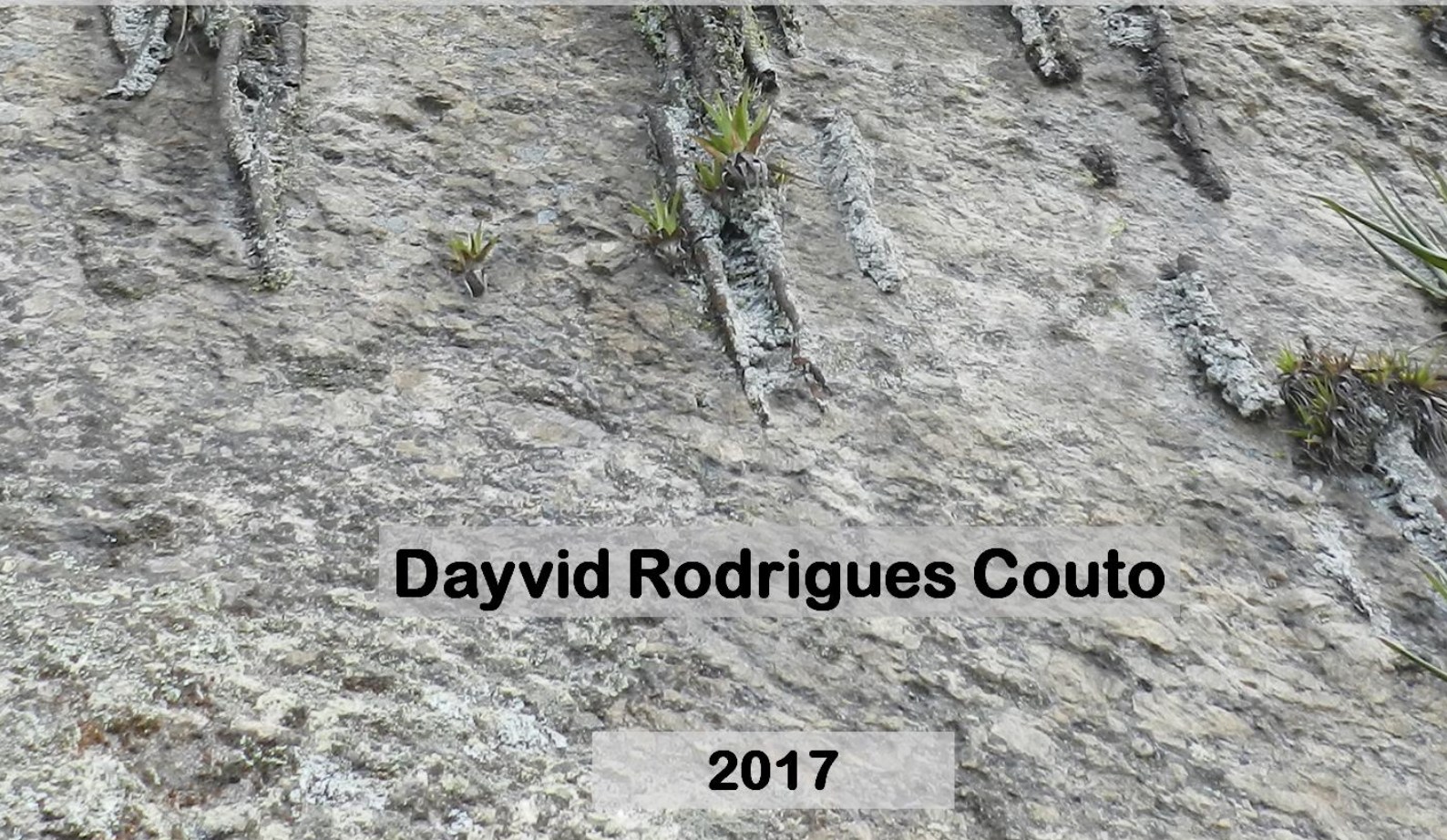


**Universidade Federal do Rio de Janeiro -
Museu Nacional**



**Revisão taxonômica e filogenia de
Stigmatodon Leme, G.K. Br. & Barfuss
(Bromeliaceae - Tillandsioideae)**



Dayvid Rodrigues Couto

2017



UFRJ

**REVISÃO TAXONÔMICA E FILOGENIA DE *STIGMATODON*
LEME, G.K. BR. & BARFUSS (BROMELIACEAE -
TILLANDSIOIDEAE)**

Dayvid Rodrigues Couto

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Botânica).

Orientadores: Dra. Andrea Ferreira da Costa

Coorientação: Dr. Fabiano Salgueiro

Rio de Janeiro

Agosto de 2017

REVISÃO TAXONÔMICA E FILOGENIA DE *STIGMATODON* LEME, G.K. BR. &
BARFUSS (BROMELIACEAE - TILLANDSIOIDEAE)

Dayvid Rodrigues Couto

Orientadores: Dra. Andrea Ferreira da Costa & Dr. Fabiano Salgueiro

Tese de Doutorado submetida ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Botânica).

Aprovada por:

Presidente, Profa. Dra. Andrea Ferreira da Costa

Prof. Dr. Marcelo Trovó Lopes de Oliveira

Dr. Claudio Nicoletti de Fraga

Prof. Dra. Ana Paula Gelli de Faria

Prof. Dra. Bárbara de Sá Haiad

Rio de Janeiro
Agosto de 2017

Com Amor a meus pais *Jamil e Aurelina*, meu filho *João Hugo*
e minha companheira *Talitha Mayumi*.

“Existe uma estrada e somente uma, e essa é a estrada que eu amo. Eu a escolhi. Quando trilho nessa estrada as esperanças brotam e o sorriso se abre em meu rosto. Dessa estrada nunca, jamais fugirei”. (Daisaku Ikeda)

“Existe uma grandeza nesta idéia de que a vida, com seus vários poderes, foi originalmente infundida em algumas poucas formas ou em apenas uma; e deste início tão simples, as mais belas e maravilhosas formas surgiram e continuam a surgir, em números incontáveis, pela evolução”.

(Charles Darwin, 1859)

Agradecimentos

A minha orientadora e amiga Dra. Andrea Ferreira da Costa, pelo acolhimento, ensinamentos e conselhos, por me guiar e estar sempre disponível. Gratidão eterna!

Ao Prof. Dr. Fabiano Salgueiro, co-orientador dessa tese, por toda a disponibilidade em ajudar, ensinar e contribuir para o desenvolvimento desta tese. Grato pelo apoio e acolhimento!

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

A meus pais Jamil e Aurelina, meu filho João Hugo, meus irmãos Thiago e Diego e meus sobrinhos Hiago e Yasmim, pelo apoio, carinho e compreensão pela distância durante esse período.

A Dra. Talitha Mayumi Francisco, meu amor e companheira de todas as horas. Gratidão pelas palavras de motivação, pela partilha dos sonhos e dos projetos de vida, sem os quais seria difícil superar todos os obstáculos. O que seria de meus dias sem a tua luz? Te amo!

A memória de meus tios *Edir* e *Adenil*, com quem aprendi a amar os livros.

A meu avô *Aprígio Couto* pelos ensinamentos de vida. Muito do que sou eu atribuo aos teus exemplos.

Agradeço aos funcionários do Museu Nacional/ UFRJ, especialmente os membros do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica) pelo convívio agradável.

Ao amigo Elton M.C. Leme, por me apresentar de forma muito cativante o grupo "*Stigmatodon*". Grato por partilhar seu conhecimento e importantes materiais para esta tese. Sou um grande admirador de seu trabalho!

A Dra. Tatiana Carrijo e Dra. Miriam C. A. Pereira, pelo incentivo e encorajamento a cursar o doutorado em botânica no Museu Nacional.

Ao Dr. Michael H. J. Barfuss, da Universidade de Viena (Áustria), pela parceria no estudo filogenético com a tribo Vrieseinae, compartilhando e gerando sequencias inéditas de DNA para nossas análises.

Ao amigo Carlos Freitas, por gentilmente ter me conduzido ao Rio de Janeiro para conversar pela primeira vez com minha orientadora.

Aos queridos amigos do programa de Pós-graduação em Botânica do Museu Nacional (2013-2017).

Aos irmãos e irmãs do laboratório de Sistemática de Bromeliaceae: Bruno, Igor, Fernando, Beatriz, Mariana, Suara, Christian, Ricardo, Vitor, Elídio e também aos “filhos adotados”: Nilber, Marlon, Renatinha e Talita Machado. Vocês são incríveis!

Aos funcionários do herbário do Museu Nacional (R), em especial: Vera Lúcia, Margareth, Eugenia, Agnaldo e Luiz.

Ao amigo, Dr. Claudio Nicoletti de Fraga, pela motivação desde o tempo de graduação e por me acolher em sua residência no Rio de Janeiro durante um longo período. Você me possibilitou uma vida mais agradável e produtiva durante minha estadia em seu lar. Sempre grato irmão!

Aos botânicos capixabas: Ludovic J. C. Kollmann, Oberdan José Pereira, André M. Assis e André P. Fontana, por representarem fontes de inspiração e motivação.

Aos amigos que me ajudaram na localização de pontos importantes para coleta dos táxons: Dr. Thiago Coser, Leandro Cardoso (JBRJ), Arthur Rodrigues (MN), Rafael de Oliveira (RJ), Elton M. C. Leme (RJ), Josiene Rossini (MN), Matheus Nogueira (UEFS), Cláudio França (RJ), Fábio C. Guerra Júnior (ES), Dra. Rafaela C. Forzza (JBRJ), Ana Luiza de Paula (Universität Rostock, Germany), Dr. Ruy J.V. Alves (MN), Dr. Ricardo Moura (JBRJ), Dr. Gustavo Martinelli (JBRJ) e Dr. Cláudio C. de Paula (UFV).

Ao ICMBio, IEMA e INEA pelas autorizações de coleta nas Unidades de Conservação.

Aos curadores e funcionários dos herbários e coleções vivas de diferentes instituições que nos receberam e cederam importantes materiais para estudos, incluindo tipos nomenclaturais.

A Dra. Tânia Wendt por aceitar ser minha revisora durante o desenvolvimento desta tese, contribuindo com valiosas sugestões para o aprimoramento deste estudo.

Aos Professores que contribuíram para minha formação durante o período do doutorado, em especial: Prof. Dr. Jorge Fontella Pereira, Dr. Ruy José V. Alves, Dra. Claudia Petean Bove, Dr. José Fernando A. Baumgratz, Dr. Marcelo Trovó L. de Oliveira, Dra. Bárbara de Sá-Haiad, Dra. Heloísa A.L. Carvalho, Dra. Cássia M. Sakuragui, Dra. Rosana C. Lopes, Dra. Lygia D.R.S. Fernandes, Dra. Vera Lúcia M. Huszar e Dra. Elsie F. Guimarães.

À Mônica Claro pela dedicação em ilustrar as espécies.

Aos amigos Igor M. Kessous e Beatriz Neves pela preciosa ajuda com as análises filogenéticas, além das produtivas discussões sobre os nossos estudos... Seguimos nesta cooperação!

Aos motoristas do Museu Nacional: Carlos Lustosa (*in memoriam*), Manoel, Mauro e Eliseu.

Aos amigos do Rio de Janeiro: Cláudio, Amanda, Eduardo, Rafinha e Guilherme (Hostel Maracanã), a quem devo maravilhosos momentos e muitas risadas.

A minha família “*Rodrigues Couto*” (tios e primos), pelas palavras de otimismo e motivação. Serei sempre grato a todos vocês.

A minha família “*Okamoto Francisco*” (sogra, sogros, cunhados, tios, *Batchan*, sobrinho e primos) pelas palavras de carinho e motivação.

A família da Ecovila Águas de Gaya: Fábio Jr., Gê, Kim, Lucas, Marcelo, Fabiano, Brisa, Tessa, André, Henrique, Paulo, Rúbia, Céu Azul, Mar Azul e Sol, pelo carinho e compreensão pela distancia durante estes quatro anos. Por muitos e muitos dias, a única coisa que desejava era estar com vocês neste lugar mágico,

onde partilhamos o sonho de uma vida de amor, paz e harmonia com todos os seres deste nosso Planeta. A todos vocês, minha profunda gratidão!

A você que me ajudou de alguma forma, mas seu nome não se encontra nesta lista, fica aqui a minha gratidão!

CIP - Catalogação na Publicação

CC
872r Couto, Dayvid Rodrigues
 Revisão taxonômica e filogenia de *Stigmatodon*
Leme, G.K. Br. & Barfuss (Bromeliaceae -
Tillandsioideae) / Dayvid Rodrigues Couto. -- Rio
de Janeiro, 2017.
 230 f.

 Orientadora: Andrea Ferreira da Costa.
 Coorientadora: Fabiano Salgueiro.
 Tese (doutorado) - Universidade Federal do Rio
de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós-Graduação
em Botânica, 2017.

 1. Taxonomia. 2. Bromeliaceae. 3. Neotropico. 4.
Biodiversidade. 5. Inselberg. I. Costa, Andrea
Ferreira da, orient. II. Salgueiro, Fabiano,
coorient. III. Título.

Elaborado pelo Sistema de Geração Automática da UFRJ com os
dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Capa: População de *Stigmatodon goniorachis* (Baker) Leme, G.K. Br. & Barfuss em penhascos graníticos da cidade do Rio de Janeiro. Imagem D.R.Couto

Para efeito do Código Internacional de Nomenclatura Botânica, esta tese não constitui publicação efetiva para os nomes e tipificações aqui utilizados.

Sumário

Resumo	xiv
Abstract	xv
Introdução Geral	1
A família Bromeliaceae	1
<i>Inselbergs</i> como ambiente para diversificação de Bromeliaceae no Domínio da Mata Atlântica.....	4
O gênero <i>Stigmatodon</i> Leme, G.K. Br. & Barfuss.....	7
Hipóteses gerais	14
Objetivo	14
Objetivos específicos	14
Referências bibliográficas	15
CAPÍTULO 1 Anatomia foliar e sua contribuição para sistemática do gênero <i>Stigmatodon</i> (Bromeliaceae - Tillandsioideae)	23
1.1 Resumo	24
1.2 Introdução	25
1.3 Material e Métodos	27
1.3.1 Estudo anatômico das folhas	27
1.4 Resultados	31
1.6 Referências bibliográficas	47
CAPÍTULO 2 Filogenia molecular e recircunscrição do gênero <i>Stigmatodon</i> Leme, G.K. Br. & Barfuss (Bromeliaceae, Tillandsioideae)	53
2.1 Resumo	54
2.2 Introdução	55
2.3 Material e Métodos	57
2.3.1 Amostragem.....	57
2.3.2 Extração e amplificação do DNA	59
2.3.3 Edição das sequências	60
2.3.4. Análise filogenética	61
2.4. Resultados	62

2.5. Discussão	70
2.6 Referências Bibliográficas	80
2.7 Materiais suplementares	87
CAPÍTULO 3 Revisão taxonômica de <i>Stigmatodon</i> s.str. (Tillandsioideae - Bromeliaceae): um grupo restrito aos ecossistemas de penhasco do sudeste Brasil	
.....	105
3.1 Resumo	106
3.3 Material e Métodos	110
3.4 Resultados e Discussão	112
3.4.1 Tratamento taxonômico	112
3.4.2 Distribuição geográfica de <i>Stigmatodon</i> s. str.	113
3.4.3 Chave artificial para as espécies de <i>Stigmatodon</i> s. str.	114
1. <i>Stigmatodon amadoi</i>	117
2. <i>Stigmatodon apparicianus</i>	122
3. <i>Stigmatodon belloi</i>	127
4. <i>Stigmatodon bifidus</i>	133
5. <i>Stigmatodon brassicoides</i>	136
6. <i>Stigmatodon costae</i>	141
7. <i>Stigmatodon croceanus</i>	147
9. <i>Stigmatodon fontellanus</i>	153
10. <i>Stigmatodon funebris</i>	157
11. <i>Stigmatodon gastinianus</i>	163
12. <i>Stigmatodon goniorachis</i>	167
13. <i>Stigmatodon harrylutheri</i>	174
14. <i>Stigmatodon magnibracteatus</i>	177
15. <i>Stigmatodon multifolius</i>	181
16. <i>Stigmatodon plurifolius</i>	186
17. <i>Stigmatodon sanctateresensis</i>	191
18. <i>Stigmatodon</i> sp. nov. 1.....	197
19. <i>Stigmatodon</i> sp. nov. 2.....	204
3.5 Referências bibliográficas	209
Considerações finais e perspectivas futuras	213

Resumo

Revisão taxonômica e filogenia de *Stigmatodon* Leme, G.K. Br. & Barfuss (Bromeliaceae - Tillandsioideae)

Dayvid Rodrigues Couto

Orientadores: Profª. Dr. Andrea Ferreira da Costa e Prof. Dr. Fabiano Salgueiro

Stigmatodon é um gênero endêmico do leste brasileiro e sua ocorrência em hábitat de penhascos graníticos e de difícil acesso é um dos principais fatores que explicam o conhecimento rudimentar de suas espécies. Esta tese apresenta a morfologia, filogenia e revisão taxonômica do gênero *Stigmatodon*, estruturada em três capítulos. O capítulo um apresenta a caracterização morfo-anatômica das folhas de *Stigmatodon*, as quais apresentam características xeromórficas, que provavelmente desempenharam uma função essencial na colonização de seus hábitats singulares. A posição do aparelho estomático acima das células epidérmicas e as células do parênquima aquífero diferenciadas morfologicamente entre as duas faces da lâmina foram os caracteres mais relevantes para sistemática do grupo. No entanto, a similaridade anatômica de *Vriesea andaraiensis* e espécies do complexo *V. limae* com espécies de *Stigmatodon*, reforçam nossas hipóteses do relacionamento filogenético entre estes táxons. No capítulo dois, apresentamos um estudo filogenético baseado em sequências de DNA do cloroplasto e nuclear de 16 espécies de *Stigmatodon*, além de 78 espécies de Tillandsioideae. A análise de dados combinados corrobora o monofiletismo do gênero *Stigmatodon* se incluída *V. andaraiensis* e espécies do complexo *V. limae*, com nenhum cenário conflitante contra esta hipótese. Desta forma, propomos a inclusão destas espécies em *Stigmatodon s.l.*, representado por *Stigmatodon s.str.*, que agrupa a espécie tipo do gênero e o clado *V. limae* que agrupa espécies xéricas de *inselbergs* da Mata Atlântica e afloramentos rochosos de campos rupestres da BA e MG. No capítulo três, apresentamos o tratamento taxonômico das 19 espécies atualmente reconhecidas em *Stigmatodon s. str.*, sendo duas novas para ciência, baseado em trabalho de campo, consultas a herbários e bibliografia. São apresentadas descrições, chave de identificação, ilustrações, mapa de distribuição, comentários taxonômicos e *status* de conservação para suas espécies. Em quase sua totalidade são apresentados pranchas fotográficas e ilustrações. Apesar das populações estarem restritas em hábitat de difícil acesso, a área de ocorrência restrita e a perda da qualidade de hábitat, incluem a maioria de seus táxons em categorias de ameaça.

Palavras-chave: Taxonomia, *inselbergs*, Vrieseinae, Sudeste do Brasil, Conservação, Mata Atlântica, Campos rupestres.

Abstract

Taxonomic revision and phylogeny of *Stigmatodon* Leme, G.K. Br. & Barfuss
(Bromeliaceae: Tillandsioideae)

Dayvid Rodrigues Couto

Orientação Profa. Dra. Andrea Ferreira da Costa e Prof. Dr. Fabiano Salgueiro

Stigmatodon is an endemic genus of eastern Brazil and its occurrence in inaccessible cliff habitats is one of the main factors that explain the rudimentary knowledge about their species. This thesis presents the morphology, phylogeny and taxonomic revision of the genus *Stigmatodon*, and is structured in three chapters. Chapter one presents the morpho-anatomical characterization of *Stigmatodon* leaves. The leaves have xeromorphic features that probably played a key role in the colonization of their habitats. The position of the stomatal apparatus above the epidermal cells and aquifer parenchymal cells differentiated between the two faces of the blade were the most relevant characters to the systematic of the group. However, the anatomical similarity of *Vriesea andaraiensis* and *V. limae* Complex with *Stigmatodon* species, reinforces our hypotheses of the phylogenetic relationship among these taxa. In chapter two, a phylogenetic study based on chloroplast and nuclear DNA sequences from 16 species of *Stigmatodon*, in addition to 78 species of Tillandsioideae are presented. The combined data analysis corroborates the monophyly of the genus *Stigmatodon* if included *V. andaraiensis* and species of the *V. limae* Complex, with no conflicting scenario against this hypothesis. Thus, the inclusion of these species in *Stigmatodon s.l.*, represented by *Stigmatodon s.str.*, which includes the type-species of the genus and the *V. limae* clade that includes xeric inselberg species of the Atlantic Forest and Rocky outcrops of Rupestrian Fields of Bahia and Minas Gerais states are proposed. In chapter three, the taxonomic treatment of the 19 species currently recognized in *Stigmatodon s.str.*, being two new ones for science, based on fieldwork, herbariums and bibliography are presented. Descriptions, identification keys, illustrations, distribution map, taxonomic comments and conservation status for their species are presented. Almost all of them have photographs and illustrations plates. Although populations are restricted in hard-to-reach habitats, restricted occurrence area and loss of habitat quality, the most of their taxa is included in threat categories.

Kew-words: Taxonomy, inselbergs, Vrieseinae, Southeastern Brazil, Conservation, Atlantic Forest, rock fields.

Introdução Geral

A família Bromeliaceae

A família Bromeliaceae Juss. constitui um dos elementos florísticos mais notáveis dos biomas tropicais e subtropicais das Américas, e são importantes para ampliação da biodiversidade nos ecossistemas neotropicais, interagindo com uma grande diversidade de invertebrados e vertebrados que utilizam seus tanques para abrigo e nidificação ou interação com polinizadores e dispersores de sementes (Benzing 2000; Mestre *et al.* 2001; Foissner *et al.* 2003; Capucho *et al.* 2007; Montero *et al.* 2010; Silva *et al.* 2011; Marino *et al.* 2012; Paula-Júnior *et al.* 2017). As bromélias distribuem-se nos mais diferentes tipos de ambientes, de méxicos a xéricos, de terrestres (rupícolas) a epífitas, desde ambientes costeiros até altitudes elevadas (Smith & Downs 1974, 1977, 1979; Givnish *et al.* 2007, 2014; Krapp *et al.* 2014).

Distintas características morfológicas e anatômicas tornam Bromeliaceae uma família facilmente reconhecível entre as monocotiledôneas. A família é caracterizada por plantas herbáceas, epífitas, rupícolas ou terrícolas, com caule geralmente curto ou, mais raramente, desenvolvido. As folhas são, em geral, rosuladas, de margem inteira ou aculeada, recobertas por tricomas especializados (escamas foliares). Essas estruturas, típicas da família, são denominadas de escamas, desempenhando importante papel ecológico e fisiológico (Smith & Downs 1974; Benzing 2000). As inflorescências são terminais ou axilares, pedunculadas ou raramente sésseis e, geralmente possuem brácteas vistosas. As flores são geralmente vistosas, trímeras, diclamídeas, heteroclamídeas, em geral actinomorfas, raramente zigomorfas, gineceu sincárpico, tricarpelar e trilocular, ovário súpero, ínfero ou semi-ínfero. O estigma pode apresentar-se nos mais variados tipos morfológicos (ver Brown & Gilmartin 1984, 1989; Barfuss *et al.* 2016) e este caráter assume grande relevância para caracterização de gêneros, principalmente na subfamília Tillandsioideae, que apresenta a maior diversidade de estigmas dentro da família Bromeliaceae (Barfuss *et al.* 2016). Os frutos são cápsulas ou bagas e as sementes podem ser apendiculadas ou não (Smith & Downs 1974; Dahlgren *et al.* 1985; Benzing 2000).

Análises filogenéticas baseadas tanto em dados moleculares quanto morfológicos, sustentam Bromeliaceae como uma família monofilética (Chase *et al.*, 1995; Stevenson & Loconte 1995; Horres *et al.* 2007; Givnish *et al.* 2007), considerada basal dentro da ordem Poales (APG IV 2016; Bouchenak-Khelladi *et al.* 2014). No

entanto, a relação entre gêneros ainda carece de maiores esforços para correta delimitação, principalmente quanto ao relacionamento e a circunscrição em Bromelioideae e Tillandsioideae (Smith & Till 1998; Brown & Leme 2000; Faria *et al.* 2004; Barfuss *et al.* 2005; Almeida *et al.* 2009; Schulte *et al.* 2009; Sass & Specht 2010; Gomes-da-Silva *et al.* 2012; Versieux *et al.* 2012; Barfuss *et al.* 2016; Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017; Leme *et al.* 2017).

A família está representada por 73 gêneros e 3.538 espécies (Gouda *et al.*, cont. updated), predominantemente neotropical, com exceção de *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbr., encontrada na costa oeste do continente africano (Smith & Downs 1974; Porembski 2007), disjunção esta atribuída a uma dispersão recente a longa distância (Givnish *et al.* 2004). Durante muitos anos, a família foi dividida em três subfamílias (Smith & Downs 1974, 1977, 1979): Bromelioideae Harms, Pitcairnioideae Harms e Tillandsioideae Harms. No entanto, com base em estudos de sequência de DNA e morfologia, atualmente a família está dividida em oito subfamílias, sendo as três já anteriormente reconhecidas, restabelecendo Navioideae Harms, e incrementando mais quatro novas subfamílias: Brochinioideae Givnish, Lindmanioideae Givnish, Hechtioideae Givnish e Puyoideae Givnish (Givnish *et al.* 2007, 2011), como pode ser observado na figura 1.

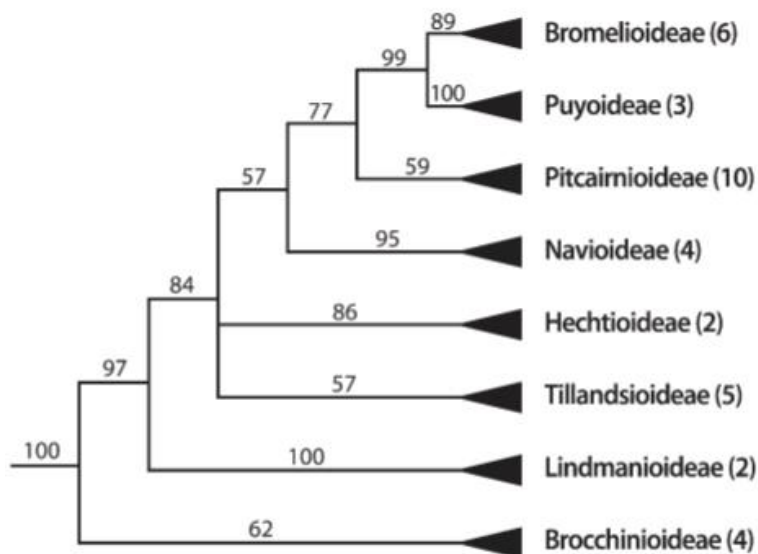


Figura 1. Árvore de consenso estrito da análise de Máxima Parcimônia baseado em sequências de *ndhF*, apresentada por Givnish *et al.* (2007), com a proposta das relações entre subfamílias. Números acima dos ramos são valores de *bootstrap*; número entre parênteses indicam quantidade de táxons utilizados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

A subfamília Tillandsioideae é reconhecidamente natural, com *Catopsis* e *Glomeropitcairnia* sendo basais e juntas, irmãs dos demais gêneros restantes, que formam o núcleo Tillandsioideae (e.g. Terry *et al.* 1997; Barfuss *et al.* 2005; Escobedo-Sarti *et al.* 2013; Givnish *et al.* 2014; Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017). A subfamília Tillandsioideae compreende a maior diversidade com aproximadamente 1.403 espécies (Gouda *et al. cont. updated*), distribuídas por toda a América do Sul, Central e Sul da América do Norte (Smith & Downs 1977), possuindo grande adaptabilidade para distintos habitats, apresentando desde espécies métricas que acumulam água em suas cisternas a extrema xeromorfa sem nenhuma retenção de água (como algumas *Tillandsia*) (Barfuss *et al.* 2016). A maior riqueza pode ser observada em espécies epifíticas, onde são inteiramente importantes para a diversidade do dossel florestal (Gentry & Dodson 1987; Benzing 1990; Zotz 2013, 2016), mas também podem ser terrestres, saxícolas e epilíticas (Smith & Downs 1977; Versieux & Wanderley 2015; Costa *et al.* 2014; Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017). Diante da elevada riqueza, a subfamília encontra-se organizada em 22 gêneros, quatro tribos (Catopsidae, Glomeropitcairnieae, Vrieseae e Tillandsieae) e duas subtribos: Vrieseinae e Cipuropsidinae (Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017).

A tribo Vrieseae W. Till & Barfuss (12 gêneros e 393 espécies) está representada por duas linhagens, que compõem as subtribos Cipuropsidinae e Vrieseinae (Barfuss *et al.* 2016). Destas, vale destacar a subtribo Vrieseinae, pela importância e contexto deste estudo, representada pelos gêneros *Vriesea* Lindl., *Alcantarea* (É. Morren ex Mez) Harms, *Stigmatodon* Leme, G.K. Br. & Barfuss, e *Waltillia* Leme, Barfuss & Halbritter, com distribuição quase que exclusivamente no leste do Brasil (Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017).

Vriesea possui a maior distribuição de norte a sul do domínio da Mata Atlântica, apresentando elevada diversidade (ca. 223 espécies), sendo representadas principalmente por espécies de hábito epifítico, associados a ecossistemas florestais, onde representam elevada importância (Freitas *et al.* 2016; Gouda *et al., cont. updated*). Embora os ambientes xéricos sejam mais restritivos para *Vriesea* (BFG 2015; de Paula *et al.* 2016), alguns complexos de espécies rupícolas são importantes, como o complexo “*Vriesea limae* L.B. Sm.” com distribuição exclusiva em *inselbergs* graníticos da Mata Atlântica e afloramentos rochosos quartzíticos de campos rupestres de Minas Gerais e Bahia (*sensu* Leme & Siqueira Filho 2006) e o complexo “*V. minarum* L.B. Sm.”

distribuído principalmente em afloramentos rochosos de Campos Rupestres de Minas Gerais e *inselbergs* do sudeste brasileiro (*sensu* Versieux 2011).

Alcantarea (39 spp.) é um gênero especialmente epilítico, representado geralmente por espécies de grande porte, ocorrendo principalmente em *inselbergs* graníticos da Mata Atlântica, onde assume relevante importância fisionômica neste ambiente (Porembski 2007; Versieux & Wanderley 2015; de Paula *et al.* 2016), mas também, com alguns grupos distribuídos em ambientes rochosos de Campos Rupestres de Minas Gerais (Versieux & Wanderley 2015).

Waltillia é um gênero monotípico, representado pela espécie *Waltillia hatschbachii* (L.B.Sm. & R. W. Read) Leme, Barfuss & Halbritter, que apresenta hábito terrestre (incluindo saxícolas) em ambientes periodicamente inundados de Campos rupestres de Minas Gerais (Leme *et al.* 2017).

O gênero *Stigmatodon*, foco desta tese, é endêmico do Brasil, compreende 18 espécies (Barfuss *et al.* 2016), a maioria descrita nas últimas três décadas, advindas de penhascos graníticos e de difícil acesso dos *inselbergs* (do alemão *insel*: ilhas e *Berg*: montanhas) de Mata Atlântica, onde se diversificaram.

Inselbergs como ambiente para diversificação de Bromeliaceae no Domínio da Mata Atlântica

Os *inselbergs* graníticos do sudeste do Brasil, conhecidos como Pães de Açúcar representam um ambiente xérico singular, formando paisagens muito antigas no Domínio da Mata Atlântica (Safford & Martinelli 2000; Porembski 2007; de Paula *et al.* 2016; Porembski *et al.* 2016). A exposição destas formas de relevo poderia ter começado em algum momento entre ca. 20-2,6 Ma, no início do Neoceno, formando paisagens de *inselbergs* que se deram através de movimentos tectônicos mais recentes, que possivelmente contribuíram para sua escultura presente (Varajão & Alkmim 2015).

Os ambientes de *inselbergs* são caracterizados por vários filtros ambientais, a maioria deles restritivos para uma ampla gama de espécies, tais como elevada insolação, baixa disposição hídrica, solos rasos ou inexistentes, escassez de nutrientes e altas taxas de evaporação (Porembski 2007). Os processos ecológicos e evolutivos que operam nesses ambientes antigos diferem dos ambientes comparativamente mais novos presentes na matriz (Hopper 2009) promovendo a ocorrência de uma vegetação especializada com elevado endemismo (Porembski 2007).

A importância de *inselbergs* como ambientes de diversificação para populações rupícolas tem despertado o interesse de pesquisadores, uma vez que representam casos extremos para a compreensão da coesão e especiação de espécies em ambientes isolados, principalmente com gêneros de Bromeliaceae que apresentam elevada diversidade nestes ambientes, como *Alcantarea* (Barbará *et al.* 2007, 2008, 2009), *Pitcairnia* (Palma-Silva *et al.* 2011), *Encholirium* (Hmeljevski *et al.* 2017; Gonçalves-Oliveira *et al.* 2017). Estes estudos indicam que a distribuição fragmentada em *inselbergs*, pode ocasionar elevados níveis de diferenciação das populações, indicando assim o fluxo gênico restrito e diminuição da conectividade entre elas (Barbará *et al.* 2007). Por isto, *inselbergs* possuem alto potencial para desenvolvimento de estudos de ecologia molecular e radiação de espécies em ambientes continentais, como o que deu origem à elevada diversidade fenotípica e estratégias adaptativas observados em Bromeliaceae (Barbará *et al.* 2007).

Dentre os vários habitats observados nestes ambientes (ver Safford & Martinelli 2000; Porembski 2007; de Paula *et al.* 2017), ressaltamos pela sua importância, os negligenciados ecossistemas de penhascos (*cliff ecosystems*), dispostos nas faces verticalizadas dos afloramentos rochosos onde o acesso se dá especificamente através do uso de equipamentos e técnicas de alpinismo (Larson *et al.* 2000). São caracterizados pela influência direta da força da gravidade que atua para tornar este ambiente muito distinto, devido à remoção de restos orgânicos, detritos minerais (rochas), água e solo da superfície rochosa, resultando em um ambiente bem drenado, oligotrófico, instável e incapaz de desenvolver e assegurar solo (Larson *et al.* 2000). Estas características selecionaram uma vegetação altamente especializada (Figura 2), composta por espécies com elevada endemidade e altamente sensíveis a distúrbios naturais e antrópicos, como fogo e escaladas (Carauta & Oliveira 1982; Camp & Knight 1998; Larson *et al.* 2000; Hans-Peter *et al.* 2004; Kuntz & Larson 2006; Adams & Zaniewski 2012; Clark & Hells 2015; Studlar *et al.* 2015).

As restrições nestes ambientes são mais severas em comparação com as faces mais onduladas e planas dos afloramentos rochosos (ver Larson *et al.* 2000), onde ocorre o habitat de grande parte dos demais gêneros xéricos de Bromeliaceae do Brasil (de Paula *et al.* 2016). Associados a estas características ambientais restritivas, a natureza insular destes ambientes promove o baixo fluxo gênico entre as populações rupícolas (Barbará *et al.* 2007; Palma-Silva *et al.* 2011; Hmeljevski *et al.* 2017; Gonçalves-Oliveira *et al.* 2017), favorecendo os processos de especiação que resultaram

em várias linhagens rupícolas de Bromeliaceae no Brasil (de Paula *et al.* 2016), dentre elas as tillandsióides *Alcantarea*, *Stigmatodon* e alguns grupos de *Tillandsia* subg. *Anoplophytum*.



Figura 2. Comunidade florística de um ecossistema de penhasco (*Cliff ecosystems*) na cidade do Rio de Janeiro. Observa-se a presença das Bromeliaceae *Tillandsia araujei* Mez e *Stigmatodon* aff. *goniorachis* (Baker) Leme, G.K. Br. & Barfuss, e das Cactaceae *Rhipsalis cereoides* (Backeb. & Voll) A. Cast. e *Coleocephalocereus fluminensis* (Miq.) Backeb., que são espécies características destes ambientes (Imagem D.R.Couto).

Recentemente, os *inselbergs* foram reconhecidos como paisagens de *Ocnil* (biota em paisagens inférteis, muito antigas e climaticamente tamponadas) juntamente com vários outros importantes ecossistemas (*e.g.* campos rupestres do Brasil), que são

intercalados com paisagens de *Yodfels* (isto é, paisagens férteis, jovens e muitas vezes perturbadas), muitos dos quais distribuídos em *hotspots* globais de biodiversidade, e, portanto merecem tratamento especial em esforços de conservação e restauração (Hopper *et al.* 2015). A compreensão dos princípios da teoria de *Ocbil* (Hopper 2009) que tenta explicar a evolução e a ecologia da biota em paisagens muito antigas, inférteis e climaticamente tamponadas, pode ajudar a conservar os ecossistemas mais diversos e mais ameaçados na Terra, dentre eles, os *inselbergs*, que constituem importantes ecossistemas para espécies xéricas no mundo, incluindo o domínio da Mata Atlântica (Hopper *et al.* 2015; Porembski *et al.* 2016; de Paula *et al.* 2016; Hmeljevski *et al.* 2017).

O gênero Stigmatodon Leme, G.K. Br. & Barfuss

O gênero *Stigmatodon*, foco deste estudo, é endêmico de paisagens *Ocbil* da Mata Atlântica (Figura 3, 4). Foi recentemente descrito por Leme, Brown & Barfuss (ver Barfuss *et al.* 2016), sendo segregado de *Vriesea* Lindl., podendo ser diferenciado pelas folhas amplamente coriáceas, indumento lepidoto denso, lâmina geralmente triangular, estames inclusos, organizados com três para cada lado da corola e estigma tubo-laciniado, único entre as Tillandsioideae (Leme & Brown 2004; Leme *et al.* 2010; Leme 2012; Leme *et al.* 2014; Barfuss *et al.* 2016). O gênero é sustentado como um grupo natural, baseado em análises filogenéticas moleculares (Barfuss *et al.* 2016) embora este posicionamento seja contestado (Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017). No entanto, enquanto os representantes de *Stigmatodon* se diversificaram exclusivamente em penhascos de *inselbergs* (Figura 4), as espécies de *Vriesea* possuem maior diversidade quanto ao hábito e hábitat, ocorrendo como terrestres, rupícolas e principalmente epífitas, em ambientes méxicos do domínio Atlântico (Smith & Down 1977; Costa *et al.* 2014).

O gênero engloba 18 espécies aceitas, cuja proximidade morfológica torna pouco precisa a delimitação das espécies. Esta difícil circunscrição resulta em problemas quanto à identificação destes táxons. As espécies estão distribuídas exclusivamente na região sudeste do Brasil dentro dos limites do Domínio da Mata Atlântica, com limite sul no estado do Rio de Janeiro (*inselbergs* da cidade do Rio de Janeiro) e limite norte no Sul da Bahia, com poucas espécies distribuídas no estado de Minas Gerais, nas fronteiras com o estado do Espírito Santo e Sul da Bahia.



Figura 3. Habitat do gênero *Stigmatodon* em *inselbergs* da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro, reconhecidos como paisagem *Ocbil*. **A** *Inselbergs* da região Sul Capixaba (Jerônimo Monteiro e Cachoeiro do Itapemirim); **B** *Inselbergs* de Pancas, região noroeste do Espírito Santo; **C** Pedra Lisa, região norte do Rio de Janeiro; **D** Urca, região urbana da cidade do Rio de Janeiro; **E** *Inselbergs* da região do Sul da Bahia e **F** Pedra da Cabeça Torta, região norte de Minas Gerais. Fotos D.R.Couto, exceto **B** F.C.Guerra-Junior e **D** F.P.Uribbe.



Figura 4. A-F. Hábitat e método de coleta de espécimes do gênero *Stigmatodon*. **A.** Hábitat em penhascos verticais de *inselbergs* graníticos da Mata Atlântica, sudeste do Brasil (seta branca evidencia a população). **B.** coleta com auxílio de tesoura de poda alta na base do *inselberg* (*S. apparicianus*). **C.** Ancoragem em meio a população para coleta de materiais (*Stigmatodon* sp.). **D.** coleta com auxílio de corda fixa no cume do *inselberg* e acesso via técnica de rapel e posterior ascensão. **E.** uso de equipamentos artificiais para acesso de populações de *Stigmatodon*. **F.** Equipamentos básicos de escalada em rocha utilizados neste trabalho para estudo do gênero *Stigmatodon*. (Fotos A e F- D. R. Couto, B - B.Paixão-Souza, D – I.M. Kessous, C e E. Fábio C.G. Júnior).

Historicamente, alguns táxons de *Vriesea* foram superficialmente relacionados a espécies que hoje compõem o gênero *Stigmatodon*. Por exemplo, no protólogo de *Vriesea rosulatula* Leme (= *Stigmatodon rosulatulus*), o autor menciona a semelhança morfológica desta espécie com outros táxons de pequeno porte que compõem um complexo morfológico denominado por Leme & Siqueira-Filho (2006) de “complexo *Vriesea limae* L.B.Sm.”, representados por espécies epilíticas, saxícolas e, raramente epífitas de *Vellozia* spp., com distribuição em *inselbergs* da Mata Atlântica de AL, ES e PE e de campos rupestres da BA e MG. *Stigmatodon rosulatulus* possui características semelhantes de hábitat, vegetando em ambiente marginal ao ambiente típico de *Stigmatodon*, distribuídos em *inselbergs* graníticos de floresta estacional decidual (mata seca), próximo à caatinga, no entanto, é dotada de estigma do tipo tubo-laciniado, reconhecido como sinapomórfico para o grupo (Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017). Na mesma obra, Leme (2012) descreve *Vriesea andaraiensis* Leme, uma espécie de hábito epilítico, restrita a paredes verticais areníticas da Serra do Sincorá, Chapada Diamantina, onde o vegetativo em muito se assemelha aos *Stigmatodon* típicos, embora a espécie seja dotada de estigma lâmina-convoluta, o que a separa de *Stigmatodon goniorachis*, espécie utilizada para comparação (Leme 2012). Na descrição de *Vriesea apparicianiana* (= *S. apparicianus*), Pereira & Reitz (1974) comparam a mesma a *Vriesea limae* L.B.Sm., uma espécie epilítica de pequeno porte, endêmica de *inselbergs* graníticos de Pernambuco, e tecem comentários sobre diferenças úteis para segregá-la, dentre elas as folhas coriáceas com margens truncadas que podem alcançar 1 mm em *S. apparicianus*, mas não tecem comentários sobre o tipo de estigma, que é diferente entre as duas espécies (tubo-laciniado em *S. apparicianus* vs. lâmina-convoluta em *V. limae*).

Os primeiros estudos filogenéticos que incluíram terminais de *Stigmatodon* (anteriormente tratados em *Vriesea*), foram baseados em dados morfológicos (Costa *et al.* 2015) onde incluíram apenas um táxon do grupo (*V. costae*), o qual emergiu no clado das espécies com inflorescência simples de *Vriesea* seção *Xiphion* (Figura 5). Posteriormente, em uma análise filogenética com sequências de quatro marcadores *cpDNA* (*psbA-trnH* + *trnK50r-rps16* + *matK* + *trnL-trnF*), combinados com dados morfológicos (Gomes-da-Silva 2013) publicado posteriormente em Gomes-da-Silva & Souza-Chies (2017), as autoras incluíram quatro terminais do gênero, e com o conjunto de dados, indicaram o posicionamento do grupo “*Vriesea goniorachis*” dentro do gênero *Vriesea*, formando um clado com forte apoio (Figura 6), sustentado pelas seguintes sinapomorfias: alta densidade de tricomas na lâmina, estames dispostos com

três para cada lado da corola e estigma tubo-laciniado (denominado de “cupulado com papilas”), evidenciando o possível monofiletismo do mesmo (Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017).

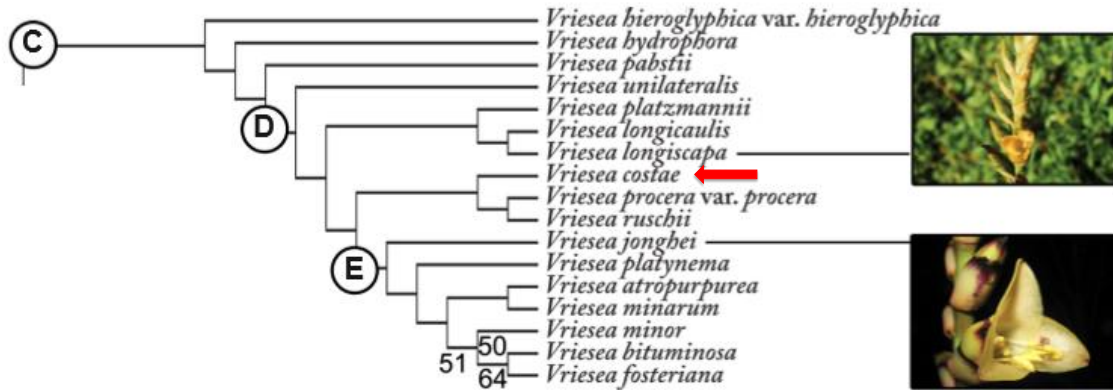


Figura 5. Fragmento da árvore de consenso estrito de Máxima Parcimônia gerada a partir de dados morfológicos, com proposta das relações entre espécies do gênero *Vriesea*, incluindo um representante atualmente reconhecido em *Stigmatodon* (seta vermelha). Os números acima e abaixo de cada nó correspondem aos valores dos valores Bootstrap (BS) e Jackknife (J) acima de 50%, respectivamente. (extraído de Costa *et al.* 2015).

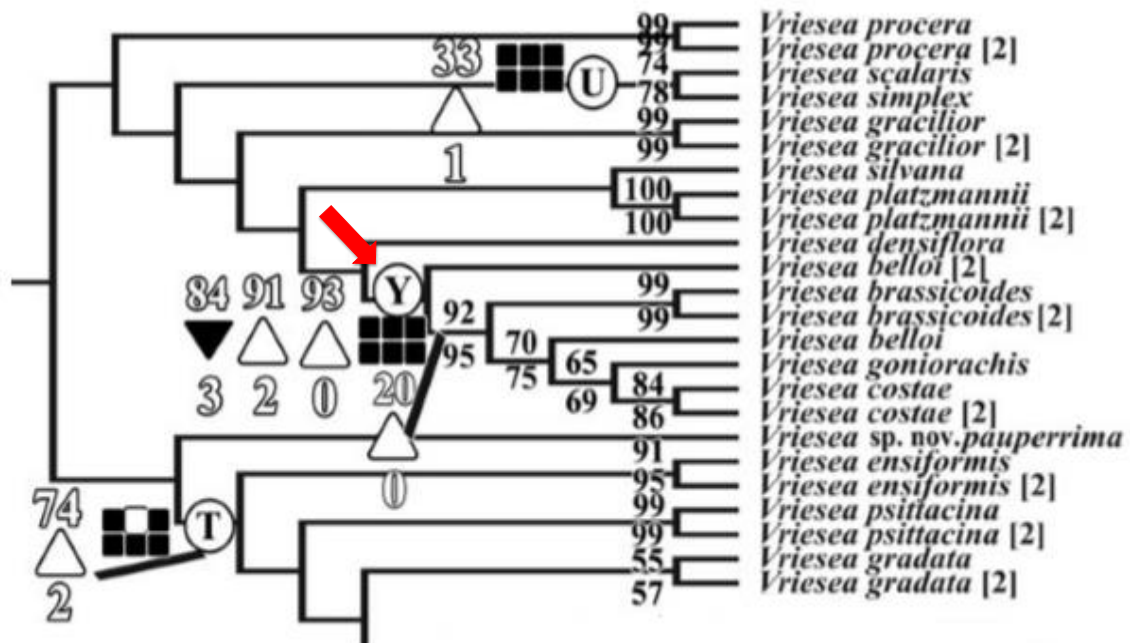


Figura 6. Fragmento da árvore de hipótese filogenética gerada com o método de máxima parcimônia a partir dos dados moleculares e morfológicos concatenados, evidenciando as relações entre as espécies de *Vriesea*, incluindo representantes atualmente reconhecidos no gênero *Stigmatodon* (Clado Y em destaque). Os triângulos invertidos e pretos representam sinapomorfias exclusivas; Os triângulos brancos representam sinapomorfias não exclusivas. Os números acima dos triângulos indicam o caractere e abaixo do estado de transformação. Os números acima e abaixo de cada nó

representam o suporte de *bootstrap* (acima de 50%) e o suporte de *jackknife* com *resampling* simétrico, respectivamente. (extraído de Gomes-da-Silva & Souza-Chies, 2017).

Em seguida, Kessous (2016), inclui mais três espécies deste gênero (*V. euclidiana*, *V. amadoi* e *V. multifoliata*) e através de análise filogenética com dois marcadores plastidiais (*rps16-trnK* e *matK*) e um nuclear (*PHYC*) combinados com dados morfológicos, evidencia o monofilismo do grupo, sendo este basal as *Vriesea* s.str. e tendo *Alcantarea* como grupo irmão (Figura 7). No entanto, prefere deixar o grupo em *Vriesea*.

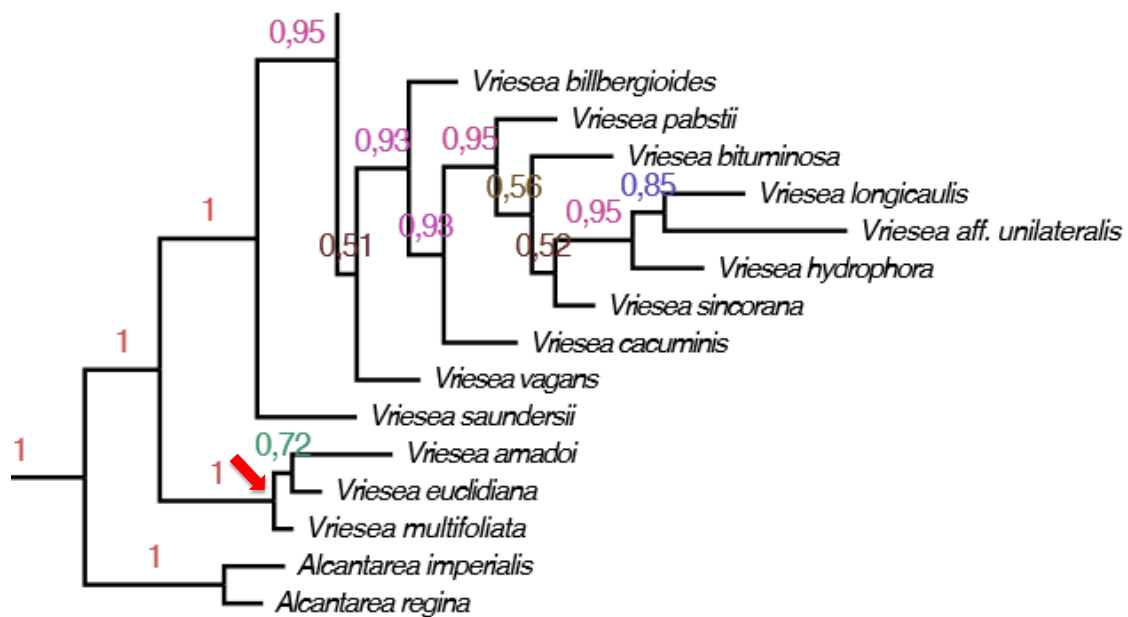


Figura 7. Fragmento da árvore de hipótese filogenética gerada com o método de Inferência Bayesiana a partir dos dados moleculares e morfológicos concatenados, evidenciando as relações entre as espécies de *Vriesea* com representantes atuais de *Stigmatodon* (Clado em destaque). Consenso *majority rule* (50%) de 12.002 árvores. Suporte dos ramos e cores referentes aos valores de probabilidade posterior. (extraído de Kessous 2016).

Posteriormente, através do incremento de um maior número de marcadores plastidiais (*rpoB-trnC-petN*, *trnK-matK-trnK*, *ycf1*) e de sequências de *nDNA* (*PHYC*), Barfuss *et al.* (2016) corroborou os mesmos resultados já apontados para o grupo (Kessous 2016), sustentando a monofilia em um clado fortemente apoiado, sendo irmão de *Vriesea* s.str. e ambos, irmãos de *Alcantarea* (Figura 8). Porém, baseados neste conjunto de dados e através da combinação de caracteres morfológicos diagnósticos com valor sinapomórfico, os autores elevam o grupo *Vriesea goniorachis* à categoria genérica, denominado *Stigmatodon* (Barfuss *et al.* 2016). Esta monofilia também foi

corroborada posteriormente por Leme *et al.* (2017), utilizando os mesmos marcadores moleculares. Entretanto, as relações infragenéricas precisam ser mais bem elucidadas, uma vez que em todos os trabalhos realizados até o momento com o grupo, foram utilizados baixa amostragem de táxons.

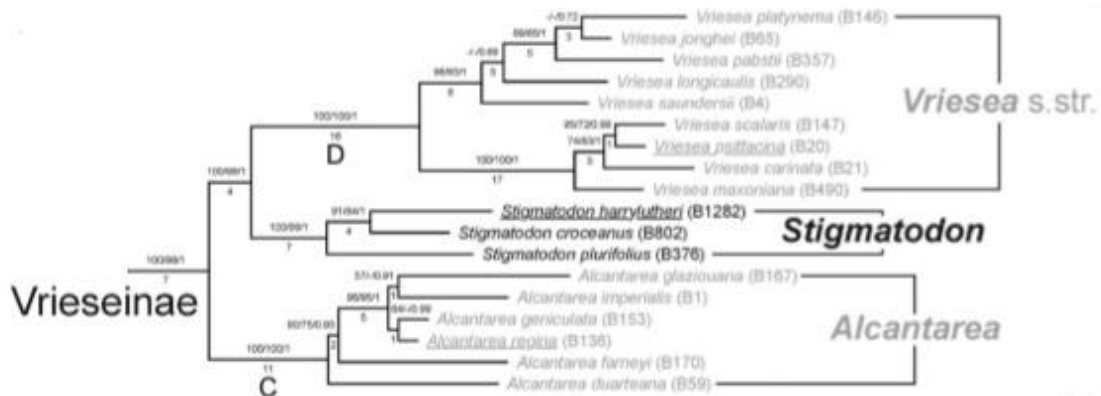


Figura 8. Fragmento da árvore de Máxima Verossimilhança com base em dados concatenados de sequências de *ptDNA* e *nDNA* para subtribo Vrieseinae (Tillandsioideae). O número abaixo dos ramos são comprimentos de ramos de caracteres de DNA variáveis otimizados para o filograma de máxima Verossimilhança. Os números acima dos ramos são o suporte ao bootstrap para máxima Verossimilhança e máxima Parcimônia e de probabilidade posterior para inferência Bayesiana. (comprimento da árvore = 5754 passos, IC = 0,580 e RI = 0,822). (extraído de Barfuss et al. 2016).

Desta forma, se faz necessário um esforço maior para incrementar o número de terminais do gênero, incluindo outros grupos importantes, que ainda não foram testados filogeneticamente e que apresentam afinidades morfológicas com o gênero *Stigmatodon*. Neste contexto, a realização de novas coletas além das localidades típicas, a documentação dos indivíduos em seu habitat natural, melhor conhecimento de suas distribuições geográficas, além da busca de caracteres mais consistentes para suas delimitações, contribuirão para uma circunscrição mais estável e natural do gênero. Um estudo mais detalhado não apenas da morfologia externa, como também de caracteres anatômicos das folhas, torna-se fundamental para buscar novos caracteres com potencial valor taxonômico e que suportem os limites de *Stigmatodon* e *Vriesea*.

A presente tese busca aprofundar a sistemática e morfologia do gênero *Stigmatodon*, utilizando-se de diferentes ferramentas para responder as seguintes questões: (1) A anatomia foliar do gênero fornece caracteres úteis para suportar os limites sistemáticos de *Stigmatodon* e *Vriesea*? (2) Quais os limites taxonômicos entre as espécies de *Stigmatodon*? (3) *Stigmatodon* se consolida como um grupo

monofilético, corroborando Barfuss *et al.* (2016)? (4) Qual o posicionamento e relacionamento de espécies de *Vriesea* que ocorrem em ambientes similares com o gênero *Stigmatodon*?

Hipóteses gerais

- Caracteres morfoanatômicos da folha refletem a seleção por habitats distintos e assim, fornece caracteres adicionais para suportar os limites taxonômicos entre *Stigmatodon* e *Vriesea*.
- O gênero *Stigmatodon* é monofilético.
- A circunscrição de *Stigmatodon* é mais ampla e envolve um maior número de espécies.

Objetivo

O objetivo geral do presente estudo foi aprofundar a sistemática e morfologia do gênero *Stigmatodon* Leme, G.K. Br. & Barfuss (Bromeliaceae – Tillandsioideae), analisar as relações filogenéticas entre os táxons e gêneros relacionados e revisar a taxonomia do grupo *Stigmatodon s.str.*

Objetivos específicos

- Caracterizar a morfo-anatomia das folhas do gênero *Stigmatodon* e grupos próximos;
- Reconstruir as relações filogenéticas dos táxons, com base em dados moleculares de sequências de DNA nuclear e plastidiais.
- Revisar a taxonomia das espécies, incluindo a nomenclatura e tipificação;
- Elaborar material para identificação das espécies (chaves, ilustrações e descrições e distribuição geográfica);
- Avaliar o *status* de conservação das espécies com base nos critérios de conservação da IUCN (2013).

Referências bibliográficas

- Adams, M.D. & Zaniewski, K. (2012) Effects of recreational rock climbing and environmental variation on a sandstone cliff-face lichen community. *Botany*, 90: 253-259.
- Almeida, V.R.; Costa, A.F.; Mantovani, A.; Esteves, V.G.L.; Arruda, R.C.O. & Forzza, R.C. (2009) Morphological phylogenetics of *Quesnelia* (Bromeliaceae, Bromelioideae). *Systematic Botany*, 34(4): 660-672.
- APG IV. (2016) An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1-20.
- Barbará, T.; Martinelli, G.; Fay, M.F.; Mayo, S.J. & Lexer, C. (2007) Population differentiation and species cohesion in two closely related plants adapted to neotropical high-altitude ‘inselbergs’, *Alcantarea imperialis* and *Alcantarea geniculata* (Bromeliaceae). *Molecular Ecology*, 16:1981-1992.
- Barbará, T.; Lexer, C.; Martinelli, G.; Mayo, S.J.; Fay, M.F. & Heuertz, M. (2008) Within-population spatial genetic structure in four naturally fragmented species of a neotropical inselberg radiation, *Alcantarea imperialis*, *A. geniculata*, *A. glaziouana* and *A. regina* (Bromeliaceae). *Heredity*, 101: 285-296.
- Barbará, T.; Martinelli, G.; Palma-Silva, C.; Fay, M.F.; Mayo, S.J. & Lexer, C. (2009) Genetic relationships and variation in reproductive strategies in four closely related bromeliads adapted to neotropical ‘inselbergs’: *Alcantarea glaziouana*, *A. regina*, *A. geniculata* and *A. imperialis* (Bromeliaceae). *Annals of Botany*, 103: 65-77.
- Barfuss, M.H.J.; Samuel, R.; Till, W. & Stuessy, T.F. (2005) Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany*, 92(2): 337-351.
- Barfuss, M.H.J.; Till, W.; Leme, E.M.C.; Pinzón, J.P.; Manzanares, J.M.; Halbritter, H.; Samuel, R. & Brown, G.K. (2016) Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa* (monograph), 279(1): 1-97.
- Benzing, D.H. (1990) *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge. 354p.
- Benzing, D.H. (2000) *Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, 590p.
- BFG – The Brazil Flora Group. (2015) Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*, 66: 1085-1113.

- Bouchenak-Khelladi, Y.; Muasya, A.M.; Linder, H.P. (2014) A revised evolutionary history of Poales: origins and diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 175: 4-16.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. (1984) Stigma structure and variation in Bromeliaceae – Neglected taxonomic characters. *Brittonia*, 36(4): 364-374.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. (1989) Stigma types in Bromeliaceae - A systematic survey. *Systematic Botany*, 14(1): 110-132.
- Brown, G.K. & Leme, E.M.C. (2000) Análise cladística do complexo Nidulariíode. In: E. M. C. Leme (ed). *Nidularium: Bromélias da Mata Atlântica*. Sextante Artes, Rio de Janeiro.
- Camp, R.J. & Knight, R.L. (1998) Effects of rock climbing on cliff plant communities at Joshua Tree National Park, California. *Conservation Biology*, 12(6): 1302-1306.
- Capucho, L.C.; Dalcolmo, S.; Formigoni, T.H. & Silva, A.G. (2007) Bromélias e beija-flores: um modelo observacional para testar hipóteses sobre correlações e adaptações morfológicas recíprocas. *Rodriguésia*, 58(1): 049-058.
- Carauta, J.P.P. & Oliveira, R.R. (1984) Plantas vasculares dos morros da Urca, Pão de Açúcar e Cara de Cão. *Rodriguésia*, 36: 13-24.
- Chase, M.W.; Stevenson, D.W.; Wilkin, P. & Rudall, P. J. (1995) Monocot systematics: a combined analysis. In: Rudall, P.J.; Cribb, P.J.; Cutler, D.F. & Humphries, C.J. (Editors). *Monocotyledon: systematics and evolution*. Kew: Royal Botanic Gardens. p.685-730.
- Clark, P. & Hells, A. (2015) The effects of rock climbing on cliff-face vegetation. *Applied Vegetation Science*, 18: 705-715.
- Costa A.F.; Gomes-da-Silva, J. & Wanderley, M.G.L. (2014) *Vriesea* (Bromeliaceae, Tillandsioideae): taxonomic history, and morphology of the Brazilian lineage. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 141(4): 338-352.
- Costa, A.F.; Gomes-da-Silva, J. & Wanderley, M.G.L. (2015) *Vriesea* (Bromeliaceae, Tillandsioideae): a cladistic analysis of eastern Brazilian species based on morphological characters. *Rodriguésia*, 66(2): 429-440.
- Dahlgren, R.; Clifford, H.T. & Yeo, P.E. (1985) *The families of the Monocotyledons: Structure, evolution and taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin. 520 p.
- Escobedo-Sarti, J.; Ramírez, I.; Leopardi, C.; Carnevali, G.; Magallón, S.; Duno, R. & Mondragon, D. (2013) A phylogeny of Bromeliaceae (Poales, Monocotyledoneae)

derived from an evaluation of nine supertree methods. *Journal of Systematics and Evolution*, 51: 743-757.

Faria, A.P.G.; Wendt, T. & Brown, G.K. (2004) Cladistic relationships of *Aechmea* (Bromeliaceae, Bromelioideae) and allied genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 91: 303-319.

Foissner, W.; Strüder-Kypke, M.; Staay, G.W.M.; Staay, S.M. & Hackstein, J.H.P. (2003) Endemic ciliates (Protozoa, Ciliophora) from tank bromeliads (Bromeliaceae): a combined morphological, molecular, and ecological study. *European Journal of Protistology*, 39: 365-372.

Freitas, L.; Salino, A.; Menini-Neto, L.; Almeida, T.E.; Mortara, S.R.; Stehmann, J.R.; Amorim, A.M.; Guimarães, E.F.; Coelho, M.N.; Zanin, A. & Forzza, R.C. (2016) A comprehensive checklist of vascular epiphytes of the Atlantic Forest reveals outstanding endemic rates. *PhytoKeys*, 58: 65-79.

Gentry, A.H. & Dodson, C.H. (1987) Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74(2): 205-233.

Givnish, T.J.; Millam, K.C.; Evans, T.M.; Hall, J.C.; Pires, J.C.; Berry, P.E. & Sytsma, K.J. (2004) Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunctions in Rapataceae and Bromeliaceae based on *ndhf* sequence data. *International Journal of Plant Sciences*, (165): 35-54.

Givnish, T.J.; Millam, K.C.; Berry, P.E. & Sytsma, K.J. (2007) Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhf* sequence data. *Aliso*, 23: 3-26.

Givnish, T.J.; Barfuss, M.H.J.; Riina, R.; Van Ee, B.; Schulte, K.; Horres, R.; Gonsiska, P.A.; Jabaily, R.S.; Crayn, D.M.; Smith, A.C.; Winter, K.; Brown, G.K.; Evans, M.T.; Holst, K.B.; Luther, H.E.; Till, W.; Zizka, G.; Berry, P.E. & Sytsma, K.J. (2011) Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, 98: 872-895.

Givnish, T.J.; Barfuss, M.H.J.; Van Ee, B.; Riina, R.; Schulte, K.; Horres, R.; Gonsiska, P.A.; Jabaily, R.S.; Crayn, D.M.; Smith, J.A.C.; Winter, K.; Brown, G.K.; Evans, T.M.; Holst, B.K.; Luther, H.; Till, W.; Zizka, G.; Berry, P.E. & Sytsma, K.J. (2014) Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 71: 55-78.

Gomes-da-Silva, J.; Vargens, F.A.C.; Arruda, R.C.O. & Costa, A.F. (2012) A Morphological cladistic analysis of the *Vriesea corcovadensis* group (Bromeliaceae: Tillandsioideae), with anatomical descriptions: New evidence of the non-monophyly of the genus. *Systematic Botany*, 37(3): 641-654.

- Gomes-da-Silva, J. (2013) Análise filogenética de *Vriesea* Lindley (Bromeliaceae: Tillandsioideae), baseada em dados morfológicos e moleculares. Tese de Doutorado. Museu Nacional, UFRJ.
- Gomes-da-Silva, J. & Souza-Chies, T.T. (2017) What actually is *Vriesea*? A total evidence approach in a polyphyletic genus of Tillandsioideae (Bromeliaceae, Poales). *Cladistics*, 1-19.
- Gonçalves-Oliveira, R.C.; Wöhrmann, T.; Benko-Iseppon, A.M.; Krapp, F.; Alves, M.; Wanderley, M.G.L. & Weising, K. (2017) 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*, 104(6): 1-11.
- Gouda, E.J.; Butcher, D. & Gouda, C.S. (2016) *Encyclopaedia of Bromeliads*, version 3. University Botanical Garden, Utrecht. Available from: <http://encyclopedia.florax.nl/> (accessed 17 Mai 2017)
- Hans-Peter, R.; Müller, S.W. & Baur, B. (2004) Effects of rock climbing on plant communities on exposed limestone cliffs in the Swiss Jura mountains. *Applied Vegetation Science*, 7: 35-40.
- Hmeljevski, K.V.; Nazareno, A.G.; Bueno, M.L.; Reis, M.S. & Forzza, R.C. (2017) Do plant populations on distinct inselbergs talk to each other? A case study of genetic connectivity of a bromeliad species in an Ocbil landscape. *Ecology and Evolution*, 1-13.
- Horres, R.; Schulte, K.; Weising, K. & Zizka, G. (2007) Systematics of Bromelioideae (Bromeliaceae) - evidence from molecular and anatomical studies. *Aliso*, 23: 27-43.
- Hopper, S.D. (2009) OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically-buffered, infertile landscapes. *Plant and Soil*, 322: 49-86.
- Hopper, S.D.; Silveira, F.A.O. & Fiedler, P.L. (2016) Biodiversity hotspots and Ocbil theory. *Plant and Soil*, 403: 167-216.
- IUCN. Standards and petitions subcommittee (2013) *Guidelines for using the IUCN Red List categories and criteria*. Version 10. Acesso em: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>. Acessado em 9 de junho 2013.
- Kessous, I.M. (2016) Taxonomia e filogenia do grupo *Vriesea ensiformis* (Vell.) Beer (Bromeliaceae, Tillandsioideae). Dissertação de Mestrado. Museu Nacional, UFRJ.

