



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS

ANTÔNIO DE PÁDUA GOMES DE OLIVEIRA FILHO

FILOGENIA MOLECULAR DO CLADO XÉRICO DE PITCAIRNIOIDEAE
(BROMELIACEAE)

Recife

2022

ANTÔNIO DE PÁDUA GOMES DE OLIVEIRA FILHO

FILOGENIA MOLECULAR DO CLADO XÉRICO DE PITCAIRNIOIDEAE
(BROMELIACEAE)

Monografia apresentada ao Curso de Ciências Biológicas - Bacharelado da Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, como requisito para a obtenção do título de bacharel em ciências biológicas.

Orientador (a): Dr. Rodrigo César Gonçalves de Oliveira

Coorientador (a): Profa. Dra. Ana Maria Benko-Iseppon

Recife

2022

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do programa de geração automática do SIB/UFPE

Oliveira Filho, Antônio de Pádua Gomes de.
Filogenia molecular do clado xérico de Pitcairnioideae / Antônio de Pádua
Gomes de Oliveira Filho. - Recife, 2022.
43 : il., tab.

Orientador(a): Rodrigo César Gonçalves de Oliveira
Coorientador(a): Ana Maria Benko-Iseppon
Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal de
Pernambuco, Centro de Biociências, Ciências Biológicas - Bacharelado, 2022.
Inclui referências, apêndices.

1. Dyckia. 2. Encholirium. 3. Filogenia molecular. 4. Inferência
Bayesiana. 5. Máxima verossimilhança. I. Oliveira, Rodrigo César Gonçalves de
. (Orientação). II. Benko-Iseppon, Ana Maria. (Coorientação). III. Título.

580 CDD (22.ed.)

ANTÔNIO DE PÀDUA GOMES DE OLIVEIRA FILHO

FILOGENIA MOLECULAR DO CLADO XÉRICO DE PITCAIRNIOIDEAE
(BROMELIACEAE)

TCC apresentado ao Curso de Ciências Biológicas - Bacharelado da Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, como requisito para a obtenção do título de bacharel em ciências biológicas.

Aprovado em: ___/___/_____.

BANCA EXAMINADORA

Dr. Rodrigo César Gonçalves de Oliveira (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Marcos da Silveira Regueira Neto (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Igor Costa de Amorim (Examinador Externo)
Universidade de Pernambuco

Aos meus amigos e família, pelo incentivo e apoio

Foi pensando em vocês.

AGRADECIMENTOS

Os devidos agradecimentos são necessários àqueles que estiveram comigo nessa trajetória. Por todo o trabalho e empenho dedicados à minha formação, agradeço a meus pais, Teresa Cristina da Cunha Silva e Izaque José da Silva. Agradeço também a minha avó, Maria Luísa por todos os cuidados e ensinamentos. Ao meu irmão, Paulo Victor da Cunha Lima pelo companheirismo e incentivo, ao meu tio Mano por estar sempre presente e a Lucas pela inspiração.

Ao meu orientador Prof. Dr. Rodrigo César Gonçalves de Oliveira, pela amizade, pelas contribuições na minha formação e neste trabalho, sempre com observações qualificadas e pertinentes. A Prof^a Dr^a Ana Benko por ter me aberto as portas do laboratório e pela oportunidade de aprender com seu trabalho. Agradeço a Laura, Júlio, Luiza, Fernanda e Vanessa, companheiros de todos os dias no laboratório.

Aos amigos que me acompanharam ao longo de tantos anos: Eduardo, Henrique, Rinaldo. Agradeço a Nalya pelo apoio e carinho. Agradeço a Caio e João, que me ensinaram tanto. Agradeço a Anna e Célia, pelos momentos compartilhados juntos. Agradeço a Victor, Tainah, Thiago e Kariellen por tornarem os dias mais leves. Agradeço a Washington, Clodoaldo, Josuel e Netto pela companhia. A Laís, por me ouvir. A Lorena e Isabela pelo carinho. Agradeço a Monique por me acompanhar nas voltas pra casa.

Agradeço também a todos aqueles que estiveram comigo durante a graduação, pessoas incríveis que tive a sorte de conhecer. Aos resumos de Geisa e a todos que fizeram parte da nossa turma.

Aos vários nomes que não estiveram presentes nesses agradecimentos, mas estão presentes no meu coração e na minha história.

Agradeço a GRT, amigos importantes na minha trajetória.

A Marley, Logan e Leona.

RESUMO

Bromeliaceae é uma família de plantas neotropical representadas por atuais 3721 espécies distribuídas em 82 gêneros, que apresenta inúmeras adaptações à diversas condições impostas pelo ambiente, seja ele xérico ou úmido. Das subfamílias de Bromeliaceae existentes, destacamos aqui a subfamília Pitcairnioideae, que é composta por cinco gêneros, sendo eles: *Fosterella* L.B.Sm, *Pitcairnia* L'Her, *Dyckia* Schult.& Schult, *Encholirium* Mart. ex Schult & Schult e *Deuterocohnia* Mez, onde os últimos três compõem o chamado clado xérico. A delimitação taxonômica do clado xérico é incerta do ponto de vista morfológico, especialmente entre os gêneros *Dyckia* e *Encholirium*, o que se reflete também nas filogenias que foram geradas ao longo do tempo. A reconstrução das relações filogenéticas para esse grupo possui grande contribuição de informação genética cloroplastidial, recuperando a subfamília em sua atual circunscrição como um grupo monofilético. No entanto, análises de diversos conjuntos de dados recuperaram o até então gênero *Encholirium* como parafilético, o que motivou a inclusão do gênero dentro de *Dyckia*, juntamente algumas espécies de *Deuterocohnia*. O presente estudo reconstrói as relações filogenéticas de Pitcairnioideae com base na variação de sequências moleculares fim de melhor entender as relações entre *Dyckia* e *Encholirium*. Diante disso, foram geradas árvores filogenéticas a partir de Inferência Bayesiana e Máxima Verossimilhança. As filogenias obtidas a partir de genes cloroplastidiais resultaram na ausência de suporte para o posicionamento de *Encholirium* como grupo monofilético, entretanto também não apresentou suporte para justificar o parafiletismo do gênero. Informações do gene nuclear phyC, entretanto, apresentou uma maior resolução na reconstrução das relações filogenéticas em Pitcairnioideae, sugerindo a separação entre *Dyckia* e *Encholirium* diante de valores de suporte consideráveis. Os resultados obtidos aqui demonstraram que a sinonimização de *Encholirium* e algumas espécies de *Deuterocohnia* dentro de *Dyckia* se constitui uma resolução equivocada.

Palavras-chave: *Dyckia*. *Encholirium*. Filogenia Molecular. Inferência Bayesiana, Máxima Verossimilhança.

ABSTRACT

Bromeliaceae neotropical family represented by current 3721 species distributed in 82 genera which presents numerous adaptations to adapt conditions imposed by the environment, whether xeric or humid. From the existing subfamilies of Bromeliaceae, we highlight the subfamily Pitcairnioideae, which is composed of five genera, namely: *Fosterella* LBSm, *Pitcairnia* L'Her, *Dyckia* Schult.& Schult, *Encholirium* Mart. ex Schult & Schult and *Deuterocohnia* Mez, where the last three represent the so-called xeric clade. The taxonomic delimitation of the xeric clade is uncertain from a morphological point of view, especially between the genera *Dyckia* and *Encholirium*, which is also reflected in the phylogenies that have been generated over time. The reconstruction of the phylogenetic relationships for this group has a great contribution of chloroplastidial genetic information, recovering the subfamily in its current circumscription as a monophyletic group. However, analyzes of several datasets recovered the hitherto genus *Encholirium* as paraphyletic, which led to the inclusion of the genus within *Dyckia*, together with some species of *Deuterocohnia*. The present study reconstructs the phylogenetic relationships of Pitcairnioideae based on molecular sequence variation in order to better understand the relationships between *Dyckia* and *Encholirium*. Therefore, phylogenetic trees generated from Bayesian Inference and Maximum Likelihood were generated. The phylogenies obtained from chloroplast genes resulted in the absence of support for the positioning of *Encholirium* as a monophyletic group, however, it also did not present support to justify the paraphyly of the genus. Information from the phyC nuclear gene, however, showed a higher resolution in the reconstruction of phylogenetic relationships in Pitcairnioideae, suggesting the separation between *Dyckia* and *Encholirium* in the face of considerable support values. The results obtained here demonstrate that the sinonimization of *Encholirium* and some species of *Deuterocohnia* within *Dyckia* starts constitutes a mistaken resolution.

Keywords: Bayesian Inference. *Dyckia*. *Encholirium*. Maximum Likelihood. Molecular Phylogeny.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1. – Divisão das subfamílias de Bromeliaceae com base em 18
Givnish et al. (2011), ressaltando o clado xérico de
Pitcairnioideae composto por *Deuterocohnia*, *Dyckia* e
Encholirium
- Figura 2. – Relações filogenéticas entre espécies de Bromeliaceae 24
(Pitcairnioideae) inferidas através de Máxima
verossimilhança (ML) no programa RaxmlGUI a partir de
dados de 4 loci plastidiais (matK, rpS16-trnK, rpL32-trnL e
trnS-ycf3). Os valores dos ramos representam o
bootstraps. Destaque para os gêneros *Dyckia* (Azul) e
Encholirium (Verde), com baixos valores
- Figura 3. – Relações filogenéticas entre espécies de Bromeliaceae 25
(Pitcairnioideae) inferidas através de Máxima
verossimilhança (ML) no programa RaxmlGUI a partir de
dados de 4 loci plastidiais (matK, rpS16-trnK, rpL32-trnL e
trnS-ycf3).
- Figura 4. – Árvore de ML gerada pelo programa RaxmlGUI a partir de 26
dados nucleares (phyC). Destacamos os gêneros *Dyckia*
(azul) e *Encholirium* (verde) separados por um suporte
alto, exceto por *Encholirium magalhaesi* (vermelho).
- Figura 5. – Árvore de Máxima verossimilhança (ML) gerada pelo 27
programa RaxmlGUI a partir de dados nucleares (phyC).
Estão apresentadas aqui as espécies contidas nos
agrupamentos *Dyckia* (azul) e *Encholirium* (verde),
observados na Figura 4.
- Figura 6. – Relações filogenéticas entre espécies de Bromeliaceae 28
(Pitcairnioideae) inferidas através de Inferência Bayesiana
no programa BEAST a partir de dados nucleares (phyC).
Os valores dos ramos representam a probabilidade
posterior de posicionamento dos ramos. Destaque para os
gêneros *Dyckia* (azul) e *Encholirium* (verde) que são

separados por um suporte alto, exceto por *E. magalhaesii* (vermelho) que forma um grupo à parte. A filogenia nuclear difere da filogenia cloroplastidial (Ver Figura 2)

Figura 7. – Relações filogenéticas entre espécies de Bromeliaceae 29 (Pitcairnioideae) inferidas através de Inferência Bayesiana no programa BEAST a partir de dados nucleares (phyC). Estão apresentadas aqui as espécies contidas nos agrupamentos *Dyckia* (Azul) e *Encholirium* (Verde) observados na Figura 6.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	14
OBJETIVOS	21
Objetivo geral	21
Objetivos específicos	21
MATERIAIS E MÉTODOS	21
RESULTADOS	23
DISCUSSÃO	30
REFERÊNCIAS	34
APÊNDICE A – TABELA DE CÓDIGOS DE ACESSO DAS SEQUÊNCIAS UTILIZADAS	41
APÊNDICE B – ÁRVORE FILOGENÉTICA GERADA POR INFERÊNCIA BAYESIANA NO BEAST A PARTIR DOS DADOS CLOROPLASTIDIAIS	44

INTRODUÇÃO

A família Bromeliaceae é composta por plantas com hábito herbáceo, rupícola, terrestre e principalmente epífita (ESPEJO-SERNA et al., 2009), sendo composta por 82 gêneros que engloba 3721 espécies (GOUDA et al., 2022) e agrupada na ordem das Poales, próximas a Thyphaceae e Rapateaceae (GIVNISH et al., 2004). Esta é uma família biodiversa, com espécies adaptadas a ambientes desérticos, terrenos rochosos, com alta insolação e pobre em nutrientes, regiões pantanosas ou ambientes ombrófilos (VERSIEUX et al., 2008; GIVNISH, 2011). Quanto à distribuição, Bromeliaceae é uma família majoritariamente neotropical, com apenas uma exceção de ocorrência no continente Africano através de um evento de dispersão a longa distância (*Pitcairnia feliciana* (A.Chev.) Harms & Mildbr.) (SMITH; TILL, 1998; GIVNISH et al. 2004, 2011, 2014; PALMA-SILVA; FAY, 2020).

