

Revisão taxonômica e filogenia de *Orthophytum*
Beer (Bromeliaceae, Bromelioideae)

Rafael Batista Louzada



São Paulo
2012

Rafael Batista Louzada

Revisão taxonômica e filogenia de *Orthophytum* Beer
(Bromeliaceae, Bromelioideae)

Taxonomic revision and phylogeny of *Orthophytum*
Beer (Bromeliaceae, Bromelioideae)

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo,
para a obtenção de Título de Doutor em
Ciências Biológicas, na área de Botânica.

Orientadora: Dra. Maria das Graças Lapa
Wanderley

São Paulo

2012

Ficha Catalográfica

Louzada, Rafael Batista

Revisão taxonômica e filogenia de *Orthophytum* Beer
(Bromeliaceae, Bromelioideae)

Número de páginas: xv, 186

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade
de São Paulo. Departamento de Botânica.

1. Bromeliaceae, 2. *Orthophytum*, 3. Filogenia

I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Botânica.

Banca examinadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Profá. Dra. Maria das Graças Lapa Wanderley

Orientadora

*Com amor à Maria Cláudia, aos
meus pais Paulo e Regina, irmão
Décio e tia Vera, dedico.*

Agradecimentos

É com muito prazer que agradeço à minha orientadora e amiga Dra. Maria das Graças Lapa Wanderley, a quem devo toda minha formação em Botânica. Muito obrigado pelo respeito, amizade, carinho, incentivo, críticas e pela companhia no laboratório, nas viagens de coleta e nas visitas aos herbários nos EUA.

Agradeço às instituições que tornaram esse trabalho possível. À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa de doutorado concedida, ao Deutscher Akademischer Austausch Dienst (DAAD) pelo auxílio financeiro durante o estágio no exterior, à International Association for Plant Taxonomy (IAPT) por financiar parte da visita aos herbários dos EUA e à Bromeliad Society International pelo auxílio concedido para parte do trabalho de campo. Ao Instituto Senckenberg e Museu de História Natural de Frankfurt am Main pelo auxílio financeiro durante o estágio no exterior. Ao IBAMA e ao IEF-MG pelas autorizações de coleta.

Ao Dr. Georg Zizka, pela orientação durante o estágio no exterior e à Dra. Katharina Schulte pela colaboração e orientação.

À Dra. Clarisse Palma Silva pela colaboração e orientação no estudo filogenético.

À Dra. Ana Maria Benko-Iseppon por gentilmente abrir seu laboratório e pela companhia nas expedições de coleta.

Agradeço ao Instituto de Botânica, onde desenvolvi a maior parte dessa tese e onde eu me sinto em casa. À curadora Dra. Maria Cândida Henrique Mamede, e à Ana Célia Calado pela ajuda com a logística de herbário.

Ao ilustrador botânico Klei Souza, pelo ótimo trabalho realizado com os *Orthophytum*.

Ao Dr. Jefferson Prado pela ajuda com as dúvidas nomenclaturais.

Ao Dr. Tarciso Filgueiras pelos ensinamentos em taxonomia e pela ajuda com a edição do inglês do capítulo 3 e com o Latim.

À Dra. Lisa Campbell pela ajuda com a edição do inglês e pelas sugestões no capítulo 1.

Aos meus amigos do herbário: Fábio Pinheiro, Talisson Capistrano, Marília Duarte, Gisele Silva, Bia Caruzo, Juliana Guedes, Fátima de Souza-Buturi, Pedro Schwatsburd, Renata Sebastiani, Cíntia Vieira, Marcos Enoque, Regina Hirai, Cátia Takeuchi, Victor Gonzalez, Rodrigo Rodrigues, Allan Pscheidt, Rafael Almeida, Rebeca Romanini, Susana Martins.

Aos meu dois grandes amigos recifenses Diego Sotero e Geyner Alves pela ajuda na extração de DNA, companhia nas coletas, amizade e pelo maravilhoso carnaval proporcionado. Valeu Brothers!!

Aos amigos de Frankfurt em especial Daniele Silvestro, Ingo Michalak, Jan Schnitzler, Gaelle Bocksberger, Daniel Cáceres, Fernando Fernandez, Marco Schimdt. Grazie, Vielen Dank, Merci, Gracias!

Ao Pedrinho e à Nara, por sempre estarem prontos a ajudar, seja nas coletas ou nos recebendo em Belo Horizonte.

Ao Rodrigo e ao César pela ajuda no laboratório no Instituto de Botânica e à Carmen Jung pela ajuda no laboratório de biologia molecular do Instituto Senckenberg.

À todos os que me auxiliaram durante as expedições de coleta: Dra. Ana Paula Prata, Daniel Melo, Marlon Machado, Cecília Azevedo, Gisele Silva, Cíntia Vieira, Kátia Takeuchi, Rodrigo Oliveira, Bruno Amorim, Adalton Apro, Flávio Carmo, Oscar Ribeiro.

Aos professores: Dra. Helenice Mercier, Dr. Paulo Sano e Dr André Simões pelas sugestões durante o exame de qualificação.

Aos funcionários e pesquisadores do Instituto de Botânica: Ana Célia Calado, Cintia Kameyama, Claudinéia Inácio, Gerlene L. Esteves, Inês Cordeiro, Jefferson Prado, Lucia Rossi, Maria Margarida R.F. Melo, Marie Sugiyama, Rosângela Bianchini e Sonia Aragaki.

Ao Desembargador Elton Leme pelas plantas, bibliografias e fotografias cedidas.

Aos meus pais Regina e Paulo, meu irmão Décio, minha tia Vera por todo incentivo, amor e carinho.

Por fim, à minha esposa Maria Cláudia por toda ajuda durante esses intermináveis quatro anos, além de todo amor, carinho, incentivo e paciência. Te amo!

ÍNDICE

| | |
|--|----|
| INTRODUÇÃO GERAL | 1 |
| Caracterização geral de Bromeliaceae | 1 |
| Breve histórico taxonômico de Bromeliaceae | 1 |
| Histórico dos estudos filogenéticos em Bromeliaceae | 2 |
| Caracterização morfológica de Bromeliaceae | 2 |
| O gênero <i>Orthophytum</i> Beer | 4 |
| CAPÍTULO 1. MOLECULAR PHYLOGENY OF THE GENUS <i>ORTHOPHYTUM</i> (BROMELIACEAE) DEMONSTRATES THE TAXONOMIC SIGNIFICANCE OF THE INFLORESCENCE TYPE..... | 9 |
| Abstract | 10 |
| Introduction..... | 11 |
| Material and methods | 13 |
| Results | 14 |
| Discussion | 16 |
| CAPÍTULO 2. RESTABELECIMENTO DE <i>SINCORAEA</i> ULE (BROMELIACEAE)..... | 32 |
| Resumo/Abstract | 33 |
| Introdução | 34 |
| <i>Sincoraea</i> Ule | 35 |
| Chave de identificação | 36 |
| Combinações novas e um sinônimo novo | 37 |
| CAPÍTULO 3. UMA NOVA COMBINAÇÃO EM <i>LAPANTHUS</i> | 40 |
| Abstract/Resumo | 41 |
| Introdução | 42 |
| <i>Lapanthus vidaliorum</i> (O. Ribeiro & C.C. Paula) Louzada & Wand. comb. nov. | 42 |
| CAPÍTULO 4. REVISÃO TAXONÔMICA DE <i>ORTHOPHYTUM</i> BEER (BROMELIACEAE, BROMELIOIDEAE) | 47 |
| Resumo/Abstract | 48 |
| Introdução | 49 |
| Material e métodos | 50 |
| Tratamento taxonômico | 51 |
| Chave de Identificação | 54 |
| 1. <i>Orthophytum foliosum</i> | 57 |
| 2. <i>Orthophytum pseudovagans</i> | 62 |
| 3. <i>Orthophytum vagans</i> | 63 |