- Krapp, F.; Pinangé, D.S.B.; Benko-Iseppon, A.M.; Leme, E.M.C. & Weising, K. (2014) Phylogeny and evolution of *Dyckia* (Bromeliaceae) inferred from chloroplast and nuclear sequences. *Plant Systematics and Evolution*, 300(7): 1591-1614.
- Kuntz, K.L. & Larson, D.W. (2006) Influences of microhabitat constraints and rock-climbing disturbance on cliff-face vegetation communities. *Conservation Biology*, 20(3): 821-832.
- Larson, D.W.; Matthes, U. & Kelly, P.E. (2000) *Cliff ecology: pattern and process in cliff ecosystems*. Cambridge Studies in Ecology. 340p.
- Leme, E.M.C. & Siqueira-Filho, J.A. (2006) Taxonomia das bromélias dos fragmentos de Mata Atlântica de Pernambuco e Alagoas. In: Siqueira-Filho, J.A. & Leme, E.M.C. (eds.) *Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste. Biodiversidade, Conservação e suas Bromélias*. Andréa Jakobson Estúdio, Rio de Janeiro. p 191-381.
- Leme, E.M.C. (2012) Revision of the lithophytic *Vriesea* species from Minas Gerais (and vicinities), Brazil - Part V: Two tubolaciniate stigma-type new species. *Journal of the Bromeliad Society*, 62(1): 10-19.
- Leme, E.M.C. & Brown, G.K. (2004) Four new lithophytic *Vriesea* species (Tillandsioideae) from Southeastern Brazil. *Vidalia*, 2(1): 3-11.
- Leme, E.M.C.; Fraga, C.N.; Kollmann, L.J.C.; Brown, G.K.; Till, W.; Ribeiro, O.B.C., Machado, M.C.; Monteiro, F.J.S.; Fontana, A.P. (2010) Miscellaneous new species in the Brazilian Bromeliaceae. *Rodriguésia*, 61 (1): 021-067.
- Leme, E.M.C.; Till, W.; Kollmann, L.J.C.; Moura, R.L. & Ribeiro, O.B.C. (2014) Miscellaneous new species of Brazilian Bromeliaceae – III. *Phytotaxa*, 177 (2): 061-100.
- Leme, E.M.C.; Halbritter, H. & Barfuss, M.H.J. (2017) *Waltillia*, a new monotypic genus in Tillandsioideae (Bromeliaceae) arises from a rediscovered, allegedly extinct species from Brazil. *Phytotaxa*, 299(1): 1-35.
- Mestre, L.A.M.; Aranha, J.M.R. & Esper, M.L.P. (2001) Macroinvertebrate fauna associated to the Bromeliad *Vriesea inflata* of the Atlantic Forest (Paraná State, Southern Brazil). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 44(1): 89-94.
- Marino, N.A.C.; Srivastava, D.S. & Farjalla, V.F. (2012) Aquatic macroinvertebrate community composition in tank-bromeliads is determined by bromeliad species and its constrained characteristics. *Insect Conservation and Diversity*, (2012) doi: 10.1111/j.1752-4598.2012.00224.x

- Montero, G.; Feruglio, C. & Barberis, I.M. (2010) The phytotelmata and foliage macrofauna assemblages of a bromeliad species in different habitats and seasons. *Insect Conservation and Diversity*, 3: 92-102.
- Palma-Silva, C.; Wendt, T.; Pinheiro, F.; Barbará, T.; Fay, M.F.; Cozzolino, S. & Lexer, C. (2011) Sympatric bromeliad species (*Pitcairnia* spp.) facilitate tests of mechanisms involved in species cohesion and reproductive isolation in Neotropical inselbergs. *Molecular Ecology*, 20(15): 3185-3201.
- de Paula, L.F.A.; Forzza, R.C.; Neri, A.V.; Bueno, M.L. & Porembski, S. (2016) Sugar loaf land in south-eastern Brazil: A centre of diversity for matforming bromeliads on inselbergs. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181: 459-476.
- de Paula, L.F.A.; Mota, N.F.O.; Viana, P.L. & Stehmann, J.R. (2016) Floristic and ecological characterization of habitat types on an inselberg in Minas Gerais, southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*. doi: 10.1590/0102-33062016abb0409
- Paula-Júnior, A.T.; Rosa, B.F.J.V.; Alves, R.G. & Divino, A.C. (2017) Aquatic invertebrates associated with bromeliads in Atlantic Forest fragments. *Biota Neotropica*, 17(1): e20160188. <http://dx.doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2016-0188>
- Pereira, E. & Reitz, R. (1974) Species novae in Brasília Bromeliacearum – VII. *Bradea*, 43(1): 441.
- Porembski, S. (2007) Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(4): 579-586.
- Porembski, S.; Silveira, F.A.O.; Fiedler, P.L.; Watve, A.; Rabarimanarivo, M.; Kouame, F. & Hopper, S.D. (2016) Worldwide destruction of inselbergs and related rock outcrops threatens a unique ecosystem. *Biodivers Conserv.* DOI 10.1007/s10531-016-1171-1
- Safford, H.D. & Martinelli, G. (2000) Southeast Brazil. In: Porembski S. & Barthlott W. (eds). *Inselbergs - biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, vol. 146. Berlin: Ecological Studies, Springer-Verlag, 339-389.
- Sass, C. & Specht, C.D. (2010) Phylogenetic estimation of the core Bromelioids with an emphasis on the genus *Aechmea* (Bromeliaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 559-571.
- Schulte, K.; Barfuss, M.H.J. & Zizka, G. (2009) Phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) inferred from nuclear and plastid DNA loci reveals the evolution of the tank habit within the subfamily. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51: 327-339.

- Silva, H.R.; Carvalho, A.L.G. & Bittencourt-Silva, G.B. (2011) Selecting a hiding place: anuran diversity and the use of bromeliads in a threatened coastal sand dune habitat in Brazil. *Biotropica*, 43(2): 218-227.
- Smith, L.B. & Downs, R. (1974) *Bromeliaceae, sub-family Pitcairnioideae*. Flora Neotropica, Hafner Press, New York, mon. 14, part 1, 658 p.
- Smith, L.B. & Downs, R. (1977) *Bromeliaceae, sub-family Tillandsioideae*. Flora Neotropica, Hafner Press, New York, mon. 14, part 2, p. 663-1492.
- Smith, L.B. & Downs, R. (1979) *Bromeliaceae, sub-family Bromelioideae*. *Flora Neotropica*, The New York Botanical Garden, New York, mon. 14, part 3, p. 1493-2142.
- Smith, L.B. & Till, W. (1998) Bromeliaceae. *In*: K. Kubitzki (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants: IV Flowering Plants. Monocotyledons. Springer Verlag, Berlin.
- Stevenson, D.W. & Loconte, H. (1995) Cladistic analysis of monocot families. *In*: Rudall, P.J.; Cribb, P.J.; Cutler, D.F. & Humphries, C.J. (Eds.). *Monocotyledon: systematics and evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew, 685-730.
- Studlar, S.M.; Fuselier, L. & Clark, P. (2015) Tenacity of Bryophytes and Lichens on Sandstone cliffs in West Virginia and relevance to recreational climbing impacts. *Evansia*, 32(3):121-135.
- Terry, G.R.; Brown, G.K. & Olmstead, R.G. (1997) Examination of Subfamilial Phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *American Journal of Botany*, 84 (5): 664-670.
- Varajão, C.A.C. & Alkmin, F.F. (2015) Pancas: The kingdom of bornhardts. *In* Vieira, B.C.; Salgado, A.A.R. & Santos, L.J.C. (Eds.) Landscapes and landforms of Brazil (p. 381-388). World geomorphological landscapes. Dordrecht: Springer Science+Business Media.
- Versieux, L.M. (2011) Brazilian plants urgently needing conservation: the case of *Vriesea minarum* (Bromeliaceae). *Phytotaxa*, 28: 35-49.
- Versieux, L.M.; Barbará, T.; Wanderley, M.G.L.; Calvente, A.; Fay, M.F. & Lexer, C. (2012) Molecular phylogenetics of the Brazilian giant bromeliads (*Alcantarea*, Bromeliaceae): implications for morphological evolution and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 64: 177-189.
- Versieux, L.M. & Wanderley, M.G.L. (2015) *Bromélias-gigantes do Brasil*. Natal: Offset editor, 201p.

Zotz, G. (2013) The systematic distribution of vascular epiphytes: A critical update.
Botanical Journal of the Linnean Society, 171(3): 453-481.

Zotz, G. (2016) *Plants on plants: The biology of vascular epiphytes*. Springer International, Germany. 282p.

CAPÍTULO 1

**Anatomia foliar e sua contribuição para sistemática do gênero
Stigmatodon (Bromeliaceae - Tillandsioideae)**

1.1 Resumo

Stigmatodon recentemente segregado de *Vriesea* possui 18 espécies endêmicas de ecossistemas de penhascos graníticos dos *inselbergs* da Mata Atlântica do sudeste do Brasil. O uso de caracteres anatômicos é útil para suportar circunscrições taxonômicas em Bromeliaceae, no entanto, apesar de sua relevância para sistemática, as informações disponíveis para muitos de seus gêneros são escassas, como é o caso do gênero *Stigmatodon*. No presente trabalho utilizamos a anatomia foliar com o objetivo de ampliar a caracterização do gênero, fornecer caracteres úteis para suportar os limites taxonômicos de *Stigmatodon* e *Vriesea* e apontar caracteres para serem utilizados em análises filogenéticas na subtribo Vrieseinae. Os resultados são discutidos dentro de um contexto taxonômico e ecológico. Amostras de 11 espécies e três morfoespécies de *Stigmatodon* e 12 espécies de *Vriesea* foram cortadas à mão livre e testes histoquímicos foram realizados. *Stigmatodon* apresenta folhas hipoestomáticas, tricomas peltados nas duas faces; estômatos projetados acima das células epidérmicas ordinárias; células epidérmicas com paredes espessadas, hipoderme mecânica; parênquima aquífero com células apresentando formas diferentes entre as duas faces; clorênquima com feixes de fibras e aerênquima e feixes vasculares envolvidos por bainha esclerênquimática. A posição do aparelho estomático acima das células epidérmicas e as células do parênquima aquífero diferenciadas entre as duas faces da lâmina foram os caracteres mais relevantes para sistemática do grupo. No entanto, estas características foram compartilhadas com um grupo de espécies xéricas de *Vriesea*, representados por *V. andaraiensis* e espécies do complexo *V. limae*. As características anatômicas observadas para o gênero *Stigmatodon* refletem o xeromorfismo das folhas, que aparentemente desempenhou um papel essencial na colonização dos habitats mais restritivos dos *inselbergs* da Mata Atlântica e sua similaridade com espécies xéricas de *Vriesea* reforçam nossas hipóteses do relacionamento filogenético de *Stigmatodon* com o complexo *V. limae* e *V. andaraiensis*.

Palavras-chave: *Inselbergs*, Mata Atlântica, sudeste do Brasil, Vrieseinae, xeromorfismo

1.2 Introdução

Bromeliaceae é uma das maiores e mais representativas famílias de plantas com distribuição essencialmente Neotropical, representada por 73 gêneros e 3.539 espécies (Gouda *et al.*, cont. updated). O sucesso em colonizar eficientemente diferentes tipos de habitats, é consequência de caracteres morfológicos e fisiológicos peculiares, tais como folhas dispostas em roseta formando um tanque central para acumulação de água e detritos orgânicos, folhas com escamas absorventes (capazes de absorver água e nutrientes diretos da atmosfera), além de fixação noturna de CO₂ através da fotossíntese do tipo CAM e a redução estrutural e funcional do sistema radicular em espécies epífitas e rupícolas (Tomlinson 1969; Benzing 2000; Givnish *et al.* 2007).

Os membros da família Bromeliaceae estão distribuídos em oito subfamílias (Givnish *et al.* 2007), estando representados no Brasil, por Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae. A subfamília Tillandsioideae compreende a maior diversidade na família Bromeliaceae, representada atualmente por ca. 1.403 espécies (Gouda *et al. cont. updated*), distribuídas em 22 gêneros, quatro tribos e duas subtribos (Barfuss *et al.* 2016). Neste contexto, merece destaque a tribo Vrieseae (12 gêneros e 393 espécies) representada por duas linhagens, que compõem as subtribos Cipuropsidenae e Vrieseinae (Barfuss *et al.* 2016). Os representantes da subtribo Vrieseinae possuem distribuição quase que exclusivamente na região leste do Brasil, representada pelos gêneros *Vriesea* Lindl., *Alcantarea* (É. Morren ex Mez) Harms, *Stigmatodon* Leme, G.K. Br. & Barfuss e *Waltillia* Leme, Barfuss & Halbritter (Leme *et al.* 2017).

Dentre os representantes da subtribo Vrieseinae, destaca-se o gênero *Stigmatodon*, foco deste estudo. O grupo é reconhecidamente natural, baseado em análises filogenéticas moleculares, sendo recentemente segregado de *Vriesea* (Barfuss *et al.* 2016) embora este posicionamento seja contextado (Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017). As principais características morfológicas utilizadas para separar *Stigmatodon* de *Vriesea* são as folhas amplamente coriáceas, indumento lepidoto denso, lâmina geralmente triangular, estames inclusos, organizados com três para cada lado da corola e estigma tubo-laciniado, único entre as Tillandsioideae (Leme & Brown 2004; Leme *et al.* 2014; Barfuss *et al.* 2016). Enquanto os representantes de *Stigmatodon* se diversificaram exclusivamente em penhascos de *inselbergs*, as espécies de *Vriesea* possuem maior diversidade quanto ao hábito e habitat, ocorrendo como terrestres,

rupícolas e principalmente epífitas, em ambientes méxicos do domínio Atlântico (Smith & Down 1977; Costa *et al.* 2014; Freitas *et al.* 2016). Embora os ambientes xéricos sejam mais restritivos para *Vriesea* (BFG 2015; de Paula *et al.* 2016), alguns complexos de espécies rupícolas são importantes e apresentam semelhança com espécies de *Stigmatodon*, como o complexo “*Vriesea limae* L.B. Sm.” com distribuição exclusiva em *inselbergs* granitoides da Mata Atlântica e afloramentos rochosos quartzíticos de campos rupestres de Minas Gerais e Bahia (Leme & Siqueira-Filho 2006) e o complexo “*V. minarum* L.B. Sm.” distribuído principalmente em afloramentos rochosos de Campos Rupestres de Minas Gerais e *inselbergs* do sudeste brasileiro (Versieux 2011).

Os demais gêneros da subtribo Vrieseinae estão confinados exclusivamente em ambientes xéricos da Mata Atlântica (*inselbergs* graníticos) e do Cerrado (afloramentos rochosos de campos rupestres). *Alcantarea* (40 spp.) é representando, geralmente por espécies de grande porte, ocorrendo principalmente em *inselbergs* graníticos da Mata Atlântica, onde assume relevante importância fisionômica (Porembski 2007; de Paula *et al.* 2016), mas também, com alguns grupos distribuídos em ambientes rochosos de Campos Rupestres de Minas Gerais (Versieux & Wanderley 2015). O gênero *Waltillia* é um gênero monotípico, endêmico de Campos Rupestres de Minas Gerais (Leme 2012; Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017).

Os *inselbergs* graníticos do sudeste do Brasil representam um ambiente xérico singular, formando paisagens muito antigas no Domínio da Mata Atlântica (Safford & Martinelli 2000; Porembski 2007; de Paula *et al.* 2016). Dentre os vários habitats encontrados nestes ambientes (ver Safford & Martinelli 2000; Porembski 2007), destacamos os negligenciados ecossistemas de penhascos (*cliff ecosystems*), caracterizados pela influência direta da força da gravidade que condiciona um ambiente bem drenado, oligotrófico, instável e incapaz de desenvolver e assegurar solo (Larson *et al.* 2000). Estas características selecionaram uma vegetação altamente especializada, composta por espécies raras, com elevada endemidade e altamente sensíveis a distúrbios naturais e antrópicos, como fogo e prática de escalada (Carauta & Oliveira 1982; Camp & Knight 1998; Larson *et al.* 2000; Hans-Peter *et al.* 2004).

O uso de caracteres anatômicos, principalmente de folhas, é útil para suportar circunscrições taxonômicas em Bromeliaceae (Tomlinson 1969; Aoyoma & Sajo 2003; Arruda & Costa 2003; Scatena & Segecin 2005; Sousa *et al.* 2005; Horres *et al.* 2007; Proença & Sajo 2007; Versieux *et al.* 2010; Monteiro *et al.* 2011; Faria *et al.* 2012; Gomes-da-Silva *et al.* 2012; Mantovani *et al.* 2012; Santos-Silva *et al.* 2013). No

entanto, apesar de sua relevância para sistemática, as informações disponíveis para muitos de seus gêneros são escassas, como é o caso do gênero *Stigmatodon*, que apresenta referências apenas sobre *S. brassicoides* e *S. costae* (Silva 2013).

Neste estudo, apresentamos a anatomia da folha do gênero *Stigmatodon* e espécies de *Vriesea* com o objetivo de fornecer caracteres morfológicos úteis para suportar os limites taxonômicos destes gêneros e apontar novos caracteres com potencial para serem utilizados em análises filogenéticas na subtribo Vrieseinae. Também, abordaremos o significado ecológico de vários caracteres estruturais apresentados por este gênero para habitar os limitantes penhascos dos *inselbergs* da Mata Atlântica.

1.3 Material e Métodos

1.3.1 Estudo anatômico das folhas

Para a análise anatômica, folhas de 11 espécies, uma morfoespécie e dois espécimes com identidade imprecisa (aff.) do gênero *Stigmatodon*, foram estudadas, procurando cobrir ao máximo a distribuição geográfica e os diferentes grupos morfológicos do gênero (Tab. 1).

De *Vriesea*, gênero irmão de *Stigmatodon*, foram selecionadas espécies de diferentes habitats (florestas, campos rupestres e *inselbergs*) e hábitos (epífitas, terrícolas e rupícolas), além de grupos morfológicos que apresentam proximidade com o gênero focal deste estudo (complexo *Vriesea limae* L.B. Sm. e Complexo *Vriesea minarum* L.B. Sm.), principalmente, aqueles com distribuição em ambientes xéricos similares (*inselbergs* e campos rupestres). Ao todo foram analisadas quatro espécies do complexo “*Vriesea limae*” (*V. aff. limae*, *V. freicanecana*, *V. zonata* e *V. oligantha*), *V. andaraiensis*; e duas espécies do complexo “*V. minarum*.” (*V. cacuminis* e *V. botafogensis*) e *V. saundersii* (Tab. 1).

Para efeito de comparação, outras espécies de Vrieseinae (*Vriesea* e *Alcantarea*), foram avaliados através de fontes bibliográficas (Arruda & Costa 2003; Versieux *et al.* 2010; Gomes-da-Silva *et al.* 2012; Silva 2013), com exceção do gênero *Waltillia*, que não apresenta nenhum dado sobre seus aspectos anatômicos.

Tabela 1. Espécies de *Stigmatodon* e *Vriesea* analisadas, com seus respectivos dados referentes ao hábito, habitat, distribuição e materiais-testemunho. Hábito vegetativo: Epi: epífita, Terr: terrestre, Rup: Rupícola ou saxícola, e Lit: Litófito (= epilítica); Ambiente: C.R.= campo rupestre no domínio do Cerrado, Insel: *inselbergs* graníticos no domínio da Mata Atlântica; Flo= ecossistemas florestais da Mata Atlântica (Floresta Ombrófila Densa ou Floresta estacional Semidecidual); Res.= restinga.

Espécies	Hábito	Habitat	Estado: Localidade	Material-testemunho
<i>Vriesea</i> aff. <i>limae</i> L.B. Sm.	Lit	Insel	BA: Itamarajú	Couto 3213 (R)
<i>Vriesea andaraiensis</i> Leme	Lit	C.R.	BA: Chapada Diamantina	Couto 2513 (R)
<i>Vriesea botafogensis</i> Mez	Lit	Insel	RJ: Rio de Janeiro	Costa 949 (R)
<i>Vriesea cacuminis</i> L.B. Sm.	Rup	C.R.	MG: Ibitipoca	Couto 2819
<i>Vriesea freicanecana</i> J.A. Siqueira & Leme	Lit/Rup	Insel	PE: RPPN Frei Caneca	Couto 2720 (R)
<i>Vriesea hydrophora</i> Ule	Epi/ Terr	Flo	RJ: Teresópolis	Costa 951 (R)
<i>Vriesea longicaulis</i> (Baker) Mez	Epi	Flo	RJ: Teresópolis	Costa 863 (R)
<i>Vriesea oligantha</i> (Baker) Mez	Epi/Rup	C.R.	MG: Ouro Branco	Couto 3333 (R)
<i>Vriesea pabstii</i> McWilliams & L.B. Sm.	Epi	Flo	SP: Bananal	Kessous 229 (R)
<i>Vriesea psittacina</i> (Hook.) Lindl.	Epi	Flo	RJ: Rio de Janeiro	Almeida 326
<i>Vriesea saundersii</i> (Carrière) É. Morren ex Mez	Lit	Insel	RJ: Rio de Janeiro	Costa 948 (R)
<i>Vriesea zonata</i> Leme & J.A. Siqueira	Lit	Insel	AL: Serra da Nacéia	Couto 2692 (R)
<i>Stigmatodon amadoi</i> (Leme) Leme, G.K Br. & Barfuss	Lit	Insel	ES: Pancas	Couto 2726 (R)
<i>Stigmatodon apparicianus</i> (E.Pereira & Reitz) Leme, G.K Br. & Barfuss	Lit	Insel	ES: Nova Venécia	Couto 2890 (R)
<i>Stigmatodon belloi</i> (Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Lit	Insel	ES: Venda Nova do Imigrante	Couto 3176 (R)
<i>Stigmatodon brasicoides</i> (Baker) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Lit	Insel	RJ: Rio de Janeiro	Couto 3297
<i>Stigmatodon goniorachis</i> (Baker) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Lit	Insel	RJ: Rio de Janeiro	Couto 3074 (R)
<i>Stigmatodon costae</i> (B.R.Silva & Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Lit	Insel	RJ: Niterói	Couto 3296 (R)
<i>Stigmatodon euclidianus</i> (Leme & G.K.Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Lit	Insel	ES: Colatina	Couto 2882 (R)
				Continua...

Espécies	Hábito	Habitat	Estado: Localidade	Material-testemunho
<i>Stigmatodon</i> aff. <i>funnebris</i> -1 (L.B.Sm.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Lit	Insel	ES: Muqui	Couto 1207 (R)
<i>Stigmatodon</i> aff. <i>funnebris</i> -2 (L.B.Sm.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Lit	Insel	ES: Jerônimo Monteiro	Couto 2330 (R)
<i>Stigmatodon funnebris</i> (L.B.Sm) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Lit	Insel	ES: Cachoeira de Itapemirim	Couto 3187 (R)
<i>Stigmatodon plurifolius</i> (Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Lit	Insel	ES: Fundão	Couto 2823 (R)
<i>Stigmatodon rosulatus</i> (Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Lit	Insel	MG: Pedra Azul	Couto 2412 (R)
<i>Stigmatodon santateresensis</i> (Leme & L.Kollmann) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Lit	Insel	ES: Santa Teresa	Couto 2923 (R)
<i>Stigmatodon</i> sp. 1	Lit	Insel	MG: Pocrane	Couto 2387 (R)

Foram coletadas de uma a três folhas plenamente expandidas, procedentes de um a três indivíduos dos táxons em estudo, coletados em populações naturais. Os materiais-testemunho foram depositados no herbário do Museu Nacional (R).

Foram analisadas as regiões do bordo e terço mediano da lâmina foliar de material previamente conservado em etanol 70%. As amostras foram seccionadas em micrótomo *Ranvier*, com o auxílio de lâminas de aço, usando-se como suporte, medula de cenoura (*Daucus carota* L.).

Os cortes foram clarificados em solução comercial de hipoclorito de sódio 50%, lavados com água destilada três vezes, neutralizados em água acética (1:500) por 1 minuto, lavados com água destilada, corados em mistura de Azul de Astra-Safranina (Bukatsch 1972), lavada com água destilada e montados em lâmina solução aquosa de glicerina a 50%, cobertos com lamínula lutada com esmalte incolor.

Para os testes histoquímicos, secções de material fresco, (seccionado em micrótomo *Ranvier*), foram submetidas aos reagentes: Lugol para evidenciar amido (Langeron 1949); floroglucina, para lignina (Johansen 1940) e cloreto de zinco iodado, para celulose (Jensen 1962).

As observações, fotografias e respectivas mensurações foram em microscópio Leica DM750 com câmera Leica ICC50 HD e software LAS EZ versão 3.0.0.

O estudo da micromorfologia, principalmente dos tricomas e estômatos foi realizado em amostras da região mediana das lâminas foliares desidratadas em série etílica, levadas ao ponto crítico de CO₂ em equipamento Leica EM CPD030 e Balzers Union modelo CPD 020, e metalizadas com ouro em aparelho Denton Vacuum - Desk IV ou Bal-Tec modelo SCD 050. Para as observações e a documentação do material foi utilizado microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM - 6390LV, do Centro de Microscopia Eletrônica de Varredura do Departamento de Invertebrados do MN/UFRJ e FEI QUANTA 200, do Centro de Microscopia Eletrônica, IBB/UNESP.

As imagens foram editadas no software Adobe® Photoshop® 7.0 e as pranchas montadas utilizando o Corel DRAW® 12.

A terminologia utilizada para definir partes dos tricomas, hipoderme, hipoderme mecânica e hipoderme aquífera, adotados no presente estudo para designar o tecido adjacente à epiderme, seguem Tomlinson (1969).

1.4 Resultados

As folhas analisadas de *Stigmatodon* são hipoestomáticas (isto é, os estômatos são restritos a face abaxial do limbo), apresentam em vista frontal estômatos com contorno arredondado (*S. amadoi*, *S. plurifolius*, *S. rosulatulus*, *S. costae*, *Stigmatodon* sp.1, *S. brassicoides*, *S. aff. funebris-2* – Fig. 1a, c) a elíptico (*S. goniorachis*, *S. belloi* – Fig. 1b), sendo que em alguns casos, o indumento denso não possibilitou a observação destas estruturas (e.g. *S. apparicianus*, *S. funebris*, *S. aff. funebris-1*), sugerindo que estes possivelmente estão abaixo dos tricomas. Em secção transversal, os estômatos estão levemente projetados acima do nível das células epidérmicas ordinárias (Fig. 2a, b, c, d).

Tricomas escamiformes podem ser observados em ambas as faces da lâmina. Em vista frontal, apresentam escudo com quatro células e número de raios variável (Fig. 1d, e, f). A face adaxial da lâmina apresenta indumento geralmente denso (e.g. *S. brassicoides*, *S. goniorachis*, *S. funebris*, *S. apparicianus* – Fig. 1d, e, f, g), com exceção de *S. costae* (Fig. 1h), *S. belloi*, *S. amadoi* e *S. sanctateresensis*. Em secção longitudinal, o número de células do pedículo é variável, apresentando em sua maioria cinco células (Fig. 2e, f, g, h), com exceção de *S. funebris*, *S. euclidiana*, *S. amadoi* e *S. sanctateresensis*, que apresentam seis células.

Em todas as espécies analisadas, a epiderme em vista frontal apresenta espessa camada de cera em ambas as faces (Fig. 3a, 3b). Em secção transversal, o contorno da epiderme na face adaxial é geralmente plano (Fig. 3c), com exceção de *S. brassicoides*, *S. sanctateresensis* e *Stigmatodon* sp.1, que são ondulados ou levemente ondulados. Na face abaxial, somente *S. apparicianus*, *S. sanctateresensis*, *S. aff. funebris-2* e *Stigmatodon* sp.1 apresentam-se onduladas (Fig. 3d).

Hipoderme mecânica uniestratificada (é espessada) está presente em ambas as faces na maioria das espécies, com exceção de *S. brassicoides*, *S. aff. funebris-2*, *S. belloi* e *S. amadoi* (Fig. 3c, d), onde ocorre apenas na face abaxial.

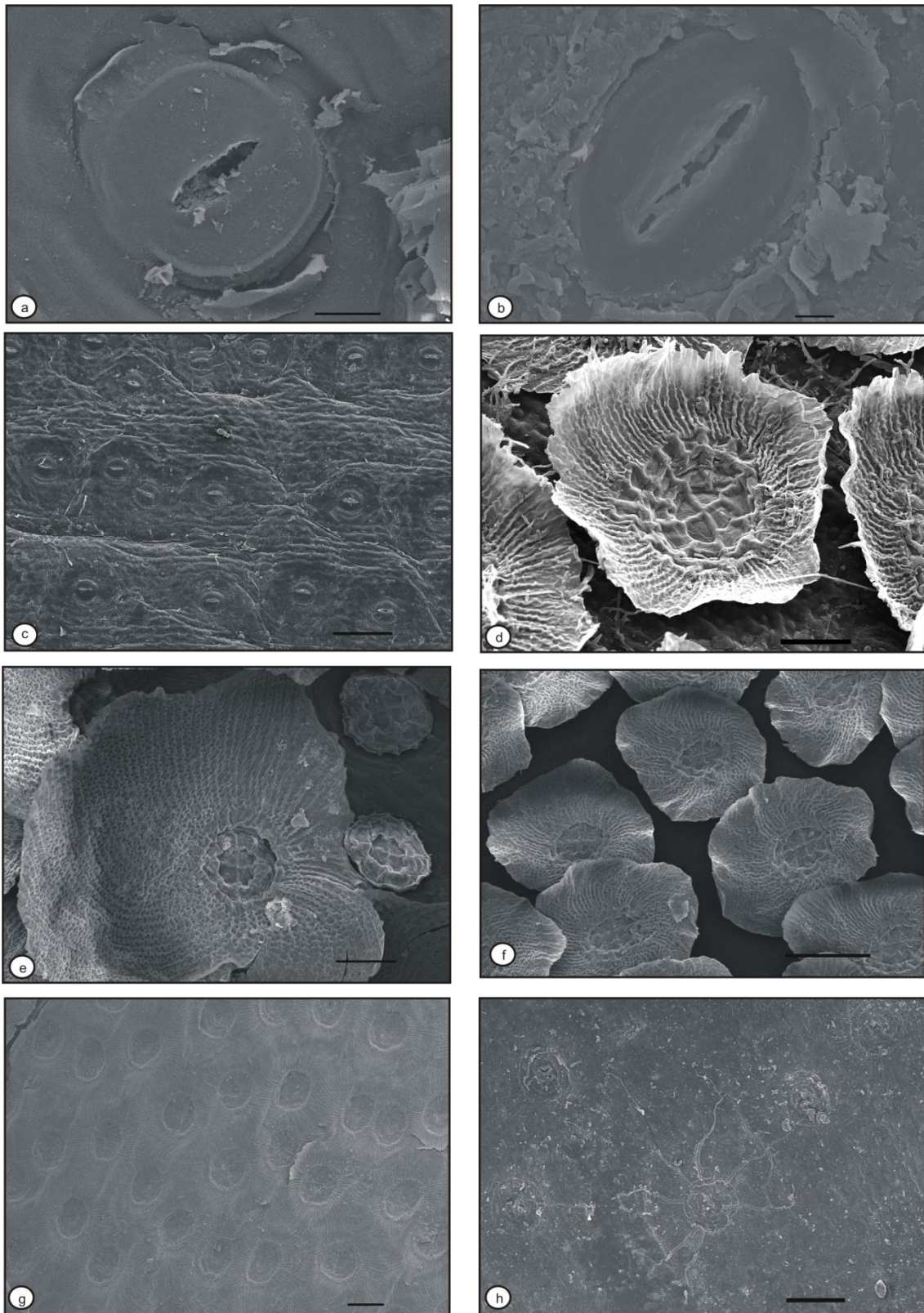


Figura 1. Estômatos e tricomas escamiformes em vista frontal (MEV). Face adaxial em e, f; face abaxial em a, b, c e d. **a)** *Stigmatodon rosulatus*. **b)** *S. goniorachis*. **c)** *S. brassicoides*. **d)** *S. plurifolius*. **e)** *S. euclidianus*. **f)** *Stigmatodon* sp.1. **g)** *S. goniorachis*. **h)** *S. costae*. Barra= 10 μ m (a,b); 50 μ m (e); 100 μ m (c,d, f,g,h).

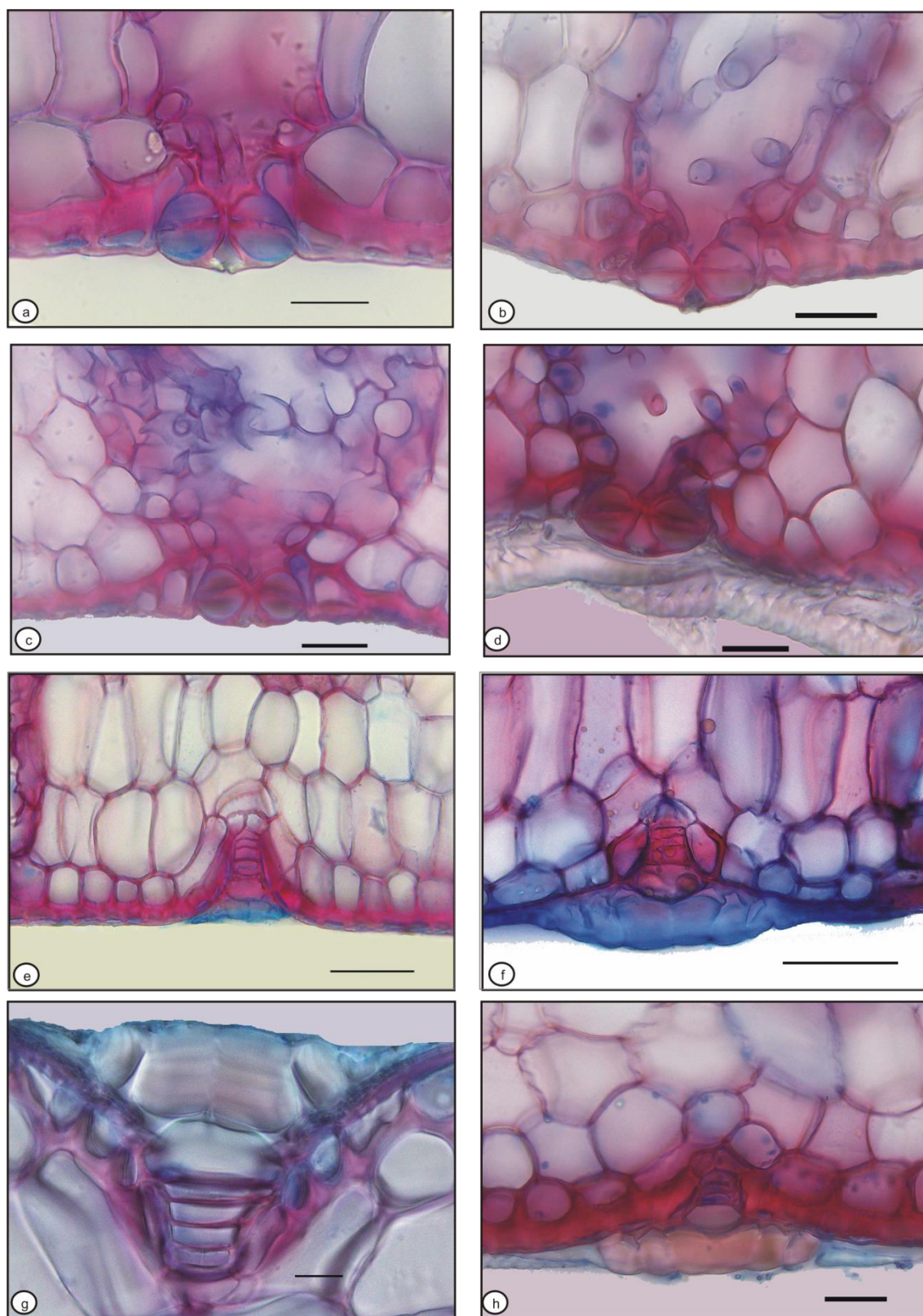


Figura 2. Face abaxial da lâmina foliar em secção transversal. **a)** *Stigmatodon amadoi*. **b)** *S. goniorachis*. **c)** *S. sanctateresensis*. **d)** *Stigmatodon* sp.1. **e)** *S. amadoi*. **f)** *S. rosulatululus*. **g)** *S.aff. funebris-2* **h)** *S. plurifolius*. Barra= 10 μ m (a); 20 μ m (g); 50 μ m (b,c, d,e,f,h).

O parênquima aquífero encontra-se distribuído pelo mesófilo, de duas formas distintas: com o mesmo número de estratos voltados para as duas faces (e.g. *S. brassicoides*, *S. apparicianus*, *S. belloi*, *S. amadoi*, *S. sanctateresensis*, *S. aff. funebris-1* e *S. rosulatulus* – Fig. 3d) ou com a maior número de estratos voltados para a face adaxial (*S. costae*, *S. goniorachis*, *S. funebris*, *S. aff. funebris-2*, *S. euclidiana*, *S. plurifolius*, *Stigmatodon* sp. 1 – Fig. 3c, 3e). Merecem destaque as variações no formato das células do parênquima aquífero, relacionados a cada uma das faces, sendo sempre arredondadas voltadas para a face adaxial e alongadas anticlinalmente voltadas para a face abaxial (Fig. 3c, 3d, 3g, 3h; Fig. 4a, 4b, 4c, 4d), com exceção de *S. plurifolius*, onde ocorre o contrário (células arredondadas na face abaxial e as alongadas anticlinalmente voltadas para face adaxial) (Fig. 3e). Em todas as espécies, observou-se a presença de fibras associadas aos feixes vasculares (Fig. 3f) e somente em *S. aff. funebris-1* observa-se fibras não associadas aos feixes.

O parênquima clorofiliano (não bractiforme), se dispõe de duas maneiras distintas: em faixas entre os feixes vasculares (e.g. *S. costae*, *S. funebris*, *S. aff. funebris-2*, *S. belloi*, *S. amadoi*, *S. aff. funebris-1*, e *S. rosulatulus* – Fig. 3h) ou em arcos entre os feixes vasculares (e.g. *S. brassicoides*, *S. goniorachis*, *S. apparicianus*, *S. euclidiana*, *S. sanctateresensis*, *S. plurifolius* e *Stigmatodon* sp.1 – Fig. 3g).

Os polos do aerênquima apresentam-se de maneira geral oblageniformes (garrafa de cabeça para baixo – Fig. 3g), mas podem ocorrer de forma arredondada (*S. aff. funebris-2*, e *S. plurifolius*) ou alongada no sentido anticlinal (*S. goniorachis*, *S. apparicianus*, *S. belloi* e *S. rosulatulus*). No parênquima lacunoso os espaços intercelulares variam (grandes/ pequenos) e podem não ocorrer células bractiformes (Fig. 3f, h).

Os feixes vasculares são colaterais e alternados com os canais de ar (Fig. 3 c, d, e, f, g). Foram observados diferentes arranjos entre feixes vasculares (Fig. 3 c, e). Em todas as espécies são observadas presença de bainha parenquimática em volta dos feixes vasculares (Fig. 3 f), sendo que em *S. apparicianus* a bainha dos feixes apresenta uma camada de células radiadas. Os feixes são circundados por fibras e células lignificadas que separam o xilema do floema (Fig. 3f, g).

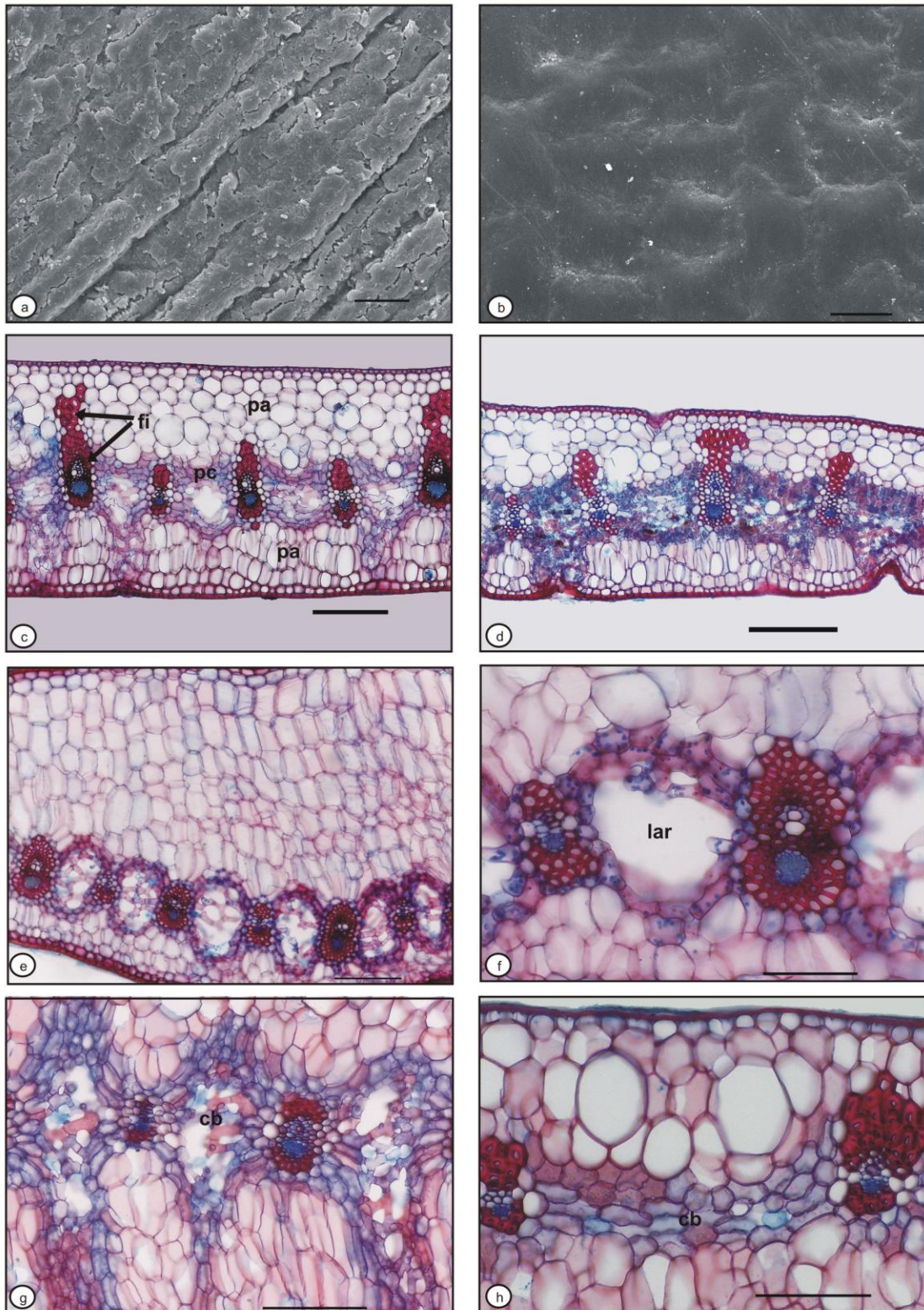


Figura 3. Vista frontal da epiderme (MEV, a-b) e lâmina foliar em secção transversal. **a)** *Stigmatodon belloii*. **b)** *S. apparicianus*. **c)** *S. aff. funebris* - 2. **d)** *S. belloii*. **e)** *S. plurifolius*. **f)** detalhe das lacunas de ar e feixes vasculares. **g)** *S. euclidianus*. **h)** *S. rosulatus*; fi: fibras esclerenquimáticas; pc: parênquima clorofiliano; pa= parênquima aquífero; lar: lacunas de ar; cb: células braciformes. Barra= 10 μ m (a); 20 μ m (b); 100 μ m (f, h); 200 μ m (c, d, e, g).

O bordo foliar, em secção transversal varia em sua morfologia, apresentando-se truncado na maioria das espécies (e.g. *S. goniorachis*, *S. funebris* – Fig.4a, 4b), ou agudo (e.g. *S. belloi* e *S. aff. funebris-2*, *S. aff. funebris-1*, e *Stigmatodon* sp. 1 – Fig. 4c, d).

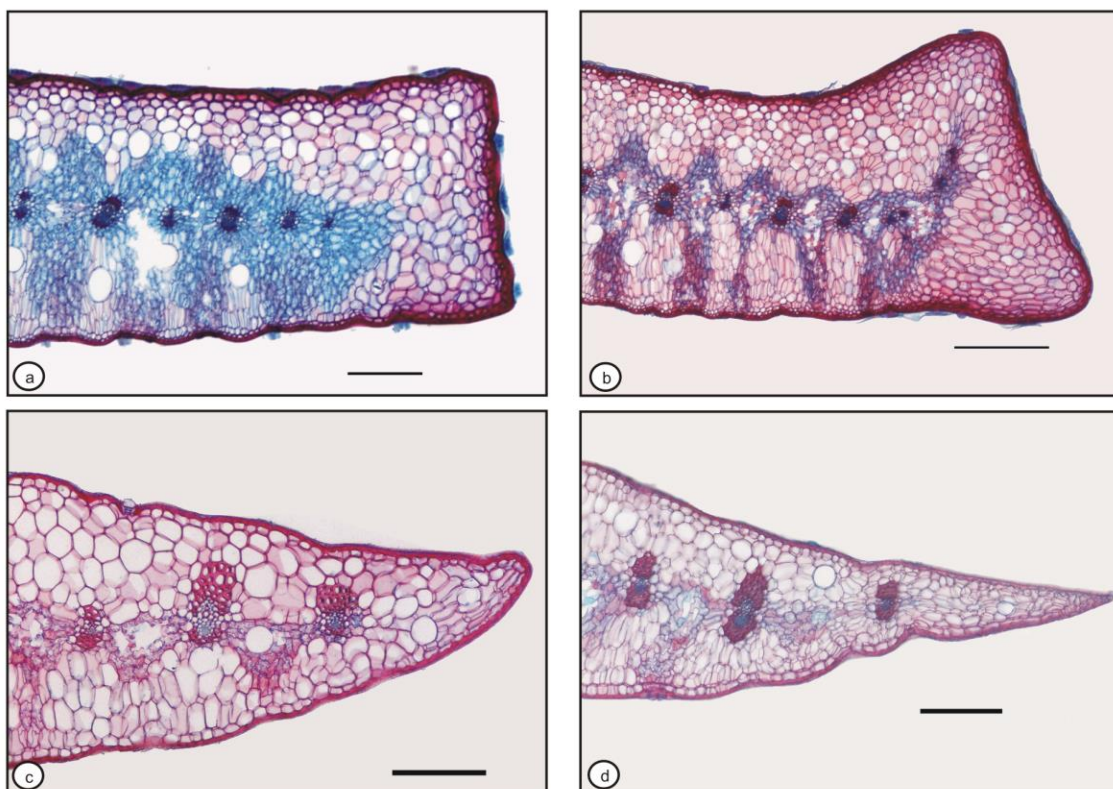


Figura 4. Tipos de bordo da lâmina foliar em secção transversal registradas em espécies do gênero *Stigmatodon*. **a)** *S. apparicianus*. **b)** *S. euclidianus*. **c)** *Stigmatodon* sp. 1. **d)** *S. sanctateresensis*. Barra= 200µm.

A Figura 5 mostra seções transversais da lâmina foliar de seis, das 12 espécies de *Vriesea* que analisamos para comparação. É possível observar em secção transversal, que no grupo de espécies méxicas de hábito epífítico (*V. psittacina*, *V. longicaulis*, *V. hydrophora* e *V. pabstii*), assim como nas espécies xéricas de hábito rupícola do complexo “*V. minarum*” (*V. botafogensis*, *V. cacuminis* e *V. saundersii*) o parênquima aquífero possuem células arredondadas em ambas as faces (Fig. 5a, b, c) e estômatos no mesmo nível das células epidérmicas (Fig. 5c, d). No entanto, no grupo de espécies xéricas de hábito rupícola que formam o complexo “*V. limae*” (*V. andaraiensis*, *V. freicanecana*, *V. aff. limae*, *V. oligantha* e *V. zonata*), o parênquima aquífero é muito similares àquele das espécies de *Stigmatodon*, principalmente com relação ao formato das células: redondadas na face adaxial e alongadas anticlinalmente na face abaxial

(Fig. 5e, g), além da disposição dos estômatos, que são elevados em relação às células epidérmicas (Fig. 5f, h).

1.5 Discussão

A natureza insular e as condições ambientais extremas observadas em ecossistemas de penhascos (Carauta & Oliveira 1984; Camp & Knight 1998; Larson *et al.* 2000; Hans-Peter *et al.* 2004), resultaram na seleção de vários caracteres marcadamente xeromórficos nas folhas de *Stigmatodon* analisadas, dentre os quais se destacam: espessamento das células epidérmicas e da hipoderme, disposição do aparelho estomático levemente acima das células epidérmicas, hipoderme mecânica, parênquima aquífero, aerênquima com células braciiformes, além de escamas que podem cobrir toda superfície da epiderme e os estômatos. Estes caracteres morfoanatômicos, amenizam o efeito da radiação solar sobre as folhas, minimizam as perdas de água pela transpiração, reforçam a estrutura foliar, protegem contra efeitos diretos dos ventos e refletem o excesso de luminosidade, diminuindo o aquecimento e a perda de água pelos tecidos internos (Benzing 2000).

Em todas as espécies analisadas, as folhas são hipoestomáticas e este é um padrão comumente registrado para membros da família Bromeliaceae (Arruda & Costa 2003; Proença & Sajo 2007; Versieux *et al.* 2011; Monteiro *et al.* 2011; Gomes-da-Silva *et al.* 2012; Mantovani *et al.* 2012; Santos-Silva *et al.* 2013), com raras exceções observadas em espécies dos gêneros *Tillandsia* e *Catopsis* (Tomlinson 1969; Souza & Neves 1996; Scatena & Segecin 2005). Folhas hipoestomáticas podem constituir em uma adaptação para minimizar a perda de água causada por correntes de convecção ou brisas, que poderiam remover o vapor de água da superfície foliar (Arruda & Costa 2003; Versieux *et al.* 2010) e são relacionadas a espécies de ambientes méxicos (Fahn & Cutler 1992).

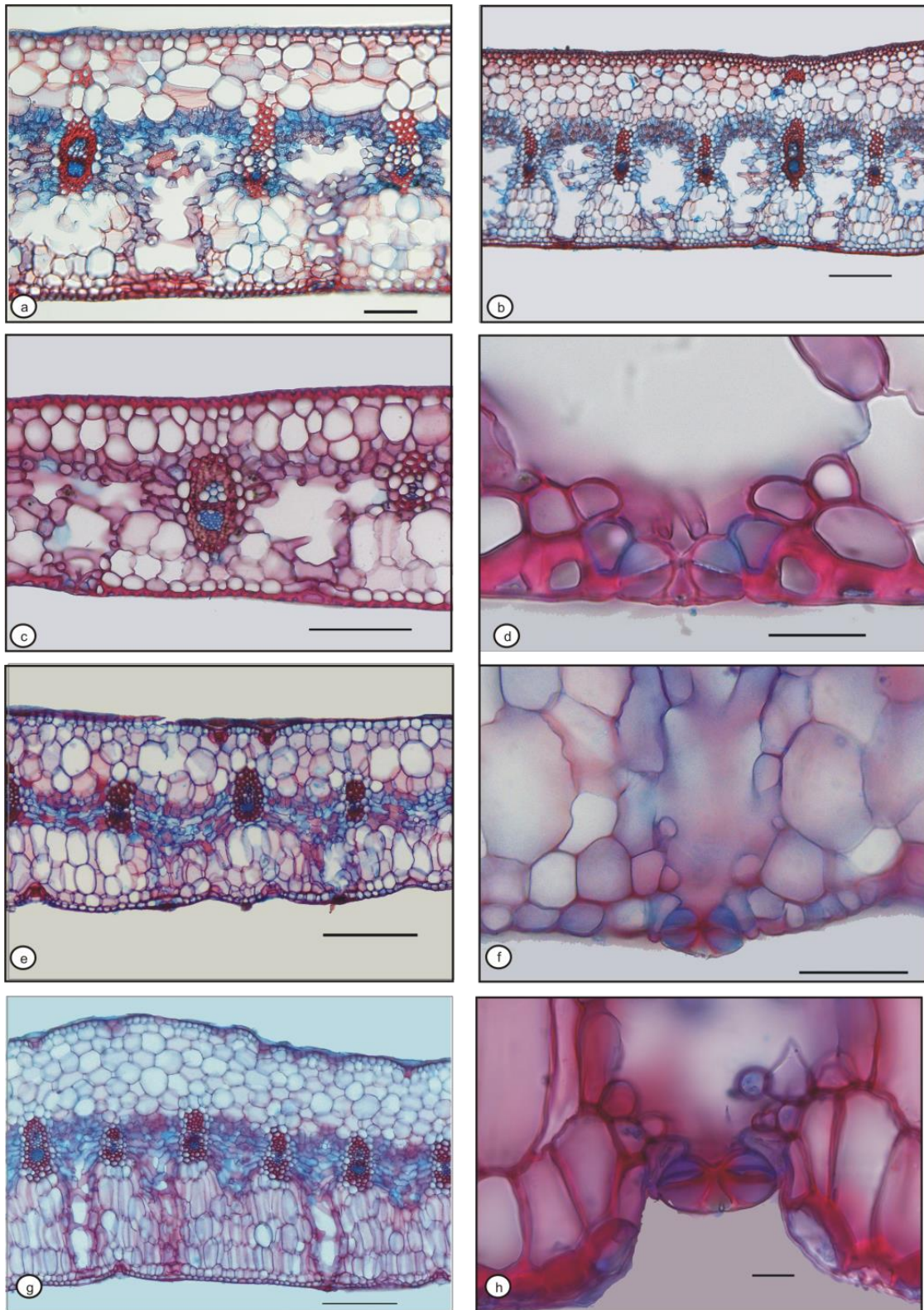


Figura 5. Lâmina foliar em secção transversal de espécies de *Vriesea*. **a)** *V. botafogensis*. **b)** *V. saundersii*. **c)** *V. psittacina*. **d)** detalhe do estômato de *V. psittacina*. **e)** *V. freicanecana*. **f)** detalhe do estômato *V. freicanecana*. **g)** *V. zonata*. **h)** *V. aff. limae*, com detalhe do estômato.

Outros autores, no entanto, consideram que esta característica seria mantida em Bromeliaceae como condição pleisiomórfica e não estaria relacionada a uma resposta de seleção ecológica ou ambiental (Scatena & Segecin 2005; Versieux *et al.* 2010), o que faz mais sentido neste estudo, uma vez que gêneros xéricos da Mata Atlântica como *Stigmatodon* e *Alcantarea* apresentam o mesmo padrão apresentado por espécies tipicamente de ambientes méxicos, como *Vriesea*.

A posição do aparelho estomático levemente acima do nível das células epidérmicas observado para espécies de *Stigmatodon* e espécies xéricas do complexo *Vriesea limae* (*sensu* Leme & Siqueira Filho 2006) e *Vriesea andaraiensis* (Tab. 2), apresenta-se como um caráter taxonômico relevante para a taxonomia do gênero *Stigmatodon*. Em Tillandsioideae, este traço raramente foi observado, com exceção de algumas poucas espécies de *Tillandsia* (Silva & Scatena 2011), mas é um traço característico para gêneros xéricos de Pitcairnioideae (*Deuterocohnia*, *Dyckia*, *Encholirium*), Hechtioideae (*Hechtia*) e Puyoideae (*Puya*), e mais raramente para gêneros méxicos de Pitcairnioideae como *Fosterella* (Santos-Silva *et al.* 2013; Forzza 2005; Tomlinson 1969). O arranjo destes estômatos encontrados em *Stigmatodon* correspondem ao tipo III da classificação de Tomlinson (1969), com células guarda em um nível mais alto do que as células epidérmicas, sendo esta característica apontada por Givnish *et al.* (2007), como um dos principais traços adaptativos de Bromeliaceae para habitats xéricos, fato também apontado para Pitcairnioideae (Santos-Silva *et al.* 2013). Por outro lado, para a subtribo Vrieseinae (Tillandsioideae), com distribuição quase que exclusivamente brasileira (Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017), a presença de estômatos elevados é uma exceção no grupo, sendo frequentemente relatada a presença de estômatos na mesma linha das células da epiderme para espécies de *Vriesea* e *Alcantarea* (Arruda & Costa 2003; Proença & Sajo 2007; Versieux *et al.* 2011; Gomes-da-Silva *et al.* 2012; Silva 2013). Desta forma, podemos especular que a posição do aparelho estomático está mais relacionada à filogenia do grupo, do que com as condições ambientais onde ocorrem as espécies (Scatena & Segecin 2005; Proença & Sajo 2007; Monteiro *et al.* 2011; Mantovani *et al.* 2012; Santos-Silva *et al.* 2013) e a investigação do significado funcional da variação no arranjo do complexo estomático em Bromeliaceae é altamente desejável (Males 2016), visto que as interpretações ecológicas anatômicas ainda permanecem abertas (Santos-Silva *et al.* 2013).

Tabela 2. Aspectos morfoanatômicos observados no mesofilo foliar das espécies estudadas, relevantes na taxonomia da subtribo Vrieseinae (Tillandsioideae). C.P.A.: células do parênquima aquífero; forma das células (Ar: arredondadas, Al: alongadas periclinalmente); disposição dos estômatos em secção transversal (Mn: mesmo nível das células epidérmicas, Ac: acima do estrato epidérmico); forma dos canais de ar (Ar: arredondados, Al: alongados anticlinalmente e Ob: oblageniforme).

Espécies	C.P.A. face Adaxial		C.P.A. face Abaxial		Estômatos	Forma dos Canais de Ar			Referência
	Ar	Al	Ar	Al		Ar	Al	Ob	
<i>Alcantarea burle-maxii</i>	X		X					X	Versieux <i>et al.</i> (2010)
<i>Alcantarea duarteana</i>	X		X		Mn			X	Versieux <i>et al.</i> (2010)
<i>Alcantarea extensa</i>	X		X		Mn			X	Versieux <i>et al.</i> (2010)
<i>Alcantarea farney</i>	X		X		Mn			X	Versieux <i>et al.</i> (2010)
<i>Alcantarea geniculata</i>	X		X		Mn			X	Versieux <i>et al.</i> (2010)
<i>Alcantarea glaziouana</i>	X		X		Mn				Versieux <i>et al.</i> (2010)
<i>Alcantarea roberto-kautskyi</i>	X		X		Mn			X	Versieux <i>et al.</i> (2010)
<i>Stigmatodon amadoi</i>	X			X	Ac			X	Este estudo
<i>Stigmatodon apparicianus</i>	X			X	Ac		X		Este estudo
<i>Stigmatodon belloi</i>	X			X	Ac		X		Este estudo
<i>Stigmatodon brasicoides</i>	X			X	Ac		X		Este estudo
<i>Stigmatodon brasicoides</i>	X			X	Ac		X		Este estudo
<i>Stigmatodon costae</i>	X			X	Ac			X	Este estudo
<i>Stigmatodon euclidianus</i>	X			X	Ac			X	Este estudo
									Continua...

Espécies	C.P.A. face Adaxial		C.P.A. face Abaxial		Estômatos	Forma dos Canais de Ar			Referência
	Ar	Al	Ar	Al		Ar	Al	Ob	
<i>Stigmatodon aff. funebris-1</i>	X			X	Ac			X	Este estudo
<i>Stigmatodon aff. funebris-2</i>	X			X	Ac	X			Este estudo
<i>Stigmatodon funebris</i>	X			X	Ac			X	Este estudo
<i>Stigmatodon plurifolius</i>		X	X		Ac	X			Este estudo
<i>Stigmatodon rosulatulus</i>	X			X	Ac		X		Este estudo
<i>Stigmatodon santateresensis</i>	X			X	Ac			X	Este estudo
<i>Stigmatodon sp. 1</i>	X			X	Ac			X	Este estudo
<i>Vriesea andaraiensis</i>	X		X		Ac			X	Este estudo
<i>Vriesea bituminosa</i>	X		X		Mn				Arruda & Costa (2003)
<i>Vriesea botafogensis</i>	X		X		Mn			X	Este estudo
<i>Vriesea cacuminis</i>	X		X		Mn		X		Este estudo
<i>Vriesea fosteriana</i>	X		X						Arruda & Costa (2003)
<i>Vriesea freicanecana</i>	X			X	Ac		X		Este estudo
<i>Vriesea gigantea</i>	X		X						Arruda & Costa (2003)
<i>Vriesea aff. Limae</i>	X			X	Ac				Este estudo
<i>Vriesea longicaulis</i>	X		X		Mn		X		Este estudo
<i>Vriesea longiscapa</i>	X		X						Arruda & Costa (2003)
<i>Vriesea hydrophora</i>	X		X		Mn			X	Este estudo

Continua...

Espécies	C.P.A. face Adaxial		C.P.A. face Abaxial		Estômatos	Forma dos Canais de Ar			Referência
	Ar	Al	Ar	Al		Ar	Al	Ob	
<i>Vriesea minarum</i>	X		X			X			Versieux <i>et al.</i> (2010)
<i>Vriesea neoglutinosa</i>	X		X		Mn				Este estudo
<i>Vriesea oligantha</i>	X			X	Ac		X		Este estudo
<i>Vriesea pabstii</i>	X		X		Mn		X		Este estudo
<i>Vriesea psittacina</i>	X		X		Mn		X		Este estudo
<i>Vriesea saundersii</i>	X		X		Mn			X	Este estudo
<i>Vriesea stricta</i>	X		X			X			Versieux <i>et al.</i> (2010)
<i>Vriesea triligulata</i>	X		X		Mn				Arruda & Costa (2003)
<i>Vriesea zonata</i>	X			X	Ac			X	Este estudo

Tricomas foliares foram observados em ambas as superfícies foliares de todas as espécies estudadas de *Stigmatodon*. Muitos táxons apresentam tricomas cinéreos ou brancos e devido à elevada densidade, estes podem ocultar completamente a coloração das lâminas (e.g. *S. harrylutheri*, *S. euclidianus*, *S. bifidus*) ou podem cobrir parcialmente a lâmina (e.g. *S. croceanus*, *S. apparicianus*), ou ainda, somente uma das faces, como em *S. gastinianus*, apresentando-se como um importante caráter taxonômico para o gênero (Leme & Brown 2004; Leme *et al.* 2014; Barfuss *et al.* 2016).

Os tricomas peltados são uma sinapomorfia para a família e considerados chave na radiação adaptativa em diferentes habitats pelas Bromeliaceae (Gilmartin & Brown 1987; Givnish *et al.* 2007, 2011). São comúntes associados à função absorvitiva de água e nutrientes, especialmente em Tillandsioideae (Benzing 2000) e parecem relacionar-se com a associação de bromélias em habitats oligotróficos, como os *inselbergs* no Escudo das Guianas (Medina 1974; Givnish *et al.* 2007; Males 2016), além de retardar a transpiração, reduzir tanto a carga de calor quanto fotoinjúrias, repelir a herbivoria e agentes patogênicos, atrair polinizadores e dispersores (Benzing 2000).

No caso de *Stigmatodon*, que vegetam em ambientes verticais de *inselbergs*, os tricomas podem desempenhar a maioria de suas funções (Versieux *et al.* 2010) que são cruciais para sobrevivência das espécies nestes ambientes restritivos, pois amenizam os efeitos da radiação, minimizam a temperatura no interior do órgão foliar quando presentes na face adaxial e reduz a transpiração na face abaxial (Benzing 2000), como ocorre nas espécies atmosféricas extremas observadas em *Tillandsia* (Strehl 1983; Benzing 2000). Outra evidência importante, porém pouco investigada, refere-se à associação com microflora bacteriana fixadoras de nitrogênio com as células dos tricomas em Bromeliaceae, fato já observado para *Tillandsia* epífitas (Brighigna *et al.* 1992; Puente & Bashan 1994). Esta associação parece crucial para espécies que habitam ambientes oligotróficos e investigações mais aprofundadas neste tipo de interação, possibilitaria uma nova interpretação da radiação adaptativa das espécies em ambientes xéricos, como o dossel florestal, os desertos, as restingas e os afloramentos rochosos.

A presença de cera epicuticular registrada em todas as espécies analisadas, também foi descrita para outras espécies de Bromeliaceae (Pierce *et al.* 2001; Palací *et al.* 2004; Versieux *et al.* 2011). Ceras epicuticulares impermeabilizam a epiderme foliar,

promovendo baixa transpiração cuticular (Fahn & Cutler 1992; Evert 2006; Palací *et al.* 2004), além de minimizarem danos mecânicos às células e inibirem patógenos e pragas (Evert 2006).

A presença de células epidérmicas e hipodérmicas com paredes espessas são características marcantes em Bromeliaceae (Tomlinson 1969), e juntamente com os feixes de fibras vasculares e extravasculares, atuam no fortalecimento da estrutura foliar (Faria *et al.* 2012). A função destes tecidos tem sido sugerida na diminuição da evapotranspiração, evitando o colapso das células pelo murchamento e garantindo a sobrevivência em ambientes com condições abióticas extremas (Tomlinson 1969; Monteiro *et al.* 2011; Faria *et al.* 2012) e impedindo a entrada de luminosidade intensa no interior do mesofilo (Arruda & Costa 2003).

A análise da forma das células do parênquima aquífero forneceu um caráter taxonômico importante para o gênero *Stigmatodon*. Em *Stigmatodon*, as células do parênquima aquífero apresentam-se de duas formas distintas, isodiamétricas (arredondadas) na face adaxial e alongadas anticlinalmente na face abaxial, com exceção de *S. plurifolius* que apresenta esta disposição contrária. Analisando espécies dos grupos irmãos *Vriesea* e *Alcantarea*, notamos que estas células são sempre arredondadas em ambas as faces (Arruda & Costa 2003, Versieux *et al.* 2010; Gomes-da-Silva *et al.* 2012; Silva 2013). A única exceção foi observada para espécies que formam o complexo *Vriesea limae* (*sensu* Leme & Siqueira Filho 2006) e *V. andaraiensis*, que apresentam o mesmo padrão registrado para *Stigmatodon*. Esta similaridade possivelmente reflete uma proximidade filogenética entre estas espécies com *Stigmatodon* (ver capítulo 3).

O parênquima aquífero em *Stigmatodon* e *Vriesea* ocupa maior proporção do mesofilo e é geralmente mais espessa, apresentando maior número de camadas celulares em comparação à *Alcantarea* (Versieux *et al.* 2010). O limite entre o parênquima aquífero e o clorênquima é bem claro em todas as espécies estudadas, assim como nas *Alcantarea* (Versieux *et al.* 2010) e em espécies de *Tillandsia* (Scatena & Segecin 2005), embora em várias espécies da subfamília Bromelioideae, esta diferenciação não seja nítida (e.g. Aoyama & Sajo 2003, Mantovani *et al.* 2012). O parênquima aquífero possui a função de armazenar água absorvida pelas escamas, proteger a região clorofiliana da intensa luminosidade e favorecer o processo fotossintético nas Bromeliaceae (Brighnina *et al.* 1984; Faria *et al.* 2012).

A diferenciação do parênquima em aquífero e clorofiliano é uma evidência de metabolismo CAM (Loeschen 1993), que é frequentemente observado em espécies epifíticas (Silveira *et al.* 2010; Zotz 2016). Alguns autores já especularam que a rica flora epifítica presente no domínio da Mata Atlântica (Freitas *et al.* 2016), poderia ter favorecido a alta riqueza de espécies de bromélias em *inselbergs* brasileiros, especialmente em Tillandsioideae (de Paula *et al.* 2016). As condições xeromórficas similares encontradas nos troncos das árvores e nos afloramentos rochosos que impedem a penetração das raízes para extração de água e nutrientes diretamente do substrato (Zotz 2016) resultariam em traços morfológicos e fisiológicos semelhantes (*e.g.* fotossíntese CAM, cutícula espessa, tricomas absorventes, etc...), e poderiam ter favorecido a especiação das espécies em ambos os tipos de habitats (Benzing 2000; Barthlott & Porembski 2000; Santos-Silva *et al.* 2013; Givnish *et al.* 2014; Crayn *et al.* 2015; de Paula *et al.* 2016; Couto *et al.* 2016).

