × 1,9-2,1 cm. Folhas 48-50 × 6-8 cm, lineares. Inflorescência em racemo simples ou composto, 3-5 flores; pedúnculo 30-69 cm compr.; brácteas do pedúnculo 5,5-12 cm compr.; bráctea floral ca. 7 mm compr. Flores ca. 38 mm compr; sépalas castanho-avermelhadas ou verde-claras mescladas com castanho, eretas ou reflexas; sépala dorsal ca. 22 × 4 mm; sépalas laterais ca. 21 × 2 mm; pétalas ca. 21 × 4 mm, eretas; labelo ca. 14-15 × 21 mm, rômbico-obovado, conspicuamente trilobado, branco-amarelado a branco-rosado, lobos violáceos, ápice obtuso, margem crenada, pubérulo na porção central; calcar ca. 7 × 0,8-1,6 mm, saquiforme; coluna ca. 15 × 3 mm, glabra; antera ca. 2,1 × 2,4 mm. Fruto ca. 3 × 1,2 cm.

Material examinado: Tibagi: Parque Estadual do Guartelá, 06.VII.2013, fr., *T. Bochner* & *M. Engels* 122 (UPCB).

Material adicional examinado: MATO GROSSO: Aquidauana, Serra Maracaju, 17.II.1970, fl., *G. Hatschbach* 23753 (MBM).

Galeandra montana é endêmica do Brasil e está presente nos estados de Rondônia, Pará, Tocantins, Rio Grande do Norte, Sergipe, Maranhão, Bahia, Distrito Federal, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e São Paulo (Barros *et al.* 2014). Este estudo apresenta o primeiro registro da espécie para o estado do Paraná, na localidade do Parque Estadual do Guartelá, ampliando o limite de distribuição para o sul do Brasil. Floresce entre os meses de dezembro a julho em áreas de campos.

Galeandra montana diferencia-se das demais espécies por possuir flores maiores, labelo branco-amarelado a branco-rosado com lobos vináceos, calcar saquiforme e folhas lineares largas e persistentes. O espécime foi identificado através dos restos de perianto presentes no fruto.

Segundo os critérios da IUCN (2014) enquadra-se na categoria criticamente em perigo (CR), pois possui apenas um registro em todo o estado do Paraná.

3. *Galeandra paraguayensis* Cogn., Bull. Herb. Boissier. ser. 2,3:933. 1903.

= *Galeandra paranaensis* Schltr., Repert. Sp. Nov. Regni Veg. 16: 331. 1920.

Fig. 2h-i

Pseudobulbo 2-2,1 × 1,5-2,1 cm. Folhas 24-33 × 2-5 cm, estreitamente lineares. Inflorescência racemo simples ou composto, 2-4 flores; pedúnculo 15-37 cm compr.; brácteas do pedúnculo 3,2-6,5 cm compr.; bráctea floral 4-12 mm compr. Flores com calcar 25-29 mm compr.; sépalas esverdeadas, rajadas de violeta, ligeiramente reflexas; sépala dorsal 19-25 × 4-7 mm; sépalas laterais 19-23 × 5-7 mm; pétalas esverdeadas, rajadas de violeta, recurvadas no ápice, 18-23 × 5-7 mm; labelo 23-31 × 17-22 mm, rômbico, trilobado, esverdeado com listras vináceas nos lobos laterais e branco-rosado no lobo mediano, ápice longamente acuminado, margem inteira ou algo crenada, levemente pubescente na porção central; calcar 7-9 × 0,5-0,6 mm, filiforme; coluna 8-10 × 0,8-1,5 mm, pubérula; antera 1,6-2 × 1,8-2,2 mm. Frutos ausentes.

