



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS  
GENÉTICOS**

**IASMIN LAIANE DE CASTRO OLIVEIRA**

**DELIMITAÇÃO E EVOLUÇÃO DE BAMBUS  
HERBÁCEOS DA LINHAGEM OLYRINAE  
(POACEAE-BAMBUSOIDEAE-OLYREAE), COM  
ÊNFASE NOS GÊNEROS *Raddiella* SWALLEN E  
*Parodiolyra* SODERSTR. & ZULOAGA**

Feira de Santana – BA

2017

**IASMIN LAIANE DE CASTRO OLIVEIRA**

**DELIMITAÇÃO E EVOLUÇÃO DE BAMBUS  
HERBÁCEOS DA LINHAGEM OLYRINAE (POACEAE-  
BAMBUSOIDEAE-OLYREAE), COM ÊNFASE NOS  
GÊNEROS *Raddiella* SWALLEN E *Parodiolyra* SODERSTR.  
& ZULOAGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, da Universidade Estadual de Feira de Santana como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Recursos Genéticos Vegetais.

Orientadora: Prof. Dra. Reyjane Patrícia de Oliveira

Coorientadora: Prof. Dra. Maria Luiza Silveira de Carvalho

Feira de Santana – BA

2017

## Ficha Catalográfica – Biblioteca Central Julieta Carteado

O47d Oliveira, Iasmin Laiane de Castro  
Delimitação e evolução de bambus herbáceos da linhagem Olyrinae (Poaceae-Bambusaideae-Olyreae), com ênfase nos gêneros *Raddiella Swallen* e *Parodiolyra Soderstr & Zuloaga*. / Iasmin Laiane de Castro Oliveira. Feira de Santana, 2017.  
82f.: il.

Orientadora: Reyjane Patrícia de Oliveira  
Coorientadora: Maria Luiza Silveira de Carvalho  
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Feira de Santana. Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, 2017.


1.Bambus. 2.Gramíneas. 3.Taquara. 4.Filogenia. I.Oliveira, Reyjane Patrícia de, orient. II.Carvalho, Maria Luiza Silveira de, coorient. III.Universidade Estadual de Feira de Santana. IV. Título.

CDU: 582.542.1

**BANCA EXAMINADORA**



**Profa. Dra. Alessandra Selbach Schnadelbach**  
(Universidade Federal da Bahia - UFBA)



**Prof. Dr. Fabrício Moreira Ferreira**  
(Universidade Federal de Juiz de Fora - UFJF)



**Profa. Dra. Reyjane Patricia de Oliveira**  
(Universidade Estadual de Feira de Santana - UEFS)  
Orientador e Presidente da Banca

*A Deus, à minha família e principalmente à minha mãe, que não mediu esforços para que eu chegasse até esta etapa da minha vida.*

## AGRADECIMENTOS

À Deus primeiramente, por estar presente em todos os momentos da minha vida, sempre fortalecendo minha fé. Obrigada pela proteção, pela força e por todas as conquistas e por mais essa vitória;

Aos amigos e ao Programa de Pós Graduação em Recursos Genéticos Vegetais da Universidade Estadual de Feira de Santana por toda a infraestrutura e auxílios fornecidos. À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela bolsa de mestrado concedida;

Ao Laboratório de Sistemática Molecular de Plantas (LAMOL) pela infraestrutura para a realização desse projeto, bem como aos amigos que fiz no laboratório: funcionários, mestres, doutores e professores, cada um com sua “bagagem” de vida, dispostos a aprender e a ensinar o que sabem. Obrigada pelo auxílio, companheirismo, troca de experiências, pelas “PCRs” retiradas, pelos “pocinhos” no gel de agarose e pelos momentos de descontração, mesmo após nenhuma “reação” ter funcionado.

Um agradecimento mais do que especial ao Christian (Néim) e a Chris (Néim), além de todo auxílio dentro e fora do laboratório, obrigada por todo carinho e por todos os ensinamentos.

À minha orientadora Reyjane Patrícia, minha mamãe científica, desde o começo da minha empreitada no “mundo das moléculas” você nunca me deixou na mão, obrigada por todos os ensinamentos, pelas reflexões, pelos puxões de orelha, por tamanha paciência, estamos sempre em constante aprendizagem e cada dia que passa eu aprendo mais e mais com você. Devo-lhe meus mais profundos agradecimentos por todos os conselhos dentro e fora da universidade, pelas receitas maravilhosas que você me ensina hahaha, pela sua amizade, por todo carinho e pelos momentos de alegria e muitas risadas, principalmente quando você chega falando “Vocês não sabem o que o Gustavo aprontou hoje...”. Tenho um carinho imenso por ti, espero que nossa parceria dure por muito tempo. Muito obrigada por tudo!

À minha coorientadora, Maria Luiza (Tutti), minha “Mami”. Obrigada por todo o carinho, por todos os conselhos, todas as conversas, todos os ensinamentos e troca de experiências, você também tem um papel muito grande nessa conquista. Obrigada!

À Dra. Lynn Clark e Dr. Cassiano Welker por todos os ensinamentos, discussões, grande colaboração destinada a esse estudo, bem como pelo suporte e bibliografias fornecidas. Tive a imensa felicidade de minha primeira viagem de campo ser ao lado de vocês, foi uma experiência incrível e muito enriquecedora, obrigada por todos os ensinamentos.

À Marcos Dórea (Marquinhos), obrigada pela amizade, apoio e incentivo na elaboração desse trabalho.

À Daniela Carneiro (Dani) pelo apoio, pelo imenso carinho, pelos conselhos, grandes ideias e tamanha amizade.

Aos grupos “Lamol de Paty e Lua” e “Amorecos” [Angélica (Angel), Ariadne (Ady), Luane (Fofs), João Paulo (Irmão), Andreza (B) e Kaio (Raposo/Vini)] meu profundo agradecimento pela amizade de vocês, pela cumplicidade, pela presença em momentos muito importantes da minha vida, pelos momentos de carinho, momentos de “comilança” e principalmente por sempre conseguirem transformar a tristeza em alegria. Amo muito vocês!

Um agradecimento especial à Vini, meu amigo-irmão de todas as horas, muito obrigada por todos os conselhos, por todo o carinho, por todo apoio e força. Com certeza essa é uma vitória NOSSA. Amo muito você!

À Andreza (B), obrigada pelos conselhos, por toda ajuda e apoio incondicionais. Além do incentivo nas horas difíceis e de cansaço. Obrigada por tudo!

Tenho que abrir uma seção especial para agradecer a João (irmão) e Murilo Cerqueira, meus anjinhos da tecnologia. Porque quando a gente entra na reta final do curso muita coisa começa a dar errado, “né?” O notebook começa a travar, fica sem querer ligar, o HD pifa e a gente não sabe o que fazer... Sem vocês eu não teria conseguido terminar essa dissertação, muito obrigada!!!

Aos amigos do jiu-jitsu: Renatha, Debb, Cacai, Lorena, Ruann, Roniann, Pedrinho I, Pedrinho II, Marina (Japa), à Fábrica de Guerreiros e à Corpo e Mente. Principalmente ao Sensei Alexandre, por todos os ensinamentos, pelos melhores “incentivos” nos treinos e na hora das lutas, além de me mostrar que sou capaz de ir muito além dos meus limites físicos e mentais. Oss!

À Michelly (Mii) pela tamanha amizade e ponto de apoio, por ter me apresentado ao Jiu Jitsu, por todas as conversas, histórias, conselhos e risadas sem fim. Oss!

À Marcos e Ivonete, por todo carinho, apoio, incentivo em todas as horas, vocês são os melhores “pais adotivos” do mundo.

À Daya (menina) por organizar minha vida, por sua amizade, por ser um ponto de apoio sempre. Muito obrigada!

Aos meus irmãos e minhas tias por todo incentivo, amor e carinho, em especial minha madrinha Eliocy, minha outra mãe, que sempre apoiou e incentivou muito meus estudos, essa conquista também devo a você. Muito obrigada!

Ao meu padrasto, por todo o apoio, incentivo, força e esforços para que nada me faltasse durante essa etapa da minha vida. Muito obrigada!

Aos melhores avós do mundo, “Dona Nice, Seu Hélio e Dona Irá”, por me encherem de carinho e amor desde pequenininha (eu sei que isso é relativo), Obrigado também pelos

conselhos valiosos durante toda a minha vida, sou a neta mais feliz do mundo por ter vocês na minha vida.

À minha mãe, a pessoa que mais amo no mundo, a que sempre esteve comigo em todos os momentos, fossem eles bons ou ruins, alegres ou tristes, de vitórias ou de “derrotas”. A pessoa quem eu dedico essa dissertação de mestrado, se não fosse por sua imensa correria pra nunca deixar que nada me faltasse... Palavras não são suficientes pra te agradecer, não sei o que seria de mim sem você. Te amo!

Enfim, obrigado a todos que contribuíram direta e indiretamente para a realização desse trabalho.



## RESUMO

Os gêneros *Raddiella* Swallen e *Parodiolyra* Soderstr. & Zuloaga pertencem à tribo Olyreae, subtribo Olyrinae, um grupo de Poaceae Neotropicais que inclui os bambus herbáceos. Essa tribo é tipicamente florestal, de grande importância ecológica e com potencial ornamental ainda pouco explorado. Estudos de filogenia molecular com base em espaçadores do DNA nuclear e plastidial indicam que *Parodiolyra* e *Raddiella* compõem uma das linhagens mais bem sustentadas em Olyrinae, tendo *Diandrolyra* Stapf como grupo irmão. No entanto, as relações internas dessa linhagem permanecem incertas, devido aos estudos escassos envolvendo o grupo. O uso de sequências do DNA tem sido bastante eficiente na compreensão das relações evolutivas e dos limites entre grupos de bambus e desta forma, o presente estudo teve como objetivo ampliar o conhecimento sobre a biodiversidade e a evolução dessa tribo, através do esclarecimento das relações filogenéticas entre os gêneros *Parodiolyra* e *Raddiella*. A amostragem desses gêneros foi aqui ampliada através da produção de novas sequências de diferentes regiões dos genomas nuclear (ITS1-5.8S-ITS2) e plastidial (*rpl32-trnL*, *trnD-trnT*, *trnS-trnG* e *ndhF*), analisadas através dos métodos de Máxima Parcimônia (MP), Máxima Verossimilhança (MV) e Inferência Bayesiana (IB). Os resultados reforçam o monofiletismo da tribo Olyreae, das subtribos Olyrinae e Parianinae, bem como o parafiletismo de *Olyra* L. e *Sucrea* Soderstr. *Diandrolyra* foi confirmado como grupo irmão do clado *Parodiolyra-Raddiella*, que tem *P. micrantha* (Kunth) Davidse & Zuloaga como irmã do clado formado pelas demais espécies de *Parodiolyra* e *Raddiella*. Essa espécie é aqui transferida para o novo gênero proposto, *Taquara* I.L.C.Oliveira & R.P.Oliveira e neste contexto, *Parodiolyra* passa a ser monofilético. Os resultados referentes aos clados internos em *Raddiella* foram incongruentes devido à posição de *R. malmeana* Zuloaga & Judz, recuperada como grupo irmão de espécies de *Parodiolyra*, exceto pelo *rpl32* e pelo ITS. A delimitação de *Raddiella* segue incerta, devido a tais incongruências e à baixa amostragem das espécies freatófitas. O trabalho contribui para o entendimento da evolução dos bambus herbáceos e amplia o conhecimento sobre a diversidade da flora brasileira através da descrição de um novo gênero. Fornece ainda uma base importante para estudos posteriores no grupo, tanto para fins aplicados quanto conservacionistas, uma vez que a maioria das espécies de Olyreae está ameaçada de extinção.

**Palavras-chave:** Bambus, Gramíneas, *Taquara*, estudos moleculares, filogenia

## ABSTRACT

The genera *Raddiella* Swallen and *Parodiolyra* Soderstr. & Zuloaga belong to the tribe Olyreae, subtribe Olyrinae, a group of Neotropical Poaceae including herbaceous bamboos. This is typical forest tribe with great ecological importance and poorly explored ornamental potential. Molecular phylogeny studies based on nuclear and cp-DNA spacers indicate that *Parodiolyra* and *Raddiella* are components of one of the most well supported lineages in Olyrinae, with *Diandrolyra* Stapf as sister group. However, the inner relationships in this lineage remain uncertain, due to the scarcity of studies involving the group. The use of DNA sequences has been efficient to comprehend the evolutionary relationships and the limits among bamboos groups. In this way, the aim of this study was to expand the knowledge about the biodiversity and evolution of the tribe by clarifying the phylogenetic relationships among *Parodiolyra* and *Raddiella*. The sampling of these genera were amplified and sequences of different regions of nuclear genome (ITS1-5.8S-ITS2) and cpDNA (*rpl32-trnL*, *trnD-trnT*, *trnS-trnG* and *ndhF*) were generated and the data was analyzed by Maximum Parsimony (MP), Bayesian Inference (BI) and Maximum Likelihood (ML) methods. The results obtained reinforced that Olyrinae and Parianinae are monophyletic and the paraphyly of *Olyra* L. and *Sucrea* Soderstr. *Diandrolyra* was confirmed as sister group of *Parodiolyra-Raddiella* clade, which has *P. micrantha* (Kunth) Davidse & Zuloaga as sister of the clade formed by the other species of *Parodiolyra* and *Raddiella*. This species is here transferred to the proposed new genus, *Taquara* I.L.C.Oliveira & R.P.Oliveira and in this context *Parodiolyra* becomes monophyletic. The inner results in *Raddiella* were incongruent by reason of the position of *R. malmeana* Zuloaga & Judz, recovered as sister group of *Parodiolyra* species, except for *rpl32* and ITS. The delimitation of *Raddiella* continue uncertain due to the incongruences and the low sampling of phreatophytes species. The work contributes to the understanding of herbaceous bamboos evolution and increases the knowledge of the diversity of Brazilian flora throughout the description of a new genus. It also provides an important base to posterior studies, for applied purposes as well as conservative, once the majority of Olyreae species are endangered to extinction.

**Key-words:** Bamboos, Grasses, *Taquara*, molecular studies, phylogeny.

## SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS

RESUMO

ABSTRACT

INTRODUÇÃO GERAL.....	11
REFERÊNCIAS.....	18
Relações filogenéticas em bambus herbáceos da subtribo Olyrinae (Poaceae-Bambusoideae-Olyreae): avaliação dos limites entre <i>Parodiolyra</i> e <i>Raddiella</i> , segregando o novo gênero <i>Taquara</i> .....	20
1. Introdução.....	23
2. Materiais e Métodos.....	29
2.1. Coleta e amostragem.....	29
2.2. Extração do DNA total.....	30
2.3. Amplificação.....	30
2.4. Sequenciamento.....	31
2.5. Análises filogenéticas.....	31
2.6. Análises de congruência dos dados.....	33
2.7. Aspectos taxonômicos.....	33
3. Resultados.....	34
3.1. Conjunto de dados.....	34
3.2. Análise dos dados combinados.....	35
3.3. Incongruências no posicionamento de <i>Raddiella malmeana</i> .....	37
4. Discussão.....	37
4.1. Evolução molecular das regiões utilizadas.....	37
4.2. Relações filogenéticas de Olyreae com ênfase em Olyrinae.....	38
4.3. O clado <i>Diandrolyra-Parodiolyra-Raddiella</i> .....	39
4.4. Incertezas quanto à circunscrição de <i>Raddiella</i> .....	42
4.5. O parafiletismo de <i>Parodiolyra</i> e suas implicações taxonômicas.....	44

<b>4.6. Implicações taxonômicas .....</b>	<b>47</b>
<b>5. Referências.....</b>	<b>50</b>
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>79</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

Poaceae (Gramineae) reúne aproximadamente 12.000 espécies, distribuídas em cerca de 770 gêneros (SORENG et al., 2015). É uma das famílias mais importantes não só entre as monocotiledôneas, como entre as angiospermas em geral, e seus representantes mais expressivos são os capins, os cereais e os bambus (VIANA; FILGUEIRAS, 2008). Estes últimos encontram-se reunidos na subfamília Bambusoideae, uma das maiores dentro de Poaceae, com 1642 espécies e 123 gêneros (VORONTSOVA et al., 2016). Esta subfamília inclui representantes com ampla distribuição e uma grande variação de tamanhos e formas, exibindo interessantes contrastes como *Dendrocalamus sinicus* L. C. Chia & J. L. Sun, com colmos de até 30 m *versus* o menor bambu do mundo, *Raddiella vanessiae* Judz., com apenas 1-2 cm (SODERSTROM, 1984; JUDZIEWICZ; SEPSENWOL, 2007; SORENG et al., 2015). Atualmente é sustentada por dados moleculares e morfológicamente pela presença de células-guarda bem desenvolvidas assimétricas e invaginadas no mesofilo foliar (CLARK et al., 2015), sendo dividida em três linhagens: tribo Arundinarieae, composta pelos bambus lenhosos temperados; tribo Bambuseae, composta pelos bambus lenhosos tropicais (neotropicais e paleotropicais); e a tribo Olyreae, os bambus herbáceos (SUNGKAEW et al., 2009; CLARK et al., 2015; SORENG et al., 2015).

Os bambus apresentam grande importância ecológica e cultural, sendo os grupos lignificados relacionados a diversos benefícios sociais, ambientais e econômicos na Ásia, América e África (CLARK et al., 2015). Na América do Sul, particularmente espécies do gênero *Guadua* Kunth têm utilidade conhecida na construção civil, medicina, música (como instrumentos musicais de sopro) e no controle de erosões, (JUDZIEWICZ et al., 1999). Os bambus herbáceos são tradicionalmente menos utilizados por humanos, apesar da sua beleza, potencial ornamental e horticultural (JUDZIEWICZ et al., 1999). No entanto, algumas espécies dos gêneros *Olyra* L., *Cryptochloa* Swallen e *Pariana* Aubl. são utilizadas medicinalmente como antifúngicos e antídotos para picadas de cobra por índios na América Central e do Sul (LONDOÑO, 1990; JUDZIEWICZ et al., 1999).

Os bambus herbáceos compreendem um grupo essencialmente florestal, quase exclusivamente Neotropical, encontrado principalmente em florestas úmidas, ocorrendo em altitudes abaixo de 1000 m (JUDZIEWICZ et al., 1999). No Brasil, as espécies

ocorrem especialmente nas florestas Atlântica e Amazônica, sendo muitas vezes endêmicas desses biomas (OLIVEIRA et al., 2011). Ao todo, o grupo reúne 22 gêneros, sendo *Parianella* Hollowell, F.M.Ferreira & R.P.Oliveira descrito recentemente (FERREIRA et al., 2013). *Buergersiochloa* Fijt. é o único gênero que ocorre fora da região Neotropical, endêmico da Nova Guiné, e *Olyra latifolia* L. é a única espécie que estende sua distribuição até o Velho Mundo, provavelmente introduzida pelo homem (LONGHI-WAGNER, 2012).

A tribo Olyreae inclui plantas essencialmente monoicas, com espiguetas unissexuadas, produzidas no ápice dos colmos, nas axilas das folhas ao longo do colmo ou ambos (JUDZIEWICZ et al., 1999) (Fig. 1). As espiguetas femininas são geralmente maiores, menos numerosas do que as espiguetas masculinas, localizadas na parte superior das inflorescências ou nas extremidades dos ramos, ao passo que as espiguetas masculinas são geralmente pequenas e ocorrem na parte inferior da inflorescência, ao longo dos ramos terminados por uma espiguetas feminina, ou em uma inflorescência completamente masculina (JUDZIEWICZ et al., 1999). Em alguns poucos gêneros dessa tribo, as espiguetas são pouco dimórficas e existe certo grau de bissexualidade, sendo nesses casos, as espiguetas funcionalmente unissexuadas (SODERSTROM; CALDERÓN, 1974), em gêneros como *Diandrolyra* Stapf e *Piresia* Swallen, nos quais as flores estaminadas exibem gineceu não-funcional (CONNOR, 1981).

De modo geral, a morfologia floral é mais variável entre os gêneros do que dentro deles, nos quais a maior parte da variação é encontrada nos caracteres vegetativos, resultando em alguns gêneros fracamente delimitados (OLIVEIRA et al., 2014). O grupo inclui inúmeras espécies que mimetizam outros grupos de plantas, tendo um potencial ornamental ainda pouco explorado (OLIVEIRA et al., 2011). E ainda, não toleram condições climáticas extremas nem perda da cobertura vegetal em suas áreas de ocorrência e por isso estão se tornando cada vez mais ameaçadas de extinção (OLIVEIRA 2001).

Até o final do século XX existiam grandes lacunas relacionadas ao conhecimento sobre a sistemática e evolução dessa tribo, incluindo muitos materiais de herbário sem identificação, devido a problemas taxonômicos e carência de especialistas. Além disso, os relacionamentos filogenéticos da tribo foram estudados inicialmente através de uma amostragem muito baixa nas filogenias mais gerais de Poaceae, sendo

utilizados dados morfológicos e moleculares (CLARK et al., 1995; ZHANG; CLARK, 2000; GPWG, 2001).