| | |
|---|-----|
| 4. <i>Orthophytum zoonii</i> | 64 |
| 5. <i>Orthophytum diamantinense</i> | 69 |
| 6. <i>Orthophytum eddie-estevesii</i> | 71 |
| 7. <i>Orthophytum graomogolense</i> | 73 |
| 8. <i>Orthophytum mello-barretoii</i> | 75 |
| 9. <i>Orthophytum piranianum</i> | 77 |
| 10. <i>Orthophytum schulzianum</i> | 80 |
| 11. <i>Orthophytum alvimii</i> | 86 |
| 12. <i>Orthophytum duartei</i> | 88 |
| 13. <i>Orthophytum fosterianum</i> | 89 |
| 14. <i>Orthophytum grossiorum</i> | 91 |
| 15. <i>Orthophytum gurkenii</i> | 93 |
| 16. <i>Orthophytum lanuginosum</i> | 95 |
| 17. <i>Orthophytum magalhaesii</i> | 96 |
| 18. <i>Orthophytum boudetianum</i> | 103 |
| 19. <i>Orthophytum estevesii</i> | 104 |
| 20. <i>Orthophytum guaratingense</i> | 106 |
| 21. <i>Orthophytum pseudostoloniferum</i> | 107 |
| 22. <i>Orthophytum striatifolium</i> | 108 |
| 23. <i>Orthophytum sucrei</i> | 110 |
| 24. <i>Orthophytum buranhense</i> | 116 |
| 25. <i>Orthophytum elegans</i> | 117 |
| 26. <i>Orthophytum glabrum</i> | 118 |
| 27. <i>Orthophytum horridum</i> | 122 |
| 28. <i>Orthophytum leprosum</i> | 124 |
| 29. <i>Orthophytum argentum</i> | 130 |
| 30. <i>Orthophytum atalaiense</i> | 133 |
| 31. <i>Orthophytum braunii</i> | 134 |
| 32. <i>Orthophytum cearense</i> | 136 |
| 33. <i>Orthophytum conquistense</i> | 137 |
| 34. <i>Orthophytum disjunctum</i> | 139 |
| 35. <i>Orthophytum erigens</i> | 141 |
| 36. <i>Orthophytum falconii</i> | 143 |
| 37. <i>Orthophytum harleyi</i> | 144 |

| | |
|---|-----|
| 38. <i>Orthophytum jabrense</i> | 146 |
| 39. <i>Orthophytum jacaraciense</i> | 147 |
| 40. <i>Orthophytum lemei</i> | 148 |
| 41. <i>Orthophytum macroflorum</i> | 151 |
| 42. <i>Orthophytum maracasense</i> | 152 |
| 43. <i>Orthophytum riocontense</i> | 155 |
| 44. <i>Orthophytum saxicola</i> | 157 |
| 45. <i>Orthophytum toscanoi</i> | 159 |
| 46. <i>Orthophytum triunfense</i> | 160 |
| Espécies duvidosas | 169 |
| Lista de coletores | 171 |
| CONSIDERAÇÕES FINAIS | 176 |
| APÊNDICES | 179 |

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

Fig. 1. Árvore de consenso estrito da análise de Máxima Parcimônia de Givnish et al. (2007) baseado em sequências de *ndhF*, com a proposta das relações entre as subfamílias. Números acima dos ramos são valores de bootstrap; números entre parêntese indicam o número de táxons utilizados na análise (extraído de Givnish et al. 2011). 3

CAPÍTULO 1

Fig. 1. A-U. Diversity of *Orthophytum*. A. *O. argentum*. B. *O. leprosum*. C. *O. boudetianum*. D. *O. braunii*. E. *O. maracasense*. F. *O. albopictum*. G. *O. conquistense*. H. *O. humile*. I. *O. disjunctum*. J. *O. eddie-estevesii*. K. *O. foliosum*. L. *O. magalhaesii*. M. *O. glabrum*. N. *O. hatschbachii*. O. *O. ophiuroides*. P. *O. ulei*. Q. *O. graomogolense*. R. *O. grossiorum*. S. *O. horridum*. T. *O. sucrei*. U. *O. lanuginosum* (Fotos R.B. Louzada)..... 28

Fig. 2. Phylogram of combined PHYC, *trnL-trnF* and *psbA-trnH* data. Numbers above the branches represent posterior probabilities (PP) and below these branches are bootstrap values (BS) 29

Fig. 3. Cladogram of *Lapanthus*/*Cryptanthus*/*Orthophytum* mapping the presence and absence of a peduncle 30

Fig. 4. A–D. Inflorescence type of *Orthophytum*. A. Spikes of spikes, *Orthophytum lemei* (Louzada et al. 187). B–C. Spike of glomerules. B. *Orthophytum piranianum* (Martinelli et al. 11305). C. *Orthophytum foliosum* (Louzada 132). D. Spike, *Orthophytum saxicola* (Louzada et al. 122) 31

CAPÍTULO 3

Fig. 1. A-B. *Lapanthus vidaliorum*. A. Habitat. B. Habit in the wild. C. *Lapanthus duartei* in the wild. D. *Lapanthus itambensis* (Photo: A-B Otávio Ribeiro)..... 44

Fig. 2. Holotype of *Lapanthus vidaliorum* 45

Fig. 3. Distribution map of *Lapanthus vidaliorum*, *Lapanthus duartei*, e *Lapanthus itambensis* 46