Material examinado: Balsa Nova: Recanto dos Papagaios, 28.X.2006, fl., *E. Barbosa & E.M. Cunha 1792* (MBM). Palmeira: Rio Capivara, 10.XII.1966, fl., *G. Hatschbach* (MBM 49648), Rio dos Papagaios, 01.XII.1999, fl., *E.P. Santos* (MBM), Rio dos Papagaios, 10.VIII.2000, fl., *E.P. Santos 852* (IBT, UPCB), km 60 da rodovia Curitiba-Ponta Grossa, 08.XII.1965, fl., *Leining 359* (HB). Ponta Grossa: Recanto dos Papagaios, 20.XI.1996, fl., *A.C. Cervi et al. 6204* (MBM).

Galeandra paraguayensis está presente na Bolívia, Paraguai (Govaerts 2014) e no Brasil (MT, GO, DF, SP e PR) (Barros *et al.* 2014). Ocorre no Paraná na vegetação de estepe (campo). Floresce entre os meses de agosto a dezembro em margens de córregos e campos úmidos.

Galeandra paraguayensis assemelha-se muito a *G. stylломisantha* em estado vegetativo por possuírem folhas lineares estreitas. Diferencia-se por apresentar labelo com ápice acuminado, sépalas e pétalas esverdeadas rajadas de violeta. De acordo com os critérios da IUCN (2014) esta espécie enquadra-se na categoria em perigo (EN), pois possui registro de ocorrência em apenas três localidades do estado do Paraná.

4. *Galeandra stylломisantha* (Vell.) Hoehne Arq. Bot. Estado São Paulo. II: 146. 1952.

≡ *Orchis stylломisantha* Vell., Fl. Flum. 9:t. 46. 189. 1831.

= *Galeandra juncea* Lindl., Sert. Orchid. Sub. I. 37. 1840.

Fig. 1j-l

Pseudobulbo ca. 1,6 × 2,0 cm. Folhas 23-37 × 2-5 cm, estreitamente lineares. Inflorescência racemo simples ou composto, 1-2 flores; pedúnculo 27-37 cm compr.; brácteas do pedúnculo 6,4-7,1 cm compr.; bráctea floral 3-7 mm compr. Flores com calcar 21-24 mm compr.; sépalas lilás claro, ligeiramente reflexas; sépala dorsal 15-17 × 2-3 mm; sépalas laterais 12-13 × 2-3,2 mm; pétalas lilás-claro, eretas, 14-15 × 2-2,1 mm; labelo 14-15 × 21 mm, rômbico, trilobado, lilás claro com listras vináceas tênues, ápice emarginado, margem crenulada, levemente pubescente na porção central; calcar ca. 7 × 0,8-1,6 mm, filiforme; coluna ca. 7 × 1,1 mm, glabra; antera ca. 1,5 × 2,2 mm. Frutos ausentes.

Material examinado: Guaíra: Sete Quedas, 13.XI.1963, fl., *E. Pereira & G. Hatschbach* 7871 (NY, HB e MBM), 24.I.1967, fl., *G. Hatschbach* 15891 (MBM, UPCB), 07.IX.1979, fl., *Buttura* 296 (MBM).

Galeandra stylломisantha está presente no Panamá, Venezuela, Colômbia, Bolívia, Peru, Guiana, Suriname e Guiana Francesa (Govaerts 2014) e Brasil (BA, GO, TO, DF, MT, MS, AP, PA, RO, MG, AC, MA, RJ, SP e PR) (Barros *et al.* 2014).

Ocorre no Paraná na vegetação de Floresta Estacional Semidecidual. Floresce entre os meses de setembro a janeiro, cresce em locais de campo limpo com solo arenoso úmido.

Galeandra styllomisantha assemelha-se vegetativamente a *G. paraguayensis*, porém diferencia-se pelas flores com labelo de ápice emarginado, e pétalas e sépalas da mesma cor do labelo. Segundo os critérios da IUCN (2014), se enquadra na categoria criticamente em perigo (CR), pois possui registro em apenas uma localidade no estado do Paraná, no município de Guaíra. O último registro da espécie aconteceu em 1979, há 35 anos, na localidade de Sete Quedas, local atualmente inundado pela Usina Hidrelétrica de Itaipu.