Para Olyreae, a tentativa de ampliação da amostragem teve início com a tese de Oliveira (2006), com o uso de ferramentas moleculares e de marcadores de evolução supostamente mais rápidos como os espaçadores ITS, do genoma nuclear, e o *trnD-trnT*, do genoma plastidial. Esse estudo recuperou o monofiletismo da tribo Olyreae bem como a ocorrência de três linhagens principais, formalmente reconhecidas como as subtribos Buergersiochloinae, Parianinae e Olyrinae (JUDZIEWICZ; CLARK 2007). Estudos posteriores também corroboram a divisão interna de Olyreae em três subtribos (FERREIRA, 2012; CARVALHO, 2013; OLIVEIRA et al., 2014).

O estudo de Oliveira (2006) indicou ainda a presença de quatro principais linhagens dentro de Olyrinae, a maior subtribo de Olyreae, um clado composto por *Raddia* Bertol. e *Sucrea* Soderstr.; um envolvendo apenas o gênero *Piresia*; um clado incluindo *Raddiella* Swallen, *Parodiolyra* Soderstr. & Zuloaga e *Diandrolyra*, e um último envolvendo os demais gêneros da subtribo: *Olyra*, *Cryptochloa*, *Lithachne* P. Beauv. e *Arberella* Calderón & Soderstr. (Fig. 2)

A linhagem que envolve *Piresia* foi foco de estudos taxonômicos e evolutivos por Carvalho (2013). Esse gênero, distribuído em disjunção entre as Florestas Atlântica e Amazônica, foi recuperado como grupo irmão de *Reitzia* Swallen, gênero monotípico endêmico da Floresta Atlântica das regiões Sudeste e Sul do Brasil. Por sua vez, a filogenia de Oliveira et al. (2014), reconstruída com base nas regiões ITS e *trnD-trnT*, teve enfoque na linhagem formada por *Raddia*, gênero quase exclusivamente brasileiro, exceto por uma espécie que ocorre em Trindade e Tobago e *Sucrea*, gênero exclusivo da Floresta Atlântica.

Segundo esses trabalhos, a linhagem composta pelos gêneros *Raddiella*, *Parodiolyra* e *Diandrolyra*, embora possua poucas espécies, apresentam grandes dificuldades de circunscrição, inter (principalmente *Raddiella* e *Parodiolyra*) e intragenérica (principalmente *Diandrolyra*) (OLIVEIRA et al., 2014). Soderstrom e Zuloaga (1989) já haviam chamado à atenção para as afinidades morfológicas entre *Parodiolyra*, *Diandrolyra* e *Raddiella* tendo como base caracteres como o hilo encurtado, espiguetas femininas desarticulando inteiras dos pedicelos filiformes e o entrenó inflado entre as glumas.

Porém, enquanto *Diandrolyra* é muito bem caracterizado morfológicamente (devido às inflorescências racemosas produzidas em colmos especiais, que ficam escondidas na face abaxial da única folha produzida em cada colmo, além de apenas 2 estames em cada espiguetas masculina), *Parodiolyra* e *Raddiella* apresentam problemas práticos de delimitação. Sendo *Raddiella* distinta pelo menor porte e inflorescências com sexos separados e o hilo encurtado (OLIVEIRA, 2001, OLIVEIRA et al., 2011; JUDZIEWICZ et al., 1999), enquanto *Parodiolyra* apresenta colmos mais firmes e às vezes escandentes, inflorescências abertas portando espiguetas dos dois sexos e hilo que não se estende por todo o comprimento da cariopse (SODERSTROM; ZULOAGA, 1989).

*Diandrolyra* inclui apenas três espécies, além de várias potencialmente novas (OLIVEIRA; CLARK, 2009) e foi recuperado com alto suporte como grupo irmão do clado *Parodiolyra* + *Raddiella* (CARVALHO, 2013), sendo *Parodiolyra* parafilético em relação a *Raddiella* (OLIVEIRA et al., 2014). *Raddiella* inclui oito espécies (ZULOAGA; JUDZIEWICZ, 1991; JUDZIEWICZ; SEPSENWOL, 2007) e suas relações com *Parodiolyra* são muito confusas. Clayton e Renvoize (1986) chegaram a sugerir que esse gênero fosse relacionado a *Raddia* e *Sucrea*, mas essa relação tem sido cada vez menos provável (OLIVEIRA et al., 2014). *Parodiolyra* foi o último gênero descrito nesse grupo e é atualmente composto por seis espécies (ZULOAGA; DAVIDSE 1999; GRANDE ALLENDE 2011), as quais são heterogêneas tanto nos caracteres vegetativos quanto reprodutivos.

No que diz respeito à distribuição geográfica, *Diandrolyra* é o gênero mais restrito, o qual é endêmico da Mata Atlântica, conhecido da Bahia a São Paulo (OLIVEIRA; CLARK 2009). Por outro lado, *Raddiella* e *Parodiolyra* apresentam ampla distribuição na região Neotropical (SODERSTROM; ZULOAGA, 1989; ZULOAGA; JUDZIEWICZ, 1991). Tal fato se deve especialmente à distribuição de duas espécies, *P. micrantha* (Kunth) Davidse & Zuloaga e *R. esenbeckii* (Steud.) C.E. Calderón & Soderstr., as quais também estão associadas a uma grande variação morfológica e incluem vários sinônimos em sua delimitação (SODERSTROM; ZULOAGA, 1989; ZULOAGA; JUDZIEWICZ, 1991; JUDZIEWICZ et al., 1999).

A aplicação de métodos filogenéticos, a partir do crescente aumento na disponibilidade de sequências de dados dos genomas plastidial e nuclear, tem fornecido grande suporte para a compreensão da evolução dos diversos grupos de Poaceae, com

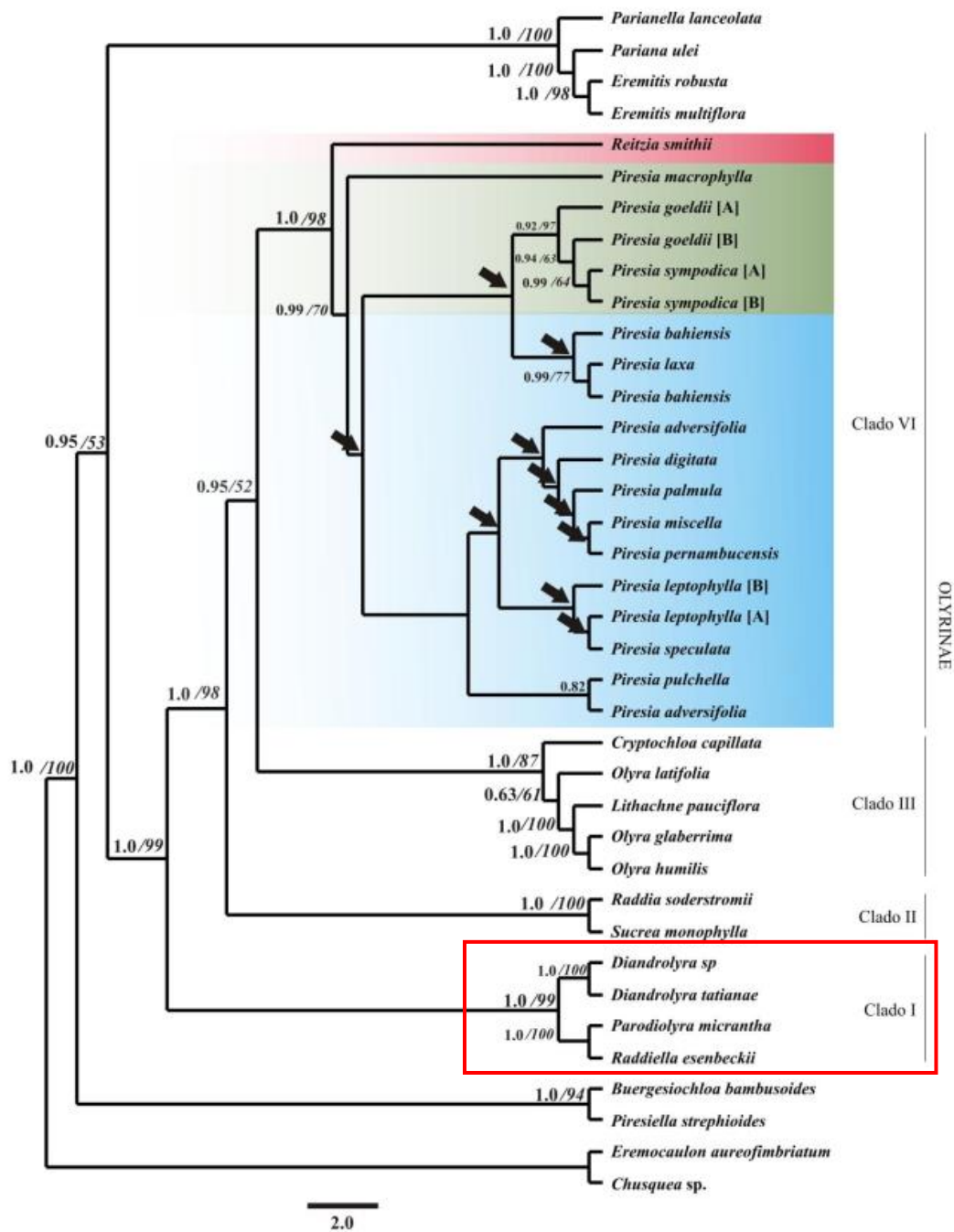


base na reconstrução de filogenias moleculares bem sustentadas (CLARK, 2009). E desta forma, a classificação dos bambus tem sido revolucionada, permitindo um melhor esclarecimento sobre a taxonomia do grupo e entendimento da sua evolução.

Nesse sentido, no presente trabalho foi realizada uma filogenia com múltiplas regiões do DNA plastidial e nuclear, com enfoque no clado composto por *Parodiolyra*, *Raddiella* e *Diandrolyra*, tendo como principal objetivo esclarecer os limites entre os gêneros *Parodiolyra* e *Raddiella*. Bem como ampliar o conhecimento sobre os relacionamentos em toda a subtribo Olyrinae, subsidiando a tomada de decisões taxonômicas entre e dentro dos gêneros que compõem a linhagem alvo desse estudo, tendo em vista sua importância econômica e ecológica.



**Figura 1.** Hábito e detalhe das inflorescências das espécies de Olyreae. **A.** *Cryptochloa capillata* (Trin.) Soderstr. **B.** *Pariana* sp. **C.** *Piresia goeldii* (Döll) Swallen. **D.** *Raddia brasiliensis* Bertol. **E.** *Raddiella esenbeckii* (Steud.) Calderón & Soderstr. **F.** *Reitzia smithii* Swallen **G.** *Sucrea monophylla* Soderstr. (Fotos: A-E e G: R.P.Oliveira; F: F.M. Ferreira).



**Figura 2.** Relações filogenéticas de Olyreae indicadas por Carvalho (2013), a partir da matriz da região nuclear ITS e as plastidiais *trnD-trnT*, *trnS-trnG*, *rpL32-trnL*, e *psbA-trnH* combinadas e analisadas através de Máxima Parcimônia (editado). Em vermelho a linhagem composta por *Diandrolyra*, *Parodiolyra* e *Raddiella*, evidenciando a baixa amostragem dos gêneros. Números acima dos ramos indicam Probabilidades Posteriores (PP) da IB (esquerda), os valores de *bootstrap* (%) (direita) e flechas indicam clados que colapsaram no consenso estrito.

## REFERÊNCIAS

- CARVALHO, M. L. S. **Estudos Biossistemáticos em *Piresia Swallen* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae)**. Tese (Doutorado em Botânica), Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia, 2013.
- CLARK, L. G.; ZHANG, W.; WENDEL, J. F. A phylogeny of the grass family (Poaceae) based on *ndhF* sequence data. **Systematic Botany**, p. 436-460, 1995.
- CLARK, L.G. Subfamilial classification of the Poaceae, with emphasis on the Bambusoideae. In: MOURA, C.W.N., SILVA, T.R.S., GIULIETTI-HARLEY, A.M. & SANTOS, F.A.R. (Eds.). Congresso Nacional de Botânica, 60, 2009, Bahia. **Botânica Brasileira: futuro e compromissos**. Resumos expandidos em DVD, p. 218–222, 2009.
- CLARK, L. G.; LONDOÑO, X.; RUIZ-SANCHEZ, E. Bamboo taxonomy and habitat. *Bamboo*. [S.l.]: **Springer**, p. 1–30, 2015
- CLAYTON, W. D.; RENVOIZE, S. A. **Genera Graminum: Grasses of the world**. Royal Botanic Gardens, Kew, London, 1986.
- CONNOR, H.E. Evolution of reproductive systems in the Gramineae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. v. 68, p. 48–74, 1981
- FERREIRA, F. M. **Filogenia da subtribo Parianinae e sistemática de *Eremitis Döll* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae)**. Tese (Doutorado em Botânica), Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia, 2012.
- FERREIRA, F.; VAN DEN BERG, C., HOLLOWELL, V. C., e OLIVEIRA, R. P. *Parianella* (Poaceae, Bambusoideae): morphological and biogeographical information reveals a new genus of herbaceous bamboos from Brazil. **Phytotaxa** v. 77, n.2, p. 27-32, 2013.
- GPWG. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 373-457, 2001.
- GRANDE ALLENDE, J.R. 2011. Novitates Agrostologicae, II. *Parodiolyra aratitiyopensis*, um Nuevo Bambú Herbáceo del Sur de la Guayana Venezolana. **Novon A J. Bot. Nomencl.** v. 21, p. 40–43. doi:10.3417/2009022
- JUDZIEWICZ, E. J.; CLARK, L. G., LONDONO, X., & STERN, M. J. **American bamboos**. Smithsonian Institution Press, 1999.
- JUDZIEWICZ, E. J.; CLARK, L. G. Classification and biogeography of new world grasses: Anomochlooideae, Pharoideae, Ehrhartoideae, and Bambusoideae. **Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany**, v. 23, n. 1, p. 303-314, 2007.
- JUDZIEWICZ E. J.; SEPSENWOL, S. The World's Smallest Bamboo: *Raddiella vanessiae* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae), A New Species From French Guiana. **Journal of the Botanical Research Institute of Texas**, v. 1, n. 1, p. 1–7, 2007.
- LONDOÑO, X. Aspectos sobre la distribución y la ecología de los bambúes de Colombia (Poaceae: Bambusoideae). **Caldasia**, v. 16, n. 77, p. 139-153, 1990.
- LONGHI-WAGNER, H. M. Poaceae: An overview with reference to Brazil. **Rodriguesia**, v. 63, n. 1, p. 89–100, 2012.
- OLIVEIRA, R.P. **A tribo Olyreae (Poaceae, Bambusoideae) no estado da Bahia, Brasil**. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia, Brazil. 190pp. 2001.

- OLIVEIRA, R.P. **Estudos taxonômicos, filogenéticos e biosistemáticos em *Raddia Bertol.* (Paniceae: Bambusoideae: Olyreae).** Tese (Doutorado em Botânica), Programa de Pós Graduação em Botânica, Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia, 2006.
- OLIVEIRA, R. P.; CLARK, L.G. A tiny new Brazilian species of *Diandrolyra* (Poaceae, Bambusoideae, Olyreae), with notes on the systematics of the genus. **Novon** v. 19, n. 2, p. 209-214, 2009.
- OLIVEIRA, R.P., LONGHI-WAGNER, H. M.; JARDIM, J. G. Diversidade e conservação dos bambus herbáceos (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae) da Mata Atlântica, Brasil. In: **Anais do Seminário Nacional "Bambu: estruturação da rede de pesquisa e desenvolvimento"**. 2ª Edição. Brasília: Universidade de Brasília. p. 62-66, 2011.
- OLIVEIRA, R. P.; CLARK, L. G.; SCHNADELBACH, A. S.; MONTEIRO, S. H.; BORBA, E. L.; LONGHI-WAGNER, H. M. e VAN DEN BERG, C.A molecular phylogeny of *Raddia* and its allies within the tribe Olyreae (Poaceae, Bambusoideae) based on noncoding plastid and nuclear spacers. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 78, n. 1, p. 105–117, 2014.
- SODERSTROM, T.R.; CALDERÓN, C.E. Primitive forest grasses and evolution of the Bambusoideae. **Biotropica** v. 6, n. 3, p. 141–153, 1974.
- SODERSTROM, T. R. In quest of the pygmy bamboos. **Fairchild Tropical Garden Bulletin** v. 39, n. 3, p. 6–12, 1984.
- SODERSTROM, T. R.; ZULOAGA, F. O. A Revision of the genus *Olyra* and the new segregate genus *Parodiolyra* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). **Smithsonian Contributions to Botany**, n. 69, p. 1–79, 1989.
- SORENG, R. J., SORENG, R. J., PETERSON, P. M., ROMASCHENKO, K., DAVIDSE, G., ZULOAGA, F. O., JUDZIEWICZ, E. J., FILGUEIRAS, T. S., DAVIS, J. I. e MORRONE, O. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). **Journal of Systematics and Evolution**, v. 53, n. 2, p. 117–137, 2015.
- SUNGKAEW, S., STAPLETON, C. M., SALAMIN, N. e HODKINSON, T. R. Non-monophyly of the woody bamboos (Bambuseae; Poaceae): a multi-gene region phylogenetic analysis of Bambusoideae ss. **Journal of Plant Research**, v. 122, n. 1, p. 95, 2009.
- VIANA, P.L.; FILGUEIRAS, T.S. Inventário e distribuição geográfica das gramíneas (Poaceae) na Cadeia do Espinhaço, Brasil. **Megadiversidade**, vol. 4, p. 1-2, 2008.
- VORONTSOVA, M.S., CLARK, L.G., DRANSFIELD, J., GOVAERTS, R., BAKER, W.J. World checklist of bamboos and Rattans. **INBAR Technical Report**, n. 37. International Network of Bamboo & Rattan, Beijing, China, 466 pp. 2016.
- ZHANG, W.; CLARK, L.G. Phylogeny and classification of the Bambusoideae (Poaceae). In: Jacobs, S.W.L.; Everert, J. (Org.). **Grass Systematics and Evolution**, p. 35-39, 2000.
- ZULOAGA, F., DAVIDSE, G. A new species and a new combination in the genus *Parodiolyra* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). **Novon**, v. 9, p. 587–591, 1999.
- ZULOAGA, F. O.; JUDZIEWICZ, E.J. A Revision of *Raddiella* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 78, n. 4, p. 928–941, 1991.

## Capítulo 1



**Relações filogenéticas em bambus herbáceos da subtribo Olyrinae (Poaceae-Bambusoideae-Olyreae): avaliação dos limites entre *Parodiolyra* e *Raddiella*, segregando o novo gênero *Taquara***

Esse artigo será submetido para publicação no periódico *Molecular Phylogenetics and Evolution*

**Relações filogenéticas em bambus herbáceos da subtribo Olyrinae  
(Poaceae-Bambusoideae-Olyreae): avaliando os limites entre  
*Parodiolyra* e *Raddiella*, segregando o novo gênero *Taquara***

Iasmin Laiane C. Oliveira<sup>a\*</sup>, Andreza O. Matos<sup>a</sup>, Christian da Silva<sup>a</sup>, Lynn G. Clark<sup>c</sup>,  
Maria Luiza S. Carvalho<sup>b</sup> & Reyjane P. Oliveira<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Laboratório de Biologia Molecular de Plantas (LAMOL), UEFS, Avenida  
Transnordestina s.n., Feira de Santana, Bahia, Brazil, 44036-900.

<sup>b</sup> Laboratório de Genética e Evolução Vegetal (LAGEV), Instituto de Biologia, UFBA,  
Rua Barão de Jeremoabo 147, Campus de Ondina, Salvador, Bahia, Brazil, 40170-290.

<sup>c</sup> Department of Ecology, Evolution and Organismal Biology, Iowa State University,  
Ames, IA 50011-1020, USA

\* Autor para correspondência: [iasminlaiane@gmail.com](mailto:iasminlaiane@gmail.com)

**Resumo.** O presente estudo teve como objetivo ampliar o conhecimento sobre as relações filogenéticas de Olyrinae, uma das subtribos de bambus herbáceos, incluídos na família Poaceae. Os gêneros *Parodiolyra* e *Raddiella* compõem uma das quatro linhagens dessa subtribo, tendo *Diandrolyra* como grupo irmão, porém os limites entre os dois primeiros gêneros são incertos. Para ampliar a compreensão sobre essas relações, sequências de cinco diferentes regiões dos genomas nuclear (ITS1-5.8S-ITS2) e plastidial (*rpl32-trnL*, *trnD-trnT*, *trnS-trnG* e *ndhF*) foram analisadas em espécies desse grupo, além de outros representantes de Olyreae, através de Máxima Parcimônia (MP), Máxima Verossimilhança (MV) e Inferência Bayesiana (IB). Os resultados obtidos reforçam o monofiletismo de Olyrinae e o parafiletismo dos gêneros *Olyra* L., *Sucrea* Soderstr. e *Parodiolyra*, este último inclui duas linhagens independentes, uma delas representada por *P. micrantha*, que é irmã do clado formado pelas demais espécies de *Parodiolyra* e *Raddiella*. Com base nas filogenias e em aspectos morfológicos, o novo gênero *Taquara* é proposto para acondicionar *P. micrantha*, além de *P. colombiensis*. Incongruências detectadas entre os marcadores acerca das relações internas de *Raddiella* não permitem maiores decisões nesse momento, dependendo da inclusão das demais espécies do gênero em análises futuras. Além da contribuição para a sistemática dos bambus herbáceos, este estudo amplia o conhecimento sobre a diversidade da flora brasileira e fornece a base para novos estudos nesse grupo de grande importância ecológica e alto potencial ornamental.