As reconstruções filogenéticas com relógio molecular sugerem que o surgimento das bromélias ocorreu no Cretáceo, cerca de 100 milhões de anos atrás (Ma) no Escudo das Guianas ao norte da América do Sul, tendo a diversificação das linhagens modernas ocorrido a cerca de 19 Ma, se espalhando pelo neotrópico em um processo de radiação adaptativa (GIVNISH et al. 2007; MOURA et al., 2018). A monofilia da família é sustentada por caracteres morfológicos e moleculares (JUDD et al. 2009; MENDES & CHAVES, 2015). Nesse sentido, as bromélias se destacam pela capacidade de ocorrência em locais e ambientes diversificados, como regiões montanhosas carentes em nutrientes; áreas desérticas de clima árido e chuvas irregulares; do nível do mar a altitudes de até 4 mil metros (LEME & MARIGO, 1993). Seus hábitos também podem variar entre rupícola, terrestre ou epífita, de modo que, o grupo se sobressai como um claro exemplo de irradiação adaptativa (BENZING, 2000; GIVNISH et al., 2007, 2011; KRAPP et al., 2014; PALMA-SILVA et al., 2016).

Além dos diferentes tipos de hábitos encontrados na família, responsáveis por conferir uma grande diversidade ecológica ao grupo, é possível destacar a formação de microecossistemas dentro de estruturas em formato de tanque no interior de suas rosetas, conhecidas como fitotelmas (GIVNISH et al. 2007; SCHULTE et al. 2009). Essas estruturas responsáveis pelo acúmulo de água podem reter também matéria orgânica em seus reservatórios, fornecendo, assim, condições para o

desenvolvimento de insetos, artrópodes; além de organismos aquáticos, salamandras, serpentes e outros anfíbios, a exemplo da espécie bromelícola *Crossodactylodes itambe*. Os recursos presentes nesses fitotelmas podem ser importantes fontes de alimento para pássaros e alguns primatas (BENZING, 2000; GIVNISH et al., 2011; BARATA et al., 2013). Devido a sua notável diversidade de formas, também possuem aplicações florísticas e ornamentais, com aplicação em projetos paisagísticos e decorações (MOREIRA et al., 2006).

Na sistemática, a família foi dividida inicialmente em três subfamílias de acordo com caracteres morfológicos: Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae, onde a classificação é feita pela posição do ovário, morfologia da semente e tipo de fruto que é formado (SMITH; DOWN, 1974, 1977, 1979). O questionamento sobre categorias intrafamiliares vem sendo trazido por muitos autores, especialmente em nível de subfamílias e gênero (GRANT, 1992, 1993, 1996; GOUDA, 1994; LEME, 1997; GIVNISH, 2004, 2007). Nesse sentido, a realização de estudos moleculares reconheceu Tillandsioideae e Bromelioideae como monofiléticos e indicou parafiletismo em Pitcairnioideae (JUDD et al., 2009; MENDES & CHAVES, 2015).

Com base em estudos filogenéticos utilizando sequências plastídicas, a subfamília Pitcairnioideae foi dividida em seis subfamílias: Brocchinioideae, Lindmanioideae, Hechtioideae, Navioideae, Puyoideae e Pitcairnioideae, o qual tornou a ser considerado monofilético (Figura 1) (GIVNISH et al., 2007, 2011, 2014). Com resultados de filogenia molecular, a subfamília Pitcairnioideae manteve-se com cinco gêneros: *Fosterella* L.B.Sm, *Pitcairnia* L'Her, *Dyckia* Schult.& Schult, *Encholirium* Mart. ex Schult & Schult e *Deuterocohnia* Mez, em que os últimos três compõem o clado xérico de Pitcairnioideae (GIVNISH, 2007; MOURA, 2014; ANTAR et al., 2021).

Análises filogenéticas suportam o monofiletismo do clado xérico de Pitcairnioideae, no entanto, apesar de ser bem suportado, diversos estudos também apontaram inconsistências em seus gêneros, indicando a presença de parafiletismos ou polifiletismos entre eles (ESCOBEDO-SARTI et al., 2013; FORZZA, 2001; KRAPP et al., MOURA, 2014; MOURA et al 2019; PINANGÉ et al., 2016; SCHUTZ, 2012).

A delimitação taxonômica de *Encholirium* e *Dyckia* é incerta do ponto de vista morfológico, devido a grande similaridade morfológica (MOURA, 2014). Outras

análises realizadas em estudos filogenéticos propuseram uma alteração na circunscrição do gênero *Encholirium*, em que espécies agrupadas anteriormente no gênero passaram a ser incluídas no gênero *Dyckia* (MOURA, 2014; GOMES-DA-SILVA et al., 2019; ANTAR et al., 2021).

Apesar da extensiva contribuição para o entendimento das relações filogenéticas em Pitcairnioideae, podem ser identificados empecilhos para a obtenção de uma boa resolução do grupo como amostragem limitada ou resolução parcial (ESCOBEDO-SARTI et al., 2013; KRAPP et al., 2014; PINANGÉ et al., 2016).

Em relação à caracterização citogenética, a família possui um número cromossômico básico ancestral de $n=25$, porém, é possível encontrar também configurações $2n=48$ em Tillandsioideae, $2n=54$ em Bromelioideae (COTIAS-DE-OLIVEIRA et al., 2000). Além disso, foram descritos também casos de poliploidização em espécies da família, como em *Bromelia laciniosa* Mart. ex Schult. & Schult.f, *Orthophytum burle-marxii* L.B.Sm. & R.W.Read e *O. maracasense* L.B.Sm. com $2n=150$, $2n=100$ e $2n=150$ respectivamente (COTIAS-DE-OLIVEIRA et al., 2000). Além do atípico $2n=34$ encontrado no gênero *Cryptanthus* (COTIAS-DE-OLIVEIRA et al., 2000; GITAÍ et al. 2014). Os principais eventos evolutivos estruturais encontrados em Bromeliaceae são dispolidia e poliploidia, assim como bimodalidade e a presença de cromossomos B em *Cryptanthus* e *Hohenbergia utriculosa* Ule (GITAÍ et al., 2014).

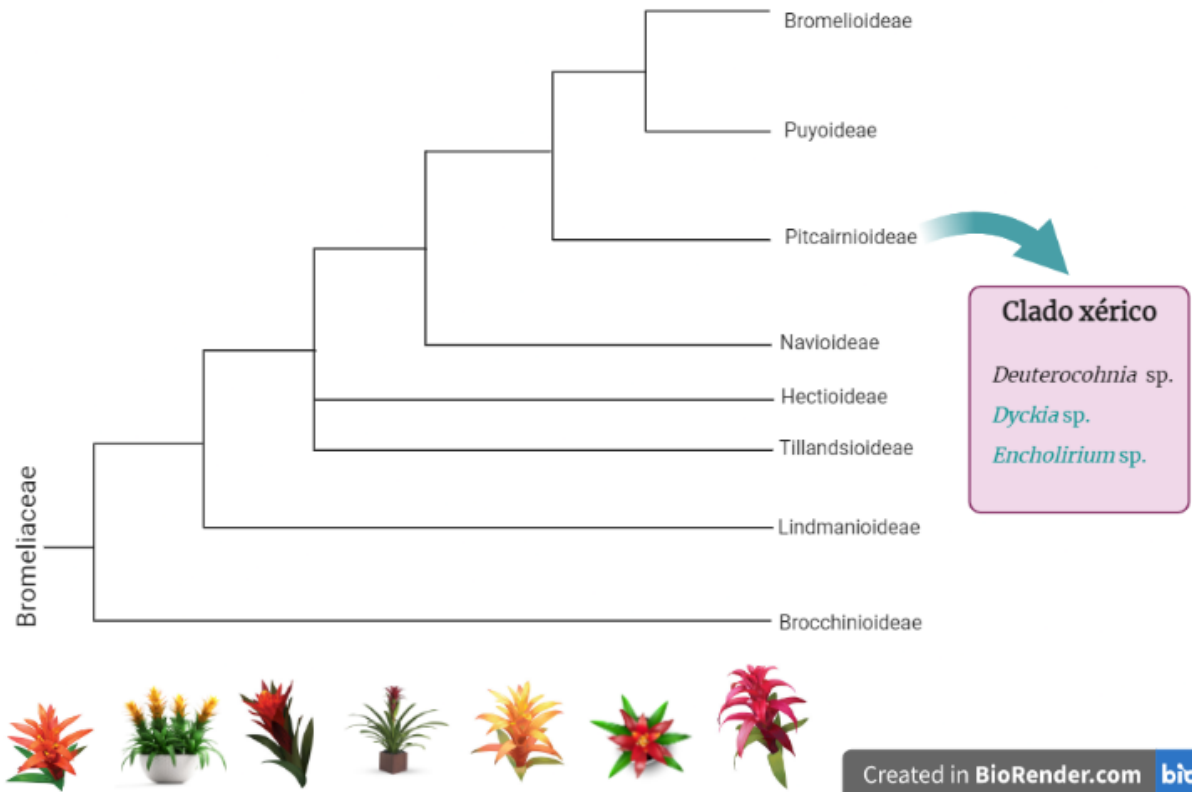
Diante do reconhecimento de relações mal resolvidas em Pitcairnioideae, diversos estudos baseados principalmente em caracteres morfológicos e alguns utilizando também dados moleculares (CLARK et al., 1993; GIVNISH et al., 1999) foram realizados no intuito de elucidar as relações filogenéticas na subfamília. Essas análises tiveram resultados limitados devido ao índice considerável de homoplasias morfológicas e baixa resolução das regiões plastidiais utilizadas (GIVINSH et al., 2007).

A classificação mais recente de Pitcairnioideae inclui cerca de 660 espécies distribuídas em cinco gêneros: *Deuterocohnia* Mez, *Dyckia* Schult. & Schult.f. , *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult.f., *Fosterella* L.B.Sm., e *Pitcairnia* L'Her. (GOUDA & BUTCHER, 2019), em que os gêneros *Deuterocohnia*, *Dyckia* e *Encholirium* estão frequentemente associados a ambientes xéricos, compartilhando um conjunto de adaptações como fotossíntese CAM e tricomas especializados, que permitiram a ocupação de mais 220 espécies em ambientes secos na América do

Sul, na região andina, na sub-região do Chaco e na Zona de Transição Sul-Americana (GIVNISH et al., 2014; MOURA, 2014; GOMES-DA-SILVA et al., 2019). Mesmo que haja delimitação morfológica na maioria dessas espécies, ainda é comum encontrar certo nível de plasticidade nos caracteres morfológicos. (ZIZKA et al., 2009).