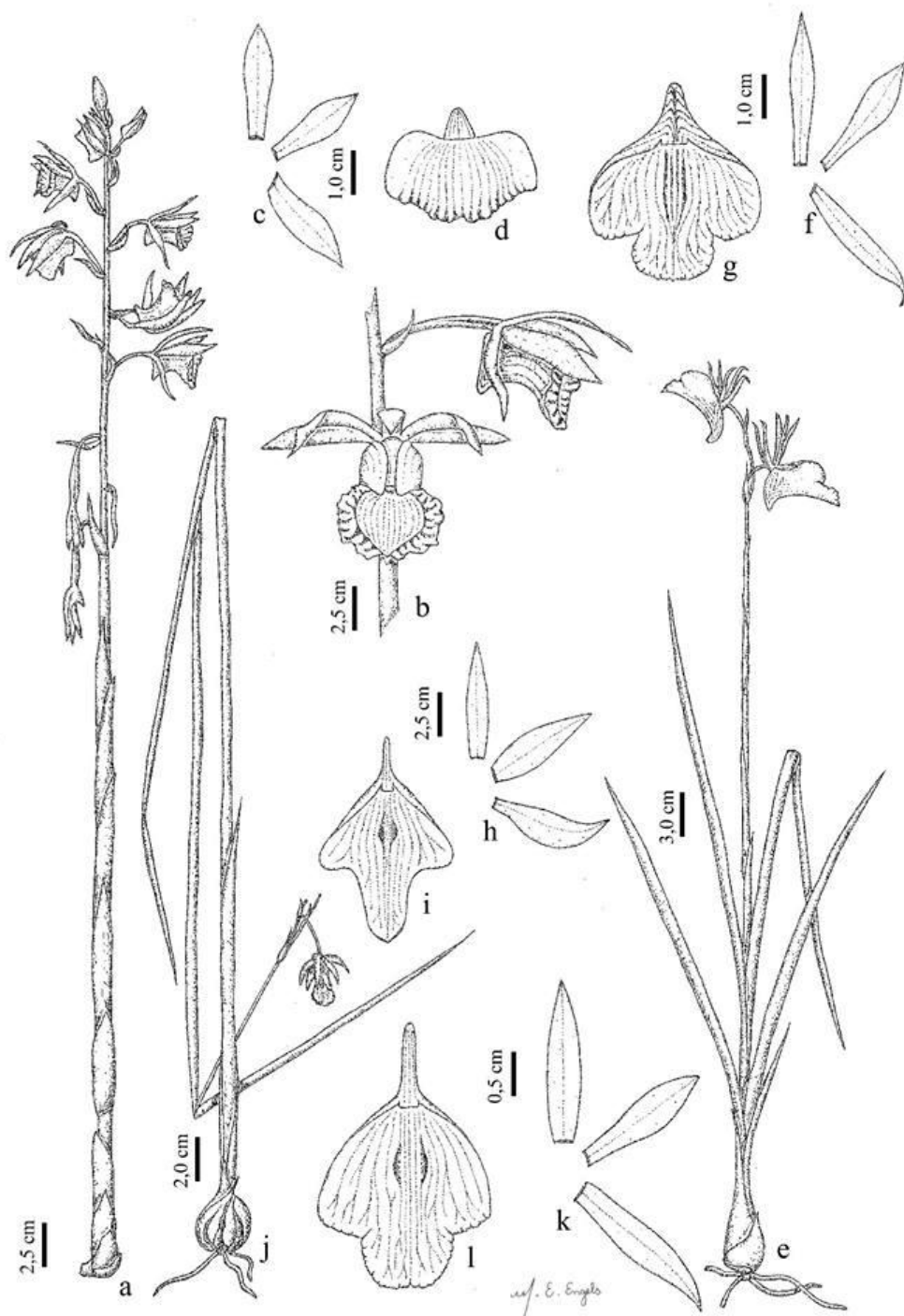


Figura 1. *Galeandra* presentes no estado do Paraná. A-D *G. beyrichii* A- Hábito, destacando a disposição das brácteas; B- Flor, vista frontal e lateral; C- Sépalas e pétalas; D- Labelo em forma de funil (Silva J. M. et al. 2873; Engels M. E. 229). E-G *G. montana* E- Hábito, destacando disposição das folhas; F- Sépalas e pétalas; G- Labelo trilobado (Hatschbach 58992; 23753). H-I *G. paraguayensis* H- Sépalas e pétalas I-

Labelo trilobado (*Hatschbach 15891*). J-L *G. stylloisantha* J- Hábito, destacando disposição das folhas e inflorescência; K- Sépalas e pétalas; L- Labelo trilobado.