**Palavras-chave:** Bambus. Dados moleculares. Evolução. Gramíneas.



## 1. Introdução

Os bambus herbáceos constituem um grupo monofilético que reúne 22 gêneros (Oliveira *et al.*, 2014). Estão incluídos na família Poaceae, subfamília Bambusoideae, tribo Olyreae (GPWG, 2001; GPWG II, 2012; Kellogg, 2015; Soreng *et al.*, 2015). O grupo é representado por plantas predominantemente monoicas e perenes, suas folhas têm lâminas bem desenvolvidas e um curto pseudopecíolo, porém, não apresentam lígula externa, uma das características típicas dos bambus lenhosos, representantes das tribos Bambuseae e Arundinarieae (Judziewicz *et al.*, 1999; Zhang & Clark, 2000; BPG, 2012).

São essencialmente florestais e quase exclusivos dos neotrópicos, ocorrendo desde o México e Caribe ao norte da Argentina e Paraguai (Oliveira *et al.*, 2011; Oliveira *et al.*, 2014; Clark *et al.*, 2015), habitando principalmente bordas e o interior de florestas, podendo também ser encontradas em áreas abertas e úmidas (Soderstrom, 1984; Judziewicz *et al.*, 1999). A maior diversidade de bambus é encontrada no Brasil, sendo a Mata Atlântica um dos mais importantes centros de diversidade de bambus na região Neotropical (Clark, 1990; Judziewicz *et al.*, 1999).

Olyreae compreende pelo menos 124 espécies descritas (Oliveira *et al.*, 2014) e seus representantes possuem espiguetas predominantemente unissexuadas, unifloras e agrupadas de maneira variada nas inflorescências, e estas no corpo das plantas, dependendo do gênero (Judziewicz *et al.*, 1999; Oliveira *et al.*, 2011, 2014). Em algumas espécies, a maior parte da variação é encontrada nos caracteres vegetativos, o que às vezes acarreta em delimitações complicadas (Oliveira *et al.*, 2014). Atualmente, três subtribos são reconhecidas em Olyreae, Olyrinae, Parianinae e Buegersiochloinae, sendo as duas primeiras irmãs e restritas à América Tropical e a última, monotípica, irmã do clado Olyrinae-Parianinae e endêmica de Nova Guiné (ver Oliveira, 2006;

Judziewicz & Clark, 2007; Kelchner & BPG, 2013; Oliveira *et al.*, 2014; Ferreira *et al.*, submetido).

Olyrinae é a maior subtribo em número de gêneros e espécies, incluindo atualmente 18 gêneros (BPG, 2012), cujas relações são ainda pouco compreendidas pois apenas recentemente têm sido alvo de estudos filogenéticos ampliados (Oliveira, 2006; Carvalho, 2013; Oliveira *et al.*, 2014). As poucas filogenias disponíveis têm recuperado quatro linhagens bem sustentadas, uma delas composta por *Raddia* Bertol. e *Sucrea* Soderstr., analisada em detalhes por Oliveira *et al.* (2014), uma é composta pelos gêneros *Piresia* Swallen e *Reitzia* Swallen, analisada em detalhes por Carvalho (2013), uma é composta *Olyra* L., *Cryptochloa* Swallen, *Lithachne* P. Beauv. e *Arberella* Calderón & Soderstr., e uma é composta pelos gêneros *Raddiella* Swallen, *Parodiolyra* Soderstr. & Zuloaga e *Diandrolyra* Stapf (Oliveira, 2006).

Na linhagem *Diandrolyra-Parodiolyra-Raddiella*, *Diandrolyra* foi o primeiro gênero descrito (Stapf, 1906) e sua posição como grupo irmão do clado formado por *Raddiella* e *Parodiolyra* tem sido fortemente sustentada (Oliveira, 2006; Oliveira *et al.*, 2014). É um gênero de fácil reconhecimento, caracterizado pela presença de colmos eretos e dimórficos, os reprodutivos portando uma única lâmina foliar bem desenvolvida, que esconde a inflorescência em sua face abaxial, as quais ocasionalmente também são produzidas no ápice dos colmos aéreos (Oliveira & Clark, 2009). Suas espiguetas são dispostas em inflorescências racemosas, sendo as funcionalmente masculinas apenas um pouco menores que as femininas, contendo um número reduzido de estames (2), em contraposição aos outros gêneros dessa subtribo, que invariavelmente apresentam três estames (Soderstrom & Zuloaga, 1985; Oliveira & Clark, 2009). É atualmente composto por três espécies (*D. bicolor* Stapf, *D. tatianae* Soderstr. & Zuloaga e *D. pygmaea* Soderstrom & Zuloaga ex R. P. Oliveira & L. G.

Clark), mas existem muitos problemas internos de delimitação e prováveis novas espécies (Soderstrom & Zuloaga, 1985; Oliveira & Clark, 2009).

*Raddiella* foi descrito por Swallen (1948) e inclui espécies de pequeno porte, com colmos decumbentes e monomórficos, bem como espiguetas femininas e masculinas em inflorescências contraídas e separadas, sendo as femininas com pedicelos não conspicuamente espessados no ápice (Zuloaga & Judziewicz, 1991). Como parte da revisão do gênero, Zuloaga & Judziewicz (1991) reconheceram sete espécies, organizadas em dois grupos, as obrigatoriamente freatófitas, que habitam apenas rochas úmidas e áreas constantemente úmidas adjacentes aos rios, abaixo das cachoeiras: *R. kaieteurana* Soderstr., *R. lunata* Zuloaga & Judz., *R. malmeana* (Ekman) Swallen, *R. molliculma* (Swallen) C.E. Calderón ex Soderstr. e *R. potaroensis* Soderstr.; e as que habitam savanas secas e cerrados: *R. esenbeckii* (Steud.) C.E. Calderón ex Soderstr., *R. minima* Judz. & Zuloaga e *R. vanessiae* Judz., a última descrita mais recentemente (Judziewicz & Sepsenwol, 2007).

Desse modo, o gênero *Raddiella* é atualmente composto por oito espécies (BPG, 2012), sendo os dois grupos propostos por Zuloaga & Judziewicz (1991) distintos pela presença de lâminas foliares assimétricas, com textura firme e espiguetas femininas com antécio liso, no grupo que habita ambientes savânicos, e lâminas foliares simétricas, delicadas, e espiguetas femininas com antécio papiloso no grupo das espécies freatófitas (exceto em *R. malmeana*, que diverge desse grupo apenas pelo antécio feminino liso, segundo os mesmos autores). Além dessas características, as espécies que habitam ambientes savânicos são mais frequentemente coletadas (ao contrário das freatófitas) e também exibem nictinastia, um fenômeno em que as folhas se dobram durante a noite ou sob estresse hídrico (Zuloaga & Judziewicz, 1991), presente em várias outras

Olyreae (Judziewicz *et al.*, 1999; Oliveira, 2006; Oliveira *et al.*, 2011), mas ausente nas espécies freatófitas de *Raddiella*.

Devido ao grande número de folhas em cada colmo, entrenós curtos e morfologia semelhante das espiguetas (pelo menos grosseiramente), *Raddiella* foi várias vezes considerado como relacionado a *Raddia* (Clayton & Renvoize, 1986; Oliveira, 2006). Esses gêneros apresentam histórico taxonômico interligado e muitas vezes *Raddiella esenbeckii* e *Raddia distichophylla* (Schrad. ex Nees) Chase são confundidas em herbário (Oliveira, 2006). No estudo de Oliveira *et al.* (2014), *Raddiella malmeana* foi recuperada como parte da linhagem *Raddia-Sucrea* através de dados plastidiais e nucleares combinados, embora essa relação não tenha obtido suporte estatístico significativo (Oliveira *et al.*, 2014). *Raddiella* também tem relações taxonômicas com *Olyra*, considerado o maior e mais variável gênero da subtribo, estando tanto *Olyra nana* Döll quanto *Raddia nana* (Döll) Chase sinonimizados à sua espécie tipo (*R. esenbeckii*).

Como parte da revisão de *Olyra*, Soderstrom & Zuloaga (1989) argumentaram que outras três espécies previamente incluídas em sua delimitação não possuíam os caracteres considerados típicos desse gênero, que incluem a ocorrência em áreas muito sombreadas, colmos geralmente não ramificados nos nós inferiores e espiguetas femininas com pedicelos clavados, glumas persistentes, não infladas e com entrenó entre elas não evidente, além da presença de um hilo se estendendo por todo o comprimento da cariopse. As espécies que não apresentavam tais caracteres eram *O. lateralis* (J. Presl ex Nees) Chase, *O. luetzelburgii* Pilg., e *O. ramosissima* Trin., as quais foram transferidas por Soderstrom & Zuloaga (1989) para o gênero *Parodiolyra*.

*Parodiolyra* é caracterizado pela presença de colmos firmes, às vezes escandentes e espiguetas femininas com desarticulação abaixo das glumas, pedicelos

filiformes, entrenó entre as glumas inflado e hilo encurtado (Soderstrom & Zuloaga, 1989). Embora *Parodiolyra*, *Raddiella* e *Diandrolyra* sejam bastante distintos com base na aparência geral, especialmente nos caracteres vegetativos, a relação entre os mesmos foi inicialmente hipotetizada por esses autores com base exatamente na presença do hilo encurtado, nas espiguetas femininas desarticulando inteiras dos pedicelos filiformes e no entrenó entre as glumas inflado. Soderstrom & Zuloaga (1989) também consideraram que *Olyra micrantha* Kunth era muito atípica com relação às demais espécies desse gênero, mas nenhuma decisão foi tomada, permanecendo a mesma na circunscrição de *Olyra*.

*Olyra micrantha* só foi transferida para *Parodiolyra* uma década mais tarde, por Zuloaga & Davidse (1999), sob *P. micrantha* (Kunth) Davidse & Zuloaga. Essa espécie possui espiguetas femininas com pedicelos filiformes (vs. clavado em *Olyra*), espiguetas desarticulando abaixo das glumas (vs. glumas persistentes em *Olyra*), entrenó inflado e conspícuo entre as glumas (vs. entrenó entre as glumas não evidente em *Olyra*) e o hilo linear, não se estendendo por todo o comprimento da cariopse (vs. hilo linear tão longo quanto a cariopse), além de sinflorescência com numerosas espiguetas femininas e masculinas de tamanho pequeno (vs. espiguetas femininas grandes) (Soderstrom & Zuloaga, 1989; Judziewicz *et al.*, 1999).

Zuloaga & Davidse (1999) também descreveram *Parodiolyra colombiensis* Davidse & Zuloaga, indicando a presença de vários caracteres compartilhados com *P. micrantha*. Desse modo, *Parodiolyra* atualmente é composto por seis espécies: *P. lateralis* (J. Presl ex Nees) Soderstr. & Zuloaga; *P. luetzelburgii* (Pilg.) Soderstr. & Zuloaga; *P. ramosissima* (Trin.) Soderstr. & Zuloaga, *P. colombiensis*, *P. micrantha*, além de *P. aratituyopensis* J. R. Grande, descrita mais recentemente (Grande Allende, 2011).

Quanto à distribuição geográfica, *Diandrolyra* é o mais restrito dentre esses gêneros, endêmico da Mata Atlântica, conhecido da Bahia até São Paulo (Judziewicz *et al.*, 1999; Oliveira & Clark, 2009). Por outro lado, *Raddiella* e *Parodiolyra* apresentam ampla distribuição, ocorrendo em toda a região Neotropical (Soderstrom & Zuloaga, 1989; Zuloaga & Judziewicz, 1991). A ampla distribuição desses dois gêneros se deve especialmente a *P. micrantha* e *R. esenbeckii*, enquanto as demais espécies têm distribuição mais pontual (Soderstrom & Zuloaga, 1989; Zuloaga & Judziewicz, 1991). Essas duas espécies também apresentam morfologia muito heterogênea, com grande variação em caracteres foliares e nas espiguetas, levando a questionamentos sobre a delimitação das mesmas.

As espécies de *Raddiella* crescem em elevações desde o nível do mar até 1500 m, desde o Panamá e Trindade à Bolívia e o Brasil central, habitando cerrados, savanas e matas de galeria ou, no caso das espécies freatófitas, em ambientes constantemente úmidos, como rochas úmidas na base ou nas zonas constantemente molhadas de cachoeiras (Zuloaga & Judziewicz, 1991; Judziewicz *et al.*, 1999). Por sua vez, as espécies de *Parodiolyra* são encontradas no interior e bordas de matas, ocasionalmente em savanas, do nível do mar até 1200–1800 m de altitude, com distribuição conhecida desde a Costa Rica até Bolívia e Brasil (Soderstrom & Zuloaga, 1989; Judziewicz *et al.*, 1999).

Como parte da revisão de *Raddiella*, Zuloaga & Judziewicz (1991) chamaram a atenção para alguns caracteres compartilhados entre *R. esenbeckii* e *Parodiolyra lateralis*, e para as divergências dessas duas espécies com as espécies freatófitas de *Raddiella*, incluindo o ciclo de vida perene (vs. anuais), lâminas foliares firmemente membranosas (vs. lâminas foliares delicadas), espiguetas femininas com antécio liso (vs. antécio papiloso), e hilo curto-linear (vs. hilo punctiforme), demonstrando a

confusa relação entre e dentro de *Parodiolyra* e *Raddiella*. Isso também foi indicado na filogenia apresentada por Oliveira *et al.* (2014), onde *P. micrantha* foi recuperada como irmã do clado formado por *Parodiolyra ramosissima* e *Raddiella esenbeckii*. Contudo, devido à baixa amostragem e ao uso de apenas duas regiões do DNA nesse estudo, a compreensão sobre as relações evolutivas nesse grupo ainda é bastante limitada.

Assim, o presente trabalho representa a continuação de tais estudos e tem como objetivo principal ampliar a amostragem e as regiões analisadas para melhor compreender as relações e delimitações entre e dentro dos gêneros *Parodiolyra* e *Raddiella*, tendo como foco os seguintes questionamentos: 1- *Parodiolyra* e *Raddiella* são gêneros monofiléticos? 2- Existem relações sustentadas entre *Raddia* e *Raddiella*? 3- Qual é o correto posicionamento filogenético de *Parodiolyra micrantha*? 4- Quais são as relações entre as espécies desses gêneros? 5- Quais são as implicações taxonômicas dos presentes dados moleculares?

## 2. Materiais e Métodos

### 2.1. Coleta e amostragem

A partir da classificação apresentada por Kelchner & BPG (2013), 14 gêneros pertencentes à tribo Olyreae foram incluídos nesse estudo, sendo ao todo, 62 terminais pertencentes a 42 espécies. *Buergersiochloa bambusoides*, único representante da subtribo Buergersiochloinae, foi utilizado como *outgroup*. Espécies de *Eremitis* (4/4), *Pariana* (3/33) e *Parianella* (2/2) (subtribo Parianinae); e de *Arberella* (1/7), *Cryptochloa* (2/8), *Diandrolyra* (2/3), *Lithachne* (2/4), *Olyra* (4/24), *Parodiolyra* (4/6), *Piresia* (2/5), *Raddia* (9/9), *Raddiella* (3/8) e *Sucrea* (3/3) (subtribo Olyrinae) foram selecionadas como *ingroup* (Tab. 1).

A maioria das amostras são provenientes de estudos anteriores envolvendo bambus (Oliveira, 2001, 2006; Ferreira, 2012; Carvalho, 2013; Oliveira *et al.*, 2014). Novas amostras de *Parodiolyra* e *Raddiella* foram coletadas com o intuito de avaliar o monofiletismo dos mesmos, incluindo múltiplos acessos de cada espécie (Tab. 1). Amostras de folhas foram armazenadas em sílica gel para extração de DNA. Os espécimes foram incorporados à coleção do herbário HUEFS (acrônimo segundo Thiers, 2017). Também foram utilizadas folhas provenientes de materiais herborizados para a extração de DNA, especialmente para as espécies não coletadas durante os trabalhos de campo.

## **2.2. Extração do DNA total**

A extração do DNA dos materiais desidratados em sílica gel seguiu o protocolo CTAB 2X modificado (Doyle & Doyle, 1987). Para os materiais herborizados, foram utilizados os kits de extração *DNeasy Plant Mini Kit* (QIAGEN) e *ReliaPrep<sup>TM</sup> gDNA Tissue Miniprep System* (Promega), seguindo as instruções dos fabricantes. As amostras foram quantificadas por eletroforese em gel de agarose a 1% e depositadas no banco de DNA do Laboratório de Sistemática Molecular de Plantas (LAMOL) da Universidade Estadual de Feira de Santana.

## **2.3. Amplificação**

Como parte do presente trabalho, as seguintes regiões do DNA foram amplificadas através de PCR (*Polymerase Chain Reaction*): *trnD-trnT*, *trnS-trnG*, *rpl32-trnL* e *ndhF* (genoma plastidial), e ITS (nuclear) (Tab. 2). Esses marcadores, comprovadamente informativos para o grupo em questão, foram selecionados a partir de filogenias prévias (Ferreira, 2012; Carvalho, 2013; Oliveira *et al.*, 2014).



Para a amplificação, foi utilizado o kit TopTaq™ Master Mix Kit (QIAGEN), seguindo as instruções do fabricante, com um ajuste para o volume final de 10 µL. As reações de PCR seguiram protocolos descritos na literatura (Oliveira, 2006; Ferreira, 2012; Carvalho, 2013; Oliveira *et al.*, 2014) com eventuais ajustes nas diluições das amostras, para um valor de aproximadamente 30ng de DNA. As condições de amplificação para cada região estão apresentadas na Tabela 2.

#### **2.4. Sequenciamento**

Os produtos de PCR foram purificados utilizando a enzima Exonuclease I e Fosfatase alcalina de camarão (ExoSAP - Amersham Biosciences, Arlington Heights, IL) ou PEG 20% (Polietileno Glicol) e posteriormente sequenciados utilizando o Big Dye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems). A reação de sequenciamento foi realizada de acordo com o seguinte protocolo: um *hot start* com 3 minutos de desnaturação inicial a 96 °C, 30 ciclos de desnaturação a 96 °C por 15 s, anelamento a 50 °C por 10 s e extensão a 60 °C por 4 min. Os produtos da reação de sequenciamento foram purificados utilizando isopropanol 80% e etanol 70%, conforme instruções do fabricante, e posteriormente analisados no sequenciador ABI 3130XL Genetic Analyzer (Applied Biosystems) do LAMOL/UEFS.

#### **2.5. Análises filogenéticas**

Os eletroferogramas foram editados utilizando o programa Staden Package 2.0.0b10 released© (Staden *et al.*, 1999), reunidos em uma matriz no formato FASTA, a qual posteriormente foi alinhada na plataforma online GUIDANCE (Penn *et al.*, 2010), utilizando o programa MAFFT. Os conjuntos de dados foram particionados e analisados

individualmente e combinados através dos métodos de Máxima Parcimônia (MP), Máxima Verossimilhança (MV) e Inferência Bayesiana (IB) (Tab. 3).

As análises de Máxima Parcimônia foram realizadas utilizando o programa PAUP\* 4.0b10a (Swofford, 2002) com parcimônia de Fitch como critério de optimalidade (Fitch, 1971). Gaps foram considerados como dados faltantes. A busca heurística foi realizada utilizando o algoritmo TBR (*Tree Bisection and Reconnection*), 1000 replicações com adição aleatória de táxons, máximo de 15 árvores salvas por replicação e número máximo total de árvores salvas de 10.000. Posteriormente, foi realizada uma segunda busca tendo como ponto de partida as árvores salvas. O suporte estatístico dos ramos foi gerado a partir de bootstrap não-paramétrico (Felsenstein, 1985), com 2.000 replicações.

As análises de Máxima Verossimilhança foram realizadas utilizando o programa RAxML v.8.2.8 (Stamatakis, 2006) na plataforma online *CIPRES Science Gateway* v. 3.3 (Miller *et al.*, 2010) levando em consideração o modelo GTR +  $\Gamma$ . O suporte estatístico dos ramos foi gerado a partir de bootstrap rápido, usando a opção ‘-f a’ com 1000 replicações (Stamatakis *et al.*, 2008). Apenas valores de suporte de bootstrap  $\geq$  70% foram considerados como significativos, tanto para a MP quanto para a MV.