O grupo formado por *Deuterocohnia*, *Dyckia* e *Encholirium*, conhecido como clado xérico de Pitcairnioideae, é bem suportado em análises filogenéticas que indicam a monofilia. Entretanto, as relações infragenéricas permanecem mal resolvidas pela presença de parafilia ou polifilia entre eles (MOURA, 2014; KRAPP et al., 2014; PINANGÉ et al., 2016; GOMES-DA-SILVA et al., 2019). Segundo informações obtidas com base em genes cloroplastidiais, estes gêneros teriam divergido entre 4,6 e 4,1 Ma, com possível origem na região nordeste do Brasil, o que corresponde a um evento evolutivo recente na história das Bromélias (KRAPP et al., 2014). Nas últimas décadas, a delimitação dos gêneros *Dyckia* e *Encholirium* foi constantemente alvo de controvérsias, o que pode ser atribuído à similaridade morfológica entre eles (MOURA, 2014). Adicionalmente, a circunscrição de *Encholirium* foi tema de muita contestação, uma vez que várias espécies classificadas no gênero foram originalmente descritas como *Dyckia* (MEZ, 1896; SMITH 1987; RAUH 1987; FORZZA & WANDERLEY, 1998).

Figura 1 – Divisão das subfamílias de Bromeliaceae de acordo com Givnish et al. (2011), ressaltando o clado xérico de Pitcairnioideae composto por *Deuterocohnia*, *Dyckia* e *Encholirium*.



A definição de monofilia proposta por Haeckel (1866) foi criada originalmente para se referir a teoria de que todos os organismos existentes são descendentes de um ancestral comum (i.e. a origem única da vida). Posteriormente, o uso desta definição foi estendido pelo próprio Haeckel para a descrição de táxons ou grupos naturais. Quase um século depois, Hennig (1950, 1966) propôs os fundamentos da teoria da sistemática filogenética, o qual estabeleceu conceitos base que são usados para o entendimento da disciplina. Em seu trabalho, Hennig delimita dois tipos de grupos: os grupos monofiléticos formados por um ancestral e todos seus descendentes e os grupos parafiléticos que não incluem todos os descendentes de um ancestral comum.

Ao definir este conceito de ancestralidade comum, começa a busca por parâmetros comparativos que se distancia ou aproxima os organismos de tal indivíduo primitivo. Assim, surgem os termos, como homologia que pode ser definida como a similaridade entre diferentes táxons devido à ancestralidade comum, o conceito foi introduzido por Owen (1843) (SOMMER, 2008) e homoplasia que é o conceito atribuído para caracteres similares que ocorrem seja por convergência ou paralelismo evolutivo, mas não possui uma relação com uma ancestralidade comum, sendo o fator preponderante para a semelhança de atributos a ocupação do mesmo nicho ecológico (RENDALL & DI-FIORI, 2007).

A utilização de dados morfológicos para a reconstrução de hipóteses filogenéticas é desaconselhada, dado que esse tipo de informação as suposições de homologia são frequentemente mal definidas (DONOGUE & SANDERSON, 1992; MIYAMOTO & FITCH 1995). Apesar de dados moleculares também estarem sujeitos a existência de homoplasias, a ocorrência dessas é em menor frequência (MORRISSON; MORGAN; KELCHNER, 2015).

Com o avanço dos estudos filogenéticos aplicados à Bromeliaceae é possível observar a contribuição dos dados moleculares na reconstrução das relações na família. A utilização de novas regiões plastidiais, assim como a inclusão e combinação de sequências nucleares para o aumento do suporte nos estudos filogenéticos é uma tendência que vem sendo seguida desde a década de 1990 (e.g. TERRY et al., 1997) e mantém sua relevância nas pesquisas taxonômicas atuais. Desde então, surgiram vários outros estudos pautados na utilização de diferentes sequências plastidiais e nucleares para resolução de relações filogenéticas em Bromeliaceae (Ver Tabela 1). Dos quais podemos destacar entre os mais recentes, com a divisão de Pitcairnioideae em seis subfamílias a partir de oito *loci* plastidiais (GIVNISH et al., 2011); contribuições para o entendimento das relações evolutivas de *Dyckia* e *Encholirium* e hipóteses de histórico biogeográfico (KRAPP et al., 2014); e novas percepções a respeito da circunscrição do clado xérico de Pitcairnioideae e o gênero *Dyckia* (GOMES-DA-SILVA et al. 2019).

Tabela 1 – Tabela de exemplos de estudos referentes a filogenia molecular e organização taxonômica em Bromeliaceae, ordenados cronologicamente.

Autores	Sequências	Grupo taxonômico
Shulte et al (2005)	matK, trnK intron, trnL intron, trnK-trnF (P)	Bromeliaceae
Schulte, Barfuss, Zizka (2009)	atpB-rbcL, matK, trnK intron, trnL intron, trnL-trnF (P) e PRK (N)	Bromelioideae
Sass & Specht (2010)	ETS, rpb2, g3pdh (N), trnL intron e trnL-trnF (P)	Bromelioideae
Givinish et al (2011)	atpB-rbcL, matK, ndhF, psbA-trnH, rpl32-trnL, rps16, trnL intron, trnL-trnF (P)	Bromeliaceae
Versieux et al (2012)	Marcadores microsatélite, rpS16-trnK, trnC-pet (P) e FLO-FLY (N)	<i>Alcantarea</i> , Tillandsioideae
Wagner et al (2012)	atpB-rbcL, psbB-psbH, rps16 intron, matK, rpL32-trnL, rpS16-trnK (P)	<i>Fosterella</i> , Pitcairnioideae
Silvestro, Zizka, Schulte (2014)	atpB-rbcL, trnL-trnF, trnL intron, matK (P) e phyC (N)	Bromelioideae
Krapp et al (2014)	matK, petD intron, trnD-trnT, rpS16 intron, rpL32-trnL, rpS16-trnK (P) e phyC (N)	<i>Dyckia</i> , Pitcairnioideae
Pinangé et al (2016)	AFLP	<i>Dyckia</i> , Pitcairnioideae
Gomes-da-Silva et al (2019)	matK, rps16, rpL32-trnL, rpS16-trnK, trnS-ycf3 (P), petD, phyC (N) e dados morfológicos	<i>Dyckia</i> , Pitcairnioideae

Legenda para abreviações: Nuclear (N) e Plastidial (P)

Com o propósito de reconstruir as relações filogenéticas e averiguar a relação *Dyckia/Encholirium* foram selecionadas sequências de quatro regiões plastidiais (*matK*, *rpS16-trnK*, *rpL32-trnL* e *trnS-ycf3*) e uma região nuclear (*phyC*), para tentar solucionar de maneira mais concisa as relações filogenéticas na subfamília Pitcairnioideae. Neste trabalho testamos a hipótese da monofilia do clado xérico de Pitcairnioideae, em especial, as relações entre *Dyckia* e *Encholirium*.

OBJETIVOS

Objetivo geral

- Inferir hipóteses filogenéticas baseadas na análise da variação de sequências moleculares para reconstruir as relações filogenéticas do clado xérico de Pitcairnioideae

Objetivos específicos

- Determinar a posição de *Dyckia* s.s. dentro da subfamília Pitcairnioideae através de análise molecular;
- Avaliar as relações infragenéricas em Pitcairnioideae;
- Testar a monofilia de *Encholirium* s.s. através de marcadores nucleares.

MATERIAIS E MÉTODOS

Neste estudo foram utilizadas 102 espécies de seis gêneros de Bromeliaceae. *Dyckia* foi representado por 70 das 179 espécies descritas. Enquanto, *Encholirium* com 18 das 40 espécies descritas. Além disso, foram incluídas na análise como grupo irmão espécies de *Deuterocohnia*, *Fosterella* e *Pitcairnia*, abrangendo todos os gêneros de Pitcairnioideae como grupo irmão. Como grupo externo foram selecionadas duas espécies de *Tillandsia* (Tillandsioideae). Para as análises foram geradas árvores filogenéticas a partir dos algoritmos probabilísticos de Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana.

As sequências plastidiais de *matK*, e dos espaçadores rpS16-trnK, rpL32-trnL e trnS-ycf3 foram obtidas a partir do banco de dados do GenBank. Com a finalidade de comparar a evolução do genoma cloroplastídias e do genoma nuclear foram utilizadas sequências *phyC*, também obtido no GenBank, totalizando 5 regiões gênicas analisadas. Para melhorar a qualidade do alinhamento, às sequências com bases ambíguas, ou aquelas pertencentes a espécies sem identificação (sequências sem especificação de epíteto específico), foram filtradas e excluídas.

As análises foram realizadas com as sequências selecionadas, constituindo dois conjuntos de dados moleculares (Apêndice A). As sequências foram selecionadas a partir de estudos realizados anteriormente, onde se mostraram informativas para o entendimento das relações dentro da subfamília Pitcairnioideae (KRAPP et al., 2014; SCHUTZ et al., 2016; GOMES-DA-SILVA et al., 2019).

As sequências foram alinhadas e tratadas no programa MEGA11 (KUMAR; STECHER; TAMURA, 2016; GOMES-DA-SILVA et al., 2019) usando o algoritmo Muscle (EDGAR, 2004). Seguindo de um emblocamento no programa Gblocks 0.9b (CASTRESANA, 2000), onde as sequências foram igualmente aparadas para possibilitar comparações entre os conjuntos de dados. Por conseguinte, as sequências foram carregadas na ferramenta ModelTest-NG (DARRIBA et al., 2020) disponível no programa RaxmlGUI, onde foi identificado o melhor modelo de substituição de nucleotídeos para cada sequência, com base no critério de Akaike (AIC) (AKAIKE, 1973). Os modelos obtidos foram, para o gene *phyC* GTR+Inv+Gamma, enquanto as sequências plastidiais foram concatenadas em um único arquivo, onde foi utilizado o modelo de substituição GTR-Gamma. Foram geradas, desse modo, árvores para os genes de cloroplasto e árvores para os genes nucleares.

As análises filogenéticas foram realizadas nos programas BEAST 2.0 (HELED & DRUMMOND, 2009) e RaxmlGUI (SILVESTRO & MICHALAK, 2012). As árvores de Máxima Verossimilhança (ML) foram obtidas no RaxmlGUI a partir de 10000 interações de Bootstrap. No programa BEAST 2.0 foram realizadas 10 Mi de interações, com um burn-in de 100.000, em quatro corridas separadas, sendo uma delas, uma corrida “quente”. A visualização e tratamento das árvores foi realizada no programa TreeView (SALDANHA, 2004)

RESULTADOS

Os resultados obtidos a partir dos dados plastidiais concatenados resultaram em um alinhamento em bloco contendo 2839 pares de base (pb) distribuídos da seguinte maneira: matK (718 pb), rpL32-trnL (811 pb), rpS16-trnK (672 pb) e trnS-ycf3 (638 pb). Os dados nucleares obtidos a partir do gene phyC continham 1159 pb.

A monofilia de Pitcairnioideae foi mantida nas reconstruções filogenéticas a partir de dados cloroplastidiais (IB = 0.64; ML = 100), bem como a partir de dados nucleares (IB=0.99; ML=100). O gênero *Pitcairnia* aparece como o grupo com ramificação mais ancestral, mantendo-se como grupo monofilético. Um dos pontos de divergência em relação aos resultados da reconstrução filogenética com dados plastidiais é a formação de um clado composto pelos gêneros *Fosterella* e *Deuterocohnia*, no entanto a formação desse clado é pouco suportada tendo em vista os seus valores de suporte baixo e formação de politomia na árvore de Máxima verossimilhança (IB=0.55 ML=37). Apesar do baixo suporte para o agrupamento do clado, a monofilia de ambos os gêneros é amplamente suportada (Figura 6).