CAPÍTULO 4

Fig. 1. Mapa de distribuição de geográfica de *Orthophytum* 53

| | |
|--|----|
| Fig. 2. A–L. <i>Orthophytum foliosum</i> . A. Hábito. B. Glomérulo. C. Bráctea primária inferior. D. Bráctea primária superior. E. Bráctea floral carenada. F. Flor completa. G. Sépala anterior. H. Sépala lateral carenada. I. Sépala lateral com estame unido à base. J. pétala mostrando os apêndices petalíneos, calosidades laterais e estame adnato. K. Ovário com placentação axial, estilete e estigma. L. detalhe do estigma. (Louzada et al. 13). | 61 |
| Fig. 3. A–J. <i>Orthophytum zanonii</i> . A. Hábito. B. Bráctea floral. C. Glomérulo com duas flores. D. Flor completa. E. Sépala. F. Sépala mostrando estame unido pela base. G. Pétala mostrando os apêndices petalíneos e as calosidades laterais aos estames. H. detalhe do apêndices petalíneos. I. Estilete e estigma. J. Detalhe do estigma. (Louzada et al. 18). | 66 |
| Fig. 4. A. <i>Orthophytum foliosum</i> . B. <i>O. pseudovagans</i> (Foto L.F. Magnago). C. <i>O. zanonii</i> | 67 |
| Fig. 5. Mapa de distribuição geográfica de <i>Orthophytum foliosum</i> , <i>O. pseudovagans</i> e <i>O. zanonii</i> | 68 |
| Fig. 6. A–E. <i>Orthophytum eddie-estevesii</i> . A. Hábito. B. Flor completa. C. Vista lateral da sépala anterior. D. Vista lateral da sépala posterior. E. Pétala com ápice obtuso-cuculado, mostrando os apêndices petalíneos fimbriados, duas calosidades laterais e estame adnato. F–K. <i>O. mello-barretoii</i> . F. Hábito. G. Detalhe do ovário glabro, estilete e estigma. H. Bráctea floral com ápice lanoso-lepidoto. K. Pétala com ápice obtuso-cuculado, mostrando os apêndices petalíneos fimbriados, duas calosidades laterais e estame adnato. L–P. <i>O. piranianum</i> . L. Hábito. M. Bráctea floral sem carena. N. Bráctea floral carenada. O. Pétala com ápice obtuso-cuculado, mostrando os apêndices petalíneos fimbriados, duas calosidades laterais e estame adnato. P. Ovário lanoso-lepidoto. (A–E, Louzada s.n. SP 440868; F–K, Louzada & Medeiros 84; L–P, Rapini et al. 1096)..... | 82 |
| Fig. 7. A–E. <i>Orthophytum graomogolense</i> . A. Hábito. B. Bráctea floral. C. Flor completa. D. Sépala anterior. E. Sépala lateral. F–L. <i>O. diamantinense</i> . F. Hábito. G. Bráctea floral. H. Flor completa. I. Sépala anterior. J. Sépala lateral. K. Pétala com ápice obtuso-cuculado, mostrando os apêndices petalíneos fimbriados, duas calosidades laterais e estame adnato. L. Semente. (A–E, Melo de Pina et al. 65; F–L, Louzada et al. 163)..... | 83 |
| Fig. 8. A. <i>Orthophytum eddie-estevesii</i> . B. <i>O. graomogolense</i> . C. <i>O. mello-barretoii</i> . D. <i>O. piranianum</i> . E. <i>O. diamantinense</i> | 84 |
| Fig. 9. Mapa de distribuição geográfica de <i>Orthophytum diamantinense</i> , <i>O. eddie-estevesii</i> , <i>O. graomogolense</i> , <i>O. mello-barretoii</i> , <i>O. piranianum</i> e <i>O. schulzianum</i> | 85 |
| Fig. 10. A–C. <i>Orthophytum alvimii</i> . A. Folha. B. Bráctea floral. C. Flor completa. D–F. <i>O. fosterianum</i> . D. Folha. E. Bráctea floral. F. Flor completa. G–J. <i>O. grossiorum</i> . G. Hábito. H. Folha. I. Bráctea floral. J. Flor completa. K–M. <i>O. gurkenii</i> . K. Folha. L. Bráctea floral. M. Flor completa. N–Q. <i>O. lanuginosum</i> . N. Hábito. O. Folha. P. Bráctea floral. Q. Flor completa. R–T. <i>O. magalhaesii</i> . R. Folha. | |

| | |
|--|-----|
| S. Bráctea floral. T. Flor completa. (A–C, Louzada & Wanderley 90; D–F, Louzada et al. 17; G–J, Paula 843; K–M, Louzada 133; N–Q, Louzada & Medeiros 143; R–T, Louzada & Medeiros 144)..... | 100 |
| Fig. 11. A–C. <i>Orthophytum alvimii</i> . A. Detalhe da inflorescência. B. Hábito em cultivo. C. Hábito na natureza. D–E. <i>O. fosterianum</i> . D. Hábito em cultivo. E. Habitat. F–G. <i>O. gurkenii</i> . F. Hábito estéril, indivíduos verdes e vermelhos. G. Hábito em cultivo. H–I. <i>O. lanuginosum</i> . H. Hábito na natureza. I. Detalhe da inflorescência. J. <i>O. grossiorum</i> . K–L. <i>O. magalhaesii</i> . K. Hábito na natureza. L. Detalhe da inflorescência..... | 101 |
| Fig. 12. Mapa de distribuição geográfica de <i>Orthophytum alvimii</i> , <i>O. duartei</i> , <i>O. fosterianum</i> , <i>O. grossiorum</i> , <i>O. gurkenii</i> , <i>O. lanuginosum</i> e <i>O. magalhaesii</i> | 102 |
| Fig. 13. A–E. <i>Orthophytum boudetianum</i> . A. Hábito. B. Bráctea floral. C. Detalhe do indumento lepidoto na face abaxial da lâmina foliar. D. Sépala anterior. E. Sépala lateral. F–I. <i>O. estevesii</i> . F. Hábito. G. Bráctea floral. H. Sépala lateral. I. Sépala anterior. J–M. <i>O. striatifolium</i> . J. Hábito. K. Bráctea floral. L. Sépala anterior. M. Sépala lateral. N–S. <i>O. sucrei</i> . N. Hábito. O. Bráctea floral. P. Vista lateral da sépala anterior com estame oposto. Q. Sépala lateral. R. Pétala com ápice obtuso, mostrando os apêndices petalíneos fimbriados, duas calosidades laterais e estame adnato. S. Detalhe do estigma. (A–E, Louzada 135; F–I, Pereira s.n. HB 79629; J–M, Louzada et al. 15; N–S, Louzada 136). | 113 |
| Fig. 14. A–B. <i>Orthophytum boudetianum</i> . A. Hábito na natureza. B. detalhe da inflorescência. C. <i>O. striatifolium</i> . D. <i>O. estevesii</i> . E–F. <i>O. sucrei</i> . E. Habitat. F. detalhe da inflorescência. (Foto: D. Elton M.C. Leme)..... | 114 |
| Fig. 15. Mapa de distribuição geográfica de <i>O. boudetianum</i> , <i>O. estevesii</i> , <i>O. pseudostoloníferum</i> , <i>O. striatifolium</i> , <i>O. sucrei</i> e <i>O. guaratingense</i> | 115 |
| Fig. 16. A–E. <i>Orthophytum glabrum</i> . A. Hábito. B. Espiga. C. Bráctea floral. D. Sépala anterior. E. Sépala lateral. F–J. <i>O. horridum</i> . F. Hábito. G. Bráctea floral. H. Sépala anterior. I. Sépala lateral. J. Pétala, mostrando apêndices petalíneos fimbriados, duas calosidades laterais e estame adnato. K–N. <i>O. leprosum</i> . K. Hábito. L. Bráctea floral. M. Sépala anterior. N. Sépala lateral. (A–E, Louzada & Medeiros 139; F–J, Louzada et al. 89; K–N, Louzada & Medeiros 141)..... | 127 |
| Fig. 17. A–B. <i>Orthophytum glabrum</i> . A. Detalhe da inflorescência. B. Hábito na natureza. C–D. <i>O. horridum</i> . C. Hábito na natureza. D. Detalhe da inflorescência. E–F. <i>O. leprosum</i> . E. Hábito na natureza. F. Detalhe da inflorescência..... | 128 |
| Fig. 18. Mapa de distribuição geográfica de <i>Orthophytum buranhense</i> , <i>O. elegans</i> , <i>O. glabrum</i> , <i>O. horridum</i> e <i>O. leprosum</i> | 129 |
| Fig. 19. A–I. <i>Orthophytum argentum</i> . A. Hábito. B. Flor completa com bráctea floral. C. Bráctea floral. D. Sépala anterior. E. Sépala lateral carenada. F. Sépala lateral com estame oposto. G. Pétala | |