Para as análises de Inferência Bayesiana, um modelo evolutivo foi escolhido para cada região considerando o Critério de Informação Akaike (AIC) (Akaike, 1974) através do programa MrModeltest 2.0 (Nylander, 2004). Os modelos foram selecionados de acordo com as propriedades de cada região analisada (Tab. 4). Duas cadeias simultâneas utilizando o algoritmo Metropolis-coupled MCMC (Huelsenbeck *et al.*, 2001) foram corridas por 10.000.000 gerações, amostrando uma árvore a cada 1000 gerações. As árvores produzidas por cada corrida foram analisadas graficamente usando o Tracer v.1.5 (Rambaut & Drummond, 2009) e posteriormente as árvores iniciais

correspondentes ao período de *burn-in* (2500) foram descartadas, e as demais foram sumarizadas em uma árvore de consenso de maioria com as probabilidades posteriores (PP) como medida de suporte dos ramos. Apenas valores de  $PP \geq 0.95$  foram considerados como significativos (Erixon *et al.*, 2003).

As árvores obtidas foram editadas utilizando a plataforma online ITOL (*Interactive Tree of Life*) (Letunic & Bork, 2016) e CorelDraw® (Corel Corporation).

## **2.6. Análises de congruência dos dados**

A congruência dos conjuntos de dados foi avaliada através do teste ILD (*Incongruence Length Difference*) (Farris *et al.*, 1994), utilizando o programa PAUP\* 4.0b10a (Swofford, 2002), com 500 replicações de busca heurística e manutenção de uma árvore em cada replicação. Valores de  $p < 0,01$  foram considerados incongruentes (Cunningham, 1997).

## **2.7. Aspectos taxonômicos**

Os clados recuperados foram investigados em relação a possíveis sinapomorfias morfológicas, com base em informações presentes na literatura (Soderstrom & Zuloaga, 1989; Zuloaga & Judziewicz, 1991; Zuloaga & Davidse, 1999; Judziewicz & Sepsenwol, 2007; Oliveira & Clark, 2009; Grande Allende, 2011), consulta a bancos de dados disponíveis online: Missouri Botanical Garden ([www.tropicos.org](http://www.tropicos.org)), The International Plant Names Index ([www.ipni.org](http://www.ipni.org)), World Checklist of Selected Plant Families ([www.kew.org/wcsp](http://www.kew.org/wcsp)), além de revisão dos materiais depositados nos herbários (CEPEC, HUEFS, UB e NY; acrônimos segundo Thiers, 2017). A terminologia adotada segue especialmente Soderstrom & Zuloaga (1989) e Zuloaga & Davidse (1999) com algumas modificações. Os dados sobre os protólogos foram obtidos a partir de

Judziewicz et al. (2000) e os dados de distribuição geográfica foram obtidos através da literatura e das fichas dos materiais de herbário. Os mapas foram gerados através do programa ArcMap™ v.10.1 (ESRI, 2012).

### 3. Resultados

#### 3.1. Conjunto de dados

Foram utilizadas 264 sequências dos genomas plastidiais (*trnD-trnT*; *trnS-trnG*; *rpl32-trnL* e *ndhF*) e nuclear (ITS), sendo 143 delas inéditas, produzidas durante o presente trabalho. Das sequências utilizadas, 58 pertencem ao *rpl32-trnL*, 57 ao *trnD-trnT*, 52 ao *trnS-trnG*, 44 ao *ndhF* e 53 ao ITS (Tab. 1).

A matriz combinada total totalizou 5061 caracteres, dos quais 717 pertenceram ao ITS, 1628 ao *trnD-trnT*, 1112 ao *rpl32-trnL*, 932 ao *trnS-trnG* e 672 ao *ndhF* (Tab. 3). Na região *rpl32-trnL*, foram excluídos 12 caracteres por serem considerados ambíguos (522-533), totalizando 5049 pares de base (*bp*) (Tab. 4). Do total de caracteres, 3830 foram constantes e 1219 variáveis, sendo 857 foram informativos para a Parcimônia. Na busca heurística, foi atingido o limite de 10.000 árvores mais parcimoniosas e cada uma obteve 2306 passos (Índice de Consistência (CI) = 0,6869; Índice de Retenção (RI) = 0,8780) (Tab. 3).

A matriz combinando apenas os dados plastidiais (*trnD-trnT*, *trnS-trnG*, *rpl32-trnL* e *ndhF*) totalizou 4344 caracteres, dos quais 3471 foram constantes, 861 variáveis e 574 informativos para a Parcimônia, sendo encontradas 905 árvores mais parcimoniosas com 1252 passos (CI 0,7979; RI 0,9293) (Tab. 3). Individualmente, o *rpl32-trnL* demonstrou maior percentagem de caracteres informativos (% CIP), com 16,6% CIP, seguido do *trnD-trnT* (12,5%), *ndhF* (11,8%) e *trnS-trnG* (11,4%) (Tab. 3). A matriz do ITS (ITS1-5.8S-ITS2) totalizou 717 caracteres, sendo 359 constantes, 358

variáveis e 283 informativos para a Parcimônia, com 39,5% CIP (Tab. 3). A busca heurística encontrou 579 árvores mais parcimoniosas com 1045 passos (CI 0,5598; RI 0,8034) (Tab. 3).

As topologias obtidas através das análises de MV e IB em todos os conjuntos de dados foram congruentes com as da MP, recuperando os mesmos clados com suporte estatístico significativo. O teste de incongruência (ILD) demonstrou que os dados plastidiais combinados foram incongruentes ( $p = 0,002$ ), levando em consideração o índice de significância de  $p < 0,01$ . A principal incongruência nos dados plastídios está no posicionamento de *Raddiella malmeana*, como será apresentado mais a frente. A matriz combinada total mostrou-se congruente, com valor de  $p = 0,144$ . Por estas razões, as topologias oriundas dos dados de ITS e *rpl32-trnL* serão apresentadas separadamente.

### 3.2. Análise dos dados combinados

A análise combinada total recuperou um clado incluindo *Parianella*, *Eremitis* e *Pariana* com alto suporte (%BS\_MP 100; %BS\_MV 100; PP 1.0), correspondendo à subtribo Parianinae (Fig. 1). Neste clado, *Parianella* [*P. carvalhoi* + *P. lanceolata* (100; 100; 1.0)] emergiu como irmã das espécies de *Pariana* + *Eremitis* com alto suporte (100; 100; 1.0) (Fig. 1).

As espécies de Olyrinae também foram recuperadas em um grande clado com alto suporte (100; 99; 1.0), o qual é composto por dois grandes clados (Fig. 1). Em um deles, *Piresia goeldii* + *P. sympodica* (100; 100; 1.0) foram recuperadas em um clado irmão daquele composto por espécies de *Olyra*, *Cryptochloa*, *Lithachne* e *Arberella* (56; 56; 0.83) (Fig. 1). Apenas *Cryptochloa* [*C. capillata* + *C. decumbens* (100; 100; 1.0)] e *Lithachne* [*L. pauciflora* + *L. horizontalis* (100; 100; 1.0)] foram recuperados como

monofiléticos (Fig. 1). Em *Olyra*, foram evidenciados três relacionamentos principais: (1) *O. latifolia* irmã do clado formado pelas espécies de *Cryptochloa* (90; 91; 1.0); (2) *O. bahiensis* irmã do clado *Lithachne* (100; 100; 1.0); e (3) *O. glaberrima* + *O. humilis* (98; 100; 1.0) (Fig. 1). O único acesso de *Arberella* (*A. bahiensis*) emergiu como irmão de espécies de *Olyra* descritas como a linhagem 3 (100; 100; 1.0) (Fig. 1). O grande clado formado por *Piresia*, *Olyra* e gêneros relacionados é irmão daquele que inclui os gêneros *Sucrea* e *Raddia*, o qual é fortemente sustentado (100; 100; 1.0) (Fig. 1). Nesse, *S. sampaiana* emergiu como irmã das demais espécies (95; 99; 1.0) e o relacionamento entre *S. maculata* + *S. monophyla* também foi recuperado com alto suporte (100; 100; 1.0) (Fig. 1). As nove espécies de *Raddia* também coalesceram em um clado com forte suporte (100; 100; 1.0) (Fig. 1).

O outro grande clado de Olyrinae é composto pelas espécies de *Diandrolyra*, *Parodiolyra* e *Raddiella*, recuperado com suporte máximo (100; 100; 1.0) (Fig. 1). Neste, as espécies de *Diandrolyra* compõem o clado irmão das demais espécies (100; 100; 1.0) e os múltiplos acessos de *P. micranta* também coalesceram em um clado bem sustentado (100; 100; 1.0), o qual é irmão do clado formado por *Raddiella* e as demais espécies de *Parodiolyra* (100; 100; 1.0) (Fig. 1). O clado formado por *R. esenbeckii* + *R. minima* (100; 100; 1.0) foi recuperado como irmão de *R. malmeana* (100; 100; 1.0) + [*P. ramosissima* + (*P. luetzelburgii* + *P. lateralis*)] (69; 74; 0,97) (Fig. 1). Os resultados das análises individuais para as regiões *trnD-trnT*, *trnS-trnG* e *ndhF*, com enfoque no clado *Diandrolyra-Parodiolyra-Raddiella* concordam com as análises combinadas total e plastidial, enquanto o ITS recuperou *R. malmeana* como irmã do clado *Parodiolyra* + *Raddiella* e estão mostrados na Figura 2.

### 3.3. Incongruências no posicionamento de *Raddiella malmeana*

As topologias oriundas do *rpl32-trnL* e do ITS recuperaram as mesmas relações encontradas nas análises combinadas total e plastidial, exceto para os acessos de *Raddiella malmeana* (99 %BS\_MP; 100 %BS\_MV; 1.0 PP), que emergiram em um clado com as demais *Raddiella* (73 %BS\_MP e 97 %BS\_MV) nas análises do *rpl32-trnL* (Fig. 3), e em um clado irmão (41 %BS\_MV; 0.80 PP) do clado (*[Parodiolyra ramosissima + [(Raddiella esenbeckii + R. minima) (99; 100; 1.0)] (58; 57; 0.98)]* nas análises do ITS (Fig 2A).

## 4. Discussão

### 4.1. Evolução molecular das regiões utilizadas

O nível de variação molecular das regiões analisadas difere consideravelmente, principalmente entre o marcador nuclear e os plastidiais. O ITS apresenta três vezes mais sítios informativos que a matriz combinada plastidial, o que se deve, majoritariamente, aos espaçadores ITS1 e ITS2. Esse alto nível de variação está associado com uma abundância de homoplasias, atestada pelos baixos valores do CI e RI, e é maior que o encontrado em outros estudos envolvendo bambus herbáceos (Carvalho, 2013; Oliveira *et al.*, 2014), assim como outros grupos em Poaceae [e.g., Pooideae, 37.4% PIS (Hsiao *et al.*, 1995); Panicoideae, 29.6% PIS (López & Morrone, 2012); Chloridoideae, 26% (Siqueiros-Delgado *et al.*, 2013)], refletindo as diferenças nas taxas evolutivas entre as diferentes linhagens da família.

Apesar de serem mais conservados que o ITS, os marcadores plastidiais apresentaram altos percentuais de sítios informativos, se comparados à variação observada em estudos de bambus lenhosos tropicais como *Chusquea* Kunth (Fisher *et al.*, 2009, 2014; Vidal *et al.*, submetido), mas apresentam variabilidade similar a

encontrada em filogenias prévias de Olyrinae (Oliveira *et al.*, 2014) e Parianinae (Ferreira, 2012). Para esses marcadores, com exceção do *ndhF*, foram detectados muitos *indels* (inserções e deleções), dificultando o estabelecimento de homologias nos alinhamentos. Era esperado que o *ndhF* fosse menos variável e apresentasse poucos ou nenhum *indel*, uma vez que se trata de um gene codificante, envolvido na expressão de uma proteína importante para o processo da fotossíntese, embora apresente taxas de evolução relativamente altas (Olmstead & Sweere, 1994; Olmstead & Reeves, 1995; Scotland *et al.*, 1995). Quanto aos demais marcadores, o *rpl32-trnL* foi o mais informativo e também o único incongruente com as demais regiões quanto ao posicionamento de *Raddiella malmeana*.

#### **4.2. Relações filogenéticas de Olyreae com ênfase em Olyrinae**

Os dados aqui apresentados confirmam os resultados de estudos filogenéticos prévios envolvendo os bambus herbáceos (Ferreira, 2012; Carvalho, 2013; Kelchner & BPG, 2013; Oliveira *et al.*, 2014) quanto ao monofiletismo de Olyreae e das subtribos Olyrinae e Parianinae. Com o aumento da amostragem na subtribo Olyrinae, embora os relacionamentos entre os grandes grupos não tenham sido divergentes daqueles obtidos nos estudos mais completos para a subtribo até então (Carvalho, 2013; Oliveira *et al.*, 2014), houve melhoras no suporte estatístico para alguns clados. A mudança mais significativa ocorreu no clado que inclui os gêneros *Raddia* e *Sucrea*, que anteriormente apresentava baixa resolução interna e nenhum suporte estatístico significativo (Oliveira *et al.*, 2014). Nas análises do presente estudo, além do forte suporte obtido para o clado *Raddia-Sucrea*, os relacionamentos internos também foram fortemente sustentados, confirmando que *Sucrea* não é monofilético e necessita ser recircunscrito (Oliveira *et al.*, in prep.).



Outra novidade em relação a estudos anteriores se refere ao gênero *Cryptochloa*, cuja amostragem em filogenias até então era restrita a *C. capillata* (Trin.) Soderstr. (Carvalho, 2013; Oliveira *et al.*, 2014), e neste estudo foi ampliada com a adição de *C. dressleri* Soderstr., indicando pela primeira vez que o gênero é monofilético. Embora a diversidade de *Cryptochloa* não seja alta, com 7–8 espécies, o gênero exibe um interessante padrão biogeográfico, representado por uma distribuição disjunta onde o maior número de espécies ocorre na América Central e Norte e Oeste da América do Sul, com uma única espécie ocorrendo na Mata Atlântica (Judziewicz *et al.*, 1999). Entretanto, uma conclusão a respeito do monofiletismo de *Cryptochloa* depende da inclusão das demais espécies, assim como a elucidação dos relacionamentos internos.

#### **4.3. O clado *Diandrolyra-Parodiolyra-Raddiella***

No presente trabalho, assim como no estudo de Oliveira *et al.* (2014), foi recuperado em Olyrinae um clado que inclui os gêneros *Diandrolyra*, *Parodiolyra* e *Raddiella*, sendo que nas análises deste estudo foi obtido forte suporte estatístico. Esse aumento no suporte pode estar relacionado com a ampliação da amostragem, especialmente para *Parodiolyra* e *Raddiella*, além da inclusão de mais marcadores moleculares, os quais forneceram maior número de sítios informativos para a reconstrução filogenética.

Por conta da presença de inflorescências produzidas em colmos dimórficos, o gênero *Piresia* foi historicamente considerado como relacionado a *Diandrolyra* (Soderstrom & Calderón, 1974; Clayton & Renvoize, 1986). Oliveira *et al.* (2014) recuperaram essa relação com base na análise combinada (ITS + *trnD-trnT*), porém sem suporte significativo. Contudo, no estudo de Carvalho (2013), que incluiu maior amostragem em *Piresia* e também o gênero *Reitzia* Swallen, não incluído no presente

trabalho, os dois gêneros formaram uma das linhagens de Olyrinae, a qual é fortemente sustentada e apresenta vários caracteres morfológicos compartilhados (Carvalho 2013; Carvalho & Oliveira 2014). De acordo com esses dados, os dois gêneros não apresentaram relação direta com o clado *Diandrolyra-Parodiolyra-Raddiella*, constituindo um clado mais relacionado à linhagem que inclui os gêneros *Arberella*, *Cryptochloa*, *Lithachne* e *Olyra*.

Conforme discutido por Oliveira *et al.* (2014), inflorescências produzidas em colmos dimórficos, os quais muitas vezes são decumbentes, ocorrem em certos gêneros de Olyreae, tanto em Olyrinae (a exemplo de *Piresia*, *Diandrolyra* e *Cryptochloa*) quanto em Parianinae (especialmente em *Eremitis* e menos comumente em *Pariana*). Uma vez que tal caráter está presente e diversas linhagens não diretamente relacionadas na tribo, existem duas possibilidades: (1) o caráter representa uma simplesiomorfia da tribo, tendo sido perdido/modificado em várias linhagens; (2) o caráter evoluiu de maneira independente várias vezes em diferentes linhagens da tribo.

Os representantes do clado *Diandrolyra-Parodiolyra-Raddiella* podem ser considerados heterogêneos em aspectos morfológicos gerais (especialmente *Diandrolyra*). Porém, compartilham o hilo encurtado, ao contrário das demais Olyrinae, que apresentam hilo tipicamente estendendo-se por toda a cariopse, além de espiguetas femininas desarticulando abaixo das glumas, entrenó entre as glumas inflado e pedicelos filiformes (Soderstrom & Zuloaga, 1989). Tais caracteres podem representar possíveis sinapomorfias para esse clado, no qual o posicionamento de *Diandrolyra* como irmão do clado formado pelos representantes de *Parodiolyra* e *Raddiella* corrobora os dados de Carvalho (2013) e Oliveira *et al.* (2014).

O gênero *Diandrolyra*, aqui representado por duas (*D. bicolor* Stapf e *D. tatiana* Soderstr. & Zuloaga) de suas três espécies, foi recuperado com altos valores de

suporte em todas as análises aqui realizadas. Difere de *Parodiolyra* e *Raddiella* por aspectos vegetativos e estrutura das inflorescências, as quais são racemosas e geralmente se desenvolvem em colmos diferenciados, com uma única folha que protege e esconde a inflorescência (Soderstrom & Calderón, 1974). As espiguetas femininas e masculinas são pouco dimórficas, sendo que as últimas possuem apenas dois estames, ao invés três, como ocorre nos demais membros da tribo (Soderstrom & Zuloaga, 1985; Stapf, 1906). As três espécies descritas para o gênero ocupam habitats fortemente sombreados na Mata Atlântica da Bahia a São Paulo, mas existem potenciais novas espécies, de delimitação complexa, que precisam ser melhor investigadas (Oliveira & Clark, 2009).

*Parodiolyra* e *Raddiella* são similares morfológicamente, tendo as inflorescências produzidas em colmos não diferenciados, com folhas totalmente desenvolvidas, diferindo especialmente pela presença de inflorescências de sexos separados em *Raddiella*, enquanto em *Parodiolyra* as inflorescências são bissexuadas (Judziewicz *et al.* 1999). Os dados aqui obtidos indicam que o primeiro é parafilético em relação ao segundo, tendo *P. micrantha* como a linhagem irmã do clado que inclui as demais espécies de *Parodiolyra* + *Raddiella*. Esses relacionamentos concordam com os resultados de Oliveira *et al.* (2014), embora a amostragem tenha sido reduzida nesse estudo, tanto com relação aos táxons, quanto ao número de marcadores utilizados. No presente trabalho, as demais espécies de *Parodiolyra* constituem um clado fortemente sustentado, incluindo a espécie-tipo do gênero, *P. ramosissima*, enquanto *Raddiella* foi constatado como parafilético na maioria das análises, exceto pelo *rpl32-trnL*.

Dórea *et al.* (2017) indicaram divergências na ectexina dos grãos de pólen em representantes dessa linhagem, sendo que *Diandrolyra*, com grãos microequinado-perfurados, também difere em relação a *Parodiolyra* e *Raddiella*, com grãos

microequinado-areolados). Esses autores afirmaram que padrões da ectexina podem ser úteis na inferência de relações evolutivas em alguns grupos de Olyreae, e Ferreira et al. (in prep.) confirmaram tais informações em Parianinae, e Oliveira et al. (in prep.) verificaram divergências polínicas na linhagem *Raddia-Sucrea* em Olyrinae. Tais caracteres não foram explorados satisfatoriamente na linhagem alvo desse trabalho até o momento, o que deve ser feito em estudos posteriores.

#### 4.4. Incertezas quanto à circunscrição de *Raddiella*

Dentre as oito espécies atualmente aceitas para *Raddiella*, apenas três foram incluídas neste estudo: *R. esenbeckii*, *R. malmeana* e *R. minima*. A ausência das demais espécies freatófitas nas análises ocorreu devido a diferentes motivos, especialmente: a) escassez de conhecimento sobre a real distribuição das espécies, sendo algumas reconhecidas apenas do material tipo; b) à dificuldade de recoletar as espécies em campo, tendo em vista que a maioria das que não foram amostradas ocorrem na região amazônica, bioma que historicamente apresenta grandes lacunas de conhecimento sobre sua flora (Cardoso et al. 2017); c) dificuldade/impossibilidade de obter DNA de qualidade nas amostras de herbário analisadas.

*Raddiella esenbeckii* e *R. minima* foram recuperadas como irmãs em todas as análises, enquanto *R. malmeana* só foi recuperada como irmã destas nas análises do *rpl32-trnL*. Os ramos de cada uma dessas linhagens são longos (Figs. 1, 2 e 3), indicando um grande acúmulo de mutações, portanto, é possível que o posicionamento de *R. malmeana* com outras *Parodiolyra* tenha sido gerado por atração de ramos longos, devido a um excesso de homoplasias na matriz do *rpl32-trnL*. Esse tipo de erro sistemático tende a ocorrer quando duas linhagens com ramos longos, separadas por um curto entrenó, podem ter adquirido bases idênticas aleatoriamente, as quais são

interpretadas como sinapomorfias (Bergstein, 2005), como parece ser o caso de *R. malmeana* no clado em questão.