Figure 1. *Galeandra* from Paraná state. A-D *G. beyrichii* A- Habit, emphasizing bracts arrangement; B- Flower, front and lateral view; C- Sepals and petals; D- Funnel-shaped lip (*Silva J. M. et al. 2873; Engels M. E. 229*). E-G *G. montana* E- Habit, emphasizing bracts arrangement; F- Sepals and petals; G- Lobed lip (*Hatschbach 58992; 23753*). H-I *G. paraguayensis* H- Sepals and petals I- Lobed lip (*Cervi et al. 6204*) J-L *G. stylloisantha* J- Habit, emphasizing bracts arrangement and inflorescence; K- Sepals and petals; L- Lobed lip (*Hatschbach 15891*).

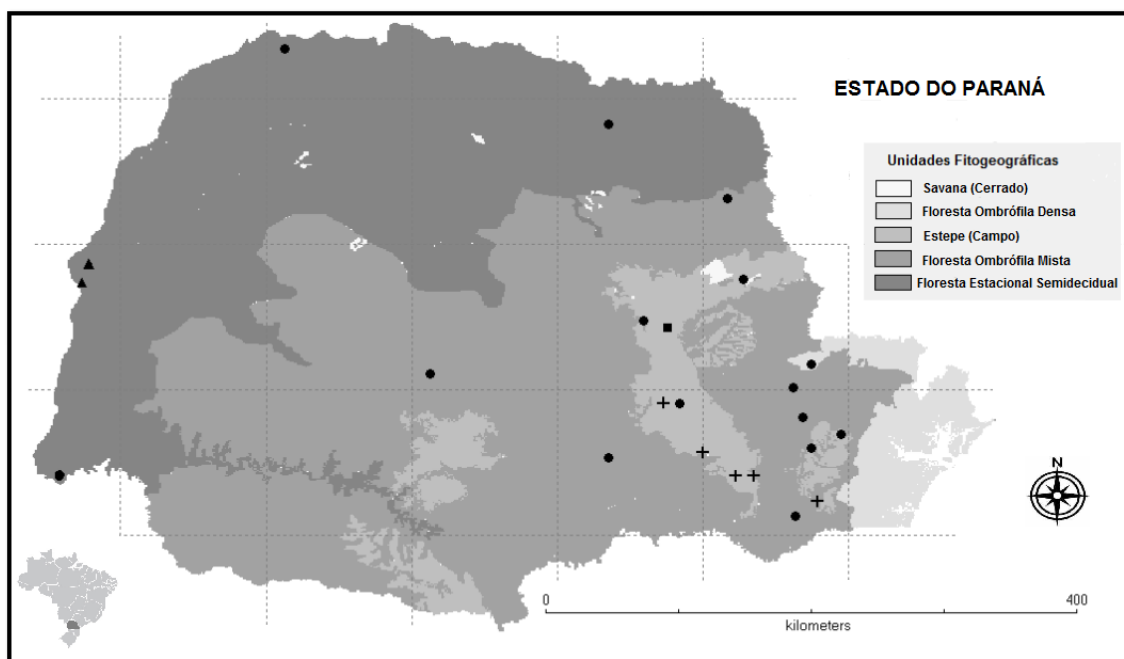


Figura 2. Mapa da distribuição geográfica de *Galeandra* no estado do Paraná (●) *G. beyrichii* (▲) *G. stylloisantha* (+) *G. paraguayensis* (■) *G. montana*).