Na delimitação de *Dyckia* e *Encholirium*, os dois tipos de dados analisados apresentaram resultados distintos, onde a reconstrução filogenética gerada a partir de dados plastidiais agrupou os gêneros *Dyckia* em um clado relacionado a *Encholirium* como parafilético (Figura 2). Por outro lado, os dados nucleares apresentaram um alto valor de suporte para a separação dos gêneros, com exceção de uma espécie, *E. magalhaesi* L.B.Sm. (Figura 4 e 6).

A delimitação do clado *Dyckia* s.s. é suportada em ambos os tipos de dados, com um bootstrap de 90 na árvore de ML (Figura 2 e 6) a partir de genes plastidiais, bem como nas análises de ML com um bootstrap de 84 (Figura 4) e na Inferência Bayesiana com um coeficiente de probabilidade posterior de 0.99 (Figura 6) gerados a partir de análise do phyC.

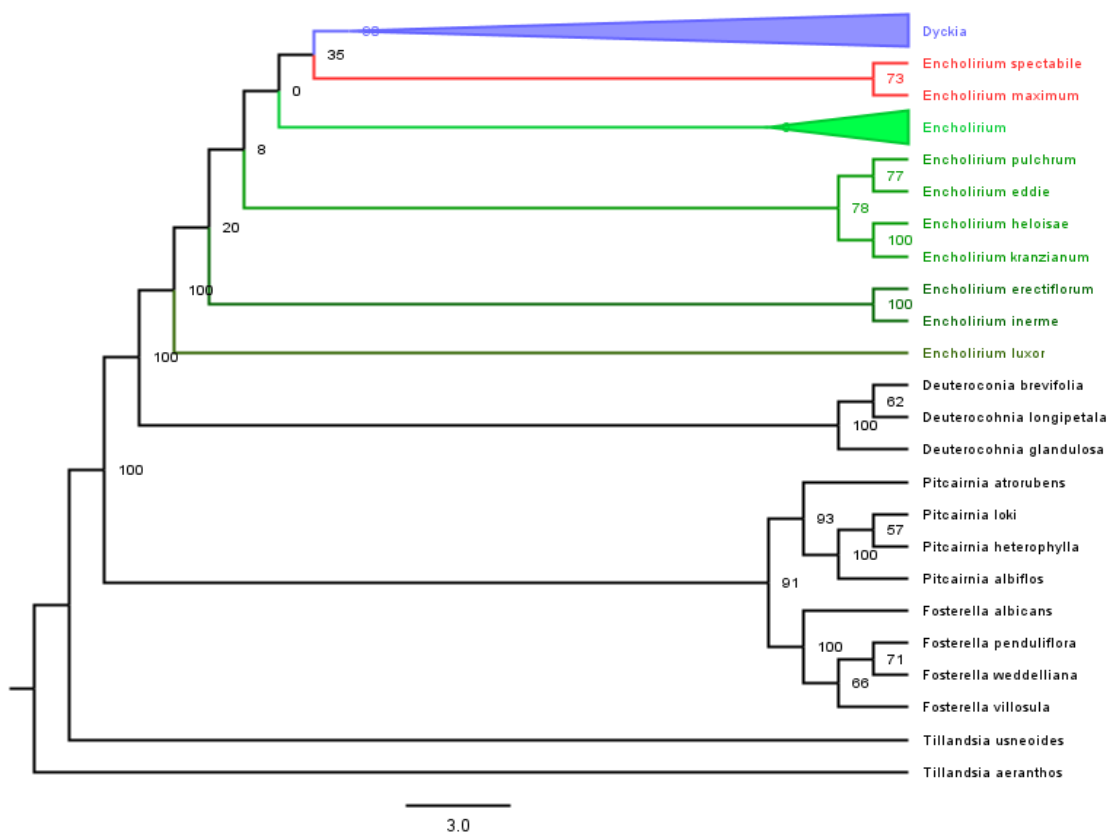
A análise de Inferência Bayesiana plastidial não apresentou resolução satisfatória para inferir as relações filogenéticas entre os gêneros (Apêndice B).

O clado *Encholirium* s.s., por sua vez, também foi recuperado com a maioria de suas espécies, porém, apresentou suportes mais baixos: chegando a apenas 6 na reconstrução de ML do conjunto plastidial (Figura 3). Nas reconstruções do a partir de dados nucleares foi obtido um bootstrap de 41 na análise de ML e um coeficiente de probabilidade posterior de 0.70 na IB.

As análises tanto de IB como ML resultaram em árvores similares, com uma ligeira diferença entre valores de suporte (Figura 4 e 6). Na análise de Inferência Bayesiana para os dados com genes nucleares apresentaram valores de probabilidade posterior maiores que na ML, apresentando uma maior resolução na separação dos grupos (Figura 6), recuperando *Dyckia* como um grupo monofilético, porém, sem resolução para o posicionamento de *Encholirium*, que aparece como parafilético na árvore.

As relações intragenéricas dos grupos não apresentaram suporte em qualquer análise, de modo que o posicionamento das espécies dentro de cada gênero é incerto. A árvore de IB gerada a partir de dados plastidiais não apresentou reconstrução significativa das relações em Pitcairnioideae, resultando numa grande politomia.

Figura 2 – Relações filogenéticas entre espécies de Bromeliaceae (Pitcairnioideae) inferidas através de Máxima verossimilhança (ML) no programa RaxmlGUI a partir de dados de 4 loci plastidiais (*matK*, *rpS16-trnK*, *rpL32-trnL* e *trnS-ycf3*). Os valores dos ramos representam o bootstrap. Destaque para os gêneros *Dyckia* (Azul) e *Encholirium* (Verde), com baixos valores de suporte.



3.0

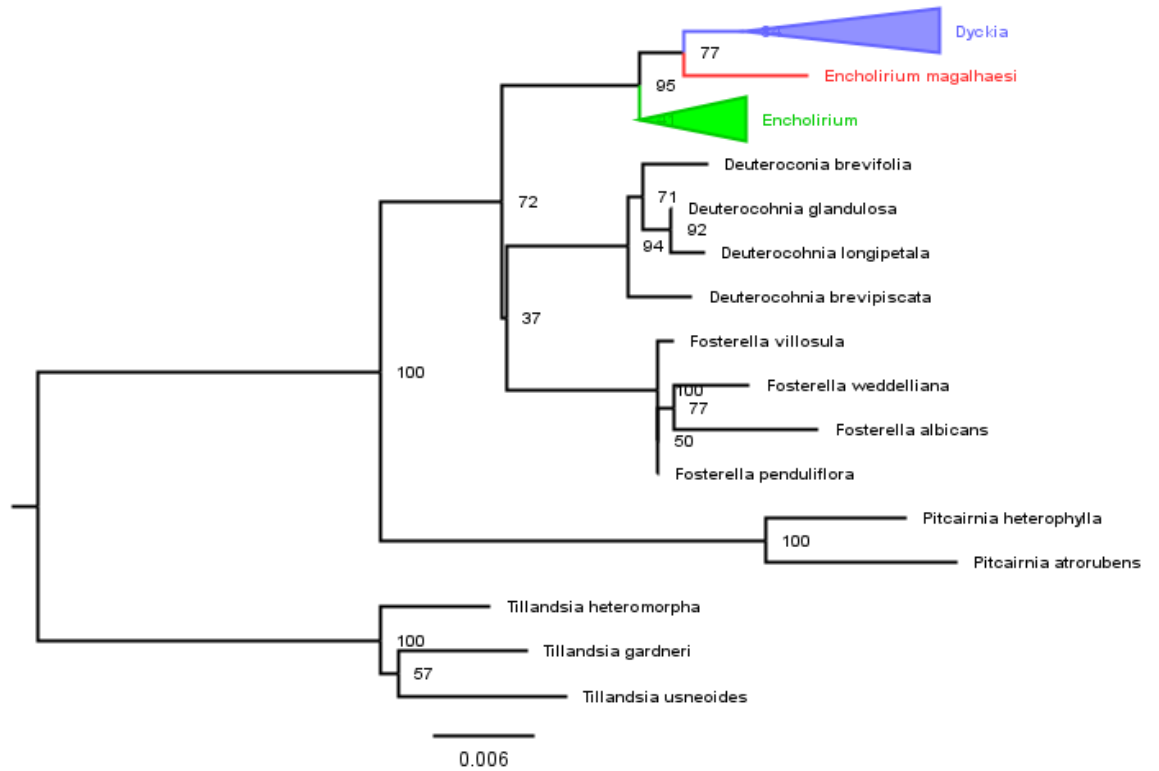
Fonte: O autor

Figura 3 – Relações filogenéticas entre espécies de Bromeliaceae (Pitcairnioideae) inferidas através de Máxima verossimilhança (ML) no programa RaxmlGUI a partir de dados de 4 loci plastidiais (matK, rpS16-trnK, rpL32-trnL e trnS-ycf3).



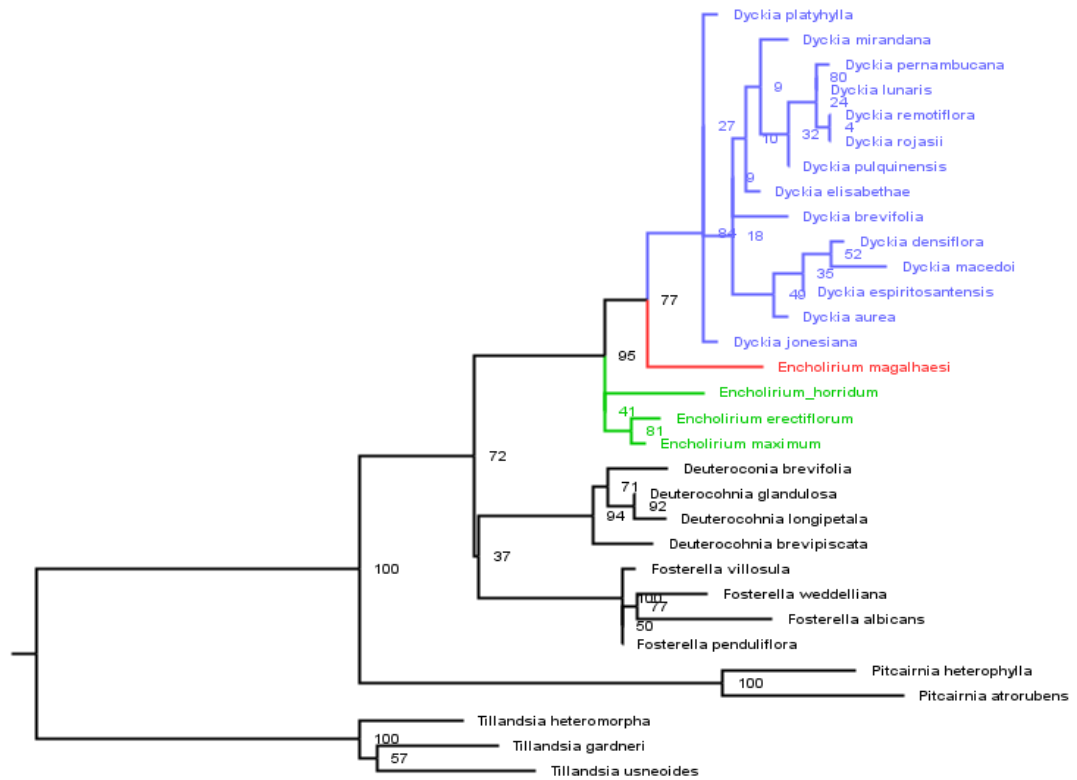
Fonte: O autor

Figura 4. Árvore de ML gerada pelo programa RaxmlGUI a partir de dados nucleares (phyC). Destacamos os gêneros *Dyckia* (azul) e *Encholirium* (verde) separados por um suporte alto, exceto por *Encholirium magalhaesi* (vermelho).