*Raddiella* é um gênero marcado pelo porte reduzido das plantas, incluindo algumas das menores espécies conhecidas dentro de Bambusoideae (Soderstrom, 1984). Possui inflorescências axilares numerosas e bem desenvolvidas (Zuloaga & Judziewicz, 1991) além das espiguetas masculinas e femininas dispostas em diferentes inflorescências na planta (Soderstrom & Zuloaga, 1989) (Fig. 4). Algumas espécies são obrigatoriamente freatófitas, crescendo em rochas úmidas e bases de cachoeiras (Zuloaga & Judziewicz, 1991) com exceção de *R. esenbeckii*, *R. minima* e *R. vanessiae*, que habitam savanas secas e cerrados (Figs. 5 e 6). Estas são as únicas no gênero a exibir nictinastia, ou “movimentos de sono” (Zuloaga & Judziewicz, 1991; Judziewicz & Sepsenwol, 2007), embora esse mecanismo seja comum a vários outros gêneros de Olyreae (Judziewicz *et al.*, 1999; Oliveira, 2006), caracterizado por movimentos rítmicos nos quais as lâminas foliares dobram durante a noite ou sob estresse hídrico (Kerbaui, 2004), normalmente associado a funções como proteção, economia de água e maximização da fotossíntese em condições adversas (Rodrigues, 2006). Nesse sentido, a presença desse caráter nesse grupo de espécies em *Raddiella* parece estar ligada ao seu habitat e consequente demanda de redução da perda de água para o ambiente.

O clado *R. minima* + *R. esenbeckii*, fortemente sustentado neste estudo, pode ser caracterizado por lâminas foliares firmes e fortemente assimétricas, enquanto as demais espécies do gênero (as freatófitas) possuem lâminas finamente membranosas e levemente assimétricas, sendo similares também por apresentarem lâmina foliar oval-triangular com base truncada e ápice acuminado, com espiguetas masculinas presentes nas inflorescências terminais e as femininas nas inflorescências axilares (Zuloaga & Judziewicz, 1991).

Contrariando Oliveira *et al.* (2014), onde *Raddiella malmeana* foi recuperada como irmã de *Raddia* na análise do ITS, mesmo que sem suporte, no presente estudo nenhum relacionamento entre as espécies de *Raddiella* e *Raddia* foi recuperado. No que diz respeito à caracterização morfológica, *Raddiella malmeana* difere das outras espécies amostradas desse gênero principalmente pelo hábito, uma vez que estas habitam ambientes constantemente úmidos, enquanto *R. minima* e *R. esenbeckii* são encontradas em savanas e cerrados, ambientes caracteristicamente secos (Zuloaga & Judziewicz, 1991). Além disso, *R. malmeana* não exhibe nictinastia e apresenta lâminas foliares levemente simétricas com base aguda (vs. movimentos de nictinastia e lâminas foliares fortemente assimétricas com base truncada em *R. minima* e *R. esenbeckii*) (Zuloaga & Judziewicz, 1991), o que reforça a hipótese de relação entre a nictinastia e o habitat das espécies.

Contudo, apesar de tais divergências com relação às espécies amostradas, *Raddiella malmeana* possui as características diagnósticas supracitadas do gênero, ao passo que não apresenta similaridades morfológicas com *Parodiolyra*, além daquelas comuns ao grande clado. Assim sendo, diante do posicionamento conflitante dessa espécie entre as análises do *rpl32-trnL* e a dos demais marcadores, não é possível inferir seu posicionamento no clado *Parodiolyra-Raddiella* e, conseqüentemente, o monofiletismo ou não de *Raddiella*. Para tomar qualquer decisão, antes é necessário incluir as demais espécies de *Raddiella* nas análises. Além disso, o uso de marcadores mais conservados pode ser mais apropriado para reconstruir os relacionamentos neste clado, tendo em vista o elevado número de homoplasias observado na maioria dos marcadores plastidiais analisados (exceto no *ndhF*).

#### **4.5. O parafiletismo de *Parodiolyra* e suas implicações taxonômicas**

O parafiletismo de *Parodiolyra* foi sugerido pela primeira vez por Oliveira *et al.* (2014), com base apenas em *P. micrantha* e *P. ramosissima*, sendo o mesmo confirmado no presente trabalho, com a inclusão de *P. lateralis* e *P. luetzelburgii*. Duas linhagens independentes emergiram com suporte máximo em todas as análises, sendo *P. micrantha* irmã do clado formado pelas demais espécies de *Parodiolyra* + *Raddiella* (Figs. 1, 2, 3). *P. lateralis* e *P. luetzelburgii* são bastante similares morfológicamente, o que pode estar relacionado a uma estruturação geográfica, uma vez que ambas ocorrem no norte da América do Sul, enquanto *P. ramosissima* é endêmica da Bahia (Soderstrom & Zuloaga 1989) (Figs. 7 e 8).

Acredita-se que *Parodiolyra lateralis*, *P. luetzelburgii* e *P. ramosissima* compartilhem dispersão zoocórica, aparentemente externa nas duas primeiras devido a secreções pegajosas dos micro-tricomas no ápice do lema feminino, enquanto na última o lema é glabro e brilhante, sugerindo dispersão interna animal (Davidse 1987; Judziewicz *et al.*, 1999). E ainda, embora não tenha sido amostrada no presente estudo, *Parodiolyra aratituyopensis*, conhecida apenas para a Amazônia venezuelana, possui afinidades morfológicas com *P. lateralis*, *P. luetzelburgii* e *P. ramosissima*, principalmente pela ornamentação do antécio feminino (liso ou com fóveas circulares somente no ápice do lema e da pálea) (Grande Allende, 2011).

Descrita como parte de *Olyra*, *Parodiolyra micrantha* sempre foi considerada de morfologia atípica dentro do gênero, devido à presença de espiguetas femininas que desarticulam abaixo das glumas, entrenó conspicuo entre as mesmas e pedicelos filiformes (Soderstrom e Zuloaga 1989) (Fig. 9C, D e 10). Mesmo após sua transferência para *Parodiolyra* por Zuloaga & Davidse (1999) essa espécie também diferia bastante pelas folhas muito mais longas e inflorescências com grande número de espiguetas femininas e masculinas (Judziewicz *et al.* 1999). Compartilha maiores

similaridades morfológicas com *P. colombiensis* por serem as únicas a apresentar antécio feminino completamente foveolado (Zuloaga & Davidse 1999) (Fig.11 C, D).

Antécio feminino foveolado tem sido registrado para diferentes gêneros de Olyreae, variando pela maior ou menor profundidade das fôveas, assim como pela distribuição das mesmas nos antécio. A presença de tal caráter também parece ter evoluído de forma independente na tribo, uma vez que assim como em *Parodiolyra micrantha* e *P. colombiensis*, algumas espécies de espécies de *Olyra* apresentam antécio conspicuamente foveolado (Soderstrom & Zuloaga 1989), a exemplo de *O. filiformis* Trin., *O. longifolia* Kunth, *O. ecaudata* Trin. e *O. fasciculata* Trin. Em *Raddia* e *Sucrea* (Oliveira 2006) e algumas espécies de *Raddiella* (Judziewicz & Zuloaga 1991), entretanto, os antécios são apenas finamente foveolados e assim, a extensão desse caráter em outros gêneros de Olyrinae precisa ser melhor investigado, especialmente através de microscopia eletrônica de varredura.

Muitos bambus possuem mecanismos especializados para dispersão dos seus frutos e sementes, com adaptações refletidas na presença de inflorescências e espiguetas com morfologia especializadas (Davidse, 1987). Vasconcelos et al. (2005) observaram aves granívoras associadas à frutificação de taquaras na Cadeia do Espinhaço e após a análise do conteúdo do papo de um indivíduo de *Tiaris fuliginosus* (Thraupidae), foram encontradas cariopses de *P. micrantha*, além de outras gramíneas não identificadas. Esse pássaro é parcialmente migratório (Sigrist, 2013) e sua distribuição se sobrepõe à de *P. micrantha*, sugerindo uma possível relação entre animal-planta no que diz respeito à dispersão da espécie. Nesse sentido, a ampla distribuição de *P. micrantha* na região Neotropical pode estar ligada à eficiência nos mecanismos de dispersão e no comportamento de seus dispersores.



#### 4.6. Implicações taxonômicas

Com base nas informações das filogenias aqui apresentadas, a circunscrição do gênero *Parodiolyra* é confirmada, o qual passa a ser composto por quatro espécies (*P. lateralis*, *P. luetzelburgii*, *P. ramosissima* e *P. aratityopensis*). Adicionalmente, está sendo proposta a transferência de *Parodiolyra micrantha* e *P. colombiensis* para o novo gênero *Taquara* (Fig. 10), o qual passa a compor a linhagem *Diandrolyra-Raddiella-Parodiolyra* (Fig. 12), compartilhando os mesmos caracteres discutidos acima e diferindo pelos caracteres indicados a seguir.

#### Chave para os gêneros da linhagem *Diandrolyra*, *Parodiolyra*, *Raddiella* e *Taquara*

1. Inflorescências produzidas em colmos dimórficos..... *Diandrolyra*
- 1'. Inflorescências produzidas em colmos monomórficos.
  2. Espiguetas femininas e masculinas em inflorescências separadas..... *Raddiella*
  - 2'. Espiguetas femininas e masculinas na mesma inflorescência
    3. Antécio feminino com fôveas distribuídas apenas no ápice do lema e/ou pálea; espiguetas femininas com gluma inferior 5-9-nervadas, a superior 3-6-nervadas..... *Parodiolyra*
    - 3'. Antécio feminino completamente foveolado, espiguetas femininas com glumas 3-5-nervadas..... *Taquara*

***Taquara*** I.L.C Oliveira & R.P. Oliveira, **gen. nov.** ≡ *Parodiolyra micrantha*. Type: *Olyra micrantha* Kunth (≡ *Taquara micrantha* (Kunth) I.L.C Oliveira & R.P. Oliveira).

*Taquara* differs from other genera of tribe Olyreae by the panicles usually terminal, with male spikelets in the lower portion and female spikelets above, and female florets entirely foveolate.

Perenes. *Colmos* eretos, ramificados nos nós superiores, algumas vezes crescem inclinando-se sob a vegetação; entrenós cilíndricos, ocos e glabros; nós compressos, escuros, glabros a pubescentes. *Bainhas* estriadas ou não, castanhas ou estramíneas, glabras a densamente pubescentes; aurículas presentes ou ausentes no ápice. *Lígula* membranoso-ciliada, pequena ou conspícua. *Lâminas* oblonga-lanceoladas ou oval-lanceoladas, ápice acuminado, base simétrica ou assimétrica, truncada ou subcordada, margem ciliada, ou glabra ou escabra, nervura central proeminente ou não. *Inflorescência* paniculada, terminal, laxa, aberta ou difusa, com espiguetas femininas e masculinas nos nós inferiores, espiguetas masculinas ou femininas nos nós superiores; inflorescência axilar presente ou ausente; *ráquis* escabérula a hispida; *pedicelo* filiforme, não espesso. *Espiguetas femininas* ovais a elípticas, aristadas ou acuminadas, com entrenó entre as glumas, desarticulando abaixo das glumas, estipe entre as glumas presente ou ausente; *gluma inferior* escabra ou hispida, 3-5-nervada; *gluma superior* escabra ou hispida, 3-5-nervada. *Antécio* ovoide ou elipsoide, foveolado em toda a sua extensão, lema 5-nervado, piloso ou glabro. *Espiguetas masculinas* fusiformes a lanceoladas, lema acuminado ou aristado, escabro, palea escabra, 2-nervada.

Esse novo gênero foi nomeado com base no termo popular empregado aos bambus herbáceos no Brasil ("taquaras" ou "taquarinhas"). Inclui apenas duas espécies, uma amplamente distribuída na região Neotropical, enquanto a outra é restrita à região de Araracuara na Colômbia, sendo encontradas nas bordas de florestas e sub-bosques ou em planícies arenosas, respectivamente.

***Taquara colombiensis*** (Davidse & Zuloaga) ILC. Oliveira & R.P. Oliveira, comb. nov. baseada em *Parodiolyra colombiensis* Davidse & Zuloaga. Novon 9(4): 587, f. 1–2.

1999. TIPO: Colombia. Caquetá: Região de Araracuara, arredores da pista aérea, *D. Restrepo & A. Matapi* 467 (holótipo, COAH-017796; isótipos, COAH- 020068, MO-05102566).

*Distribuição e habitat* - Conhecida apenas a partir do material tipo, coletado no sudoeste da Colômbia em planícies arenosas (Zuloaga & Davidse, 1999) (Fig. 13).

***Taquara micrantha*** (Kunth) ILC. Oliveira & R.P. Oliveira, comb. nov. baseada em *Olyra micrantha* Kunth. Humboldt, Bonpland & Kunth, Nov. Gen. Sp.1:199. 1816 [= *Parodiolyra micrantha* (Kunth) Davidse & Zuloaga. Novon 9(4): 590. 1999]. TIPO: Venezuela. Amazonas: Maypures do Rio Orinoco, *Humboldt & Bonpland s.n.* (holótipo: P; isótipo: US-2877940 (fragm. ex P)).

*Distribuição e habitat* – Amplamente distribuída na América do Sul, do leste da Colômbia e Venezuela até a Costa Atlântica e Leste dos Andes, nas bordas de florestas e interior de mata (Soderstrom & Zuloaga, 1989) (Fig. 13).

#### **Chave para as espécies de *Taquara***

1. Lâminas foliares oblongo-lanceoladas, base simétrica, subcordada com face adaxial glabra; inflorescências axilares desenvolvidas, com espiguetas apenas masculinas, espiguetas masculinas e femininas aristadas..... *T. micrantha*
- 1'. Lâminas foliares oval-lanceoladas, base assimétrica, truncada, com face adaxial pilosa; inflorescências axilares ausentes ou pouco menores que as terminais, com espiguetas masculinas e femininas acuminadas..... *T. colombiensis*

#### **Agradecimentos**

Os autores agradecem ao CNPq (484381 / 2010-5, 562349 / 2010-3, 563558 / 2010- 5 e 401526 / 2014-3) e FAPESB (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia - bolsa PNX0014 / 2009) pelo apoio financeiro para viagens de campo e trabalho de laboratório. À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pelas bolsas concedidas à ILCO, pela bolsa PDJ à MLSC e de produtividade à RPO (PQ1), à FAPESB (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia) pela bolsa IC concedida à AOM e à CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pela bolsa PDJ concedida à CS. Aos amigos e colegas Domingo Cardoso e Fabrício Moreira Ferreira pelas fotos e Kaio Vinícius de Araújo Vidal e João Paulo da Silva Vieira pelas sugestões e auxílio com a literatura.

## 5. Referências

- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE transactions on automatic control* 19: 716–723.
- Baker, R. H., & DeSalle, R. 1997. Multiple sources of character information and the phylogeny of Hawaiian drosophilids. *Systematic biology*, 46: 654–673.
- Bergsten, J. 2005. A review of long-branch attraction. *Cladistics*, 21: 163-193.
- BPG (Bamboo Phylogeny Group). 2012. An updated tribal and subtribal classification of the bamboos (Poaceae: Bambusoideae). In: *Proceedings of the 9th World Bamboo Congress, 10–12 April 2012, Antwerp, Belgium*, pp. 3–27.
- Calderón, C.E., Soderstrom, T.R. 1980. The Genera of Bambusoideae (Poaceae) of the American Continent: Keys and Comments. *Smithson. Contrib. Bot.* 44: 1–27.  
doi:10.5479/si.0081024X.44
- Cardoso, D., Särkinen, T., Alexander, S., Amorim, A. M., Bittrich, V., Celis, M., Daly, D. C., Fiaschi, P., Funk, V. A., Giacomini, L. L., Goldenberg, R., Heiden, G.,

- Iganci, J., Kelloff, C. L., Knapp, S., Cavalcante de Lima, H., Machado, A. F. P., dos Santos, Rubens M., Mello-Silva, R., Michelangeli, F. A., Mitchell, J., Moonlight, P., de Moraes, P. L. R., Mori, S. A., Nunes, T. S., Pennington, Terry D., Pirani, J. R., Prance, G. T., de Queiroz, L. P., Rapini, A., Riina, R., Rincon, C. A. V., Roque, N., Shimizu, G., Sobral, M., Stehmann, J. R., Stevens, W. D., Taylor, C. M., Trovó, M., van den Berg, C., van der Werff, H., Viana, P. L., Zartman, C. E., Forzza, R. C. 2017. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 10.1073/pnas.1706756114. Disponível em: <<http://www.pnas.org/content/early/2017/09/12/1706756114.abstract>>.
- Carvalho, M.L.S. 2013. Estudos Biossistemáticos em *Piresia* Swallen (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia.
- Carvalho, M. L. S., Oliveira, R. P. 2014. (2260) Proposal to conserve the name *Piresia* against *Reitzia* (Poaceae, Bambusoideae). *Taxon*, 63: 190-191.
- Clark, L.G. 1990. Diversity and biogeography of neotropical bamboos (Poaceae: Bambusoideae). *Acta Bot. Brasil.* 4: 125–132.
- Clark, L.G., Londoño, X., Ruiz-Sanchez, E. 2015. Bamboo taxonomy and habitat, in: *Bamboo*. Springer, pp. 1–30.
- Clayton, W.D., Renvoize, S.A. 1986. *Genera graminum. Grasses of the World.*, 13th ed.
- Cunningham, C.W. 1997. Can three incongruence tests predict when data should be combined? *Mol. Biol. Evol.* 14: 733–740.
- Davidse, G. 1987. Fruit dispersal in the Poaceae.
- Donoghue, M.J. 1985. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* 88: 172–181.

- Dórea, M.C., Oliveira, R.P., Banks, H., Santos, F.A.R. 2017. Sculptural elements on the ectexine surface of Poaceae pollen from Neotropical forests: patterns and implications for taxonomic and evolutionary studies in this family. *Bot. J. Linnean Soc.* XX:1–30.
- Doyle, J.J., Doyle, J.L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem. Bull.* 19: 11–15.
- Duminil, J., Di Michele, M. 2009. Plant species delimitation: A comparison of morphological and molecular markers. *Plant Biosystems* 143: 528–542.
- Erixon, P., Svennblad, B., Britton, T., Oxelman, B. 2003. Reliability of Bayesian posterior probabilities and bootstrap frequencies in phylogenetics. *Syst. Biol.* 52: 665–673.
- ESRI. 2012. Arcmap 10.1. ESRI, Redlands, California.
- Farris, J.S., Källersjö, M., Kluge, A.G., Bult, C. 1994. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10: 315–319.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791.
- Ferreira, F.M. 2012. Filogenia da subtribo Parianinae e sistemática de *Eremitis* Döll (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia.
- Fisher, A.E.; Triplett, J.K.; Ho, C.; Schiller, A.D.; Oltrogge, K.A.; Schroder, E.S.; Kelchner, S.A. & Clark, L.G. 2009. Paraphyly in the bamboo subtribe Chusqueinae (Poaceae: Bambusoideae), and a revised infrageneric classification for *Chusquea*. *Systematic Botany* 34: 673–683.

- Fisher, A. E., Lynn G. C. & Kelchner, S. A. 2014. Molecular Phylogeny Estimation of the Bamboo Genus *Chusquea* (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae) and Description of Two New Subgenera. *Sistematic Botany* 39.
- Fitch, W.M. 1971. Towards defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Syst. Zool.* 20: 406–416.
- GPWG (Grass Phylogeny Working Group) 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 373–457.
- GPWG II (Grass Phylogeny Working Group II). 2012. New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C4 origins. *New Phytol.* 193: 304–312.
- Grande Allende, J.R. 2011. Novitates Agrostologicae, II. *Parodiolyra aratituyopensis*, un Nuevo Bambú Herbáceo del Sur de la Guayana Venezolana. *Novon A J. Bot. Nomencl.* 21: 40–43. doi:10.3417/2009022
- Hsiao, C., Chatterton, N.J., Asay, K.H., Jensen, K.B. 1995. Molecular phylogeny of the Pooideae (Poaceae) based on nuclear rDNA (ITS) sequences. *Theor. Appl. Genet.* 90: 389–398.
- Huelsenbeck, J.P., Ronquist, F., Nielsen, R., Bollback, J.P. 2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science* 294: 2310–2314.
- Judziewicz, E. J., Soreng, R. J., Davidse, G., Peterson, P. M., Filgueiras, T. S., & Zuloaga, F. O. 2000. Catalogue of New World Grasses (Poaceae): I. Subfamilies Anomochlooideae, Bambusoideae, Ehrhartoideae, and Pharoideae. *Contributions from the United States National Herbarium*, 1–128.