com estame adnato, calosidades laterais e apêndices petalíneos. H. Corte longitudinal da flor mostrando a sépala lateral com estame oposto, pétala com estame adnato, calosidades laterais e apêndices petalíneos, e gineceu mostrando o estilete, estigma e ovário com placentação axial. I. Detalhe do estigma. (*Louzada et al. 110*)..... 132

Fig. 20. Fig. 20. A–C. *Orthophytum braunii*. A. Hábito. B. Sépala anterior. C. Sépala lateral. D–G. *O. conquistense*. D. Hábito. E. Flor completa. F. Sépala anterior. G. Sépala lateral. H–K. *O. saxicola*. H. Hábito. I. Bráctea floral subtendendo um botão floral. J. Sépala anterior. K. Sépala lateral. (A–C, *Machado & Oliveira 50*; D–G, *Machado 277*; H–K, *Louzada et al. 122*). 163

Fig. 21. A–D. *Orthophytum falconii*. A. Hábito. B. Bráctea floral. C. Sépala anterior. D. Sépala lateral. E–I. *O. lemei*. E. Hábito. F. Bráctea floral. G. Sépala anterior. H. Sépala lateral. I. Pétala com ápice obtuso, mostrando os apêndices petalíneos fimbriados, duas calosidades laterais e estame adnato. J–M. *O. jabrense*. J. Hábito. K. Bráctea floral. L. Sépala anterior. M. Sépala lateral. (A–D, *Reys & Falcon s.n. HB 89876*; E–I, *Louzada et al. 186*; J–M, *Pontes 155*)..... 164

Fig. 22. A–F. *Orthophytum macroflorum*. A. Hábito. B. Bráctea floral. C. Sépala lateral. E. Pétala com ápice obtuso, mostrando os apêndices petalíneos fimbriados, duas calosidades laterais e estame adnato. F. Detalhe do estigma. G–J. *O. maracasense*. G. Hábito. H. Sépala anterior. I. Sépala lateral. J. Pétala com ápice obtuso, mostrando os apêndices petalíneos fimbriados, duas calosidades laterais e estame adnato. (A–F, *Machado s.n. SP 441733*; G–J, *Louzada et al. 150*)..... 165

Fig. 23. A. *Orthophytum argentum* na natureza. B. *O. braunii* em cultivo. C. *O. disjunctum* na natureza. D. *O. conquistense* em cultivo. E. *O. harleyi* em cultivo. F. *O. lemei* na natureza. G. *O. macroflorum* em cultivo. 166

Fig. 24. Mapa de distribuição geográfica de *Orthophytum atalaiense*, *O. cearense*, *O. disjunctum*, *O. jabrense*, *O. maracasense* e *O. triunfense*. 167

Fig. 25. Mapa de distribuição geográfica de *Orthophytum argentum*, *O. braunii*, *O. conquistense*, *O. erigens*, *O. falconii*, *O. harleyi*, *O. jacaraciense*, *O. lemei*, *O. macroflorum*, *O. riocontense* e *O. saxicola*. 168

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Table 1. Studied material. Abbreviations: B, Herbarium of Botanical Garden of Berlin; FR, Herbarium Senckenbergianum; HB, Herbarium Bradeanum; IBt, Instituto de Botânica; K, Herbarium of Royal Botanical Garden, Kew; MBML, Herbarium of Museu de Biologia Melo Leitão; SP, Herbarium of Instituto de Botânica; WU, Herbarium of Vienna University..... 26

CAPÍTULO 3

Table 1. Comparison of diagnostic characters in *Lapanthus* species. 44

RESUMO

Louzada, R.B. Revisão taxonômica e filogenia de *Orthophytum* Beer (Bromeliaceae, Bromelioideae).

Orthophytum Beer, inclui 46 espécies distribuídas no leste do Brasil desde o estado do Ceará ao norte até os estados de Minas Gerais e Espírito Santo ao sul. Suas espécies são caracterizadas por serem plantas rupícolas, raramente terrícolas, crescendo sobre afloramentos rochosos graníticos ou quartzíticos. O presente estudo teve como objetivos reconstruir a filogenia e realizar a revisão taxonômica do gênero, sendo os resultados apresentados em quatro capítulos. O primeiro capítulo conta com um estudo filogenético baseado em sequências de DNA do cloroplasto (*psbA-trnH* e *trnL-trnF*) e nuclear (phytochrome C) de 40 espécies de *Orthophytum*, oito de *Cryptanthus* e duas de *Lapanthus*. A análise dos dados combinados não foi suficientemente informativa para determinar o monofiletismo do gênero, contudo, foi possível testar grupos informais infragenéricos. Além disso, é discutida a importância taxonômica do padrão de inflorescência para o gênero *Orthophytum*. O segundo capítulo apresenta o restabelecimento do gênero *Sincoraea*, baseado no monofiletismo e na morfologia das espécies que compõem esse gênero. Ademais, são apresentadas novas combinações e um sinônimo novo. O terceiro capítulo, apresenta a combinação nova de *O. vidaliorum* no recém descrito gênero *Lapanthus*. Por fim, o quarto capítulo apresenta a revisão taxonômica das 46 espécies reconhecidas para *Orthophytum*. O tratamento taxonômico conta com descrições para o gênero e espécies, chave de identificação e comentários taxonômicos. Foram ainda confeccionados mapas de distribuição geográfica e pranchas de ilustração, incluindo desenhos esquemáticos e fotografias.

Palavras chave: Endemismo, Cadeia do Espinhaço, *Sincoraea*, Sistemática, Taxonomia

ABSTRACT

Louzada, R.B. Taxonomic revision and phylogeny of *Orthophytum* Beer (Bromeliaceae, Bromelioideae).