A presença de fibras extravasculares é um caráter raro em táxons de *Stigmatodon* e são incomuns em Bromeliaceae como um todo (Tomlinson 1969). Em Tillandsioideae, este caráter é ausente em *Tillandsia* e *Catopsis* (Scatena & Segecin 2005; Palací *et al.* 2004), no entanto, são frequentes e abundantes em *Alcantarea* (Versieux *et al.* 2010) e parece seguir a mesma tendência para espécies de *Vriesea* (Arruda & Costa 2003; Gomes-da-Silva *et al.* 2012). A presença ou ausência desse caráter não foi relacionada à adaptação ambiental das espécies, sendo relacionados a grupos taxonômicos específicos dentro de Bromeliaceae (Proença & Sajo 2007).

O parênquima clorofiliano encontra-se entre o parênquima aquífero das duas faces e pode ser contínuo ou apresentar-se interrompido por canais de aeração braciiformes (Tomlinson 1969). Os canais de aeração facilitam a ventilação foliar (Tomlinson 1969; Gilmartin *et al.* 1989) e a conexão entre os canais e as câmaras subestomáticas permite maior circulação de gases no interior das lâminas além de conferir maior flexibilidade às folhas (Mauseth 1988). As espécies de *Stigmatodon* apresentam geralmente os canais de ar em secção transversal de forma oblageniforme, enquanto em *Vriesea*, geralmente estes canais são em forma de faixa (horizontal), e *Alcantarea*, apresentam-se mais alongados anticlinalmente (Versieux *et al.* 2010).

Os feixes vasculares estão distribuídos em uma única série na lâmina foliar e representa um caráter comum entre os gêneros de Bromeliaceae (Tomlinson 1969; Smith & Down 1977; Arruda & Costa 2003; Aoyoma & Sajo 2003; Scatena & Segecin 2005; Proença & Sajo 2007; Versieux *et al.* 2010; Monteiro *et al.* 2011; Gomes-da-

Silva *et al.* 2013; Silva 2013). Todas as espécies de *Stigmatodon* apresentam arranjo radial da bainha parenquimatosa, que também pode ser observada em *Alcantarea* e *Vriesea* (Arruda & Costa 2003; Versieux *et al.* 2010; Gomes-da-Silva *et al.* 2012), assim como para diversos outros gêneros dentro da família (see Aoyoma & Sajo 2003; Sousa *et al.* 2005; Monteiro *et al.* 2011; Mantovani *et al.* 2012; Santos-Silva *et al.* 2013). Considerando as relações filogenéticas conhecidas entre gêneros de Tillandsioideae (Barfuss *et al.* 2005; Versieux *et al.* 2012; Barfuss *et al.* 2016), podemos assumir que esta é uma característica altamente homoplástica, assim como observado para outros grupos (Monteiro *et al.* 2011; Santos-Silva *et al.* 2013).

O uso de novos e negligenciados caracteres morfoanatômicos, como os apresentados neste estudo, representam importantes caracteres adicionais sobre a relação desses dois gêneros. Em Bromeliaceae o uso de caracteres anatômicos tem-se mostrado eficaz na delimitação de gêneros (Gilmartin *et al.* 1989; Sajo *et al.* 1998; Horres *et al.* 2007; Monteiro *et al.* 2011; Mantovani *et al.* 2012; Santos-Silva *et al.* 2013), subgêneros (Ayoama *et al.* 2003; Sousa *et al.* 2005; Faria *et al.* 2012), e tem-se mostrado eficientes na resolução de hipóteses filogenéticas (Monteiro 2009; Gomes-da-Silva *et al.* 2012) e de radiação adaptativa pelos mais variados habitats neotropicais (Givnish *et al.* 2007).

Nossos resultados sobre a anatomia foliar de *Stigmatodon* evidenciam a natureza xeromórfica de suas folhas, que provavelmente desempenhou um papel essencial na colonização dos habitats mais restritivos dos *inselbergs* da Mata Atlântica. Em comparação com aspectos anatômicos apresentados para espécies de *Vriesea* estudadas até o presente (Braga 1977; Arruda & Costa 2003; Versieux *et al.* 2010; Gomes-da-Silva *et al.* 2012; Silva 2013) e de novos dados apresentados aqui para espécies rupícolas (*V. andaraiensis* e complexo *V. limae*), foi possível notar diferenças que podem auxiliar na distinção entre os dois gêneros, principalmente relacionados a posição do aparelho estomático em relação as células epidérmicas e na diferenciação das células do parênquima aquífero, como foi apontado e discutido ao longo do texto. No entanto, todos os traços apontados como importantes para delimitar espécies do gênero *Stigmatodon*, foram partilhados com *V. andaraiensis* e pelas espécies que compõem o complexo *V. limae*, fato não observado para outros grupos de espécies rupícolas, como o complexo *V. minarum* (Versieux 2011). Esta evidência reforça a nossa hipótese da relação filogenética deste grupo com *Stigmatodon*, e corrobora a

importância de caracteres anatômicos das folhas, muitas vezes negligenciados, para resolver problemas taxonômicos complexos.

1.6 Referências bibliográficas

- Arruda, R.C. & Costa, A.F. (2003) Foliar anatomy of five *Vriesea* sect. *Xiphion* (Bromeliaceae) species. *Selbyana*, 24: 180-189.
- Ayoama, E.M. & Sajo, M.G. (2003) Estrutura foliar de *Aechmea* Ruiz. & Pav. subgênero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas. *Revista Brasileira de Botânica*, 26: 461-473.
- Barfuss, M.H.J.; Samuel, R.; Till, W. & Stuessy, T.F. (2005) Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany* 92(2): 337-351.
- Barfuss, M.H.J.; Till, W.; Leme, E.M.C.; Pinzón, J.P.; Manzanares, J.M.; Halbritter, H.; Samuel, R. & Brown, G.K. (2016) Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa* (monograph), 279(1): 1-97.
- Barthlott, W. & Porembski, S. (2000) Why study inselbergs? In: Porembski, S. & Barthlott, W. (eds). *Inselbergs – biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, Vol. 146. Berlin: Ecological Studies, Springer-Verlag, 1-6.
- Benzing, D.H. (2000) *Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, 590p.
- BFG – The Brazil Flora Group. (2015) Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*, 66: 1085-1113.
- Brighigna, L.; Montaini, P.; Favilli, F. & Trej, A.C. (1992) Role of the nitrogen-fixing bacterial microflora in the epiphytism of *Tillandsia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany*, 79(7): 723-727.
- Bukatsch, F. (1972) Bemerkungem zur doppel farbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmo*, 6: 255.
- Camp, R.J. & Knight, R.L. (1998) Effects of rock climbing on cliff plant communities at Joshua Tree National Park, California. *Conservation Biology*, 12(6): 1302-1306.
- Carauta, J.P.P. & Oliveira, R.R. (1984) Plantas vasculares dos morros da Urca, Pão de Açúcar e Cara de Cão. *Rodriguésia*, 36: 13-24.

- Costa, A.F.; Gomes-da-Silva, J. & Wanderley, M.G.L. (2014) *Vriesea* (Bromeliaceae, Tillandsioideae): taxonomic history, and morphology of the Brazilian lineage. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 141(4): 338-352.
- Couto, D.R.; Dias, H.M.; Pereira, M.C.A.; Fraga, C.N. & Pezzopane, J.E.M. (2016) Vascular epiphytes on *Pseudobombax* (Malvaceae) in rocky outcrops (inselbergs) in Brazilian Atlantic Rainforest: basis for conservation of a threatened ecosystem. *Rodriguésia*, 67(3): 583-601.
- Crayn, D.M.; Winter, K.; Schulte, K. & Smith, J.A.C. (2015) Photosynthetic pathways in Bromeliaceae: phylogenetic and ecological significance of CAM and C3 based on carbon isotope ratios for 1893 species. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 178: 169-221.
- Evert, R.F. (2006) *Esau's plant anatomy*. Meristems, cells and tissues of plant body: Their structure, function and development. John Wiley & Sons. 642p.
- Faria, A.P.G.; Vieira, A.C.M. & Wendt, T. (2012) Leaf anatomy and its contribution to the systematic of *Aechmea* subgenus *Macrochordion* (de Vriese) Baker (Bromeliaceae). *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 84(4): 961-971.
- Feder, N. & O'Brien, T.P. (1968) Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany*, 55: 123-142.
- Forzza, R.C. (2005) Revisão taxonômica de *Encholirium* Mart. ex. Schult. & Schult. F. (Pitcairnioideae – Bromeliaceae). *Boletim da Universidade de São Paulo*, 23(1): 1-49.
- Freitas, L.; Salino, A.; Menini-Neto, L.; Almeida, T.E.; Mortara, S.R.; Stehmann, J.R.; Amorim, A.M.; Guimarães, E.F.; Coelho, M.N.; Zanin, A. & Forzza, R.C. (2016) A comprehensive checklist of vascular epiphytes of the Atlantic Forest reveals outstanding endemic rates. *PhytoKeys*, 58: 65-79.
- Fahn, A. & Cutler, D.F. (1992) Xerophytes. In *Encyclopedia of plant anatomy*. Band XIII, Teil 3. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Germany.
- Gilmartin, A.J. & Brown, G.K. (1987) Bromeliales, related monocots, and resolution and relationships among Bromeliaceae subfamilies. *Systematic Botany*, 12: 493-500.
- Gilmartin, A.J.; Brown, G.K.; Varadarajan, G.S. & Neighbours, M. (1989) Status of *Glomeropitcairnia* within evolutionary history of Bromeliaceae. *Systematic Botany*, 14:339-348.
- Givnish, T.J.; Millam, K.C.; Berry, P.E. & Sytsma, K.J. (2007) Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhf* sequence data. *Aliso*, 23: 3-26.

- Givnish, T.J.; Barfuss, M.H.J.; Van Ee, B.; Riina, R.; Schulte, K.; Horre, R.; Gonsiska, P.A.; Jabaily, R.S.; Crayn, D.M.; Smith, A.C.; Winter, K.; Brown, G.K.; Evans, T.M.; Holst, B.K.; Luther, H.; Till, W.; Zizka, G.; Berry, P.E. & Sytsma, K.J. (2014) Adaptive radiation, correlation and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 71: 55-78.
- Gouda, E.J.; Butcher, D. & Gouda, C.S. (cont.updated) *Encyclopaedia of Bromeliads, version 3*. <http://encyclopedia.florapix.nl/>. University Botanic Gardens, Utrecht (accessed: 24 jul. 2017).
- Gomes-da-Silva, J.; Vargens, F.A.C.; Arruda, R.C.O. & Costa, A.F. (2012) A morphological cladistic analysis of the *Vriesea corcovadensis* group (Bromeliaceae: Tillandsioideae), with anatomical descriptions: New evidence of the non-monophyly of the genus. *Systematic Botany*, 37(3): 641-654.
- Gomes-da-Silva, J. & Souza-Chies, T.T. (2017) What actually is *Vriesea*? A total evidence approach in a polyphyletic genus of Tillandsioideae (Bromeliaceae, Poales). *Cladistics*, 1-19.
- Hans-Peter, R.; Müller, S.W. & Baur, B. (2004) Effects of rock climbing on plant communities on exposed limestone cliffs in the Swiss Jura mountains. *Applied Vegetation Science*, 7: 35-40.
- Horres, R.; Schulte, K.; Weising, K. & Zizka, G. (2007) Systematics of Bromelioideae (Bromeliaceae) – evidence from molecular and anatomical studies. *Aliso*, 23: 27-43.
- Johansen, D.A. (1940) *Plant microtechnique*. 1st edn. McGraw-Hill, New York.
- Jensen, W.A. (1962) *Botanical histochemistry: principles and practice*. San Francisco: W. H. Freeman & Co., 408p.
- Larson, D.W.; Matthes, U. & Kelly, P.E. (2000) *Cliff ecology: pattern and process in cliff ecosystems*. Cambridge Studies in Ecology. 340p.
- Langeron, M. (1949) *Précis de microscopie*. Paris, Masson et Cie.Ed., 1430p.
- Leme, E.M.C. & Brown, G.K. (2004) Four new lithophytic *Vriesea* species (Tillandsioideae) from Southeastern Brazil. *Vidalia*, 2(1): 3-11.
- Leme, E.M.C. & Siqueira-Filho, J.A. (2006) Taxonomia das bromélias dos fragmentos de Mata Atlântica de Pernambuco e Alagoas. In: Siqueira Filho, J.A. & Leme, E.M.C. (eds.) *Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste. Biodiversidade, Conservação e suas Bromélias*. Andréa Jakobson Estúdio, Rio de Janeiro. p 191-381.

- Leme, E.M.C. (2012) Revision of the Lithophytic *Vriesea* Species from Minas Gerais (and vicinities), Brazil - Part V: Two tubolaciniate stigma-type new species. *Journal of the Bromeliad Society*, 62(1): 10-19.
- Leme, E.M.C.; Till, W.; Kollmann, L.J.C.; Moura, R.L. & Ribeiro, O.B.C. (2014) Miscellaneous new species of Brazilian Bromeliaceae – III. *Phytotaxa*, 177 (2): 061-100.
- Leme, E.M.C.; Halbritter, H. & Barfuss, M.H.J. (2017) *Waltillia*, a new monotypic genus in Tillandsioideae (Bromeliaceae) arises from a rediscovered, allegedly extinct species from Brazil. *Phytotaxa*, 299(1): 1-35.
- Loeschen, V.S.; Martin, C.E.; Smith, M. & Eder, S.L. (1993) Leaf anatomy and CO₂ recycling during crassulacean acid metabolism in twelve epiphytic species of *Tillandsia* (Bromeliaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 154(1): 100-106.
- Males, J. (2016) Think tank: water relations of Bromeliaceae in their evolutionary context. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1: 1-26.
- Mantovani, A.; Venda, A.K.L.; Almeida, V.R.; Costa, A. F. & Forzza, R.C. (2012) Leaf anatomy of *Quesnelia* (Bromeliaceae): implications for the systematics of core bromelioids. *Plant Systematic and Evolution*, 298:787-800.
- Mauseth, J.D. (1988) *Plant Anatomy*. California, Benjamin/Cummings Publish Company.
- Medina, E. (1974) Dark CO₂ fixation, habitat preference and evolution within the Bromeliaceae. *Evolution*, 28: 677-686.
- Monteiro, R.F. (2009) Estudos anatômicos e filogenéticos em *Bromelia* L. (Bromeliaceae, Bromelioideae). Master dissertation, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Monteiro, R.F.; Forzza, R.C. & Mantovani, A. (2011) Leaf structure of *Bromelia* and its significance for the evolution of Bromelioideae (Bromeliaceae). *Plant Systematic and Evolution*, 293: 53-64.
- Pierce, S.; Maxwell, K.; Griffiths, H. & Winter, K. (2001) Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae. *American Journal of Botany*, 88: 1371-1389.
- Palací, A.; Brown, G.K. & Tuthill, D.E. (2004) Vegetative morphology and leaf anatomy of *Catopsis* (Tillandsioideae: Bromeliaceae). *Selbyana*, 25(1):138-150.

- De Paula, L.F.A.; Forzza, R.C.; Neri, A.V.; Bueno, M.L. & Porembski, S. (2016) Sugar Loaf Land in south-eastern Brazil: a centre of diversity for matforming bromeliads on inselbergs. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181: 459-476.
- Porembski, S. (2007) Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(4): 579-586.
- Proença, S.L. & Sajo, M.G. (2007) Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botânica Brasilica*, 21(3): 657-673.
- Puente, M.E. & Bashan, Y. (1994) The desert epiphyte *Tillandsia recurvata* harbours the nitrogen-fixing bacterium *Pseudomonas stutzeri*. *Canadian Journal of Botany*, 72: 406-408.
- Safford, H.D. & Martinelli, G. (2000) Southeast Brazil. In: Porembski S. & Barthlott W. (eds). *Inselbergs - biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, vol. 146. Berlin: Ecological Studies, Springer-Verlag, 339-389.
- Santos-Silva, F.; Saraiva, D.P.; Monteiro, R.F.; Pita, P.; Mantovani, A. & Forzza, R.C. (2013) Invasion of the south american dry diagonal: What can the leaf anatomy of Pitcairnioideae (Bromeliaceae) tell about it?. *Flora*, 208 (8-9): 508-521.
- Scatena, V.L. & Segecin, S. (2005) Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 28: 635-649.
- Silva, A.S. (2013) Anatomia foliar de *Vriesea* (Tillandsioideae: Bromeliaceae). Monografia. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Brasil.
- Silva, I.V. & Scatena, V.L. (2011) Anatomia foliar de espécies de Bromeliaceae (Poales) da Amazônia, Mato Grosso, Brasil. *Revista de Ciências Agro-Ambientais*, 9(2): 225-240.
- Silvera, K.; Neubig, K.M.; Whitten, W.M.; Williams, N.H.; Winter, K. & Cushman, J.C. (2010) Evolution along the crassulacean acid metabolism continuum. *Functional Plant Biology*, 37: 995-1010.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. (1977) *Tillandsioideae (Bromeliaceae)*. Flora Neotropica. Monogr. 14: 663-1492.
- Sousa, R.C.O.S. & Neves, L.J. (1996) Leaf anatomy of four *Tillandsia* species. *Bromelia*, 3: 28-39.
- Sousa, G.M.; Estelita, M.E.M. & Wanderley, M.G.L. (2005) Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. Ex Beer) Baker, Bromelioideae-Bromeliaceae. *Revista Brasileira de Botânica*, 28: 603-613.

- Strehl, T. (1983) Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados na filogenia de Bromeliaceae. *Iheringia, série Botânica*, 31: 105-119.
- Tomlinson, P.B. (1969) Commelinales-Zingiberales. In: C. R. Metcalf (ed.) *Anatomy of the monocotyledons*. Clarendon Press, Oxford, pp. 193-294.
- Versieux, L.M.; Elbl, P.M.; Wanderley, M.G.L. & Menezes, N.L. (2010) *Alcantarea* (Bromeliaceae) leaf anatomical characterization and its systematic implications. *Nordic Journal of Botany*, 28: 385-397.
- Versieux, L.M. (2011) Brazilian plants urgently needing conservation: the case of *Vriesea minarum* (Bromeliaceae). *Phytotaxa*, 28: 35-49.
- Versieux, L.M. & Wanderley, M.G.L. (2015) *Bromélias-gigantes do Brasil*. Natal: Offset editor, 201p.
- Zotz, G. (2016) *Plants on plants – the biology of vascular epiphytes*. Springer International, Germany. 282p.

CAPÍTULO 2

**Filogenia molecular e recircunscrição do gênero *Stigmatodon*
Leme, G.K. Br. & Barfuss (Bromeliaceae, Tillandsioideae)**

2.1 Resumo

O gênero *Stigmatodon* é endêmico do sudeste do Brasil e sua diversificação ocorreu em habitats de penhascos em *inselbergs* graníticos do domínio da Mata Atlântica. *Stigmatodon* é pouco conhecido em comparação com o seu gênero irmão, *Vriesea*, devido ao habitat de suas espécies, acessado apenas com uso de técnicas e equipamentos de escalada em rochas, o que explica o conhecimento rudimentar de suas espécies. Aqui nós apresentamos a primeira análise filogenética ampla de *Stigmatodon* utilizando dados de sequências de DNA plastidial (marcadores *matK* e *rps16-trnK*) e do marcador nuclear *PHYC*. Um total de 83 acessos foi incluído, correspondendo a 78 espécies e 17 gêneros de Tillandsioideae. Destes, 22 acessos representam 16 das 18 espécies de *Stigmatodon* reconhecidas e três morfoespécies ainda não descritas. As árvores filogenéticas foram geradas utilizando-se métodos de Máxima Parcimônia, Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana. *Stigmatodon* é corroborado como monofilético se incluídas *V. andaraiensis* e espécies do complexo *Vriesea limae*, sendo irmão das demais *Vriesea s.str.*. Desta forma, é proposta a inclusão deste clado de *Vriesea* xéricas em *Stigmatodon*, corroborando a monofilia do grupo e ampliando sua diversidade, seus limites morfológicos, ecológicos e geográficos. Dentro de *Stigmatodon s.l.* emergiram quatro linhagens, sendo três dentro de *Stigmatodon s.str.* e uma dentro do clado *limae*, que agrupa espécies epilíticas e epífitas de ecossistemas xéricos de *inselbergs* graníticos da Mata Atlântica e afloramentos rochosos de campos rupestres. As relações entre espécies e linhagens são discutidas no contexto de dados morfológicos, ecológicos e biogeográficos e um novo arranjo taxonômico é proposto para *Stigmatodon*.

Palavras chave: Sistemática, Vrieseae, Poales, Vrieseinae, sequência de DNA, evolução.

2.2 Introdução

A família Bromeliaceae está representada por 73 gêneros e 3.538 espécies, e constitui um dos elementos florísticos mais notáveis dos biomas tropicais e subtropicais do Novo Mundo (Gouda *et al.*, cont. updated), ocorrendo nos mais diferentes tipos de ambientes, de méxicos a xéricos, de terrestres (rupícolas) a epífitas, desde ambientes costeiros até altitudes elevadas (Smith & Downs 1974; Krapp *et al.* 2014). Atualmente, com base em estudos de sequência de DNA e morfologia, a família está dividida em oito subfamílias: Brochinioideae, Lindmanioideae, Tillandsioideae, Hechtioideae, Navioideae, Pitcairnioideae, Puyoideae e Bromelioideae (Givnish *et al.* 2007, 2011).

A subfamília Tillandsioideae é reconhecidamente natural baseada em estudos moleculares, com *Catopsis* e *Glomeropitcairnia* sendo basais e juntas, irmãs dos demais gêneros restantes, que formam o núcleo Tillandsioideae (*e.g.* Terry *et al.* 1997; Barfuss *et al.* 2005; Schulte *et al.* 2005; Escobedo-Sarti *et al.* 2013; Givnish *et al.* 2014; Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017). A subfamília compreende a maior entre as oito subfamílias, representada atualmente por ca. 1.403 espécies (Gouda *et al.* cont. updated), distribuídas em 22 gêneros, quatro tribos (Catopsidae, Glomeropitcairnieae, Vrieseae e Tillandsieae) e duas subtribos: Vrieseinae e Cipuropsidinae (Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017).

A tribo Vrieseae W. Till & Barfuss (12 gêneros e 393 espécies) está representada por duas linhagens, que compõem as subtribos Cipuropsidinae e Vrieseinae (Barfuss *et al.* 2016). Destas, vale destacar a subtribo Vrieseinae, pela importância e contexto deste estudo, representada por quatro gêneros com distribuição quase que exclusivamente no leste do Brasil: *Alcantarea*, *Stigmatodon*, *Vriesea* e pelo gênero monotípico *Waltillia* (representado pela espécie *Waltillia hatschbachii* (L.B.Sm. & R. W. Read) Leme, Barfuss & Halbritter). Dentre os seus representantes, *Vriesea* possui a maior distribuição de norte a sul do domínio da Mata Atlântica, usualmente epífitas de florestas úmidas, mas podem eventualmente ser saxícolas ou raramente epilíticas; *Waltillia* apresenta hábito terrestre (incluindo saxícolas) em ambientes periodicamente inundados de Campos rupestres (MG); *Alcantarea* é representado por espécies epilíticas ou saxícolas em ambientes bem drenados de *inselbergs* graníticos da Mata Atlântica (SP, RJ, ES, MG e BA) e afloramentos rochosos de campos rupestres da Cadeida do Espinhaço Mineiro e o gênero *Stigmatodon* é obrigatoriamente epilítico de

faces verticais graníticas da região sudeste do Brasil (RJ, ES e MG), dentro dos limites da Mata Atlântica.

Stigmatodon é um gênero endêmico do Brasil, compreende 18 espécies, a maioria descrita nas últimas três décadas, advindas de penhascos verticais pouco acessíveis dos *inselbergs* de Mata Atlântica, onde se diversificaram (Barfuss *et al.* 2016). O gênero foi recentemente descrito por Leme, Brown & Barfuss (*see* Barfuss *et al.* 2016), sendo segregado de *Vriesea* Lindl., mas que pode ser diferenciado pelo hábito exclusivamente epilítico, folhas coriáceas a subcoriáceas, geralmente cobertas por densa camada de tricomas, lâmina geralmente triangular, estames organizados em três para cada lado da corola e estigma tubo-laciniado (Leme & Brown 2004; Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017). As dificuldades de acesso às populações deste gênero, possível apenas com uso técnicas e equipamentos específicos de escalada em rocha, explicam o atual e rudimentar conhecimento de suas espécies (Leme & Brown 2004), pouco representados em coleções científicas.

Historicamente, alguns táxons xéricos de *Vriesea* foram relacionados a espécies que hoje compõem o gênero *Stigmatodon* ou vice e versa, tais como: *Vriesea limae* L.B. Sm. a *Stigmatodon brassicoides* (Smith 1970); *Stigmatodon apparicianus* a *V. limae* (Pereira & Reitz 1974), *Vriesea andaraiensis* Leme a *S. goniorachis* (Leme 2012), *S. rosulatus* Leme a espécies do complexo *V. limae* (Leme 2012). Em grande parte dos estudos, o tipo de estigma foi o principal caráter utilizado para separar as espécies xéricas de *Vriesea* de *Stigmatodon*. No entanto, a validade dessas hipóteses taxonômicas ainda não foi testada em uma estrutura filogenética molecular.

Os primeiros estudos filogenéticos que incluíram terminais que hoje são reconhecidos em *Stigmatodon* (anteriormente tratados em *Vriesea*), foram baseados em dados morfológicos (Costa *et al.* 2015) e sequências de *cpDNA* combinados com dados morfológicos (Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017) e baseados neste conjunto de dados, as análises indicaram o posicionamento do grupo (“*Vriesea goniorachis*”) dentro do gênero *Vriesea*, formando um clado bem sustentado, evidenciando o possível monofiletismo do mesmo (Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017).

Uma resolução mais coerente só foi possível através do incremento de sequências de *nDNA* (*PHYC*) que combinados com sequências de *cpDNA* (*rpoB-trnC-petN*, *trnK-matK-trnK*, *ycf1*), sustentou a monofilia do grupo em um clado altamente sustentado, sendo irmão das demais *Vriesea s.str.* e ambos irmãos de *Alcantarea* (Barfuss *et al.* 2016). Neste último estudo, através da combinação de caracteres

morfológicos diagnósticos com valor sinapomórfico, o grupo *Vriesea goniorachis*, foi elevado à categoria genérica, denominado *Stigmatodon* (Barfuss *et al.* 2016). Sua monofilia foi corroborada por Leme *et al.* (2017) e já apontados anteriormente por Kessous (2016), mas sem propostas de mudanças taxonômicas. No entanto, devido à baixa amostragem de táxons, se faz necessário um esforço maior para incrementar o número de terminais do gênero, incluindo outros grupos importantes, que ainda não foram testados filogeneticamente e que apresentam afinidades morfológicas com o gênero *Stigmatodon*.

Desta forma, considerando que a geração de hipóteses filogenéticas para *Stigmatodon* seja primordial para um melhor entendimento da evolução da subtribo Vrieseinae e com o objetivo de compreender a evolução das linhagens dentro do gênero, buscamos com o presente trabalho responder as seguintes questões: (1) *Stigmatodon* se consolida como um grupo monofilético baseado em sequências de *cpDNA* e *nDNA*, corroborando Barfuss *et al.* (2016)? (2) Quais os relacionamentos entre as espécies de *Stigmatodon*? (3) Qual o posicionamento e relacionamento de espécies de *Vriesea* que ocorrem em ambientes similares e que outrora foram relacionadas a espécies que hoje pertencem ao gênero *Stigmatodon*?

2.3 Material e Métodos

2.3.1 Amostragem

Vinte e dois acessos de *Stigmatodon* são analisados neste trabalho, incluindo espécies próximas (Fig. 1), que compõe o complexo morfológico “*Vriesea limae* L.B.Sm.” (Leme & Siqueira-Filho 2006) e a espécie *Vriesea andaraiensis* Leme, coletados nos estados da BA, MG, AL e PE, conforme o material suplementar (S1).

Em casos pontuais, espécimes foram acessadas de coleções vivas do Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RBvb) e da coleção particular “Refúgio dos Gravatás”, Teresópolis, RJ, gentilmente cedidas pelo proprietário Elton M.C. Leme. Todos os testemunhos estão incorporados à coleção do Herbário R. Os principais gêneros atualmente aceitos em Tillandsioideae foram amostrados, com base nos recentes resultados filogenéticos moleculares publicados para a subfamília (Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017).

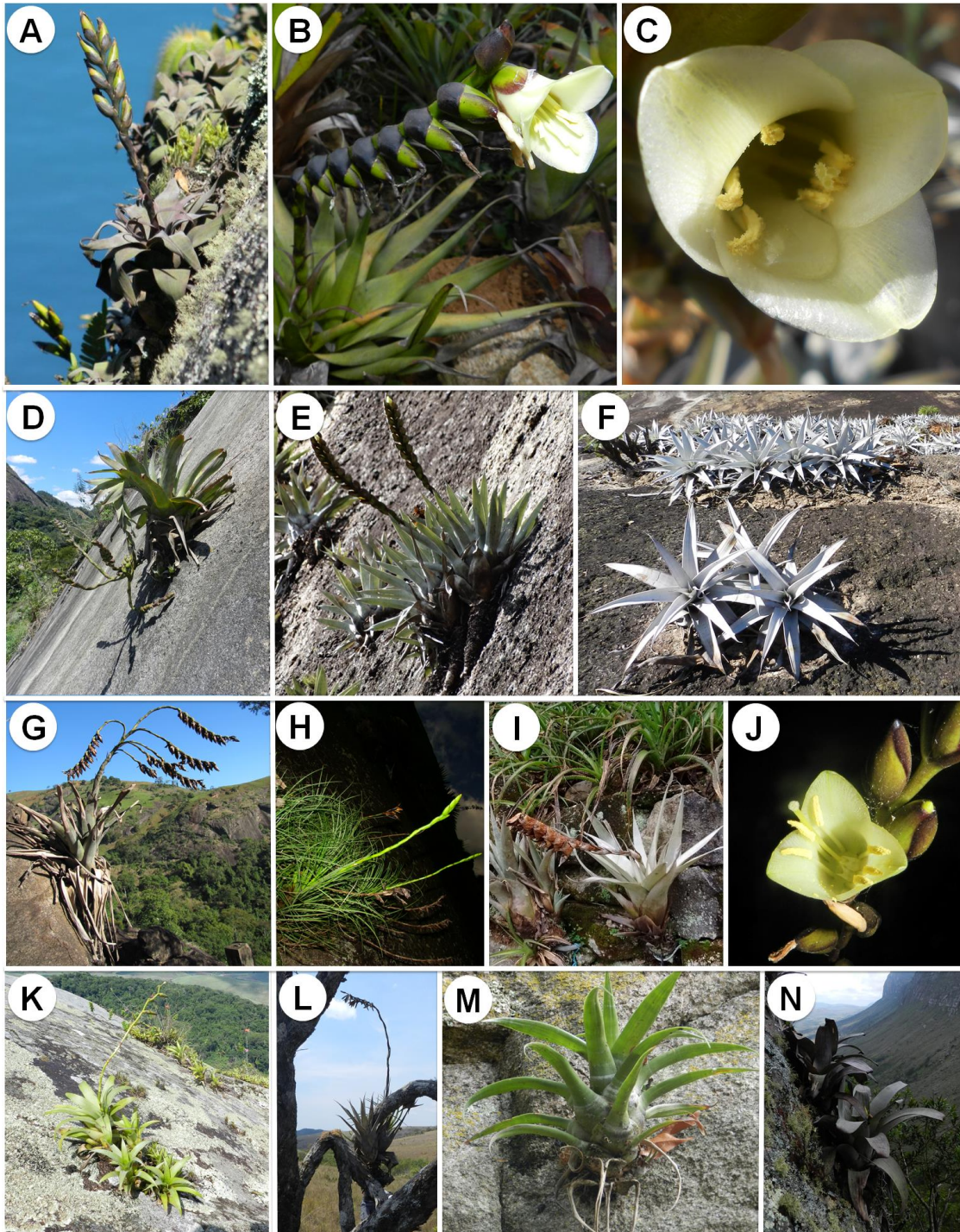


Figura 1. A-I. Diversidade de *Stigmatodon* e grupos próximos (J-N). A. *S. brassicoides*. B. *S. goniorachis*. C. *S. apparicianus*. D. *S. belloi*. E. *S. aff. fontellanus*. F. *S. euclidianus*. G. *S. funebris*. H. *S. plurifolius*. I. *S. magnibracteatus*. J. *Vriesea lancifolia*. K. *V. freicanecana*. L. *V. oligantha*. M. *V. zonata*. N. *V. andaraiensis* (Fotos D. R. Couto, exeto A. F.P. Uribbe).

No total, 83 amostras foram utilizadas (78 espécies, distribuídas em 17 gêneros de Tillandsioideae e 1 gênero de Bromelioideae) representados pelos gêneros *Stigmatodon* (22, *ingroup*), *Vriesea* (21+2 “*Cipuropsis*”), *Tillandsia* (11), *Racineae* (2), *Catopsis* (2), *Glomeropitcairnia* (2), *Guzmania* (2), *Gregbrownia* (1), *Alcantarea* (6),

Waltillia (3), *Werauhia* (2), *Goudaea* (2), *Josemania* (1), *Mezobromelia* (1), *Lutheria* (1), *Zizkaea* (1), *Jagrantia* (1) que compõem as quatro tribos e duas subtribos atualmente aceitas para a subfamília Tillandsioideae. *Ananas comosus* (L.) Merr. (Bromelioideae) foi utilizado para enraizar a árvore. O material suplementar S1 apresenta em maiores detalhes os acessos de Bromeliaceae utilizados neste estudo para análises filogenéticas de sequência de DNA.

2.3.2 Extração e amplificação do DNA

Para as análises moleculares, foram selecionados três marcadores, sendo dois de DNA plastidiais (cpDNA) *matk* e *rps16-trnk* e um gene de DNA nuclear (nDNA), Fitocromo C (*PHYC*), em função de suas qualidades de eficiência de amplificação via PCR, qualidade de sequenciamento e número de caracteres informativos (Cranyn *et al.* 2000; Barfuss *et al.* 2005; Schulte *et al.* 2005; Jabaily & Sytsma 2010; Givinish *et al.* 2011; Louzada *et al.* 2014; Krapp *et al.* 2014; Evans *et al.* 2015; Castello *et al.* 2016; Barfuss *et al.* 2016; Schütz *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017). Parte dos terminais foi acessada, quando possível, das sequências disponíveis no *genbank* (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

O DNA genômico total foi extraído de folhas jovens, frescas ou secas em sílica gel, condicionadas em freezer a -80°C, posteriormente extraídas através do método 2X CTAB (Doyle & Doyle 1987) com modificações (Fay *et al.* 1998). Alternativamente, em terminais de difícil extração, o DNeasy Plant Mini kit (QIAGEN®) foi utilizado seguindo-se seu protocolo padrão. Neste caso, as folhas foram maceradas exclusivamente com o Tissue Lyser II (QIAGEN®). Folhas herborizadas não obtiveram sucesso em suas extrações, tanto no método 2X CTAB quanto com o *kit* de extração.

Após a obtenção do DNA total, foram realizadas as etapas de amplificação dos marcadores plastidiais (*matK* e *rps16-trnK*) e do nuclear (*PHYC*). A reação de PCR é descrita a seguir: 2,5µl de tampão 10x PCR, 2,0µl (ou 3,0µl em terminais de difícil amplificação) de MgCl₂ (25mM), 0,8µl de dNTP (5mM), 0,4 µl (ou 0,8µl em terminais de difícil amplificação) de Taq DNA polimerase (5U/µL), 0,8µl de cada *primers* (10µM) com sequências disponíveis na literatura (Tab. 1), 5,0µl de DNA molde a 3ng/µl (em casos de difícil amplificação, o DNA molde foi dissolvido a 0,3ng/µl e adicionados apenas 2µl no intuito de diluir impurezas ou compostos adjuntos ao DNA), 1,0µl de BSA (*Bovine Serum Albumine*, 20mg/mL), e 11,7µl (ou 13,3µl) de H₂O MilliQ

para completar o volume da reação até 25µl finais. Para amplificação do *matK* foi utilizada a combinação dos primers *matK5(F)* e *matK2(R)* (Crayn *et al.* 2000). Para amplificação do *rps16-trnK* foi utilizada a combinação dos primers *rps16x2f2* e *trnK(UUU)x1* (Shaw *et al.* 2007). Para amplificação do *phyC*, foi realizada a combinação dos primers 515FBROM X 1699R BROM (Barfuss *et al.* 2005; Barfuss *et al.* 2016) (Tab. 1).

Tabela 1. *Primers* (oligonucleotídeos) utilizados disponíveis na literatura para amplificação dos marcadores.

Marcador	Primer	Sequências	Referência
<i>phyC</i>	515FMONO	AAGCCCTTYTACGCVATMATGCACCG	Barfuss (2012)
<i>phyC</i>	515FBROM	AAGCCCTTYTACGCTATCCTGCACCG	Barfuss (2012)
<i>phyC</i>	1699RBROM	ATWGCATCCATTTCAACATCTTCCCA	Barfuss (2012)
<i>matK</i>	MATK5(F)	ATACCCTGTTCTGACCATATTG	Crayn <i>et al.</i> (2000)
<i>matK</i>	MATK2(R)	AACATAATGCATGAAAGGATCC	Crayn <i>et al.</i> (2000)
<i>rps16-trnk</i>	RPS16X2F2	AAAGTGGGTTTTTATGATCC	Shaw <i>et al.</i> (2007)
<i>rps16-trnk</i>	TRNK(UUU)X1	TTAAAAGCCGAGTACTCTACC	Shaw <i>et al.</i> (2007)

As condições de PCR seguiram, para o *rps16-trnK* e *matK*, desnaturação inicial a 95 °C por 5min, seguido de 40 ciclos de desnaturação a 95 °C por 1min, anelamento do *primer* a 50 °C por 1min, polimerização a 72 °C por 1min e 30s e extensão final a 72 °C por 5min. Para o *PHYC*, desnaturação inicial a 95 °C por 5min, seguido de 40 ciclos de desnaturação a 95 °C por 1min, anelamento do *primer* a 52,5 °C (55 °C ou 60 °C, dependendo do terminal) por 1min, polimerização a 72 °C por 1min e 30s extensão final a 72 °C por 5min. Após a amplificação das amostras os fragmentos foram analisados quanto ao seu tamanho em gel de agarose 1% em tampão TAE 0,5X com auxílio de um padrão de peso molecular (λ Pst1).

Os produtos amplificados foram purificados e sequenciados por uma empresa especializada (Macrogen) em ambas as direções (F e R) utilizando os mesmos primers empregados nas PCRs.

2.3.3 Edição das sequências

As sequências foram analisadas e editadas com auxílio dos softwares Chromas 1.45 (McCarthy 1998) e MEGA 7.0 (Tamura *et al.* 2013). Para nucleotídeos ambíguos utilizou-se o *Nucleotide ambiguity code* (IUPAC). Neste estudo, foram geradas 58 sequências inéditas (*rps16-trnK*=21, *matK*=23 e *phyC*=14)

2.3.4. Análise filogenética

As reconstruções filogenéticas foram obtidas utilizando Máxima Parcimônia (MP), Máxima Verossimilhança (ML) e Inferência Bayesiana (IB), realizadas da mesma forma para as matrizes com sequências de DNA separadas e concatenadas.

A análise MP foi realizada no software TNT 1.1 (Goloboff *et al.* 2008) sendo realizada uma busca heurística com 1.000 replicações, com 100 árvores salvas por replicação utilizando-se a Traditional search e algoritmo TBR. Após este processo, foi iniciada uma busca pela árvore de consenso Majority-rule (50%). Posteriormente foi realizada a reamostragem *bootstrap* (BS) com 10.000 replicações. Os índices de confiabilidade da árvore IC e IR (Farris 1989) foram verificados após as buscas. Todos os caracteres tiveram o mesmo peso e não foram ordenados.

A análise ML foi feita com auxílio do software PhyML online (<http://www.atgc-montpellier.fr/phyml/>). Foi selecionado o modelo evolutivo automático, com critério de seleção Akaike. A busca heurística foi realizada com método NJ. O rearranjo dos ramos foi realizado pelo algoritmo *Nearest neighbor interchange* (NNI) e o suporte dos ramos foram utilizadas 1000 replicações *bootstrap*, além do *Fast likelihood-based method* a LRT SH-like.

A IB foi realizada no MrBayes 3.2.6 (Huelsenbeck & Ronquist 2001, Ronquist *et al.* 2012) para as matrizes separadas e concatenada separada em três partições, sem modelo evolutivo *a priori* optando por utilizar *nst=mixed*, que explora todas as possibilidades igualmente. Duas corridas independentes com 10.000.000 de gerações foram iniciadas, sendo a amostragem realizada a cada 1.000 gerações. Cada corrida teve quatro cadeias. O *burn-in* foi realizado com 25% das árvores, posteriormente a árvore consenso majority rule (50%) foi gerada pelo programa junto com as probabilidades *a posteriori*.

Posteriormente as árvores foram editadas e enraizadas no software FigTree v.1.3.1 (Rambaut 2009). O suporte dos ramos utilizaram Bootstrap – BS (Felsenstein 1985) e Probabilidade posterior – PP (Huelsenbeck & Ronquist 2001, Ronquist *et al.* 2012). A árvore utilizada para a discussão teve a topologia gerada no TNT 1.1 (Goloboff *et al.* 2008) com os valores dos suporte dos ramos de todas as metodologias adicionados. Apenas ramos com suporte de *bootstrap* (BS) igual ou superior a 50 e com probabilidade posterior (PP) > 0,70, foram discutidos.

Valores de suporte de *bootstrap* (BS) estão representados para as análises de Máxima Parcimônia (PBS) e Máxima Verossimilhança (LBS), enquanto que a probabilidade posterior (PP) é representada para a Inferência Bayesiana (BPP). Letras foram utilizadas para indicar os diferentes clados nas árvores e números para indicar grupos morfológicos dentro do grupo interno.

2.4. Resultados

Foram geradas sequências inéditas para espécies do grupo interno, assim como para os grupos próximos que compõe o grupo externo (complexo *Vriesea limae* e *Vriesea andariensis*), para todos os três marcadores utilizados (*rps16-trnK*, *matK* e *PHYC*). Os três conjuntos de dados apresentaram diferentes variações quanto ao tamanho de sequência, sítios variáveis, caracteres informativos, índices de consistência (IC) e retenção (IR) para as matrizes analisadas (Tab. 2).

O marcador que apresentou maior IC e IR foi o *rps16-trnK*, e o que apresentou maior quantidade de sítios variáveis foi o *PHYC* (Tab. 2).

São apresentados os resultados das árvores filogenéticas obtidas através da Máxima Parcimônia (MP), Máxima Verossimilhança (ML) e Inferência Bayesiana (IB) para o conjunto de dados de sequências individuais (para cada marcador) e do conjunto de dados concatenados. No entanto, preferimos conduzir nossa discussão a partir dos resultados obtidos com base no conjunto de dados concatenados, visto que estas hipóteses apresentaram uma melhor resolução e maior suporte dos ramos, principalmente pelo método de Inferência Bayesiana, que apresentou maior número de caracteres informativos.

Em todas as análises (ML, MP e IB) realizadas individualmente com os três marcadores (*matK*, *rps16-trnK* e *PHYC*) e com os dados concatenados (*matK* + *rps16-trnK* + *PHYC*) sustentaram a subfamília Tillandsioideae (clado A) como monofilética com alto suporte (ver Tab. 3; Fig. 2), com as tribos Catopsidae (clado B) e Glomeropitcairnieae (clado C) na posição de irmã das demais Tillandsioideae (clado D). Os detalhes podem ser observados na Tabela 3 e Figura 2.

Nas demais análises, realizadas com o marcador plastidial *rps16-trnK* e fitocromo C (*PHYC*), recuperaram o gênero *Stigmatodon s.l.* (clado K) como monofilético com suporte variado (Tab. 3), se incluído o clado L, que unifica as

espécies xéricas de *Vriesea* s.str. (*V. limae*, *V. aff. limae*, *V. oligantha*, *V. freicanecana*) mais *Stigmatodon rosulatulus* e *Vriesea andaraiensis* (Tab. 3).

Tabela 2. Estatística dos dados plastidiais e nuclear analisados. IP: caracteres informativos (parcimônia), NIP: caracteres não informativos (Parcimônia), IC: índice de consistência, IR: índice de retenção.

Marcadores	Tamanho	Sítios variáveis	IP	NIP	IC	IR	Tamanho da Árvore
<i>rps16-trnK</i>	796	126 (15,8%)	58 (7,2%)	68 (8,5%)	0,776	0,889	703
<i>matK</i>	751	92 (12,2%)	49 (6,5%)	43 (5,73%)	0,618	0,641	136
<i>PHYC</i>	964	239 (24,8%)	128 (13,3%)	111 (11,5%)	0,676	0,840	403
<i>rps16-trnK+ matK+ PHYC</i>	2508	447 (17,8%)	234 (9,3%)	223 (8,9%)	0,680	0,821	798

Os principais resultados individuais e concatenados são apresentados a seguir:

Análise de conjuntos de dados individuais

Análise com matK

De maneira geral, as hipóteses geradas com o marcador *matK* individual, só apresentou resolução para os clados mais externos (A, B e C). Entre as árvores individuais (ML, MP e IB), a IB apresentou uma resolução ligeiramente melhor em comparação com as demais (ver Material suplementar - S2 a S4).

Tabela 3. Suporte estatístico dos clados evidenciados na análise filogenética com diferentes conjuntos de dados. As letras referem-se aos nós da análise de Máxima Parcimônia apresentada na figura 3. Para *Stigmatodon s.str.* e clado *limae*, são apresentados os grupos morfológicos evidenciados pelas análises. Os resultados estão apresentados sequencialmente com BPP: probabilidade posterior para Inferência Bayesiana/ PBS: *bootstrap* para Máxima Parcimônia/ LBS: *bootstrap* para Máxima Verossimilhança (BPP/PBS/LBS). Valores em falta (-/) indicam clados não suportados (suportes inferiores a 0,5 de PP e 50% de BS, respectivamente).

Nó	Suporte (BPP/PBS/LBS)			
	Combinada	<i>matK</i>	<i>rps16-trnK</i>	<i>PHYC</i>
A- Subfamília Tillandsioideae	1/100/100	1/100/100	1/100/100	1/100/100
B- Tribo Catopsidae	1/100/100	1/76/91	1/98/99	1/99/100
C- Tribo Glomeropitcairnieae	1/100/100	1/99/99	1/97/98	1/99/100
D- Core Tillandsioideae	1/100/63	1/94/97	0,997/79/90	0,97/99/89
E- Tribo Tillandsieae	1/91/97	0,638/-/-	-/-/-	1/89/94
F- Tribo Vrieseae + Subtribo Cipunopsidinae	0,99/69/83	-/-/-	-/-/-	0,99/76/82
G- Tribo Vrieseae + Subtribo Vrieseinae	1/97/99	-/-/-	0,83/-/91*	1/94/99
H- <i>Alcantarea</i>	0,94/64/74	-/-/-	-/-/-	0,97/62/67
I- <i>Waltillia</i>	1/63/99	0,83/-/-	-/66/63	0,99/95/95
J- <i>Vriesea s.str.</i>	1/98/96	-/-/-	-/-/79	1/89/92
K- <i>Stigmatodon s.l.</i>	0,99/76/82	-/-/-	1/99/87	0,84/-/55
K - grupo 1 (<i>croceanus</i>)	0,96/-/60	-/-/-	0,99/98/87	-/-/-
K - grupo 2 (<i>goniorachis</i>)	0,94/-/61	-/-/-	0,98/-/66	-/-/-
K – grupo 3 (<i>sanctateresensis</i>)	0,81/-/59	-/-/-	0,88/-/64	-/-/-
L- Clado <i>limae</i>	0,888/-/59	-/-/-	0,99/67/85	0,79/-/-
L - grupo 4 (<i>oliganthus</i>)	0,97/70/58	-/-/-	0,99/88/80	-/-/-

• Com *Josemania asplundi*

O gene *matK* apresentou a menor porcentagem de sítios informativos e o menor número de árvores mais parcimoniosas (Tab. 1), resultando em uma baixa resolução para Tillandsioideae (Material suplementar S2, S3, S4). Nenhuma análise utilizando apenas o *matK* individual recuperou a monofilia do gênero *Stigmatodon*.

Análise com *rps16-trnK*

Em todas as análises (ML, MP e IB) realizadas com o marcador *rps16-trnK*, resultaram em topologias com diferentes suportes (ver Material suplementar - S5, S6, S7), apresentando a melhor resolução entre todos os marcadores para cladogramas internos dentro de *Stigmatodon s.l.* (Tab. 3). Dentro de núcleo Tillandsioideae, a tribo Tillandsieae (clado E) e a tribo Vrieseae + subtribo Cypuropsidinae (Clado F) são polifiléticos, sem suporte. A ML foi a análise que apresentou melhor resolução para cladogramas mais internos e a única a recuperar a tribo Vrieseae como monofilética (material suplementar S5), embora com baixo suporte (LBS 54), assim como os gêneros *Vriesea* e *Waltillia*, com suporte moderado e fraco (clado J – LBS 78 e Clado I – LBS 63, respectivamente). O gênero *Alcantarea* foi apontado como parafilético, com *Josemania asplundi* saindo em uma politomia com outras espécies do gênero.

Dentro de *Stigmatodon s.l.* pode ser observada a formação de pequenos grupos morfológicos (Tab. 3): grupo 1 (LBS 87) é representado pelas espécies *S. croceanus* e *S. aff. croceanus*, com distribuição no estado do Rio de Janeiro; o grupo 2 (LBS 62) agrupa as espécies *S. goniorachis* e *S. costae*, de *inselbergs* costeiros do estado do Rio de Janeiro; o grupo 3 inclui *S. gastinianus* e *S. sanctateresensis* (LBS 64) espécies com morfologia e distribuição geográfica bem distinta; além de um grupo formado por espécies de inflorescência composta da região Sul do Espírito Santo (*S. funebris* e *S. aff. funebris*) e uma espécie de inflorescência simples de *inselbergs* litorâneos da cidade do Rio de Janeiro *S. brassicoides*, com suporte baixo (LBS 62). Dentro do clado *limae*, é recuperado o grupo 4, com suporte moderado (LBS 80) que unifica as espécies de Pernambuco (*V. limae* e *V. freicanecana*) e uma espécie de campos rupestres de Minas Gerais, *Vriesea oligantha*.

Análise da região do DNA nuclear fitocromo C (PHYC)

O maior número de sítios variáveis deste marcador resultou em árvores com topologias semelhantes nas três análises realizadas (ML, MP, IB) e se mostraram bem resolvidas em todos os níveis dentro de Tillandsioideae, mas com baixa resolução para

Stigmatodon na (MP) e com melhores suportes observados na IB (ver material suplementar – S8, S9 e S10).

No núcleo Tillandsioideae, são formados vários cladogramas, com suportes variados, a saber: Clado E (LBS 93/ PBS 89/ BPP 1) representado pela tribo Tillandsieae; clado F (LBS 82/ PBS 76/ BPP 0,999) formado pela tribo Vrieseae e representantes da subtribo Cipuropsidinae; clado G (LBS 98/ PBS 94/ BPP 1) unifica a tribo Vrieseae com os gêneros que compõem a subtribo Vrieseinae. Dentro da subtribo Vrieseinae, todos os gêneros foram recuperados como monofiléticos, a saber: clado H (LBS 66/ PBS 62/ BPP 0,975) agrupa as espécies do gênero *Alcantarea*; clado I com alto suporte (LBS 95/ PBS 95/ BPP 0,999) é formado pelo gênero *Waltillia*; o clado J também com forte suporte (LBS 92/ PBS 89/ BPP 1) representa o gênero *Vriesea*. Dentro de *Stigmatodon s.l.* (clado K) pode ser observada a formação de pequenos grupos morfológicos, a saber: grupo 2 (Fig. 1) formado pelas espécies *S. goniorachis* e *S. brassicoides* com suporte baixo a elevado (LBS 56/ PBS-/ BPP 0,951); um grupo com suporte estatístico baixo e moderado (LBS 69/ PBS-/ BPP 0,870) que unifica as espécies do complexo “*S. apparicianus*” (*S. apparicianus*, *S. bifidus*, *S. harrylutheri* e *S. euclidianus*). Dentro do clado *limae*, são agrupadas as espécies de *inselbergs* de Alagoas e Sul da Bahia (LBS -/ BPP 0,636) representadas por *Vriesea zonata* e *V. aff. limae*. Outros pequenos grupos também podem ser notados, no entanto, sem suporte (< 50 %), e, portanto, não são comentados. O suporte do nó que diverge as linhagens irmãs, *Vriesea* e *Stigmatodon* foi variável (LBS 73/ PBS 61/ BPP 0,998), assim como para *Alcantarea* e *Waltillia* (LBS 81/ PBS 75/ BPP 0,889).

Análise do conjunto de dados cpDNA e nDNA combinados

A árvore obtida a partir dos dados combinados cpDNA e *PHYC* (fig. 2, 3) assemelha-se em alguns pontos com as árvores geradas através do marcador cpDNA (*rps16-trnk* - ver M. suplementar S5, S6 e S7) e da árvore gerada com o marcador nuclear *PHYC* (ver M. Suplementar S8, S9 e S10), onde foram evidenciados os principais cladogramas dentro de Tillandsioideae (Tab. 3).

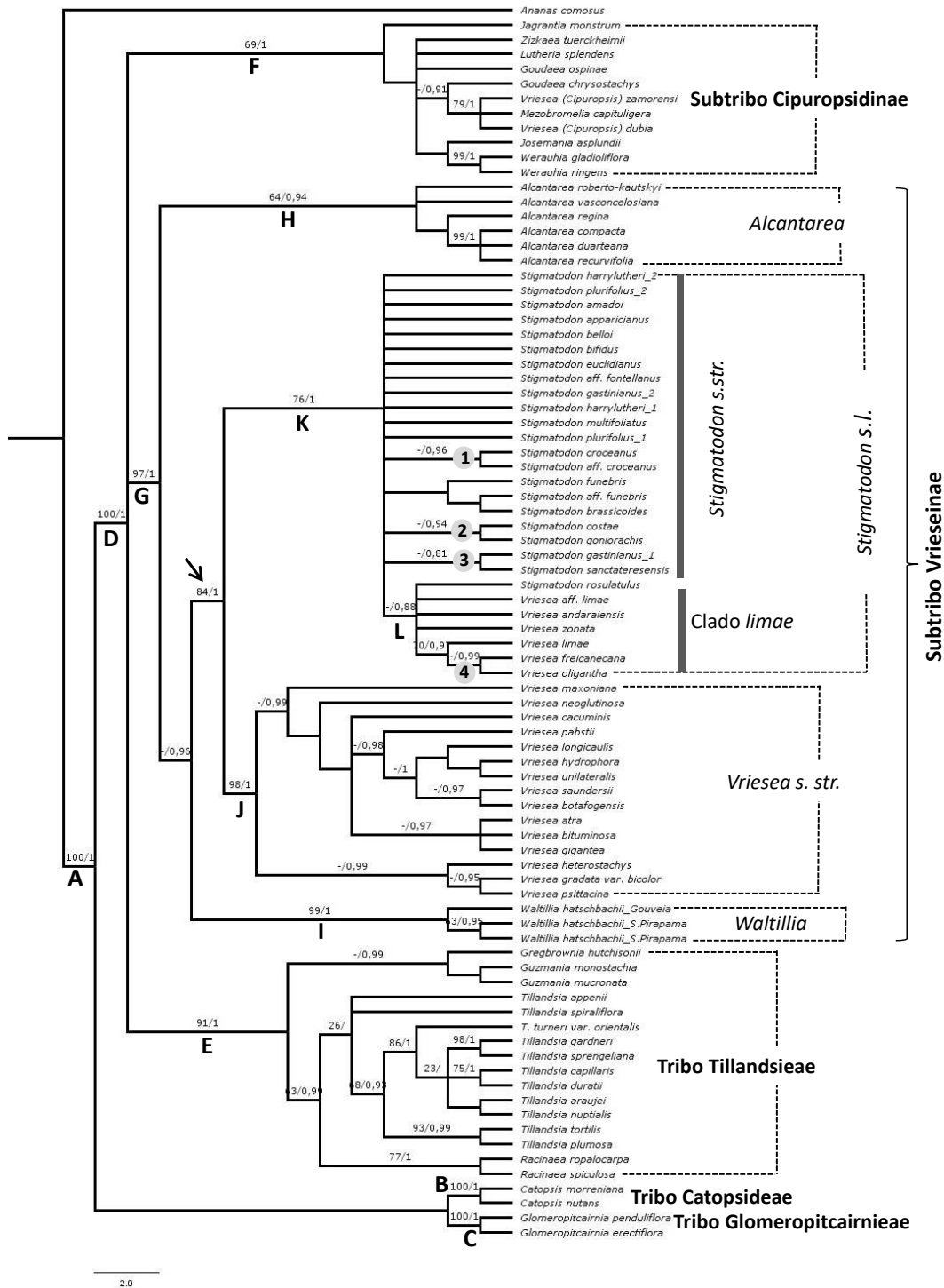


Figura 2. Árvore de consenso de *majority rule* (50%) de Máxima Parcimônia (MP) baseada em cpDNA *matK*, cpDNA *rps16-trnK* e dados de nDNA da sequência *PHYC* para *Stigmatodon* e todos os *outgroups*; (comprimento da árvore = 798 passos evolutivos, IC = 0,680 e RI = 0,821). Os números acima dos ramos são valores de suporte de bootstrap da Máxima Parcimônia (PBS) e suporte de probabilidades posteriores da Inferência Bayesiana (BPP); valores em falta (-) indicam clados não suportados (valores inferiores a 50% BS ou 0,50 BPP), respectivamente. As letras abaixo dos ramos indicam os clados discutidos e os números, indicam os clados dentro de *Stigmatodon s.l.* A seta preta indica o nó de divergência entre as linhagens *Vriesea s.str.* e *Stigmatodon s.l.*. *Ananas comosus* é usado para enraizar a árvore.

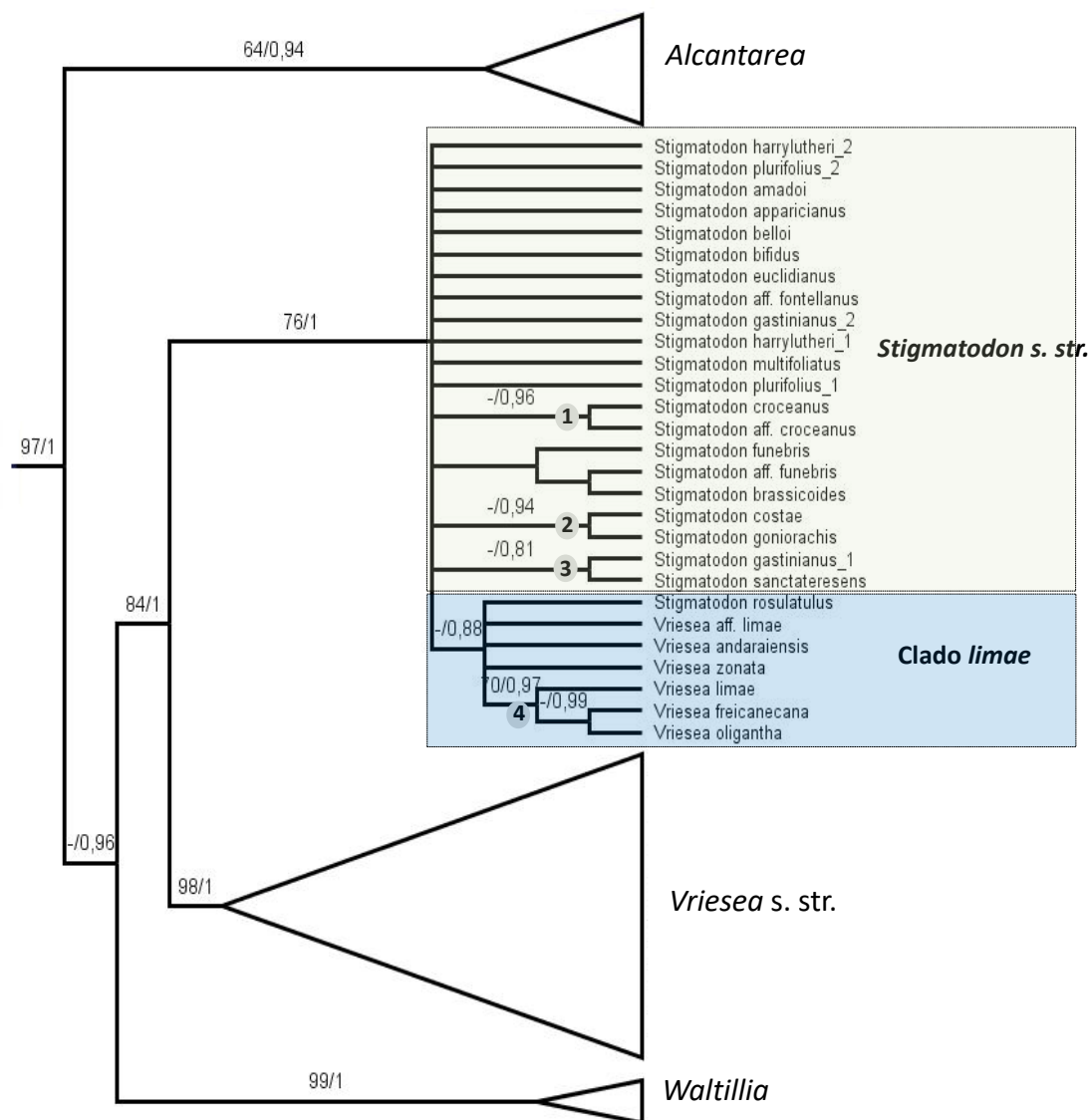


Figura 3. Árvore de consenso de *majority rule* (50%) de Máxima Parcimônia (MP) baseada em cpDNA *matK*, cpDNA *rps16-trnK* e dados de nDNA (*PHYC*) para subtribo Vrieseinae, com foco no gênero *Stigmatodon s.l.*. Os números acima dos ramos são valores de suporte de *bootstrap* da Máxima Parcimônia (PBS) e probabilidades posteriores da Inferência Bayesiana (BPP); valores em falta (-) indicam valores inferiores a 50% BS ou 0,50 BPP, respectivamente. Os números indicam os clados dentro de *Stigmatodon s.l.*

As análises conduzidas com o conjunto de dados combinados resultaram em topologias congruentes, muito similares, embora com suportes mais fortes com a IB (Tab. 3). A principal diferença encontrada entre essas análises, é que as tribos Tillandsieae e Vrieseae apresentam-se em uma politomia na MP.

No núcleo Tillandsioideae, são formados vários clados com suporte moderado a forte (Fig. 2): Clado E representado pela tribo Tillandsieae com forte suporte (LBS 0,97/ PBS 0,91/ BPP 1). Clado F (LBS 0,826/ BPP 0,999/ PBS 0,69) formado pela tribo

Vrieseae e representantes da subtribo Cipuropsidinae; Clado G (LBS 0,989/ PBS 0,97/ BPP 1) engloba a tribo Vrieseae com os gêneros que compõem a subtribo Vrieseinae.

Dentro da subtribo Vrieseinae, todos os gêneros foram recuperados como monofiléticos. O Clado H agrupa as espécies do gênero *Alcantarea* com suporte variável (LBS 74/ PBS 64/ BPP 0,944); o Clado I com alto suporte é formado pelo gênero *Waltillia* (LBS 99/ PBS 99/ BPP 1); o Clado J, com alto suporte (LBS 96/ PBS 98/ BPP 1) representa o gênero *Vriesea s.str.*; o Clado K com suporte moderado a alto (LBS 82/ PBS 76/ BPP 0,999) representa o gênero *Stigmatodon s.l.*, que é monofilético se incluído o clado L (clado *limae*, LBS 50/ PBS -/ BPP 0,887) que unifica um grupo de espécies xéricas de *Vriesea* do leste do Brasil, formado pelas espécies *Vriesea limae*, *V. aff. limae*, *V. freicanecana*, *V. zonata*, *V. oligantha*, *V. andaraiensis* + *S. rosulatulus*. Dentro do Clado *Stigmatodon s.l.*, podem ser reconhecidos o grupo morfológico *Stigmatodon s.str.* que caracteriza a maior linhagem e abriga o tipo genérico (Barfuss *et al.* 2016) e o clado *limae*.

Dentro de *Stigmatodon s.str.*, apenas as análises de LBS e BPP resultaram em suportes para clados intraespecíficos: grupo 1 (LBS 60/ BPP 0,96) representa dois terminais de ocorrência no estado do Rio de Janeiro (*S. croceanus* e *S. aff. croceanus*); o grupo 2, agrupa duas espécies com distribuição em *inselbergs* costeiros da cidade do Rio de Janeiro e Niterói (*S. goniorachis* e *S. costae*), com baixo suporte (LBS 61/ BPP 0,655). O grupo 3, com suporte moderado (LBS 59/ BPP 0,86), agrupa duas espécies com distribuição no estado do RJ (*S. gastinianus*) e uma espécie do estado do ES (*S. sanctateresensis*). O grupo que unifica as espécies do complexo *S. apparicianus*, recuperado na análise de MP com o marcador *PHYC* e na ML com dados concatenados (mas sem suporte), não foi corroborado nesta análise, com as espécies emergindo em uma politomia com as demais espécies do gênero.

Dentro do clado *limae*, somente o grupo (4) foi recuperado, com suporte baixo a alto (LBS 80/ PBS 70/ BPP 0,973) e unifica as espécies com distribuição em *inselbergs* graníticos da mata atlântica de Pernambuco (*V. limae* e *V. freicanecana*) e *Vriesea oligantha*, uma epífita obrigatória de *Vellozia* spp. com distribuição em afloramentos rochosos de campos rupestres de MG. Esse grupo já havia sido recuperado nas análises de MP e ML com *rps16-trnK* (PBS 88/ LBS 80) e da IB com *rps16-trnK* (BPP 0,99).

O suporte do nó que diverge as linhagens irmãs, *Vriesea* e *Stigmatodon* variaram de moderado a alto (LBS 87/ PBS 84/ BPP 0,997), assim como para *Waltillia* de *Stigmatodon* + *Vriesea* (BPP 0,963), mas sem suporte na MP. O nó que separa as

linhagens da subtribo Vrieseinae para os demais grupos também foi alto em ambas as análises (LBS 98/ PBS 97/ BPP 1).

2.5. Discussão

Neste estudo, discutimos a primeira filogenia molecular com base em uma ampla amostragem dentro do gênero *Stigmatodon* e seu relacionamento com o seu grupo irmão *Vriesea s.str.*, do qual o gênero foi recentemente segregado (Barfuss *et al.* 2016). Os nossos dados permitiram identificar algumas linhagens dentro do gênero, elucidar as relações filogenéticas infragenéricas e lançar questões importantes para a circunscrição de *Stigmatodon* e pesquisas futuras com o gênero.

O gene *matK*, apesar de sua ampla utilização em abordagens filogenéticas e evolutivas de Bromeliaceae, com importantes contribuições em número de caracteres variáveis e informativos (Schulte *et al.* 2005; Souza *et al.* 2007; Schulte & Zizka 2008; Evans *et al.* 2015; Barfuss *et al.* 2005; Kessous 2016; Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017), apresentou árvores com pouca resolução neste estudo, com topologias incongruentes em relação aos demais, fato também observado em estudos com o gênero *Dyckia* (Krapp *et al.* 2014). Diferente deste marcador plastidial, o espaçador intergênico *rps16-trnK*, embora pouco utilizado em estudos filogenéticos em Bromeliaceae (Versieux *et al.* 2012; Krapp *et al.* 2014; Kessous 2016; Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017), apresentou resultados congruentes com a literatura atual proposta para Tillandsioideae (Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017) com maior porcentagem de sítios variáveis e caracteres informativos para a parcimônia, em relação ao *matK* e o gene fitocromo *C (PHYC)*.