- Judziewicz, E.J., Clark, L.G. 2007. Classification and biogeography of New World grasses: Anomochlooideae, Pharoideae, Ehrhartoideae, and Bambusoideae. *Aliso* 23: 303–314.
- Judziewicz, E.J., Sepsenwol, S. 2007. The World's Smallest Bamboo: *Raddiella vanessiae* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae), A New Species From French Guiana. *J. Bot. Res. Inst. Texas* 1: 1–7.
- Judziewicz, E.J., Clark, L.G., Londoño, X., Stern, M.J., 1999. American bamboos, *Functional Ecology*. doi:10.2307/2389681
- Kelchner, S.A., BPG (Bamboo Phylogeny Group), 2013. Higher level phylogenetic relationships within the bamboos (Poaceae: Bambusoideae) based on five plastid markers. *Mol. Phylogenet. Evol.* 67: 404–413.
- Kellogg, E.A., 2015. Poaceae. In: Kubitzki, K. (Ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol. XIII. Springer, New York, pp. 1–416
- Kerbauy, G.B. 2004. *Fisiologia vegetal*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.
- Letunic, I., Bork, P., 2016. Interactive tree of life (iTOL) v3: an online tool for the display and annotation of phylogenetic and other trees. *Nucleic Acids Res.* 44: W242–W245.
- Longhi-Wagner, H.M. 2012. Poaceae: An overview with reference to Brazil. *Rodriguesia* 63: 89–100. doi:10.1590/S2175-78602012000100008
- López, A., Morrone, O. 2012. Phylogenetic studies in *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) and related genera: morphology and molecular (nuclear and plastid) combined analyses. *Syst. Bot.* 37: 671–676.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W., Schwartz, T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees, in: *Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, pp. 1–8.



- Nylander, J.A.A. 2004. MrModeltest. Program distributed by the author. Uppsala: Evolutionary Biology Centre.
- Oliveira, R.P. 2001. A tribo Olyreae (Poaceae: Bambusoideae) no estado da Bahia, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia.
- Oliveira, R.P. 2006. Estudos taxonômicos, filogenéticos e biosistemáticos em *Raddia Bertol.* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia, Brasil.
- Oliveira, R.P., Clark, L.G. 2009. A tiny new Brazilian species of *Diandrolyra* (Poaceae, Bambusoideae, Olyreae), with notes on the systematics of the genus. *Novon* 19: 209–214. doi:10.3417/2007067
- Oliveira, R.P., Longhi-Wagner, H.M., Jardim, J.G. 2011. Diversidade e conservação dos bambus herbáceos (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae) da Mata Atlântica, Brasil. In: Anais do Seminário Nacional "Bambu: estruturação da rede de pesquisa e desenvolvimento". 2ª Edição. Brasília: Universidade de Brasília. p. 62–66.
- Oliveira, R.P., Clark, L.G., Schnadelbach, A.S., Monteiro, S.H.N., Borba, E.L., Longhi-Wagner, H.M., Van den Berg, C. 2014. A molecular phylogeny of *Raddia* and its allies within the tribe Olyreae (Poaceae, Bambusoideae) based on noncoding plastid and nuclear spacers. *Mol. Phylogenet. Evol.* 78: 105–117. doi:10.1016/j.ympcv.2014.04.012
- Olmstead, R. G., Sweere, J. A. 1994. Combining data in phylogenetic systematics: an empirical approach using three molecular data sets in the Solanaceae. *Systematic Biology* 43: 467–481

- Olmstead, R. G., Reeves, P. A. 1995. Evidence for the polyphyly of the Scrophulariaceae based on chloroplast *rbcL* and *ndhF* sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 176–193.
- Penn, O., Privman, E., Ashkenazy, H., Landan, G., Graur, D., Pupko, T. 2010. GUIDANCE: a web server for assessing alignment confidence scores. *Nucleic Acids Res.* 38: W23–W28.
- Rambaut, A., Drummond, A.J. 2009. Tracer version 1.5. Computer program and documentation distributed by the author.
- Rodrigues, T.M. 2006. Anatomia e aspectos ultra-estruturais de pulvinos de leguminosas de cerrado. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, São Paulo.
- Scotland, R. W., Sweere, J. S., Reeves, P. A., Olmstead, R. G. 1995. Higher level systematics of Acanthaceae determined by chloroplast DNA sequences. *American Journal of Botany* 82: 266–275.
- Sigrist, T. 2013. Avifauna brasileira: guia de campo Avis Brasilis. Avis Brasilis Editora.
- Siqueiros-Delgado, M.E., Ainouche, M., Columbus, J.T., Ainouche, A. 2013. Phylogeny of the *Bouteloua curtipendula* complex (Poaceae: Chloridoideae) based on nuclear ribosomal and plastid DNA sequences from diploid taxa. *Syst. Bot.* 38: 379–389.
- Soderstrom TR, Calderón CE. 1974. Primitive forest grasses and evolution of the Bambusoideae. *Biotropica* 6: 141-153.
- Soderstrom, T.R. 1984. In quest of the pygmy bamboos. *Bull. Fairchild Trop. Gard* 39: 6–12.
- Soderstrom, T.R., Zuloaga, F.O. 1985. *Diandrolyra tatarianae* (Poaceae: Olyreae), a new herbaceous bamboo from Brazil. *Brittonia* 37: 1–5.

- Soderstrom, T.R., Zuloaga, F.O. 1989. A Revision of the Genus *Olyra* and the New Segregate Genus *Parodiolyra* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). *Smithson. Contrib. Bot.* 69: 1–79. doi:10.5479/si.0081024X.69
- Soreng, R.J., Peterson, P.M., Romaschenko, K., Davidse, G., Zuloaga, F.O., Judziewicz, E.J., Filgueiras, T.S., Davis, J.I., Morrone, O. 2015. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *J. Syst. Evol.* 53: 117–137. doi:10.1111/jse.12150
- Sorenson, M.D., Franzosa, E.A. 2007. TreeRot, version 3. Boston University, Boston, MA.
- Staden, R., Beal, K.F., Bonfield, J.K. 1999. The Staden package, 1998. *Bioinformatics methods and protocols.* 115–130.
- Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688–2690.
- Stamatakis, A., Hoover, P., Rougemont, J. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers. *Systematic Biology* 57: 758–771.
- Stapf, O. 1906. XI.—Decades Kewenses, decades XL. XLI. *Bull. Misc. Inform.* 1906: 71-78.
- Swallen, J.A. 1948. Gramineae in Plant explorations in Guiana in 1944, chiefly to the Tafelberg and the Kaieteur Plateau. *Bull. Torrey Bot. Club* 75: 56–115.
- Swofford, D. L. 2002. *PAUP\**. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods). Version 4.0 Beta 10a. Sinauer Associated, Sunderland Massachusetts.
- Thiers, B. 2017. *Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff.* New York: New York Botanical Garden's Virtual Herbarium.

- Vasconcelos, M.F., Vasconcelos, A.P., Viana, P.L., Palú, L., Silva, J.F. 2005. Observações sobre aves granívoras (Columbidae e Emberizidae) associadas à frutificação de taquaras (Poaceae, Bambusoideae) na porção meridional da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais, Brasil. *Lundiana* 6: 75–77.
- Zhang, W., Clark, L.G. 2000. Phylogeny and classification of the Bambusoideae (Poaceae). In: Jacobs, S.W.L.; Everert, J. (Org.). *Grass Systematics and Evolution.*, p. 35–39.
- Zuloaga, F.O., Judziewicz, E.J. 1991. A Revision of *Raddiella* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78: 928–941.
- Zuloaga, F., Davidse, G. 1999. A new species and a new combination in the genus *Parodiolyra* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). *Novon* 9: 587–591.  
doi:10.2307/3392172
- Zuloaga, F.O., Judziewicz, E.J. 1991. A Revision of *Raddiella* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78: 928–941.

**Tabela 1:** Amostras utilizadas no presente estudo, com seus respectivos vouchers e números de acesso das sequências do ITS, *trnD-trnT*, *trnS-trnG*, *rpl32-trnL* e *ndhF* ao Genbank. (-----) indica os dados faltantes. (X0X0) indicam as amostras ainda não inseridas ao Genbank.

Espécie	VOUCHER	ITS	trnD-T	trnS-G	rpl32	ndhF
<b>Outgroup</b>						
<b>Buergersiochloinae</b>						
<i>Buergersiochloa bambusoides</i> Pilg.	<i>Dransfield, S. 1365</i>	<u>KC990734</u>	<u>FJ643988</u>	X0X0**	<u>KY612930</u>	----- AF182341.1
<b>Ingroup</b>						
<b>Parianinae</b>						
<i>Eremitis afimbriata</i> F.M. Ferreira & R.P. Oliveira	<i>Ferreira, F.M. 2196</i>	<u>KX016075</u>	<u>KX016043</u>	X0X0	<u>KY612894</u>	X0X0
<i>Eremitis linearifolia</i> Hollowell, F.M. Ferreira & R.P.Oliveira	<i>Ferreira, F.M. 2185</i>	<u>KX016085</u>	<u>KX016050</u>	-----	<u>KY612904</u>	X0X0
<i>Eremitis magnifica</i> F.M. Ferreira & R.P. Oliveira	<i>Ferreira, F.M. 2158</i>	<u>KX016086</u>	<u>KX016051</u>	-----	<u>KY612905</u>	X0X0
<i>Eremitis robusta</i> Hollowell, F.M. Ferreira & R.P.Oliveira	<i>Ferreira, F.M. 2215</i>	<u>KX016093</u>	<u>KX016056</u>	-----	<u>KY612912</u>	-----
<i>Pariana nervata</i> Swallen	<i>Oliveira, R.P. 1876</i>	<u>KX016099</u>	<u>KX016060</u>	X0X0	<u>KY612919</u>	X0X0
<i>Pariana pallida</i> Swallen	<i>Oliveira, R.P. 1194</i>	-----	<u>FJ644017</u>	X0X0	<u>KY612920</u>	-----
<i>Pariana vulgaris</i> Tutin	<i>Oliveira, R.P. 1844</i>	<u>KY674523</u>	<u>KY659797</u>	X0X0	X0X0	-----
<i>Parianella carvalhoi</i> (R.P. Oliveira & Longhi-Wagner) F.M. Ferreira & R.P. Oliveira	<i>Mota, A.C. 298</i>	<u>KX016105</u>	<u>KX016066</u>	X0X0	<u>KY612925</u>	X0X0
<i>Parianella lanceolata</i> (Trin.) F.M. Ferreira & R.P. Oliveira	<i>Oliveira, R.P. 681</i>	<u>KC990729</u>	<u>KC990763</u>	X0X0	X0X0	X0X0
<b>Olyrinae</b>						
<i>Arberella bahiensis</i> Soderstr. & Zuloaga	<i>JGJ s.n.</i>	<u>KC990700</u>	<u>KC990735</u>	X0X0**	X0X0	-----
<i>Cryptochloa capillata</i> (Trin.) Soderstr.	<i>CS 359 / RPO 969</i>	<u>KC990710</u>	<u>KC990745</u>	X0X0	X0X0	X0X0

<i>Cryptochloa decumbens</i> Soderstr. & Zuloaga	Sánchez-Ken, J.G. 664	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Diandrolyra bicolor</i> Stapf	Oliveira, R.P. 850	<u>KC990727</u>	<u>KC990761</u>	X0X0**	X0X0	X0X0
<i>Diandrolyra bicolor</i> Stapf	Oliveira, R.P.2278	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Diandrolyra tatianae</i> Soderstr. & Zuloaga	Oliveira, R.P.726	<u>KC990728</u>	<u>KC990762</u>	X0X0**	X0X0	X0X0
<i>Lithachne horizontalis</i> Chase	Viana, P.L. 5202	<u>KC990706</u>	<u>KC990741</u>	X0X0	X0X0	-----
<i>Lithachne pauciflora</i> (Sw.) P.Beauv.	Oliveira, R.P. 970	<u>KC990707</u>	-----	X0X0**	X0X0	-----
	Clark, L.G. 1297	-----	<u>KC990741</u>	-----	-----	-----
		-----	-----	-----	-----	U21978.1
<i>Olyra bahiensis</i> R.P.Oliveira & Longhi-Wagner	Oliveira, R.P. 977	<u>KC990705</u>	<u>KC990740</u>	X0X0**	X0X0	X0X0
<i>Olyra glaberrima</i> Raddi	Verveloet, R. 2206	<u>KC990702</u>	<u>KC990737</u>	X0X0**	X0X0	-----
<i>Olyra humilis</i> Nees	Longhi-Wagner, H.M. 8001	<u>KC990701</u>	<u>KC990736</u>	X0X0**	-----	-----
<i>Olyra latifolia</i> L.	Oliveira, R.P. 667	<u>KC990704</u>	<u>KC990739</u>	X0X0**	X0X0	-----
		-----	-----	-----	-----	U21971.1
<i>Parodiolyra lateralis</i> (J.Presl ex Nees) Soderstr. & Zuloaga	Londoño, X. & Clark, L. 898	-----	X0X0**	X0X0**	X0X0	X0X0
<i>Parodiolyra lateralis</i> (J.Presl ex Nees) Soderstr. & Zuloaga	Cardoso, D.B.O 3362	-----	-----	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Parodiolyra luetzelburgii</i> (Pilg.) Soderstr. & Zuloaga	Oliveira, R.P. 2330	-----	-----	-----	X0X0	X0X0
<i>Parodiolyra luetzelburgii</i> (Pilg.) Soderstr. & Zuloaga	Oliveira, R.P. 2335	-----	-----	-----	X0X0	X0X0
<i>Parodiolyra micrantha</i> (Kunth) Davidse & Zuloaga	Oliveira, R.P. 650	<u>KC990713</u>	<u>KC990748</u>	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Parodiolyra micrantha</i> (Kunth) Davidse & Zuloaga	Oliveira, R.P. 939	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Parodiolyra micrantha</i> (Kunth) Davidse & Zuloaga	Oliveira, R.P. 2258	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Parodiolyra micrantha</i> (Kunth) Davidse & Zuloaga	Oliveira, R.P. 2249	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Parodiolyra micrantha</i> (Kunth) Davidse & Zuloaga	Zanatta, M.	X0X0	X0X0	-----	X0X0	X0X0
<i>Parodiolyra micrantha</i> (Kunth) Davidse & Zuloaga	Oliveira, R.P. 2326	-----	X0X0	-----	X0X0	-----
<i>Parodiolyra micrantha</i> (Kunth) Davidse & Zuloaga	Oliveira, R.P. 2336	-----	X0X0	-----	X0X0	X0X0

<i>Parodiolyra ramosissima</i> (Trin.) Soderstr. & Zuloaga	<i>Oliveira, R.P.</i> 688	<u>KC990714</u>	<u>KC990749</u>	X0X0**	X0X0	X0X0
<i>Parodiolyra ramosissima</i> (Trin.) Soderstr. & Zuloaga	<i>Oliveira, R.P.</i> 2252	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Parodiolyra ramosissima</i> (Trin.) Soderstr. & Zuloaga	<i>Silva, C.</i> 426	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Piresia goeldii</i> Swallen	<i>Oliveira, R.P.</i> 1205	<u>KC990708</u>	<u>KC990743</u>	X0X0**	X0X0	-----
<i>Piresia sympodica</i> (Döll) Swallen	<i>Oliveira, R.P.</i> 1195	<u>KC990709</u>	<u>KC990744</u>	X0X0**	X0X0	-----
<i>Raddia angustifolia</i> Soderstr. & Zuloaga	<i>Oliveira, R.P.</i> 725	<u>KC990715</u>	<u>KC990750</u>	X0X0**	X0X0	-----
<i>Raddia brasiliensis</i> Bertol.	<i>Oliveira, R.P.</i> 972	<u>KC990716</u>	<u>KC990751</u>	X0X0**	-----	-----
<i>Raddia distichophylla</i> (Schrad. ex Nees) Chase	<i>Oliveira, R.P.</i> 601	<u>KC990717</u>	<u>KC990752</u>	X0X0**	X0X0	-----
		-----	-----	-----	-----	U22007.1
<i>Raddia guianensis</i> (Brongn.) Hitchc.	<i>Oliveira, R.P.</i> 911	<u>KC990718</u>	-----	X0X0**	X0X0	-----
	<i>Oliveira, R.P.</i> 993	-----	<u>KC990753</u>	-----	-----	-----
<i>Raddia lancifolia</i> R.P.Oliveira & Longhi-Wagner	<i>Oliveira, R.P.</i> 980	<u>KC990719</u>	<u>KC990754</u>	X0X0**	X0X0	-----
<i>Raddia megaphylla</i> R.P.Oliveira & Longhi-Wagner	<i>Oliveira, R.P.</i> 981	<u>KC990720</u>	<u>KC990755</u>	X0X0**	X0X0	-----
<i>Raddia portoi</i> Kuhlman	<i>Oliveira, R.P.</i> 1042	<u>KC990721</u>	<u>KC990751</u>	X0X0**	X0X0	-----
<i>Raddia soderstromii</i> R.P.Oliveira, Clark & Judz.	<i>Oliveira, R.P.</i> 722	<u>KC990722</u>	-----	X0X0**	X0X0	-----
	<i>Oliveira, R.P.</i> 993	-----	<u>KC990757</u>	-----	-----	-----
<i>Raddia stolonifera</i> R.P.Oliveira & Longhi-Wagner	<i>Oliveira, R.P.</i> 1078	<u>KC990723</u>	<u>KC990758</u>	X0X0**	X0X0	-----
<i>Raddiella esenbeckii</i> (Steud.) C.E. Calderón & Soderstr.	<i>Oliveira, R.P.</i> 664	<u>KC990712</u>	<u>KC990747</u>	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Raddiella esenbeckii</i> (Steud.) C.E. Calderón & Soderstr.	Longhi-Wagner, H.M. s/n	-----	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Raddiella esenbeckii</i> (Steud.) C.E. Calderón & Soderstr.	<i>Silva, J.B.</i> 1441	-----	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Raddiella esenbeckii</i> (Steud.) C.E. Calderón & Soderstr.	<i>Oliveira, R.P.</i> 1181	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Raddiella esenbeckii</i> (Steud.) C.E. Calderón & Soderstr.	<i>Silva, C.</i> 748	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Raddiella esenbeckii</i> (Steud.) C.E. Calderón & Soderstr.	Irwin, H. S. et al. 15566	-----	-----	-----	X0X0	X0X0
<i>Raddiella esenbeckii</i> (Steud.) C.E. Calderón & Soderstr.	<i>Silva, C.</i> 924	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0

<i>Raddiella esenbeckii</i> (Steud.) C.E. Calderón & Soderstr.	<i>Silva, C. 940</i>	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Raddiella malmeana</i> Zuloaga & Judz.	<i>Silva, J.B.1404</i>	<u>KC990711</u>	<u>KC990746</u>	X0X0	X0X0	X0X0
<i>Raddiella malmeana</i> Zuloaga & Judz.	<i>Londoño, X. 317</i>	X0X0	-----	-----	X0X0	-----
<i>Raddiella minima</i> Judz. & Zuloaga	<i>Viana, P.L.2712</i>	X0X0**	X0X0	X0X0**	-----	X0X0
<i>Raddiella minima</i> Judz. & Zuloaga	<i>Viana, P.L. 2634</i>	X0X0**	X0X0	X0X0**	-----	X0X0
<i>Sucrea maculata</i> Soderstr.	<i>Oliveira, R.P.851</i>	<u>KC990724</u>		X0X0**	X0X0	-----
	<i>L. Clark &amp; W. Zhang 1345</i>	-----	<u>FJ644061</u>	-----	-----	-----
		-----	-----	-----	-----	AF182343.1
<i>Sucrea monophylla</i> Soderstr.	<i>Oliveira, R.P.1072</i>	<u>KC990711</u>	<u>KC990759</u>	X0X0**	X0X0	X0X0
<i>Sucrea sampaiana</i> (Hitchc.) Soderstr.	<i>Oliveira, R.P. 991</i>	<u>KC990711</u>	<u>KC990760</u>	X0X0**	X0X0	-----