The genus *Orthophytum* Beer (Bromeliaceae) comprises 46 species geographically distributed in eastern Brazil extending from the state of Ceará in the North, to Minas Gerais and Espírito Santo in the South. The growth form of these plants is typically lithophytic, only rarely terrestrial, and granitic or quartzitic rocky outcrops constitute their favorite substrates. This work focuses on reconstructing the phylogeny of *Orthophytum* to clarify its relationships with closely related bromeliads, and to perform a taxonomic revision of the genus. This dissertation is structured in four chapters. The first chapter shows a phylogenetic analysis based on a molecular data set of two plastid markers (*psbA-trnH* e *trnL-trnF*) and one nuclear (phytochrome C) that includes 40 species of *Orthophytum*, eight of *Cryptanthus* and two of *Lapanthus*. The combined analyses were not conclusive to elucidate the monophyly of *Orthophytum*, however it was possible to test the infrageneric groups. The second chapter presents a reestablishment of *Sicoraea* genus, based on the results of the molecular analyses and on a careful evaluation of the morphological traits characterizing this group. In the third chapter, morphological characters are used to assign the species *O. vidaliorum* to the newly described genus *Lapanthus*. Finally, in the fourth chapter shows a taxonomic revision of the 46 recognized species of *Orthophytum* is presented. The taxonomic treatment includes descriptions of the genus and species and an identification key combined with distribution maps, detailed drawings and photo plates.

Key words: Endemism, Espinhaço Range, *Sicoraea*, Systematics, Taxonomy

INTRODUÇÃO GERAL

Caracterização geral de Bromeliaceae

Bromeliaceae apresenta cerca de 3200 espécies, distribuídas em 58 gêneros (Luther, 2008). É considerada a maior família de monocotiledôneas com distribuição predominantemente Neotropical, ocorrendo desde o leste do estado da Virginia ao Texas nos EUA, passando pelo México, América Central, Caribe e América do Sul, chegando à região central da Argentina e Chile (Mez, 1934). *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbr., é a única exceção quanto à distribuição geográfica da família, ocorrendo na costa oeste do continente africano, resultado de uma provável dispersão à longa distância. (Smith & Downs 1974, Jaques-Felix 2000, Givnish *et al.* 2004).

A família é um exemplo de radiação adaptativa em plantas, ocupando diversos habitats, desde o nível do mar até 4000 m de elevação, com alta capacidade de colonizar ambientes mesófilos ou xéricos (Smith & Downs, 1974; Benzing, 2000; Crayn *et al.*, 2004). A grande diversidade das bromélias e a capacidade de explorar ambientes sob condições adversas estão associadas às características-chave como tricomas epidérmicos especializados na absorção de água, presença de fitotelmata, suculência e a ocorrência do mecanismo fotossintético do tipo CAM em vários representantes da família (Crayn *et al.*, 2004).

Dois grandes centros de diversidades são observados para Bromeliaceae, sendo um no Escudo das Guianas, onde se destacam gêneros relacionados à vegetação aberta, especialmente as linhagens mais plesiomórficas e o outro, na costa leste do Brasil, com predomínio de grupos associados a ambientes florestais (Smith, 1955; 1979; Givnish *et al.*, 2007).

Breve histórico taxonômico de Bromeliaceae

Bromeliaceae foi estabelecida por Jussieu (1789), no entanto a primeira monografia para a família foi proposta por Beer (1857). Essa obra antecedeu clássicas monografias, realizadas também no século XIX nas quais ocorreram várias mudanças taxonômicas (Wittmack 1888, Baker 1889).

Mez (1892), na monografia de Bromeliaceae para a *Flora Brasiliensis*, apresentou a descrição de 31 gêneros e 405 espécies para a família, distribuídas em três tribos: Bromelieae com 214 espécies distribuídas em 19 gêneros, Pitcairnieae com 89 espécies em oito gêneros e Tillandsieae com 102 espécies, reunidas em quatro gêneros. Posteriormente Mez (1896, 1934), publicou os trabalhos *Monographiae Phanerogamarum* e *Das Plazenreich*, respectivamente.

Outras importantes contribuições foram feitas por Harms (1930), na série *Die Naturlichen Pflanzenfamilien*, e por Smith (1955), na obra *Bromeliaceae of Brazil*. Smith & Downs (1974, 1977, 1979) publicaram o mais completo tratamento taxonômico sobre a família, reunidos em três volumes na

série *Flora Neotropica*. Nessa obra, Bromeliaceae é tratada seguindo a mesma proposta taxonômica de Mez (1934), utilizando as três subfamílias (Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae), entretanto sem a divisão em tribos.

Histórico dos estudos filogenéticos em Bromeliaceae

Bromeliaceae apresenta características morfológicas muito peculiares, sendo por muito tempo considerada a única família da ordem Bromeliales (Cronquist, 1981; Dalhgren *et al.*, 1985). Entretanto, a família é considerada monofilética com base nas análises morfológicas (Gilmartin & Brown, 1987) e moleculares (Crayn *et al.*, 2004; Janssen & Bremer, 2004; Linder & Rudall, 2005; Givnish *et al.*, 2007, 2010, 2011), inserida na ordem Poales (APG III, 2009).

O grupo-irmão de Bromeliaceae sempre foi muito discutido, sendo apresentadas diferentes famílias, como Velloziaceae (Gilmartin & Brown, 1987), Mayacaceae (Givnish *et al.*, 2000) e Rapateaceae (Clark *et al.* 1993). Contudo, análises filogenéticas moleculares mais recentes, indicam o clado Typhaceae-Sparganiaceae como grupo-irmão de Bromeliaceae (Bremer, 2002; Davis *et al.*, 2004; Givnish *et al.*, 2007; Soltis *et al.*, 2011). Este posicionamento é ainda controverso, como observado por Janssen & Bremer (2004) apresentando Bromeliaceae mais intimamente relacionada com o clado das famílias Xyridaceae, Eriocaulaceae e Poaceae. Givnish *et al.* (2010) entretanto, apresenta uma filogenia molecular, onde Bromeliaceae emerge fortemente sustentada como a primeira família divergente de Poales, grupo irmão das demais famílias da ordem.

Tradicionalmente Bromeliaceae é subdividida em três subfamílias (Pitcairnioideae, Tillandsioideae, Bromelioideae), classificação proposta por Harms (1930) e seguida por Smith & Downs (1974, 1977, 1979) na monumental monografia da família na Flora Neotropica. As relações filogenéticas entre as três subfamílias foram o foco de muitos estudos em Bromeliaceae no final do século XX (e.g. Gilmartin & Brown, 1987; Ranker *et al.*, 1990). Porém, Terry *et al.* (1997) baseados em dados moleculares, foram os primeiros a questionar o monofilismo das subfamílias, apresentando uma filogenia onde Pitcairnioideae emerge como um grupo polifilético.

Atualmente, com base nos novos estudos filogenéticos, foi proposta a divisão da família em oito subfamílias, resultado do desmembramento de Pitcairnioideae em seis subfamílias (Fig. 1; Givnish *et al.*, 2007, 2011).