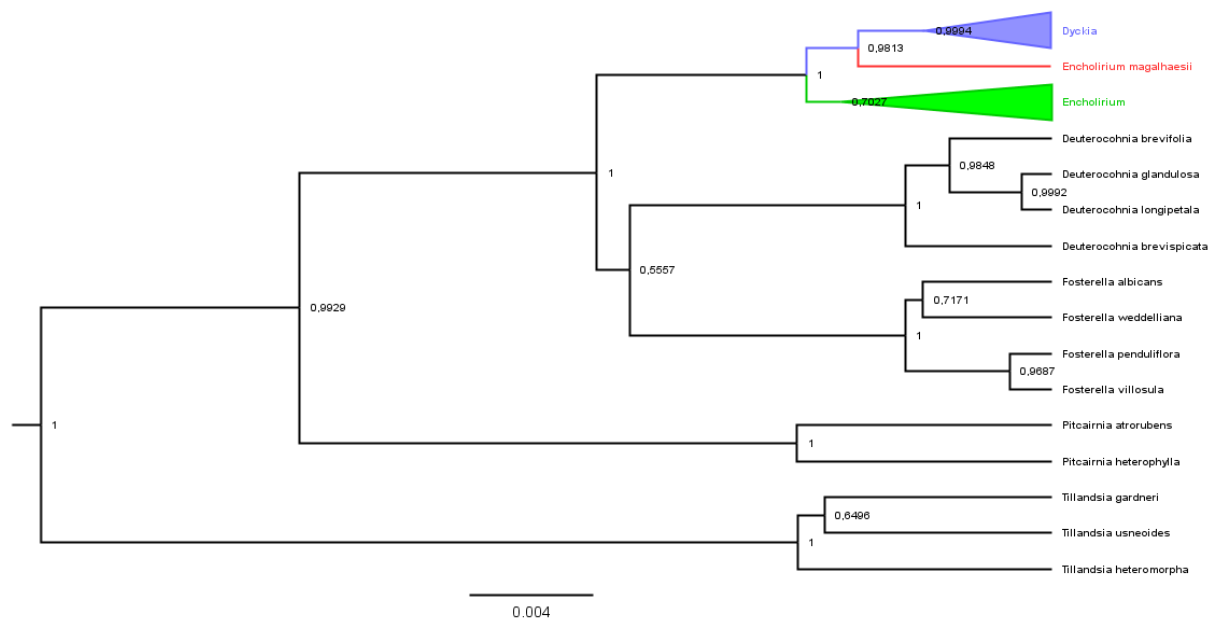
Fonte: O autor

Figura 5. Árvore de Máxima verossimilhança (ML) gerada pelo programa RaxmlGUI a partir de dados nucleares (phyC). Estão apresentadas aqui as espécies contidas nos agrupamentos *Dyckia* (azul) e *Encholirium* (verde), observados na Figura 4.



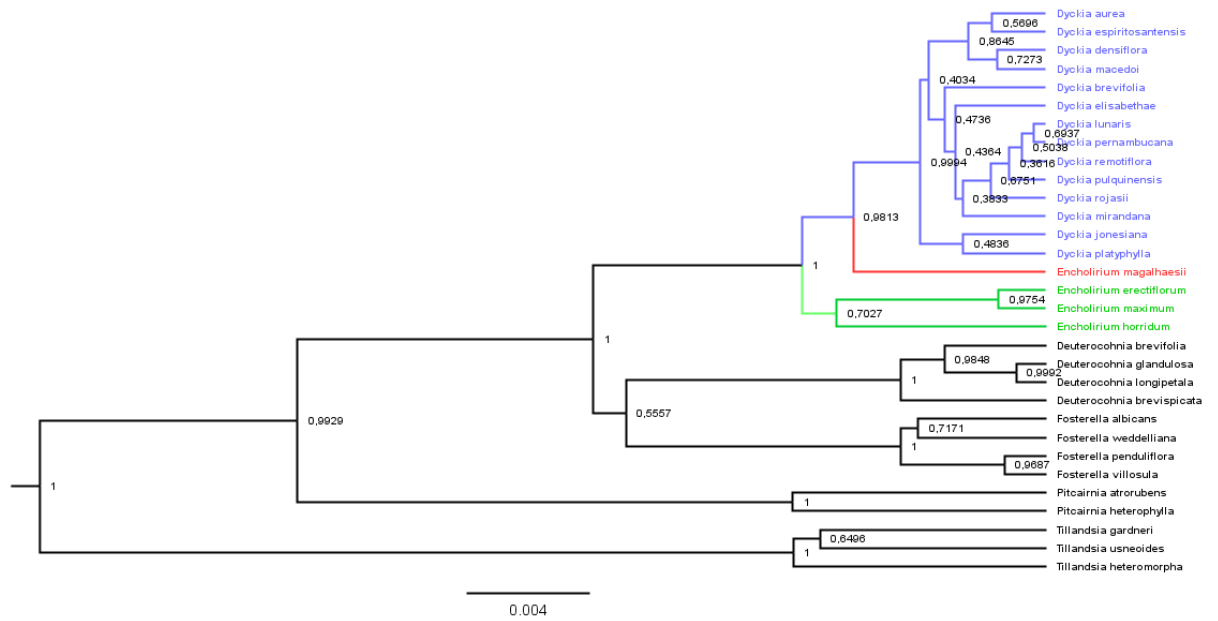
Fonte: O autor

Figura 6. Relações filogenéticas entre espécies de Bromeliaceae (Pitcairnioideae) inferidas através de Inferência Bayesiana no programa BEAST a partir de dados nucleares (phyC). Os valores dos ramos representam a probabilidade posterior de posicionamento dos ramos. Destaque para os gêneros *Dyckia* (azul) e *Encholirium* (verde) que são separados por um suporte alto, exceto por *E. magalhaesii* (vermelho) que forma um grupo à parte. A filogenia nuclear difere da filogenia cloroplastidial (Ver Figura 2)



Fonte: O autor

Figura 7. Relações filogenéticas entre espécies de Bromeliaceae (Pitcairnioideae) inferidas através de Inferência Bayesiana no programa BEAST a partir de dados nucleares (phyC). Estão apresentadas aqui as espécies contidas nos agrupamentos *Dyckia* (Azul) e *Encholirium* (Verde) observados na Figura 6.



Fonte: O autor

DISCUSSÃO

A reconstrução das relações filogenéticas dentro de Pitcairnioideae a partir de dados moleculares coincide com os resultados de estudos anteriores e reforça o monofiletismo da subfamília (GIVNISH et al., 2011; KRAPP et al., 2014; GOMES-DA-SILVA et al., 2019).

O clado basal de Pitcairnioideae, formado pelos gêneros *Pitcairnia* e *Fosterella* foi recuperado como grupo irmão do clado xérico com suporte considerável, sendo a divergência mais ancestral dentro do grupo. Esta divergência corrobora com reconstruções anteriores, tendo provavelmente ocorrido com a colonização da diagonal seca da América do Sul a partir dos Andes (GIVNISH et al., 2011). A monofilia de ambos os gêneros é suportada por ambas análises por uma ligeira diferença nos valores de bootstrap (Figura 2).

Deuterocohnia aparece como grupo irmão de *Dyckia* e *Encholirium*, apresentando-se monofilético nessa filogenia, apesar de a delimitação desse grupo não representar os resultados estudos prévios com análise plastidiais, nos quais o gênero se apresentava parafilético (REX et al. 2009; SCHUTZ, 2012; KRAPP et al., 2014; GOMES-DA-SILVA et al., 2019). Este fato pode estar relacionado à baixa cobertura em número de espécies para esta análise, uma vez que não era objetivo deste tratamento.

A delimitação de *Dyckia* s.s. como grupo monofilético com altos valores de suporte foi possível em todas as análises realizadas, no entanto as relações intragenéricas permaneceram mal resolvidas, uma vez que não foi possível obter valores de suporte consideráveis mesmo na ausência de politomias, o que pode ser atribuído aos eventos de evolução recente (Figura 3). Adicionalmente, as relações dentro de *Encholirium* permaneceram com baixa resolução, como pode ser observado nos ramos mais internos da árvore. Os ramos com suporte baixo indicam a incerteza no posicionamento de diversas espécies do gênero. *Dyckia* e *Encholirium* foram agrupados nas análises com dados plastidiais sugerindo a presença de parafiletismo em *Encholirium* como descrito anteriormente (KRAPP et al., 2014; GOMES-DA-SILVA et al., 2019). No entanto, a ausência de valores de suporte significativo deve ser levada em consideração, de modo que fica impossível definir o posicionamento de boa parte das espécies de *Encholirium* dado que as

relações a nível de gênero não estão bem resolvidas, como proposto por Gomes-da-Silva et al. (2019).

A utilização de dados moleculares nas reconstruções filogenéticas em Bromeliaceae está fortemente relacionada ao uso de sequências plastidiais com apenas alguns marcadores nucleares informativos aplicados com sucesso na resolução filogenética da família a exemplo dos marcadores PRK e phyC (SCHULTE et al., 2009; JABAILY & SYTSMA, 2010). No entanto, a aplicação desse tipo de marcadores pode ser especialmente efetiva na análise de grupos que apresentam evolução rápida e eventos de divergência recentes (KRAPP et al., 2014).

Neste tratamento, os resultados gerados a partir de dados nucleares apresentaram uma melhor resolução quando comparados com os dados plastidiais, com ligeiras variações entre as análises de IB e ML, onde a IB obteve frequentemente valores de suporte mais altos (Figura 3 e 7). Em relação aos gêneros dentro da subfamília Pitcairnioideae, os dados não apresentaram divergências notáveis, com exceção de *Dyckia* s.s e *Encholirium*.

Na filogenia nuclear *Dyckia* s.s. apresenta-se como um clado monofilético amplamente suportado na Inferência Bayesiana (IB=0.99; ML= 84). O que taxonomicamente é definido como *Encholirium*, se agrupou em um clado à parte, porém, apresentou suportes mais baixos (IB=0.70; ML =41). A principal divergência entre os tipos de dados analisados pode ser vista na reconstrução da relação entre os gêneros *Dyckia* s.s. e *Encholirium*. A filogenia gerada a partir de dados do phyC apresentou valores de suporte consideráveis para a separação dos gêneros (IB=1; ML=95), com exceção da espécie *E. magalhaesi* (Figura 4 e 6). Contudo, a identificação do material utilizado como a espécie descrita (*E. magalhaesi*) é questionável, uma vez que as informações acerca do local de coleta e do responsável pela identificação são desconhecidas (KRAPP et al., 2014). Neste cenário, a possibilidade de um erro de identificação do indivíduo utilizado para aquisição sequência não pode ser descartada.

Partindo desse pressuposto, temos uma clara separação de *Dyckia* s.s. e *Encholirium* a partir da filogenia nuclear, essa evidência contrapõe a classificação atual dos gêneros e reforça a necessidade de sequências mais informativas para a classificação de *Encholirium* como grupo parafilético, como foi visto em estudos recentes com baixa resolução e presença de politomias em alguns ramos, indicando grande incerteza acerca do posicionamento de diversas espécies (KRAPP et al.,

2014; GOMES-DA-SILVA et al., 2019). Além disso, em uma análise com marcadores AFLP, que representam uma maior cobertura do genoma, recuperaram os grupos *Dyckia* e *Encholirium* como monofiléticos, apesar da ausência de um grupo externo (PINANGÉ et al., 2016).