**Tabela 2:** Sequências dos *primers* e condições de amplificação da PCR para as regiões do DNA estudadas.

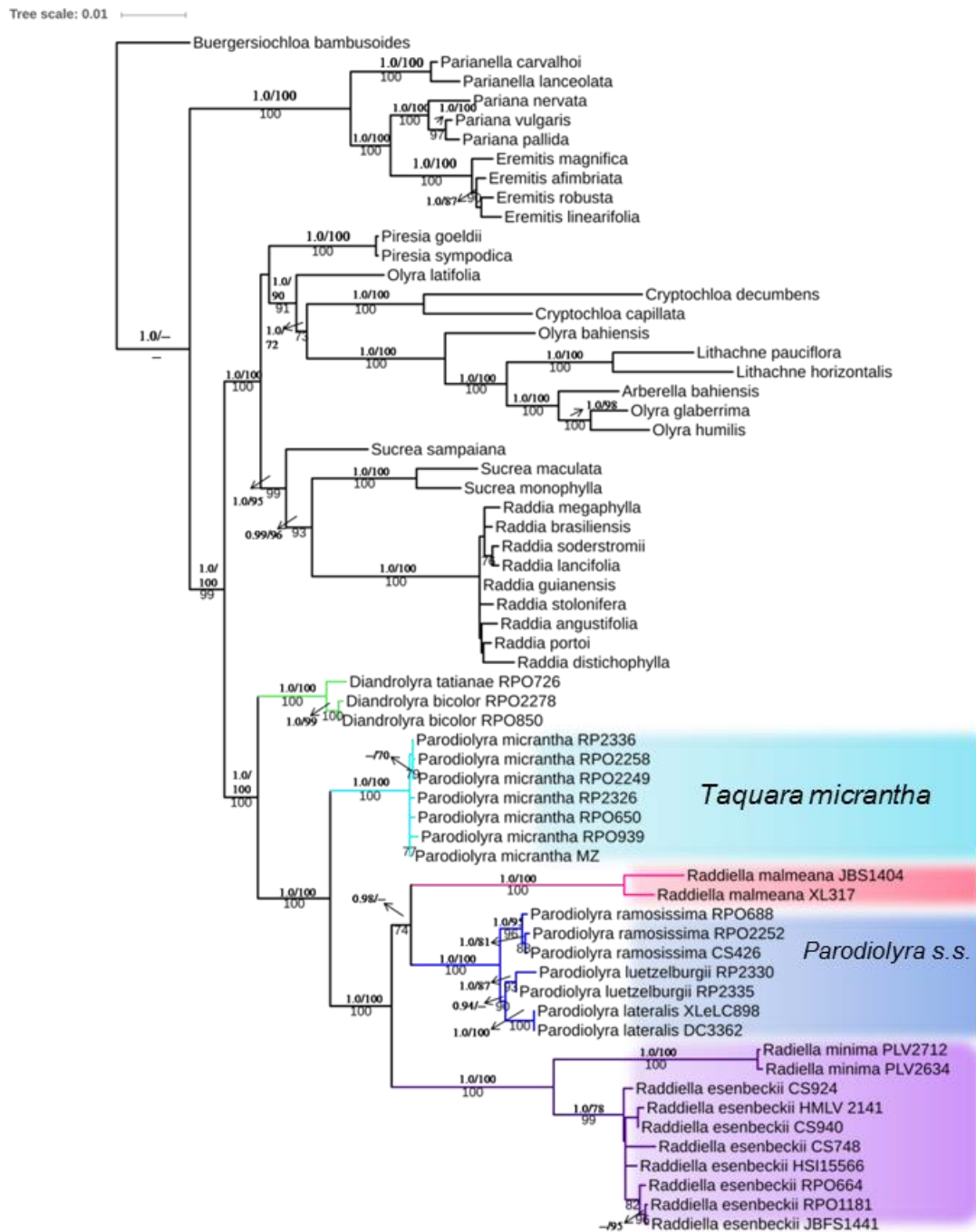
<i>Primer</i>	<i>Sequência</i>	<i>Referência</i>	<i>Condições de amplificação</i>
<i>ITS 92</i>	AAG GTT TCC GTA GGT GAA C	Desfeaux et al., 1996	1 ciclo de Desnaturação inicial: 94 °C a 3 min; 28 ciclos de Desnaturação: 94°C a 1 min; Anelamento 50 °C a 1 min e Extensão: 72 °C a 7 min; 1 ciclo de Extensão Final: 72 °C a 7 min.
<i>ITS 4</i>	TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC	White et al., 1990	
<i>trnD</i>	ACC AAT TGA ACT ACA ATC CC	Demesure et al. 1995	1 ciclo de Desnaturação inicial: 94 °C a 1 min; 30 ciclos de Desnaturação: 94°C a 30 seg.; Anelamento: 52 °C a 40 seg. e Extensão: 72 °C a 1 min e 10 seg.; 1 ciclo de Extensão Final: 72 °C a 5 min
<i>trnT</i>	CCC TTT TAA CTC AGT GGT A	Demesure et al. 1995	
<i>trnS</i>	AGA TAG GGA TTC GAA CCC TCG GT	Shaw et al., 2005	1 ciclo de Desnaturação inicial: 94 °C a 1 min; 30 ciclos de Desnaturação: 94°C a 30 seg.; Anelamento 52 °C a 40 seg. e Extensão: 72 °C a 1 min e 10 seg.; 1 ciclo de Extensão Final: 72 °C a 5 min
<i>trnG</i>	GTA GCG GGA ATC GAA CCC GCA TC	Shaw et al., 2005	
<i>rpl32</i>	CAG TTC CAA AAA AAC GTA CTT C	Shaw et al., 2007	1 ciclo de Desnaturação inicial: a 80 °C por 5 min; 30 ciclos de Desnaturação: 94°C por 1 min; Anelamento: 50 °C por 1 min e Extensão: 65 °C por 4 min; 1 ciclo de Extensão Final: 65 °C por 5 min
<i>trnL</i>	CTG CTT CCT AAG AGC AGC GT	Shaw et al., 2007	
<i>972F</i>	GTC TCA ATT GGG TTA TAT GAT G	Olmstead et al., 1994	1 ciclo de Desnaturação inicial: a 94 °C por 1 min; 35 ciclos de Desnaturação: 94°C por 30 seg.; Anelamento: 53 °C por 40 seg. e Extensão: 72 °C por 50 seg.; 1 ciclo de Extensão Final: 72 °C por 5 min
<i>1660R</i>	ATC CAA TGA ACA AAG TAA AAA	Aliscioni et al., 2003	

**Tabela 3:** Sumário das análises filogenéticas realizadas, a partir das quatro regiões do DNA plastidial e uma nuclear. Legenda: (N) número de amostras analisadas; (Matriz) tamanho da matriz alinhada; (NCIP) números de caracteres informativos para a parcimônia; (%CIP) percentual de caracteres informativos para a parcimônia; (ILD) resultado do teste de incongruência; (NAMP) número de árvores mais parcimoniosas; (CI) índice de consistência; (RI) índice de retenção. São fornecidos os valores de suporte para os clados formados, *bootstrap* para a MP, *bootstrap* para a MV e Probabilidade Posterior para a IB. (—) indica relacionamento não recuperado na análise.

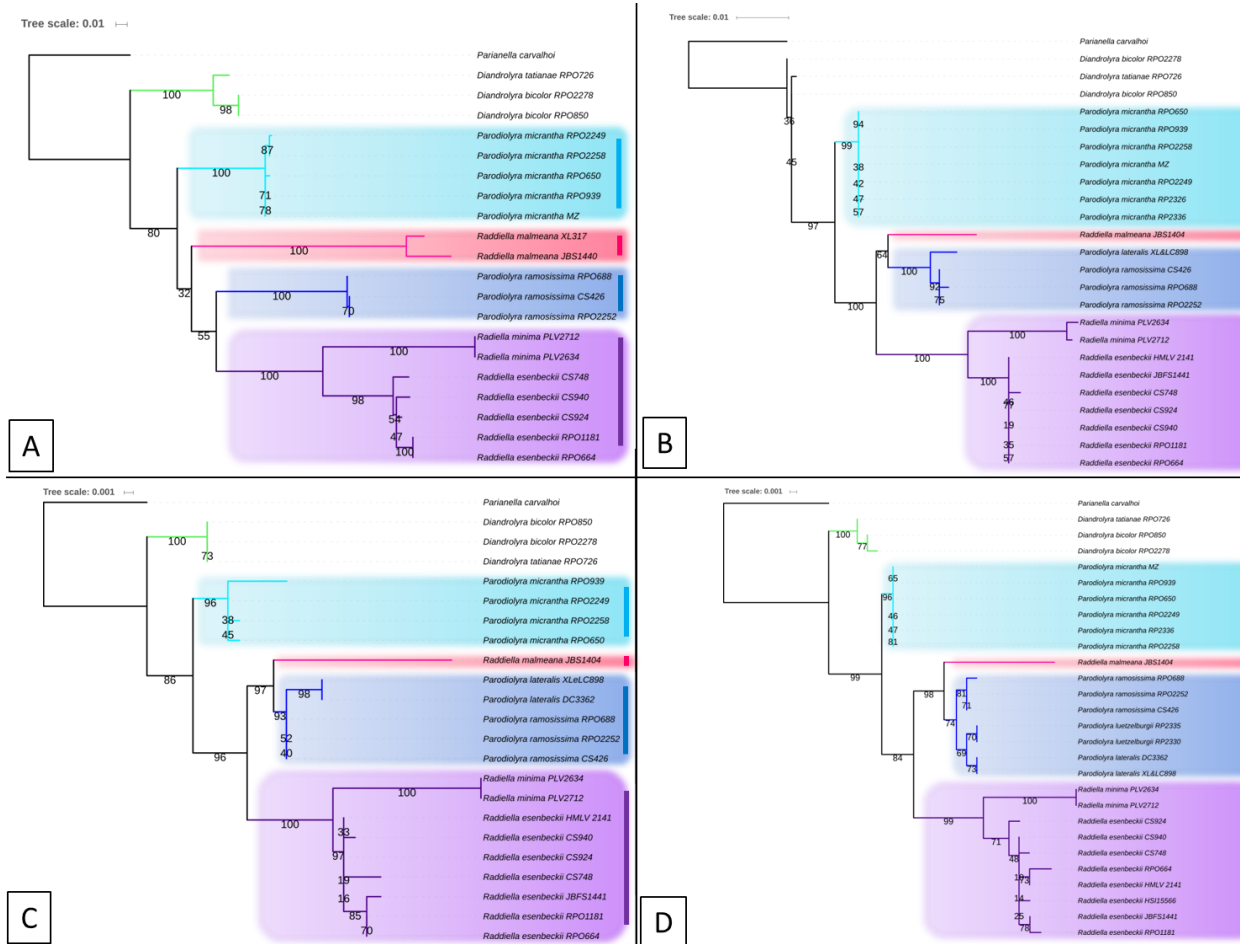
Região do DNA	N	Matriz	NCIP / %CIP	ILD	NAMP	Escore MP	CI	RI	<i>Olyrinae</i>	<i>Taquara micrantha</i>	<i>Parodiolyra</i>	<i>Parodiolyra</i> + <i>R. malmeana</i>	<i>R. malmeana</i> + ( <i>R. esenbeckii</i> + <i>R. minima</i> )
ITS	53	717	283 / 39,5	—	579	1045	0.56	0.80	64 / 73 / 0.82	100 / 100 / 0.99	100 / 100 / 1.0	— / — / —	— / — / —
<i>rpl32-trnL</i>	58	1112	185 / 16,6	—	390	390	0.79	0.94	86 / 92 / 1.0	99 / 100 / 1.0	0.93 / 99 / 1.0	— / — / —	73 / 97 / 0.88
Plastídios combinados	62	4344	574 / 13,2	0,002	905	1252	0.80	0.93	97 / 97 / 1.0	100 / 100 / 1.0	100 / 100 / 93	92 / 85 / 0.98	— / — / —
Plastídios e nuclear combinados	62	5061	857 / 16,9	0,144	10000	2306	0.69	0.88	100 / 99 / 1.0	100 / 100 / 1.0	100 / 100 / 1.0	69 / 74 / 0.98	— / — / —

**Tabela 4:** Sumário das regiões do DNA utilizadas e respectivos modelos empregados para cada partição na Inferência Bayesiana.

Regiões	Pb	Partições	Modelo escolhido para a Inferência Bayesiana
<i>rpl32-trnL</i>	54	<i>rpl32</i> : Códon 1	F81+G
	54	<i>rpl32</i> : Códon 2	HKY
	54	<i>rpl32</i> : Códon 3	GTR
	950	<i>rpl32-trnL</i>	GTR+G
<i>ndhF</i>	224	<i>ndhF</i> : Códon 1	GTR+G
	224	<i>ndhF</i> : Códon 2	GTR+G
	224	<i>ndhF</i> : Códon 3	HKY+I
<i>trnS-trnG</i>	405	tRNA-Ser	GTR+I
	189	<i>psbZ</i>	HKY+I
	338	<i>psbZ-trnG</i>	GTR+G
<i>trnD-trnT</i>	1628	<i>trnD-trnT</i>	GTR+G
<i>ITS</i>	282	<i>ITS 1</i>	GTR+G
	164	<i>5.8 S</i>	K80+I+G
	271	<i>ITS 2</i>	GTR+I+G

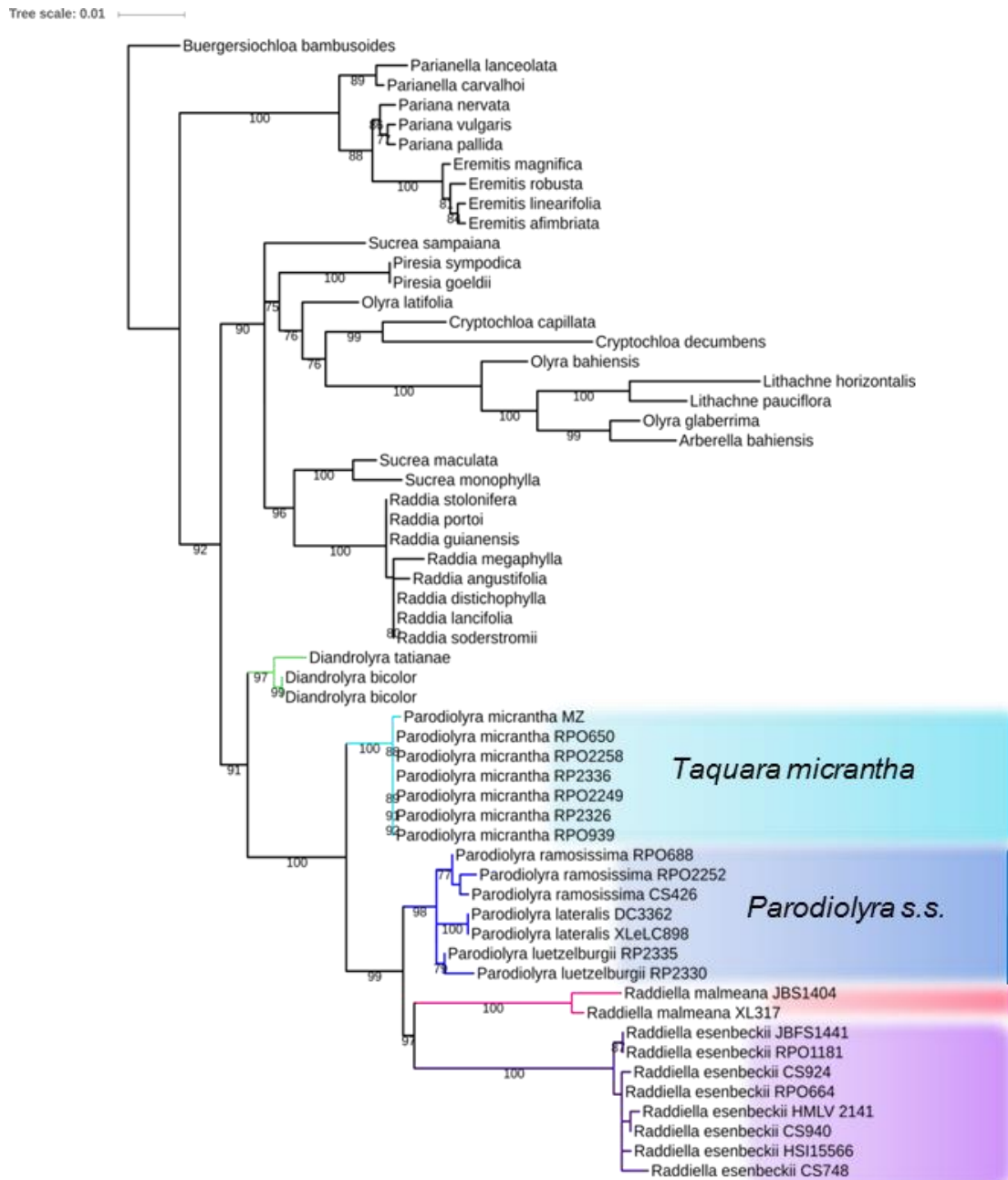


**Figura 1.** Árvore combinada geral (*trnD-trnT*, *trnS-trnG*, *rpl32-trnL*, *ndhF* e *ITS*) obtida através de Máxima Verossimilhança. Os números abaixo dos ramos indicam os valores de Bootstrap (%), 1000 replicações, números acima dos ramos indicam a Probabilidade Posterior da Bayesiana (valores >0.90) e Bootstrap da Parcimônia (valores > 70%).



**Figura 2.** Árvores provenientes da análise de Máxima Verossimilhança para os marcadores individuais. **A.**ITS; **B.** *trnD-trnT*; **C.** *trnS-trnG*; **D.** *ndhF*

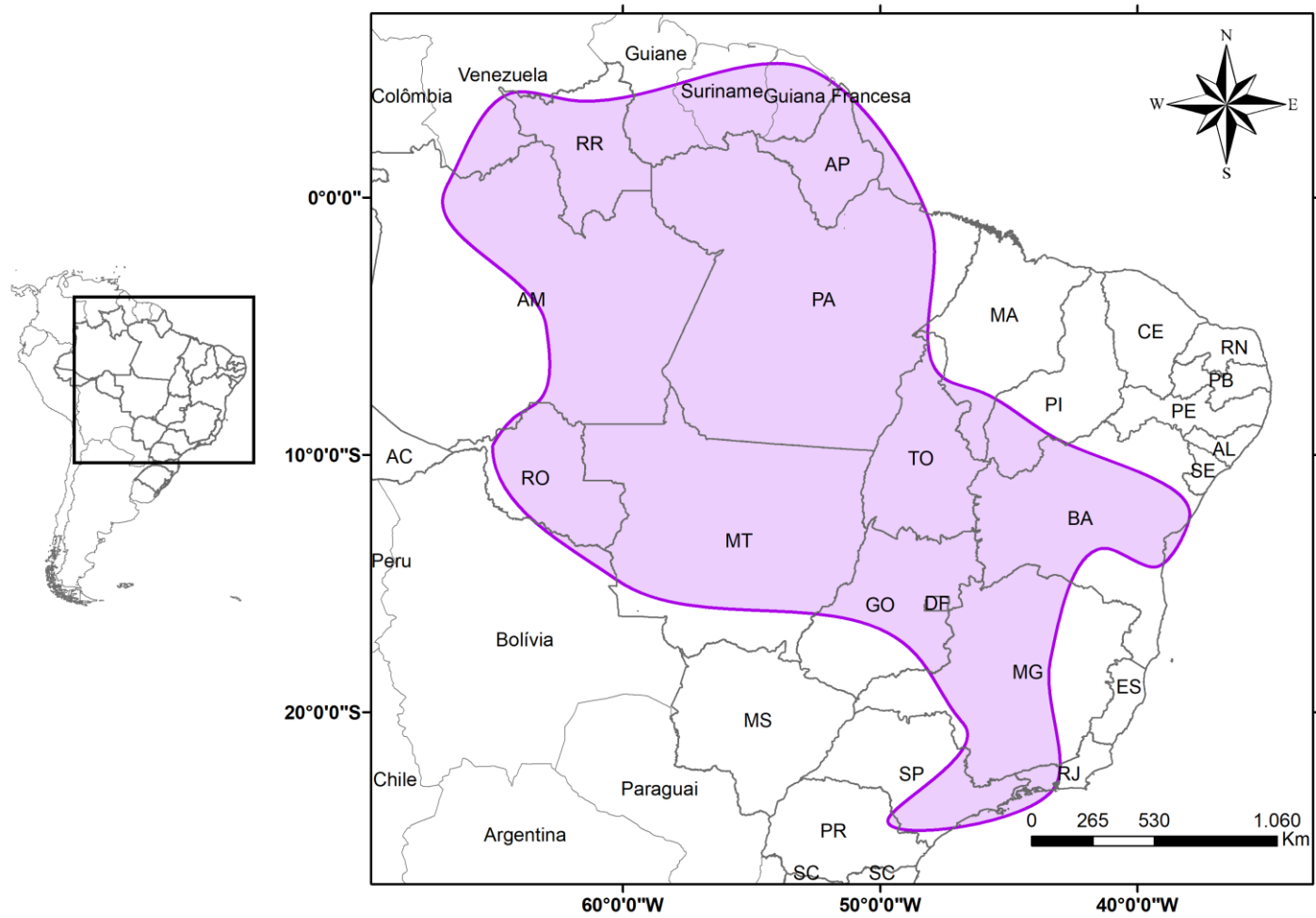
Números abaixo dos ramos indicam o valor de bootstrap.



**Figura 3.** Árvore mais verossímil obtida a partir da região plastidial *rpl32-trnL*. Os números abaixo dos ramos indicam os valores de Bootstrap (%), 1000 replicações.