Figure 2. Geographic distribution map of *Galeandra* in Paraná state (●) *G. beyrichii* (▲) *G. stylloisantha* (+) *G. paraguayensis* (■) *G. montana*).

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos curadores dos herbários pelo empréstimo dos materiais e ao Mathias Erich Engels pela confecção das ilustrações. A CAPES-PNADB (17/2009 - Proposta 125 botânica UFPR/IBT/Unicamp) pela bolsa de mestrado concedida, ao IAP e ao ICMBio pelas autorizações de coletas.

4. REFERÊNCIAS

- Barbosa-Rodrigues, J. 1882. *Genera et Species Orchidearum Novarum*, Vol. 2. Tipografia Nacional, Rio de Janeiro, 163 p.
- Barros, F. de; Vinhos, F.; Rodrigues, V.T.; Barberena, F.F.V.A.; Fraga, C.N.; Pessoa, E.M.; Forster, W.; Menini Neto, L.; Furtado, S.G.; Nardy, C.; Azevedo, C.O.; Guimarães, L.R.S. 2014. *Orchidaceae* in **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB11597>>. Acesso em: 25 Nov. 2014
- Cogniaux, C.A. 1895. *Orchidaceae: Galeandra*. In: C.F.P. Martius, A.G. Eichler & A.G. Eichler & I. Urban (eds.), *K.F.P. von Flora Brasiliensis*. Frid. Fleischer, Lipsae, Munchen. Vol. 3, pars 4, pp. 293-310.
- Dressler, L. R. 1993. *Phylogeny and classification of the orchid Family*. Dioscorides Press, Portland, 314p.
- Fidalgo, O. & Bononi, V.L.R. 1989. *Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico*. Instituto de Botânica, São Paulo, 62p.

- Gonçalves, E.G., Lorenzi, H. 2011. Morfologia Vegetal: Organografia e Dicionário Ilustrado de Morfologia das Plantas Vasculares. 2^a ed. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, São Paulo, 512 p.
- Govaerts, R. 2014. In: Royal Botanical Garden. Disponível em <<http://www.kew.org/wcsp/monocots>>. Acesso em 17 de fevereiro de 2014.
- Hatschbach, G.G. & Ziller, S.R. 1995. Lista vermelha de plantas ameaçadas de extinção no estado do Paraná. SEMA/GTZ, Curitiba. 139p.
- Hijmans, R.J., Guarino, L., Bussink, C., Mathur, P., Cruz, M., Barrentes, I. & Rojas, E. 2012. DIVA-GIS: A geographic information system for the analysis of species distribution data. Versão 7.5. <http://www.diva-gis.org> (Acesso em: 08/10/2013). Systematic Botany 35(3): 476-486.
- Hoehne, F.C. 1951. Orchidaceas: *Galeandra*. Relatório, Comissão de linhas telegráficas e estratégicas de Mato Grosso ao Amazonas, de 1908 até 1923, Secretaria da Agricultura, São Paulo, pp. 174-175, 400p.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). 2012 Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Manuais Técnicos em Geociências, n.1. Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro. 92p.
- IUCN 2014. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3*. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 17 November 2014.
- Maack R. 1968. As zonas das paisagens naturais. In: Maack, R. Geografia física do Paraná. BADEP, UFPR, Curitiba. 526p.
- Monteiro, S.H.N. 2007. Revisão taxonômica e filogenia do gênero *Galeandra* Lindl. (Catasetinae: Orchidaceae). Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia, 178p.
- Monteiro, S.H.N., Silva, M.F.F., Secco, R.S. 2009. O gênero *Galeandra* (Orchidaceae) na Amazônia Brasileira. Acta Amazonica 39(1): 21-24.