A classificação atual do clado xérico utiliza uma reconstrução gerada a partir de sequências plastidiais, nucleares e dados morfológicos concatenados, com base nessa análise, foi proposta a reorganização de diversas espécies de *Deuterocohnia* e *Encholirium*, a fim de manter o monofiletismo do clado, constituindo assim um grupo natural suportado por dados nucleares e morfológicos, posicionando essas espécies no gênero *Dyckia* (GOMES-DA-SILVA et al., 2019).

No entanto, a utilização de dados morfológicos para a reconstrução das relações entre *Dyckia* e *Encholirium* é inadequada pela quantidade considerável de homoplasias entre os gêneros, que pode ser potencializada a partir da evolução convergente, como pode ocorrer entre espécies de *Encholirium*, como mostram evidências para *D. spectabilis* (*E. spectabile*). (GONÇALVES-OLIVEIRA et al., 2017).

As divergências entre as tipologias nuclear e cloroplastidial são evidências da diferença no processo evolutivo desses dois genomas, esse evento pode ocorrer devido a efeitos de captura de cloroplasto, como reportados para outros grupos de Bromeliaceae, como em *Puya* e *Deuterocohnia* (JABAILY et al.; SCHUTZ, 2012). Entretanto, as poucas divergências observadas entre *Dyckia* s.s. e *Encholirium*, podem ser resultado de homoplasias entre as sequências associadas à evolução rápida, comum em Bromeliaceae dado que espécies sujeitas a pressões seletivas similares podem estar sujeitas a ocorrência de convergência evolutiva a nível molecular (CHRISTIN; WEINREICH; BESNARD, 2010).

O resultado das reconstruções filogenéticas com base em sequências plastidiais demonstraram que não há suporte para classificação de *Encholirium* s.s. como grupo parafilético. A baixa resolução poderia ser atribuída ao curto período de divergência entre as espécies que dificultaria a aplicação de sequências plastidiais filogeneticamente informativas (MOURA et al., 2018). O aumento da amostragem genômica através de sequenciamento de larga escala parece ser um método promissor para reconstrução filogenética em grupos de rápida evolução (SALGUEIRO et al. 2015).

CONCLUSÕES

As análises filogenéticas a partir de dados cloroplastidiais resultaram na ausência de suporte para o posicionamento de *Encholirium* como grupo monofilético, no entanto também não apresentou suporte para classificação do grupo como parafilético. Por outro lado, os resultados obtidos a partir do gene nuclear phyC forneceram evidências que corroboram para a separação entre os grupos *Dyckia* e *Encholirium* diante de valores de suporte consideráveis em dois métodos de análise diferentes.

A recircunscrição de *Encholirium* dentro de *Dyckia* tendo como base uma reconstrução filogenética sem suporte se apresenta como uma resolução equivocada.

A utilização de dados nucleares demonstrou-se adequada para o aumento da resolução em espécies com eventos de divergência recente e evolução rápida, visto que foi uma abordagem promissora para a ampliação do suporte das relações filogenéticas no clado xérico de Pitcairnioideae. As árvores filogenéticas geradas com dados nucleares foram capazes de sugerir monofiletismo de *Encholirium s.s.* com valores de suporte consideráveis em ambos os métodos de análise.

A utilização de novas análises com um aumento na cobertura de espécies e em amplitude da cobertura genômica pode fornecer mais robustez aos dados obtidos e informações importantes que podem contribuir para a correção da classificação atual.

REFERÊNCIAS

- AKAIKE, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Pp. 267-281 in Proceedings of the second international symposium on information theory. Akademiai Kiado, Budapest.
- ANTAR, Guilherme Medeiros et al. Novelties in *Dyckia* (Pitcairnioideae-Bromeliaceae) from the South America dry diagonal: Two new species, a new combination and a new name. **Feddes Repertorium**, v. 132, n. 3, p. 269-278, 2021.
- AOKI-GONÇALVES, F.; QUEIROZ, M. V. D. GUIMARÃES, T. DE B.; NEFFA, V. S.; PALMA-SILVA, C. High gene flow maintains wide-range species cohesion in a Neotropical epiphyte (*Tillandsia aeranthos*, Bromeliaceae), **Botanical Journal of the Linnean Society**, 2020.
- AUBERT, Damien. A formal analysis of phylogenetic terminology: towards a reconsideration of the current paradigm in systematics. **Phytoneuron**, v. 2015, 2015.
- BARATA, Izabela M. et al. A new species of *Crossodactylodes* (Anura: Leptodactylidae) from Minas Gerais, Brazil: first record of genus within the Espinhaço Mountain Range. **Zootaxa**, v. 3731, n. 4, p. 552-560, 2013.
- BARFUSS, M. H. J., Till, W., Leme, E. M. C., Pinzón, J. P., Manzanares, J. M., Halbritter, H., Brown, G. K. Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. **Phytotaxa**, 279, 1–97, 2016.
- BENZING, David H.; BENNETT, B. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. **Cambridge University Press**, 2000.
- CASTRESANA, J. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. **Molecular biology and evolution**, v. 17, n. 4, p. 540-552, 2000.
- CHRISTIN, Pascal-Antoine; WEINREICH, Daniel M.; BESNARD, Guillaume. Causes and evolutionary significance of genetic convergence. **Trends in Genetics**, v. 26, n. 9, p. 400-405, 2010.
- CLARK, W. Dennis et al. Phylogenetic relationships of the Bromeliiflorae-Commeliniflorae-Zingiberiflorae complex of monocots based on rbcL

- sequence comparisons. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 987-998, 1993.
- COTIAS-DE-OLIVEIRA, Ana Lúcia Pires et al. Chromosome numbers in Bromeliaceae. **Genetics and Molecular Biology**, v. 23, p. 173-177, 2000.
- DARRIBA, Diego et al. ModelTest-NG: a new and scalable tool for the selection of DNA and protein evolutionary models. **Molecular biology and evolution**, v. 37, n. 1, p. 291-294, 2020.
- DONOGHUE, Michael J.; SANDERSON, Michael J. The suitability of molecular and morphological evidence in reconstructing plant phylogeny. In: **Molecular systematics of plants**. Springer, Boston, MA, 1992. p. 340-368.
- EDGAR, R. C. (2004). MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. **Nucleic Acids Research**, 32, 1792–1797.
- ESCOBEDO-SARTI, Jeanett et al. A phylogeny of Bromeliaceae (Poales, Monocotyledoneae) derived from an evaluation of nine supertree methods. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 51, n. 6, p. 743-757, 2013.
- ESPEJO-SERNA, Adolfo et al. Bromeliaceae. Flora del Bajío y de regiones adyacentes, n. 165, 2009.
- FORZZA, RAFAELA CAMPOSTRINI; DAS GRAÇAS LAPA WANDERLEY, MARIA; WANDERLEY, MGL. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Bromeliaceae-Pitcairnioideae. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, p. 255-270, 1998.
- FORZZA, Rafaela Campostrini; WANDERLEY, Maria das Graças Lapa. Filogenia da tribo Puyeeae Wittm. e revisão taxonômica do gênero *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f.(Pitcairnioideae-Bromeliaceae). 2001.
- GITAÍ, J. et al. Chromosome numbers and DNA content in Bromeliaceae: additional data and critical review. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 176, p. 349-368, 2014
- GIVNISH, T. J. et al. Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from rbcL sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 12, n. 3, p. 360-385, 1999.
- GIVNISH, Thomas J. et al. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? inferences about phylogeny and South American–African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on ndh F sequence data. **International Journal of Plant Sciences**, v. 165, n. S4, p. S35-S54, 2004.

- GIVNISH, Thomas J. et al. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from ndhF sequence data. **Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany**, v. 23, n. 1, p. 3-26, 2007.
- GIVNISH, Thomas J. et al. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. **American journal of botany**, v. 98, n. 5, p. 872-895, 2011.
- GIVNISH, Thomas J. et al. Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 71, p. 55-78, 2014.
- GOMES-DA-SILVA, Janaina; SANTOS-SILVA, Fernanda; FORZZA, Rafaela Campostrini. Does nomenclatural stability justify para/polyphyletic taxa? A phylogenetic classification in the xeric clade Pitcairnioideae (Bromeliaceae). **Systematics and Biodiversity**, v. 17, n. 5, p. 467-490, 2019.
- GONÇALVES-OLIVEIRA, Rodrigo C. et al. Population genetic structure of the rock outcrop species *Encholirium spectabile* (Bromeliaceae): the role of pollination vs. seed dispersal and evolutionary implications. **American Journal of Botany**, v. 104, n. 6, p. 868-878, 2017.
- GOUDA, Eric J.; BUTCHER, D.; GOUDA, C. S. continuously updated. Encyclopaedia of Bromeliads, Version 3. University Botanic Gardens, Utrecht. <http://bromeliad.nl/encyclopedia/>; accessed 2 jul. 2022
- GOUDA, Eric. *Disteganthus lateralis* (Bromeliaceae), a new combination for the flora of central French Guiana. **Brittonia**, p. 134-136, 1994.
- GRANT, Jason R. A new combination in *Vriesea* from Costa Rica. **Journal of the Bromeliad Society (USA)**, 1992.
- GRANT, Jason R. New combinations and new taxa in the Bromeliaceae. Nuevas combinaciones y nuevos taxones en las Bromeliaceae. **Journal of the Bromeliad Society.**, v. 46, p. 271-272, 1996.
- GRANT, Jason R. New combinations in *Mezobromelia* and *Racinaea* (Bromeliaceae: Tillandsioideae). *Phytologia (USA)*, 1993.
- HAECKEL, Ernst. **The History of Creation: Or, The Development of the Earth and Its Inhabitants by the Action of Natural Causes. A Popular Exposition of the Doctrine of Evolution in General, and of that of Darwin, Goethe and Lamarck in Particular. From the German of Ernst Haeckel.** HS King & Company, 1876.

- HELED, Joseph; DRUMMOND, Alexei J. Bayesian inference of species trees from multilocus data. **Molecular biology and evolution**, v. 27, n. 3, p. 570-580, 2009.
- HENNIG, Willi et al. Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen **Systematik**. 1950.
- HENNIG, Willi. Phylogenetic systematics. **University of Illinois Press**, 1999.
- JABAILY, Rachel Schmidt; SYTSMA, Kenneth J. Phylogenetics of *Puya* (Bromeliaceae): placement, major lineages, and evolution of Chilean species. **American Journal of Botany**, v. 97, n. 2, p. 337-356, 2010.
- JUDD, Walter S. et al. Sistemática Vegetal: Um Enfoque Filogenético. Artmed Editora, 2009.
- KUMAR, Sudhir; STECHER, Glen; TAMURA, Koichiro. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. **Molecular biology and evolution**, v. 33, n. 7, p. 1870-1874, 2016.
- KRAPP, Florian et al. Phylogeny and evolution of *Dyckia* (Bromeliaceae) inferred from chloroplast and nuclear sequences. **Plant Systematics and Evolution**, v. 300, n. 7, p. 1591-1614, 2014.
- LEME, Elton Martinez Carvalho; MARIGO, Luiz Claudio; BRISSETT, Carolyn. Bromeliads in the Brazilian wilderness. Marigo Comunicação Visual, 1993.
- LEME, Elton Martinez Carvalho. Bromélias da Mata Atlântica: *Canistrum*. **Salamandra**. Rio de Janeiro, p. 107, 1997.
- MENDES, R. M. de S; CHAVES, B. E (Ed.2). Sistemática vegetal: noções básicas com enfoque em algumas famílias de angiospermas representativas no Brasil. Fortaleza. EdUECE, 2015
- MEZ, Carl. Monographiae phanerogamarum prodromi nunc continuatio, nunc revisio: Bromeliaceae. Masson, 1896.
- MIYAMOTO, Michael M.; FITCH, Walter M. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. **Systematic Biology**, v. 44, n. 1, p. 64-76, 1995.
- MOREIRA, B. A.; WANDERLEY, G. M.; BARROS, C. V. A. M. Bromélias: importância ecológica e diversidade taxonomia e morfologia. **Instituto de botânica – IBT**. p. 1-10. 2006.