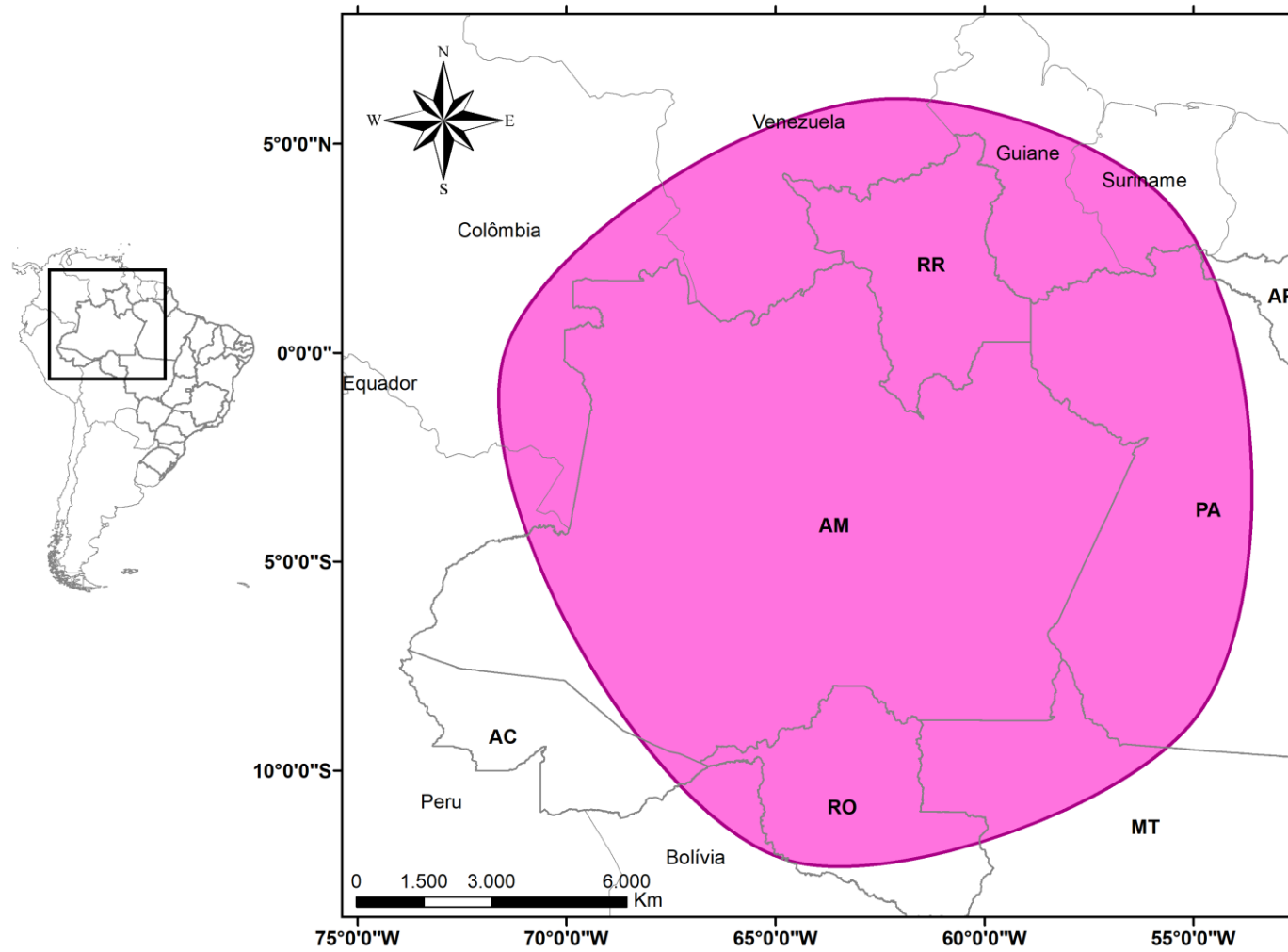


**Figura 4.** Hábito e detalhe da localização das espiguetas em *Raddiella esenbeckii*. Fotos por Reyjane Patrícia de Oliveira, E-Pedro Lage



**Figura 5.** Distribuição geográfica conhecida das espécies de *Raddiella* que habitam Savanas e Cerrados.



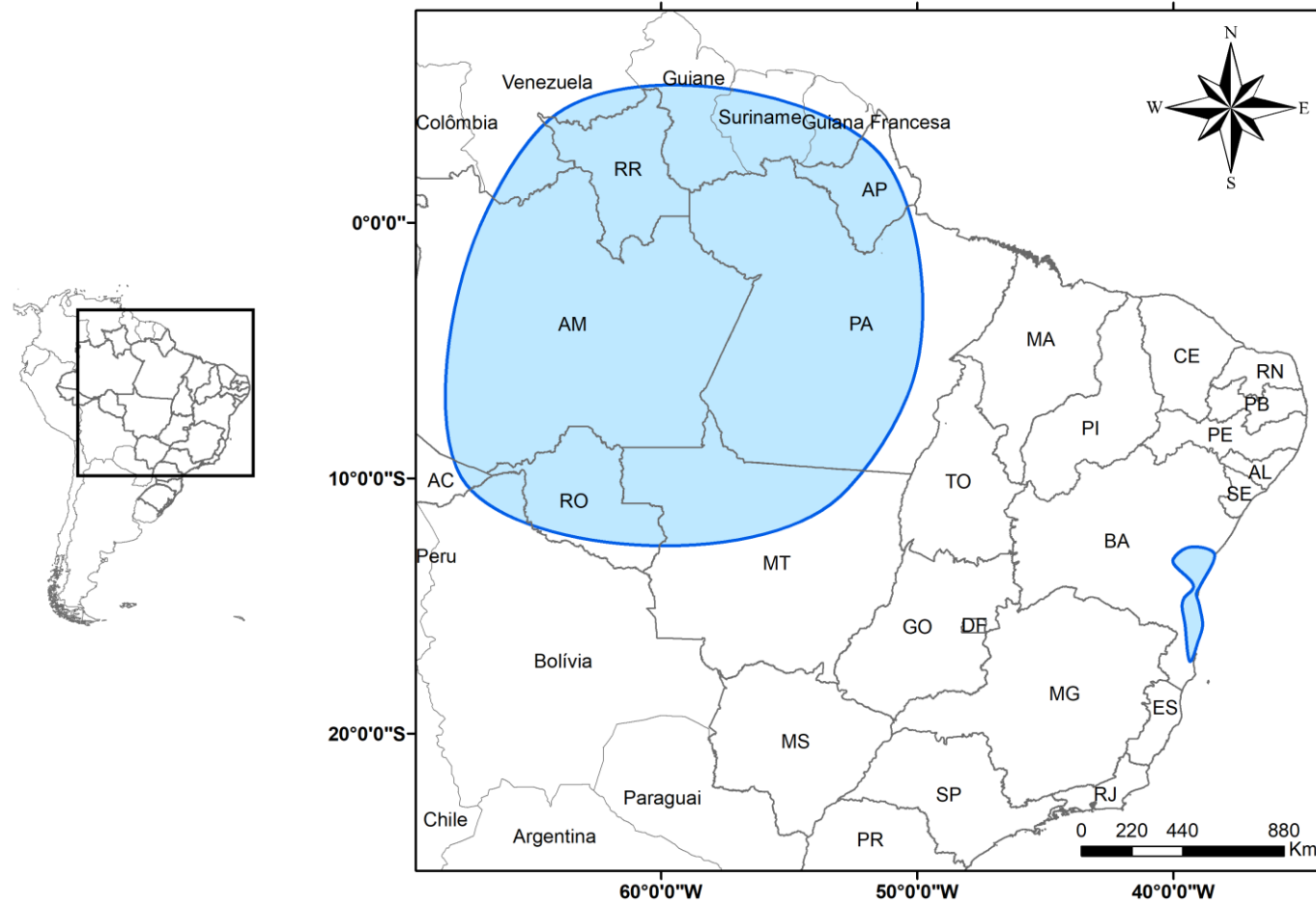


**Figura 6.** Distribuição geográfica conhecida das espécies freatófitas de *Raddiella*.



**Figura 7.** Hábito e detalhe das inflorescências em *Parodiolyra*. A e B- *Parodiolyra lateralis*, C e D- *Parodiolyra luetzelburgii*, E e F- *Parodiolyra ramosissima*. Fotos por Domingos Cardoso

(A)



**Figura 8.** Distribuição geográfica conhecida das espécies de *Parodiolyra*.



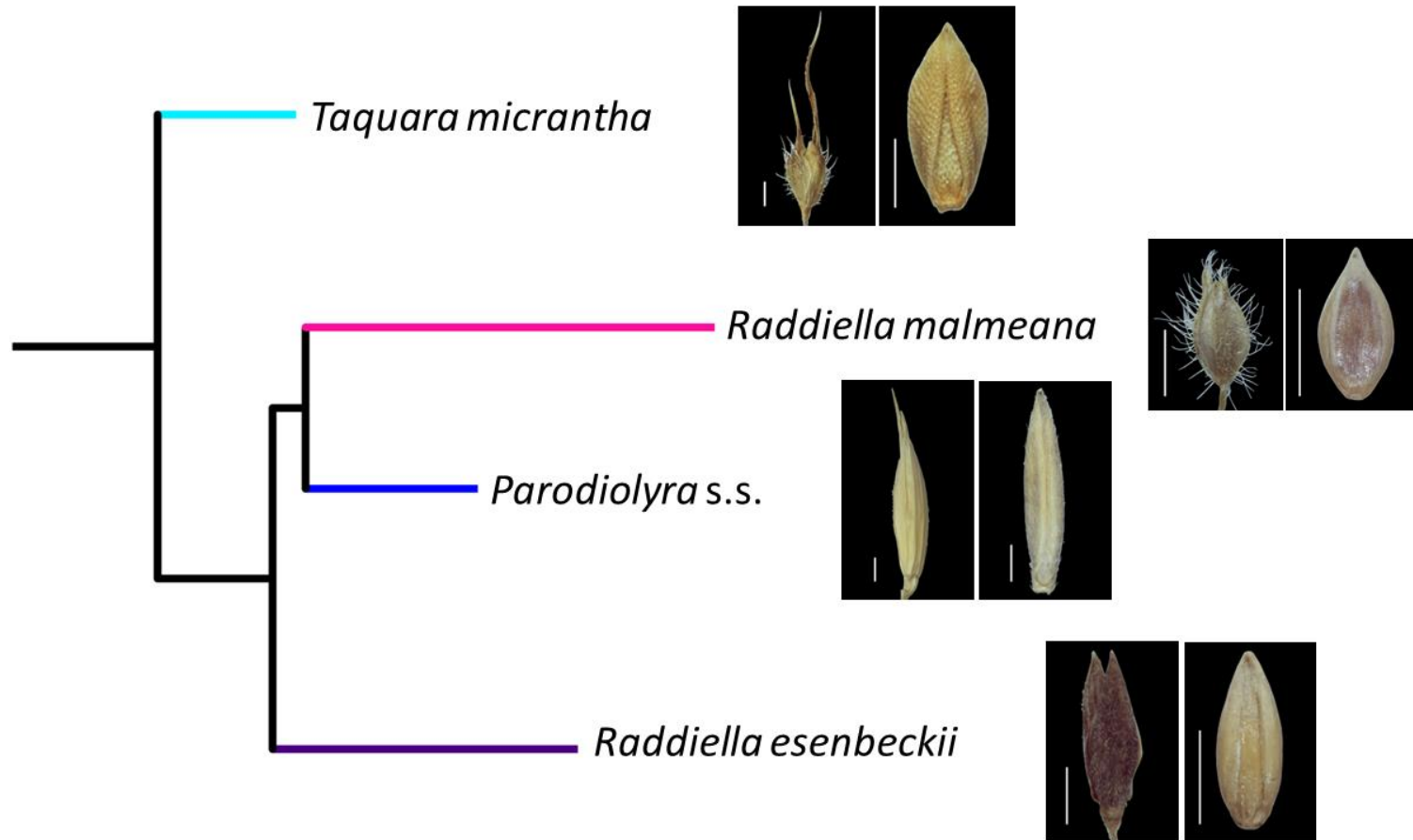
**Figura 9.** Comparação das espiguetas dos representantes de *Paradiolyra* e *Raddiella* analisados. **A.** *Paradiolyra lateralis* (Cardoso, D.B.O 3362); **B.** *P. luetzelburgii* (Oliveira, R.P. 2335); **C.** *P. micrantha* (L. P. Queiroz et al., 9429); **D.** *P. micrantha* (Oliveira, R.P. 2326); **E.** *P. ramosissima* (Silva, C. 426); **F.** *Raddiella esenbeckii* (Longhi-Wagner, H.M. 9451); **G.** *R. malmeana* (Silva, J.B.1404) e **H.** *R. minima* (Viana, P.L.2712)



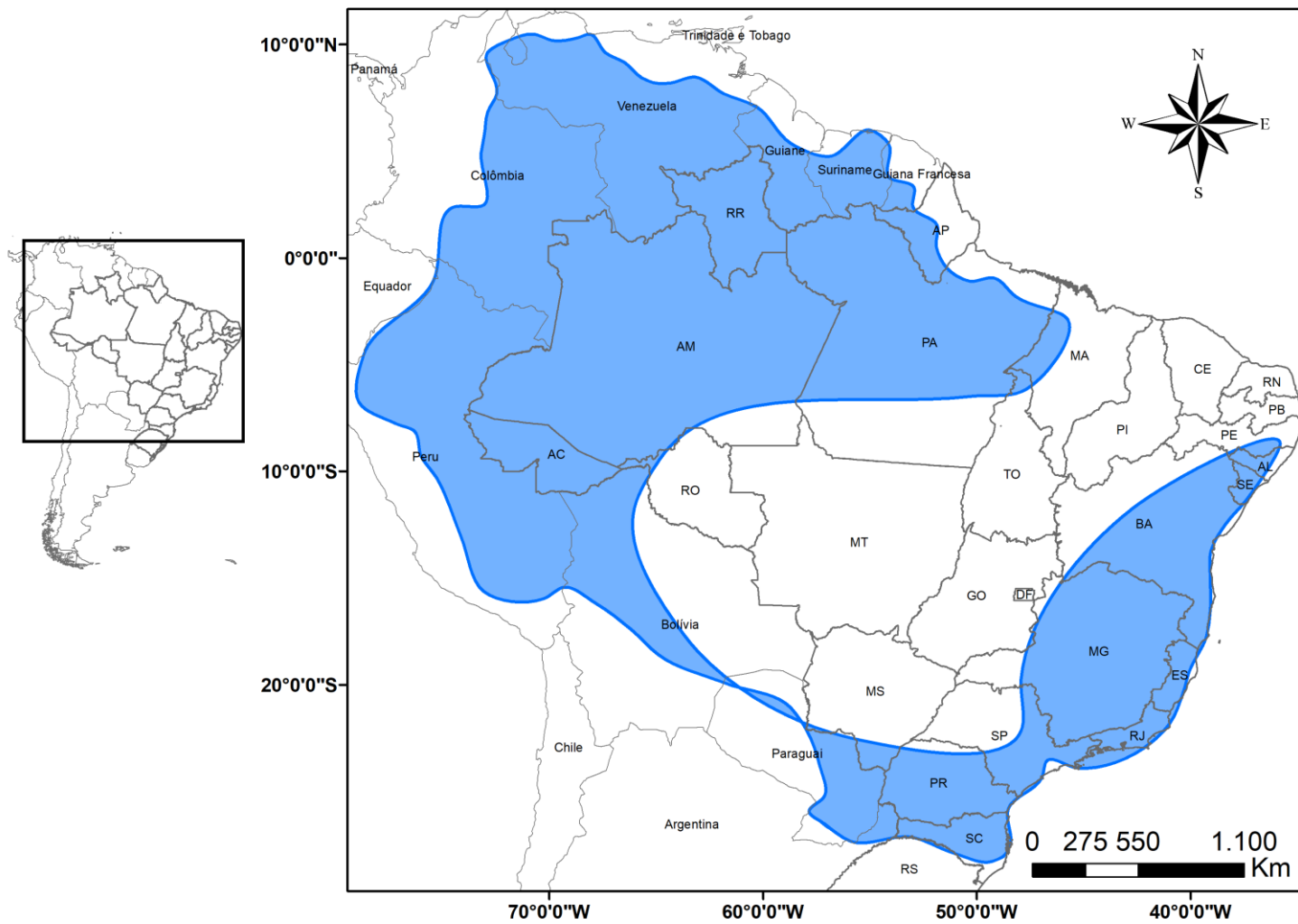
**Figura 10.** *Taquara micranta* ( $\equiv$  *Parodiolyra micranta*) A- Localização da inflorescência no colmo, B- Detalhe da disposição das folhas no colmo C- Detalhe da disposição das espiguetas femininas (porção superior) e masculinas (porção inferior) na inflorescência, D- Registro de visitante floral. Fotos por Reyjane Patrícia de Oliveira.



**Figura 11.** Comparação dos antécios femininos das espécies analisadas de *Paradiolyra* e *Raddiella*. **A.** *Paradiolyra lateralis* (Cardoso, D.B.O 3362); **B.** *P. luetzelburgii* (Oliveira, R.P. 2335); **C.** *P. micrantha* (L. P. Queiroz et al., 9429); **D.** *P. micrantha* (Oliveira, R.P. 2326); **E.** *P. ramosissima* (Silva, C. 426); **F.** *Raddiella esenbeckii* (Longhi-Wagner, H.M. 9451); **G.** *R. malmeana* (Silva, J.B.1404) e **H.** *R. minima* (Viana, P.L.2712).



**Figura 12.** Sumário dos relacionamentos recuperados, detalhe das inflorescências e antécios femininos.



**Figura 13.** Distribuição geográfica conhecida do gênero *Taquara*.



## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nas últimas décadas, a análise de dados moleculares têm contribuído de maneira significativa para a compreensão dos padrões de evolução em grupos de plantas, além de auxiliar na delimitação de táxons em diferentes níveis hierárquicos. Nesse sentido, os dados obtidos no presente trabalho demonstraram a utilidade das sequências do DNA nuclear e plastidial para o entendimento das relações inter e intragenéricas na tribo Olyreae, mais especificamente na subtribo Olyrinae, esclarecendo relacionamentos apontados, mas sem resolução, em estudos prévios envolvendo o grupo.

O aumento da amostragem na subtribo permitiu confirmar a ocorrência das quatro linhagens previamente indicadas para o grupo, todas elas bem sustentadas e formadas pelos gêneros *Raddia-Sucrea*; *Piresia-Reitzia*; *Olyra-Cryptochloa-Lithachne-Arberella*; e *Diandrolyra-Parodiolyra-Raddiella*, sendo a última foco do presente trabalho e a primeira que divergiu na evolução de Olyrinae. A linhagem de *Raddia-Sucrea* é irmã do clado formado pelas duas outras linhagens, cuja relação interna não foi sustentada, ao contrário do que foi indicado em estudos anteriores.

O monofiletismo de *Cryptochloa* foi recuperado pela primeira vez como parte do presente trabalho, o qual está incluído na linhagem de *Olyra*. Os gêneros dessa linhagem têm ampla distribuição na América Central e Norte da América do Sul e muitas espécies ainda estão ausentes nas filogenias. Assim, sem dúvida demandam ampliação de amostragem para o entendimento das relações nessa linhagem, como parte de estudos posteriores.

*Diandrolyra* foi reafirmado como grupo irmão do clado formado por *Parodiolyra-Raddiella*, com alto suporte em todas as topologias. Esse também é um gênero ainda pouco estudado, e embora bem definido pela morfologia, apresenta muitos

problemas de delimitação entre as espécies. Assim, faz-se necessário o desenvolvimento de novos estudos a fim de melhor compreender a taxonomia e as relações internas do mesmo.

O presente trabalho foi satisfatório em definir a circunscrição de *Parodiolyra*, o qual não é um gênero monofilético em sua delimitação atual, devido ao fato de *P. micrantha* pertencer a uma linhagem independente, que é irmã do clado formado pelas demais espécies do gênero + as espécies de *Raddiella*. A partir de tais evidências moleculares com caracteres morfológicos diagnósticos, especialmente a presença de antécio feminino conspicuamente foveolado é aqui proposta a transferência dessa espécie para o novo gênero aqui descrito (*Taquara* I.L.C.Oliveira & R.P.Oliveira), o qual inclui também *P. colombiensis* em sua delimitação, com base nas similaridades morfológicas com *P. micrantha*. Com isso, *Parodiolyra* torna-se monofilético e tem alto suporte (incluindo *P. ramosissima*, *P. lateralis*, *P. luetzelburgii* e *P. aratityopensis*), tendo *Raddiella* como grupo irmão.

Quanto a *Raddiella*, não foi possível no presente trabalho compreender mais claramente se o mesmo representa um gênero monofilético ou não, devido às incongruências detectadas no posicionamento de *R. malmeana*. Um clado altamente sustentado é composto por *R. minima* + *R. esenbeckii*, espécies características de ambientes secos. No entanto, *R. malmeana*, que difere das demais pela ocorrência em ambientes muito úmidos, ora como irmão das mesmas (nas análises do espaçador plastidial *rpl32-trnL*) ou como irmão das espécies de *Parodiolyra* em todas as demais análises. São necessários estudos complementares com a inclusão de outras espécies freatófitas do gênero e a utilização de marcadores mais conservados a fim de melhor compreender a circunscrição desse gênero.

Os bambus herbáceos são ainda pouco conhecidos e possuem potencial econômico pouco explorado, com representantes utilizados como ornamentais e para fins medicinais. Nesse sentido, este trabalho possui grande importância ao ampliar o conhecimento a respeito do grupo, sendo as informações aqui apresentadas um ponto de partida para a realização de estudos aplicados, que visem sua utilização e/ou sua conservação. Esse estudo também cumpre seu papel de maneira decisiva, uma vez que a identificação de novos gêneros e espécies de plantas é considerada ainda tão relevante na atualidade quanto o descobrimento de novos genes ou funções genéticas, o que tem sido crucial para guiar esforços conservacionistas, especialmente em países desenvolvidos.