- Monteiro, S.H.N., Selbach-Schnadelbach, A., Oliveira R.P. de, van den Berg, C. 2010. Molecular Phylogenetic of *Galeandra* (Orchidaceae: Catasetinae) based on Plastid and Nuclear DNA Sequences. *Systematic Botany* 35(3): 476-486.
- Pabst, G.F.J. & Dungs, F. 1975. *Orchidaceae Brasiliensis*. I. Brucke-Verlag Schmersow, Hildesheim. 408p.
- Pridgeon, A.M.; Cribb, P.J.; Chase, M.W.; Rasmussen, F.N. 2009. Epidendroideae. Oxford University Press, New York. Vol. 5, p. 2. Pp. 29-32, 664p.
- Roderjan, C.V.; Galvão, F.; Kuniyoshi, Y.S.; Hatschbach, G. 2002. As unidades fitogeográficas do estado do Paraná. *Ciência & Ambiente* 24: 75-92.
- Stern, W.T. 2004. *Botanical Latin*. Timber Press, Portland. 546p.
- Thiers, B. 2014. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponível em <<http://sweetgum.nybg.org/ih/>>. Acesso em 21 de fevereiro de 2014.

7. CONCLUSÃO GERAL

Os estudos de Taxonomia, Sistemática Filogenética e Biogeografia em Orchidaceae são fundamentais para a compreensão das relações evolutivas internas e externas dos gêneros, assim como para entendimento de aspectos geográficos e ecológicos que compõem a evolução espaço-temporal dos grupos. O presente estudo dividido em três capítulos, propôs abordar estas três ciências através de dimensões diferentes.

A primeira parte deste estudo abordou aspectos biogeográficos de *Galeandra* em uma escala de tempo curta (aspectos atuais do gênero), indicando que as áreas com maior riqueza e diversidade de espécies estão presentes no Brasil, sendo as áreas de endemismo para o gênero presentes na América Central, na Amazônia e no Cerrado. Foi indicado também que a situação de conservação das espécies é preocupante, já que 10 espécies (55,5%) encontram-se em alguma categoria de ameaça.

O segundo capítulo desta dissertação, abordou aspectos biogeográficos em uma escala de tempo longa (Biogeografia histórica), através da datação molecular de *Galeandra* que indicou uma história evolutiva do Período Neógeno ao Quaternário compartilhando um ancestral comum no Mioceno Médio (~14.3 Ma). Os eventos biogeográficos que deram origem à diversificação das linhagens podem estar relacionados a eventos geológicos e climáticos como mudanças nos padrões de drenagem da região amazônica; o fim dos sistemas de lagos amazônicos; ao desenvolvimento progressivo da “Diagonal de Formações Abertas Secas” e ao fechamento do Istmo do Panamá.

A análise de reconstrução de distribuições ancestrais indicou que a diversificação de *Galeandra* possui mais eventos de dispersão no neotrópico e parece estar relacionada à Amazônia, de onde o grupo se expandiu para o Cerrado, Mata Atlântica e posteriormente para a América Central.

Na terceira e última parte desta dissertação o estudo taxonômico para o estado do Paraná, indicou o registro de quatro espécies presentes nas cinco unidades fitogeográficas do estado, sendo que três espécies apresentaram-se em alguma categoria de ameaça local.

Anexo 1. Matriz de presença/ausência dos táxons de *Galeandra* nas áreas neotropicais.

Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Outgroup	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
America_Central	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Antilhas	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Choco	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Amazonia	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0
Guianas	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Diagonal	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1
Mata_Atlantica	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1

Anexo 2. Voucher das espécies utilizadas neste estudo: táxon; autor; coletor(es) e número; número de acesso do *GenBank*; números para ITS, ETS, *psbA-trnH*, *rpoB-trnC* and *trnS-trnG*. As amostras estão depositadas no herbário HUEFS a menos que outra seja especificada.