- MORRISON, David A.; MORGAN, Matthew J.; KELCHNER, Scot A. Molecular homology and multiple-sequence alignment: an analysis of concepts and practice. **Australian Systematic Botany**, v. 28, n. 1, p. 46-62, 2015.
- MOURA, Mariana Neves; FORZZA, Rafaela Campostrini; CRISTIANO, Maykon Passos. Reconstruction of ancestral genome size in Pitcairnioideae (Bromeliaceae): what can genome size tell us about the evolutionary history of its five genera?. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 186, n. 3, p. 321-333, 2018.
- MOURA, Mariana Neves. Hipóteses filogenéticas baseadas em caracteres moleculares e estudos do tamanho do genoma em *Dyckia* Schult. & Schult. f. e *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f.(Bromeliaceae). 2014.
- MOURA, Mariana Neves et al. Between spines and molecules: a total evidence phylogeny of the Brazilian endemic genus *Encholirium* (Pitcairnioideae, Bromeliaceae). **Systematic Botany**, v. 44, n. 1, p. 14-25, 2019.
- OWEN, Richard. XXXVII.—On the Structure and Homology of the Cephalic Tentacles in the Pearly Nautilus. **Journal of Natural History**, v. 12, n. 78, p. 305-311, 1843.
- PALMA-SILVA, Clarisse et al. Advances in and perspectives on evolution in Bromeliaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 3, p. 305-322, 2016.
- PALMA-SILVA, Clarisse; FAY, Michael F. Bromeliaceae as a model group in understanding the evolution of Neotropical biota. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 192, n. 4, p. 569-586, 2020.
- PINANGÉ, Diego SB et al. Molecular phylogenetics, historical biogeography and character evolution in *Dyckia* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 183, n. 1, p. 39-56, 2017.
- RAUH, W. Bromelienstudien (XIX. Mitteilung). Tropische und subtropische Pflanzenwelt, v. 60, p. 24, 1987.
- RENDALL, Drew; DI FIORE, Anthony. Homoplasy, homology, and the perceived special status of behavior in evolution. **Journal of Human Evolution**, v. 52, n. 5, p. 504-521, 2007.
- REX, Martina et al. Phylogenetic analysis of *Fosterella* LB Sm.(Pitcairnioideae, Bromeliaceae) based on four chloroplast DNA regions. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 51, n. 3, p. 472-485, 2009.

- SALDANHA, Alok J. Java Treeview—extensible visualization of microarray data. **Bioinformatics**, v. 20, n. 17, p. 3246-3248, 2004.
- SALGUEIRO, MÁRCIO ALVES-FERREIRA; WENDT, TÂNIA. Is *Ronnbergia* (Bromeliaceae, Bromelioideae) a geographically disjunct genus? Evidence from morphology and chloroplast DNA sequence data. **Phytotaxa**, v. 219, n. 3, p. 261-275, 2015.
- SASS, Chodon; SPECHT, Chelsea D. Phylogenetic estimation of the core Bromelioids with an emphasis on the genus *Aechmea* (Bromeliaceae). **Molecular Phylogenetics and evolution**, v. 55, n. 2, p. 559-571, 2010.
- SCHULTE, Katharina; BARFUSS, Michael HJ; ZIZKA, Georg. Phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) inferred from nuclear and plastid DNA loci reveals the evolution of the tank habit within the subfamily. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 51, n. 2, p. 327-339, 2009.
- SCHULTE, KATHARINA; HORRES, R. A. L. F.; ZIZKA, GEORG. Molecular phylogeny of Bromelioideae and its implications on biogeography and the evolution of CAM in the family. **Senckenbergiana biologica**, v. 85, p. 1-13, 2005.
- SCHULTE, Katharina; ZIZKA, George. Multi locus plastid phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) and the taxonomic utility of petal appendages and pollen characters. **Candollea** 63.2 (2008): 209-225.
- SCHÜTZ, N. Systematics, morphology and taxonomy of the genus *Deuterocohnia* LB Sm. 2012.
- SILVESTRO, D.; MICHALAK, I. raxmlGUI: a graphical front-end for RAxML. **Organisms Diversity & Evolution** 12: 335-337. 2012.
- SILVESTRO, D.; ZIZKA, G.; SCHULTE, K. Disentangling the effects of key innovations on the diversification of Bromelioideae (Bromeliaceae). **Evolution**, v. 68, n. 1, p. 163-175, 2014
- SMITH, Lyman B.; DOWNS, Robert Jack. Pitcairnioideae [bromeliaceae]. 1974.
- SMITH, Lyman B.; LB, SMITH; RJ, DOWNS. Bromelioideae (Bromeliaceae). 1979.
- SMITH, Lyman B.; RJ, DOWNS. Tillandsioideae (Bromeliaceae). 1977.
- SOMMER, Ralf J. Homology and the hierarchy of biological systems. **BioEssays**, v. 30, n. 7, p. 653-658, 2008.
- TERRY, Randall G.; BROWN, Gregory K.; OLMSTEAD, Richard G. Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the

- plastid locus ndhF. **American Journal of Botany**, v. 84, n. 5, p. 664-670, 1997.
- VERSIEUX, Leonardo M. et al. Bromeliaceae da Cadeia do Espinhaço. *Megadiversidade*, v. 4, n. 1-2, p. 98-110, 2008.
- VERSIEUX, Leonardo M. Checklist and one new species of Bromeliaceae from Pico do Itambé, Minas Gerais, Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 158, n. 4, p. 709-715, 2008.
- ZIZKA, Georg et al. Chilean Bromeliaceae: diversity, distribution and evaluation of conservation status. **Biodiversity and conservation**, v. 18, n. 9, p. 2449-2471, 2009.