Caracterização morfológica de Bromeliaceae

A família é caracterizada por apresentar plantas herbáceas, epífitas, rupícolas ou terrícolas, com caule geralmente curto ou, mais raramente, desenvolvido. As folhas são alternas, polísticas, em geral, formando roseta. A bainha foliar é geralmente alargada, com a superfície recoberta por

tricomas especializados. Essas estruturas típicas da família são denominadas de escamas, desempenhando importante papel ecológico e fisiológico.

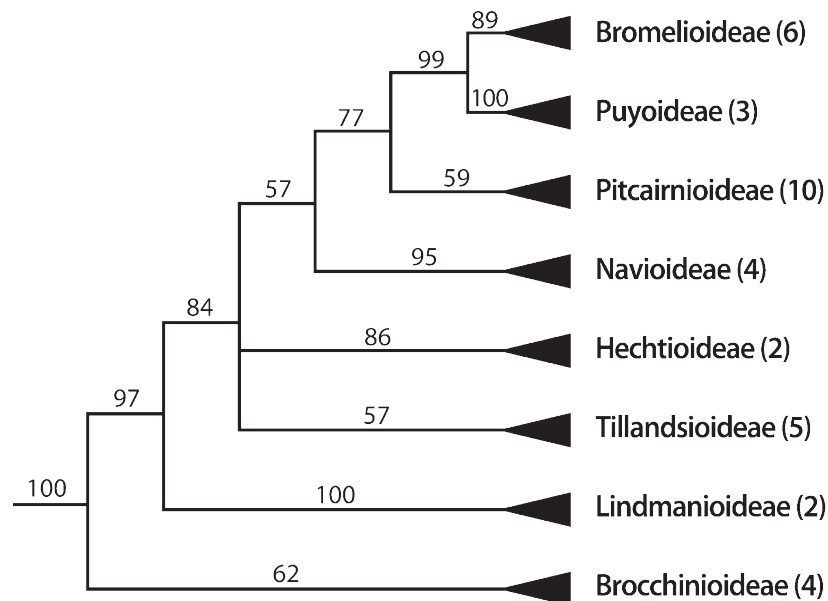


Fig. 1. Árvore de consenso estrito da análise de Máxima Parcimônia de Givnish et al. (2007) baseado em sequências de *ndhF*, com a proposta das relações entre as subfamílias. Números acima dos ramos são valores de bootstrap; números entre parêntese indicam o número de táxons utilizados na análise (extraído de Givnish et al. 2011).

As folhas possuem margens inteiras, serrilhadas ou espinescentes. A inflorescência é simples ou composta, terminal ou lateral, reunindo poucas a numerosas flores dispostas em panículas, racemos ou espigas. Apresenta forma variada como capituliforme, cilíndrica, piramidal, etc. O pedúnculo pode ser longo, curto ou ausente, portando brácteas, em geral coloridas e vistosas. As flores são bissexuadas, raramente funcionalmente unissexuadas, actinomorfas a zigomorfas, trímeras, hipóginas a epíginas, geralmente subtendidas por uma bráctea vistosa (Cronquist, 1981; Dahlgren *et al.*, 1985; Wanderley & Martins, 2007).

As sépalas são verdes ou de diferentes cores e tons (amarelas, vermelhas, róseas) até brancas, completamente livres a alto conatas. As pétalas são livres ou conatas, em geral coloridas, azuis, violeta, vermelhas, amarelas, esverdeadas a brancas. Alguns táxons apresentam na face interna das pétalas, lateralmente aos filetes dos estames, um par de apêndices petalíneos, acompanhados ou não de duas calosidades. Os estames (3+3) apresentam filetes livres ou adnatos às pétalas, ocorrendo em alguns gêneros fusão dos filetes em um tubo. As anteras são tetrasporangiadas, bitecas com deiscência rimosa (Cronquist, 1981; Dahlgren *et al.*, 1985; Wanderley & Martins, 2007).

O grão de pólen é amplamente variável quanto ao padrão de abertura, sendo porado (duas a muitas aberturas), monoclapado ou inaperturado (Smith & Downs, 1974; Wanderley & Melhem, 1991; Moreira, 2007). O ovário varia de súpero a ínfero, tricarpelar, trilocular, com estilete terminal

trífido. O estigma pode ser simples ereto, espiral-conduplicado ou lâmina convoluta, ocorrendo padrões intermediários entre estes. Os óvulos são escassos ou numerosos com placentação axial, anátropos ou raramente campilótropos, crassinucelados, bitegmentados com endosperma de desenvolvimento helobial. Os frutos são cápsulas septicidas ou raramente loculicidas ou bagas. No gênero *Ananas*, ocorre fruto composto. As sementes são pequenas, inapendiculadas ou com apêndices que podem ser alados ou plumosos. O embrião é em geral pequeno, cilíndrico e basal, periférico ou axilar em relação ao endosperma, sendo este rico em grãos de amido e apresenta lipídios e aleurona na periferia (Cronquist, 1981; Brown & Gilmartin, 1984; Dahlgren *et al.*, 1985; Wanderley & Martins, 2007).

A polinização por pássaros é a mais referida para a família, em função do colorido das flores. Ocorre também na família polinização por morcegos, insetos ou vento como no gênero *Navia* (Kaehler *et al.*, 2005).

A família é considerada monofilética pelas seguintes sinapomorfias morfológicas e citogenéticas: presença de tricomas peltados (escamas) e o número básico de cromossomos $x=25$ (Brown & Gilmartin, 1984, 1988, 1989).

O gênero *Orthophytum* Beer

Orthophytum é um gênero restrito ao Brasil, ocorrendo nos estados do Ceará, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia, Minas Gerais e Espírito Santo. Suas espécies são encontradas vegetando como rupícolas em afloramentos quartzíticos nos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço e em afloramentos graníticos no Domínio da Mata Atlântica e Caatinga. Raramente são encontradas como terrícolas entre a vegetação típica da Caatinga ou mesmo em solos arenosos dos campos rupestres de Minas Gerais (Louzada & Wanderley, 2008, 2010, 2011).

Na circunscrição atual o gênero apresenta dois grupos morfológicos de espécies, o primeiro é caracterizado pela inflorescência séssil e o segundo pela presença de um pedúnculo sustentando a inflorescência (Louzada & Wanderley, 2010). Os grupos morfológicos anteriormente mencionados foram também reconhecidos por Leme (2004), que os chamou de complexos e subdividiu em subcomplexos com base na morfologia das espécies.

Embora recentemente tenha sido publicada a revisão taxonômica para as espécies de inflorescência séssil de *Orthophytum*, os estudos no gênero são ainda incipientes, restringindo apenas às descrições de espécies novas. Ademais, as relações infragenéricas de *Orthophytum* são desconhecidas, uma vez que o gênero quando amostrado nas filogenias recentes, é representado por poucos indivíduos, impossibilitando a criação de hipóteses filogenéticas (e.g. Schulte *et al.*, 2009).