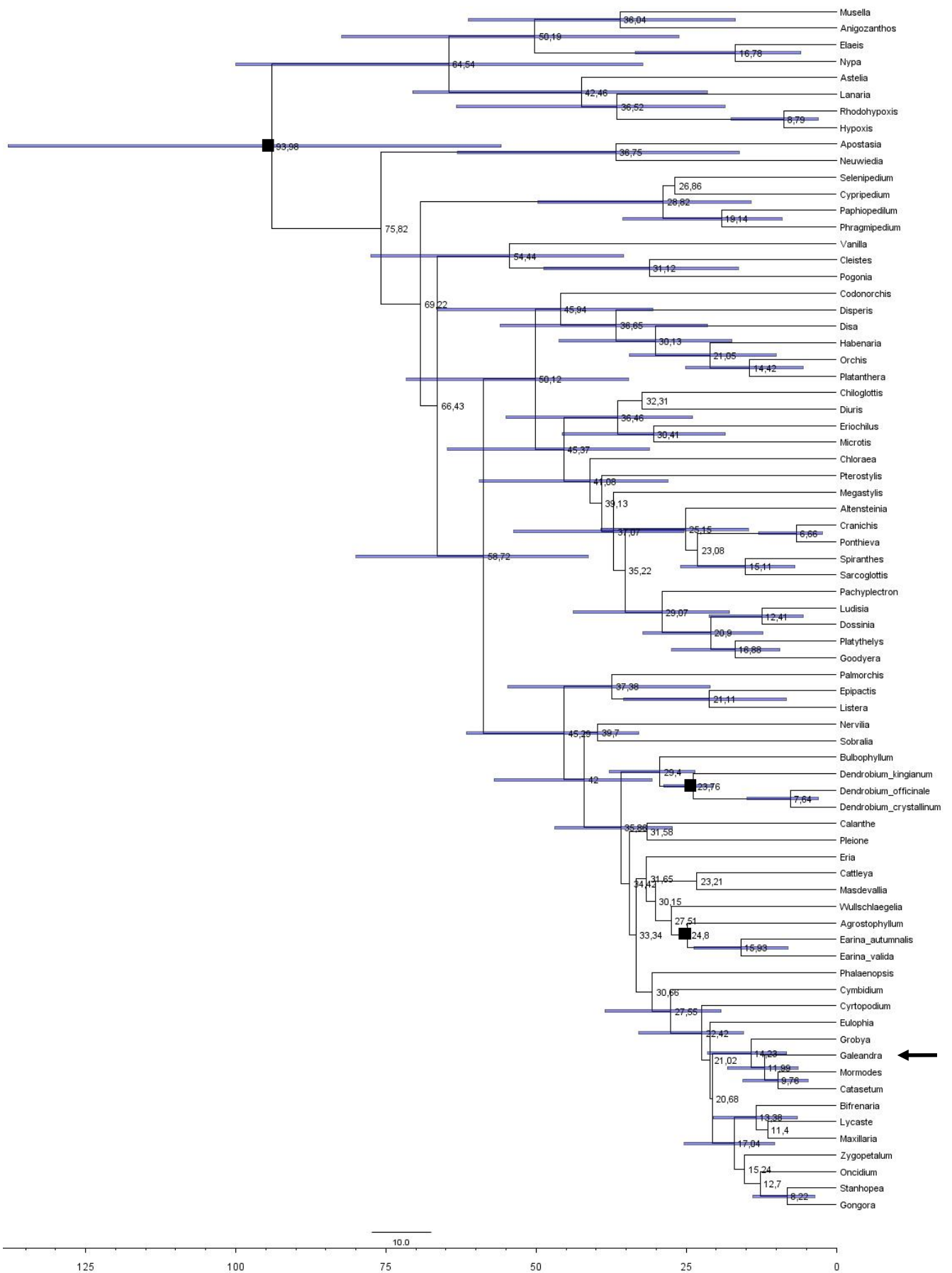
Espécie	Autor	Voucher	Número de acesso (<i>GenBank</i>)
GRUPO INTERNO			
<i>G. batemanii</i>	Rolfe	Monteiro 07	EU877139 EU877122
<i>G. baueri</i>	Lindl.	Monteiro 09	EU877138 EU877121 EU877103 EU877160 EU877178
<i>G. beyrichii</i>	Rchb. f.	Batista s. n. (CEN)	EU877151 EU877133 EU877112 EU877171 EU877189
<i>G. blanchetii</i>	E. S. Rand	Silva 1328	EU877140 EU877123 EU877161 EU877179
<i>G. cristata</i>	Lindl.	Monteiro 39	EU877141 EU877124 EU877104 EU877162 EU877180
<i>G. devoniana</i>	Schomb. ex Lindl	Silva 1373	EU877142 EU877125 EU877105 EU877163 EU877181
<i>G. greenwoodiana</i>	Warford	Bussey s. n.	EU877144 EU877127 EU877107 EU877165