Em nosso estudo, o gene nuclear *PHYC* apresentou elevado polimorfismo, constituindo o marcador mais variável e informativo em comparação com os marcadores plastidiais. Esses resultados estão de acordo com os apresentados pela literatura, principalmente para relações genéricas na família Bromeliaceae (Jabaily & Systma 2010; Krapp *et al.* 2014; Louzada *et al.* 2014) e em especial, para a subfamília Tillandsioideae (Kessous 2016; Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017). No entanto, para relações interespecíficas dentro de *Stigmatodon s.l.*, as análises realizadas com este marcador não forneceram suportes adequados (Tab. 3), conforme também observados para outros grupos (Castello *et al.* 2016).

De maneira geral, nossos resultados são em sua maioria congruentes com a atual sistemática proposta para Tillandsioideae (Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017). No entanto, na análise combinada com MP, as tribos Tillandsieae e Vrieseae não foram recuperadas como monofiléticas, emergindo em uma politomia com as demais espécies da tribo Vrieseae, fato não observado na Inferência Bayesiana e na Máxima Verossimilhança.

Relações filogenéticas na subtribo Vrieseinae

Análises isoladas com o marcador *rps16-trnK*, resultaram na melhor resolução para relacionamentos intraespecíficos em *Stigmatodon s.l.* (Tab. 3). As análises baseadas nos conjuntos de dados combinados de plastídios e *PHYC* apoiam fortemente *Stigmatodon s.l.* como grupo irmão de *Vriesea s. str.* do leste brasileiro e juntos são irmãos de *Alcantarea + Waltillia* (Fig. 3), corroborando estudos moleculares anteriores (Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017).

Os gêneros *Waltillia*, *Alcantarea* e *Vriesea s.str.*, atualmente aceitos para a subtribo Vrieseinae foram amplamente corroborados em nosso estudo, formando clados moderados a fortemente suportados (figuras 2, 3) e estão de acordo com a nova circunscrição proposta para a subtribo (*sensu* Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017). No entanto, o relacionamento infragenérico em *Stigmatodon* (*sensu* Barfuss *et al.* 2016) é inconclusivo com o nosso conjunto de dados.

Em *Vriesea*, a classificação infragenérica tradicional utilizada historicamente para o gênero nas duas seções *Vriesea* e *Xiphion* (= *Synandra*) (Mez 1894, 1896, 1934-5; Smith & Downs 1977) não foi apoiada, conforme já evidenciado em outros estudos (Versieux *et al.* 2012; Costa *et al.* 2015; Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017).

O gênero *Waltillia*, recentemente descrito e segregado de *Alcantarea* (Leme *et al.* 2017) foi corroborado como monofilético em praticamente todas as análises aqui apresentadas. Características morfológicas distintas, tais como ausência de apêndices petalíneos, único entre todas as espécies da subtribo Vrieseinae e o hábito saxícola distinto, vegetando em habitat próximo de cursos de água ou áreas com encharcamento temporário, em ecossistemas isolados de campos rupestres, pode ter contribuído para este resultado, conforme mencionado por Leme *et al.* (2017).

Reconstrução filogenética de Stigmatodon

A nossa amostragem mais ampla de espécies que compõe o gênero *Stigmatodon* e grupos afins a este gênero, resultou em uma topologia onde o gênero só é recuperado como monofilético se incluídas as espécies do complexo *Vriesea limae* L.B.Sm (*sensu* Leme & Siqueira-Filho 2006) mais a espécie epilítica *Vriesea andaraiensis* Leme (Clado L, figuras 2, 3). Este resultado é apoiado pela maioria das análises realizadas com os marcadores moleculares aqui utilizados (isolados ou concatenados – ver materiais suplementares), com nenhum cenário conflitante contra esta hipótese.

A reconstrução filogenética dentro de *Stigmatodon s.l.* evidencia um grupo morfológico aqui denominado de *Stigmatodon s.str.* e o *clado limae*, com suporte forte a moderado (fig. 2, 3). *Stigmatodon s.str.* abriga *S. harrylutheri*, o tipo genérico, onde os representantes apresentam as características morfológicas, ecológicas e geográficas distintas utilizadas na circunscrição do gênero (*sensu* Barfuss *et al.* 2016). Suas espécies são caracterizadas pelo hábito exclusivamente epilítico de faces verticais nuas (ecossistemas de penhascos) de *inselbergs* graníticos da Mata Atlântica (sudeste do Brasil), folhas normalmente triangulares, densamente lepidotas com tricomas podendo obscurecer totalmente ou parcialmente a coloração da lâmina, margens da lâmina geralmente truncadas, coriáceas, xeromórficas a semi-xeromórficas, inflorescência simples ou composta, estames distribuídos em três para cada lado da corola e estigma tubo-laciniado (Leme & Brown 2004; Barfuss *et al.* 2016).

O *clado limae*, unifica as espécies *V. limae* L.B. Sm., *V. freicanecana* J.A. Siqueira & Leme, *V. lancifolia* (Baker) L.B. Sm., *V. oligantha* (Baker) Mez, *V. vellozicola* Leme & J.A. Siqueira e *V. zonata* Leme & J.A. Siqueira, que formam o complexo *Vriesea limae* (*sensu* Leme & Siqueira-Filho 2006) mais *Stigmatodon rusulatulus* e *Vriesea andaraiensis*, com distribuição nos estados do ES, MG, BA, AL e PE (Leme & Siqueira-Filho 2006; Leme 2012). São caracterizadas por espécies geralmente de pequeno porte, epilíticas, saxícolas e epífitas exclusivas de *Vellozia* spp., com distribuição exclusiva em ecossistemas xéricos (*inselbergs* graníticos da Mata Atlântica do sudeste e nordeste do Brasil e campos rupestres da Cadeia do Espinhaço de Minas Gerais e Bahia). Apresentam folhas triangulares, ápice acuminado-caudado, geralmente com margens truncadas e recobertas com densa camada de tricomas, coriáceas ou subcoriáceas, xeromórfas a semi-xeromórfas, inflorescência simples, raramente composta (*V. andaraiensis*), corola geralmente campanulada, raramente

subtular (*V. vellozicola*), estames dispostos em três para cada lado na corola, estigma lâmina-convoluta II, raramente tubo-laciniado (*S. rosulatulus*).

O tipo de estigma é muito diversificado em Tillandsioideae, assumindo grande importância para taxonomia da subfamília (Brown & Gilmartin 1984, 1989; Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017). Em *Vriesea s.str.*, *Glomeropitcairnia*, *Waltillia* e algumas espécies de *Guzmania*, *Tillandsia* e *Barfussia*, são observados estigma do tipo lâmina-convoluta e suas variações (Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017). O tipo cupulado pode ser observado unicamente em *Werauhia* (Grant 1995a,b; Barfuss *et al.* 2016), enquanto os tipos conduplicado (patente e ereto) são únicos de *Alcantarea* (Leme 2007, 2009; Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017). Neste estudo, as espécies que formam *Stigmatodon s.str.* podem ser caracterizadas pela presença de estigma tubo-laciniado (Leme & Brown 2004; Barfuss *et al.* 2016), e o clado *limae*, apresenta em sua maioria espécies com estigma do tipo lâmina-convoluta II (Leme 2012), raramente tubo-laciniado. Diante do exposto, apesar do tipo de estigma ser um caráter importante na delimitação de táxons específicos, nossos resultados mostra que seu valor diagnóstico é útil quando combinados com outros caracteres morfológicos (*e.g.* tipo de corola, proporção largura/comprimento das pétalas, presença/ausência de apêndices petalíneos, disposição dos estames na corola, filetes, anteras, pólen, óvulos e sementes), incluindo aspectos ecológicos e geográficos, como afirmado por Barfuss *et al.* (2016) e Leme *et al.* (2017).

Em todos os marcadores, a resolução intraespecífica dentro de *Stigmatodon s.str.*, não foi bem resolvida, com grande parte das espécies saindo dentro de uma politomia e apenas três clados recuperados com suporte (Fig. 3). Este fato se deve, principalmente, pela baixa variabilidade das sequências utilizadas, fato já bem documentado na família Bromeliaceae (Smith & Donoghue 2008; Versieux *et al.* 2012; Krapp *et al.* 2014; Aguirre-Santoro *et al.* 2016), gerando hipóteses filogenéticas pouco resolvidas no nível infragenérico. A baixa variabilidade genética das sequências de DNA em relação ao elevado grau de diversificação morfológica observado em Bromeliaceae, possivelmente está associada à rápida e recente diversificação morfológica do grupo, como proposto para o gênero irmão de *Stigmatodon* e *Vriesea - Alcantarea* (Versieux *et al.* 2012) e observado para diversos outros gêneros da família (Faria *et al.* 2004; Schulte *et al.* 2009; Givnish *et al.* 2011; Krapp *et al.* 2014; Silvestro *et al.* 2014; Aguirre-Santoro *et al.* 2016; Evans *et al.* 2015). Também, valem ressaltar os efeitos da natureza insular e dos fortes filtros ambientes presentes nos *inselbegs*

(Porembski 2007), que resultam em um baixo fluxo gênico e elevado isolamento genético entre as populações rupícolas, fato amplamente corroborado em estudos com gêneros de Bromeliaceae típicos destes ambientes (Barbará *et al.* 2007, 2008, 2009; Boisselier-Dubayle *et al.* 2010; Palma-Silva *et al.* 2011; Hmeljevski *et al.* 2015, 2017; Gonçalves-Oliveira *et al.* 2017), que fortalecem os processos de especiação e resultam em linhagens distintas de bromélias rupícolas no Brasil (de Paula *et al.* 2016).

Os clados formados (Fig. 3) foram agrupados principalmente por caracteres geográficos e ambientais, aqui referidos como clado *croceanus* (grupo 1), clado *goniorachis* (2), clado *sanctateresensis* (3) e dentro do clado *limae*, o clado *oliganthus* (4). A seguir, os quatro grupos de espécies são discutidos com algum detalhe.

O clado *croceanus* compreende duas espécies (*S. croceanus* e *S. aff. croceanus*), com uma distribuição relativamente pequena em *inselbergs* da região serrana do estado do Rio de Janeiro, caracterizadas por folhas coriáceas com tricomas não obscurecendo a coloração da lâmina, com margens não truncadas e inflorescência composta ou, raramente simples como observado no morfotipo *S. aff. croceanus*, onde toda a população apresenta inflorescência simples, apesar do vegetativo ser muito similar a *S. croceanus* típico. *Stigmatodon croceanus* possui afinidade morfológica com *S. funebris* e *S. belloii* (Leme & Brown 2004), mas em nenhuma análise realizada estas espécies se agruparam. O clado *goniorachis*, agrupa *S. goniorachis* e *S. costae*, as quais são morfológicamente relacionadas (Leme & Silva 2001), o que causa muita confusão na determinação destes táxons (Mauad *et al.* 2016). Apesar das relações do grupo *goniorachis* com *S. brassicoides* ser apoiada somente na Inferência Bayesiana (BPP 0,655), com *S. costae* e *S. goniorachis* na posição de irmãos de *S. brassicoides*, este é o resultado mais coerente, tendo em vista a morfologia e distribuição geográfica do grupo. As espécies possuem folhas geralmente verdes, inflorescência simples e habitam exclusivamente encostas verticais de *inselbergs* costeiros da cidade do Rio de Janeiro e Niterói (Fig. 3).

O clado *sanctateresensis* (grupo 3), com suporte baixo a moderado (LBS 59/BPP 0,86) compreende duas espécies bem diferenciadas, tanto morfológica quanto geograficamente. *Stigmatodon gastianianus* é um táxon com inflorescência composta, de grande porte para o gênero e com distribuição no estado do Rio de Janeiro, enquanto *S. sanctateresensis*, compreende um táxon de pequeno porte, inflorescência simples e distribuição restrita a *inselbergs* de floresta ombrófila densa do estado do Espírito Santo.

Resultado contrário é apresentado para um grupo de espécies do Espírito Santo. Este grupo foi recuperado em duas análises (MP com o marcador *PHYC* e na análise de ML com dados concatenados), porém, sem nenhum suporte. É representado por cinco espécies endêmicas do estado do Espírito Santo (*S. apparicianus*, *S. harrylutheri*, *S. euclidianus*, *S. bifidus* e *S. magnibracteatus*), e aqui denominado de complexo *S. apparicianus*. Mesmo sem suporte, o grupo apresenta similaridade morfológica e geográfica. Todas as espécies são relacionadas morfológicamente em suas obras originais a *S. apparicianus* (ver Leme & Brown, 2004; Leme *et al.* 2010 e Leme *et al.* 2014) e aqui caracterizado pela presença de lâminas foliares espessamente coriáceas, com margens truncadas com ca. 1-2 mm de espessura, cobertas com tricomas densos, geralmente ocultando a coloração das lâminas, inflorescência simples, brácteas do pedúnculo e florais fortemente nervado-sulcadas na antese, geralmente estramíneas, o que gera dificuldades para delimitação de suas espécies, principalmente com materiais de herbário.

Dentro do clado *limae*, é corroborado o clado *oliganthus* (grupo 4) que unifica as espécies de pequeno porte com distribuição em *inselbergs* da mata atlântica de Pernambuco (*V. limae* e *V. freicanecana*) e *Vriesea oligantha*, uma holopífita obrigatória de *Vellozia* spp. dos campos rupestres de MG. Esse grupo foi recuperado nas análises de MP e ML com *rps16-trnK* (PBS 0,88/ LBS 0,80) e da IB com *rps16-trnK* (BPP 0,99).

Implicações taxonômicas

As análises combinadas de três marcadores demonstram que *Stigmatodon*, tal como atualmente circunscrito (Barfuss *et al.* 2016) é polifilético, visto que um grupo específico de espécies xéricas de *Vriesea*, com características intermediárias entre *Vriesea* e *Stigmatodon*, foram recuperados dentro de *Stigmatodon s.l.*

Diante deste cenário, apresentam-se duas alternativas: (1) “Reduzir” o gênero *Stigmatodon* a uma categoria subgenérica de *Vriesea* ou, (2) incluir todas as espécies do clado *limae* em *Stigmatodon*.

Conforme circunscrito atualmente, *Vriesea* não é definido por um conjunto uniforme de estados de caráter, o que o torna um gênero problemático e reconhecidamente polifilético (Barfuss *et al.* 2005, 2016; Givnish *et al.* 2011; Gomes-da-Silva *et al.* 2012; Costa *et al.* 2015; Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017). Recentemente, novos gêneros foram segregados de *Vriesea*, deixando seus limites

morfológicos mais estáveis e a linhagem brasileira monofilética (Barfuss *et al.* 2016). A alternativa 1 implicaria em retroceder a problemática taxonômica utilizada na classificação tradicional de *Vriesea* (*sensu* Smith & Downs 1977), o que não traria nenhum avanço para circunscrição de *Vriesea*.

A alternativa 2 propõe agrupar as espécies do clado *limae* dentro de *Stigmatodon*, visto que, em nossas análises, nenhum cenário foi conflitante contra esta hipótese. Por um lado, tornaria os limites morfológicos, ecológicos e geográficos de *Stigmatodon* mais amplos, porém, em uma classificação que reflete as suas relações filogenéticas, o que está de acordo com a atual sistemática proposta para Tillandsioideae (Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017). Esta opção também é sustentada pelo forte suporte no nó que diverge *Vriesea* e *Stigmatodon* (LBS 87/ PBS 84/ BPP 0,997), fato este também corroborado em outros estudos que utilizaram marcadores moleculares semelhantes (Kessous 2016; Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017), pelas evidências morfológicas, como a singularidade morfo-anatômica partilhada por estas espécies (ver capítulo 1) e hábitat xeromórfico e ainda, pelo fato de que somente grupos menores podem ser morfológicamente bem circunscritos (Spencer & Smith 1993; Grant 1995a; Leme 2007; Krömer *et al.* 2012; Costa *et al.* 2014; Versieux & Wanderley 2015; Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017).

Tratamento taxonômico

Este estudo representa a primeira análise filogenética abrangente realizada para o gênero *Stigmatodon*, um gênero endêmico do leste do Brasil, confinado em penhascos graníticos de *inselbergs* do domínio Atlântico brasileiro e em afloramentos rochosos de Campos Rupestres do Cerrado. A combinação única de caracteres morfológicos e micromorfológicos, incluindo hábito, folhas, flores, pétalas, disposição dos estames na corola, estigma, posição dos estômatos em relação às células epidérmicas, células do parênquima aquífero diferenciadas na face adaxial e abaxial, além da distribuição geográfica e hábitat, tornam esta linhagem diferente de seus parentes mais próximos, os representantes do gênero *Vriesea* s.str.

Apresentamos aqui uma recircunscrição atualizada do gênero *Stigmatodon* e novas combinações das espécies xéricas de pequeno porte, anteriormente circunscritas em *Vriesea* para *Stigmatodon*.

Recircunscrição de *Stigmatodon*

Stigmatodon Leme, G.K.Br. & Barfuss. Phytotaxa, 279 (1): 56, 2016.

Plantas epilíticas, raramente epífitas em *Vellozia*, vegetando em superfícies rochosas verticais ou mais ou menos horizontais, propagando-se por meio de brotações basais, axilares ou por estolhos alongados; *folhas* coriáceas a subcoriáceas, xeromórficas a semi-xeromórficas, margens truncadas ou não, roseta acumulando água, raramente sem acumulação de água; *lâmina* geralmente triangular, raramente estreito-linear, linear-lanceolada, sublinear-triangular, ápice acuminado-caudado, longo-atenuado, agudo-acuminado, acuminado ou agudo, densamente lepidotas com tricomas podendo ocultar totalmente a coloração da lâmina, margens frequentemente truncadas; *inflorescência* simples ou composta; *flores* campanuladas, raramente tubulosas, geralmente odoríferas, palidamente amarelas, esverdeadas a esbranquiçadas, antese noturna; *estames* inseridos, geralmente distribuídos em três de cada lado da corola; *estigma* tubolaciniado ou lâmina-convoluta II; *óvulos* caudados; *fruto* cápsula septícida; *sementes* numerosas, com coma basal mais longo do que a semente propriamente dita e um pequeno apêndice na extremidade apical; estômatos posicionados acima das células epidérmicas e células do parênquima aquífero diferenciadas em ambas as faces, sendo arredondadas na face adaxial e alongadas anticlinalmente na face abaxial, ou vice e versa.

Riqueza: 26 espécies

Distribuição geográfica e aspectos ecológicos: As espécies que compõem o gênero *Stigmatodon* distribuem-se preferencialmente em *inselbergs* graníticos na Mata Atlântica (ES, RJ, MG, AL e PE), com limite sul no estado do Rio de Janeiro e limite norte na região central de Pernambuco, nos brejos de altitude da localidade de Brejo de Madre de Deus, ou sobre afloramentos rochosos em campos rupestres de Minas Gerais e Bahia, na cadeia do Espinhaço. As espécies com estigma-tubolaciniado vegetam exclusivamente em faces verticais de *inselbergs* graníticos da Mata Atlântica (RJ, ES, BA e MG), enquanto espécies com estigma lâmina-convoluta II podem ser observadas como epilíticas e saxícolas tanto em faces verticais de *inselbergs*, quanto em faces mais ou menos horizontal e ondulado próximo ao cume ou ainda, como epífitas e neste caso, em associação específica com o gênero *Vellozia*, sempre em ecossistemas xéricos (campos rupestres e *inselbergs*), nunca em ecossistemas florestais.

A maior diversificação do grupo ocorreu em *inselbergs* graníticos da Mata Atlântica, onde 22 espécies (85%) podem ser observadas. No entanto, quatro espécies (15%) são endêmicas de afloramentos rochosos dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (MG e BA), a saber: *S. oliganthus*, *S. pseudoliganthus*, *S. lancifolius* e *S. andaraiensis*. Apesar da maioria das espécies possuírem hábito epilítico e saxícola, duas espécies podem ser observadas como epífitas exclusivamente de Velloziaceae (*Vellozia* spp.) em *inselbergs* (*S. vellozicola*) e campos rupestres (*S. oliganthus*).

***Stigmatodon andaraiensis* (Leme) D.R.Couto & A.F. Costa, comb. nov.**

Basiônimo: *Vriesea andaraiensis* Leme, J. Brom. Soc. 62(1): 16 (2012). Tipo: Brasil. Bahia: Andaraí, Parque Nacional da Chapada Diamantina, nov. 2010, Oliveira s.n., fl. Cult. E. Leme 8459 (holótipo RB!).

***Stigmatodon freicanecanus* (J.A. Siqueira & Leme) D.R.Couto & A.F.Costa, comb. nov.**

Basiônimo: *Vriesea freicanecana* J.A. Siqueira & Leme, Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste - Biodiversidade, Conservação e suas Bromélias: 377 (2007). Tipo: Brasil. Pernambuco, Jaqueira, RPPN Frei Caneca, Serra do Espelho, Pedra do Cruzeiro, 8°43'23"S, 35°50'20"W, 700 m elev., 29 set. 1997, J.A. Siqueira Filho, 740 (holótipo UFP!; Isótipo UNIVASF!)

***Stigmatodon lancifolius* (Baker) D.R.Couto & A.F.Costa, comb. nov.**

Basiônimo: *Tillandsia lancifolia* Baker, Handb. Bromel. 202 (1889). Tipo: Brasil. Bahia: Igreja Velha, 1841, J.S. Blanchet 3458 (holótipo BM!; Isótipo BR!, G!, G-DC, HAL!, KIEL, LE, MO!, US, P!, W!).

= *Vriesea lancifolia* (Baker) L.B.Sm, Lilloa, 6: 386. 1941, *syn. nov.*

***Stigmatodon limae* (L.B.Sm.) D.R.Couto & A.F.Costa, comb. nov.**

Basiônimo: *Vriesea limae* L.B.Sm., Phytologia, 20: 181 (1970). Tipo: Brasil. Pernambuco: Brejo de Madre de Deus, propriedade Bitury, 5 fev. 1965. A. Lima 65-4276 (holótipo IPA, Isótipo US).

Stigmatodon oliganthus* (Baker) D.R.Couto & A.F. Costa, *comb. nov.

Basiônimo: *Tillandsia oligantha* Baker, Handb. Bromel. 215-216 (1889). Tipo: Brasil. Minas Gerais: Serra d' Ouro Branco, 10 nov. 1884, Glaziou 15472 (holótipo K!; isótipo P!).

= *Vriesea oligantha* (Baker) Mez in Mart., Fl. bras. 3(3): 544. 1894, *syn. nov.*

Stigmatodon pseudoliganthus* (Philcox) D.R.Couto & A.F.Costa, *comb. nov.

Basiônimo: *Vriesea pseudoligantha* Philcox, Kew Bull. 47: 261 (1992). Tipo: Brasil. Bahia: N face of Serra de Ouro, 7 km S of Barra de Estiva on the Ituacu road. Sandstone hills, dry grassland among rocks and woodland along small stream, 1150 m, 30 Jan. 1974, Harley 15692 (holótipo CEPEC; isótipo K, HUEFS).

Stigmatodon vellozicolus* (Leme & J.A.Siqueira) D.R.Couto & A.F.Costa, *comb. nov.

Basiônimo: *Vriesea vellozicola* Leme & J.A. Siqueira, Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste - Biodiversidade, Conservação e suas Bromélias: 406 (2007). Tipo: Brasil. Espírito Santo: Serra, ca. 150 m elev., 15 mai. de 1987, E.Leme, 1113 *et al.* (holótipo HB!); *Ibidem*, Colatina, Maquigi, E. Leme 5927 (parátipo HB!).

Stigmatodon zonatus* (Leme & J.A. Siqueira) D.R.Couto & A.F.Costa, *comb. nov.

Basiônimo: *Vriesea zonata* Leme & J.A. Siqueira, Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste - Biodiversidade, Conservação e suas Bromélias: 374 (2007). Tipo: Brasil. Alagoas: Atalaia, Serra da Naceia, face Sul, Grota do Piano, 9°36'01,4" S, 36°11'33,0" W, 143 m elev., 20 mar. 2005. E. Leme 6624, J.A. Siqueira-Filho & M.S. Leite (holótipo HB!; Isótipo UFP!).

2.6 Referências Bibliográficas

- Aguirre-Santoro, J.; Michelangeli, F.A. & Stevenson, D.W. (2016) Molecular phylogenetics of the Ronnbergia Alliance (Bromeliaceae, Bromelioideae) and insights into their morphological evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 100: 1-20.
- Barbará, T.; Martinelli, G.; Fay, M.F.; Mayo, S.J. & Lexer, C. (2007) Population differentiation and species cohesion in two closely related plants adapted to neotropical high-altitude 'inselbergs', *Alcantarea imperialis* and *Alcantarea geniculata* (Bromeliaceae). *Molecular Ecology*, 16:1981-1992.
- Barbará, T.; Lexer, C.; Martinelli, G.; Mayo, S.; Fay, M.F. & Heuertz, M. (2008) Within population spatial genetic structure in four naturally fragmented species of a neotropical inselberg radiation, *Alcantarea imperialis*, *A. geniculata*, *A. glaziouana* and *A. regina* (Bromeliaceae). *Heredity* (Edinb), 101: 285-296.
- Barbará, T.; Martinelli, G.; Palma-Silva, C.; Fay, M.F.; Mayo, S. & Lexer, C. (2009) Genetic relationships and variation in reproductive strategies in four closely related bromeliads adapted to neotropical 'inselbergs': *Alcantarea glaziouana*, *A. regina*, *A. geniculata* and *A. imperialis* (Bromeliaceae). *Annals of Botany* 103: 65-77.
- Barfuss, M.H.J.; Samuel, R., Till, W. & Stuessy, T.F. (2005) Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany*, 92(2): 337-351.
- Barfuss, M.H.J. (2012) Molecular studies in Bromeliaceae: implications of plastid and nuclear DNA markers for phylogeny, biogeography, and character evolution with emphasis on a new classification of Tillandsioideae. PhD Thesis, University of Vienna.
- Barfuss, M.H.J.; Till, W.; Leme, E.M.C.; Pinzón, J.P.; Manzanares, J.M.; Halbritter, H.; Samuel, R. & Brown, G.K. (2016) Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa*, (monograph) 279(1): 1-97.
- Benzing, D.H. (2000) *Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, 590p.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. (1984) Stigma structure and variation in Bromeliaceae - Neglected taxonomic characters. *Brittonia*, 36(4): 364-374.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. (1989) Stigma types in Bromeliaceae - A systematic survey. *Systematic Botany*, 14(1): 110-132.

- Boisselier-Dubayle, M.C.; Leblois, R.; Samadi, S.; Lambourdière, J. & Sarthou, C. (2010) Genetic structure of the xerophilous bromeliad *Pitcairnia geyskesii* on inselbergs in French Guiana: a test of the forest refuge hypothesis. *Ecography*, 33: 175-184.
- Castello, L.V., Barfuss, M.H.J., Till, W., Galetto, L., Chiapella, J.O. (2016) Disentangling the *Tillandsia capillaris* complex: phylogenetic relationships and taxon boundaries in Andean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 391-414.
- Costa, A.F.; Gomes-da-Silva, J. & Wandele, M.G.L. (2015). *Vriesea* (Bromeliaceae, Tillandsioideae): a cladistic analysis of eastern Brazilian species based on morphological characters. *Rodriguésia*, 66(2): 429-440.
- Crayn, D.M.; Terry, R.G.; Smith, J.A.C. & Winter, K. (2000) Molecular systematic investigations in Pitcairnioideae (Bromeliaceae) as a basis for understanding the evolution of crassulacean acid metabolism (CAM). *Monocots: systematics and evolution*. Collingwood, Australia: CSIRO, 569-579.
- Doyle, J.J. & Doyle, J.L. (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, 19: 11-15.
- Escobedo-Sarti, J.; Ramírez, I.; Leopardi, C.; Carnevali, G.; Magallón, S.; Duno, R. & Mondragon, D. (2013) A phylogeny of Bromeliaceae (Poales, Monocotyledoneae) derived from an evaluation of nine supertree methods. *Journal of Systematics and Evolution*, 51: 743-757.
- Evans, T.M.; Jabaily, R.S.; Faria, A.P.G., Sousa, L.D.O.F., Wendt, T. & Brown, G.K. (2015) Phylogenetic Relationships in Bromeliaceae Subfamily Bromelioideae based on Chloroplast DNA Sequence Data. *Systematic Botany* 40(1): 116-128.
- Faria, A.P.G.; Wendt, T. & Brown, G.K. (2004) Cladistic relationships of *Aechmea* (Bromeliaceae, Bromelioideae) and allied genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 91: 303-319.
- Farris, J.S. (1969) A successive approximations approach character weighting. *Systematic Zoology*, 18(4): 374-385.
- Farris, J. S.; Källersjö, M.; Kluge, A.G. & Bult, C. (1995) Constructing a significance test for incongruence. *Systematic Biology*, 44(4): 570-572.
- Felsenstein, J. (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 39: 783-791.
- Givnish, T.J.; Millam, K.C.; Berry, P.E. & Sytsma, K.J. (2007) Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhf* sequence data. *Aliso*, 23: 3-26.

- Givnish, T.J.; Barfuss, M.H.J.; Riina, R.B. Van Ee; Schulte, K.; Horres, R.; Gonsiska, P.A.; Jabaily, R.S.; Crayn, D.M.; Smith, A.C.; Winter, K.; Brown, G.K.; Evans, M.T.; Holst, K.B.; Luther, H.E.; Till, W.; Zizka, G.; Berry, P.E., & Sytsma, K.J. (2011) Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, 98: 872-895.
- Givnish, T.J.; Barfuss, M.H.J.; Ee, B.V.; Riina, R.; Schulte, K.; Horres, R.; Gonsiska, P.A.; Jabaily, R.S.; Crayn, D.M.; Smith, J.A.C.; Winter, K.; Brown, G.K.; Evans, T.M.; Holst, B.K.; Luther, H.; Till, W.; Zizka, G.; Berry, P.E. & Sytsma, K.J. (2014) Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 71: 55-78.
- Goloboff, A.P.; Farris, J.S. & Nixon, K. (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774-786.
- Gomes-da-Silva, J.; Vargens, F.A.C.; Arruda, R.C.O. & Costa, A.F. (2012) A Morphological Cladistic Analysis of the *Vriesea corcovadensis* Group (Bromeliaceae: Tillandsioideae), with Anatomical Descriptions: New Evidence of the Non-Monophyly of the Genus. *Systematic Botany*, 37(3): 641-654.
- Gomes-da-Silva, J. (2013) Análise filogenética de *Vriesea* Lindley (Bromeliaceae: Tillandsioideae), baseada em dados morfológicos e moleculares. Tese de Doutorado. Museu Nacional, UFRJ.
- Gomes-da-Silva, J. & Souza-Chies, T.T. (2017) What actually is *Vriesea*? A total evidence approach in a polyphyletic genus of Tillandsioideae (Bromeliaceae, Poales). *Cladistics*, 1-19.
- Gouda, E.J., Butcher, D. & Gouda, C.S. (2016) *Encyclopaedia of Bromeliads*, version 3. University Botanical Garden, Utrecht. Available from: <http://encyclopedia.florax.nl/> (accessed 17 Mai 2017)
- Gonçalves-Oliveira, R.C.; Wöhrmann, T.; Benko-Iseppon, A.M.; Krapp, F.; Alves, M.; Wanderley, M.G.L. & Weising, K. (2017) 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*, 104(6): 1-11.
- Grant, J.R. (1995a) The resurrection of *Alcantarea* and *Werauhia*, a new genus. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt*, 91: 1-57.
- Grant, J.R. (1995b) Addendum to the "Resurrection of *Alcantarea* and *Werauhia* a new genus (Bromeliaceae: Tillandsioideae). *Phytologia*, 78(2): 119-123.

- Hmeljevski, K.V.; Reis, M.S. & Forzza, R.C. (2015) Patterns of gene flow in *Encholirium horridum* L.B.Sm., a monocarpic species of Bromeliaceae from Brazil. *Journal of Heredity*, 106: 93-101.
- Hmeljevski, K.V.; Nazareno, A.G.; Bueno, M.L.; Reis, M.S. & Forzza, R.C. (2017) Do plant populations on distinct inselbergs talk to each other? A case study of genetic connectivity of a bromeliad species in an Ocbil landscape. *Ecology and Evolution*, 1-13.
- Huelsbeck, J. P. & Ronquist, F. (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17(8): 754-755.
- Jabaily, R.S. & Sytsma, K.J. (2010) Phylogenetics of *Puya* (Bromeliaceae): placement, major lineages, and evolution of Chilean species. *American Journal of Botany*, 97(2): 337-356.
- Kessous, I. M. (2016) Taxonomia e filogenia do grupo *Vriesea ensiformis* (Vell.) Beer (Bromeliaceae, Tillandsioideae). Dissertação de Mestrado. Museu Nacional, UFRJ.
- Krapp, F.; Pinangé, D.S.B.; Benko-Iseppon, A.M.; Leme E.M.C. & Weising, K. (2014) Phylogeny and evolution of *Dyckia* (Bromeliaceae) inferred from chloroplast and nuclear sequences. *Plant Systematics and Evolution* 300(7): 1591-1614.
- Krömer, T.; Espejo-Serna, A.; López-Ferreri, A.R.; Ehlers, R. & Lautner, J. (2012) Taxonomic and nomenclatural status of the Mexican species in the *Tillandsia viridiflora* complex (Bromeliaceae). *Acta Botánica Mexicana*, 99: 1-20.
- Leme, E.M.C. (2007) Improving taxa and character sampling to support generic and infrageneric status of *Alcantarea*. *Journal of the Bromeliad Society* 57: 208-215.
- Leme, E.M.C. (2009) Notes on *Alcantarea*: A new medium-sized species and additions to *A. roberto-kautskyi*. *Journal of the Bromeliad Society* 59: 19-27.
- Leme, E.M.C. & Silva, B.R. (2001) Two apple-green new species from southeastern Brasil. *Journal of the Bromeliad Society*, 51(4): 147-153.
- Leme, E.M.C. (2012) Revision of the Lithophytic *Vriesea* Species from Minas Gerais (and vicinities), Brazil - Part V: Two tubolacinate stigma-type new species. *Journal of the Bromeliad Society*, 62(1): 10-19.
- Leme, E.M.C. & Brown, G.K. (2004) Four new lithophytic *Vriesea* species (Tillandsioideae) from Southeastern Brazil. *Vidalia*, 2(1): 3-11.
- Leme, E.M.C.; Fraga, C.N.; Kollmann, L.J.C.; Brown, G.K.; Till, W.; Ribeiro, O.B.C., Machado, M.C.; Monteiro, F.J.S.; Fontana, A.P. (2010) Miscellaneous new species in the Brazilian Bromeliaceae. *Rodriguésia*, 61 (1): 021-067.

- Leme, E.M.C.; Halbritter, H. & Barfuss, M.H.J. (2017) *Waltillia*, a new monotypic genus in Tillandsioideae (Bromeliaceae) arises from a rediscovered, allegedly extinct species from Brazil. *Phytotaxa*, 299(1): 1-35.
- Leme, E.M.C. & Siqueira-Filho, J.A. (2006) Taxonomia das bromélias dos fragmentos de Mata Atlântica de Pernambuco e Alagoas. In: SIQUEIRA FILHO, J.A. & LEME, E.M.C (eds.) *Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste. Biodiversidade, Conservação e suas Bromélias*. Andréa Jakobson Estúdio, Rio de Janeiro. p 191-381.
- Louzada, R.B.; Schulte, K.; Wanderley, M.G.L.; Silvestro, D.; Zizka, G.; Barfuss, M. H. & Palma-Silva, C. (2014) Molecular phylogeny of the Brazilian endemic genus *Orthophytum* (Bromelioideae, Bromeliaceae) and its implications on morphological character evolution. *Molecular phylogenetics and evolution* 77: 54-64.
- Mauad, L. P.; Cardoso, L. J. T. & Braga, J. M. A. (2016) Rio de Janeiro, Brasil: rupicolous plants of lowland inselbergs. In: *Field Museum Rapid Color Field Guides*, 794, versão 1. Disponível em: fieldguides.fieldmuseum.org
- Mccarthy, C. (1998) Chromas 1.45. School of Health Science, Griffith University, Southport, Queensland, Australia.
- Mez, C. (1894) Bromeliaceae. In: Martius, C.F.P. von; Eichler, A.W. & Urban, I. *Flora Brasiliensis*. München, Wien 3(3): 173-634.
- Mez, C. (1896) Bromeliaceae. In: Candolle, A.L.P.P. de & Candolle, A.C.P. de. *Monographiae phanerogamarum*. Paris, G. Masson, 9: 1-990.
- Mez, C. (1934-5) Bromeliaceae. In: ENGLER, H.G.A. (ed.), *Das pflanzenreich. Regni Vegetabilis Conspectus* 4 32 (Heft 100, 1-4). Wilhem Engelmen, Berlin, DE. 667 p.
- Palma-Silva, C.; Wendt, T.; Pinheiro, F.; Barbará, T.; Fay, M.F.; Cozzolino, S. & Lexer, C. (2011) Sympatric bromeliad species (*Pitcairnia* spp.) facilitate tests of mechanisms involved in species cohesion and reproductive isolation in Neotropical inselbergs. *Molecular Ecology* 20: 3185-3201.
- de Paula, L.F.A.; Forzza, R.C.; Neri, A.V.; Bueno, M.L. & Porembski, S. (2016) Sugar Loaf Land in south-eastern Brazil: A centre of diversity for mat-forming bromeliads on inselbergs. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181: 459-476.
- Pereira, E. & Reitz, R. (1974) Species novae in Brasilia Bromeliacearum – VII. *Bradea*, 43(1): 441, tab. IV.
- Rambaut, A. (2009) FigTree, version 1.3. 1. Computer program distributed by the author, website: Available at: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.

- Schulte, K.; Horres, R. & Zizka, G. (2005) Molecular phylogeny of Bromelioideae and its implications on biogeography and evolution of CAM in the family (Poales, Bromeliaceae). *Senckengiana biologica*, 85: 113-125.
- Schulte, K. & Zizka, G. (2008) Multi locus plastid phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) and the taxonomic utility of petal appendages and pollen characters. *Candollea*, 63(2): 209-225.
- Schulte, K.; Barfuss, M.H.J. & Zizka, G. (2009) Phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) inferred from nuclear and plastid DNA loci reveals the evolution of the tank habit within the subfamily. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51: 327-339.
- Schütz, N.; Krapp, F.; Wagner, N. & Weising, K. (2016) Phylogenetics of Pitcairnioideae s.s. (Bromeliaceae): evidence from nuclear and plastid DNA sequence data. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181: 323-342.
- Shaw, J.; Lickey E.B.; Schilling, E.E. & Small, R.L. (2007) Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany*, 94(3): 275-288.
- Silvestro, D.; Zizka, G. & Schulte, K. (2014) Disentangling the effects of key innovations on the diversification of Bromelioideae (Bromeliaceae). *Evolution*, 68: 163-175.
- Smith, L.B. (1970) Notes on Bromeliaceae XXXI. *Phytologia*, 20(3): 121-183.
- Smith, L.B. & Downs, R. (1974) Bromeliaceae, sub-family Pitcairnioideae. *Flora Neotropica*, Hafner Press, New York, mon. 14, part 1, 658 p.
- Smith, L.B. & Downs, R. (1977) Bromeliaceae, sub-family Tillandsioideae. *Flora Neotropica*, Hafner Press, New York, mon. 14, part 2, p. 663-1492.
- Smith, S.A. & Donoghue, M.J. (2008) Rates of molecular evolution are linked to life history in flowering plants. *Science* 322: 86-89.
- Spencer, M.A. & Smith, L.B. (1993) *Racinaea*, a new genus of Bromeliaceae (Tillandsioideae). *Phytologia*, 74: 151-160.
- Sousa, L.O.F.; Wendt, T.; Brown, G.K.; Tuthill, D.E. & Evans, T.M. (2007) Monophyly and phylogenetic relationships in *Lymania* (Bromeliaceae: Bromelioideae) based on morphology and chloroplast DNA sequences. *Systematic Botany*, 32: 264-270.
- Swofford, D.L. (2002) PAUP*: Phylogenetic analysis using Parsimony (*and other methods) v.4.0 b10. Sinauer Assoc., Sunderland.

- Tamura, K.; Stecher, G.; Peterson, D.; FilipSKI, A. & Kumar, S. (2013) MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular biology and evolution* 30(12): 2725-2729.
- Terry, G.R; Brown, G.K. & Olmstead, R.G. (1997) Examination of Subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *American Journal of Botany*, 84 (5): 664- 670.
- Versieux, L.M.; Barbará, T.; Wanderley, M.G.L.; Calvente, A.; Fay, M.F. & Lexer, C. (2012) Molecular phylogenetics of the Brazilian giant bromeliads (*Alcantarea*, Bromeliaceae): implications for morphological evolution and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 64: 177-189.
- Versieux, L.M. & Wanderley, M.G.L. (2015) *Bromélias-gigantes do Brasil*. Natal: Offset editor, 201p.

2.7 Materiais suplementares

S.1. Acessos utilizados para análises filogenéticas de *Stigmatodon* e grupo externo baseado em seqüência de DNA e seus detalhes. Espécies são apresentadas de acordo com a classificação revisada de Barfuss *et al.* (2016) e Leme *et al.* (2017). As siglas dos herbários seguem Thiers (cont. atualizado). Abreviaturas utilizadas: hort. = Horticultural; n.d. = sem dados; s.n. = sem numero (sem número).

Espécie	DNA Identificação	Voucher Coletor (herbário)	Localidade (País: estado, (localidade específica))	Acessos		
				<i>MatK</i>	<i>rps16- trnK</i>	<i>PHYC</i>
Grupo externo: Subfamília Bromelioideae						
<i>Ananas comosus</i> (L.) Merrill				X	X	X
Subfamília Tillandsioideae Harms						
Tribo Catopsideae Harms						
<i>Catopsis morreniana</i> Mez	B106	n.d. (old holdings) (WU)	n.d.	X	X	KX753967
<i>Catopsis nutans</i> (Sw.) Griseb.	B2	E. Trauner s.n. (WU)	Costa Rica: Prov. San Jose	X	X	KX753892
Tribo Glomeropitcairnieae Harms						
<i>Glomeropitcairnia erectiflora</i> Mez	B30	F.-J. Hase s.n. (WU)	Venezuela: Sucre	X	X	KX753910
<i>Glomeropitcairnia penduliflora</i> (Griseb.) Mez	B13	W. & S. Till 12012 (WU)	Dominica: St. Joseph Parish	X	X	KX753899
Tribo Tillandsieae Rchb.						
<i>Guzmania monostachia</i> (L.) Rusby ex. Mez	B22	H. & I. Seethaler s.n. (WU)	Jamaica: Trelawny	X	X	KX753907
<i>G. mucronata</i> (Griseb.) Mez	B858	M. Speckmaier s.n. (WU)	Venezuela: Miranda	X	X	KX754072

Continua...

Continuação

<i>Gregbrownia hutchisonii</i> (L.B. Sm.) W. Till & Barfuss	B3	W. Rauf 40104 (HEID)	Peru: Depto. Amazonas	X	X	KX753893
<i>Racinaea ropalocarpa</i> (André) M.A. Spencer & L.B. Sm.	B57	H. Prinsler s.n. (WU)	Ecuador: n.d.	X	X	KX754931
<i>R. spiculosa</i> (Griseb.) M.A. Spencer & L.B. Sm.	B99	W. Till 16111 et al. (WU)	Venezuela: Est. Aragua	X	X	KX753962
<i>Tillandsia appenii</i> (Rauh) J.R. Grant	B66	H. & L. Hromadniki 2162 & E. Trauner (WU)	Peru: Depto. Piura	X	X	KX753939
<i>T. araujei</i> Mez	DRC1	D.R.Couto xxxx (R)	Brasil: Est. Rio de Janeiro, RJ	X	-	X
<i>T. capillaris</i> Ruiz & Pav.	B914/ B916	H. & L. Hromadniki 5106	Bolívia: Depto. Tarija	X	X	KX754073
<i>T. duratii</i> Vis.	B88	W., S. & H. Till 5072 (WU)	Argentina: Prov. La Rioja	X		KX753955
<i>T. gardneri</i> Lindl.	B41	W. Till 11134 et al. (WU)	Brasil: Est. Rio de Janeiro	X	X	KX753919
<i>T. nuptialis</i> R. Braga & Sucre	BPS363			X	-	X
<i>T. plumosa</i> Baker	B86	K.-D. & R. Ehlers EM 881905 (WU)	México: Est. Oaxaca	X	X	KX753954
<i>T. spiraliflora</i> Rauh	B980/ B762	H. & L. Hromadniki 2114 & E. Trauner (WU)	Peru: Depto. Amazonas	X	X	KX754064
<i>T. sprengeliana</i> Klotzsch ex. Mez	BPS372			X	-	X
<i>T. tortilis</i> Klotzsch ex. Baker	B49	K.-D. & R. Ehlers EM88 (WU)	México: Est. Oaxaca	X	X	KX753926

Continua...

Continuação

<i>T. turneri</i> var. <i>orientalis</i> L.B. Sm.	B650	W. Adlassnig s.n.m (WU)	Venezuela: Est. Bolívar (Brasil: Est. Roraima?)	X	X	KX754053
Tribal Vrieseae W. Till & Barfuss						
Subtribo Cipuropsidinae Barfuss & W. Till						
<i>Goudaea chrysostachys</i> (E.Morren) Barfuss & W.Till	B1300	G. Bergin s.n. (WU: 15127, SEL: 32344-32345)	Colombia: Depto. Amazonas	X	X	KX754094
<i>G. ospinae</i> (H. Luther) Barfuss & W. Till	B54	n.d. (WU: 8821)	Colombia: Prov. Meta	X	X	KX753929
<i>Jagrantia monstrum</i> (Mez) Barfuss & W. Till	B1604/ B108	n.d. (WU: 11037)	Costa Rica: n.d.	X	X	KX753969
<i>Josemania asplundii</i> (L.B. Sm.) W. Till & Barfuss	B588	M.H.J. Barfuss 060209-46 <i>et al.</i> = W. Till 21108 <i>et al.</i> (WU)	Equador: Prov. Napo	X	X	KX754049
<i>Lutheria splendens</i> (Brongn.) Barfuss & W. Till	B37	n.d. (hort.) (WU: 7411, 10279)	n.d	X	X	KX753915
<i>Mezobromelia capituligera</i> (Griseb.) J.R. Grant.	B978	E.J.Gouda 05-11 & J.M. (L)	Equador: Prov. Napo	X	X	KX754074
<i>Vriesea (Cipuropsis) dubia</i> (L.B. Sm.) L.B. Sm.	B982	J. Kent s.n. (WU)	Equador: Prov. Morona Santiago	X	X	KX754075
<i>Vriesea (Cipuropsis) zamorensis</i> (L.B. Sm.) L.B. Sm.	B45	n.d. (WU: 7378, 9673, 9696-9697, 10676-10677)	Equador: n.d.	X	X	KX753923
<i>Werauhia gladioliflora</i> (H. Wendl.) J.R. Grant.	B149	n.d. (B: B 10 0605452-B 10 0605453 (GH: 11375)	n.d.	X	X	KX753983

Continua...

Continuação

<i>W. ringens</i> (Griseb.) J.R. Grant.	B19	W. & S. Till 12025 (WU)	Dominica: Parish	X	X	KX753904
<i>Zizkaea tuerckheimii</i> (Mez) W. Till & Barfuss	B0148	G. Palim s.n. (GH: 42669)	República Dominicana: n.d.	X	-	KX753982

Subtribo Vrieseinae W. Till & Barfuss

<i>Alcantarea compacta</i> Leme & O.B.C. Ribeiro	B993	E.M.C. Leme 8478 (RB)	Brasil: Est. Minas Gerais	X	X	X
<i>A. duarteana</i> (L.B. Sm.) J.R. Grant	B995	A.P. Fontana 2451 <i>et al.</i> (MBML)	Brasil: Est. Minas Gerais	X	X	X
<i>A. recurvifolia</i> Leme	B996	E.M.C. Leme 8419 <i>et al.</i> (RB)	Brasil: Est. Minas Gerais	X	X	X
<i>A. regina</i> (Vell.) Harms	B136	n.d. (old holdings) – (GH 39235)	Brasil: n.d.	X	X	X
<i>A. roberto-kautskyi</i> Leme	B1022	E.M.C. Leme 4257 (RB)	Brasil: Est. Espírito Santo	X	X	X
<i>A. vasconcelosiana</i> Leme	B1028	E.M.C. Leme 7650 (HB)	Brasil: Est. Minas Gerais	X	X	X
<i>Vriesea atra</i> Mez	RLM941	RLM 941 (R)	Brasil: Est. Rio de Janeiro (Teresópolis)	X	X	X
<i>V. andaraiensis</i> Leme	DRC2513	D.R. Couto 2513 & B. Paixão-Souza (R)	Brasil: Est. Bahia (Guiné, Chap. Diamantina)	X	X	-
<i>V. aff. limae</i> L.B. Sm.	DRC3213	D.R. Couto 3213 (R)	Brasil: Est. Bahia, Itamarajú	X	X	X

Continua...

Continuação

<i>V. bituminosa</i> Wawra	IMK179	I.M. Kessous 179 (R)	Brasil: Est. Rio de Janeiro (Teresópolis)	X	X	X
<i>V. botafogensis</i> Mez	FSsn	F. Salgueiro s.n. (R)	Brasil: Est. Rio de Janeiro (Rio de Janeiro)	X	X	X
<i>V. cacuminis</i> L.B. Sm.	DRC2819	D.R.Couto 2819 & R. Sadala	Brasil: Est. Minas Gerais (Lima Duarte)	X	X	X
<i>V. freicanecana</i> J.A. Siqueira & Leme	DRC2720	D.R. Couto 2720, B. Paixão-Souza <i>et</i> I.M. Kessous (R)	Brasil: Est. Pernambuco (Jaqueira)	X	X	-
<i>V. gigantea</i> Gaudich.	GM15646			X	X	X
<i>V. gradata</i> var. <i>bicolor</i> E. Pereira & I.A. Penna	IMK115	I.M. Kessous 115 (R)	Brasil: Est. Rio de Janeiro (Casimiro de Abreu)	X	X	X
<i>V. heterostachys</i> (Baker) L.B. Sm.	IMK120	I.M. Kessous 120 (R)	Brasil: Est. Rio de Janeiro (Teresópolis)	X	X	X
<i>V. hydrophora</i> Ule	DRC 3072	D.R. Couto 3072 & I.M. Kessous (R)	Brasil: Est. Rio de Janeiro (Teresópolis)	X	X	X
<i>V. limae</i> L.B. Sm.	DRC2692	D.R. Couto 2692, B. Paixão-Souza <i>et</i> I.M. Kessous (R)	Brasil: Est. Pernambuco (Brejo de Madre de Deus)	X	X	X
<i>V. longicaulis</i> (Baker) Mez	B290	S. Vogel s.n. (WU: 12799-12800 = WU: 15473)	Brasil: Est. Espírito Santo	X	X	KX754007

Continua...

Continuação

<i>V. maxoniana</i> (L.B. Sm.) L.B. Sm.	B490	T. Krömer 5997 (HEID)	Bolívia: Depto Santa Cruz	X	X	KX754036
<i>V. neoglutinosa</i> Mez	JRB35	JRB 35	Brasil: Est. Rio de Janeiro (Maricá)	X	X	X
<i>V. oligantha</i> (Baker) Mez	DRC 3127	D.R.Couto 3127 (R)	Brasil: Est. MG	X	X	-
<i>V. pabstii</i> McWill. & L.B. Sm.	B357	E.M.C. Leme 1133 (WU)	Brasil: Est. Espírito Santo	X	X	KX754019
<i>V. psittacina</i> (Hook.) Lindl.	RGB168	RGB 168 (RB)	Brasil: Est. Rio de Janeiro	X	X	X
<i>V. saundersii</i> (Carrière) É. Morren ex. Mez	B4	n.d. (old holdings) (WU: 4316, 5675)	Brasil: n.d.	X	X	KX753894
<i>V. unilateralis</i> (Baker) Mez	IMK230	I.M. Kessous 230 (R)	Brasil: Est. São Paulo (Cunha)	X	X	X
<i>V. zonata</i> Leme & J.A. Siqueira	DRC2702	D.R. Couto 2702, B. Paixão-Souza <i>et</i> I.M. Kessous (R)	Brasil: Est. Alagoas	X	-	X
<i>Waltillia hatschbachii</i> (L.B. Sm. & Read) Leme, Barfuss & Halbritter	B987	E.M.C. Leme8488 <i>et al.</i> (RB)	Brasil: Est. Minas Gerais (Gouveia)	X	X	KY613674
<i>W. hatschbachii</i> (L.B. Sm. & Read) Leme, Barfuss & Halbritter	B988	E.M.C. Leme 8475 <i>et al.</i> (RB)	Brasil: Est. Minas Gerais (Santana do Pirapama)	X	X	KY613675
<i>W. hatschbachii</i> (L.B. Sm. & Read) Leme, Barfuss & Halbritter	B989	E.M.C. Leme 8476 <i>et al.</i> (RB)	Brasil: Est. Minas Gerais (Santana do Pirapama)	X	X	KY613731

Continua...

Continuação

Grupo interno

Stigmatodon Leme, G.K. Br. & Barfuss

<i>S. amadoi</i> (Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss	DRC2726	D.R. Couto 2726 (R)	Brasil: Est. Espírito Santo (Pancas)	X	X	X
<i>S. apparicianus</i> (E. Pereira & Reitz) Leme, G.K. Br. & Barfuss	DRC2890	D.R. Couto 2890 et al. (R)	Brasil: Est. Espírito Santo (Nova Venécia)	X	-	X
<i>S. belloi</i> (Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss	DRC3176	D.R. Couto 3176, I.M. Kessous et. B. Neves (R)	Brasil: Est. Espírito Santo (Venda Nova do Imigrante)	-	X	X
<i>S. bifidus</i> (Leme & L. Kollmann) Leme, G.K. Br. & Barfuss	EL7368	E.M.C. Leme <i>et al.</i> 7368 (RB – holótipo)	Brasil: Est. Espírito Santo - (coleção - Recanto Gravatás)	X	-	X
<i>S. brassicoides</i> (Baker) Leme, G.K. Br. & Barfuss	RBvb1405	RBvb 1405	Brasil: Est. Rio de Janeiro (coleção J.B.R.J.)	X	X	X
<i>S. costae</i> (R.B. Silva & Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss	BRSilva115	B.R. Silva115	Brasil: Est. Rio de Janeiro (Niterói)	X	X	-
<i>S. aff. croceanus</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	DRC2749	D.R. Couto 2749 & I.M. Kessous (R)	Brasil: Est. Rio de Janeiro (S.M. Madalena)	X	X	-
<i>S. croceanus</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	B802	G. Croce & J. Gustin s.n. = Leme 4316 (HB: holótipo)	Brasil: Est. Rio de Janeiro	X	X	KX754067
<i>S. euclidianus</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	DRC2882	D.R. Couto 2882 et al. (R)	Brasil: Est. Espírito Santo (Colatina)	X	X	X

Continua...

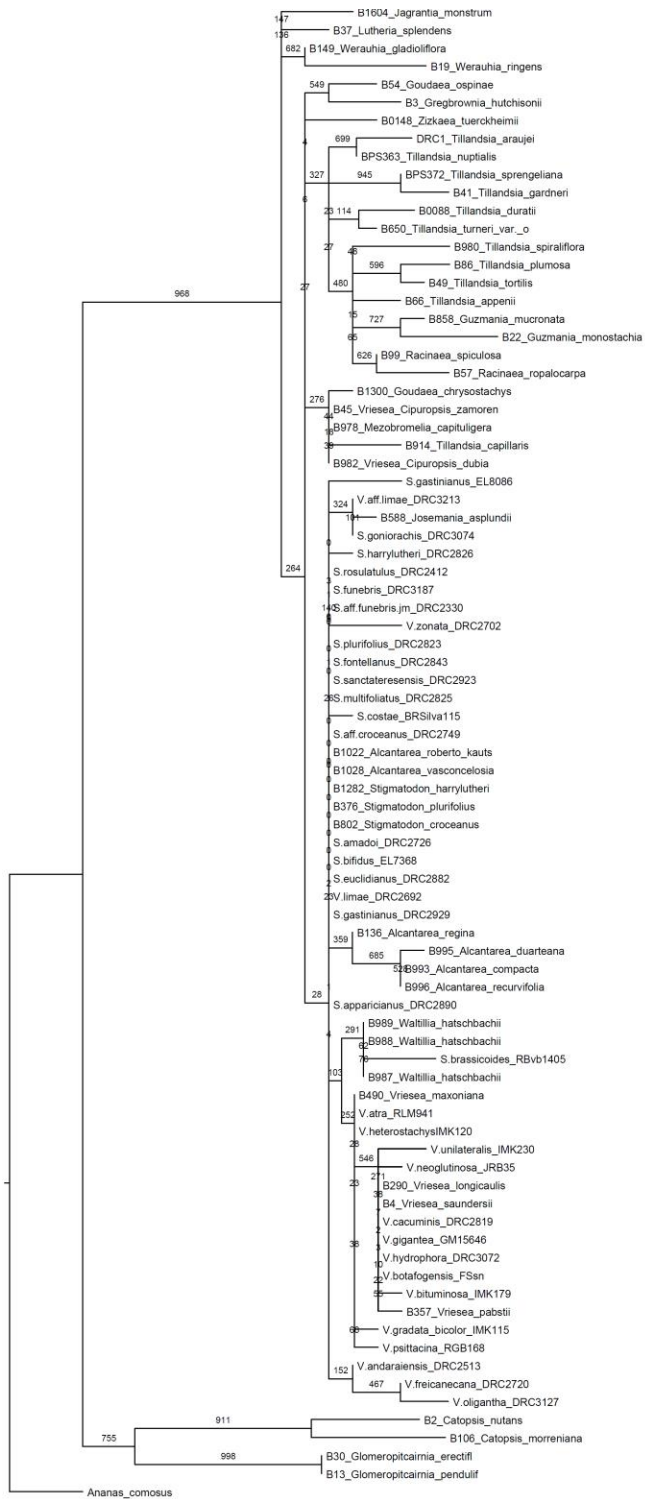
Continuação

<i>S. aff. fontellanus</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	DRC2843	D.R. Couto 2843 et al. (R)	Brasil: Est. Espírito Santo (Laranja da Terra)	X	-	X
<i>S. aff. funebris</i> (L.B. Sm.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	DRC2330	D.R. Couto 2330 & V. Manhães (R)	Brasil: Est. Espírito Santo (Jerônimo Monteiro)	X	X	-
<i>S. funebris</i> (L.B. Sm.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	DRC3187	D.R. Couto 3187 & J.P. Zorzaneli (R)	Brasil: Est. Espírito Santo (Cachoeiro Itap.)	X	X	-
<i>S. gastianianus</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss_1	DRC2929	D.R. Couto 2929 & I. Kessous	Brasil: Est. Rio de Janeiro (Sumidouro)	X	X	-
<i>S. gastianianus</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss_2	EL8086	E.M.C. Leme 8086	Brasil: Est. Rio de Janeiro (Coleção Recanto Gravatás)	X	X	-
<i>S. goniorachis</i> (Baker) Leme, G.K. Br. & Barfuss	DRC3074	D.R. Couto 3074 (R)	Brasil: Est. Rio de Janeiro (Rio de Janeiro)	X	X	X
<i>S. harrylutheri</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss_1	DRC2826	D. R. Couto 2826 & B. Paixão-Souza	Brasil: Est. Espírito Santo (Fundão)	X	X	-
<i>S. harrylutheri</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss_2	B1282	E.M.C. Leme 8026 (HB)	Brasil: Est. Espírito Santo	X	X	KX754086
<i>S. multifolius</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	DRC2825	D.R. Couto 2825 & B. Paixão-Souza	Brasil: Est. Espírito Santo (Fundão)	X	X	X
<i>S. plurifolius</i> (Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss_1	DRC2823	D.R. Couto 2823 & B. Paixão-Souza (R)	Brasil: Est. Espírito Santo (Fundão)	X	X	-

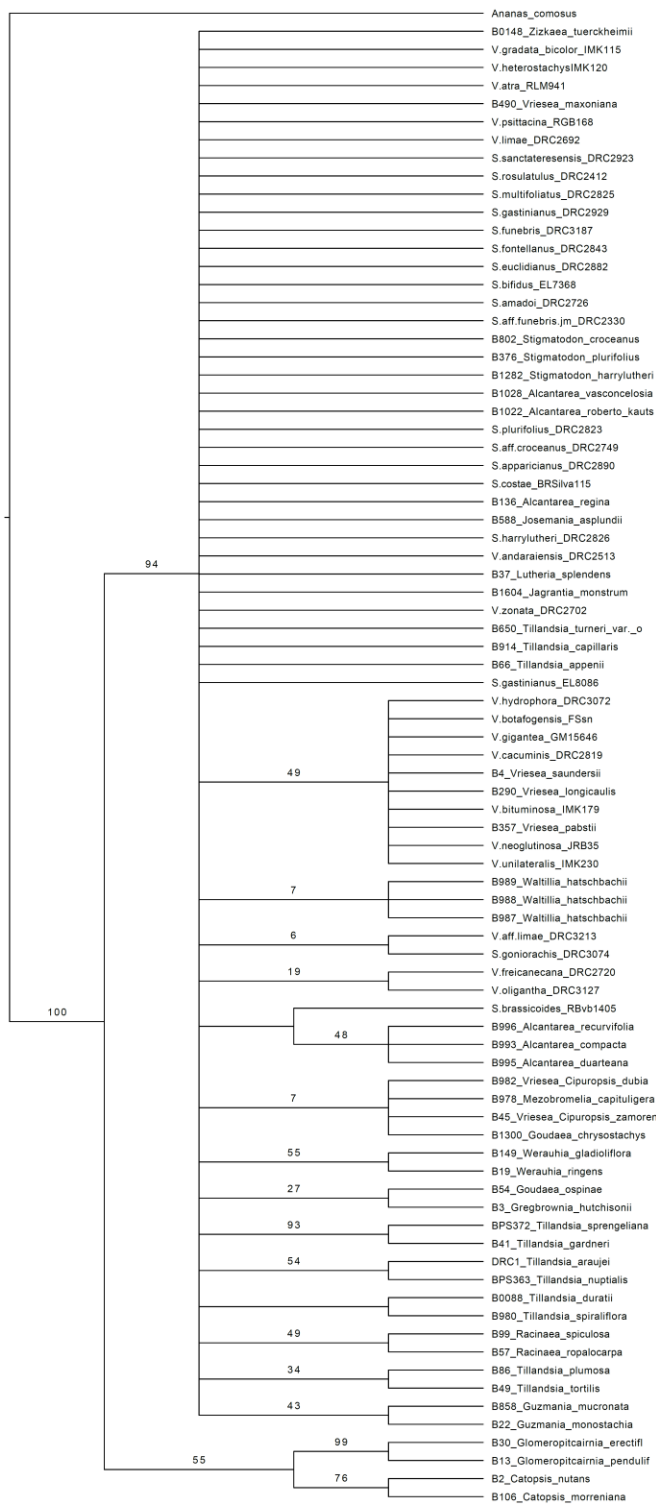
Continua...

Continuação

<i>S. plurifolius</i> (Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss _2	B376	L.C. Araújo s.n. (HB 72850 – holótipo, WU 9125)	Brasil: Est. Espírito Santo	X	X	KX754021
<i>S. rosulatus</i> (Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss	DRC2412	D.R. Couto 2412 & B. Paixão-Souza (R)	Brasil: Est. Minas Gerais (Pedra Azul)	X	X	X
<i>S. sanctateresensis</i> (Leme & L. Kollmann) Leme, G.K. Br. & Barfuss	DRC2923	D.R. Couto 2923 <i>et al.</i> (R)	Brasil: Est. Espírito Santo (Santa Tereza)	X	X	X

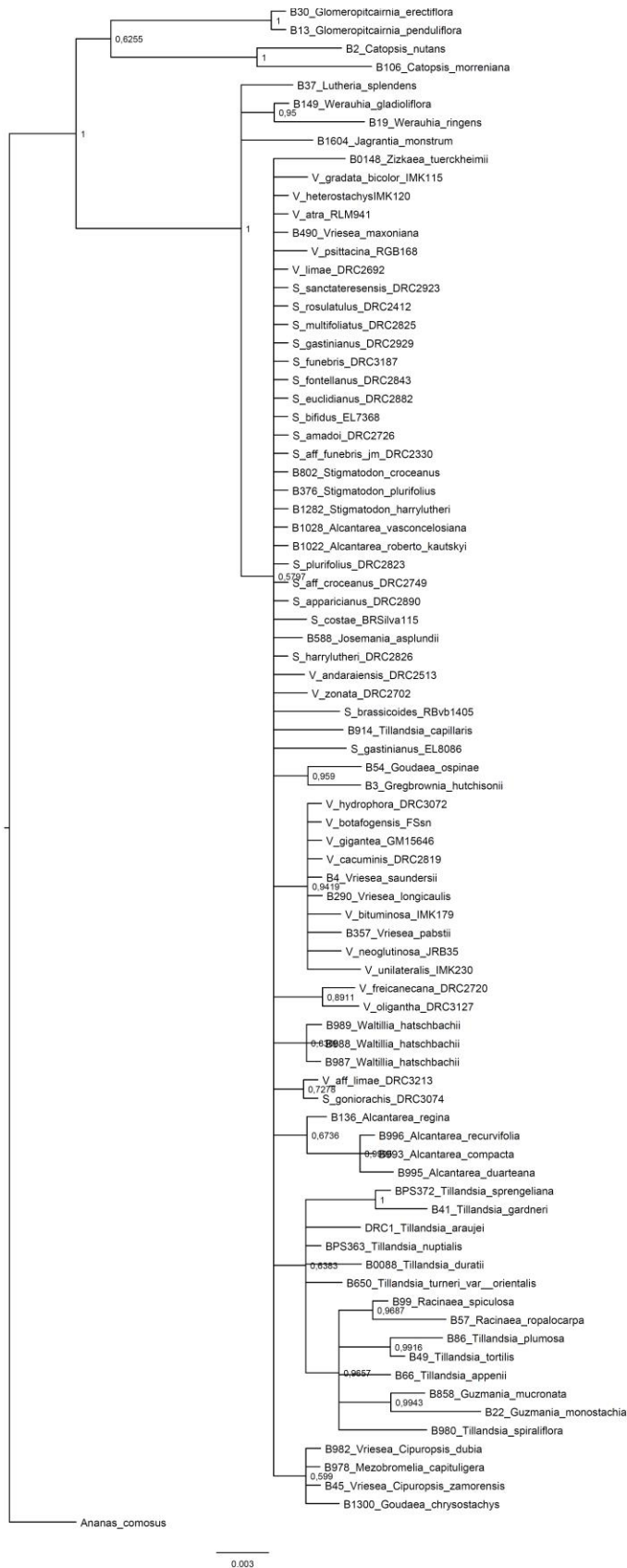


S.2. Árvore de reconstrução filogenética molecular de *Stigmatodon*, gerada pelo método de Máxima Verossimilhança (ML), baseado em sequências de DNA plastidial *matK*. Suporte dos ramos referentes aos valores bootstrap.