Nesse contexto, o objetivo geral do presente estudo foi reconstruir a filogenia do gênero, afim de testar seu monofiletismo e estabelecer a relação filogenética com gêneros relacionados, além de testar o monofiletismo de grupos morfológicos infragenéricos e realizar a revisão taxonômica do gênero.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APG III, 2009. An updated of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105–121
- Baker, J. 1889. *Handbook of the Bromeliaceae*. London. George Bell & Sons.
- Beer, J.G. 1857. *Die Familie der Bromeliaceen*. Wien. Tender & Co.
- Benzing, D.H. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge. University Press.
- Bremer, K. 2002. Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). *Evolution* 56: 1374–1387
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. 1984. Stigma, structure and variation in Bromeliaceae – neglected taxonomic characters. *Brittonia* 36: 364–374
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. 1988. Comparative ontogeny of Bromeliaceae stigmas. In P. Leins, S.C. Tucker, P.K. Endress (eds.). *Aspects of floral development*. Berlin, Stuttgart.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. 1989. Stigma types in Bromeliaceae – a systematic survey. *Systematic Botany* 14: 110–132.
- Clark, W.D., Gaut, B.S., Duvall, M.R. & Clegg, M.T. 1993. Phylogenetic Relationships of the Bromeliiflorae-Commeliniflorae Zingiberiflorae Complex of Monocots Based on *rbcL* sequence comparisons. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 987–998.
- Crayn, D.M., Winter, K. & Smith, A.C. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habitat in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 3703–3708.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. 2nd ed. New York Botanical Gardens, New York, 1262 pp.
- Dahlgren, R., Clifford, T.H. & Yeo PE. 1985. *The families of the monocotyledons: Structure, evolution and taxonomy*. Springer-Verlag. Berlin.
- Davis, J.I., Stevenson, D.W., Petersen, G., Seberg, O., Campbell, L.M., Freudenstein, J.V., Goldman, D.H., Hardy, C.R., Michelangeli, F.A., Simmons, M.P., Specht, C.D., Vergara-Silva, F. & Gandolfo, M. 2004. A Phylogeny of the Monocots, as inferred from *rbcL* and *atpA* sequence variation, and a comparison of methods for calculating Jackknife and Bootstrap values. *Systematic Botany* 29: 467–510.

- Gilmartin, A.J. & Brown, G.K. 1987. Bromeliales, related monocots, and resolution of relationships among Bromeliaceae subfamilies. *Systematic Botany* 12: 493–500.
- Givnish, T.J., Evans, T.M., Zjhra, M.L., Patterson, T.B., Berry, P.E. & Sytsma K.J. 2000. Molecular evolution, adaptive radiation, and geographic diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: Evidence from *ndhF* sequences and morphology. *Evolution* 54: 1915–1937.
- Givnish, T.J., Ames, M., McNeal, J.R., McKain, M.R., Steele, P.R., dePamphilis, C.W., Graham, S.W., Pires, J.C., Stevenson, D.W., Zomlefer, W.B., Briggs, B.G., Duvall, M.R., Moore, M.J., Heaney, J.M., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Thiele, K. & Leebens-Mack, J.H. 2010. Assembling the tree of the Monocotyledons: Plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97: 584–616.
- Givnish, T.J., Millam, K.C., Evans, T.M., Hall, J.C., Pires, J.C., Berry, P.E. & Sytsma K.J. 2004. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on *ndhF* sequence data. *International Journal of Plant Science* 165: S35–S54.
- Givnish, T.J., Millam, K.C., Berry, P.E. & Sytsma K.J. 2007. Phylogeny, adaptive radiations, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. Pp. 3–26. In: Columbus, J.T., Friar, E.A., Porter, J.M., Prince, L.M. & Simpson, M.G. (eds.) *Monocots: Comparative Biology and Evolution – Poales*. Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont, CA.
- Givnish, T.J., Barfuss, M.H., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P.A., Jabaily, R.S., Crayn, D.M., Smith, A.C., Winter, K., Brown, G.K., Evans, T.M., Holst, B.K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P., Sytsma, K.J. 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* 98: 872–895
- Harms, H. 1930. Bromeliaceae. In: Engler, H.G.A. & Prantl, K.A.E.. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. 2 Aufl. 15a: 65–159. Leipzig.
- Janssen, T. & Bremer, K. 2004. The age of major monocot groups inferred from 800+ *rbcL* sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 146: 385–398.
- Jaques-Felix, H. 2000. The discovery of a bromeliad in Africa: *Pitcairnia feliciana*. *Selbyana* 21: 118–124.
- Jussieu, A.L. 1789. *Genera Plantarum*. Pp.49–50.
- Kaehler, M., Varassin, I.G. & Goldenberg, R. 2005. Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto-montana no Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 219–228.

- Leme, E.M.C. 2004. Studies on *Orthophytum*, an endemic genus of Brazil – Part I. *Journal of the Bromeliad Society* 54: 36–43.
- Linder, H.P. & Rudall, P.J. 2005. Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 107–124
- Louzada, R.B. & Wanderley, M.G.L. 2008. Uma nova espécie de *Orthophytum* Beer (Bromeliaceae) relacionada a *Orthophytum navioides* (L.B. Sm.) L.B. Sm. *Hoehnea* 35: 405–410.
- Louzada, R.B. & Wanderley, M.G.L. 2010. Revision of *Orthophytum* (Bromeliaceae): species with sessile inflorescences. *Phytotaxa* 13: 1–26.
- Louzada, R.B. & Wanderley, M.G.L. 2011. A new species of *Orthophytum* (Bromeliaceae) from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Phytotaxa* 28: 27–30
- Luther, H.E. 2008. *An Alphabetical List of Bromeliad Binomials*, 10th ed. The Bromeliad Society International, Sarasota, 110 pp.
- Mez, C. 1892. Bromeliaceae. In: von Martius, C.P.F., Eichler, A.W. & Urban, I. (eds). *Flora brasiliensis* v.3. Leipzig, pp. 281–430. F. Fleischer, Leipzig.
- Mez, C. (1896) Bromeliaceae. In: Candolle, A.L.P.P. de (ed.). *Monographie Phanerogamarum* vol. 9. Sumptibus Masson & Cia., Paris, pp. 1–990.
- Mez, C. 1934. Bromeliaceae. In: Engler, H.G.A. (ed.). *Das Pflanzenreich*. Heft 100, IV (32): 1–667. Stuttgart.
- Moreira, B.A. 2007. *Palinotaxonomia da família Bromeliaceae do Estado de São Paulo*. Tese de doutorado, Instituto de Botânica, São Paulo, pp. 152
- Schulte, K., Barfuss, M.H.J. & Zizka, G. 2009. Phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) inferred from nuclear and plastid DNA loci reveals the evolution of the tank habit within the subfamily. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 327–339.
- Smith, L.B. 1955. The Bromeliaceae of Brazil. *Smithsonian Miscellaneous Collection* 126: 1–290.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* 14: 1–660. Hafner Press, New York.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* 14: 661–1492. Hafner Press, New York.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* 14: 1493–2141. Hafner Press, New York.
- Soltis, D.E., Smith, S.A., Cellinese, N., Wurdack, K.J., Tank, D.C., Brockington, S.F., Refulio-Rodriguez, N.F., Walker, J.B., Moore, M.J., Carlswald, B.S., Bell, C.D., Latvis, M., Crawley, S., Black, C., Diouf, D., Xi, Z., Rushworth, C.A., Gitzendanner, M.A., Sytsma, K.J., Qiu, Y., Hilu, K.W., Davis, C.C., Sanderson, M.J., Beaman, R.S., Olmstead, R.G., Judd, W.S.,