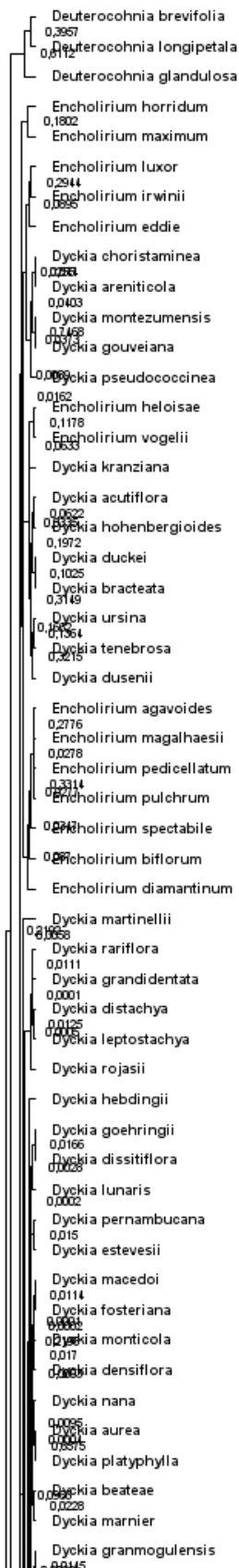
APÊNDICE A – TABELA DE CÓDIGOS DE ACESSO DAS SEQUÊNCIAS UTILIZADAS

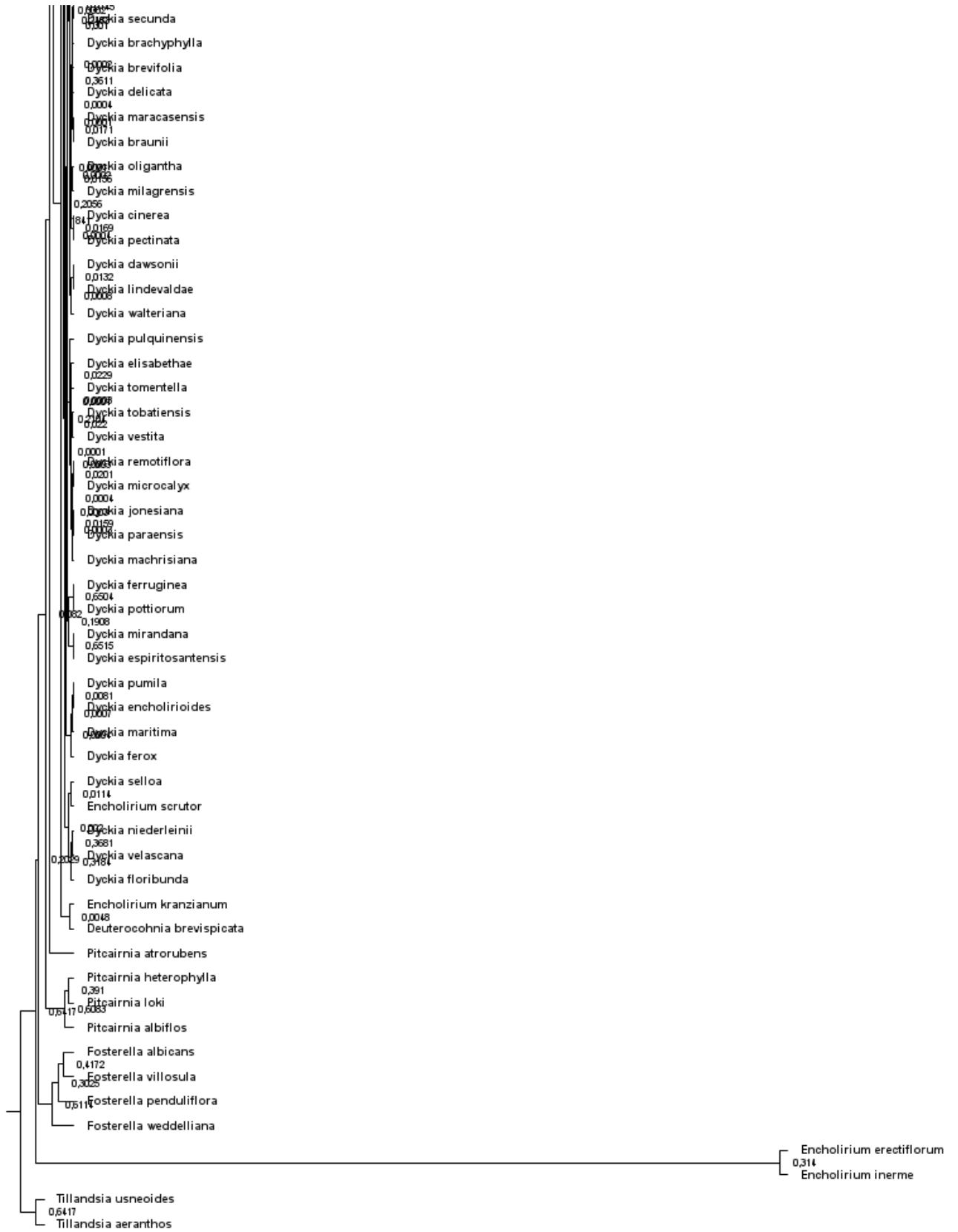
Taxon	matK	rpL32-trnL	rpS16-trnK	trnS-ycf3	phyC
<i>Deuterocohnia brevifolia</i>	AF162231.2	KF784162.1	KF784286.1	MH587505.1	
<i>Deuterocohnia brevispicata</i>	EU681895.1	KF784159.1	KF784283.1	KC148099.1	KJ188899.1
<i>Deuterocohnia glandulosa</i>	EU681893.1	HQ913762.1	KF784284.1	KC148095.1	KJ188907.1
<i>Deuterocohnia longipetala</i>	EU681889.1	HQ913763.1	-	KC148165.1	KJ188908.1
<i>Dyckia acutiflora</i>	-	MH587363.1	MH587398.1	MH587498.1	-
<i>Dyckia areniticola</i>	-	MH587365.1	MH587399.1	MH587499.1	-
<i>Dyckia aurea</i>	KF784720.1	KF784224.1	KF784348.1	-	KF784100.1
<i>Dyckia beateae</i>	KF784675.1	KF784179.1	KF784303.1	MH587500.1	-
<i>Dyckia brachyphylla</i>	KF784642.1	KF784146.1	KF784270.1	MH587501.1	-
<i>Dyckia bracteata</i>	-	MH587366.1	MH587400.1	MH587503.1	-
<i>Dyckia braunii</i>	KF784639.1	KF784143.1	KF784267.1	MH587504.1	-
<i>Dyckia brevifolia</i>	KF784652.1	KF784156.1	KF784280.1	-	KJ188896.1
<i>Dyckia choristaminea</i>	KF784638.1	KF784142.1	KF784266.1	MH587506.1	-
<i>Dyckia cinerea</i>	KF784643.1	KF784147.1	KF784271.1	MH587507.1	-
<i>Dyckia dawsonii</i>	KF784640.1	HQ913765.1	KF784268.1	-	-
<i>Dyckia delicata</i>	KF784713.1	KF784217.1	KF784341.1	MH587508.1	-
<i>Dyckia densiflora</i>	KF784727.1	KF784231.1	KF784355.1	MH587509.1	KF784107.1
<i>Dyckia dissitiflora</i>	KF784711.1	KF784215.1	KF784339.1	-	-
<i>Dyckia distachya</i>	KF784710.1	KF784214.1	KF784338.1	-	-
<i>Dyckia duckei</i>	MH587476.1	MH587367.1	MH587403.1	MH587510.1	-
<i>Dyckia dusenii</i>	MH587477.1	MH587368.1	MH587404.1	MH587511.1	-
<i>Dyckia elisabethae</i>	KF784729.1	KF784233.1	KF784357.1	-	KF784109.1
<i>Dyckia encholirioides</i>	KF784679.1	KF784183.1	KF784307.1	-	-
<i>Dyckia espiritosantensis</i>	EU681883.1	KF784229.1	KF784353.1	-	KF784105.1
<i>Dyckia estevesii</i>	KF784633.1	HQ167891.1	KF784261.1	KC148136.1	-
<i>Dyckia ferox</i>	KF784651.1	KC147901.1	KF784279.1	KC148138.1	-
<i>Dyckia ferruginea</i>	KF784674.1	KF784127.1	KF784302.1	MH587512.1	-
<i>Dyckia floribunda</i>	KF784692.1	KF784178.1	KF784275.1	MH587513.1	-
<i>Dyckia fosteriana</i>	KF784678.1	KF784182.1	KF784306.1	MH587514.1	-
<i>Dyckia goehringii</i>	EU681884.1	KC147857.1	KC147975.1	KC148094.1	-
<i>Dyckia gouveiana</i>	-	MH587369.1	MH587405.1	MH587515.1	-
<i>Dyckia grandidentata</i>	KF784712.1	KF784216.1	KF784340.1	-	-
<i>Dyckia granmogulensis</i>	KF784611.1	KC147900.1	KF784239.1	KC148137.1	-
<i>Dyckia hebdingii</i>	KF784696.1	KF784200.1	KF784324.1	MH587516.1	-
<i>Dyckia hilaireana</i>	AF539966.1	-	-	-	-
<i>Dyckia hohenbergioides</i>	MH587478.1	MH587371.1	MH587406.1	MH587517.1	-
<i>Dyckia jonesiana</i>	KF784728.1	-	KF784356.1	MH587518.1	-
<i>Dyckia kranziana</i>	-	MH587372.1	MH587407.1	MH587519.1	-
<i>Dyckia leptostachya</i>	KF784648.1	KF784152.1	KF784276.1	-	-
<i>Dyckia lindevaldae</i>	KF784622.1	KF784126.1	-	-	-
<i>Dyckia lunaris</i>	KF784719.1	KF784223.1	-	MH587520.1	KF784099.1

<i>Dyckia macedoi</i>	KF784686.1	KF784190.1	KF784314.1	-	KF784066.1
<i>Dyckia machrisiana</i>	KF784715.1	KF784219.1	KF784343.1	MH587521.1	-
<i>Dyckia maracasensis</i>	KF784671.1	KF784175.1	KF784299.1	MH587522.1	-
<i>Dyckia maritima</i>	KF784676.1	KC147934.1	KF784325.1	KC148171.1	-
<i>Dyckia marnier</i>	KF784630.1	KC147894.1	MH587409.1	-	-
<i>Dyckia martinellii</i>	-	MH587373.1	MH587411.1	MH587524.1	-
<i>Dyckia microcalyx</i>	KF784695.1	KF784199.1	KF784323.1	MH587525.1	-
<i>Dyckia milagrensis</i>	KF784680.1	KF784184.1	KF784308.1	-	KF784103.1
<i>Dyckia mirandana</i>	KF784723.1	KF784227.1	KF784351.1	MH587526.1	-
<i>Dyckia montezumensis</i>	MH587481.1	MH587374.1	MH587412.1	MH587527.1	-
<i>Dyckia monticola</i>	KF784672.1	KF784176.1	KF784300.1	MH587528.1	-
<i>Dyckia nana</i>	KF784717.1	KF784221.1	KF784345.1	MH587529.1	-
<i>Dyckia niederleinii</i>	KF784687.1	KF784198.1	KF784322.1	MH587530.1	-
<i>Dyckia oligantha</i>	KF784635.1	KF784139.1	KF784263.1	-	-
<i>Dyckia paraensis</i>	KF784716.1	KF784220.1	KF784344.1	-	-
<i>Dyckia pectinata</i>	KF784714.1	KF784218.1	KF784342.1	MH587531.1	-
<i>Dyckia pernambucana</i>	KF784681.1	KF784186.1	KF784310.1	-	KF784062.1
<i>Dyckia platyphylla</i>	KF784726.1	KF784230.1	KF784354.1	-	KF784106.1
<i>Dyckia pottiorum</i>	-	MH587375.1	MH587413.1	-	-
<i>Dyckia pseudococcinea</i>	FJ968208.1	-	MH587445.1	FJ968411.1	-
<i>Dyckia pulquinensis</i>	KF784722.1	KF784226.1	KF784350.1	MH587534.1	KF784102.1
<i>Dyckia pumila</i>	KF784677.1	-	KF784305.1	-	-
<i>Dyckia rariflora</i>	KF784637.1	KF784141.1	KF784265.1	-	-
<i>Dyckia remotiflora</i>	KF784653.1	KF784157.1	KF784281.1	-	KF784033.1
<i>Dyckia rojasii</i>	KF784721.1	KF784225.1	KF784349.1	-	KF784101.1
<i>Dyckia secunda</i>	KF784718.1	KF784222.1	KF784346.1	-	-
<i>Dyckia selloa</i>	MH587483.1	MH587376.1	MH587416.1	MH587537.1	-
<i>Dyckia tenebrosa</i>	-	MH587377.1	MH587417.1	MH587538.1	-
<i>Dyckia tobatiensis</i>	KF784621.1	KF784125.1	KF784249.1	MH587539.1	-
<i>Dyckia tomentella</i>	KF784698.1	KF784202.1	KF784326.1	-	-
<i>Dyckia ursina</i>	KF784673.1	KF784177.1	KF784243.1	MH587540.1	-
<i>Dyckia velascana</i>	KF784689.1	KF784193.1	KF784317.1	MH587541.1	-
<i>Dyckia vestita</i>	KF784693.1	KF784197.1	KF784321.1	-	-
<i>Dyckia walteriana</i>	-	MH587378.1	MH587421.1	MH587543.1	-
<i>Encholirium agavoides</i>	KU756168.1	MH587379.1	MH587422.1	MH587544.1	-
<i>Encholirium biflorum</i>	MH587485.1	-	MH587424.1	MH587545.1	-
<i>Encholirium diamantinum</i>	KU756170.1	MH587380.1	MH587463.1	MH587547.1	-
<i>Encholirium eddie-estevesii</i>	-	MH587381.1	MH587428.1	-	-
<i>Encholirium erectiflorum</i>	KF784707.1	KF784211.1	KF784335.1	-	KF784087.1
<i>Encholirium heloisae</i>	KU756171.1	MH587382.1	MH587429.1	MH587552.1	-
<i>Encholirium horridum</i>	EU681887.1	HQ167894.1	KF784282.1	MH587553.1	KF784034.1
<i>Encholirium inerme</i>	AF162239.2	HQ913769.1	HQ913853.1	-	-
<i>Encholirium irwinii</i>	AF162237.2	MH587383.1	HQ913854.1	MH587554.1	-
<i>Encholirium kranzianum</i>	MH587487.1	MH587384.1	-	MH587555.1	-
<i>Encholirium luxor</i>	-	MH587386.1	MH587467.1	MH587557.1	-

<i>Encholirium magalhaesii</i>	MH587489.1	MF740983.1	KF784334.1	MH587559.1	KF784086.1
<i>Encholirium maximum</i>	KF784708.1	MH587389.1	KF784336.1	MH587560.1	KF784088.1
<i>Encholirium pedicellatum</i>	-	MH587390.1	MH587468.1	MH587561.1	-
<i>Encholirium pulchrum</i>	KU756174.1	MH587391.1	MH587469.1	MH587562.1	-
<i>Encholirium scrutor</i>	KU756175.1	KC147902.1	MH587470.1	KC148139.1	-
<i>Encholirium spectabile</i>	MH587495.1	MH587392.1	MH587472.1	MH587564.1	-
<i>Encholirium vogelii</i>	KU756179.1	MH587394.1	MH587444.1	MH587567.1	-
<i>Fosterella albicans</i>	EU681846.1	KF784205.1	KC147941.1	KC148060.1	KJ188857.1
<i>Fosterella penduliflora</i>	EU681919.1	HQ913772.1	KF784293.1	KC148059.1	KF784045.1
<i>Fosterella villosula</i>	EU681865.1	KF784164.1	KF784288.1	KC148061.1	KF784040.1
<i>Fosterella weddelliana</i>	EU681882.1	KF784165.1	KF784289.1	KC148058.1	KF784041.1
<i>Pitcairnia albiflos</i>	EU681896.1	KC147820.1	KC147938.1	KC148056.1	-
<i>Pitcairnia atrorubens</i>	JQ587156.1	KJ188934.1	KJ188777.1	-	KJ188880.1
<i>Pitcairnia heterophylla</i>	AF162254.2	HQ913796.1	KF784295.1	-	KJ188867.1
<i>Pitcairnia loki</i>	EU681897.1	KC147821.1	KC147939.1	-	-
<i>Tillandsia aeranthos</i>	KY660485.1	MK692925.1	MK692926.1	-	-
<i>Tillandsia usneoides</i>	AY614122.1	HQ913814.1	KJ188759.1	-	-

APÊNDICE B – ÁRVORE FILOGENÉTICA GERADA POR INFERÊNCIA BAYESIANA NO BEAST A PARTIR DOS DADOS CLOROPLASTIDIAIS.





0.03

Fonte: O autor