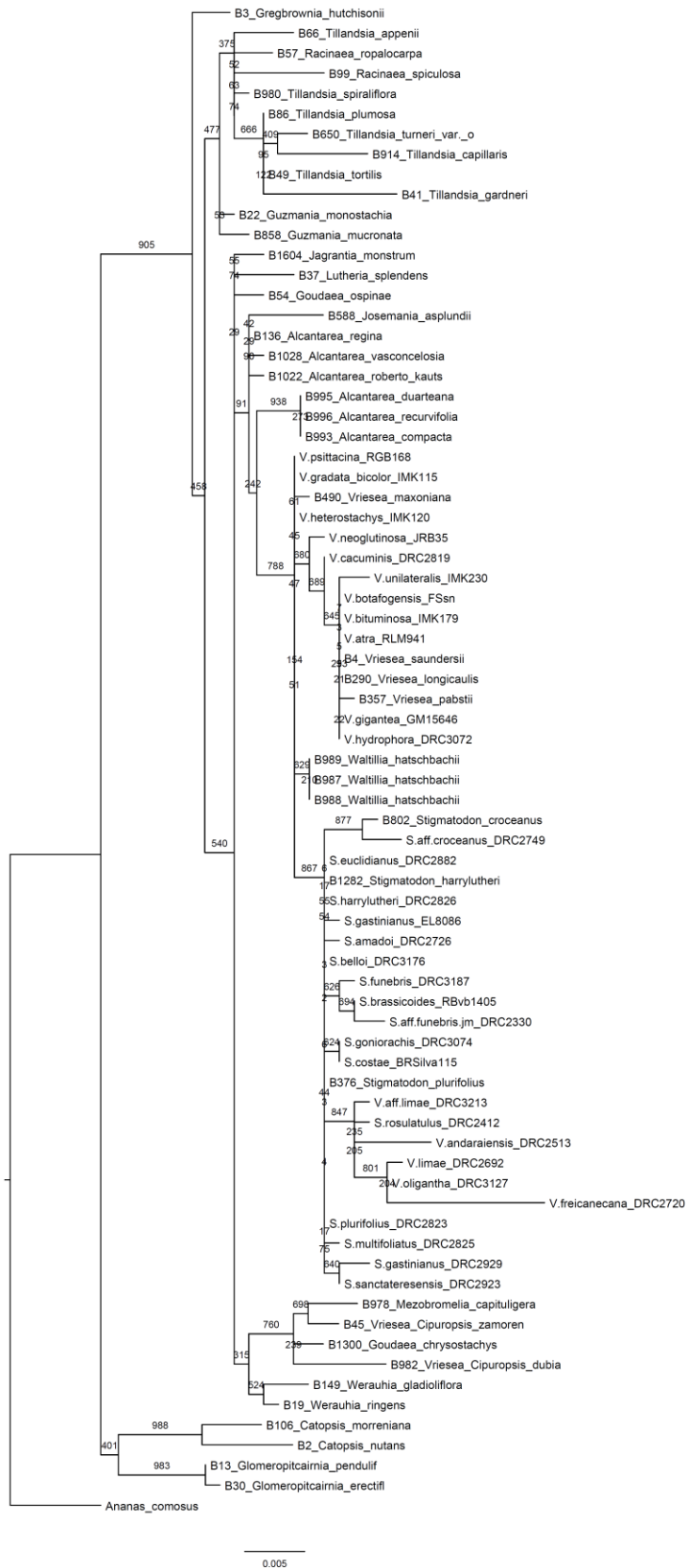


0.6

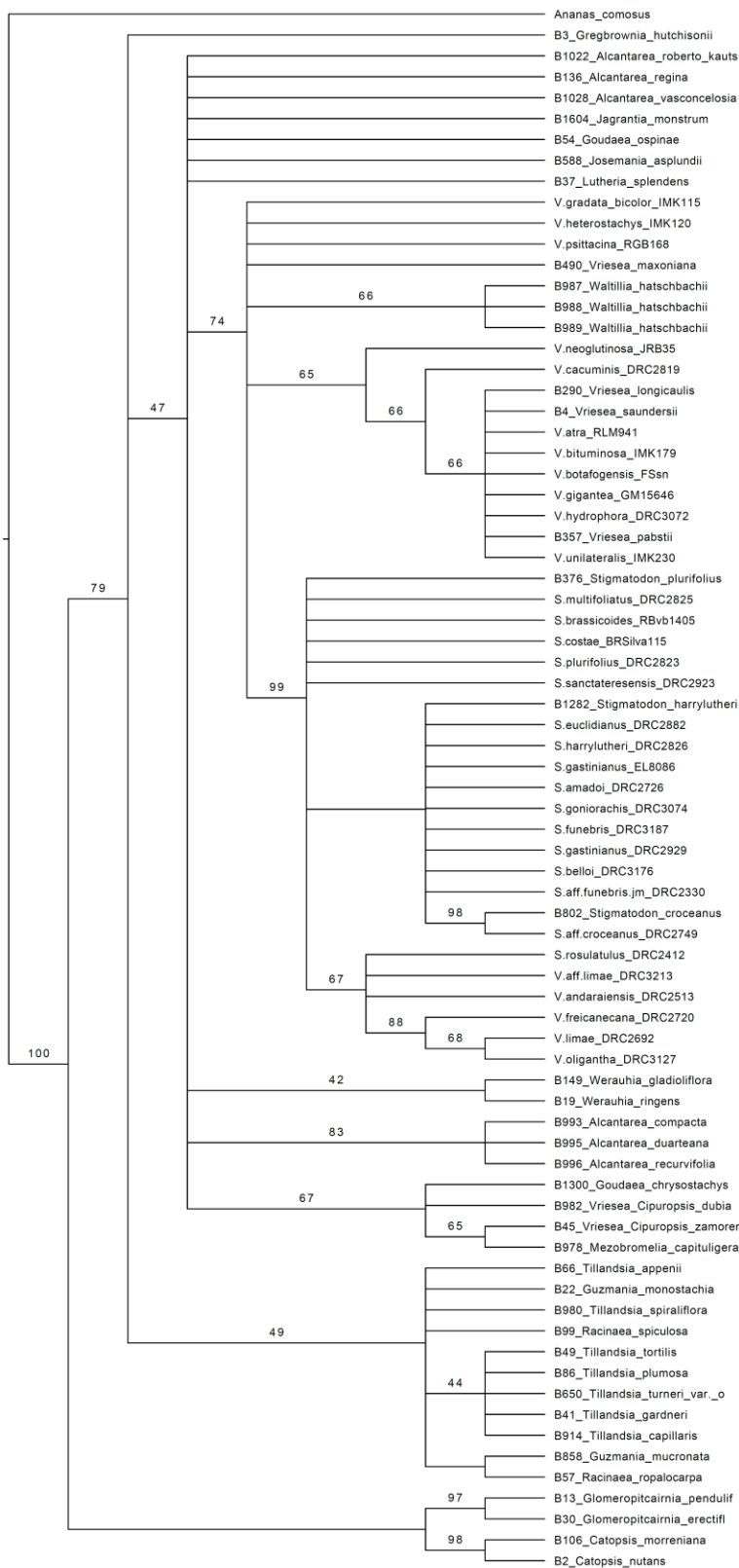
S.3. Árvore da reconstrução filogenética molecular de *Stigmatodon*, gerada pelo método de Máxima Parcimônia (MP), baseado em sequências de DNA plastidial *matK*. Suporte dos ramos referentes aos valores bootstrap.



S.4. Árvore da reconstrução filogenética molecular de *Stigmatodon*, gerada pelo método de Inferência Bayesiana (IB), baseado em sequências de DNA plastidial *matK*. Suporte dos ramos referentes aos valores de probabilidade posterior (PP).



S.5. Árvore da reconstrução filogenética molecular de *Stigmatodon*, gerada pelo método de Máxima Verossimilhança (ML), baseado em sequências de DNA plastidial *rps16-trnK*. Suporte dos ramos referentes aos valores bootstrap.

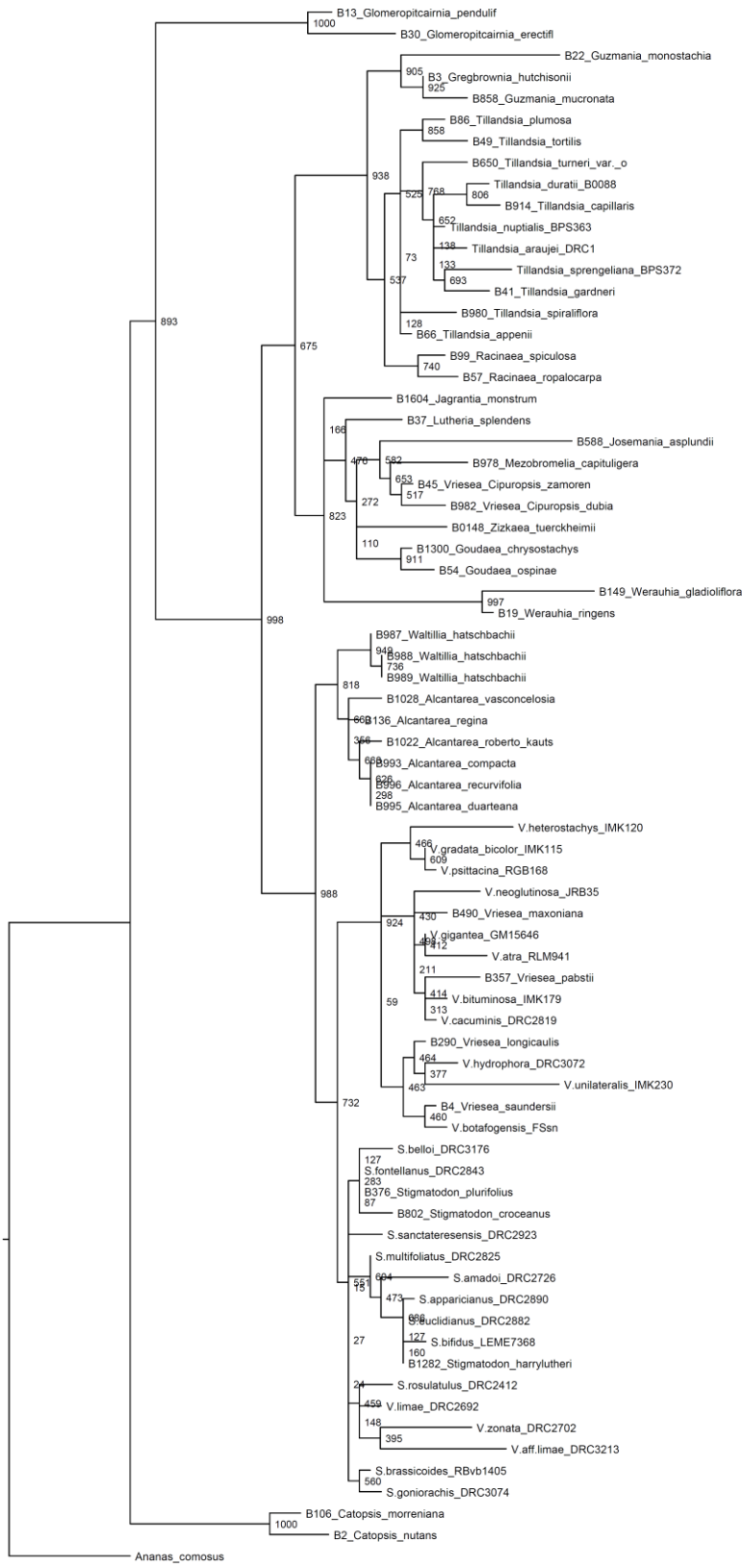


1.0

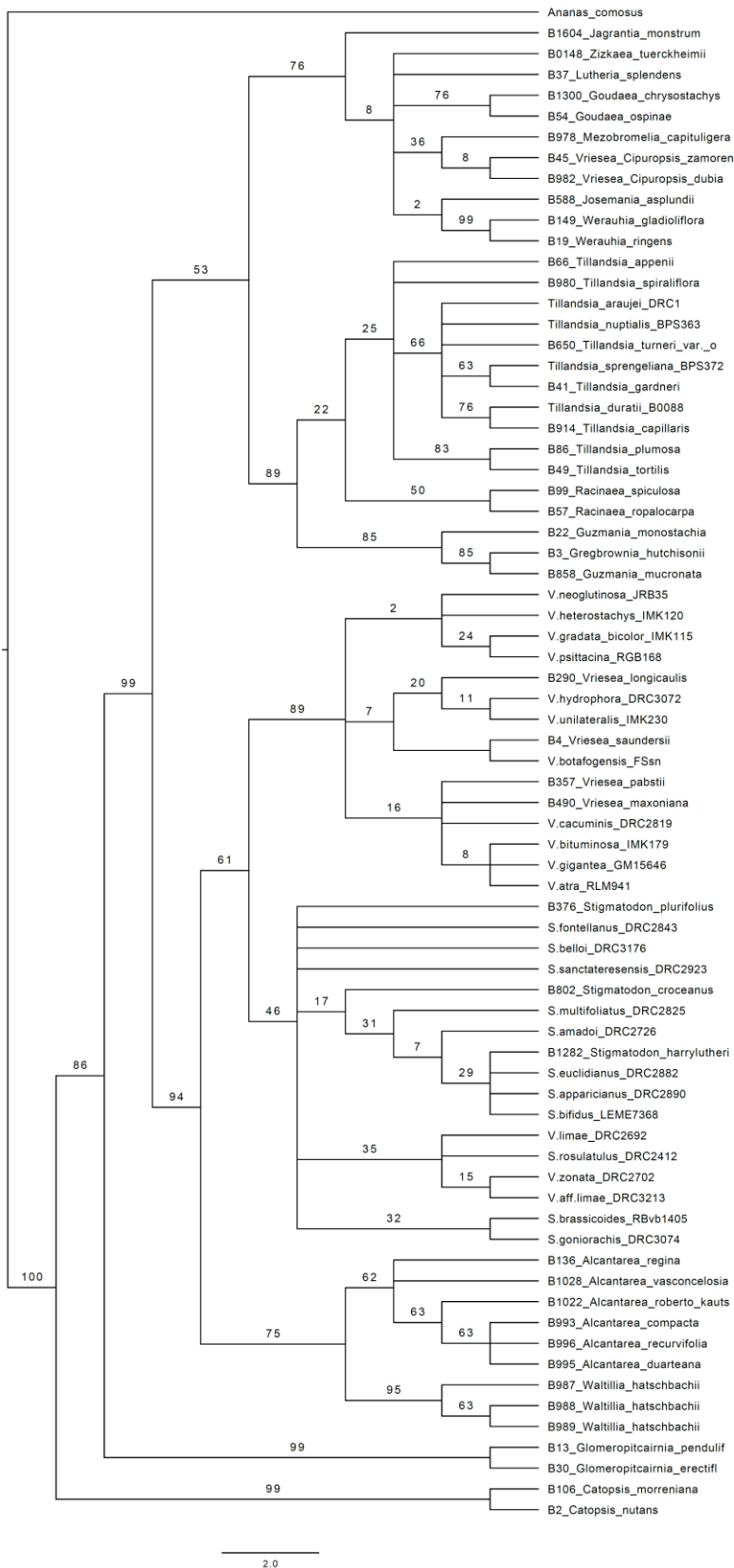
S.6. Árvore da reconstrução filogenética molecular de *Stigmatodon*, gerada pelo método de Máxima Parcimônia (MP), baseado em seqüências de DNA plastidial *rps16-trnK*. Suporte dos ramos referentes aos valores bootstrap.



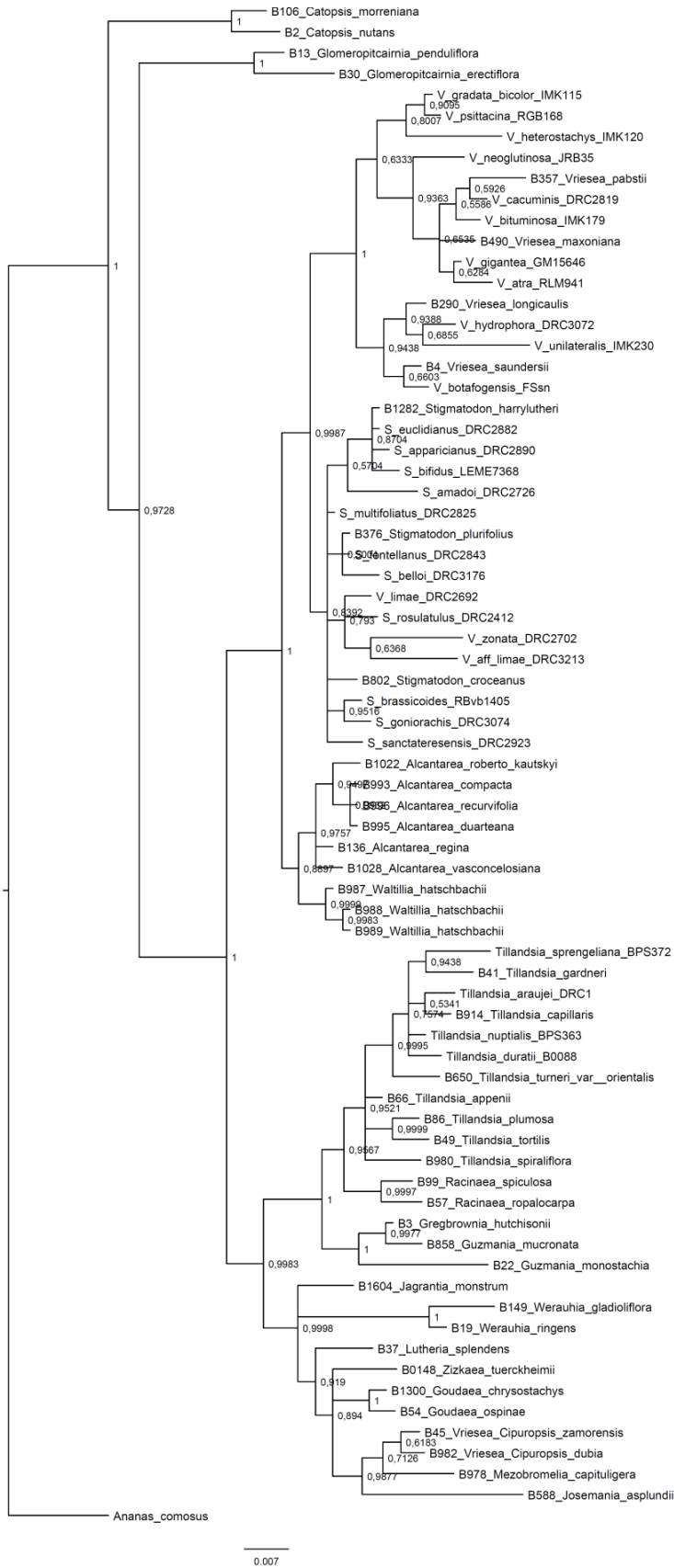
S.7. Árvore da reconstrução filogenética molecular de *Stigmatodon*, gerada pelo método de Inferência Bayesiana (IB), baseado em sequências de DNA plastidial *rps16-trnK*. Suporte dos ramos referentes aos valores de probabilidade posterior (PP).



S.8. Árvore da reconstrução filogenética molecular de *Stigmatodon*, gerada pelo método de Máxima Verossimilhança (ML), baseado em sequências de DNA nuclear *PHYC*. Suporte dos ramos referentes aos valores bootstrap.



S.9. Árvore da reconstrução filogenética molecular de *Stigmatodon*, gerada pelo método de Máxima Parcimônia (MP), baseado em seqüências de DNA nuclear *PHYC*. Suporte dos ramos referentes aos valores bootstrap.



S.10. Árvore da reconstrução filogenética molecular de *Stigmatodon*, gerada pelo método de Inferência Bayesiana (IB), baseado em sequências de DNA nuclear *PHYC*. Suporte dos ramos referentes aos valores de probabilidade posterior (PP).

CAPÍTULO 3

Revisão taxonômica de *Stigmatodon s.str.* (Tillandsioideae - Bromeliaceae): um grupo restrito aos ecossistemas de penhasco do sudeste Brasil

3.1 Resumo

A linhagem de *Stigmatodon s.str.* é representada por espécies endêmicas do sudeste brasileiro, com hábito exclusivamente epilítico, confinados em penhascos graníticos de *inselbergs* da Mata Atlântica, dotadas de estigma do tipo tubo-laciniado, as quais basearam a descrição do gênero. A ocorrência em hábitat específico e de difícil acesso a coletas é um dos principais fatores que explicam o conhecimento rudimentar de suas espécies, representadas inadequadamente em coleções científicas. Tal fato dificulta a proposição de ações de conservação das espécies, altamente endêmicas e ameaçadas. O presente trabalho apresenta a revisão taxonômica das 19 espécies atualmente reconhecidas em *Stigmatodon s. str.*, sendo destas, duas espécies novas para ciência. Do total, 17 espécies (89%) encontram-se listadas em alguma categoria de ameaça, e apenas cinco espécies possuem populações protegidas em unidades de conservação, o que justifica medidas urgentes de conservação das espécies de *Stigmatodon s.str.*. São apresentadas chave de identificação, descrições morfológicas, comentários taxonômicos, notas sobre a distribuição geográfica, ecologia e habitat, *status* de conservação baseados em critérios da IUCN, fotografias das espécies na natureza e/ ou cultivo, ilustrações e mapas de distribuição geográfica.

Palavras-chave: afloramentos rochosos, conservação, morfologia, Poales, taxonomia, Vrieseinae.

3.2 Introdução

Bromeliaceae Juss. com 3.538 espécies e 73 gêneros (Gouda *et al. cont. updated*) é uma das famílias mais importantes da região Neotropical, onde contribui positivamente para a riqueza e diversidade nos ecossistemas onde habita (Benzing 2000). Suas espécies estão agrupadas em oito subfamílias (Givnish *et al.* 2011), sendo que destas, três ocorrem no Brasil (Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae), onde são registradas 1.349 espécies (BFG 2015).

A taxonomia de Tillandsioideae passou por grandes avanços desde a publicação da última grande monografia publicada para a subfamília (Smith & Downs 1977), uma vez que os caracteres morfológicos utilizados para a delimitação de categorias genéricas e infragenéricas, foram discutidos como de utilidade diagnóstica questionável (*e.g.* Brown & Gilmartin 1984, 1988, 1989, Brown & Terry 1992, Gardner 1982, 1986; Barfuss *et al.* 2005). Baseados nesta problemática, e buscando uma classificação mais natural para Tillandsioideae, uma revisão taxonômica e filogenética ampla para a subfamília foi realizada, baseada em sequências de *cpDNA* e *nDNA* utilizados para evidenciar grupos naturais e combinações de caracteres morfológicos com valor diagnóstico para circunscrever gêneros e categorias subgenéricas (Barfuss *et al.* 2016). Neste estudo, o principal carácter morfológico para circunscrever categorias específicas em Tillandsioideae foi o tipo de estigma, que se apresenta muito diversificado neste grupo (*see* Brown & Gilmartin 1984, 1988, 1989; Gilmartin *et al.* 1989; Leme 2007, 2009; Leme & Brown 2004). Os diferentes tipos de estigma combinados com outros caracteres diagnósticos importantes (*e.g.* posição do ovário, morfologia dos óvulos e das sementes, morfologia do pólen, estrutura do estigma, tamanho e disposição das flores, estrutura da inflorescência, cor e estrutura da corola, presença ou ausência de apêndices de pétalas, grau de conação dos filetes, concentração de tricomas nas folhas, habitat mesomórfico ou xeromórfico e distribuição geográfica), foram utilizados para circunscrever vários grupos naturais, principalmente gêneros e subgêneros, segregados especialmente de *Tillandsia* L. e *Vriesea* Lindl., os gêneros mais ricos e taxonomicamente problemáticos na subfamília (Barfuss *et al.* 2016, Gomes-da-Silva & Costa 2012, Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017, Costa *et al.* 2014).

A subfamília Tillandsioideae, que inclui o gênero aqui estudado, apresenta a maior riqueza entre as Bromeliaceae com cerca de 1.403 espécies e 22 gêneros (Gouda *et al. cont. updated*), além de quatro tribos (Catopsidae; Glomeropitcairnieae;

Tillandsieae e Vrieseae). Duas subtribos são reconhecidas para a tribo Vrieseae: Cipunopsidinae, que abriga as espécies com distribuição nos Andes, América-Central e Caribe, e Vrieseinae, que agrupa espécies tipicamente brasileiras, representadas pelos gêneros *Alcantarea* (E.Morren ex Mez) Harms, *Stigmatodon* Leme, G.K.Br. & Barfuss, *Waltillia* Leme, Barfuss & Halbritter e *Vriesea* (Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017), que resguardam ca. 21% da diversidade de Bromeliaceae registrada para o Brasil.

O gênero alvo deste estudo, *Stigmatodon*, foi segregado de *Vriesea*, e pode ser caracterizado pelo hábito exclusivamente epilítico, com folhas geralmente triangulares, densamente cobertas por tricomas, flores de antese noturna, campanuladas, com estames dispostos em três para cada lado na corola e pelo estigma do tipo tubo-laciniado (Leme & Brown 2004; Barfuss *et al.* 2016). É um gênero endêmico do Brasil, representado por 18 espécies (Barfuss *et al.* 2016), confinadas exclusivamente em penhascos graníticos de *inselberg* no domínio da Mata Atlântica nos estados do Espírito Santo, Rio de Janeiro e Minas Gerais. Ainda que o gênero não tenha sido recuperado fora de *Vriesea*, a linhagem que agrupa as espécies hoje reconhecidas em *Stigmatodon* foi (Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017). Os caracteres morfológicos importantes apontados como possíveis sinapomorfias para segregar o gênero de *Vriesea* (see Barfuss *et al.* 2016), ou seja, estigma tubo-laciniado (denominado de cupulado com papilas por Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017), a alta densidade de tricomas nas folhas e a disposição dos estames com três para cada lado na corola, foram corroborados como sinapomorfias para o gênero (Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017).

As primeiras espécies descritas para este gênero, *Tillandsia goniorachis* Baker (= *S. goniorachis*), e *Tillandsia brassicoides* Baker (= *S. brassicoides*), foram publicadas por Baker (1887, 1888, respectivamente), com base em espécimes coletados em precipícios verticais de dois importantes cartões postais da cidade do Rio de Janeiro, o Pão de Açúcar e a Pedra do Corcovado.

Pereira & Reitz (1974) descreveram *Vriesea apparicana* para o estado do Espírito Santo, e a relacionaram morfológicamente a *V. goniorachis* (Baker) Mez, *V. brassicoides* (Baker) Mez e *V. limae* L.B.Sm., sendo esta última, uma espécie rupícola de pequeno porte que habita *inselbergs* graníticos no estado de Pernambuco. Os autores chamam a atenção para a lâmina foliar espessamente coriácea observada na espécie, cujas margens apresentam-se truncadas, alcançando 1mm de espessura, fato ainda não observado entre as Tillandsioideae brasileiras.

No entanto, Leme & Brown (2004) foram os primeiros autores a enfatizarem as singularidades morfológicas e ecológicas de um grupo distinto de Tillandsioideae endêmicas de *inselbergs* graníticos do sudeste do Brasil, após descreverem um novo tipo de estigma, tubo-laciniado, presente em quatro novas espécies descritas por eles para os estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro, e que formariam um complexo morfológico de espécies relacionadas à *V. apparicana*, *V. goniorachis* e *V. brassicoides*. Posteriormente, Leme *et al.* (2010) ao descreverem três novas espécies litofíticas para o Espírito Santo, passaram a denominar o grupo de “Complexo *Vriesea apparicana*”, que agruparia todas as espécies litofíticas de faces verticais de *inselbergs* graníticos da Mata Atlântica, dotadas de estigma tubo-laciniado.

Leme (2012), ao descrever *Vriesea rosulatula*, uma espécie litofítica de pequeno porte para região norte de Minas Gerais, faz comentários sobre a afinidade deste táxon com espécies que compõe o complexo *Vriesea limae*, um grupo informal de espécies denominado por Leme & Siqueira-Filho (2006) para designar espécies de hábito rupícola ou epífitas de *Vellozia* de ocorrência nos *inselbergs* graníticos dos estados do Espírito Santo, Alagoas e Pernambuco e em campos rupestres de Minas Gerais e Bahia. No entanto, espécies do complexo *Vriesea limae* possuem estigma do tipo lâmina-convoluta II, diferente de *V. rosulatula* que possui estigma tubo-laciniado, típico das espécies que compõe o complexo *Vriesea apparicana*. Nesta mesma obra Leme (2012) publica *Vriesea andaraiensis*, para paredes verticais areníticas da Chapada Diamantina, Bahia, a qual foi previamente comparada com *Vriesea goniorachis*, mas que também difere principalmente pelo tipo de estigma (lâmina-convoluta *vs.* tubo-laciniado). Apesar de Leme (2012) reconhecer diferenças morfológicas, ecológicas e geográficas entre espécies do complexo *V. limae* e do complexo *V. apparicana*, fato também observado por outros autores (Pereira & Reitz 1974), Leme *et al.* (2014) reforçam que o estigma tubo-laciniado é um caráter morfológico característico e exclusivo de espécies litofíticas confinadas exclusivamente em paredes rochosas verticais de *inselbergs* graníticos da Mata Atlântica.

Devido às características morfológicas, ecológicas e geográficas e também, pela monofilia sustentada por hipóteses baseadas em dados de *cpDNA* e *nDNA*, as espécies anteriormente reconhecidas no complexo *Vriesea apparicana*, embasaram a segregação de *Stigmatodon* (Barfuss *et al.* 2016).

O estudo do gênero *Stigmatodon* torna-se um grande desafio para a ciência, em virtude de sua especificidade de hábitat, acessado exclusivamente por pesquisadores que

possuem habilidades extras em técnicas de escalada em rocha. Este fato explica o atual e rudimentar conhecimento de suas espécies (Leme & Brown 2004), pouco representadas em coleções científicas, fazendo com que as mesmas permaneçam mal compreendidas taxonomicamente.

Na primeira filogenia focada no gênero *Stigmatodon* (Capítulo 2 desta tese), foi corroborada a monofilia deste gênero, incluindo espécies do grupo *Stigmatodon s.str.* (sensu Barfuss *et al.* 2016) que abriga espécies exclusivamente de hábito epilítico com distribuição em faces verticais de *inselbergs* graníticos do sudeste do Brasil, dotadas exclusivamente de estigma tubo-laciniado e que, sustentaram a circunscrição do gênero *Stigmatodon* (Barfuss *et al.* 2016) e a inclusão do clado *limae*, que abriga espécimes de pequeno porte, com estigma lâmina-convoluta (raramente tubo-laciniado), geralmente rupícolas (raramente epífitas sobre *Vellozia* spp.) com distribuição em *inselbergs* (ES, MG, AL, PE) e campos rupestres da Bahia e Minas Gerais, anteriormente posicionadas no complexo morfológico *Vriesea limae* L.B. Sm. (sensu Leme & Siqueira-Filho 2006). Além disso, foi recuperado o seu posicionamento como irmão de *Vriesea*, e ambos irmãos de *Alcantarea* e *Waltillia* (Barfuss *et al.* 2016; Leme *et al.* 2017).

Neste capítulo, apresentamos o tratamento taxonômico de 19 espécies atualmente reconhecidas em *Stigmatodon s. str.* São fornecidas descrições detalhadas de suas espécies, uma chave artificial para identificação, comentários taxonômicos, notas sobre a distribuição geográfica, habitat, conservação, ilustrações, fotografias das espécies na natureza e/ ou cultivo e mapas de distribuição geográfica. Duas novas espécies são descritas, ilustradas e seus relacionamentos discutidos.

3.3 Material e Métodos

As análises morfológicas e a confecção de mapas de distribuição geográfica foram realizadas a partir dos espécimes coletados durante as expedições realizadas ao longo de toda a distribuição geográfica do gênero *Stigmatodon*, e nos espécimes depositados nos herbários BR, CEPEC, ESA, G, GH, HB, K, LE, MBML, NY, P, R, RB, US, VIC e VIES (siglas de acordo com Thiers, B. [continuously updated]). Os espécimes foram coletados, principalmente nas localidades de origem dos espécimes tipo, com auxílio de equipamentos especializados para escalada em rocha, utilizando técnica de rapel, escalando vias já existentes, ou, abrindo novas vias (ver Daflon & Daflon 2007), com o objetivo específico de acessar as populações. Muitos espécimes

coletados estéreis foram mantidos em cultivo *ex situ*, até que florescessem para serem estudados e herborizados. Durante as expedições, foram anotadas informações referentes aos caracteres qualitativos (exemplo: coloração das folhas, brácteas, flores e frutos, presença de mucilagem nas inflorescências, odor nas flores, comprimento do caule), além de documentação fotográfica dos habitats e de detalhes vegetativos e reprodutivos das espécies. Também foram coletados materiais, muitos deles clonótipos dos espécimes cultivados, na coleção particular de Elton M.C. Leme, Recanto dos Gravatás, Teresópolis, RJ. Os exemplares férteis foram herborizados segundo técnicas usuais em trabalhos taxonômicos (Fidalgo & Bononi 1989) e amostras de partes reprodutivas foram fixadas em etanol a 70% para a realização dos estudos morfológicos e das ilustrações. Posteriormente, os espécimes foram incorporados ao acervo do Herbário do Museu Nacional do Rio de Janeiro (R), e duplicatas foram distribuídas aos principais herbários nacionais, prioritariamente do Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB), Museu de Biologia Prof. Melo Leitão (MBML). Para a identificação do material, foram utilizadas as obras originais das espécies, análise dos espécimes-tipo e material fotográfico de espécimes vivos e desidratados.

O tratamento taxonômico apresenta descrições completas das estruturas vegetativas e reprodutivas, ilustrações, uma chave dicotômica para identificação dos táxons e mapas de distribuição das espécies, confeccionados com auxílio do software QGIS 2.8. As terminologias das estruturas vegetativas e reprodutivas seguem Radford *et al.* (1974), Stearn (1983), Smith & Downs (1977), Weberling (1989), Scharf & Gouda (2008) e Barfuss *et al.* (2016). As abreviações dos nomes dos autores seguiram Brummitt & Powell (1992) e IPNI (www.ipni.org).

As abreviações utilizadas no tratamento taxonômico são as seguintes: bot. (botão), fl. (flor), fr. (fruto), fl. pass. (flor passada), fr. pass. (fruto passado), s.d. (sem data), s.fl. (sem flor), *in cult.* (em cultivo), s.l. (sem localidade de coleta) e s.n. (sem número de coletor), ca. (cerca de), compr. (comprimento), alt. (altura), diâm. (diâmetro).

Os basiônimos bem como os sinônimos encontram-se citados após o cabeçalho das espécies e estão ordenados de acordo com a data de publicação dos táxons. Mudanças taxonômicas e táxons novos aqui propostos não devem ser aceitos até serem devidamente publicados.

Com base nas observações de campo, herbário e literatura (quando apropriado), foram fornecidos, para cada espécie, o estado de conservação de acordo com os critérios da IUCN (2013), onde a Extensão de Ocorrência (EOO) e a Área de Ocorrência (AOO),

foram obtidas com auxílio do GeoCAT - *Geospatial Conservation Assessment Tool* (Bachman *et al.* 2011). Além de informações sobre habitat, fenologia das espécies e ameaças potenciais.

3.4 Resultados e Discussão

3.4.1 Tratamento taxonômico

Stigmatodon Leme, G.K.Br. & Barfuss, *Phytotaxa* 279(1): 56. 2016. Tipo: *Vriesea harrylutheri* Leme & G.K. Br., *Vidalia* 2(1): 4. (2004).

ERVAS epilíticas em superfícies verticais nuas, 18-114 cm alt. quando florida, curto ou longo caulescente, propagando-se vegetativamente por brotações basais ou imbricadas nas axilas das folhas ou por pequenas brotações adventícias produzidas na parte antiga do caule não cobertas por folhas ou, mais raramente, monocárpica. ROSETA infundibuliforme que acumula água, ou raramente apresentando roseta utriculiforme não acumulando água. FOLHAS frequentemente triangular (estrito-triangular, subtriangular, sublinear-triangular) raramente estreitamente linear e ligulada, distintamente dividida em lâmina e bainha, densamente lepidota em ambas as faces na maioria das espécies, em alguns casos com tricomas branco-cinéreo obscurecendo parcialmente ou totalmente a coloração das lâminas, conferindo uma coloração branco-cinéreo a prateada, raramente fasciculadas, coriácea a subcoriácea, frequentemente apresentando margens truncadas de até 2 mm em espessura. INFLORESCÊNCIA simples ou composta; *pedúnculo* ereto, subereto, recurvado ou raramente recurvado para baixo, robusto ou delgado, coberto por brácteas coriáceas ou subcoriáceas, normalmente diferenciadas em basais e superiores, imbricadas ou laxas, lisas ou fortemente nervado-sulcado. FLORES de antese noturna, vistosas, dísticas, secundas na antese, geralmente perfumadas, pediceladas; *brácteas florais* coriáceas com base geralmente carnosas, geralmente não-carenadas ou levemente carenadas, lisas, enrugadas ou fortemente nervado-sulcadas, geralmente secundas com as flores; *sépalas* simétricas, coriáceas, geralmente carnosas próximo à base, não carenadas, livres; *pétalas* geralmente obovais, simétricas, ápice arredondado ou obtuso e emarginado, formando uma corola campanulada, esverdeadas, verde-amarelado, branco-esverdeado ou alvas, livres, com 2 apêndices basais; *estames* inclusos na corola, geralmente dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, complanados por toda a extensão; *anteras* dosifixas próximo à base; *pólen* sulcado, exina reticulada, com um

sulco do tipo *insulae*; *óvulos* caudados (apendiculares); *estilete* mais longo do que o ovário, incluso ou exserto à corola; *estigma* do tipo tubo-laciniado; *ovário* súpero. FRUTO cápsula septicida; *sementes* numerosas, com coma basal mais longo do que a semente propriamente dita e um pequeno apêndice na extremidade apical. ESTÔMATOS levemente acima das células epidérmicas; *parênquima aquífero* com células circulares na face adaxial e alongadas anticlinalmente na face abaxial ou vice e versa.

3.4.2 Distribuição geográfica de *Stigmatodon* s. str.

As espécies do gênero *Stigmatodon* ocorrem em penhascos graníticos, geralmente em paredes com 90° de inclinação ou muito íngremes de *inselbergs* do tipo Pães de Açúcar da Mata Atlântica nos estados do Espírito Santo (12 spp.) e Rio de Janeiro (5). A maioria das espécies (70,5%) pode ser observada no Estado do Espírito Santo, onde ocorre o possível centro de diversidade do gênero. Vegetam em *inselbergs* do tipo Pão de Açúcar (de Paula *et al.* 2016), desde próximos ao mar, em matriz de restinga (*inselbergs* litorâneos), junto a grandes centros urbanos como as cidades do Rio de Janeiro e Niterói (*e.g.* Pedra da Urca, Pão-de-Açúcar, Costão do Itaquatiara, Pedra do Itanhangá, Pedra da Gávea), ou em áreas mais interioranas, onde os *inselbergs* ocorrem em uma matriz originalmente florestal, hoje degradada principalmente por atividades agropecuárias. Nas áreas mais interioranas, ocorrem às principais formações florestais do sudeste do Brasil (see Veloso *et al.* 1991), e maior abundância destes ambientes podem ser observados inclusos dentro da floresta estacional semidecidual (*inselbergs* de floresta estacional semidecidual) entre 150-600m altitude, principalmente no estado do Espírito Santo, onde ocorre a maior diversidade do gênero. No entanto, espécies podem ser observadas em *inselbergs* de floresta ombrófila densa, em altitudes que podem alcançar ca. 1.000 m.s.m. (Figura 1).

Podem ocorrer em *inselbergs* muito isolados, como nas regiões do norte do Rio de Janeiro e Sul do Espírito Santo, ou em formações do tipo cadeia (Hmeljevsk *et al.* 2017) onde uma grande “densidade” destes ambientes são observados, principalmente na região noroeste do estado do Espírito Santo.

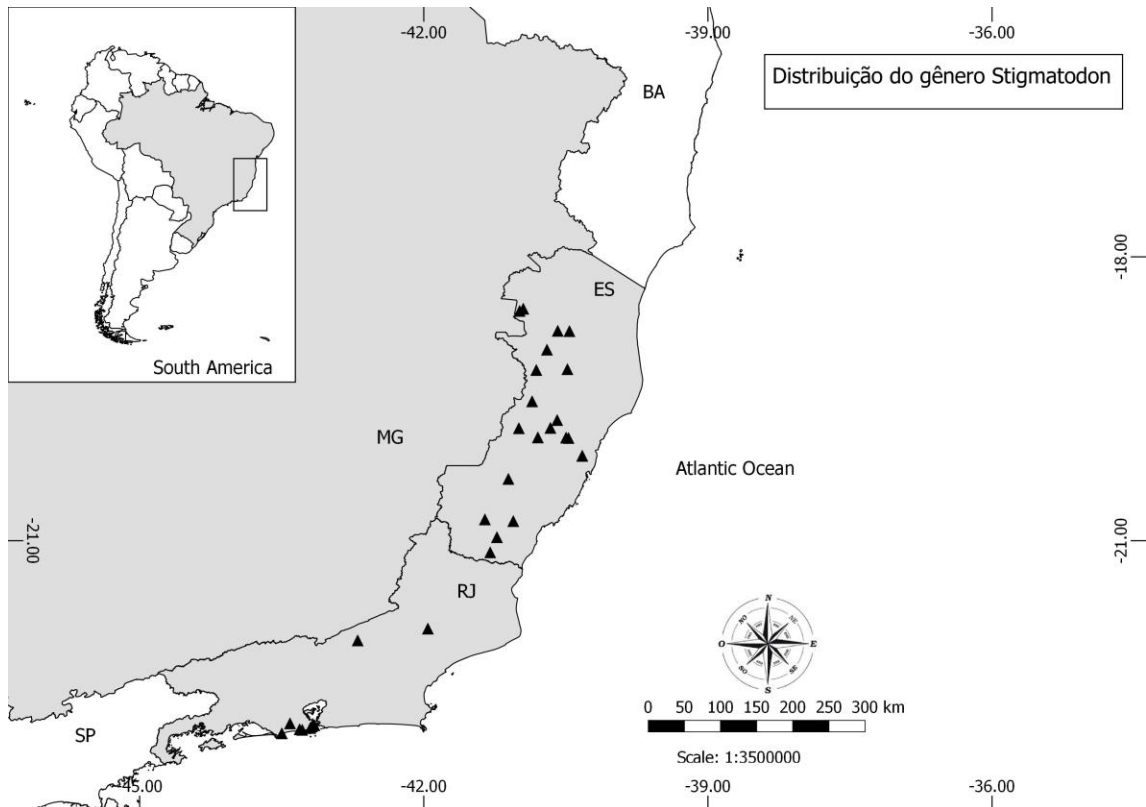


Figura 1. Mapa de distribuição geográfica de *Stigmatodon s.str.* Leme, G.K.Br. & Barfuss, (triângulos negros) em *inselbergs* no sudeste do Brasil.

3.4.3 Chave artificial para as espécies de *Stigmatodon s. str.*

1. Estigma do tipo lâmina-convoluta II, raramente tubo-laciniado, folhas cartáceas, membranáceas e subcoriáceas, eventualmente epífitas de *Vellozia*, distribuição no domínio da Mata Atlântica (BA, ES, MG, PE e AL) e do Cerrado (BA e MG)..... *Stigmatodon* Clado *limae*
- 1'. Estigma exclusivamente do tipo tubo-laciniado, folhas geralmente coriáceas, exclusivamente epilíticas de faces verticais de *inselbergs* graníticos da Mata Atlântica do sudeste do Brasil (*Stigmatodon s.str.*).....2
2. Inflorescência simples.....3
- 2'. Inflorescência composta.....15
3. Folhas fasciculadas, não formando tanque.....*S.plurifolius*
- 3'. Folhas rosuladas, formando tanque.....4
4. Bainha geralmente superando o comprimento da lâmina, ligulada, flores de até 3 cm de compr.*S. amadoi*
- 4'. Bainha menor que o comprimento da lâmina, não ligulada, flores > 3 cm de comprimento.....5

5. Margem da lâmina não truncada, ou quando truncada, menor que 0,6 mm em espessura, geralmente com brácteas não nervado-sulcadas na antese, estados do ES e RJ.....6
- 5'. Margem da lâmina truncada, > 0,6 mm em espessura, brácteas florais nervado-sulcado na antese, endêmicas do ES (Complexo *S. apparicianus*).....11
6. Lâmina retorcida e espiralada, verde-vinosa, com máculas purpúreas, *inselbergs* litorâneos, Rio de Janeiro.....*S. brassicoides*
- 6'. Lâmina não retorcida, verde-claro ou verde-escura sem máculas purpúreas.....8
7. Lâmina com ápice agudo, *inselberg* litorâneo, RJ.....*S. goniorachis*
- 7'. Lâmina com ápice acuminado-caudado.....8
8. Tricomas incolores, não obscurecendo a cor da lâmina, subcoriácea, *inselbergs* litorâneos, RJ*S. costae*
- 8'. Tricomas branco-cinéreos, obscurecendo ou não a coloração da lâmina, coriácea, *inselbergs* de formações florestais da Mata Atlântica, ES.....9
9. Número de folhas entre 28 a 45 em número.....*S. multifolius*
- 9'. Número de folhas < 28 em número.....10
10. Lâmina 7-10 cm compr. x 1,8-3 cm largura na base, bicolor (verde-vinosa), margem discretamente truncada com até 0,6 mm de espessura.....*S. sanctateresensis*
- 10'. Lâmina 11-15 cm compr. x 4,5 cm largura na base, verde com margem vinosa, não truncada.....*S. fontellanus*
11. Tricomas obscurecendo parcialmente a coloração da lâmina, conferindo a lâmina uma coloração verde-acizentada, 2,5-4 cm largura na base.....*S. apparicianus*
- 11'. Tricomas obscurecendo totalmente a coloração da lâmina, conferindo a lâmina uma coloração branco-cinérea (prateada), > 4 cm de largura na base.....12
12. Brácteas superiores do pedúnculo ovado-lanceoladas, ápice acuminado a caudado, 50-65 cm de compr.....*S. magnibracteatus*
- 12'. Brácteas superiores do pedúnculo ovais, ápice agudo, acuminado, agudo-obtuso a acuminado-caudado, < 50 cm compr.....13
13. Raque verde com manchas vinosas, angular a levemente geniculada; flores 4,7-5 cm compr., exalando odor de frutas.....*S. euclidianus*

- 13'. Raque verde a purpúrea, levemente geniculada a flexuosa, flores < 4,5 cm compr., exalando odor de alho.....14
14. Brácteas do pedúnculo laxas, sépalas elípticas, pétalas com ápice arredondado-emarginado, apêndices petalíneos com ápice bífido-caudado.....*S. bifidus*
- 14'. Brácteas do pedúnculo imbricadas, sépalas oblongas a ovais, pétalas com ápice emarginado, apêndices petalíneos irregularmente longo-dentados a acuminados.....*S. harrylutheri*
15. Lâmina com ápice agudo-apiculado, verde-vinoso, com cera epicuticular, endêmico do ES.....16
- 15'. Lâmina com ápice acuminado-caudado ou longo-acuminado, sem cera epicuticular, endêmico do estado do RJ.....18
16. Lâmina sublinear-triangular, pedúnculo ereto a subereto, ramos da inflorescência de até 68 cm compr., brácteas florais vinho-escuro, *inselbergs* de floresta estacional semidecidual.....*S. funebris*
- 16'. Lâmina triangular, pedúnculo recurvado, ramos da inflorescência de até 40 cm compr., brácteas florais vinosas.....17
17. Folhas verde-vinosas, pedúnculo fortemente recurvado para baixo, brácteas do pedúnculo verde-vinosas, sépalas oblongas, pétalas não carnosas, *inselbergs* de floresta ombrófila densa.....*S. belloi*
- 17'. Folhas verdes, pedúnculo recurvado, mas não virado para baixo, brácteas do pedúnculo verdes, sépalas elípticas, pétalas carnosas, *inselbers* de floresta estacional semidecidual.....*Stigmatodon* sp. 1
18. Tricomas formando faixas alvas nas lâminas, 2-3 cm larg.na base, inflorescência patente a pendente.....*Stigmatodon* sp. 2
- 18'. Tricomas não formando faixas nas lâminas, > 3,5 cm larg. na base, inflorescência ereta a subereta.....19
19. Indumento obscurecendo parcialmente a coloração total da lâmina, conferindo uma coloração acinzentada, pedúnculo recurvado, até 45 cm compr., brácteas superior do pedúnculo ovais, ápice caudado, inflorescência com 2 a 3 ramos, *inselbergs* de floresta ombrófila densa.....*S. croceanus*
- 19'. Indumento obscurecendo totalmente a face abaxial da lâmina, conferindo uma coloração branco-cinéreo, pedúnculo ereto a subereto, 20-25 cm de compr., brácteas superior do pedúnculo largo-ovais, ápice acuminado, inflorescência com 4-8 ramos, *inselbergs* de floresta estacional semidecidual....*S. gatinianus*

1. *Stigmatodon amadoi* (Leme) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Vriesea amadoi* Leme, Selbyana 16(1): 111. 1995. Tipo: Brasil. Espírito Santo: Pancas, Nov 1993, *Nahoum & Amado s.n.* (holótipo HB!).

Figura 2,3, 10

PLANTA epilítica, 32-43 cm de alt. quando florida, propagando-se por brotações basais. CAULE reptante, ca. 6 cm compr. FOLHAS 13-16 em número, rosuladas, suberetas a patentes, coriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* elíptica a levemente oval, 8,5-10 × 6,2-7 cm, castanha com base mais clara e com menor densidade de tricomas, purpúrea em direção ao ápice, indumento lepidoto castanho em ambas as faces; *lâmina* ligulada, ápice agudo-apiculado, recurvado, às vezes espiralado quando *in sicco*, canaliculada em direção à base e plana em direção ao ápice, margens truncadas, com menos de 0,5mm de espessura, 5,8-7,3 (-10) cm de compr., 1,5-1,8 (-3,5) cm de larg. na base, bicolor, com face adaxial variando de verde a vinoso, lustrosa, face abaxial vinosa ou somente verde, com cera epicuticular alva, indumento lepidoto denso na face abaxial, tricomas esparsos na face adaxial, tricomas não obscurecendo a coloração das lâminas. INFLORESCÊNCIA simples, subereta a quase patente, 12,5-14 cm de compr.; *pedúnculo* subereto, 19-30 cm de compr., ca. 0,5 cm em diâm., verde, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores subfoliáceas, as superiores oval-lanceoladas, ápice agudo, 14-18 × 10-12 mm, eretas, mais curtas que os entrenós, verdes, indumento lepidoto na face adaxial e esparsos na face abaxial, não nervado-sulcado na antese; *raque* geniculada, tetragonal, entrenós ca. 6 mm, verde, glabra, sustentando 19-25 flores; *brácteas florais* ovais a largo-ovais, ápice obtuso, 7-10(-15) × 11-14 mm, mais curtas que as sépalas, sem carena ou carenadas próximo ao ápice, secundas com as flores na antese, coriáceas, lisas, verdes, glabras. FLORES 2,2-3 cm de compr., com mucilagem incolor, congestas, com odor de alho, secundas na antese; *pedicelo* 4-4,2 mm compr.; *sépalas* obovais a subelípticas, simétricas, ápice obtuso-emarginado, 14-17 × 7-9 mm, sem carena, livres, coriáceas, verde-amareladas com margens estramíneas, glabras; *pétalas* obovais, simétricas, ápice obtuso-emarginado, recurvado na antese, 18-24 × 8-10 mm, livres, verde-alvacentas, glabras, formando corola campanulada, 8-10 mm em diâm.; *apêndices petalares basais*, obovais, ápice agudo-acuminado ou irregularmente bidentado, 7-10 × 1,5-2,5 mm, adnatos às pétalas por ca. 5 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, 7,1 × 0,9 mm, amarelados; *anteras* ca. (4-)11 mm de compr., dorsifixas próximo da

base; *óvulos* caudados; *estilete* 4-6,4 mm de compr.; *estigma* tubo-laciniado. FRUTO não visto.

Material examinado: ESPÍRITO SANTO: Pancas, Pedra do Cará, vegetando em face vertical de *inselberg*, ca. 200m de altura na via de escalada “Sol Invicto”, fl., fr., 3-VI-2014, D.R.Couto 2726 & F.C.Guerra-Jr. (R); Ibidem, VI-2014, D.R.Couto 3379 & F.C.Guerra-Júnior (MBML); Ibidem, VI-2014, D.R.Couto 3386 & F.C.Guerra-Júnior (RB); Ibidem, Águia Branca, Santa Luzia, Pedra da Bandeira, fr., 26-IV-2008, E. Leme 7347, L. Kollmann, A.P.Fontana, M.Zanoni & O.Ribeiro (R).

Fenologia: Observado em flor nos meses de julho a novembro. Em condições de cultivo, a espécie foi observada em flor em janeiro a março. Frutos observados em fevereiro e março.

Etimologia: homenagem ao coletor da espécie, o biólogo Eduardo Amado.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon amadoi* ocorre nos municípios de Pancas e Águia Branca, na região centro-oeste e noroeste do estado do ES, limitada a paredes verticais de grandes *inselbergs* de floresta estacional semidecidual submontana, expostas diretamente ao sol ou, mais próximas à base dos paredões. Vegeta entre 120 a 500 m de altitude, em uma paisagem com grande concentração de *inselbergs*, geograficamente próximos, denominados de formações de cadeia (Hmeljevski *et al.* 2017). Diferente da maioria das espécies do gênero, *S. amadoi* não forma populações densas, sendo os indivíduos distribuídos de forma esparsa na parede, formando pequenos agrupamentos.

O acesso aos indivíduos se dá principalmente com uso de técnicas e equipamentos de escalada em rocha ou através da coleta de indivíduos caídos na base dos *inselbergs*. Este fato faz com que a espécie esteja mal representada nas coleções científicas. Os *inselbergs* onde a espécie ocorre estão inseridos em uma matriz antrópica, ocupada principalmente por atividades agropecuárias e exploração de mineração de rochas ornamentais, intercalados por fragmentos florestais.

Status de conservação: A espécie já havia sido avaliada por Forzza *et al.* (2013), na categoria “Criticamente em perigo”. Neste estudo, embora tenhamos ampliado a AOO (12 Km²) e a EOO (17,370 Km²) a partir de novos registros, as ameaças sobre as populações de *S. amadoi* (declínio contínuo da qualidade de hábitat, pelos efeitos de atividades mineradoras e agrícolas) permanecem, embora uma população tenha sido

registrada dentro dos limites do Monumento Natural dos Pontões Capixaba. Desta forma, justifica-se sua permanência na categoria “Criticamente em Perigo” (CR B2ab(ii,iii)) como já avaliados por Forzza *et al.* (2013).

Comentários: *Stigmatodon amadoi* é uma espécie bem circunscrita, apresentando uma morfologia muito singular dentro do gênero o que a torna facilmente distinguível das demais espécies, principalmente pela morfologia da lâmina ligulada (*vs.* triangulares nas demais espécies), com bainha superando ou igualando o comprimento da lâmina e ainda, pelas pequenas dimensões das flores, com até 3 cm compr. (*vs.* > 3,5 cm nas demais espécies), sépalas com até 17 × 9 mm (*vs.* > 18 x 10,5 mm nas demais espécies) e pétalas amplamente menores (18-24 × 8-10 mm *vs.* 26-40 x 11-23 mm nas demais espécies), o que a torna facilmente distinguível das demais. No protólogo, *S. amadoi* foi comparada morfológicamente com *Vriesea unilateralis* (Baker) Mez, a qual não apresenta nenhum parentesco próximo. Desta pode ser diferenciada logo a primeira vista pelo estigma tubo-laciniado (*vs.* lâmina-convoluta), um caráter essencial para diferenciar qualquer espécie de *Stigmatodon* s.str. de espécies de *Vriesea*, além de folhas coriáceas, brácteas florais menores e obtusas, flores menores e pétalas estreitamente obovadas (Leme 1995).

A espécie era anteriormente conhecida apenas pela coleta do tipo. Foi recoletada durante este trabalho na região próxima da localidade típica, na conquista da via de escalada Sol Invicto em Pedra do Cará (Pancas, ES), a cerca de 200 m de altura, pelo escalador F.C. Guerra-Junior. Também há registros da espécie para região de Águia Branca, onde ocorrem muitos *inselbergs*, em clima muito similar ao de Pancas. O pequeno porte da espécie dificulta a visualização à longa distância de populações nas grandes paredes onde ocorrem. No entanto, a espécie pode ser coletada na base dos paredões, fixada diretamente sobre a superfície rochosa.

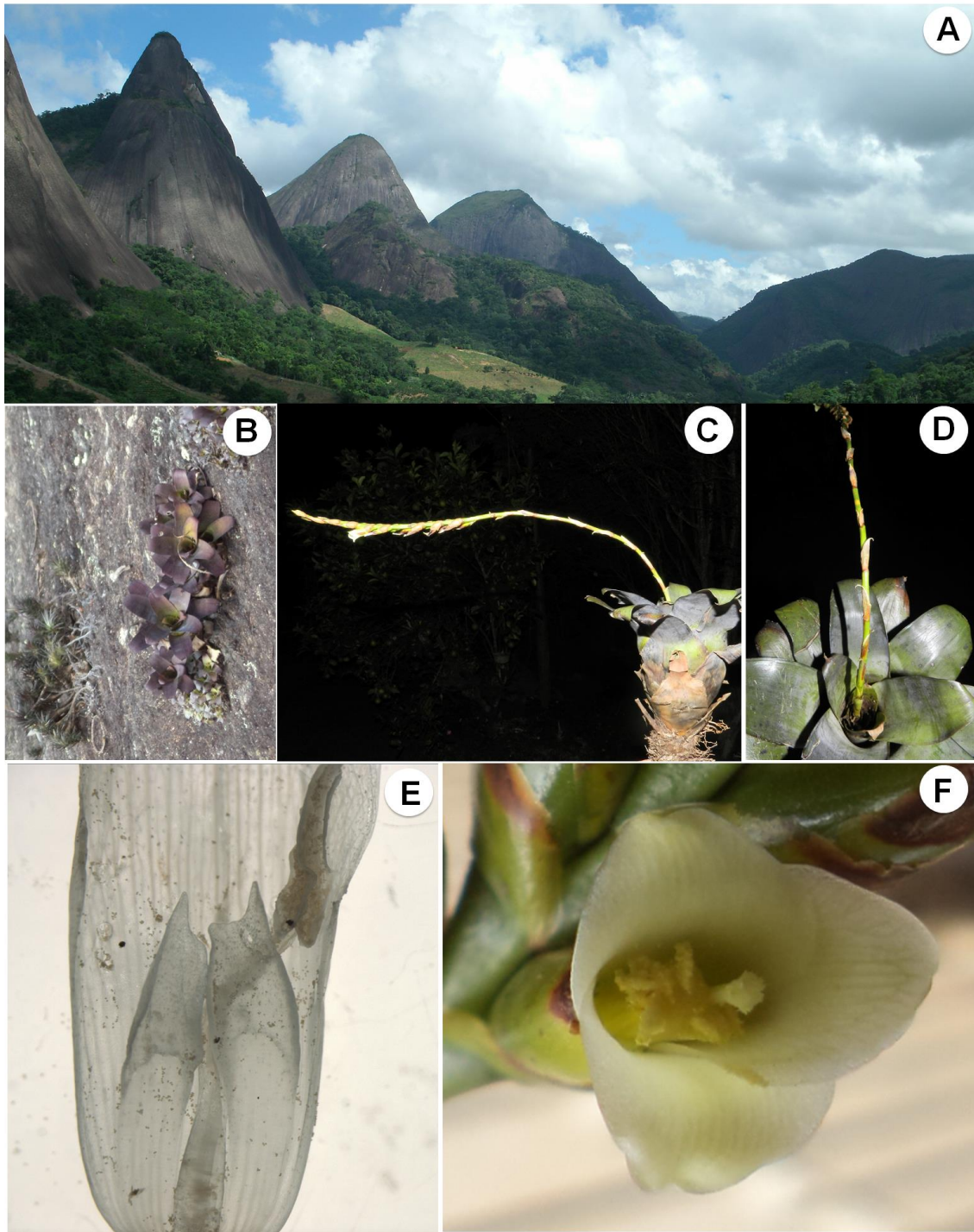


Figura 2. *Stigmatodon amadoi* **A** habitat em Pancas **B** hábito no ambiente natural, apresentando poucos indivíduos agregados **C** detalhe da inflorescência e da roseta infundibuliforme **D** roseta e folhas **E** detalhe do apêndice petalíneo e **F** da corola e estigma tubo-laciniado. Fotos D.R.Couto, exceto **A-B** F.C.Guerra-Junior.

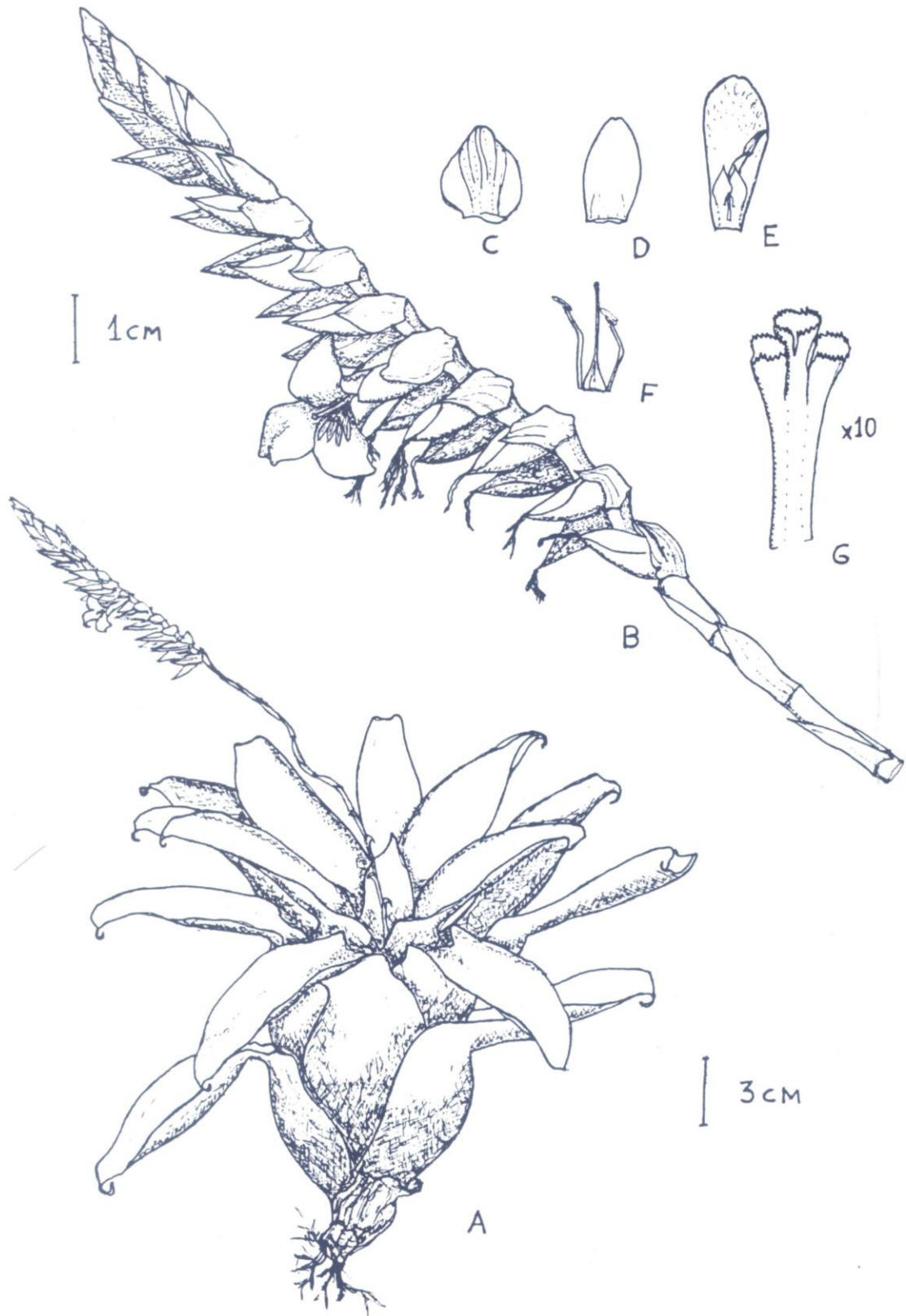


Figura 3. Prancha original de *S. amadoi* (Selbyana 16(1): 112. 1995).

2. *Stigmatodon apparicianus* (E.Pereira & Reitz) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Vriesea apparicianana* E.Pereira & Reitz, Bradea 43(1): 441. 1974. Tipo: Brasil. Espírito Santo: Nova Venécia, Serra da Cima, Out. 1973, A.P.Duarte s.n. (holótipo HB!).

Figuras 6, 7, 10

PLANTA epilítica, (30-)48-70 cm de alt. quando florida, propagando-se por brotações axilares. CAULE longo-reptante, 24-50 cm compr. FOLHAS 15-22 em número, rosuladas, suberetas, espessamente coriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* elíptico-oblonga a oval, 7,3-13 × 6,8-9 cm, castanha a castanho-escuro, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* triangular, ápice longo-acuminado, levemente recurvado, margens truncadas, ca. 1 mm de espessura, (17-)23,8-39 cm de compr., 2,5-4 cm de larg. na base, verde, margem vinosa, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso branco em ambas as faces, tricomas obscurecendo parcialmente a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA simples, subereta, 12-24,5 cm de compr.; *pedúnculo* ereto a subereto, 29-45 cm de compr., 0,6 mm em diâm., verde, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas, ápice caudado, imbricadas, superiores ovais, ápice agudo-apiculado, 28-37,2 × 21,6-30,5 mm, eretas a suberetas, mais longas que os entrenós, castanhas a estramíneas, inferiores com indumento lepidoto denso em ambas as faces, superiores com tricomas esparsos na base e densos e alvos em direção ao ápice, fortemente nervado-sulcado na antese; *raque* geniculada, entrenós (8-)14-20 mm, verde, glabra, sustentando 11-20 flores; *brácteas florais* orbiculares a largo-ovais, ápice obtuso a agudo, 21,4-33,7 × 19,6-37 mm, sem carena, pouco mais curtas ou igualando as sépalas, secundas com as flores na antese, crasso-coriáceas, lustrosas em direção à base, nervado-sulcadas na antese, castanhas a estramíneas, glabras na base com tricomas alvos próximos ao ápice. FLORES 4-4,5 cm de compr., com mucilagem incolor abundante, laxas a levemente imbricadas, odor não evidente, secundas na antese; *pedicelo* 9,5-10 mm compr.; *sépalas* elípticas a ovais, simétricas, ápice obtuso-arredondado, 20-28 × 15-19 mm, sem carena, livres, coriáceas, carnosas na base, verdes, ápice levemente vinoso, glabras; *pétalas* obovais a oblongas, simétricas, ápice obtuso-arredondado, emarginado, levemente recurvado na antese, 32-36,5 × 11-13,9 mm, livres, verde-claras, glabras, formando corola campanulada, 23-30 mm em diâm.; *apêndices petalares basais* obovados ou oblongos, ápice fimbriado-dentado, 9-11,2 × 2,8-3 mm, adnatos às pétalas por 4,7-5,2 mm; *estames* inclusos,

dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, 13-16,5 × 1,3-1,9 mm, alvos; *anteras* 7-9 mm de compr., dorsifixas próximo da base; *óvulos* curto-caudados; *estilete* 15,5-19,2 mm de compr.; *estigma* tubo-laciniado. FRUTO e sementes não vistos.