- Donoghue, M.J., & Soltis, P.S. 2010. Angiosperm Phylogeny: 17 Genes, 640 Taxa. *American Journal of Botany* 98: 704–730.
- Terry R.G., Brown G.K., Olmstead R.G. 1997. Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *American Journal of Botany* 84: 664-670.
- Wanderley, M.G.L. & Melhem, T.S. 1991. Flora polínica da reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo, Brasil). Família: 178-Bromeliaceae. *Hoehnea* 18: 5–42.
- Wanderley, M.G.L. & Martins S.E. coords. 2007. Bromeliaceae. In: Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Melhem, T.S., Giuliatti, A.M., (eds.) *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. v. 5, pp. 39–161.
- Wittmack, L. 1888. Bromeliaceae. Pp. 32–48 in *Die Natürlichen Pflanzenfamilie nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen, bearbeitet unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten*, ed. 4 bei 2, eds. A. Engler, and K. Prantl. Leipzig: Wilhelm Endelmann.

Considerações finais

O presente trabalho trata do estudo filogenético e taxonômico de *Orthophytum*, um gênero restrito ao Brasil, tradicionalmente dividido em dois grupos informais de espécies, um caracterizado pela inflorescência sésil e o outro pela inflorescência pedunculada.

Capítulo 1

No primeiro capítulo é apresentada a primeira filogenia do gênero *Orthophytum*, com os objetivos de testar o monofiletismo do gênero e dos grupos informais de espécies, além de elucidar as relações com os gêneros afins.

A falta de informação no conjunto de dados resultou numa filogenia onde não foi possível estabelecer o monofiletismo do gênero, contudo as relações infragenéricas foram elucidadas. De acordo com os resultados apresentados, os grupos informais de espécies com inflorescência sésil e inflorescência pedunculada não formam grupos monofiléticos, uma vez que as três espécies com inflorescência sésil que são restritas ao estado do Espírito Santo, emergem no mesmo clado que uma espécie de inflorescência pedunculada, formando o grupo irmão das demais espécies que possuem pedúnculo.

Em um grupo fortemente sustentado está o restante das espécies de inflorescência sésil, sendo quase exclusivamente restritas à Chapada Diamantina, com a exceção de *O. humile* que ocorre na Serra de Grão Mogol, no norte do estado de Minas Gerais. A relação entre o clado das espécies de inflorescência sésil e o clado das demais espécies de *Orthophytum* não pôde ser elucidada devido à falta de resolução e sustentação que o conjunto de dados forneceu.

Contudo, com a filogenia produzida foi possível elucidar a importância taxonômica do tipo de inflorescência no gênero. No grande clado de *Orthophytum*, as duas primeiras linhagens divergentes possuem inflorescências em espigas de glomérulos, enquanto que os outros grupos de espécies apresentam inflorescências em espigas ou em espigas de espigas.

Embora não tenha sido possível esclarecer questões importantes como o monofiletismo de *Orthophytum*, a filogenia apresentada demonstra uma significativa resolução em comparação com trabalhos filogenéticos previamente realizados em gêneros de Bromeliaceae. Porém, estudos posteriores são necessários para estabelecer as relações filogenéticas que não foram fortemente sustentadas no presente trabalho.

Capítulo 2

O segundo capítulo trata do restabelecimento de *Sincoraea*, um gênero descrito com base em uma espécie de inflorescência sésil, *Sincoraea amoena*, atualmente incluída no gênero *Orthophytum*. *Sincoraea amoena* apresenta afinidades morfológicas com as espécies pertencentes ao grupo monofilético denominado “subcomplexo amoenum”. Portanto, com base no monofiletismo do grupo e na morfologia, é explícito que essas espécies seriam melhor abrigadas em um gênero a parte, uma vez que não possuem pedúnculo, característico de *Orthophytum*, e também são morfológicamente distintas das espécies de inflorescência sésil que ocorrem no estado do Espírito Santo.

Capítulo 3

No terceiro capítulo, *Orthophytum vidaliorum* é combinada para o gênero *Lapanthus* com base na morfologia desta espécie, comparada às outras do mesmo gênero. É importante ressaltar que *Lapanthus* é um grupo monofilético, fortemente sustentado, emergindo como grupo irmão das espécies do gênero *Cryptanthus* subg. *Cryptanthus* e *Cryptanthus tiradentensis*, entretanto não há sustentação estatística para essa hipótese.

Capítulo 4

Finalmente o quarto capítulo apresenta a revisão taxonômica de *Orthophytum* com base na nova circunscrição para gênero, com 46 espécies. São portanto apresentadas descrições para o gênero e espécies, uma chave de identificação, comentários taxonômicos, notas sobre habitat, distribuição geográfica e conservação.

Embora tenha sido realizado um extenso trabalho de campo e análise de materiais de diversos herbários, é importante ressaltar a falta de coletas, com grande parte das espécies representadas por poucas coleções, algumas delas, sendo apenas conhecidas pelo espécime(s)-tipo.

A inflorescência foi utilizada como um dos principais caracteres para a separação de grandes grupos infragêneros, contudo a presença e densidade de indumento é evidenciada como a característica mais importante na distinção das espécies. Alguns táxons apresentam grande sobreposição de caracteres, sendo separados apenas com base nas dimensões e coloração de estruturas vegetativas e reprodutivas. Informações geográficas também foram úteis na chave de identificação, devido ao endemismo que a maioria das espécies apresenta. A única espécie com distribuição ampla, ocorrendo em mais de dois estados foi *O. maracasense*.

Os comentários sobre o habitat, distribuição geográfica e conservação das espécies foram extraídos das informações contidas nos rótulos coleções de herbário e nas observações realizadas

durante o trabalho de campo. Contudo, é notável que a maioria das espécies não apresenta informação suficiente, devido principalmente a escassez de material e informações imprecisas na literatura e nas coleções de herbário. Apesar do grande esforço de coleta apresentado para a elaboração deste trabalho, evidenciou-se lacunas em algumas regiões onde ocorrem as espécies de *Orthophytum*.

Algumas espécies são bem coletadas como é o caso de *O. foliosum* e *O. maracasense*, que devido ao grande número de espécimes depositados no herbário, foi possível estabelecer alguns sinônimos.

Finalizando o capítulo, são apresentadas três espécies consideradas duvidosas, devido à falta de espécime-tipo, esse quando presente era depauperado, descrições incompletas, realizadas com base em material cultivado, sem especificação da localidade exata, ou mesmo duvidosa.