			EU877183
<i>G. junceaoides</i>	Barb. Rodr.	Batista s. n. (BHCB)	EU877145 EU877128 EU877108 EU877166
<i>G. magnicolumnna</i>	G. A. Romero & Warford	Romero s. n.	EU877146 EU877129 EU877109 EU877167 EU877184
<i>G. minax</i>	Rchb. f	Monteiro 38	EU877147 EU877130 EU877110 EU877168 EU877185
<i>G. montana</i>	Barb. Rodr	Monteiro 52	EU877152 EU877113 EU877172 EU877190
<i>G. paraguayensis</i>	Cogn.	Batista & Proite 1316	EU877153 EU877134 EU877114 EU877173 EU877191
<i>G. santarenensis</i>	S. H. N.Monteiro & J. B. F.Silva	Monteiro 48	EU877143 EU877126 EU877106 EU877164 EU877182
<i>G. stangeana</i>	Rchb. f.	Monteiro 42	EU877150 EU877132 EU877188
<i>G. stylomisantha</i>	(Vell.) Hoehne	Monteiro s. n	EU877154 EU877115 EU877174 EU877192

GRUPO EXTERNO

<i>Cyrtopodium aliciae</i>	Linden	Borba s. n.	EU877156 EU877117 EU877176 EU877194
<i>Catasetum luridum</i>	Lindl.	van den Berg 1411	EU877155 EU877135 EU877116 EU877175 EU877193
<i>Grobya amherstiae</i>	Lindl.	van den Berg 1743	EU877158 EU877137 EU877119 EU877195
<i>Eulophia alta</i>	(L.) Fawc. & Rendle	van den Berg 1304	EU877157 EU877136 EU877177 EU877118

Anexo 3. Análise de datação molecular das linhagens de Orchidaceae. Cronograma mostrando os intervalos de confiança de 95% das idades dos nós (indicados por barras azuis). A topologia da árvore foi obtida através do consenso de maioria bayesiano de 50%. Os quadrados pretos indicam os pontos de calibração baseados em evidência fóssil. [(i) na raiz (*stem group*) fixada entre 93 – 120 Ma (fóssil mais antigo conhecido para Asparagales; RAMIREZ *et al.* 2007); (ii) fóssil de *Dendrobium* (Orchidaceae: Epidendroideae) entre 20 – 23 Ma (CONRAN *et al.* 2009); (iii) e de *Earina* (Orchidaceae: Epidendroideae) entre 20 – 23 Ma (CONRAN *et al.* 2009)].



Anexo 4. Escala de tempo geológico (Geological Society of America; WALKER *et al.* 2012).