Material examinado: ESPÍRITO SANTO: Nova Venécia, fr., VII-1998, E. Colnago, J.Gastin & G.Croce s.n.; fl. in cult. E. Leme 4304 (HB 84200); Ibidem, fl. pass., XII-1998, E.Colnago s.n. (HB84211); Ibidem, Serra de Cima, vegetando em face vertical de *inselberg*, fl. in cult. X-2015, D.R.Couto 2890 *et al.* (R); Ibidem, Serra de Cima, holorupícola em face vertical de *inselberg*, formando grande população, fl. in. cult. XI-2015, D.R.Couto 3299 *et al.* (R); Ibidem, Holorupícola em face vertical de *inselberg*, fl. in. cult. XI-2015, D.R.Couto 3300 *et al.* (R); Ibidem, Serra de Cima, propriedade de Waldemar Cipriano, *inselberg*, 18°48'11''S, 40°28'20''W, 260 m.s.m, fr., 20-XI-2009, R.C.Forzza 5767; J. Silva; K.V.Hmeljevski & E.S.Leal (RB); Ibidem, Serra de Baixo, APA da Pedra do Elefante, fr., 9-V-2008, A.P.Fontana 5239 *et al.* (MBML, RB 467534)

Fenologia: Observada em flor nos meses de outubro e novembro.

Etimologia: O nome homenageia o coletor da espécie, Aparício Pereira Duarte.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon apparicianus* é endêmica do estado do Espírito Santo, ocorrendo em grandes *inselbergs* de floresta estacional semidecidual na região de Nova Venécia, dentro dos limites da Área de Proteção Ambiental (APA) Pedra do Elefante, onde forma grandes populações nas faces verticais destes ambientes, cobrindo grandes extensões da rocha, e facilitando a colonização de *Coleocephalocereus fluminensis* (Miq.) Backeb, nestas paredes.

Status de Conservação: A espécie forma agrupamentos densos sobre penhascos e possui uma distribuição muito restrita (EOO = 2,54 km²), em uma área (AOO) de apenas 12 Km² sobre afloramentos rochosos na Serra de Cima e Serra de Baixo, no município de Nova Venécia, próximo a APA de Pedra do Elefante. Nenhuma das subpopulações conhecidas está protegida por unidades de conservação de proteção integral e, portanto, todas foram consideradas como uma única situação de ameaça. Atualmente, a espécie parece ocorrer apenas na localidade-tipo, muito próxima de uma rodovia estadual, em uma região que sofre os efeitos diretos de atividades agropecuárias e mineradoras, fatores que causam o declínio da qualidade do hábitat. Desta forma, *S. apparicianus* foi avaliada como “ criticamente em perigo ” (CR B1ab(iii, iv)).

Comentários: Pereira & Reitz (1974) ao descreverem *Vriesea apparicana*, relacionaram morfológicamente a outras três espécies descritas, que hoje são tratadas em *Stigmatodon*, *V. brassicoides*, *V. goniorachis* e *V. limae* L.B.Sm., das quais difere pela lâmina espessamente coriácea, formando uma margem truncada que *in vivo* mede ca. 1 mm em espessura e pelas brácteas estriadas. A espécie é conhecida apenas para região próxima à localidade tipo e muito confundida com outras espécies do grupo, frequentemente determinadas erroneamente em herbários, principalmente pelo fato da má qualidade dos materiais, que normalmente foram coletados na base dos *inselbergs*, com frutos muito passados.

Leme *et al.* (2010), como forma de chamar a atenção para a similaridade morfológica das espécies que hoje compõem o gênero *Stigmatodon*, denominaram informalmente este grupo de “complexo *Vriesea apparicana*”. Em nosso estudo, baseado em caracteres morfológicos, reconhecemos um grupo informal de espécies denominado de “complexo *S. apparicianus*”, para agrupar cinco espécies endêmicas do estado do Espírito Santo, (*S. apparicianus*, *S. harrylutheri*, *S. euclidianus*, *S. bifidus* e *S. magnibracteatus*), todas relacionadas morfológicamente em suas obras originais (ver Leme & Brown, 2004; Leme *et al.* 2010 e Leme *et al.* 2014) e caracterizadas pela presença de lâminas foliares espessamente coriáceas, com margens truncadas com ca. 1-2 mm de espessura, com tricomas densos obscurecendo totalmente ou parcialmente a coloração das lâminas, inflorescência simples, brácteas do pedúnculo e florais fortemente nervado-sulcado na antese, geralmente estramíneas. Das espécies que compõe este complexo, *S. apparicianus* pode ser distinguida das demais, principalmente pelos tricomas esverdeados que obscurem parcialmente a cor da lâmina (*vs.* tricomas cinéreos obscurecendo totalmente a coloração da lâmina), pela menor largura da lâmina (2,5-3,5 cm *vs.* superior a 4 cm), pelo ápice caudado das brácteas basais do pedúnculo (*vs.* agudo a atenuado), e ápice apiculado das brácteas superiores do pedúnculo (*vs.* agudo a acuminado), pelas pétalas mais estreitas (ca. 10,6 mm *vs.* > 17 mm) e ainda, pelo ápice das pétalas obtusos (*vs.* emarginado) e pelos filetes menores (ca. 16,5 mm compr. *vs.* acima de 18,5 mm).

Geograficamente, as espécies do complexo *S. apparicianus* encontram-se isoladas, distribuídas em *inselbergs* de floresta estacional semidecidual nas regiões noroeste (*S. apparicianus*, *S. bifidus* e *S. magnibracteatus*), centro-oeste (*S. euclidianus*) e metropolitana do ES (*S. harrylutheri*), o que, teoricamente, favorece o processo de especiação, pelo forte isolamento geográfico de suas espécies.

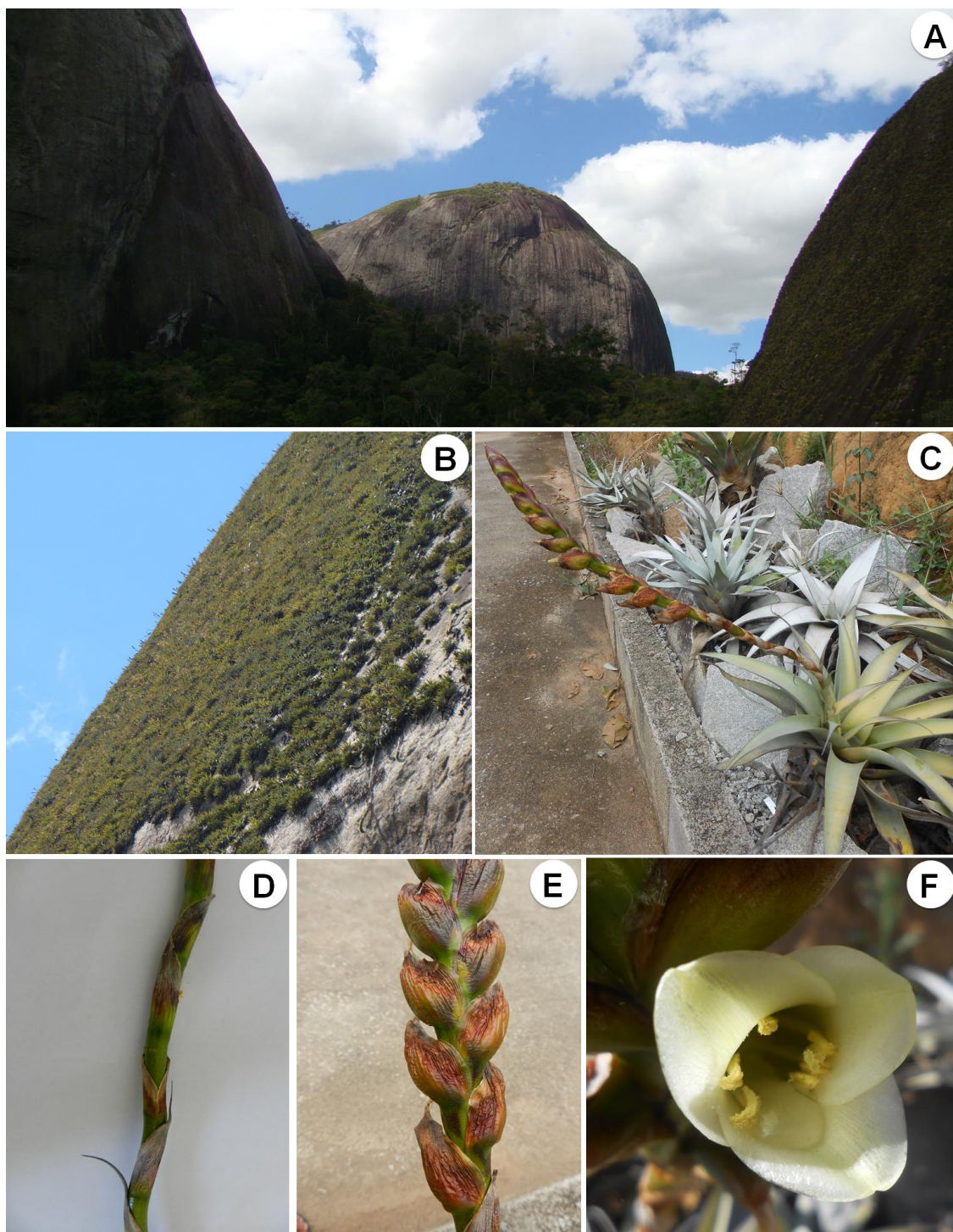


Figura 6. *Stigmatodon apparicianus* **A** Localidade tipo em Serra de Cima, Nova Venécia **B** população cobrindo grande extensão da face vertical do *inselberg* **C** indivíduos em fase de floração. Também se observa a coloração dos tricomas esverdeados em *S. apparicianus* e tricomas cinéreos em *S. euclidianus* mantidos em cultivo **D** detalhe do pedúnculo **E** detalhes das brácteas florais enrugadas **F** detalhe da flor. Fotos D.R.Couto.

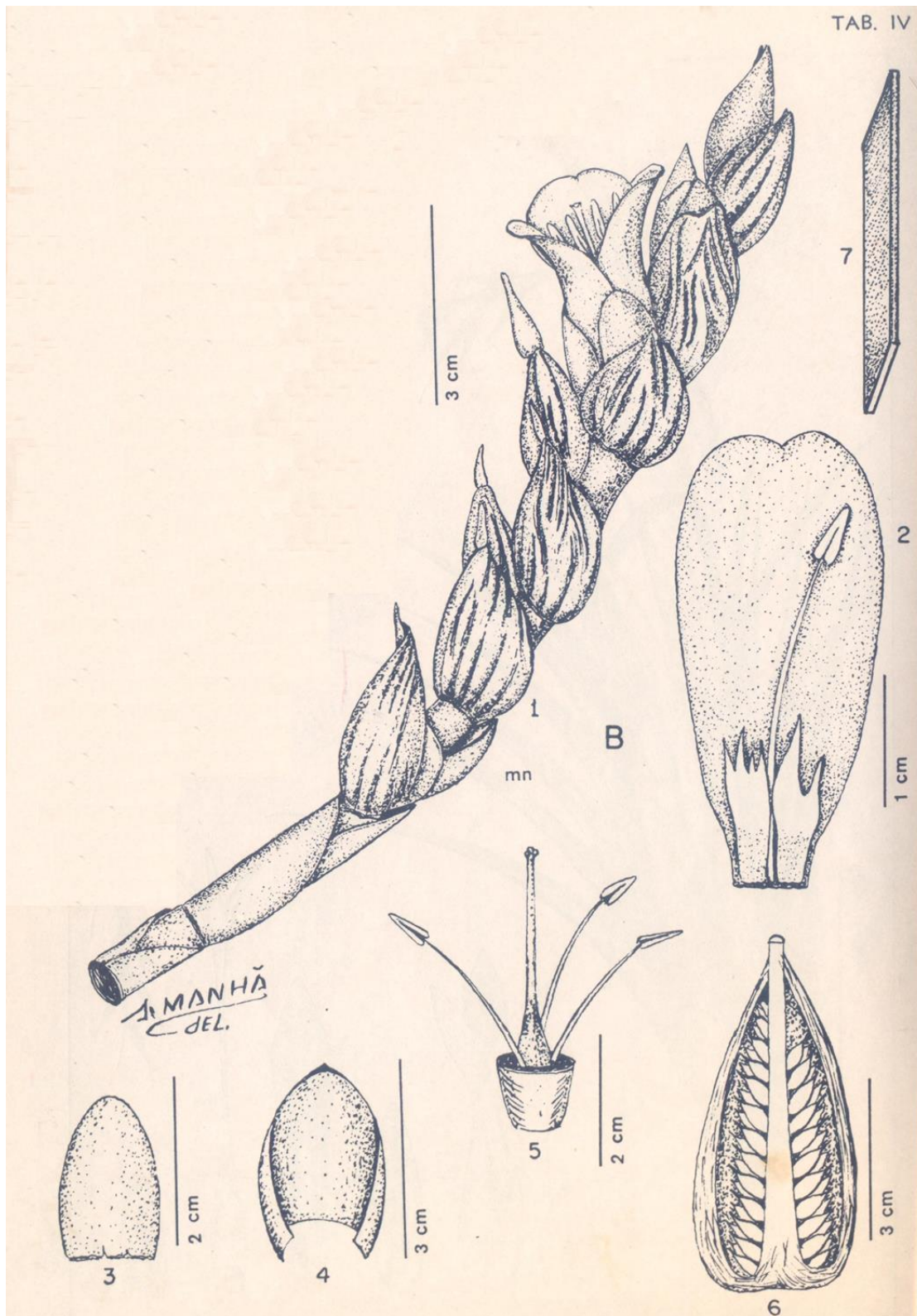


Figura 7. Prancha original de *S. apparicianus* (Bradea 43(1): 441. 1974).

3. *Stigmatodon belloi* (Leme) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Vriesea belloi* Leme, Bradea 16(5): 172. 1989. Tipo: Brasil. Espírito Santo: Conceição do Castelo, próximo à Venda Nova do Imigrante. Mai 1987, E. Leme 1138, R. Bello & R. Menescal (holótipo HB!; isótipo RB!).

Figuras 8, 9, 10

PLANTA epilítica, 83-89 cm alt. quando florida, propagando-se por brotações basais. CAULE longo-reptante, 20-35 cm compr. FOLHAS 19-30 em número, rosuladas, suberetas, coriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* oblongo-elíptica, 15-30,5 × 8,4-10 cm, castanho-esverdeada, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* triangular, ápice agudo-apiculado, levemente recurvado, margem com menos de 1mm de espessura, 17-30,5 cm de compr., 4-6 cm de larg. na base, verde- vinoso, com fina camada de cera epicuticular alva em ambas as faces, indumento lepidoto denso em ambas as faces, tricomas não obscurecendo totalmente a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA composta, subereta a ereta, (20-) 42-45 cm de compr.; *pedúnculo* fortemente recurvado para baixo, 35-50 cm de compr., 8-12 cm de diâm., verde, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas, superiores oval-triangular es, ápice agudo-apiculado, recurvado, ca. 63 × 34 mm, eretas, mais longas que os entrenós, vinosas na base, verde-vinosa em direção ao ápice, indumento lepidoto em ambas as faces, cobertas com cera alva, lisas (não nervado-sulcadas); *raque* geniculada, entrenós 10-15 mm, portando 2-6 ramos, suberetos, 22-40 cm de compr., verde, glabra, sulcada quando *in sicco*; *bráctea primária* triangular, ca. 33 × 27 mm, sem carena, subereta, coriácea, lisa, verde-vinosa; *brácteas estéreis* largo-ovais, ápice obtuso, 15-22 × 10-22 mm, sem carena, suberetas, coriáceas, lisas, verde-vinosas; *brácteas florais* suborbiculares a largo-ovais, ápice obtuso, 20-25 × 27-30 mm, mais curtas que as sépalas, sem carena, eretas, glabras, coriáceas, carnosas próximas à base, com margens membranáceas, lisas, vinosas. FLORES 3,6-3,8(-5) cm de compr., com mucilagem incolor abundante, laxas, com odor de alho, secundas na antese; *pedicelo* 9-13 mm de compr.; *sépalas* oblongas, simétricas, ápice obtuso a emarginado, 20-25 × 13-18 mm, sem carena, livres, espessamente carnosas próximas à base, levemente verrucosas, verde-vinosas, glabras; *pétalas* obovais, simétricas, ápice obtuso-emarginado, fortemente recurvado na antese, 30-40 × 15-20 mm, livres, verde-amareladas, glabras, formando corola campanulada, 23-26 mm em diâm.; *apêndices petalares basais* obovados, ápice agudo a dentado, 9-10 × 3-4 mm, adnatos às pétalas

por 5-5,4 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, 16,6-19,5 × 2-2,2 mm, amarelados; *anteras* 5,9-8 mm de compr.; *óvulos* caudados; *estilete* 16,5-17 mm de compr.; *estigma* tubo-laciniado. FRUTO cápsula septicida, fusiforme.

Material examinado: ESPÍRITO SANTO: Venda Nova do Imigrante, ao lado da BR 262, vegetando em face vertical de *inselberg*, fl., fr., 26-III-2015, D.R.Couto 3176, I.M.Kessous & B.Neves (R); Ibidem, fr. 26.III.2015, D.R.Couto 3380 *et al.* (MBML); Ibidem, fr. 26.III.2015, D.R.Couto 3381 *et al.* (RB); Ibidem, fr. 26.III.2015, D.R.Couto 3382 *et al.* (R); Ibidem, fl., 8-II-1982, L.K.C.Araujo s.n. (HB 75969); Conceição de Castelo, fl., 8-II-1982, L.K.C.Araújo s.n. (HB 75969); Vargem Alta, Alto Pombal, 978 m.s.m., 20°36'9,2" S, 40°59'36,8"W, fr., 10-III-2003, B.R.Silva 987, R.Couto & C.Morado (RB).

Fenologia: Floresce entre dezembro e abril.

Etimologia: O nome homenageia um dos coletores da espécie, Renato Bello.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *S. belloi*, vegeta em faces verticais de *inselbergs* de floresta ombrófila densa, exposta diretamente ao sol, onde forma grandes populações. Vegeta entre 780 a ca. de 1000 m de altitude na região de Venda Nova do Imigrante e Vargem Alta, região serrana do Espírito Santo, onde existem poucos *inselbergs*, geralmente muito isolados. Alguns exemplares são citados para o município de Conceição de Castelo, incluindo o tipo. No entanto, vale ressaltar que o município de Venda Nova do Imigrante só foi emancipado em 1988, desmembrada do município de Conceição do Castelo, fato que causa confusão até os dias atuais.

Status de conservação: *Stigmatodon belloi* possui uma distribuição extremamente restrita (EOO=11,05 km²) e, devido as suas preferências ecológicas, estima-se que sua AOO seja de 12 km². Até o presente, apenas duas subpopulações são conhecidas, sendo que nenhuma delas ocorre em Unidades de Conservação. Sua distribuição em uma região que sofre os efeitos diretos de atividades agropecuárias e mineradoras faz com que as populações estejam sujeitas ao declínio contínuo da qualidade do hábitat e foi considerada sob risco de extinção. Desta forma, *S. belloi* foi classificada com "Criticamente em perigo" (CR B1ab(iii)).

Comentários: Leme (1989), ao descrever *Stigmatodon belloi*, relacionou-o morfologicamente com *S. funebris*, do qual pode ser facilmente distinguido, logo a

primeira vista, pelo pedúnculo fortemente recurvado para baixo (*vs.* sempre ereto a subereto), característica esta que se mantém, mesmo em condições de cultivo, conforme comentado pelo autor da espécie e também confirmada para espécimes mantidos em cultivo para o nosso estudo. Além disso, *S. belloi* tem a ocorrência limitada a *inselbergs* de floresta ombrófila densa montana, na região serrana do Espírito Santo, enquanto *S. funebris* ocorre em *inselbergs* de floresta estacional semidecidual, entre 100-400m de altitude, no município de Cachoeiro de Itapemirim. Devido à inflorescência composta e ao pedúnculo recurvado, possui afinidade também *S. croceanus*, endêmica da região serrana do estado do Rio de Janeiro, podendo ser diferenciada pelo menor porte quando florida (83-89 *vs.* 100 cm alt.), pela lâmina linear-lanceola (*vs.* estreito-triangular), com ápice da lâmina agudo-apiculado (*vs.* acuminado-caudado), pedúnculo fortemente recurvado para baixo (*vs.* recurvado), com inflorescência sustentando maior número de flores (67-85 flores *vs.* 10-15), dentre outras.

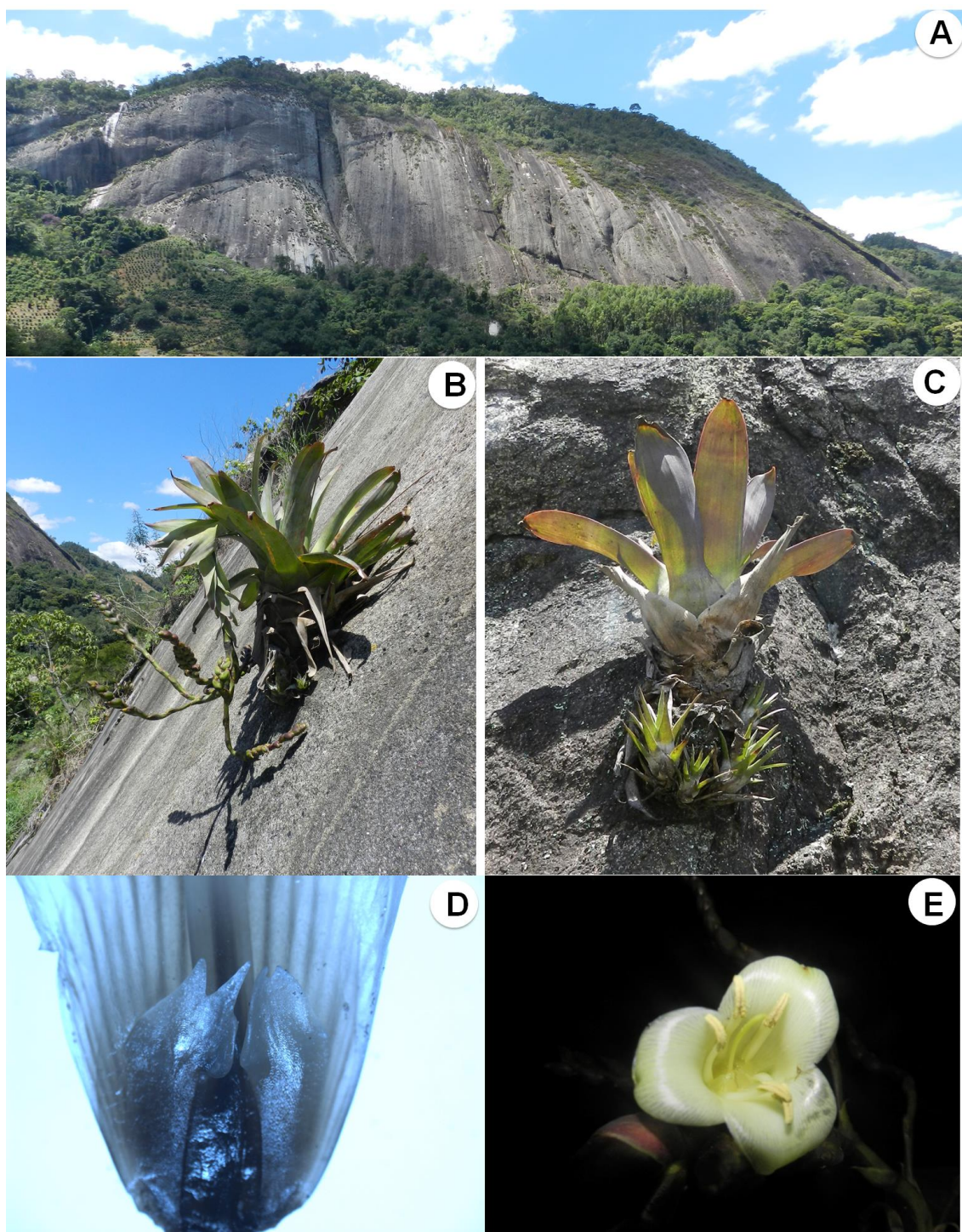


Figura 8. *Stigmatodon belloi* **A** localidade tipo em Venda Nova do Imigrante **B** hábito natural na parede e detalhe da inflorescência com o pedúnculo recurvado para baixo **C** propagação vegetativa através de brotações basais **D** detalhe dos apêndices petalares e **E** detalhe da corola com disposição dos estames e pistilo. Fotos D.R.Couto.

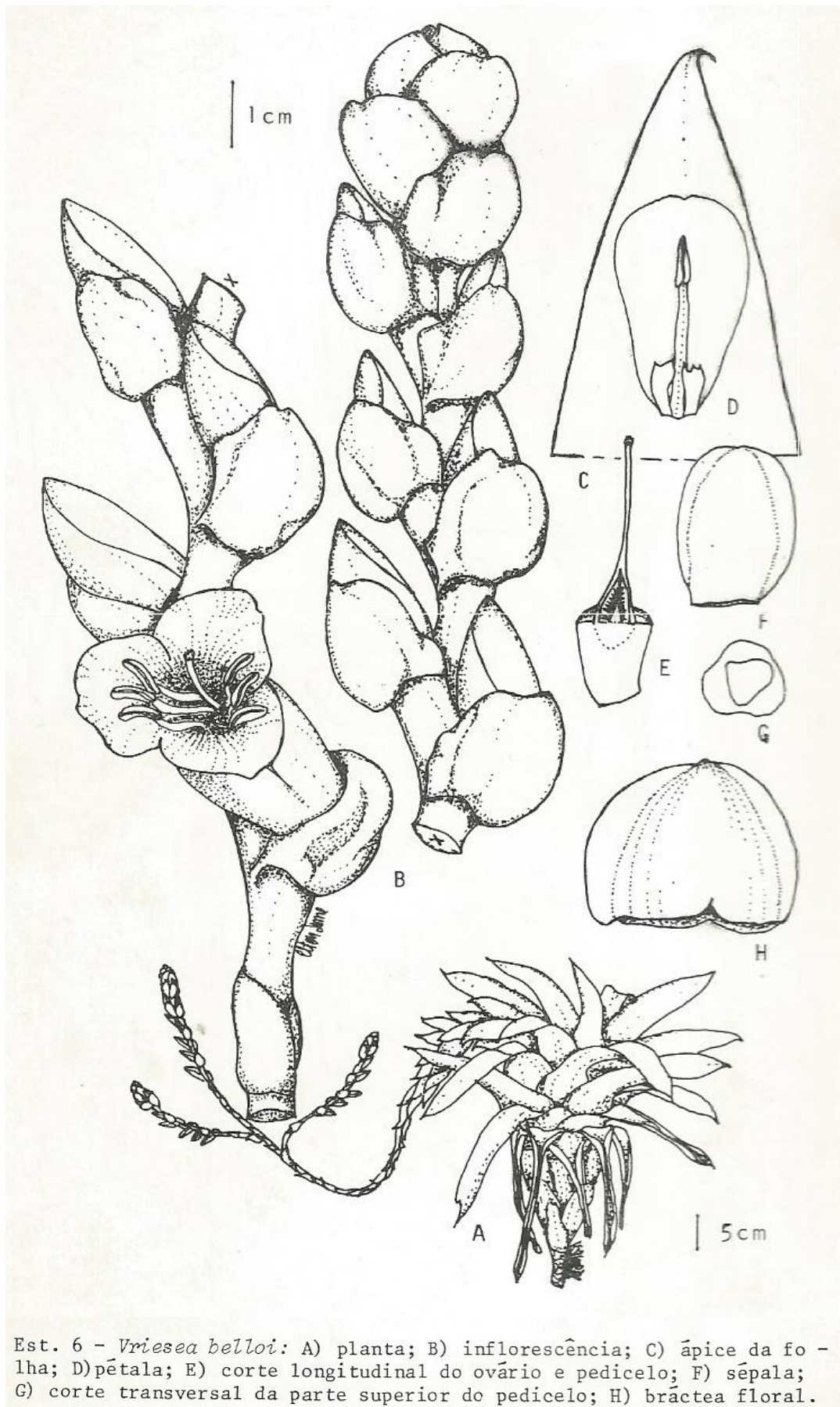


Figura 9. Prancha original de *S. belloii* (Bradea 16(5): 183. 1989).

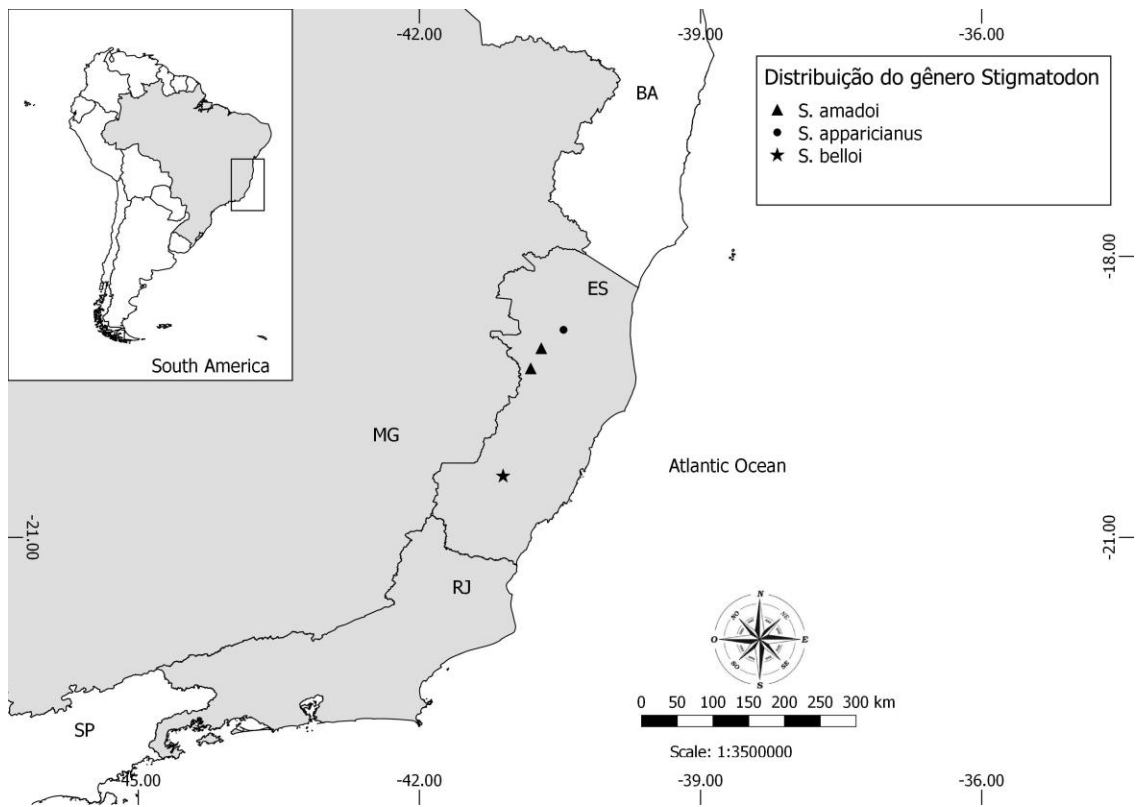


Figura 10. Mapa de distribuição geográfica de *Stigmatodon amadoi*, *S. apparicianus* e *S. belloi*.

4. *Stigmatodon bifidus* (Leme & L.Kollmann) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Vriesea bifida* Leme & L. Kollmann, Phytotaxa 177 (2): 89. 2014. Tipo: Brasil. Espírito Santo: Água Doce do Norte, Mai. 2008, E. Leme 7368, L. Kollmann, A. Fontana, M. Zanoni & O. Ribeiro (holótipo RB!).

Figuras 11, 16

PLANTA epilítica, ca. 65 cm de alt. quando florida. CAULE longo-reptante. FOLHAS 17 em número, rosuladas, suberetas, espessamente coriáceas; roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* oboval, 10,5-12 × 7-7,5 cm, castanha, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* estreito-triangular, ápice acuminado-caudado, levemente recurvado, margens truncadas, ca. 1 mm de espessura, 15-16 cm de compr., 4-4,3 cm de larg. na base, verde, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso em ambas as faces, com tricomas obscurecendo totalmente a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA simples, subereta, ca. 25 cm de compr.; *pedúnculo* subereto, ca. 36 cm de compr., 0,5-0,7 cm de diâm., verde-escuro a púrpureo, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores subfoliáceas, superiores ovais, ápice agudo, 30-35 × 23 mm, eretas, mais longas a igualando os entrenós, estramíneos em direção ao ápice, indumento lepidoto branco em direção ao ápice, fortemente nervado-sulcado na antese; *raque* levemente geniculada, quase reta, entrenós 20-30 mm verde a púrpurea, glabra, sustentando ca. 9 flores; *brácteas florais* orbiculares, ápice obtuso, 25-30 × 25-30 mm, não carenadas, mais curta que a sépala, laxas, secundas com as flores antes e na antese, coriáceas, lustrosas em direção à base, nervado-sulcadas na antese, estramíneas, indumento lepidoto branco na face abaxial, ápice glabro. FLORES 4-4,5 cm de compr., com mucilagem incolor abundante, laxas, com odor de alho, secundas na antese; *pedicelo* ca. 8 mm de compr.; *sépalas* elípticas, simétricas, ápice obtuso-emarginado, 21 × 13-14 mm, sem carena, livres, coriáceas, carnosas na base, verdes com ápice vinoso, glabras na face abaxial, indumento lepidoto esparso na face adaxial; *pétalas* obovais, simétricas, ápice arredondado-emarginado, recurvado, 34-36 × 20 mm, livres, esverdeadas, glabras, formando corola campanulada, ca. 30 mm de diâmetro; *apêndices petalares basais*, ápice bifido-caudado, 9 × 2,5-3 mm, adnatos às pétalas por 3-4 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, 22-23 × 1-1,5 mm, alvos; *anteras* ca. 8 mm de compr., dorsifixas próximo da base; *óvulos* caudados; *estigma* tubo-laciniado. FRUTO não visto.

Fenologia: Observada em flor no mês de Maio.

Etimologia: Em alusão ao apêndice petalar bifido-caudado da espécie.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon bifidus* é endêmica do Espírito Santo, conhecida até o presente somente para a localidade tipo, no município de Água Doce do Norte, localidade de Morro da Torre, onde vegeta em paredes verticais de *inselbergs* graníticos de floresta estacional semidecidual, ca. 616 m de altitude, próximo da divisa com o estado de Minas Gerais.

Status de conservação: Até onde conhecemos, a espécie só possui registro para localidade tipo, com AOO muito restrita (4 km²), em uma matriz altamente antropizada por atividades agropecuárias e propensas a exploração geológica (exploração de rochas ornamentais), o que nos permitiu avaliar a espécie como “Criticamente em perigo” (CR B2ab (ii,iii)).

Comentários: No protólogo, *S. bifidus* é comparada com *S. apparicianus*, diferenciando principalmente pelas folhas cinéreas, pela inflorescência mais longa, com flores laxas na antese e apêndices petalíneos bifidos e caudados.

Na mesma obra que é publicada *S. bifidus* (Leme *et al.* 2014), os autores publicam *S. magnibracteatus*, para a mesma região e que também apresenta semelhança morfológica com *S. bifidus*. No entanto, *S. bifidus* se afasta de *S. magnibracteatus* principalmente, pelo pedúnculo ligeiramente maior (36 cm *vs.* 32 cm), pelas brácteas superiores do pedúnculo menores (30-35 × 23 mm *vs.* 50-65 × 30 mm), excedendo ou igualando os entrenós (*vs.* distintamente superando os entrenós), laxas (*vs.* imbricadas), pela inflorescência maior (25 *vs.* 19 cm compr.), sustentando menor quantidade de flores (9 *vs.* 13), com entrenós maiores (20-30 *vs.* 10-15 cm), pelo ápice das brácteas florais obtuso (*vs.* agudo), laxas (*vs.* imbricadas), pelas flores laxas (*vs.* congestas) e pelos apêndices petalíneos bifido-caudado (*vs.* bidentado-caudado).

As características morfológicas de *S. bifidus*, como presença de lâminas espessamente coriáceas, com margens truncadas, tricomas densos obscurecendo totalmente ou parcialmente a coloração das lâminas, inflorescência simples, dentre outras (ver comentários em *S. apparicianus*), inserem a espécie no complexo “*S. apparicianus*”.



FIGURE 18. *Vriesea bifida* (Leme 7368 et al.). A. Habit. B. Leaf rosette. C. Details of the stigma blades. D. Distal segment of the inflorescence and flower. E. Proximal segment of the inflorescence. F. Details of the stamens. G. Floral bract at anthesis. H. General view of the rupicolous population at type locality. I. Details of the population at type locality.

Figura 11. Prancha original de *Stigmatodon bifidus* (Phytotaxa 177 (2): 90. 2014).

5. *Stigmatodon brassicoides* (Baker) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Tillandsia brassicoides* Baker, Journal of Botany, British and Foreign 26: 12. 1888; *Vriesea brassicoides* (Baker) Mez, Monogr. Phan. 9: 598. 1896, *pro syn.* (Barfuss *et al.* 2016). Tipo: Brasil. Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, Corcovado, Burchell 1393 (holótipo K!).

Figuras 12, 13, 16

PLANTA epilítica, 18-40(-58) cm de alt. quando florida, propagando-se por brotações basais. CAULE longo-reptante, 7-12 cm compr. FOLHAS 15-28 em número, rosuladas, suberetas a reflexas, coriáceas; roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* elíptico-oblonga a suborbicular, 8-11 × 4,5-6,5 cm, castanho-escuro a castanho, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* estreito-triangular, retorcida, ápice acuminado-caudado, fortemente recurvado para trás, espiralando-se, margens truncadas, com menos de 0,5 mm de espessura, 10,7-16,5 cm de compr., 1,5-2,8 cm de larg. na base, verde-vinoso a verde com presença de máculas purpúreas, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso em ambas as faces, mais denso na face adaxial, tricomas não obscurecendo a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA simples, ereta a subereta, (4-)12-17 cm de compr.; *pedúnculo* ereto a subereto, 14-27(-35) cm de compr., 3,28-5 mm em diâm., verde com pequenas máculas vinosas, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas, superiores ovais a elípticas, ápice agudo, 17-25 × 12-17 mm, eretas, mais curtas que os entrenós, coriáceas, vinosas, indumento lepidoto na face adaxial, não nervado-sulcadas na antese; *raque* geniculada a flexuosa, entrenós 17-23 mm, verde, glabra, sustentando 3-8 flores; *brácteas florais* largo-ovais a suborbitulares, ápice obtuso-apiculado, 18-25 × 12-25 mm, mais curtas que as sépalas, sem carena, secundas com as flores na antese, coriáceas, lisas, vinosas, glabras na face abaxial, indumento lepidoto denso na face adaxial. FLORES 3,5-5,9 cm de compr., com mucilagem incolor, laxas, com odor de alho, secundas na antese; *pedicelo* ca. 8 mm de compr.; *sépalas* elípticas, simétricas, ápice obtuso, 24-33 × 14-16 mm, sem carenas, livres, coriáceas e carnosas próxima a base, verdes, glabras na face abaxial, indumento lepidoto esparso na face adaxial; *pétalas* obovais, simétricas, ápice obtuso, levemente recurvado na antese, ca. 51 mm compr., livres, alvacentas, glabras, formando corola campanulada; *apêndices petalares basais*, ápice agudo; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, alvos; *anteras* ca. 18 mm de compr., dorsifixas próximo da base; *óvulos* caudados; *estilete* ca.

50 mm de compr.; *stigma* tubo-laciniado. FRUTO cápsula septicida, fusiforme, 35 mm compr., castanho *in sicco*. SEMENTES 17-20 x 0,9 mm, bege, coma basal 14 mm compr., bege; coma apical curto-apiculado, 2,2 mm compr., castanho.

Material examinado: RIO DE JANEIRO: Rio de Janeiro, Pedra da Gávea, fl., 8.IV.1952, L.B.Smith 6430 *et al.* (NY), Ibidem, fl., 24-X-1968, E.Pereira 10736 (HB); Ibidem, fl., 21.X.1968, E.Pereira 10736 (HB); Ibidem, fr., 1.I.1967, E.Pereira 10508 (HB); Ibidem, fl., fr., 8.IV.1952, L.B.Smith 6430 (R); Ibidem, fr. pass., 23.V.2007, C.França 08 (R); Ibidem, fr., 26.V.2007, C.França 12 (R); Ibidem, s.f., 10.V.1967, D.Sucre 1627 (RB); Ibidem, fl., 2004, R.Faria 20 (RB); Ibidem, fl., fr., 6.III.2016, C.Baez 536, L.Paula, L.Azevedo & F.Silva (RB); Ibidem, fl., 2004, R.Faria 20 (RB); Ibidem, Pedra Bonita, fl. cult., 10.X.1997, R.Oliveira s.n. (HB).

Fenologia: Floresce durante boa parte do ano, especialmente entre abril e outubro.

Etimologia: não há uma explicação do autor para a escolha do epíteto, embora *Brassi* (= Brassicaceae – couve, brócolis) e *oides* (= semelhante), talvez denotassem uma semelhança ou característica com alguma Brassicaceae.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon brassicoides* é endêmica de *inselbergs* litorâneos da cidade do Rio de Janeiro, estando confinado em grandes penhascos na Pedra da Gávea, Corcovado e Pedra Bonita, onde forma população esparsa, com indivíduos formando pequenos agrupamentos.

Status de conservação: A espécie já havia sido avaliada por Forzza *et al.* (2013), na categoria “Em Perigo”. No entanto, com análise mais detalhada da distribuição da espécie, verificamos que a mesma possui uma EOO mais restrita (5,17 Km²) e AOO (12 Km²), embora as ameaças sugeridas por Forzza *et al.* (2013) sejam corroboradas (declínio contínuo da qualidade de hábitat, pelos efeitos da proximidade com centros urbanos em áreas com intensa visitação por turistas e atividades de escalada). Desta forma, propomos a classificação de *S. brassicoides* na categoria “Criticamente em Perigo” (CR B1ab(iii)).

Comentários: Na obra original, *Tillandsia brassicoides* Baker (Baker, 1887), foi brevemente descrita, não sendo apresentada nenhuma ilustração para a espécie. Posteriormente, Mez (1895) ao transferir a espécie para *Vriesea brassicoides* (Baker) Mez, o autor amplia levemente a descrição, que posteriormente é seguida por Smith & Downs (1977), com poucas alterações, mas que apresentam uma ilustração, muito pobre

em detalhes, em função da falta de caracteres reprodutivos presentes no tipo. Em todas as obras, os autores não tiveram acesso à flor completa (pétalas, estames, apêndices, estigma), assim como frutos e sementes, que são aqui descritos pela primeira vez.

Stigmatodon brassicoides apresenta proximidade morfológica com *S. goniorachis* e *S. costae*, ambas ocorrentes em *inselbergs* costeiros das cidades do Rio de Janeiro e Niterói. De ambas, pode ser distinguida facilmente pelo menor porte quando florida (18-40 cm *vs.* > 60 cm alt.), pelas lâminas espiraladas (*vs.* não espiraladas), como o ápice fortemente recurvado para trás (*vs.* levemente recurvado), apresentando menor comprimento (10,7-16,5 cm *vs.* > 18 cm), de coloração verde-vinoso com máculas purpúreas (*vs.* verdes) e pela inflorescência que sustenta menor número de flores (3-8 *vs.* >14).



Figura 12. *Stigmatodon brassicoides* **A** localidade tipo em *inselberg* litorâneo da cidade do Rio de Janeiro – Pedra da Gávea **B** hábito natural na parede e detalhe da inflorescência ereta **C** detalhe da corola. Fotos **A.** A.F.Costa, **B.** F.P.Uribbe, **C.** B.Dunstan.

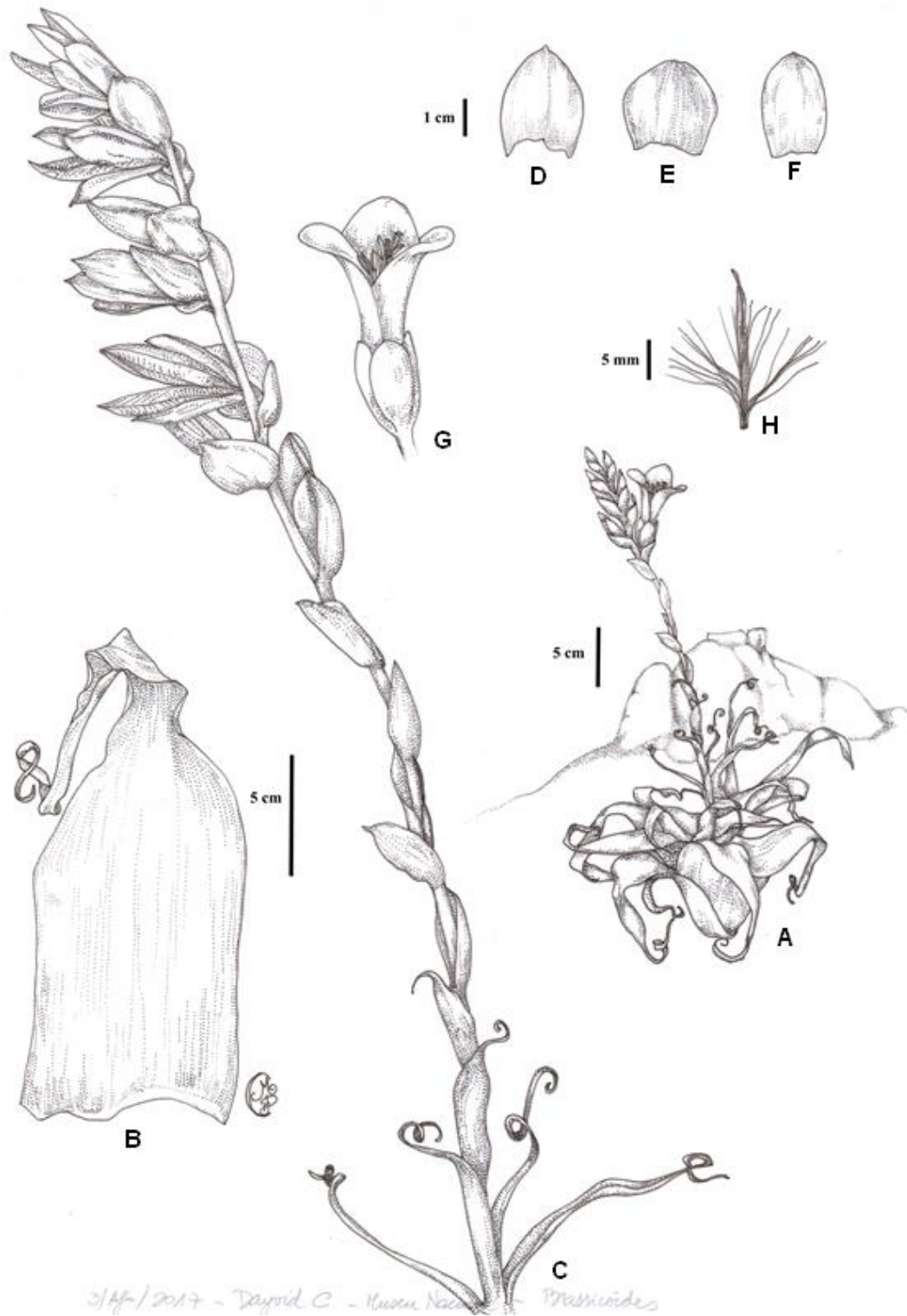


Figura 13. *Stigmatodon brassicoides*. A hábito B folha C pedúnculo e inflorescência D bráctea do pedúnculo E bráctea floral F sépala G flor H semente.

6. *Stigmatodon costae* (B.R. Silva & Leme) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Vriesea costae* B.R.Silva & Leme, J. Bromeliad Soc. 51(4): 147. 2001. Tipo: Brasil. Rio de Janeiro: Niterói, Parque Estadual da Serra da Tiririca, Praia de Itacoatira, Pedra do Costão, Camaleão, about 200 m above sea level, Jun. 2000, B.R.Silva 115, E.Leme 4926 & A.S.Garcia, fl. cult. Dec. 2000 to Feb. 2001 (holótipo HB!).

Figuras 14, 15, 16

PLANTA epilítica, (20-)61-70 cm de alt. quando florida, propagando-se por brotações basais ou axilares. CAULE longo-reptante, 5-24 cm compr. FOLHAS 25-30 em número, rosuladas, suberetas, subcoriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* elíptica, 9-11 × 6-8,5 cm, castanha, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* estreito-triangular, ápice acuminado-caudado, margens não truncadas, menos de 0,5 mm de espessura, 18-24 cm de compr., 2-4 cm de larg. na base, verde-clara com uma fina linha purpúrea na margem, sem cera epicuticular, indumento lepidoto branco denso a esparso em ambas as faces, podendo alguns indivíduos apresentar a face abaxial glabra, com tricomas não obscurecendo totalmente a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA simples, subereta, ascendendo para o ápice, 20-30 cm de compr.; *pedúnculo* subereto, 25-38 cm de compr., ca. 0,7 cm em diâmetro, verde-claro, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas a subfoliáceas, ápice apiculado, recurvado, ca. 38 x 16 mm, superiores obovais, ápice agudo-apiculado, ca. 25 × 20 mm, eretas, mais curtas que os entrenós, inferiores verde-claras, superiores verde-claras com ápice purpúreo-escuro, indumento lepidoto na face abaxial, não nervado-sulcadas na antese; *raque* geniculada a flexuosa, levemente angular, entrenós ca. 15 mm, verde, glabra, sustentando 18-25 flores; *brácteas florais* orbiculares, ápice obtuso-emarginado, 17-24 × 14,5-20 mm, mais curtas que as sépalas, sem carena, secundas com as flores na antese, coriáceas, carnosas na base, fortemente côncavas e gibosas, lisas, verdes na base e vinosas em direção ao ápice, glabras na face abaxial, indumento lepidoto inconspícuo branco na face adaxial. FLORES ca. 4,5 cm de compr., com mucilagem incolor, laxas, com odor de alho, secundas na antese; *pedicelo* 6-10 mm compr.; *sépalas* oblongo-obovais, simétricas, ápice obtuso-emarginado, 20-22 × 15-16 mm, sem carena, livres, coriáceas, verde-amareladas ou inteiramente verdes com margem castanho-vinosa próximo ao ápice, indumento lepidoto inconspícuo na face adaxial, glabras na face abaxial; *pétalas* obovais, simétricas, ápice emarginado,

recurvado na antese, ca. 40 × 20 mm, livres, verde-amareladas, glabras, formando corola campanulada, ca. 25 mm de diâm.; *apêndices petalares basais* obovados, subsimétricos, ápice fimbriado, 7-9 × 3 mm, adnatos às pétalas por ca. 5 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, ca. 30 x 2 mm, alvos; *anteras* ca. 6(-30) mm de compr., dorsifixa próximo da base; *óvulos* caudados; *estilete* ca. 1,2 cm de compr.; *estigma* tubo-laciniado. FRUTO cápsula septicida, fusiforme, ca. 26 mm de compr., castanho *in sicco*; sementes não vistas.

Material examinado: RIO DE JANEIRO: Niterói, Parque Estadual da Serra da Tiririca, *inselberg* Costão do Itacoatiara em face vertical, fr. pass., 12-V-2016, D.R.Couto 3296 & B.Paixão-Souza (R).

Fenologia: No protólogo, em condições de cultivo a espécie floresceu entre dezembro e fevereiro, mas em campo, foram observadas plantas em floração até o final de abril.

Etimologia: O nome homenageia a botânica Dra. Andrea Ferreira da Costa, pesquisadora do Museu Nacional do Rio de Janeiro que durante anos vem se dedicando ao estudo da sistemática do gênero *Vriesea*, orientado diversas monografias, dissertações e teses com o gênero e a família Bromeliaceae.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon costae* apresenta uma distribuição limitada a inselbergs litorâneos do município de Niterói, sendo endêmica da localidade de Itacoatiara, dentro dos limites do Parque Estadual da Serra da Tiririca.

Status de conservação: Apesar de sua população estar resguardada dentro de uma Unidade de Conservação, a espécie tem uma AOO de apenas 4 km² e uma distribuição muito restrita (EOO < 100 Km²), sendo a localidade a única situação de ameaça, já que a espécie está sujeita à redução contínua da qualidade do hábitat devido aos efeitos diretos e indiretos da expansão urbana, *S. costae* foi avaliada como “Críticamente em perigo” (CR B12ab(iii)+2ab(iii)).

Comentários: Até o presente estudo, não foi possível complementar a descrição de *S. costae* pois só foram coletados materiais no final do período de frutificação, na localidade tipo. Desta forma, não foi possível examinar em maiores detalhes, as características das flores. Os dados relativos às pétalas, androceu e gineceu foram obtidos a partir da obra original (Leme & Silva 2001). Em sua descrição, a espécie foi comparada morfológicamente com *S. goniorachis*, seu parente mais próximo, e que

apresenta grande proximidade, o que causa muita confusão na determinação dos táxons (Mauad *et al.* 2016). Na obra original, os autores utilizaram como características para diferir as espécies, as folhas verde-claras, que se apresentam glabras abaxialmente, pelas brácteas florais mais curtas, pelos apêndices petalíneos com um ápice laciniado, e pelos lóbulos do estigma crenulado. A partir de nossas observações, com um maior número de espécimes, foi possível complementar a descrição e estabelecer outros caracteres que são igualmente importantes para delimitar *S. costae*. Observamos que caracteres da lâmina são importantes, pois além da coloração verde-claro que pode ser observada a longas distâncias, esta também apresenta consistência subcoriácea (*vs.* fortemente coriácea), com ápice acuminado-caudado (*vs.* agudo), não apresentando faixas transversais de tricomas em nenhuma das faces (*vs.* presença de faixas transversais conspícuas principalmente na face adaxial), além de apresentarem o pedúnculo subereto (*vs.* variando de subereto, recurvado e pendente), ligeiramente menor (25-38 cm *vs.* 39-48 cm de compr.), apresentando flores um pouco mais longas (4,5 cm *vs.* 3,5 cm), com sépalas oblongo-obovais (*vs.* elípticas a ovais), mais longas (40 × 20 mm *vs.* 28 × 13 mm), assim como os apêndices (7-9 mm compr. *vs.* 4-6 mm). No entanto, através da observação de um maior número de espécimes, foi constatada que o indumento das lâminas não é uma boa característica para separar as espécies, visto que os indivíduos que coletamos, apresentaram a face abaxial subdensamente lepidota.

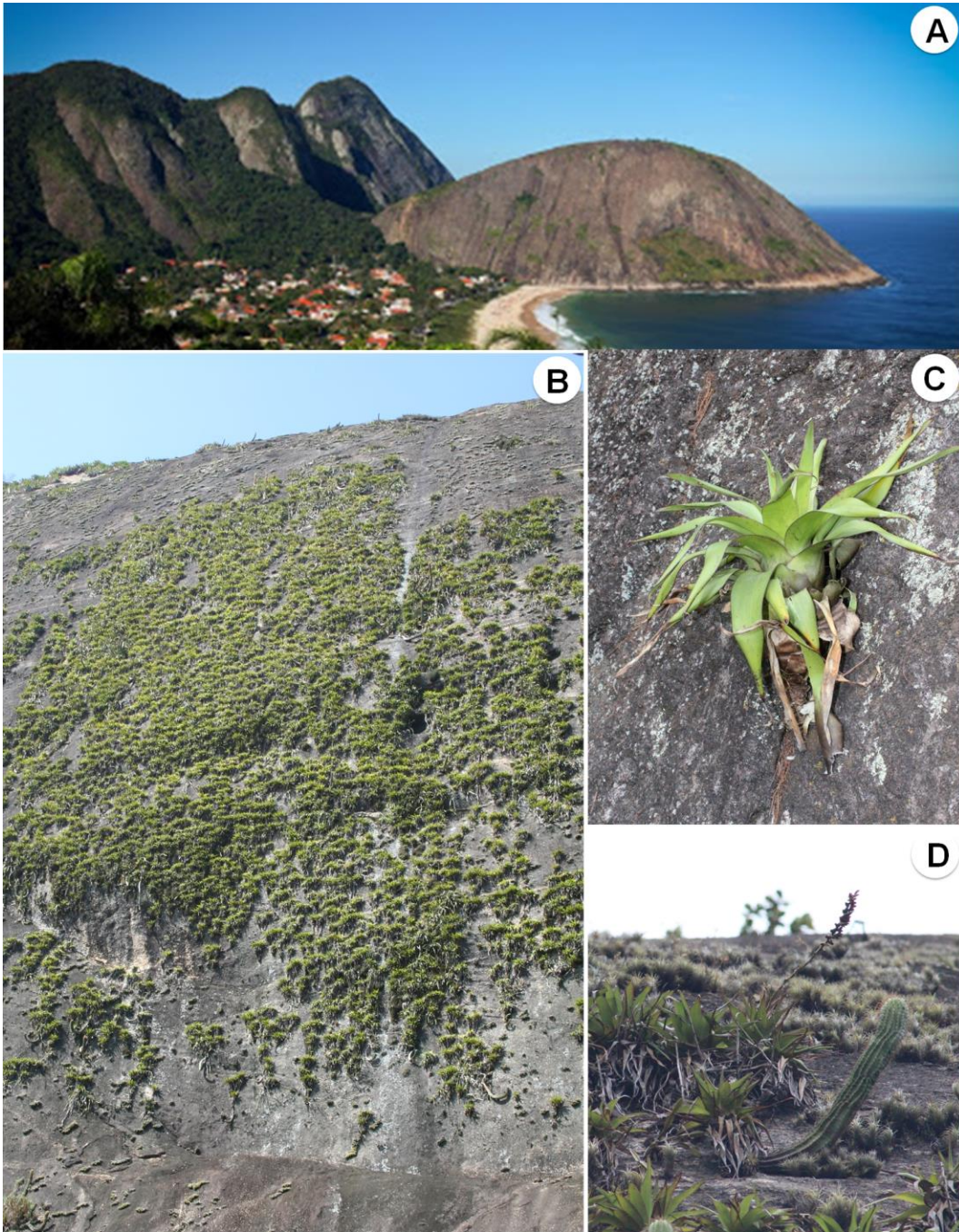


Figura 14. *Stigmatodon costae* **A** localidade tipo em *inselberg* litorâneo em Itacoatira, Parque Estadual da Serra da Tiririca, Niterói **B** população em face vertical do *inselberg* **C** hábito **D** indivíduo em floração com *Coleocephaloscereus fluminensis* (Miq.) Backeb. e *Tillandsia araujei* Mez. Fotos **A**. Google, **B**. e **C**. D.R.Couto e **D**. B.Paixão-Souza.

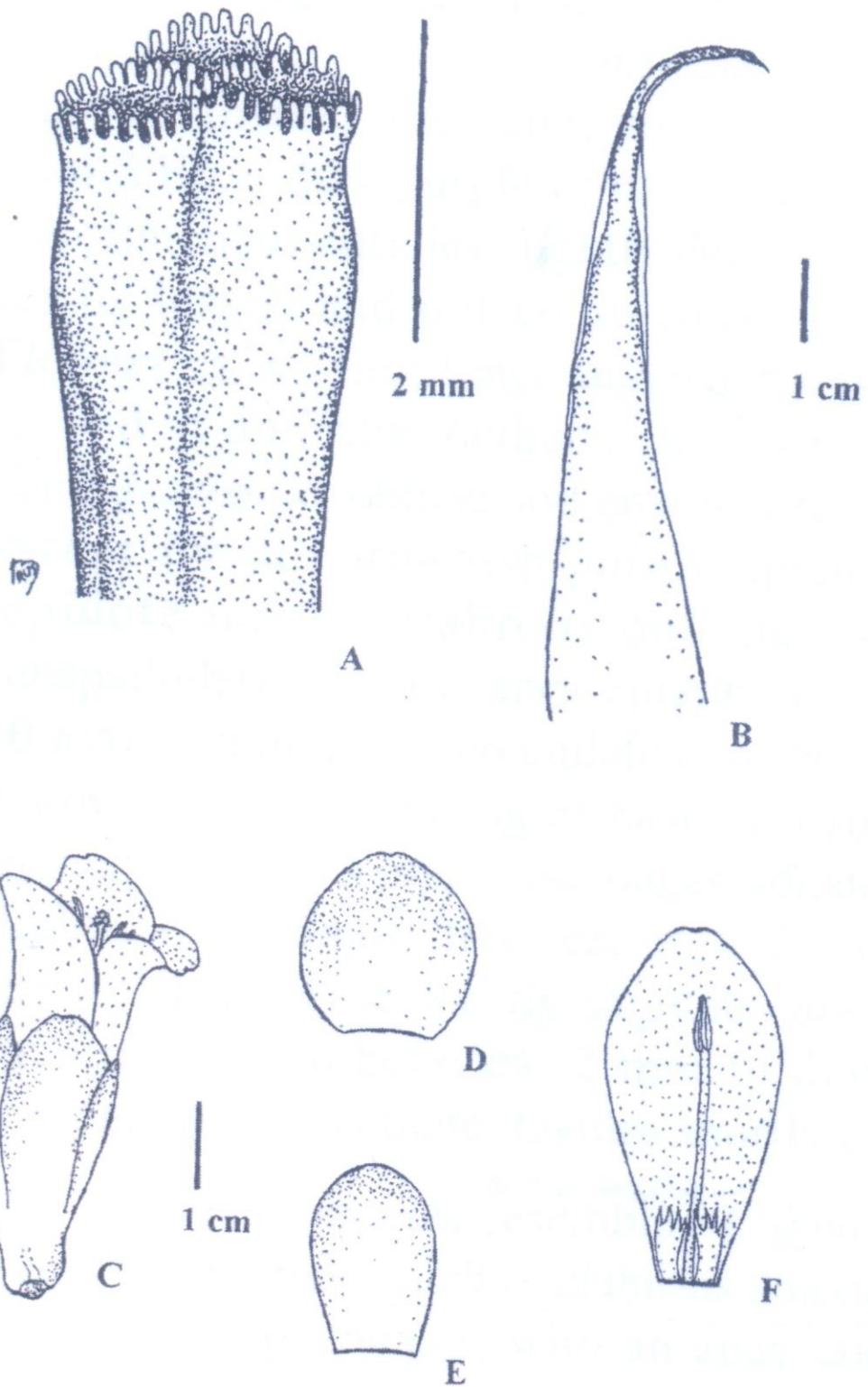


Figura 15. Prancha original de *S. costae* (J. Bromeliad Soc. 51(4): 152. 2001).

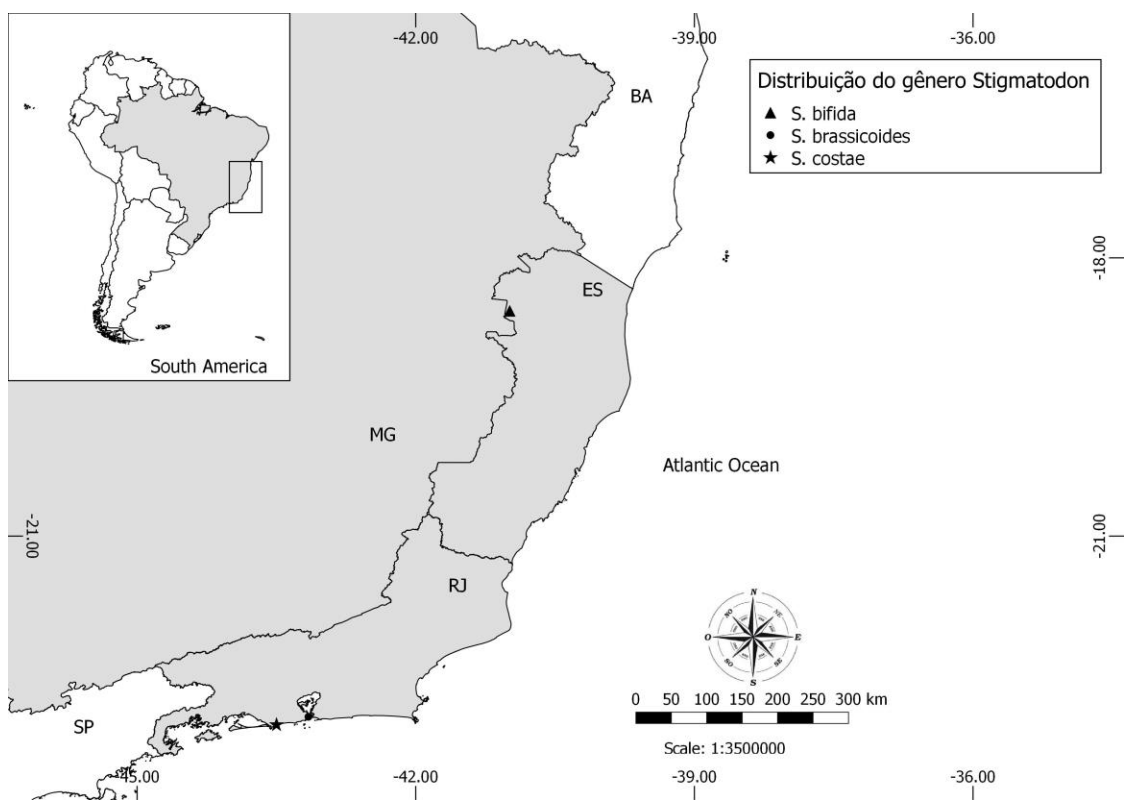


Figura 16. Mapa de distribuição geográfica de *Stigmatodon bifidus*, *S.brassicoides* e *S. costae*.

7. *Stigmatodon croceanus* (Leme & G.K.Br.) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Vriesea croceana* Leme & G.K.Br., Vidalia 2(1): 8. 2004. Tipo: Brasil. Rio de Janeiro: Santa Maria Madalena, Nov. 1988, G.Croce & J.Gastin s.n. (holótipo HB!).

Figura 19

PLANTA epilítica, ca. 100 cm alt. quando florida. CAULE não visto. FOLHAS ca. 25-30 em número, rosuladas, suberetas, subcoriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* elíptica, ca. 20 × 13 cm, castanha em direção à base, esverdeada em direção ao ápice, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* estreito-triangular, ápice acuminado-caudado, levemente recurvado, margem com menos de 1mm de espessura, ca. 30 cm de compr., ca. 7,5 cm de larg. na base, verde-acinzentada com margens vermelho-escuras, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso em ambas as faces, tricomas obscurecendo parcialmente a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA composta, subereta, ca. 40 cm de compr.; *pedúnculo* recurvado, ca. 45 cm de compr., 15 mm em diâm., verde, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas, imbricadas, superiores ovais, ápice caudado, ca. 60 × 40 mm, suberetas, mais longas que os entrenós, verdes, não nervado-sulcadas, indumento lepidoto esparso branco; sustentando de 10 a 15 flores; *raque* geniculada, entrenós 8,5-10 mm., 2-3 ramos (incluindo os terminais), ascendendo em direção ao ápice, 25-35 cm de compr., verde, glabra, sustentando 10 a 15 flores; *bráctea primária* oval, ápice longo-caudado, ca. 45 × 30 mm, sem carena, subereta, coriácea, lisa, verde, indumento lepidoto esparso em ambas as faces; *brácteas estéreis* ovais, ápice obtuso, levemente apiculado, 23-24,7 × 20-29 mm, indumento lepidoto branco na face adaxial, indumento esparso na face abaxial, levemente carenadas, suberetas, coriáceas, lisas, verdes; *brácteas florais* suborbiculares, ápice obtuso, 35 × 40-45 mm, igualando as sépalas na antese, sem carena, eretas, coriáceas, carnosas próximo à base, lisas, verde-escuras, com ápice e margens vinho-escuros, indumento lepidoto esparso em ambas as faces. FLORES ca. 6 cm de compr., com mucilagem incolor, laxas, odor não perceptivo, secundas na antese; *pedicelo* ca. 10 mm de compr.; *sépalas* elípticas, simétricas, ápice obtuso-emarginado, 30 × 25-27 mm, livres, sem carena, coriáceas, espessamente carnosas próximas à base, verde-escuras com margens e ápice purpúreos, indumento lepidoto esparso branco na face adaxial, glabras na face abaxial; *pétalas* estreito-ovais, simétricas, ápice emarginado, recurvado, ca. 50 × 24 mm, livres, verde-amareladas, glabras formando

corola campanulada; *apêndices petalares basais* estreitamente subspatulado, ápice acuminado a irregularmente acuminado-dentado assimétricos, ca. 17×4 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, alvos; *anteras* ca. 11 mm de compr., dorsifixas próximo da base; *óvulos* caudados; *estigma* tubo-laciniado, 1,5 mm de diâmetro. FRUTO não visto.

Fenologia: Em cultivo, a espécie foi observada em flor no mês de novembro.

Etimologia: Em homenagem ao coletor da espécie e colecionador de Bromélias Giorgio Croce, da cidade de Nova Friburgo, Rio de Janeiro.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon croceanus* é endêmica da região serrana do estado do Rio de Janeiro, município de Santa Maria Madalena, onde vegeta faces verticais e inacessíveis de *inselbergs* graníticos de floresta ombrófila densa da Mata Atlântica.

Status de conservação: As informações que temos sobre *S. croceanus* é inadequada para fazer uma avaliação direta ou indireta do risco de extinção com base em sua distribuição conhecida ou status populacional. Desta forma, a presente espécie foi classificada como “Deficientes de Dados” (DD).

Comentários: *Stigmatodon croceanus* foi descrito a partir de materiais coletados em *inselbergs* nos arredores da cidade de Santa Maria Madalena, sem referência exata da localidade (Leme & Brown 2004). A espécie é morfologicamente relacionada à *S. funebris*, diferindo principalmente pela lâmina estreito-triangular (*vs.* sublinear a triangular), apresentando ápice acuminado-caudado (*vs.* agudo-apiculado), de coloração verde-acinzentado com margens vermelho-escuro (*vs.* verde-purpúreo), sem presença de cera epicuticular (*vs.* cera epicuticular alva presente), pelo pedúnculo fortemente curvado (*vs.* ereto a subereto), brácteas maiores (60×40 *vs.* 47×30 mm), pela menor quantidade de ramos na inflorescência (2-3 *vs.* 3-6 em número), com menor quantidade de flores (até 15 *vs.* > 26 flores), pelas brácteas florais maiores ($35 \times 40-45$ *vs.* $18 \times 21,5$ mm), sépalas ligeiramente mais longas (ca. 30 mm *vs.* 25 mm), e pelos apêndices pétalíneos mais longos (cerca de 17 mm *vs.* 11 mm).

8. *Stigmatodon euclidianus* (Leme & G.K.Br.) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Vriesea euclidiana* Leme & G.K.Br., Rodriguésia 61(1): 57. 2010. Tipo: Brasil. Espírito Santo: Colatina, Itapina, Jun. 2003, fl. E. Colnago s.n. (holótipo RB!; isótipo RB!).

Figuras 17, 19

PLANTA epilítica, 60-107 cm de alt. quando florida, propagando-se por brotações basais ou axilares. CAULE longo-reptante, ca. 30-50 cm compr. FOLHAS 15-20 em número, rosuladas, suberetas, reflexas na antese, espessamente coriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* oval-elíptica, 11-16 × 9-12 cm, castanho-escuro, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* estreito-triangular, ápice agudo a acuminado-caudado, canaliculado em direção à base, margens truncadas, 1-2 mm de espessura, 25-33,5 cm de compr., 4,5-8 cm de larg. na base, verde, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso cinéreo em ambas as faces, tricomas obscurecendo totalmente a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA simples, ereta a subereta, (20-)30-45 cm de compr.; *pedúnculo* ereto, 30-65 cm de compr., 0,8-1,1 cm em diâm., verde, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores subfoliáceas, ápice agudo-atenuado, retorcido para trás, superiores ovais, ápice agudo-obtuso a acuminado-caudado, 35-45 × 20-25 mm, eretas, mais longas que os entrenós, imbricadas, coriáceas, castanhas para a base, estramíneas próximo ao ápice, glabras na base com indumento lepidoto branco próximo ao ápice na face adaxial, fortemente nervado-sulcado na antese; *raque* angular a levemente geniculada, entrenós (10-)18-23(-13) mm, verde com manchas vinosas, glabra, sustentando 15-24 flores; *brácteas florais* largo-ovais a ovais, ápice obtuso a agudo-acuminado, 30-35 × 25-30 mm, mais curtas que as sépalas, sem carena, secundas com as flores na antese, coriáceas, lustrosas em direção à base, nervado-sulcadas na antese, esverdeadas próximo a base antes da antese, estramíneas após a antese, glabras na base, com indumento lepidoto denso branco próximo ao ápice. FLORES 4,7-5,1 cm de compr., com mucilagem incolor abundante, laxas, com odor de frutas, secundas na antese; *pedicelo* 5,7-10 mm compr.; *sépalas* obovais a oblongo-elípticas, simétricas, ápice obtuso-emarginado, 22-32 × 15-18 mm, sem carena, livres, coriáceas e carnosas próximo a base, verdes com margens e ápice avermelhado, glabras na face abaxial, indumento lepidoto na face adaxial; *pétalas* obovais, simétricas, ápice emarginado, recurvado na antese, 35-42 × 19-21,3 mm, livres, branco-esverdeadas, glabras, formando corola campanulada, 23-35 mm em diâm.; *apêndices petalares basais* subespatulados ou obovados, ápice irregularmente longo-dentados ou bífidos,

13-14,3 × 3-3,6 mm, adnatos às pétalas por 6-8,7 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, 18,5-25 × 1,2-1,7 mm, alvos; *anteras* (7-)9,9-11,3 mm de compr., dorsifixas próximo da base; *óvulos* caudados; *estilete* 20-24 mm compr.; *estigma* tubo-laciniado. FRUTO não visto.

Material examinado: ESPÍRITO SANTO: Colatina, Itapina, *inselberg* em pastagem vertical, fr.pass., XI-2013, D.R.Couto 2882; I.M.Kessous; T. Mota & B. Paixão-Souza (R); Ibidem, vegetando em *inselberg* isolado em pastagem, fl. in. cult. I-2016, D.R.Couto 3298 et al. (R).

Fenologia: Flores em junho a setembro. Em cultivo floresceu entre dezembro e fevereiro.

Etimologia: O nome homenageia o coletor Euclídio José Colnago.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon euclidianus* possui distribuição muito restrita em *inselbergs* graníticos de floresta estacional semidecidual na região centro-oeste do estado do Espírito Santo, vegetando principalmente em faces verticais e de difícil acesso. A espécie é conhecida apenas para localidade tipo, próximo ao Rio Doce, na região de Itapina, em meio a uma matriz muito antropizada principalmente pela criação extensiva de gado. Também, foi observado junto da população, presença de caprinos que estão forrageando intensamente a vegetação rupestre, principalmente exemplares de *Vellozia* aff. *plicata* Mart. (Velloziaceae), *Trilepis lhotzkiana* Nees (Cyperaceae), *Selaginella* sp. (Selaginellaceae), *Pseudolaelia* sp. (Orchidaceae) além de Asteraceae, Arecaceae e outras angiospermas, mas que na oportunidade, não foram observados vestígios de pastoreio em indivíduos de *S. euclidianus*. A presença de caprinos criados em *inselbergs* é uma atividade muito comum no estado do Espírito Santo, mas os impactos causados por estes vertebrados sobre a flora nativa em ambientes naturais são muito severos e muitas vezes irreversíveis (Silva & Alves 2011). A presença destes animais em ambientes frágeis e de baixa resiliência, como os *inselbergs*, onde ocorrem centros de diversificação de muitas linhagens endêmicas, deveria ser fortemente coibida pelos órgãos ambientais, como forma de proteger o rico patrimônio genético e ameaçado destes ambientes.

Status de conservação: A espécie é conhecida apenas por amostras coletadas na localidade tipo, composta por vários indivíduos que formam grandes agrupamentos. No entanto, estima-se que não existam mais de 2.500 indivíduos maduros na natureza e seu

aspecto “prateado”, que chama a atenção, pode contribuir para a exploração deste táxon para uso em projetos paisagísticos. *S. euclidianus* ocupa uma área (AOO) de apenas 4 km², com distribuição muito restrita (EOO < 100 Km²), além de não possuir registros de ocorrência em unidades de conservação. A maior ameaça é a degradação do hábitat devido à extração de rochas graníticas, muito comum na região de ocorrência. Além disso, o *inselberg* onde ocorre a única população até o presente conhecida de *S. euclidianus* foi observado presença de caprinos, e estes podem em algum momento pastorear os indivíduos. Este *inselberg* situa-se em matriz antropizada por atividades agropecuárias, principalmente a criação extensiva de gado de corte e estão sujeitos a queimadas periódicas. Estes fatores causam o declínio contínuo da qualidade do hábitat. Por estas razões, a espécie foi avaliada como “Criticamente em perigo” (CR B1ab(iii)+2ab(iii)).

Comentários: *Stigmatodon euclidianus* foi relacionada morfológicamente à *Stigmatodon harrylutheri* do qual difere, principalmente, pela lâmina distintamente canaliculada em direção à base, pelas brácteas florais levemente mais curtas ou igualando as sépalas (*vs.* igual a 2/3 do comprimento de sépalas), com flores ligeiramente maiores (4,7-5 cm *vs.* ca. 4,5 cm compr.), com odor semelhante a frutas (*vs.* odor semelhante a alho), com sépalas obovais a oblongo-elípticas (*vs.* oblonga a oval), com ápice obtuso-emarginado (*vs.* arredondado), de cor verde, com margens e o ápice avermelhados (*vs.* verde-escuro) e pelos apêndices petalares subespatulados (*vs.* ovados), com corola ligeiramente maior (35 *vs.* 27 mm). A espécie também apresenta afinidade com *S. magnibracteatus*, do qual se afasta pela margem foliar podendo alcançar 2 mm de espessura (*vs.* até 1mm espessura), pela inflorescência mais longa (30-45 *vs.* 13-22 cm compr.), sustentando maior número de flores (15-24 *vs.* 10-13 flores), pelas brácteas florais não imbricadas (*vs.* imbricadas), de coloração estramínea (*vs.* castanho-avermelhado), pelo ápice das sépalas obtuso-emarginado (*vs.* obtuso-arredondado).

As características morfológicas de *S. euclidianus*, como presença de lâmina espessamente coriácea, com margens truncadas, tricomas densos branco-cinéreos que obscurecem totalmente ou parcialmente a coloração das lâminas que são verdes, inflorescência simples, brácteas florais fortemente nervado-sulcadas, dentre outras (ver comentários em *S. apparicianus*), inserem a espécie no complexo “*S. apparicianus*”.

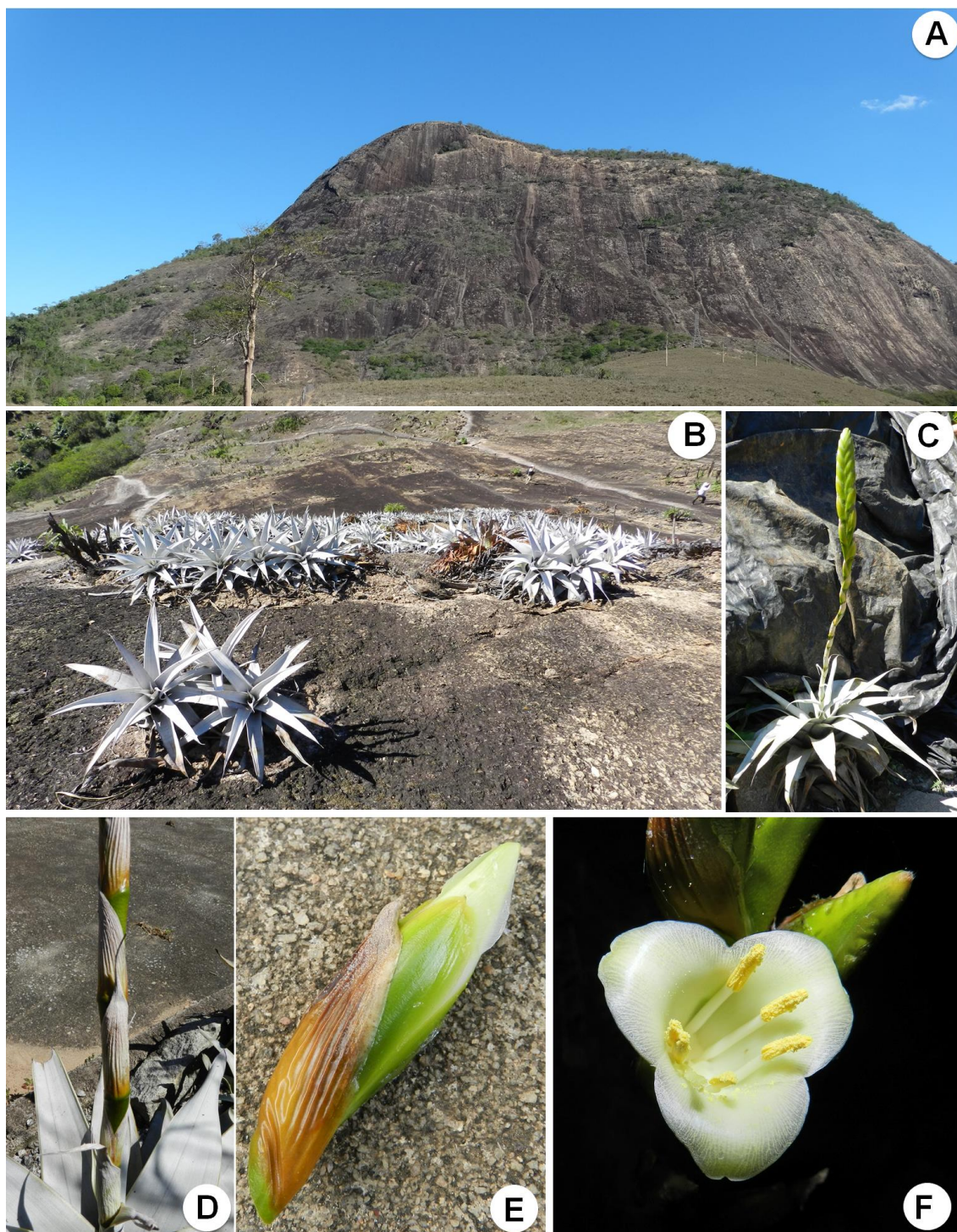


Figura 17. *Stigmatodon euclidianus* A localidade tipo em Itapina B hábito, evidenciando a formação de densa população C indivíduo florescendo *in cultivo* D detalhe das brácteas do pedúnculo E Flor F detalhe da corola e disposição dos estames. Fotos D.R.Couto.

9. *Stigmatodon fontellanus* (Leme & G.K.Br.) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Vriesea fontellana* Leme & G.K.Br., Vidalia 2(1): 6. 2004. Tipo: Brasil. Espírito Santo: Laranja da Terra, Jul. 1985, E.Leme, R.Menescal, R.Bello & R.A.Kautsky 692; fl. cult. Dec. 1995 (holótipo HB!).

Figuras 18,19

PLANTA epilítica, ca. 70 cm de alt. quando florida. CAULE não visto. FOLHAS 20-30 em número, rosuladas, suberetas a patentes, subcoriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* oboval, ca. 10 × 8 cm, castanho-escuro principalmente na face abaxial, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* triangular, ápice agudo, margens não truncadas, com menos de 0,5 mm de espessura, 11-15 cm de compr., 2,5-4,5 cm de larg. na base, verde com margem vinosa, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso branco em ambas as faces, tricomas obscurecendo parcialmente a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA simples, subereta, ca. 25 cm de compr.; *pedúnculo* subereto, ca. 25 cm de compr., ca. 0,8 cm em diâm., verde-vinoso, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas, ápice acuminado ligeiramente recurvado, superiores oval-lanceoladas, ápice obtuso-apiculado, 21-23,5 x 14-16 mm, eretas, pouco mais longas que os entrenós, coriáceas, indumento lepidoto em ambas as faces, não nervado-sulcadas na antese; *raque* geniculada, entrenós 11-12 mm, verde a verde-vinosa, glabra, sustentando ca. 20 flores; *brácteas florais* largo-ovais, ápice obtuso-emarginado, ca. 20 × 18 mm, igualando as pétalas, sem carena, não secundas com as flores, coriáceas, lisas, verde-vinosas, indumento lepidoto esparso branco principalmente ao longo das margens. FLORES ca. 4 cm de compr., com mucilagem incolor, congestas, com odor não evidente, secundas na antese; *pedicelo* ca. 7 mm compr.; *sépalas* elípticas, simétricas, ápice emarginado, ca. 20 × 17 mm, sem carena, livres, coriáceas, carnosas próximo à base, verde-vinosas, indumento lepidoto esparso e inconspícuo branco; *pétalas* obovais, simétricas, ápice emarginado, recurvado na antese, ca. 36 × 23 mm, livres, amarelo-esverdeadas, glabras, formando corola campanulada; *apêndices petalares basais* obovados, longo-fimbriados, ca. 10 × 4 mm, adnatos às pétalas por ca. 6 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, alvos; *anteras* ca. 8 mm de compr., dorsifixas próximo da base; *óvulos* caudados; *estigma* tubo-laciniado. FRUTO não visto.

Material examinado: Brasil. Espírito Santo: Laranja da Terra, Jul. 1985, E.Leme, R.Menescal, R.Bello & R.A.Kautsky 692; fl. cult. Dec. 1995 (HB!).

Fenologia: Em condições de cultivo, floresceu no mês de dezembro.

Etimologia: Uma homenagem ao ilustre botânico Dr. Jorge Fontella Pereira, antigo diretor do Herbário Bradeanum (RJ) e atualmente pesquisador do Museu Nacional do Rio, onde orienta alunos de pós-graduação, principalmente em estudos com a família Apocynaceae (antiga Asclepiadaceae).

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon fontellanus* é conhecido apenas pela coleção tipo, proveniente do município de Laranja da Terra, sem localidade exata, mas com proximidade com a fronteira com o estado de Minas Gerais, o que não foi suficiente para encontrá-la durante os trabalhos de campo desta tese. Pela descrição do autor (Leme, com. pess.), a espécie vegeta a cerca de 1.000 m de altitude em escarpas rochosas verticais de difícil acesso, onde forma grande população, em um *inselberg* inserido dentro de um fragmento florestal. De acordo com os autores, indivíduos de *S. fontellanus* foram coletados na base do *inselberg*, removidos provavelmente por primatas, que tiveram acesso a sua população através das copas de grandes árvores que tocam a parede vertical. Apesar dos espécimes estarem seriamente danificados, estes foram coletados no chão da floresta, e sobreviveram em condição de cultivo, até o florescimento.

Status de conservação: As informações que temos sobre *S. fontellanus* são inadequadas para avaliar o risco de extinção com base em sua distribuição conhecida ou status populacional. Desta forma, a presente espécie foi classificada como “Deficientes de Dados” (DD).

Comentários: Na obra original, *S. fontellanus* é morfologicamente relacionada à *S. goniorachis* e *S. apparicianus*. De *S. goniorachis*, espécie mais relacionada, difere pelas folhas mais curtas (ca. 11 cm vs. > 19 cm compr.), pelo pedúnculo menor (ca. 25 cm vs. 39-48 cm compr.), com as brácteas do pedúnculo mais longas que os entrenós (vs. ligeiramente mais curtas que os entrenós), com flores maiores (36 × 23 mm vs. 26-28 × 13 mm), apêndices petalíneos com ápice longo fimbriado (vs. ápice longo-acuminado a irregularmente bidentado).

De *S. apparicianus*, com a qual não possui muita afinidade morfológica (ver discussão de *S. apparicianus*), pode ser facilmente distinguida pelas folhas subcoriáceas (vs.

coriáceas), com margens não truncadas (vs. distintamente truncadas e 1 mm de espessura).

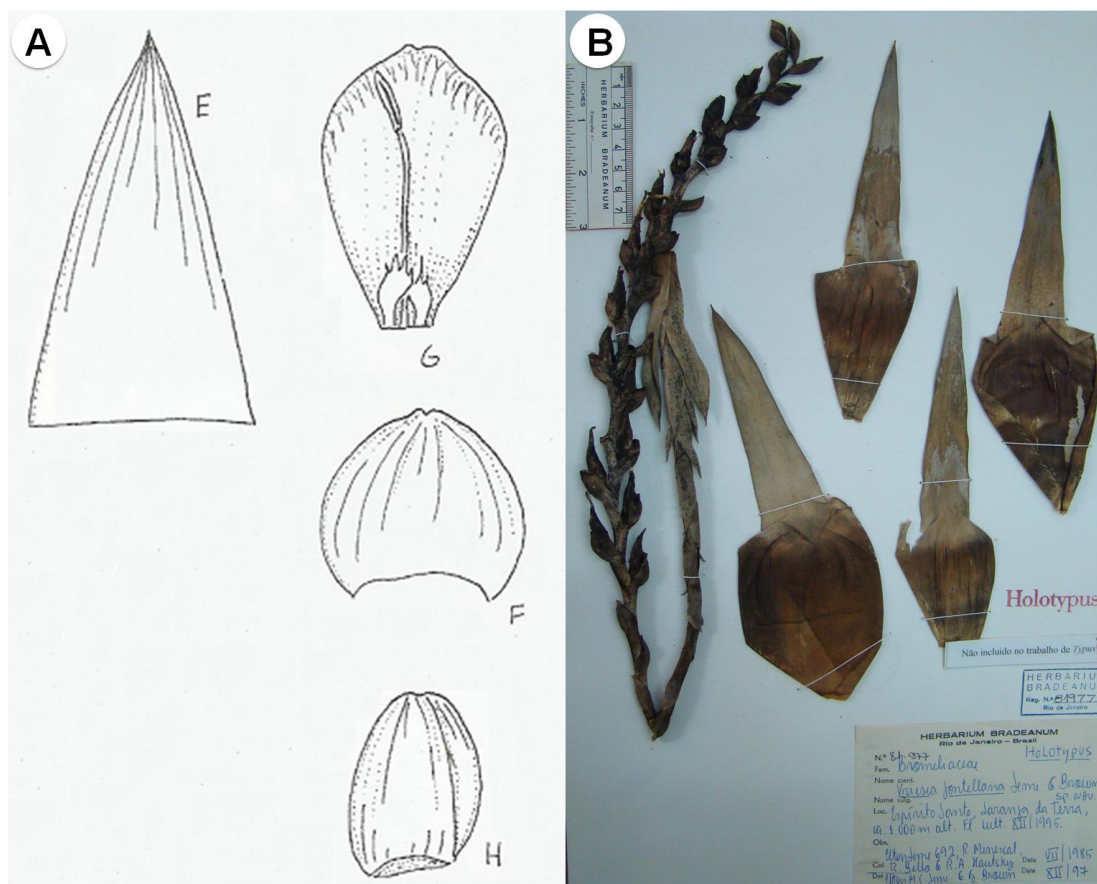


Figura 18. A Prancha adaptada da obra original de *Stigmatodon fontellanus* (Vidalia 2(1): 5. 2004) B holótipo depositado no HB.

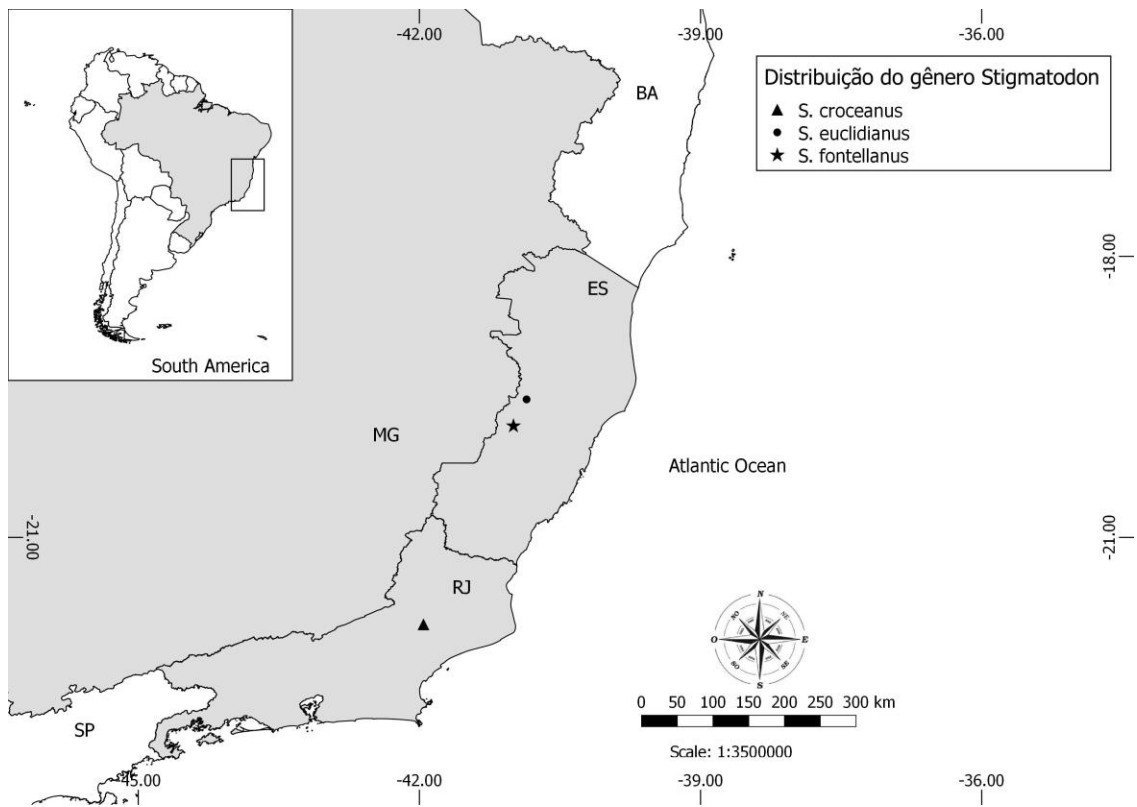


Figura 19. Mapa de distribuição geográfica de *Stigmatodon croceanus*, *S.euclidianus* e *S. fontellanus*.

10. *Stigmatodon funebris* (L.B. Sm.) Leme, G.K. Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Vriesea funebris* L.B.Sm., Arq. Bot. São Paulo II. 1: 177. 1943. Tipo: Brasil Espírito Santo: Cachoeiro de Itapemirim, Cuibça, Ago. 1840, M.B.Foster & R.Foster 896 (holótipo GH!, isótipo US!).

Figuras 20,21, 25

PLANTA epilítica, (-60) 70-114 cm alt. quando florida, propagando-se por brotações basais. CAULE longo-reptante, ca. 11-20 cm compr. FOLHAS 20-35 em número, rosuladas, suberetas, coriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* oblongo-elíptica a elíptica, 18-21,5 × 9,3-11 cm, castanho-escuro, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* sublinear-triangular, ápice agudo-apiculado, levemente recurvado, margem truncada, menos de 1mm de espessura, 30-34 cm de compr., 6-7 cm de larg. na base, verde-vinosa, com cera epicuticular alva, indumento lepidoto denso em ambas as faces, formando faixas alvas em ambas as faces, com tricomas não obscurecendo a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA composta, ereta a subereta, 30-80 cm de compr.; *pedúnculo* ereto a subereto, 34-72 cm de compr., 15-20 mm em diâm., verde a verde-vinoso, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas, imbricadas, superiores ovais a largo-ovais, ápice acuminado-caudado, 47 × 30 mm, eretas, mais longas que os entrenós, imbricadas, verde-vinosas, indumento lepidoto na face adaxial, não nervado-sulcadas; *raque* geniculada, entrenós 10-15 mm, portando 3-6 ramos, o principal ereto e os laterais suberetos, 18-68 cm de compr., verde, glabra, sustentando (26-)100 flores; *bráctea primária* oval-triangular a oval, ápice longo-caudado, 20-42 × 20-38 mm, sem carena, subereta, coriácea, lisa, verde com manchas vinosas; *brácteas estéreis* largo-ovais, ápice obtuso, ca. 26 × 26 mm, sem carenas, indumento lepidoto esparsos, suberetas, coriáceas, lisas, verde-vinosas; *brácteas florais* suborbiculares, ápice obtuso, 18,3-20 × 21,5 mm, mais curtas que as sépalas, sem carena, eretas, glabras, coriáceas, carnosas próximo à base, não estriadas, enrugadas quando *in sicco*, vinoso-escuro, negras quando *in sicco*. FLORES 3,5-5,3 cm de compr., com mucilagem incolor abundante, laxas, com odor de alho, secundas na antese; *pedicelo* (5,9-)9-16 mm de compr.; *sépalas* elípticas a ovais, simétricas, ápice obtuso, 25 × 17,2 mm, sem carena, livres, coriáceas, espessamente carnosas próximo à base, vinoso-esverdeadas, glabras; *pétalas* obovadas a elípticas, simétricas, ápice obtuso-arredondado, recurvado na antese, 35,3-40,5 × 11-16 mm, livres, levemente suculentas, verde-amareladas, glabras, formando corola campanulada, 17-20 mm em diâm.;

apêndices petalares basais obovados, ápice agudo, 8,6-10,9 × 2,2-3 mm, adnatos às pétalas por 3,7-5,5 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, 17-21,8 × 1,7-1,9 mm, alvos; *anteras* 8-8,5 mm de compr., dorsifixas próximo da base; *óvulos* caudados; *estilete* 19-20 mm de compr.; *estigma* tubo-laciniado, 0,6-0,9 mm em diâm. FRUTO cápsula septicida, fusiforme, 33,7-44 mm de compr., verde-vinoso.

Material examinado: ESPÍRITO SANTO: Cachoeiro de Itapemirim, entre Cobiça e Soturno, em face vertical de *inselberg* ao lado da linha férrea, fl. fr, 13-VII-2015, D.R.Couto 3187 & J.P. Zorzanelli (R); Ibidem, fr., D.R.Couto 3343 & J.P. Zorzanelli (R); Ibidem, fr., D.R. Couto 3344 & J.P. Zorzanelli (R); Ibidem, fr., D.R.Couto 3345 & J.P. Zorzanelli (R); Ibidem, fr., D.R.Couto 3346 & J.P. Zorzanelli (R).

Fenologia: Plantas com frutos imaturos em setembro.

Etimologia: No protólogo, o autor tece o seguinte comentário sobre sua etimologia: “ramos semelhantes a serpentes e brácteas carnosas e pretas, como se estivessem queimadas. *Vriesea funebris* estaria indicada para enfeitar a entrada do inferno”. Nome provavelmente dado em alusão às brácteas negras, que dá um aspecto fúnebre a inflorescência.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon funebris* é endêmica da região Sul do Estado do Espírito Santo, vegetando em grandes paredes verticais de *inselbergs* de floresta estacional semidecidual, entre 150-600 m elevação, onde forma grande população. O acesso à população só é possível através de uso de técnicas e equipamentos de escalada em rocha.

Status de conservação: *Stigmatodon funebris* é conhecida apenas por amostras coletadas na localidade tipo, além de observações de espécimes distribuídos em *inselbergs* na região de Soturno, município de Cachoeiro de Itapemirim. A espécie ocupa uma área (AOO) de apenas 4 km², com distribuição muito restrita (EOO < 100 Km²), além de não possuir registros de ocorrência em unidades de conservação. A maior ameaça é a degradação do hábitat devido à extração de rochas graníticas, visto que na região, encontra-se o maior polo de exploração de rochas ornamentais do Espírito Santo, e um dos maiores do mundo. Além disso, os *inselbergs* estão situados em matriz antropizada por atividades agropecuárias, principalmente a criação extensiva de gado de corte e estão sujeitos a queimadas periódicas. Estes fatores causam o declínio contínuo

da qualidade do hábitat. Por estas razões, a espécie foi avaliada como “Criticamente em perigo” (CR B1ab(iii)+2ab(iii)), contrariando a classificação proposta por Forzza et al. (2013), que classificou a espécie como “Em Perigo”, principalmente porque incluiu em sua análises materiais de outros municípios, mas que possuem identificação duvidosa (veja comentários taxonômicos).

Comentários: Smith (1943) ao descrever *Stigmatodon funebris*, não reconheceu nenhuma espécie morfológicamente relacionada, talvez pelo fato desta ser a primeira espécie de inflorescência composta descrita para o grupo, naquela época. Nota-se também, que na obra original, a descrição e a ilustração das folhas não tras uma cópia fidedigna do tipo. Os autores denominam as folhas como sendo liguladas, o que leva a uma ilustração equivocada, lembrando espécies típicas de *Vriesea* Lindl. (ver fig. 23). Em nossas análises, baseadas no tipo e espécies vivas em populações naturais na localidade tipo, observamos que as folhas são sublinear-triangulares, suberetas, muito diferentes da ilustração apresentada no protólogo, com folhas lineares e arqueadas..

Passados 46 anos após a descrição de *S. funebris*, Leme (1989) descreve *S. belloi*, uma espécie de inflorescência composta e relaciona morfológicamente a mesma com *S. funebris*, da qual pode ser facilmente distinguida pela posição do pedúnculo adruptamente recurvado para baixo (*vs.* ereto a subereto), pela lâmina triangular a linear-lanceolada (*vs.* ligulada a sublinear). Também, podemos citar a distribuição geográfica de *S. belloi* situada em *inselbergs* de floresta ombrófila densa, região serrana do Espírito Santo no município de Venda Nova do Imigrante, ao passo que *S. funebris* vegeta em *inselbergs* de floresta estacional semidecidual, em região com clima mais quente, no município de Cachoeiro de Itapemirim.

Leme & Brown (2004) ao descreverem *S. croceanus*, relacionam esta espécie com *S. funebris*, no entanto, *S. funebris* pode ser diferenciada de *S. croceanus* pela lâmina sublinear-triangular (*vs.* estreito-triangular) com ápice agudo-apiculado (*vs.* acuminado-caudado) verde-vinoso com faixas transversais de tricomas-alvos (*vs.* verde-acinzentado com margens vermelho-escuro), pedúnculo da inflorescência ereto a subereto (*vs.* recurvado), com inflorescência sustentando acima de 26 flores (*vs.* até 15 flores). Na mesma obra, Leme & Brown (2004), descrevem outra espécie de inflorescência composta, *S. gastinianus*, mas não mencionam afinidades com *S. funebris*, mas que, ao nosso entender, possui pequena afinidade morfológica e pode ser diferenciada pela lâmina sublinear-triangular (*vs.* estreito-triangular) mais curta (30-34

cm vs. 40-41,5 cm compr.), mais larga na base (6-7 vs. 3,5-4 cm), de coloração verde-vinoso com faixas transversais de tricomas alvos (vs. verde na face adaxial e cinérea na face abaxial), com cera epicuticular (vs. sem cera), pelo pedúnculo mais longo (34-72 cm vs. 20-25 cm) e sépalas elípticas a ovais (vs. obolongo-elípticas). Ainda vale ressaltar que *S. funebris* é endêmica do estado do Espírito Santo, em uma região climaticamente diferente de *S. croceanus* e *S. gastinianus*, ambas endêmicas da região serrana do estado do Rio de Janeiro (Santa Maria Madalena e Sumidouro, respectivamente), com clima mais úmido e frio em virtude das elevadas altitudes (ca. 600 a 1000 m. elevação), em paredes verticais de *inselbergs* de floresta ombrófila densa.

O tipo de *Stigmatodon funebris* foi coletado pelo casal M.B. Foster e R. Foster em 1940, em uma localidade imprecisa, indicada na etiqueta como “Cubiça”, provavelmente se referindo a localidade de Cobiça que fica entre a cidade de Cachoeiro de Itapemirim e Soturno, em uma região onde ocorrem grandes *inselbergs* graníticos, que ornamentam sobremaneira a paisagem sul capixaba, como a Pedra do Itabira, cartão postal da cidade de Cachoeiro de Itapemirim. Em excursão para coleta desta espécie, podemos encontra-la vegetando em paredes verticais próximas a linha férrea na localidade de Soturno, e analisando a diagnose e sua ilustração, não deixa dúvidas de que se trata de *S. funebris*.

Observando materiais de herbário, podemos constatar um espécime muito próximo, de coleção de L.C.Gurken s.n. (HB 84600), para localidade de Piúma, Monte Aghá. Apresenta proximidade morfológica com *S. funebris*, mas o material examinado apresenta-se incompleto (sem folhas e sem pedúnculo), com a raque muito robusta e peças florais (brácteas estéreis, brácteas florais e pétalas) maiores que a do material tipo. Também a coleção J.M. Gomes 2444 (HB 84177), da localidade de Guarapari, embora tenha afinidade com *S. funebris*, encontra-se incompleto. As partes apresentadas apresentam-se menores quando comparadas com *S. funebris*, como bainha menor (13 x 8 vs > 18 x 9,3-11 cm), pela lâmina menor (18 x 4cm vs 30-34 x 6-7 cm), e pela ráquila menor (25,5 cm compr. vs 30-80 cm). No entanto, para estes táxons duvidosos, torna-se essencial recoletar nas localidades material completo, incluindo toda a inflorescência, maior número de folhas e caule, assim como anotações sobre a cor da lâmina, das brácteas e sépalas, que são aspectos importantes para circunscrever os táxons. Desta forma, estes materiais ficaram em *Stigmatodon* aff. *funebris*.

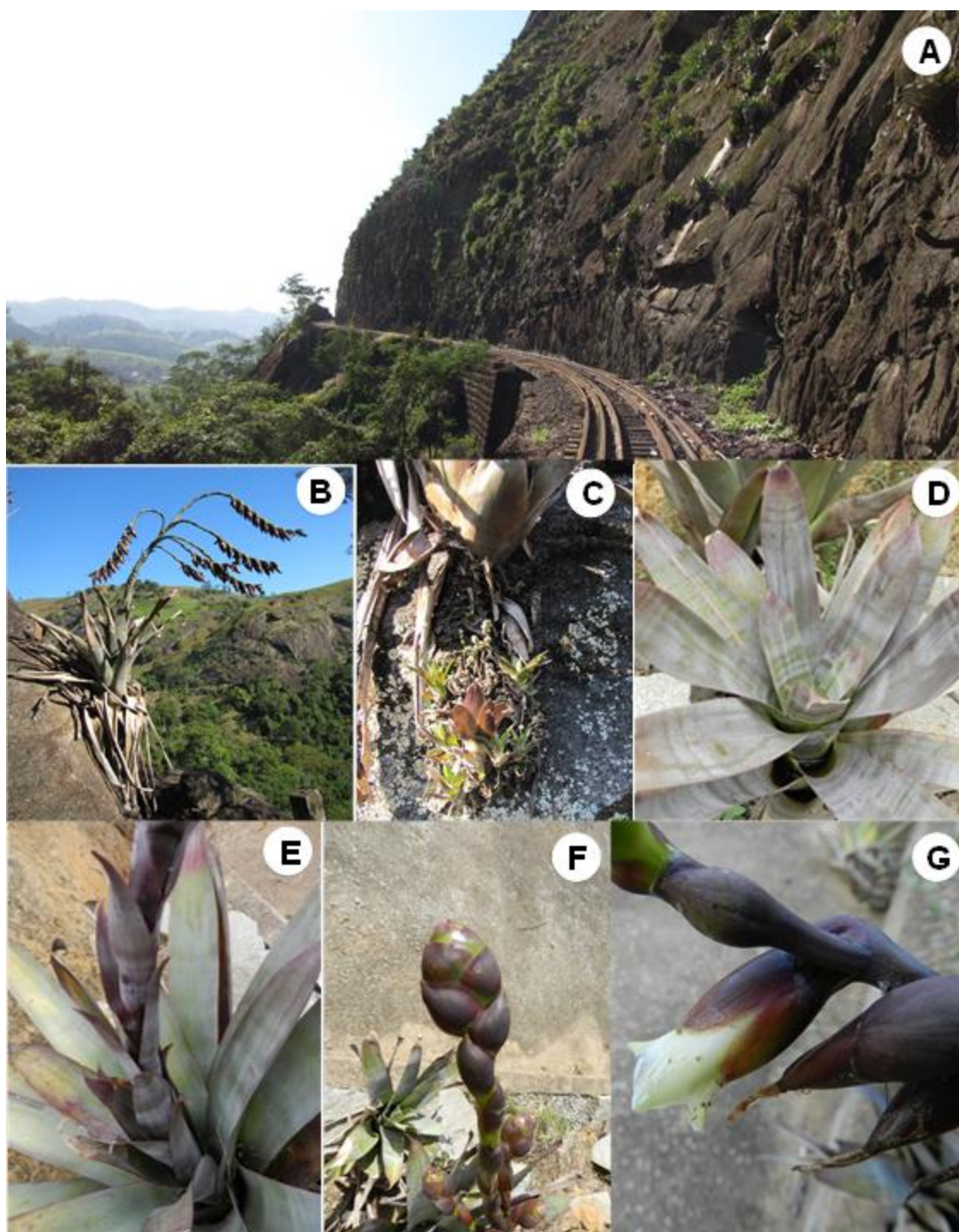


Figura 20. *Stigmatodon funebris* A provável localidade tipo entre Cobiça e Soturno, município de Cachoeiro de Itapemirim B hábito, C brotação na base do caule D detalhe da roseta e da lâmina com estrias de tricomas transversais E brácteas do pedúnculo, F detalhe das brácteas florais vinosas G detalhe da flor, cálice e corola. Fotos D.R.Couto.

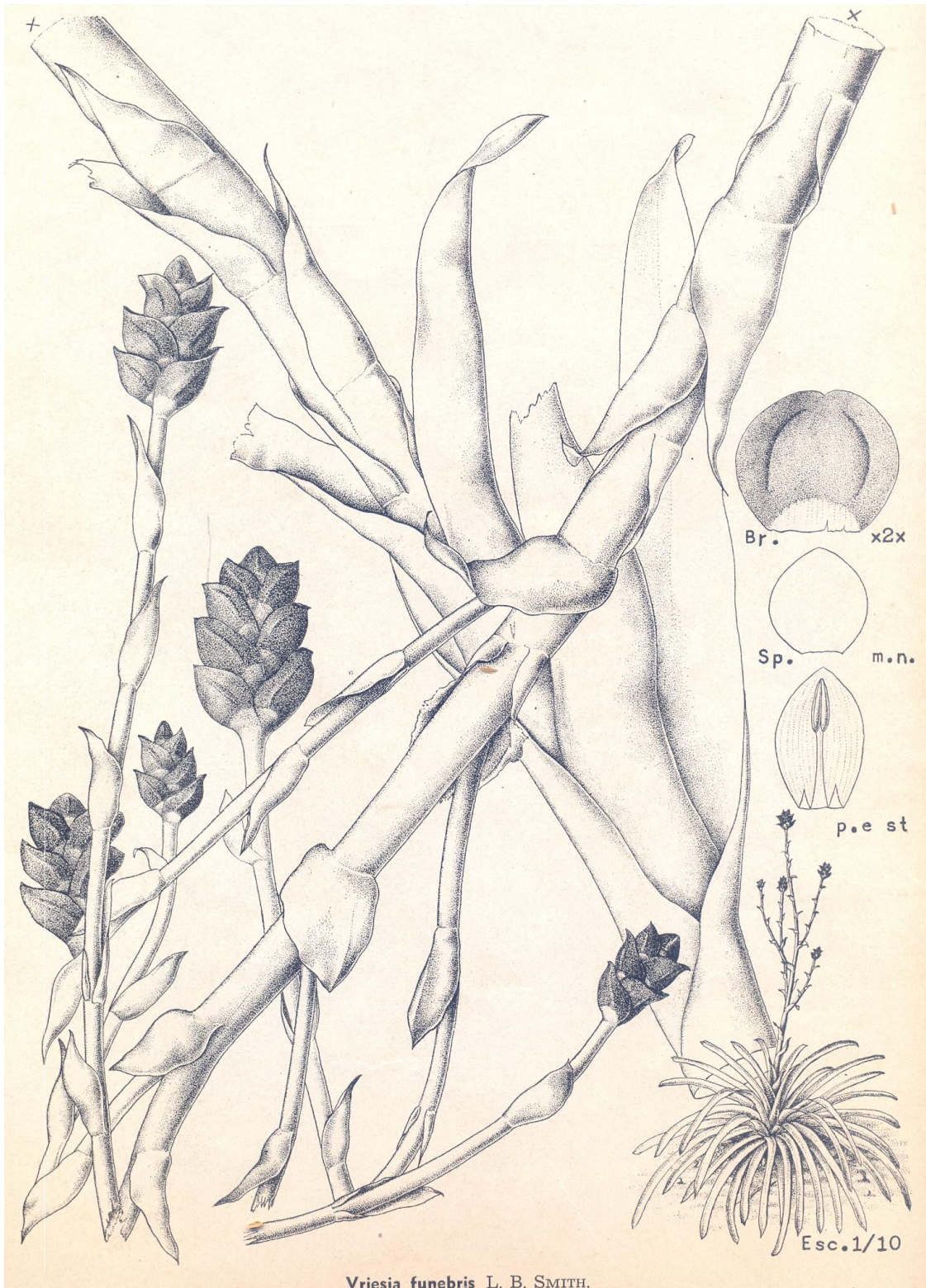


Figura 21. Prancha original de *S. funebris* (Arq. Bot. São Paulo II. 1: 178. 1943).

11. *Stigmatodon gastinianus* (Leme & G.K.Br.) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Vriesea gastiniana* Leme & G.K.Br., Vidalia 2(1): 9. 2004. Tipo: Brasil. Rio de Janeiro: Sumidouro, Oct. 1996, E.Croce & J.Gastin s.n. legit, fl. cult. Nov. 1997, E.Leme 3557 (holótipo HB!).

Figuras 22, 25

PLANTA epilítica, 50-100 cm alt. quando florida, monocárpica. CAULE curto, pouco desenvolvido, ocultado pelas folhas. FOLHAS ca. 50 em número, rosuladas, suberetas a arqueadas, coriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* elíptico-oval, largo-elíptica, 15-20,5 × 9,5-11 cm, castanha, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* estreito-triangular, estriada, ápice acuminado-caudado, levemente recurvado, margens não truncadas, menos de 1mm de espessura, 40-47 cm de compr., 3,5-4 cm de larg. na base, verde, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso em ambas as faces, mas na face abaxial, forma uma densa camada de tricomas cinéreos que obscurecem totalmente a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA composta, subereta, 48-53 cm de compr.; *pedúnculo* subereto, 20-25 cm de compr., 8-12 mm em diâm., verde-escuro, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas a subfoliáceas, superiores largo-ovais, ápice acuminado, longo-atenuado, levemente recurvado para trás, 54 × 27 mm, eretas, mais longas que o os entrenós, verdes na base, vinosas em direção ao ápice, indumento lepidoto na face adaxial, não nervado-sulcado; *raque* geniculada, entrenós 15-20 mm, portando 4-8 ramos (incluindo os terminais), subereto, ca. 35-48 cm de compr., verde, glabra, sustentando ca. 12 flores; *bráctea primária* triangular a oval-triangular, ápice longo-acuminado, 40-42 × 25-27 cm, sem carena, subereta, coriácea, não-estriadas, verde; *brácteas estéreis* ovais a subtriangulares, ápice obtuso a agudo, 22-30 × 20-23 mm, carenadas, suberetas, coriáceas, não estriadas, verdes a purpúreo-escuro, indumento lepidoto esparso; *brácteas florais* largo-ovais a suborbiculares, ápice obtuso, 28-30 × 28-31 mm, mais curtas que as sépalas, sem carena, glabras, coriáceas e espessamente carnosas, nervadas próximo das margens, verdes ou purpúreo-escuras próximo das margens. FLORES ca. 6 cm de compr., com mucilagem incolor abundante, laxas, odor não perceptivo, secundas na antese; *pedicelo* ca. 12 mm de compr.; *sépalas* oblongo-elípticas, simétricas, ápice obtuso a emarginado, 25-30 × 17-20 mm, sem carena, livres, coriáceas e carnosas próximas à base, verdes com a margem púrpurea, indumento lepidoto esparso branco; *pétalas* obovais, simétricas, ápice emarginado, recurvado, ca. 45 × 20 mm, livres,

esverdeadas, glabras, formando corola campanulada; *apêndices petalares basais* estreito-obovados, levemente assimétricos, ápice acuminados a bidentados, ca. 13 × 4 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, alvos; *anteras* ca. 10 mm de compr., dorsifixas próximo da base; *óvulos* apiculados a caudados; *estigma* tubo-laciniado, ca. 2 mm em diâmetro. FRUTO não visto.

Material examinado: RIO DE JANEIRO: Sumidouro, entorno da base do rochedo de São Caetano, fr., XII-2008, R.Moura 775 & M.A.L.Santos (R).

Fenologia: No protólogo, em condições de cultivo, a espécie floresceu no mês de novembro. Em campo, observamos indivíduos em frutos no mês de maio.

Etimologia: O nome homenageia o coletor Jorge Gastin.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon gastinianus* é endêmica do estado do Rio de Janeiro, sendo conhecida apenas para a localidade tipo. Ocorre em grandes escarpas verticais, onde o acesso só é possível com uso de técnicas e equipamentos de escalada em rocha, fato que explica o atual e rudimentar conhecimento da espécie, representada por apenas uma coleta além do tipo. Em seu hábitat natural, ocorre de forma esparsa em paredes verticais, não formando uma população densa.

Status de conservação: *Stigmatodon gastinianus* ocorre exclusivamente no Estado do Rio de Janeiro, e tem distribuição restrita ao município de Sumidouro. A espécie tem distribuição muito restrita (EEO=1,07 km²) e ocupa uma área (AOO) de apenas 12 km², situada em matriz antropizada por atividades agropecuárias, principalmente a criação extensiva de gado, o que causa perda contínua da qualidade do hábitat. *S. gastinianus* é conhecida a partir de apenas uma localidade, que foi considerada uma única situação de ameaça. Assim, a espécie foi avaliada como “Críticamente em perigo” (CR B1ab(iii)).

Comentários: *Stigmatodon gastinianus* foi aqui descrito a partir de materiais coletados na base do *inselberg*, com frutos passados, na localidade tipo. Desta forma, não foi possível examinar em maiores detalhes, as variações das flores. Os dados relativos às pétalas, androceu e gineceu foram obtidos a partir da obra original (Leme & Brown 2004). No protólogo, *S. gastinianus* foi relacionada a *S. goniorachis*, do qual é facilmente distinguido pela lâmina foliar mais longa (40-47 cm *vs.* 19-28,5 cm), pela cor da lâmina completamente obscurecida por tricomas cinéreos na face abaxial (*vs.* verde escuro), inflorescência sempre composta (*vs.* simples) flores mais longas (cerca

de 60 mm vs. cerca de 35 mm). Ainda, observações em situação de cultivo, a espécie parece ser monocárpica, raramente produzindo brotações basais, o que está em conformidade com nossas observações das populações em campo.

No entato, observamos maior proximidade morfológica de *Stigmatodon gatinianus* com *S. funebris*, *S. belloi* e *S. croceanus*, que formam um pequeno grupo com inflorescência composta. Das mesmas, pode ser facilmente distinguível pela lâmina mais longa (40-47 cm vs. < 34 cm), pela cor da lâmina na face abaxial cinérea em função da densa camada de tricomas branco-cinéreos que obscurece completamente a cor da lâmina (vs. verde a verde-vinoso).

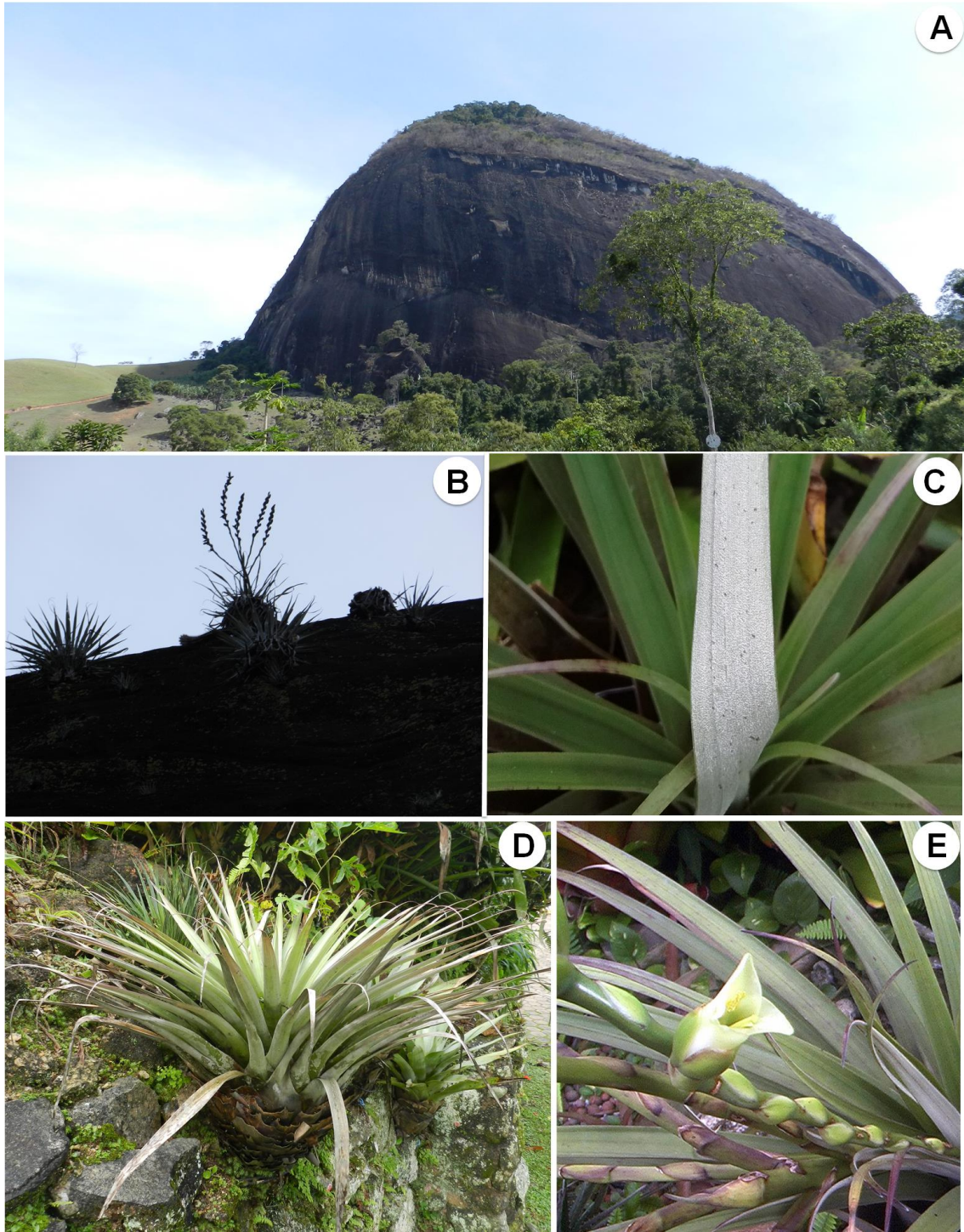


Figura 22. *Stigmatodon gastinianus* **A** localidade tipo no município de Sumidouro **B** indivíduos em floração **C** detalhe da cor da lâmina, evidenciando a face abaxial cinérea **D** hábito de um indivíduo em cultivo, recanto dos Gravatás, Teresópolis, RJ **E** flor e detalhe da inflorescência. Fotos D.R.Couto, exceto **E** E.M.C.Leme.

12. *Stigmatodon goniorachis* (Baker) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Tillandsia goniorachis* Baker, J. Bot. 25: 303. 1887. *Vriesea goniorachis* (Baker) Mez, in Martius, Fl. Bras. 3(3): 545-546. 1894, *pro syn.* (Barfuss *et al.* 2016). Tipo: Brasil. Rio de Janeiro: Pedra do Ilheu, à Andaraí Grande, Set 1884, Glaziou 15471 (lectótipo K!; isolectótipo C, G!, GH!, LE!, P!, BR!, GE!), Glaziou 16462 (sintipo K!, P!).

Figuras 23, 24, 25

PLANTA epilítica, (46-)60-88 cm de alt. quando florida, propagando-se por brotações basais. CAULE longo-reptante, até 120 cm compr. FOLHAS 20-30 em número, rosuladas, suberetas, coriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* oblongo-elíptica, 10-16 × 6-9 cm, castanho-escura, mais clara em direção à base, indumento lepidoto denso em ambas as faces; *lâmina* triangular a estreito-triangular, ápice agudo, recurvado, margens truncadas, com menos de 0,5 mm de espessura, revolutas, 19-28,5 cm de compr., 2-4,5 cm de larg. na base, verde-escura, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso branco em ambas as faces, apresentando faixas transversais de tricomas alvos na face adaxial; tricomas não obscurecendo totalmente a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA simples, ereta a subereta, 13-46 cm de compr.; *pedúnculo* subereto, recurvado a raramente pendente, 39-48 cm de compr., verde, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas, imbricadas, superiores elípticas, ápice agudo-apiculado a obtuso, recurvado nas superiores, 34-38 × 20-23 mm, eretas, pouco mais curtas que os entrenós, coriáceas, verdes na base com ápice vinoso ou inteiramente vinoso-escuras, quase enegrecidas, indumento lepidoto em ambas as faces nas brácteas inferiores, e indumento lepidoto esparsos na face abaxial (mais abundantes nas margens) e denso na face adaxial nas superiores, não nervado-sulcado na antese; *raque* geniculada, entrenós 15-25 mm, verde, glabra, sustentando 14-32 flores; *brácteas florais* elíptico-ovais a suborbiculares, ápice obtuso, 17-28 × 13-20 cm, mais curtas que as sépalas, sem carena, secundas com as flores na antese, coriáceas, carnosas na base, não nervado-sulcadas, verdes com ápice purpúreo ou completamente purpúreo-escuras, indumento lepidoto esparsos na face abaxial e denso na face adaxial. FLORES 3,5 cm de compr., com mucilagem incolor, laxas, com odor de alho, secundas na antese; *pedicelo* 5-11 mm de compr.; *sépalas* elípticas a ovais, simétricas, ápice obtuso, 21-30 × 15-19 mm, sem carena, livres, coriáceas, carnosas na base, verdes a verde-vinosas, glabras; *pétalas* obovais a largo-elípticas, simétricas, ápice emarginado,

recurvado na antese, 26-28(-39) × 13-15(-20) mm, livres, branco-esverdeadas, glabras, formando corola campanulada, 30-33 mm em diâm.; *apêndices petalares basais*, obovais, ápice irregularmente bidentado, 4-6(-13,6) × 2,7-3,1 mm, adnatos às pétalas por 5-6,5 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, 26-28 x 2,2 mm, amarelados; *anteras* 8,6-14(-45) mm de compr., dorsifixa próximo à base; *óvulos* caudados; *estilete* 1,3-2,9 cm de compr.; *estigma* tubo-laciniado. FRUTO cápsula septicida, fusiforme, ca. 41 mm compr., 10,4 mm diâm., castanho *in sicco*; sementes não vistas.

Material examinado: RIO DE JANEIRO: Rio de Janeiro, Pão de Açúcar, escarpa, 20-VII-1957, fr., Carauta 37 (R); Ibidem, Pão de Açúcar, 7.XI.1980, fl. pass., R. Ribeiro 104 (NY); Ibidem, Recreio dos Bandeirantes, Pedra de Itanhangá, 31-I-1965, fl., N.Santos 5420 (R); Ibidem, Pedra do Itanhangá, 13-V-1965, fl., N.Santos 5858 (R); Ibidem, Pedra do Itanhangá, Estrada Barra da Tijuca, 31-I-1965, fl., N.Santos 5421 (R); Ibidem, Pedra do Itanhangá, estrada Jacarepaguá - Barra da Tijuca (entre o clube dos Médicos e a Pousada do Sol, mais ou menos de frente ao número 4.001), 12-I-1965, fr., N.Santos 5327 (R); Ibidem, Pedra de Itanhangá, estrada Barra da Tijuca (de frente do Rancho pousada do Sol), na pedra, 13.V.1965, fl., N.Santos 5857 (R); Ibidem, Pedra do Itanhangá, I.1990, s.fl., S.T. Meirelles 23.230 (UEC); Ibidem, Recreio dos Bandeirantes, 1996, fr.pass., M.G. Bovini 3524 *et al.* (ESA); Ibidem, Estrada de Jacarepaguá próxima à lagoa, 27-VI-1966, fr., E.Pereira 10487 (HB); Ibidem, Morro do Pavão, Posto 6, saxícola heliófila crescendo em paredão rochoso, 21-VIII-1967, s.fl., D.Sucre 1574 (RB); Ibidem, Floresta da Tijuca, via de escalada Paredão Paraíso Perdido (P3), 25-V-2007, fr., C.R.P.França 11 (R); Ibidem, Morro do Andaraí Maior, na via de escalada Lionel Brizola, 15-VI-2007, fl. passada, C.R.P.França 16 (R); Ibidem, Parque Estadual da Chacrinha, 26-VI-2007, fr., L.I.T.Cardoso 155 (RB); Ibidem, vegetando em face vertical de *inselberg*, face sul, 25-II-2015, fl., fr., D.R.Couto 3074 & L.I.T.Cardoso (R); Ibidem, vegetando em face vertical de *inselberg*, face sul, 25-II-2015, fl., fr., D.R.Couto 3384 & L.I.T.Cardoso (R); Ibidem, Morro da Urca, 25-X-2013, fl., fr., D.R.Couto 2378 & R.Moura (R); Ibidem, Parque Estadual Municipal da Prainha, formando grande população em local ensolarado, 29-VI-2009, fr., R.C.Forzza 2409, C.Nicoletti, L.A.Zaldini & R.Dias-Melo (RB); Ibidem, Parque Municipal Ecológico da Prainha, trilha para Morro Boa Vista, 19-IX-2003, fr., M.Bocayuva 66 (RB); Ibidem,

Barra da Tijuca, saxícola heliófila, inflorescência secunda, 15-VIII-1967, fl., P.S.Braga 859 & R.Braga 15 (RB).

Fenologia: Floresce de janeiro a maio, com indivíduos frequentemente coletados em frutos entre junho e outubro.

Etimologia: *Gonio* (angular) *rachis* (raque) = em alusão à raque angular e geniculada.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon goniorachis* é endêmica de *inselbergs* litorâneos da cidade do Rio de Janeiro. A espécie possui a distribuição ampla entre os *inselbergs* da cidade do Rio de Janeiro, onde ocorre elevada densidade destes ambientes. Formam populações densas nas faces verticais dos *inselbergs*, desde o Monumento Natural do Morro da Urca e Pão de Açúcar (limite mais ao norte) até as restingas de Grumari, limite mais ao sul de sua aparente distribuição, onde pode ser observada co-ocorrendo com outras espécies típicas das faces verticais destes *inselbergs* tais como *Tillandsia araujei* Mez, *Vriesea botafogensis* Mez, *Coleocephalocereus fluminensis* (Miq.) Backeb., *Rhipsalis cereoides* (Backeb. & Voll) Backeb.

Status de conservação: *Stigmatodon goniorachis* possui distribuição restrita aos *inselbergs* litorâneos da cidade do Rio de Janeiro, onde está sujeita ao declínio contínuo da qualidade do hábitat. Os *inselbergs* onde se distribui *S. goniorachis*, estão inseridos em uma matriz antropizada, próximas do centro urbano, onde ocorre o principal núcleo de escalada em rocha no Brasil (Daflon & Daflon 2007). A partir da década de 70-80 até os dias atuais, centenas de vias de escaladas foram abertas nestes *inselbergs* (ver Daflon & Queiroz, 2002, 2004, dentre outros), ocasionando na redução do número de indivíduos maduros e redução da AOO da espécie. Apesar de possuir subpopulações protegidas em Unidades de Conservação (Monumento Natural do Morro da Urca e Pão de Açúcar, Parque Estadual da Chacrinha, Parque Municipal da Prainha/ Grumari, Parque Nacional da Tijuca), a espécie tem distribuição restrita (EOO = 123,37 km²) e uma AOO de apenas 28 km². Desta forma, *Stigmatodon goniorachis* foi avaliada como “Em perigo” (EN B1b(iii)+2b(iii)).

Comentários: *Stigmatodon goniorachis* é a espécie mais antiga do gênero, descrita em 1887 por J.G. Baker. É morfologicamente relacionada à *S. costae*, da qual pode ser diferenciada pela coloração da lâmina verde-escuro (*vs.* verde-claro), pela consistência coriácea (*vs.* subcoriácea), apresentando faixas transversais de tricomas alvos (*vs.* sem presença de faixas transversais de tricomas), pela posição do pedúnculo que varia de

subereto, recurvado e pendente (*vs.* subereto), ligeiramente maior (39-48 cm *vs.* < 38 cm compr.), apresentando flores menores (3,5 *vs.* 4,5 cm), com sépalas elípticas a ovais (*vs.* oblongo-elípticas) menores (28 × 13 mm *vs.* 40 × 20 mm). Também pode ser relacionada a *S. brassicoides*, da qual se afasta pelo ápice da lâmina agudo, levemente recurvado (*vs.* acuminado-caudado, fortemente recurvado para trás e espiralado), de maior comprimento (19-28 *vs.* < 16,5 cm), amplamente verde-escuro (*vs.* verde-vinoso com máculas purpúreas), pelo pedúnculo maior (39-48 cm *vs.* < 35 cm compr.), com brácteas maiores (34-38 × 20-23 mm *vs.* 17-25 × 12-17 mm), inflorescência sustentando maior número de flores (14-32 *vs.* < 8 flores).

Reitz (1974) faz uma retificação à descrição original de *S. goniorachis*, acrescentado uma breve diagnose: *Inflorescencia simplex vel composita. 2-5-ramosa: scapo undulato-patente-pendente; floribus nocturnis fauce 27 mm in diametro aperta, optima secundis suberectisque: bracteis floralibus optime secundis tamquam floribus. Cetera ut apud auctorem*, a partir de exemplares provenientes de região de Jacarepaguá (Brasil: Rio de Janeiro, Jacarepagua, ad rupes, 50 m, inflorescencia 4-ramosa, floribus nocturnis secundis, 13.V.1974, R. Reitz 7597 (HBR)), portando inflorescência composta, apresentando 2 a 5 ramos. No entanto, nesta mesma região, nos limites do Parque Estadual da Pedra Branca, coletamos materiais de uma população representada por espécimes geralmente com inflorescência composta, raramente simples, apresentando tamanho e forma dos órgãos vegetativos e reprodutivos diferenciados, que podem facilmente diferenciá-los dos materiais típicos de *S. goniorachis*. Estes materiais juntamente com novas coleções estão sendo reconhecidos como nova espécie, ver no final deste capítulo *Stigmatodon* sp. 2.

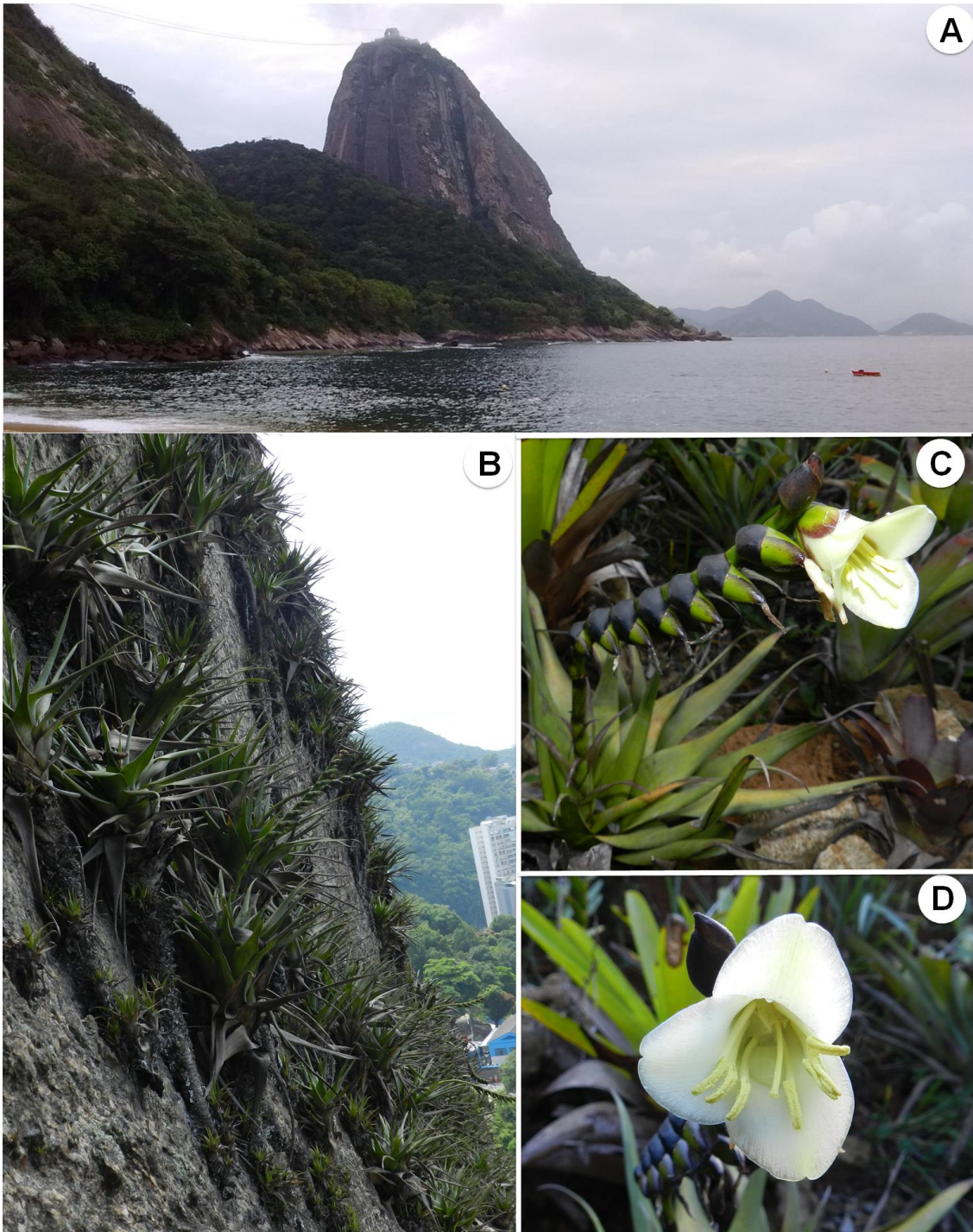


Figura 23. *Stigmatodon goniorachis* **A** Localidade tipo no Pão de Açúcar, Cidade do Rio de Janeiro **B** hábito com detalhe da população em floração em face vertical do *inselberg* **C** detalhes da inflorescência **D** detalhe da corola. Fotos D.R.Couto.

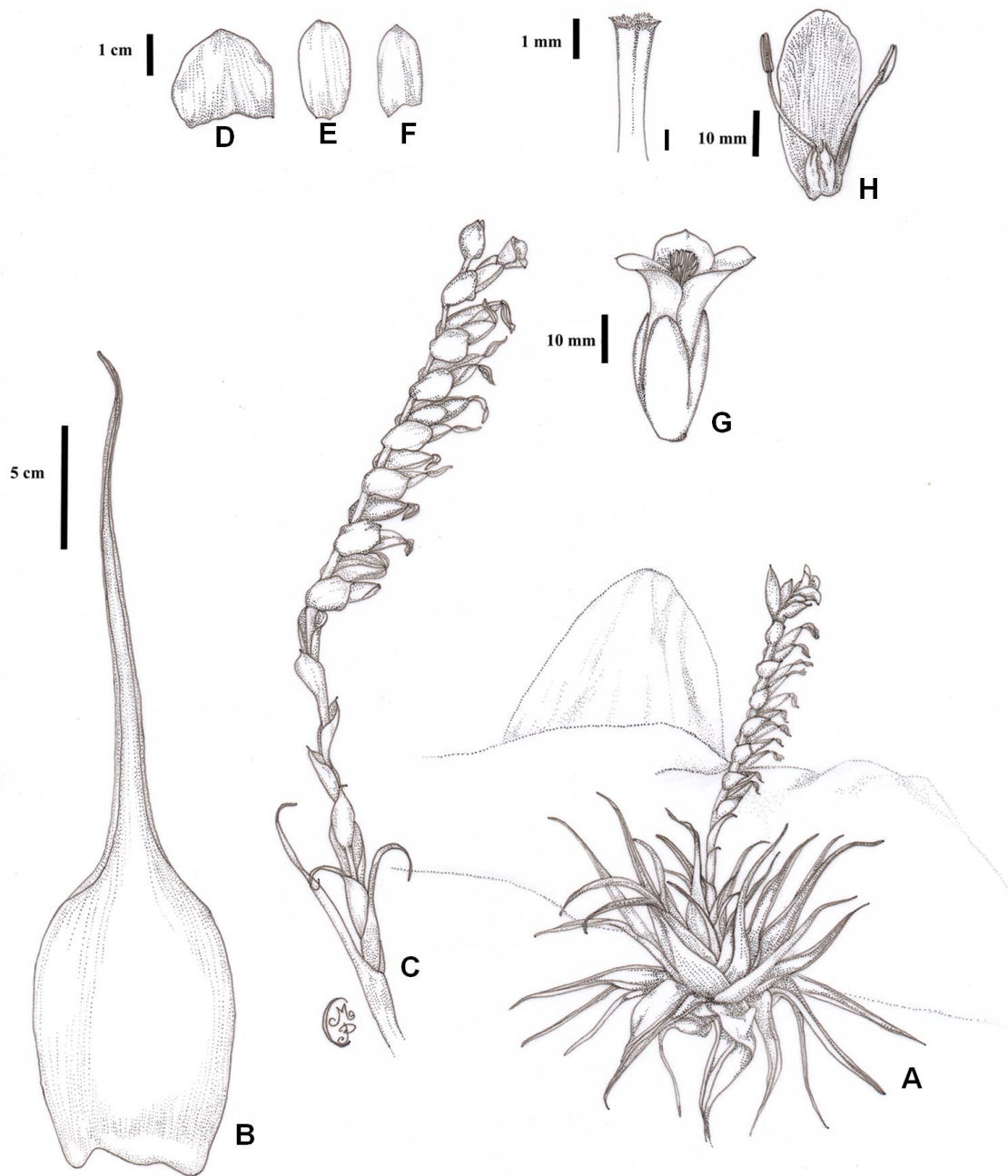


Figura 24. *Stigmatodon gonirachis*. A hábito B folha C pedúnculo e inflorescência D bráctea pedúnculo E bráctea floral F sépala G flor H pétala, apêndices e estames I estigma. (B. D.R.Couto 3074 & L.I.T.Cardoso; demais D.R.Couto 2378 & R.Moura).

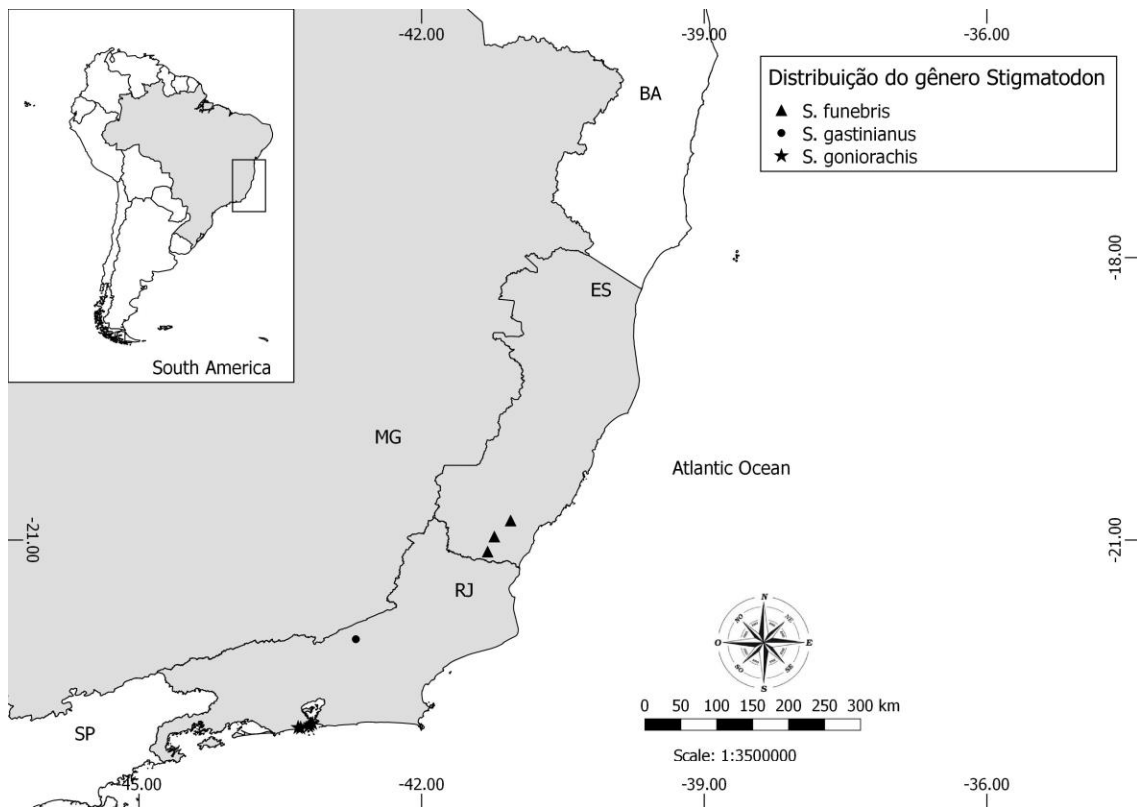


Figura 25. Mapa de distribuição geográfica de *Stigmatodon funebris*, *S. gastinianus* e *S. goniorachis*.

13. *Stigmatodon harrylutheri* (Leme & G.K.Br.) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Vriesea harrylutheri* Leme & G.K.Br., Vidalia 2(1): 4. 2004. Tipo: Brasil. Espírito Santo: Serra, Leme 4084 (holótipo HB!).

Figuras 26, 30

PLANTA epilítica, ca. 80 cm de alt. quando florida. CAULE não visto. FOLHAS 18-20 em número, rosuladas, suberetas, reflexas na antese, espessamente coriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* largo-elíptica, ca. 14 x 8,5 cm, castanha, indumento lepidoto denso castanho; *lâmina* estreito-triangular, ápice acuminado, fortemente reflexas na antese, principalmente as mais externas, margem truncada, ca. 2 mm de espessura, ca. 40 cm de compr., ca. 6,5 cm de larg. na base, verde, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso cinéreo em ambas as faces,, tricomas ocultando totalmente a coloração da lâmina.. INFLORESCÊNCIA simples, subereta, ca. 35 cm de compr.; *pedúnculo* subereto, ca. 45 cm de compr., ca. 1 cm em diâmetro, verde, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas, superiores largo-ovais, ápice acuminado, 30-45 × 20-30 mm, eretas, mais longas a igualando os entrenós, laxas, coriáceas, esverdeadas em direção à base, estramíneas em direção ao ápice, indumento lepidoto denso branco e em direção ao ápice, lustrosas, fortemente nervado-sulcadas na antese; *raque* flexuosa, entrenós 16-20 mm, verde, glabra, sustentando ca. 18 flores; *brácteas florais* ovais, ápice agudo, portando um apículo distinto, incurvado, ca. 40 × 35 mm, aproximadamente igualando a pelo menos 2/3 do compr. das sépalas, levemente carenadas, secundas com as flores, coriáceas, nervado-sulcadas na antese, lustrosas, esverdeadas a verde-púrpuras, indumento lepidoto branco principalmente em direção ao ápice. FLORES ca. 4,5 cm de compr., com mucilagem incolor, laxas, com odor de alho, secundas na antese; *pedicelo* ca. 10 mm compr.; *sépalas* oblongas a ovais, simétricas, ápice arredondado, ca. 28 × 14-15 mm, sem carena, livres, coriáceas, carnosas próximas à base, verde-escuras, indumento lepidoto muito esparso; *pétalas* obovais, simétricas, ápice emarginado, ca. 40 × 20 mm, livres, verde-pálidas, glabras, formando corola campanulada, ca. 27 mm em diâmetro; *apêndices petalares basais* obovados, irregularmente longo-dentados, acuminado, 12-13 × 3 mm, adnatos às pétalas por ca. 5 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, ca. 25 × 1,5 mm, alvos; *anteras* ca. 7 mm de compr., dorsifixas próximo da base; *óvulos* apiculados, levemente caudados; *estigma* tubo-laciniado. FRUTO não visto.

Material examinado: ESPÍRITO SANTO: Santa Teresa, Goiapaba-açu, 17-III-2006, fr.pass., L.Kollann 8789 (MBML).

Fenologia: Flor em cultivo no mês de abril.

Etimologia: O nome homenageia Harry E. Luther, especialista da família Bromeliaceae.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon harrylutheri* é endêmica do Estado do Espírito Santo, e vegeta em *inselbergs* de floresta estacional semidecidual no município de Serra e Santa Teresa, região Metropolitana, onde forma populações densas em paredes verticais, simpatricamente com *S. plurifolius* e *S. multifoliatum*.

Status de conservação: A espécie possui distribuição restrita (EOO=21,72 km²) e está sujeita ao declínio da qualidade do hábitat. As localidades de ocorrência estão inseridas em uma matriz antropizada por atividades agropecuárias, extração de rochas ornamentais e expansão urbana. A região de ocorrência foi considerada a única situação de ameaça para espécie. Desta forma, *S. harrylutheri* foi avaliada como “Críticamente em perigo” (CR B1ab(iii)).

Comentários: *Stigmatodon harrylutheri* é o tipo nomenclatural do gênero *Stigmatodon* (Barfuss *et al.* 2016). A espécie possui afinidade com as espécies do complexo “*S. apparicianus*”, caracterizadas pelas folhas amplamente coriáceas, com margens truncadas com 1 mm ou mais em espessura, com a lâmina foliar densamente coberta por tricomas branco-cinéreos, que obscurecem total ou parcialmente a coloração das lâminas, inflorescência simples e brácteas florais estriadas, com distribuição geográfica restrita ao estado do Espírito Santo.

No protólogo, *S. harrylutheri* foi relacionado morfológicamente com *S. apparicianus*, do qual pode ser distinguido pelas folhas mais largas na base (6,5 cm *vs.* 2,5-4 cm de largura na base), que apresentam coloração branco-cinéreo (*vs.* verdes com margem vinosa), pelas margens das lâminas mais espessas (ca. 2 mm *vs.* 1 mm de espessura), pelas lâminas foliares basais fortemente reflexas na antese (*vs.* suberetas arqueadas) e pela inflorescência maior (35 cm *vs.* 12-24,5 cm).

Stigmatodon harrylutheri está intimamente relacionado à *S. euclidianus*, mas pode ser diferenciadas pelas lâminas fortemente reflexas, arqueadas na antese (*vs.* folhas subereto-arqueadas), planas em direção à base (*vs.* distintamente canaliculadas em direção à base), pouco mais longas (40 cm *vs.* < 33 cm compr.), pétalas com ápice

arredondado (vs. obtuso-emarginado). Apesar dos caracteres utilizados para diferenciar os táxons serem muito frágeis, vale ressaltar que as espécies possuem distribuição alopatrica, com *S. harrylutheri* confinado à região metropolitana do estado do Espírito Santo, enquanto *S. euclidianus* possui distribuição na região centro-oeste deste Estado

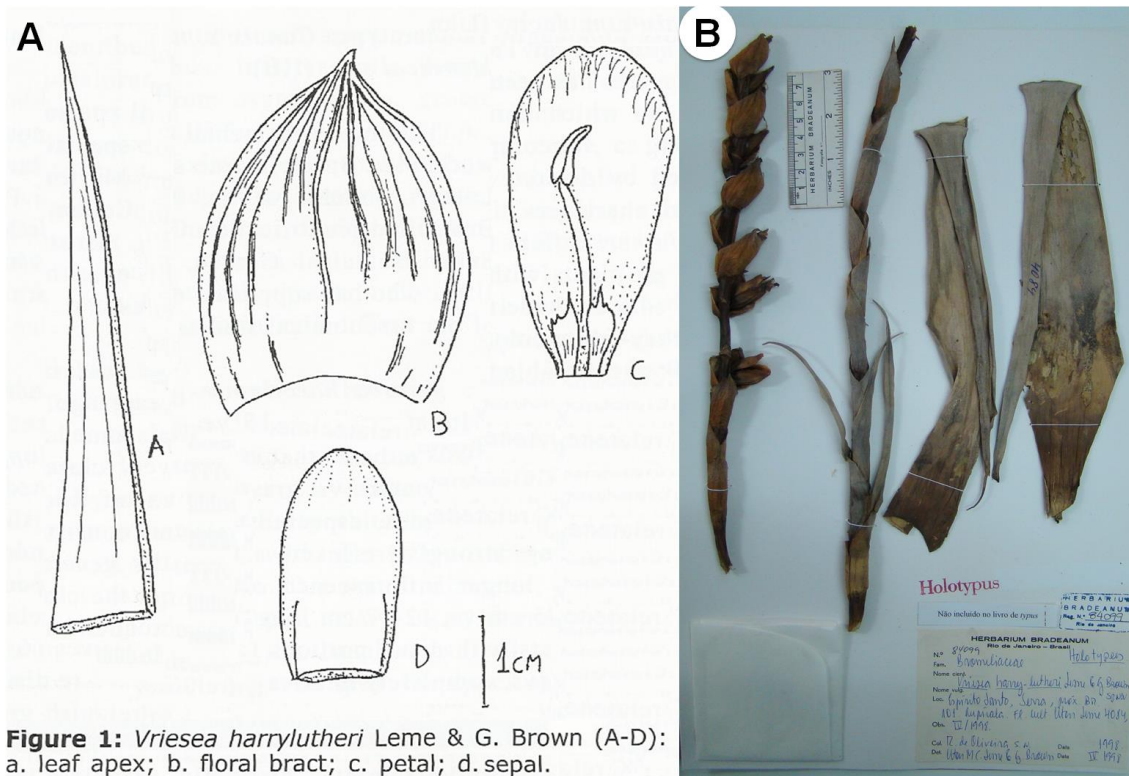


Figura 26. *Stigmatodon harrylutheri*. **A** prancha adaptada da obra original de (Vidalia 2(1): 5. 2004) e **B** holótipo.

14. *Stigmatodon magnibracteatus* (Leme & L. Kollmann) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Vriesea magnibracteata* Leme & L.Kollmann, Phytotaxa 177 (2): 94. 2014. Tipo: Brasil. Espírito Santo: Água Doce do Norte, Mai 2008, E.Leme 7357, L.Kollmann, A.P.Fontana, M.Zanoni & O.Ribeiro (holótipo RB!).

Figuras 27, 30

PLANTA epilítica, 43-65 cm de alt. quando florida, propagando-se por brotações axilares. CAULE longo-reptante. FOLHAS 18 em número, rosuladas, suberetas, espessamente coriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* elíptico-oboval, 8-10,5 × 6,5-7,3 cm, castanha, indumento lepidoto denso em ambas as faces; *lâmina* estreito-triangular, ápice acuminado-caudado, levemente recurvado, canaliculada em direção à base, margens truncadas, ca. 1 mm de espessura, 23-30 cm de compr., 3,5-4,3 cm de larg. na base, verde, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso cinéreo em ambas as faces, tricomas ocultando totalmente a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA simples, ereta a subereta, 13-22 cm de compr.; *pedúnculo* subereto, 20-32(-54) cm de compr., 0,7-0,8 cm em diâm., verde, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores subfoliáceas, superiores ovado-lanceoladas, ápice acuminado-caudado, 50-65 × 24-30 mm, eretas, mais longas que os entrenós, imbricadas, coriáceas, estramíneas, indumento lepidoto denso branco em direção ao ápice, fortemente nervado-sulcado na antese; *raque* flexuosa, entrenós 10-15 mm, verde, glabra, sustentando 10-13 flores; *brácteas florais* ovais, ápice agudo, 34-47 × 28-37 mm, igualando as pétalas, as superiores mais longas que as sépalas, sem carena, secundas com as flores antes e durante a antese, coriáceas, lustrosas em direção à base, estramíneas em direção ao ápice, nervado-sulcadas na antese, castanho-escuro-avermelhadas próximo da base, principalmente no início da antese, indumento lepidoto denso branco na face abaxial próximo ao ápice. FLORES ca. 4,5 cm de compr., com mucilagem incolor, congestas, com odor de alho, secundas na antese; *pedicelo* ca. 8 mm de compr.; *sépalas* elípticas, simétricas, ápice obtuso, arredondado ou subagudo, 24-26 × 12-15 mm, sem carena, livres, coriáceas, carnosas próximas a base, verde-amareladas, com margem vinosa em direção ao ápice, glabras na face abaxial, indumento lepidoto inconspícuo na face adaxial; *pétalas* obovais, simétricas, ápice obtuso-emarginado, recurvado na antese, ca. 40 × 22 mm, livres, branco-esverdeadas, glabras, formando corola campanulada, ca. 33 mm em diâmetro; *apêndices petalares basais* obovados, ápice caudado irregularmente bidentado, 10 × 2,5-3 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles

em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, $27 \times 1-1,5$ mm, alvos; *anteras* ca. 10 mm de compr., dorsifixas próximo da base; *óvulos* caudados; *estigma* tubo-laciniado. FRUTO cápsula septícida, fusiforme, 30 mm compr., 10 mm em diâm., castanhas; *sementes* 14-17 mm \times 1,0 mm, bege; *coma basal* 14-17,2 mm compr., bege; *coma apical* inconspícua.

Material examinado: ESPÍRITO SANTO: Água Doce do Norte, Pedra do Cruzeiro, em face vertical de *inselberg*, fr.pas., 27-IV-2008, L.Kollman 10970, A.P.Fontana, E.Leme & M.Zanoni (MBML); Ibidem, 7.III.2017, clonótipo E.Leme 7357 (R).

Fenologia: Espécies com frutos secos no mês de maio.

Etimologia: O nome é uma referência para o elevado tamanho das brácteas florais, que excedem as sépalas e às vezes as pétalas.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon magnibracteatus* é endêmico da região noroeste do estado do Espírito Santo, município de Água Doce do Norte, onde vegeta em *inselberg* de floresta estacional semidecidual, em faces muito íngremes de superfícies nuas, quase vertical, nas proximidades do Rio Negro, junto com *Alcantarea* sp. e *Coleocephalocereus fluminensis*.

Status de conservação: A espécie é conhecida apenas de sua localidade-tipo. *Stigmatodon magnibracteatus* ocorre em *inselbergs* distribuídos em uma matriz onde a vegetação florestal nativa da região, representada pela floresta estacional semidecidual, foi altamente fragmentada por atividades agropecuárias, principalmente pela pecuária extensiva, além de ser uma região de exploração de rochas ornamentais. Ocupa AOO de apenas 4 km² e a localidade foi considerada uma única situação de ameaça. A espécie está sujeita ao declínio da qualidade do hábitat devido à agricultura intensiva praticada na região e aos efeitos diretos da mineração. Até o presente, não existe registro da espécie em unidades de conservação. Assim, *S. magnibracteatus* foi avaliada como “ criticamente em perigo ” (CR B2ab (iii)).

Comentários: *Stigmatodon magnibracteatus* é morfologicamente similar às espécies que formam o complexo *S. harrylutheri* (*S. apparicianus*, *S. harrylutheri*, *S. euclidianus* e *S. bifidus*), das quais se diferencia, principalmente pelas brácteas florais castanho-avermelhadas, principalmente no início da antese e pelas brácteas superiores do pedúnculo mais longas (50-65 cm vs. > 45 cm).

No protólogo, foi comparada com duas espécies deste complexo: *S. apparicianus* e *S. euclidianus*, diferindo de ambas pelas brácteas florais que podem alcançar até 47 mm de comprimento (*vs.* < 35 mm de compr.), as inferiores igualando-se as pétalas e as superiores mais longas que as sépalas (contra distintamente mais curtas) e as lâminas do estigma obtuso-denticulado (*vs.* longo digitado-laciniado). Em comparação com *S. apparicianus*, esta nova espécie também pode ser distinguida pela cor verde das folhas mas completamente obscurecida por uma densa camada de tricomas brancos-cinéreos, conferindo a lâmina uma coloração prateada (*vs.* lâmina verde, parcialmente obscurecida pelos tricomas). De *S. euclidianus*, também pode ser diferenciada pelas margens das folhas com até 1 mm de espessura (*vs.* até 2 mm de espessura) e as flores com odor de alho (*vs.* uma fragrância frutada).



FIGURE 21. *Vriesea magnibracteata* (Leme 7357 et al.). A. Habit (leaf rosette wet). B. Frontal view of the inflorescence and flower. C. Side view of the basal segment of the inflorescence and flower. D. Details of the corolla, pistil and stamens. E. Habit (leaf rosette dry). F.

Figura 27. Prancha original de *Stigmatodon magnibracteatus* (Phytotaxa 177 (2): 95. 2014).

15. *Stigmatodon multifolius* (Leme & G.K.Br.) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 57. 2016. *Vriesea multifoliata* Leme & G.K.Br., Rodriguésia 61(1): 59. 2010. Tipo: Brasil. Espírito Santo: Serra, próx. a BR 101, Morro do Vilante, Set 1997, R.Oliveira s.n., fl. cult. (holótipo RB!; isótipo MBML!).

Figuras 28, 29, 30

PLANTA epilítica, 45-60 cm de alt. quando florida, propagando-se por brotações axilares. CAULE curto, ocultado pelas folhas. FOLHAS 28-45 em número, rosuladas, suberetas, coriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* estreito-elíptica, 6-7,5 × 4-4,5 cm, castanha, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* estreito-triangular, ápice acuminado-caudado, distintamente canaliculada, margens não truncadas, menos de 0,5 mm de espessura, 17-25 cm de compr., 2-2,5 cm de larg. na base, verde-escuro, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso cinéreo em ambas as faces, tricomas obscurecendo totalmente a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA simples, subereta, 10-15 cm de compr.; *pedúnculo* subereto, 35-40 cm de compr., 0,5-0,6 cm em diâmetro, verde-escuro, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas, superiores ovais, ápice agudo-apiculadas, 27-30 × 20 mm, eretas, pouco mais longas que os entrenós, envolvendo quase completamente o pedúnculo, coriáceas, castanho-escuras em direção à base, estramíneas em direção ao ápice, indumento lepidoto esparso branco, não sulcadas; *raque* flexuosa, levemente geniculada, verde, glabra, sustentando 9 a 11 flores; *brácteas florais* ovais, ápice agudo, 26-30 × 23 mm, igualando o ponto médio das sépalas, sem carena, secundas com as flores, coriáceas, fortemente sulcadas principalmente em direção ao ápice no final de antese, verde-púrpureas, indumento lepidoto esparso branco. FLORES 4-4,5 cm de compr., com mucilagem incolor, congestas, com odor de alho, secundas na antese; *pedicelo* 8-9 mm de compr.; *sépalas* elípticas, simétricas, ápice emarginado, 24-25 × 13-15 mm, sem carena, livres, coriáceas, carnosas próximo a base, verdes com margens vinosas, glabras na face adaxial; *pétalas* obovais, simétricas, ápice emarginado, recurvado na antese, 37-38 × 17-18 mm, livres, verde-amareladas, glabras, formando corola campanulada, 27-30 mm em diâm.; *apêndices petalares basais* subobovados, ápice longo-acuminados a bidentados, ca. 11 × 2,5-3 mm, adnatos às pétalas por ca. 5 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, 23-27 × ca. 1,5 mm, alvos; *anteras* 6-8 mm de compr.,

dorsifixas próximo da base; *óvulos* caudados; *estigma* tubo-laciniado. FRUTO não visto.

Material examinado: ESPÍRITO SANTO: Serra, Pedra do Vilante, em face vertical de *inselberg*, 20.VIII.2014, in cult., D.R.Couto 2825 & B. Paixão Souza.

Fenologia: Flores em setembro.

Etimologia: O nome é uma referência ao elevado número de folhas por roseta, o que a torna distinta das demais espécies de *Stigmatodon* com folhas verde-cinéreas.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon multifolius* é conhecido apenas para a localidade tipo no município da Serra, região metropolitana do estado do Espírito Santo, onde vegeta em grandes penhascos verticais de *inselbergs* graníticos de floresta estacional semidecidual, com matriz antropizada por atividades agropecuárias e exploração de granito, intercalados com pequenas manchas de floresta estacional semidecidual e *inselbergs* graníticos, o que gera declínio contínuo da qualidade de hábitat.

Status de conservação: A espécie é conhecida apenas de sua localidade-tipo. A espécie ocupa AOO de apenas 4 km² em uma região que sofre os efeitos diretos de atividades agropecuárias, mineradoras e de expansão urbana. Até o presente, não existe registro da espécie em unidades de conservação. Desta forma, a espécie foi avaliada como “Críticamente em perigo” (CR B2ab(ii,iii)).

Comentários: *Stigmatodon multifolius* possui afinidade morfológica com *S. harrylutheri* e *S. apparicianus*. De ambas pode ser facilmente distinguível pelas folhas mais numerosas (28 a 45 *vs.* < de 22), ligeiramente mais estreitas (2-2,5 cm *vs.* > 2,5 cm de largura na base), pelas margens foliares não truncadas inferior a 0,5 mm de espessura (*vs.* margens truncadas, igual ou superior a 1 mm de espessura) e pelos *óvulos* caudados (*vs.* apiculados e levemente caudados).



Figura 28. *Stigmatodon multifolius* A-B tipos (holótipo e isótipo) C hábito de um espécime em cultivo (clonótipo – Leme 3484), recanto dos Gravatás, Teresópolis, RJ D detalhe da flor. Fotos D.R.Couto, exceto A arquivo digital JABOT (jabot.jbrj.gov.br) e D E.M.C.Leme.

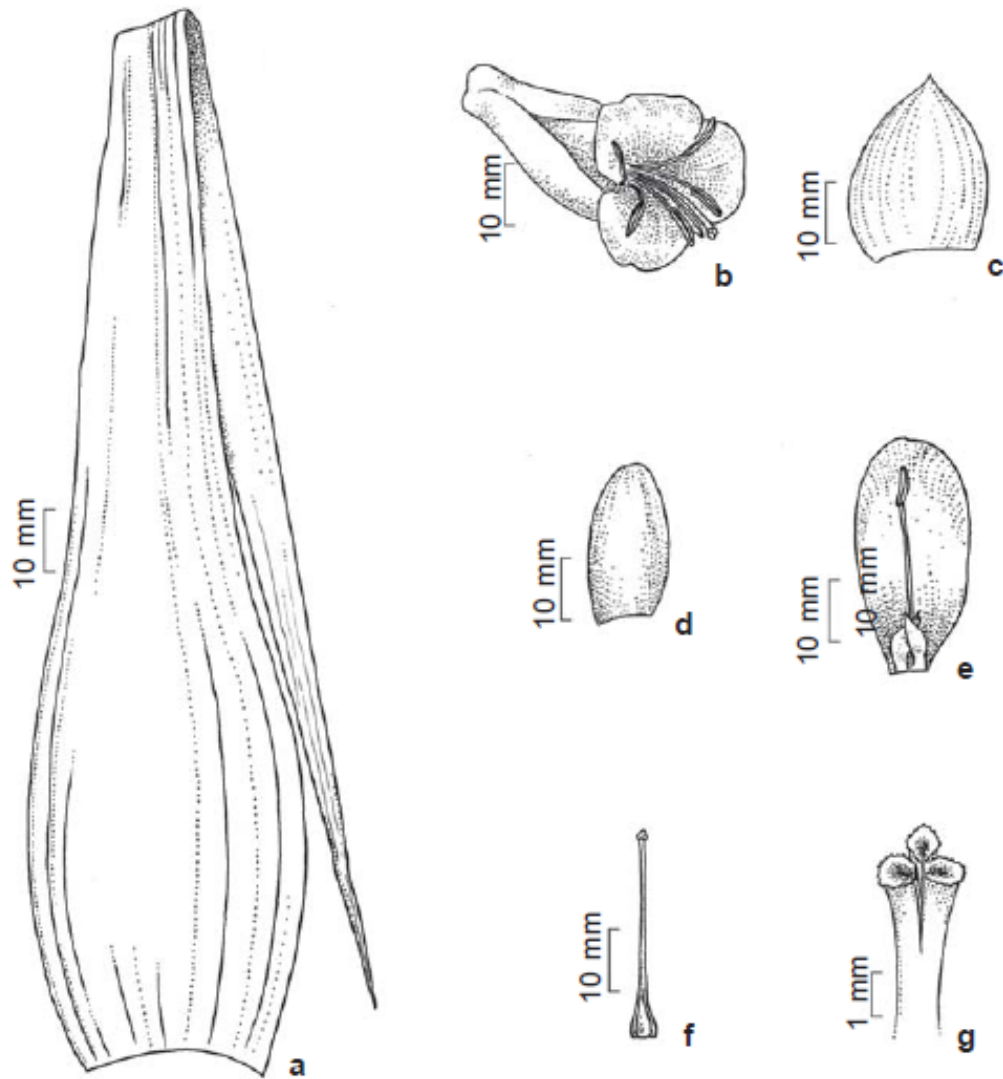


Figure 14 – a-g. *Vriesea multifoliata* Leme & G.K. Br. – a. leaf, adaxial view; b. flower in side view; c. floral bracts, from above; d. sepal, from below; e. petal and stamen, from above; f. pistil; g. detail of the stigma.

Figura 29. Prancha adaptada da obra original de *Stigmatodon multifoliatus* (Rodriguésia 61 (1): 62. 2010).

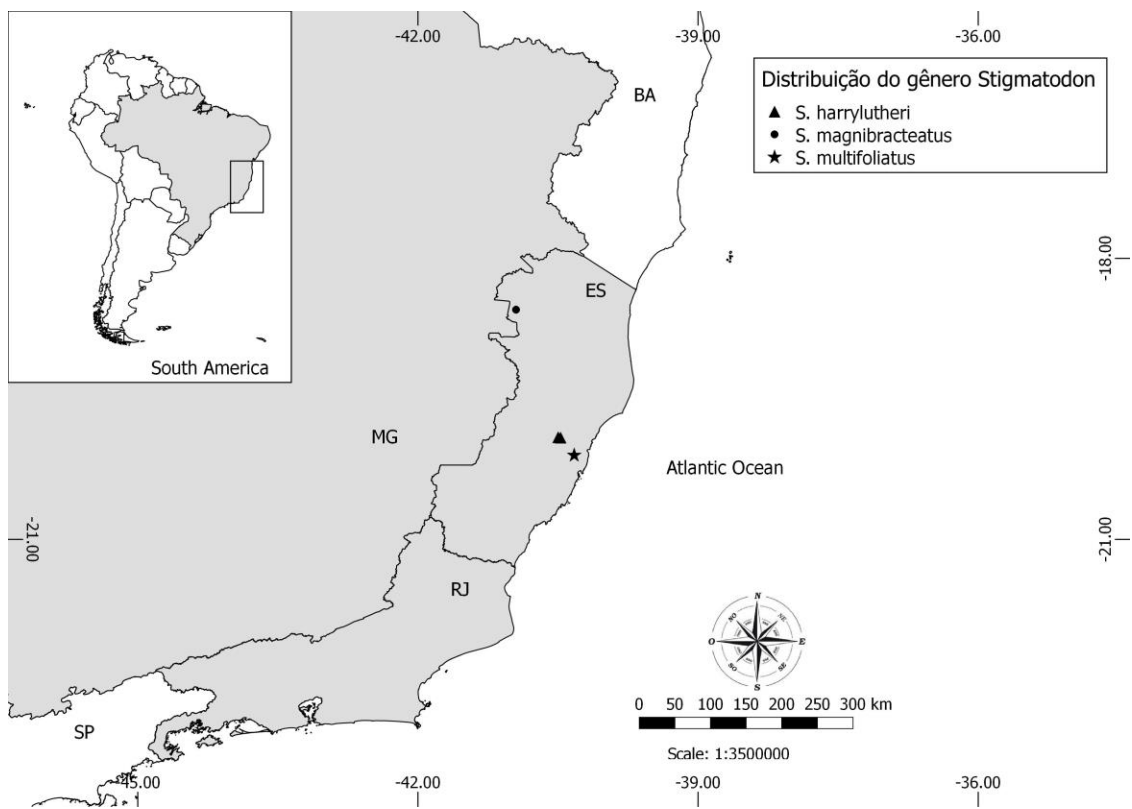


Figura 30. Mapa de distribuição geográfica de *Stigmatodon harrylutheri*, *S.magnibracteatus* e *S.multifolius*.

16. *Stigmatodon plurifolius* (Leme) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 58. 2016. *Vriesea plurifolia* Leme, Bradea 4: 314. 1987. Tipo: Brasil. Espírito Santo: Serra. Rupícola com flores noturnas, Out. 1986, L.C. de Araujo, s.n., fl. cult. (holótipo HB!).

Figuras 31, 32, 35

PLANTA epífita, (39-)55-79 cm de alt. quando florida, propagando-se por brotações axilares. CAULE reptante, 6,5-9 cm compr. FOLHAS numerosas, fasciculadas, suberetas, subcoriáceas, roseta utriculosa não formando tanque; *bainha* oval, 6-7,5 × 1,3-1,7 cm, castanho-escuro, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* estreito-linear, ápice longo-atenuado, levemente recurvado, ligeiramente canaliculada, margens truncadas, com menos de 0,5 mm de espessura, (12,5-)22-28 cm de compr., 0,3-0,7 cm de larg. na base, verde, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso na face adaxial, esparsos na face abaxial, com tricomas não obscurecendo a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA simples, subereta, 7-12(-19) cm de compr.; *pedúnculo* ereto a subereto, 32,5-50(-60) cm de compr., 4 mm em diâm., verde, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas, ápice caudado, superiores ovais, ápice apiculado, 17-25 × 10-16 mm, eretas, mais curtas que os entrenós, subcoriáceas, verdes com margem vinosa, inferiores com indumento lepidoto denso na face adaxial, superiores com tricomas esparsos na face abaxial e mais densos na face adaxial, não nervado-sulcadas na antese; *raque* geniculada, entrenós (12,5-)14,7-20 (-31) mm, verde, glabra, sustentando 4-7 flores; *brácteas florais* ovais a suborbiculares, ápice obtuso, 12-16,9(-18,7) × 12,4-18 mm, mais curtas que as sépalas, sem carena, secundas com as flores na antese, coriáceas, lisas, lustrosas em direção à base, verdes com margem vinosa, indumento denso na face adaxial e glabras na face abaxial. FLORES 3,5-4,1 cm de compr., com mucilagem incolor, laxas, odor não evidente, secundas na antese; *pedicelo* 5-10 mm compr.; *sépalas* oblongo-elípticas a elípticas, simétricas, ápice obtuso-arredondado, 18-21 × 10,5-13 mm, sem carena, livres, coriáceas, verdes com margens vinosas, glabras; *pétalas* obovais, simétricas, ápice emarginado, recurvado na antese, 28-36 × 11,7-16 mm, livres, verde-claro, glabras, formando corola campanulada, 24-26 mm em diâm.; *apêndices petalares basais* oblongo ou obovais, ápice agudo ou denticulado, 3-8,4 × 1,5-2,2 mm, adnatos às pétalas por 3,3-3,6 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, 13,7-22 × 1,3-1,5 mm, alvos; *anteras* 8-8,3 mm de compr., dorsifixa próximo da base;

óvulos caudados; *estilete* 17-28,3 mm de compr.; *estigma* tubo-laciniado. FRUTO não visto.

Material examinado: ESPÍRITO SANTO: Serra, Pedra do Vilante, em face vertical de *inselberg*, 2013, fl.in cult.,25-IX-2015, D.R.Couto 2823 & B.Paixão-Souza (R); Santa Teresa, São João do Petrópolis, 24.II.2002, A.P.Fontana 101 (MBML); Ibidem, X-2008, A.P.Fontana 190 (RB, HB); São Roque do Canaã, São Jacinto, 16-X-2004, A.P.Fontana 902 (MBML); Governador Lindenberg, Mata da Prefeitura, rupícola, fr.,14-XI-2006, V. Demuner 3066 (MBML); Águia Branca, Córrego Jabuticaba, propr.: Rosangela Fausti, rupícola na sombra, fr., 30-XI-2006, L.F.S. Magnago 1676 (MBML, RB); Ibidem, Córrego Taquaral, Santa Luzia, propr.: José Rochinha, fr.pass. 2-IV-2007, V. Demuner 3436 (MBML); Nova Venécia, distrito de Cristalina, próx. da BR 381, *inselberg*, fr., 15-II-2014, R.C. Forzza 7804, K. Hmeljevski & M. Medeiros (RB).

Fenologia: Floresce de setembro a novembro.

Etimologia: Em alusão ao elevado número de folhas fasciculadas, que confere a planta um caráter único entre o gênero *Stigmatodon*.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon plurifolius* possui ampla distribuição por *inselbergs* graníticos de floresta estacional semidecidual, distribuídos na região metropolitana, central-serrana, centro-oeste e noroeste do estado do Espírito Santo. Diferentemente dos demais táxons, a espécie se distribui preferencialmente na base das paredes verticais lisas, aparentemente mais protegidas do sol, enquanto as demais espécies vegetam nas faces de maior exposição. Este fato pode ser facilmente observado na localidade tipo, no Morro do Vilante (município de Serra), onde *S. plurifolius* ocorre em simpatria com *S. multifoliatum* e *S. harrylutheri*. Enquanto *S. plurifolius* vegeta na base do *inselberg*, as demais espécies ocorrem nas faces mais íngremes e inacessíveis, expostas diretamente ao sol.

Status de conservação: Apesar de *S. plurifolius* possuir uma distribuição mais ampla em relação aos demais táxons do gênero, não há registro desta espécie em unidades de conservação. A espécie tem distribuição restrita (EOO=2.989,68 km²; AOO=24 km²) e está sujeita ao declínio da qualidade do hábitat em decorrência da agropecuária intensiva, mineração e expansão urbana. Desta forma, nos avaliamos esta espécie na categoria “Em Perigo” (EN B1ab (iii)+2ab(iii)).

Comentários: *Stigmatodon plurifolius* é uma espécie bem delimitada e pode ser facilmente reconhecida, principalmente por possuir roseta utriculosa que não acumula água, pela bainha com densa camada de tricomas marrons que podem ser vistos a olho nú, pelas folhas fasciculadas e lâmina estreito-linear. Estas características separam *S. plurifolius* de todas as demais espécies do gênero *Stigmatodon*.

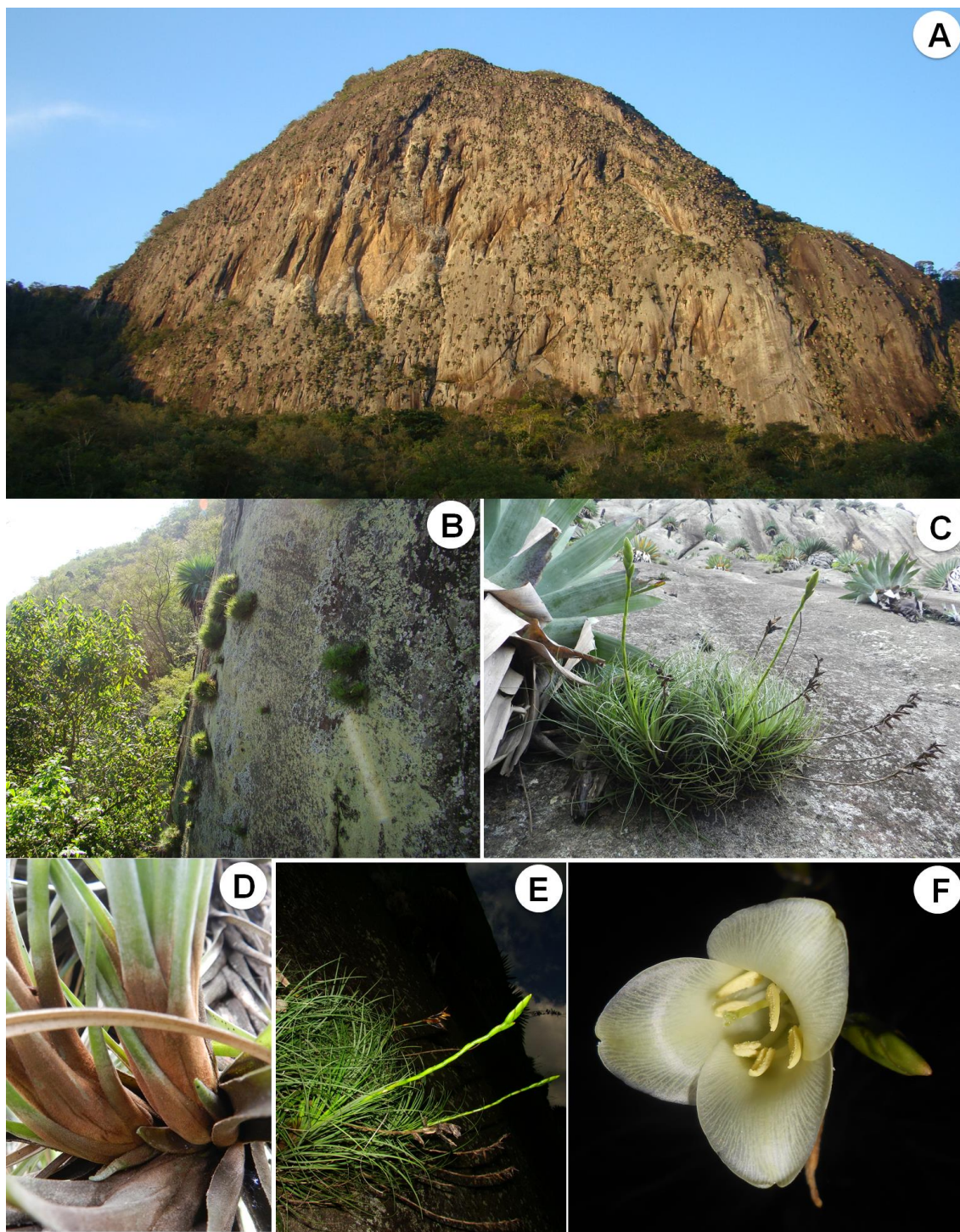


Figura 31. *Stigmatodon plurifolius* **A** Pedra do Vilante, localidade tipo no município de Serra **B** detalhe do ambiente com indivíduos formando pequenas moitas na face vertical do *Inselberg* **C** hábito com indivíduos em início de floração **D** detalhe do indumento na bainha **E** pedúnculo **F** detalhe da corola. Fotos: D.R.Couto.

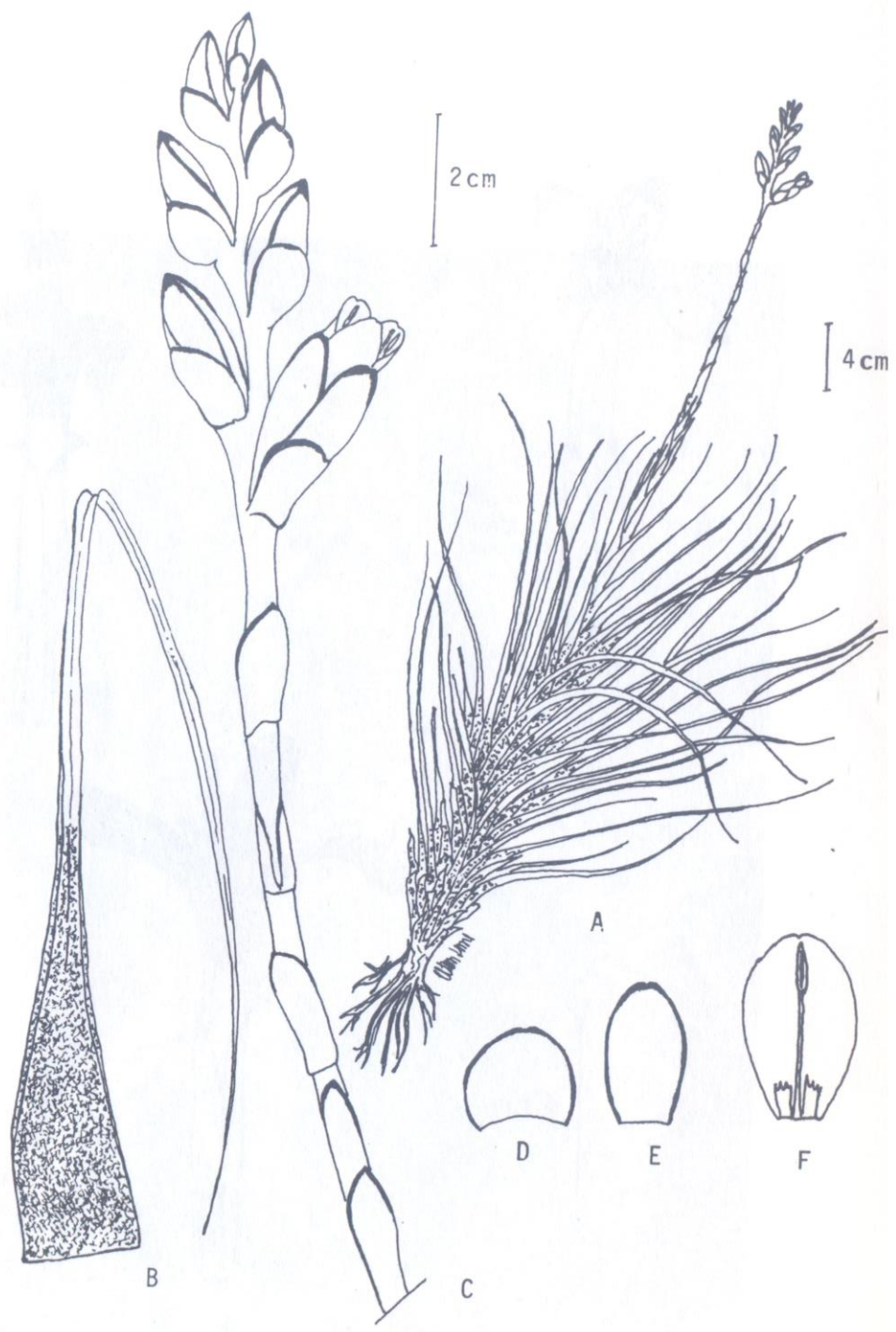


Fig. 5 *Vriesea plurifolia* Leme. A - h bito; B - folha; C - infloresc ncia; D - br ctea floral; E - s pala; F - p tala.

Figura 32. Prancha original de *S.plurifolius* (Bradea 4: 323. 1987).

17. *Stigmatodon sanctateresensis* (Leme & L.Kollmann) Leme, G.K.Br. & Barfuss, Phytotaxa 279(1): 58. 2016. *Vriesea sanctateresensis* Leme & L.Kollmann, Rodriguésia 61(1): 61-64. 2010. Tipo: Brasil, Espírito Santo: Santa Tereza, 14 de Out. 2001, L.Kollmann & E.Bausen 4350 (holótipo HB!; isótipo MBML!).

Figuras 33, 34, 35

PLANTA epilítica, (25-)44-52 cm de alt. quando florida, propagando-se por brotações axilares. CAULE longo-reptante, 9-15 cm compr. FOLHAS 10-13 em número, rosuladas, suberetas, coriáceas a subcoriáceas; roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* oblonga a oboval, 7-9,8 × 5,2-5,8 cm, castanho-vinosa, indumento lepidoto denso marrom em ambas as faces; *lâmina* triangular, ápice agudo, distintamente apiculado-caudado, recurvado para trás, às vezes espiralados quando *in sicco*, ligeiramente canaliculada, margens agudas, avermelhada, 7-10 cm de compr., 1,8-3 cm de larg. na base, bicolor, com face adaxial verde e abaxial vinosa, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso branco em ambas as faces, tricomas obscurecendo parcialmente a coloração das lâminas. INFLORESCÊNCIA simples, subereta, (7-)13-16 cm de compr., ca. 5 mm em diâm.; *pedúnculo* ereto a subereto, (17-)30-35 cm de compr., ca. 0,4 cm em diâm., vinoso, esverdeado-purpúreo, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas, ligeiramente infladas em direção ao ápice, mais longas que os entrenós, verdes a vinoso-esverdeadas próximo ao ápice, glabras na base com indumento lepidoto denso branco próximo ao ápice, superiores elípticas, ápice agudo-atenuado, recurvado para trás, ligeiramente infladas em direção ao ápice, ca. 34 × 18 mm, eretas, mais longas que os entrenós, vinosas, indumento lepidoto em ambas as faces, cobertas com cera alva, não nervado-sulcado na antese; *raque* geniculada a levemente angular, sulcada quando *in sicco*, entrenós 8-12 mm, verde, glabra, sustentando (6-)15-17 flores; *brácteas florais* ovais a largo-ovais, ápice obtuso, agudo ou apiculado, 19-27(-30) × 20-23 mm, mais curtas ou pouco mais longas que as sépalas, sem carena, secundas com as flores na antese, coriáceas, lisas ou quase na antese, lustrosas, ligeiramente convexas, vinosas ou raramente verdes, glabras. FLORES 3,4-4 cm de compr., com mucilagem incolor, congestas, com odor de alho, secundas na antese; *pedicelo* 5-7 mm de compr.; *sépalas* oblongas, levemente elípticas, simétricas, ápice obtuso-emarginado, 17-19 × 10-11 mm, sem carena, livres, coriáceas, lustrosas, fortemente convexas, verdes na base, vinosas em direção ao ápice, glabras; *pétalas* obovais a espatuladas, simétricas, ápice obtuso-cuculado a emarginado, fortemente

recurvado na antese, 30-33 × 12-15 mm, livres, verde-amareladas, glabras, formando corola campanulada, 18-25 mm em diâmetro; *apêndices petalares basais* lanceolados ou obovais, ápice agudo-acuminado, 6-8 × 2,1-4 mm, adnatos às pétalas por 3,7-5 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, 16-18 × 1-1,2 mm, amarelados; *anteras* 5,8-6(-22) mm de compr., dorsifixas próximo da base; *óvulos* caudados; *estilete* ca. 15-19 cm de compr.; *estigma* tubo-laciniado. FRUTO não visto.

Material examinado: ESPÍRITO SANTO: Santa Teresa, Pedra do Toma Vento, vegetando em face vertical de *inselberg*, fl., fr., 26-VIII-2014, D.R.Couto 2916, L.Kollmann, B.Paixão-Souza, I.M.Kessous & T.Mota (R); Ibidem, fl.fr., 26-VIII-2014, D.R.Couto 3385 *et al.* (R).

Fenologia: Floresce entre agosto e novembro.

Etimologia: O nome refere-se ao município do tipo, Santa Teresa.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon sanctateresensis* vegeta em *inselbergs* graníticos de floresta ombrófila densa, entre 780 a próximo de 1000 m de elevação, onde a presença de nevoeiros é mais intensa o que garante maior suporte de umidade durante os períodos de maior déficit hídrico (outono-inverno). Na localidade tipo, os espécimes foram coletados através de técnica de *rappel*, a ca. 50 m abaixo do cume, em precipício vertical. No entorno, nas faces de menor inclinação ocorre presença de grande população de *Alcantarea* aff. *extensa* (L.B.Sm.) J.R.Grant, alguns representantes de *Begonia albidula* Brade, dentre outros, onde observamos vestígios de pastoreio por caprinos, que são criados neste *inselberg* pelos proprietários locais. Devido ao fato de *S. sanctateresensis* estar confinada nos penhascos verticais, estas se encontram aparentemente protegidas contra herbivoria. No entanto, vale ressaltar que os espécimes coletados pelos autores do táxon (L.Kollmann, com. pess.), encontravam-se próximos ao cume da montanha, em área de fácil acesso e onde se observa presença assídua de caprinos. Neste local, assim como nas faces mais onduladas do afloramento, não observamos mais a presença de *S. sanctateresensis*, o que pode estar relacionado à presença destes animais no local.

Status de conservação: A espécie só é conhecida para a localidade tipo, no município de Santa Tereza. Não há registros da espécie para unidades de conservação. *Stigmatodon sanctateresensis*, ocupa uma AOO muito restrita, inferior a 10 km², em

uma região com práticas agropecuárias intensas. A localidade de ocorrência foi considerada uma única situação de ameaça. Assim, *S. sanctateresensis* foi avaliada como “Críticamente em perigo” (CR B2b (iii)).

Comentários: No protólogo, *S. sanctateresensis* foi relacionada morfológicamente com *S. fontellanus*, da qual se diferencia por seu tamanho distintamente menor (25-52 cm *vs.* > 70 cm de alt.), o número reduzido de folhas (10 a 13 *vs.* > 20), pela bainha mais curta (5,2-5,8 *vs.* 8 cm), pelas folhas ligeiramente menores (7 -10 x 1,8-3 cm *vs.* 11-15 x ca. 4,5 cm), pelo pedúnculo mais delicado (4 mm *vs.* 8 mm em diâm.), pela inflorescência menor (13-16 *vs.* > 25 cm compr.) com brácteas florais ovais (*vs.* suborbicular), vinosas ou raramente verdes (*vs.* verde-vinosa).

Stigmatodon sanctateresensis é uma espécie singular dentro do gênero, apresentando-se mais delicada e de pequeno porte em relação às demais espécies, com brácteas florais vinosas e lustrosas (na natureza) o que a difere das outras espécies do gênero. No entanto, em condição de cultivo, a espécie pode apresentar brácteas florais verdes com manchas vinosas.

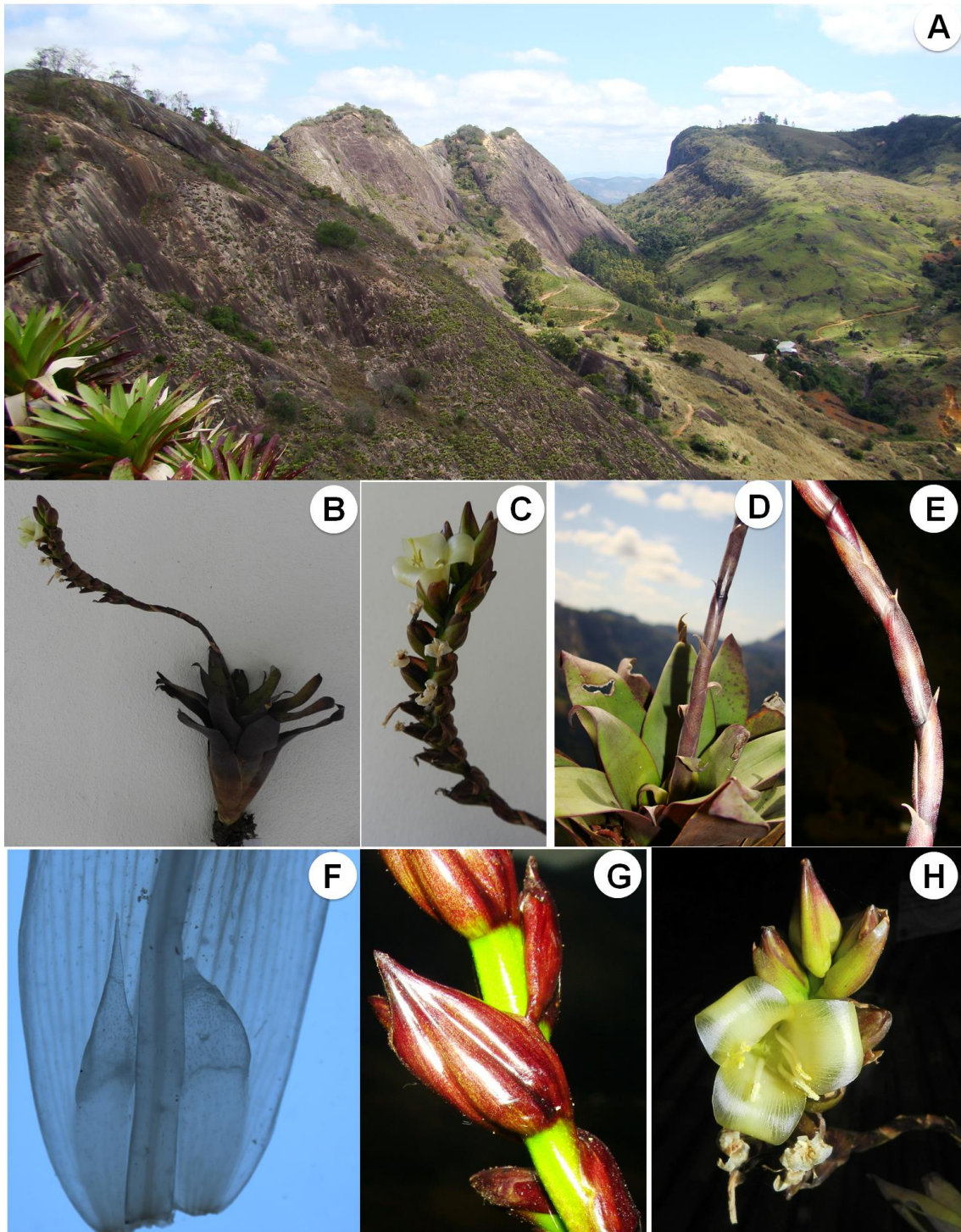
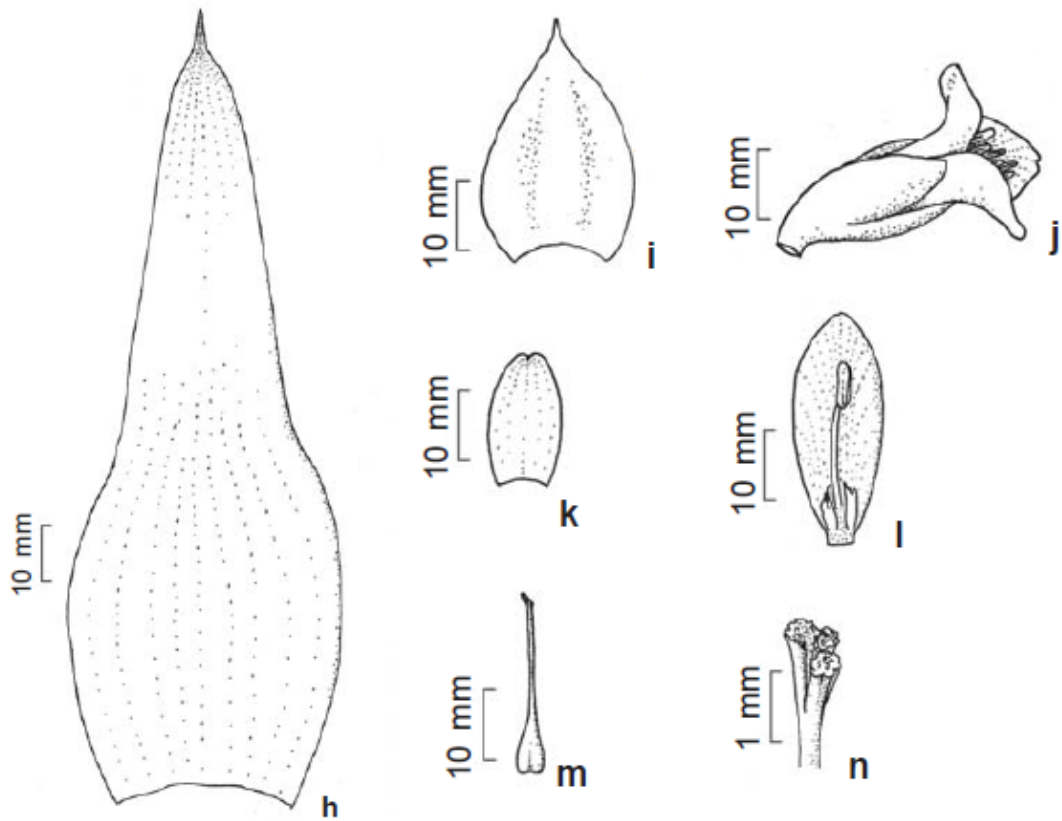


Figura 33. *Stigmatodon sanctateresensis* (Couto 2916) **A** habitat na localidade tipo **B** hábito com detalhe da face abaxial da lâmina, inteiramente vinho **C** detalhe da raqui **D** parte adaxial da lâmina e base da inflorescência **E** detalhe das brácteas do pedúnculo **F** apêndices petalares agudo **G** brácteas florais vinho com raque verde **H** detalhe da flor e da posição dos estames na corola. Fotos D.R.Couto.



V. sanctateresensis Leme & L. Kollmann – h. leaf, adaxial view; i. floral bracts, from above; j. flower in side view; k. sepal, from above; l. petal and stamen, from above; m. pistil; n. detail of the stigma.

Figura 34. Prancha adaptada da obra original de *S. sanctateresensis* (Rodríguezia 61 (1): 62. 2010).

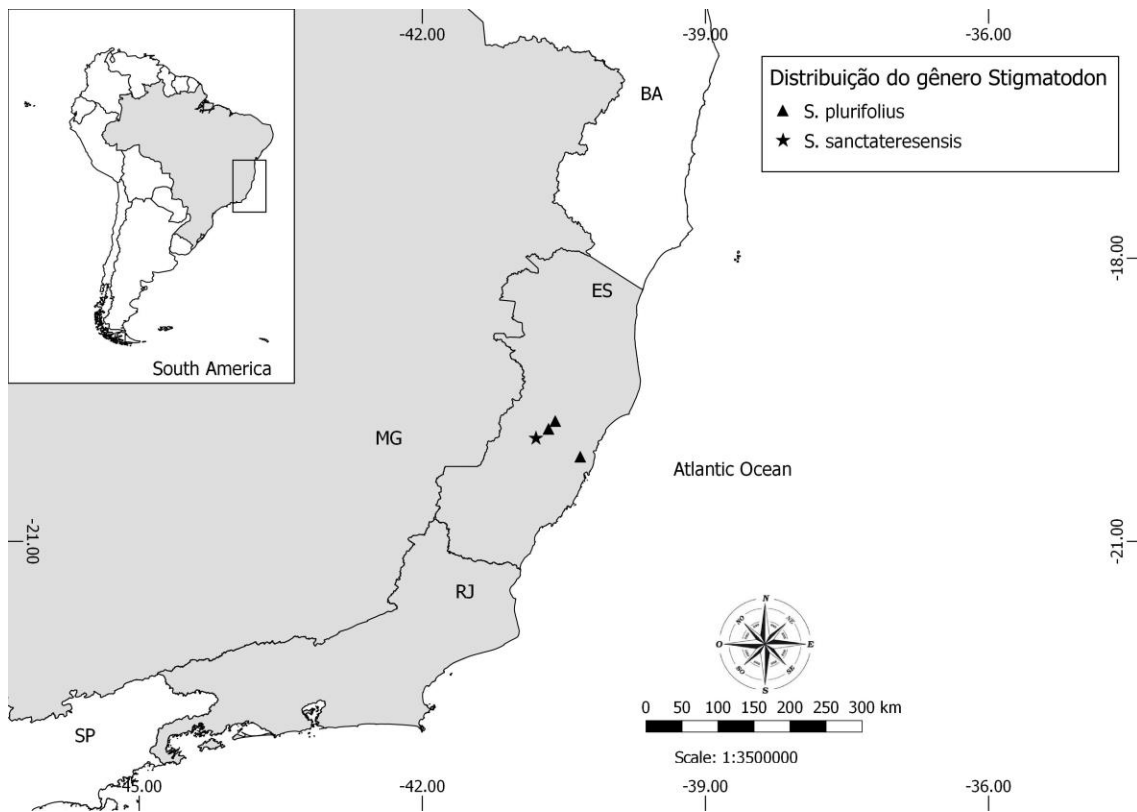


Figura 35. Mapa de distribuição geográfica de *Stigmatodon plurifolius* e *S.sanctateresensis*.

18. *Stigmatodon* sp. nov. 1

Figuras 36, 37, 38

PLANTA epilítica, 92-105 cm alt. quando florida, propagando-se por brotações basais. CAULE reptante, ca. 12 cm compr. FOLHAS 20-25 em número, rosuladas, suberetas a arqueadas, coriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* oblongo-elíptica, 13-17 (-19) × 9-10 cm, castanha, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* triangular, ápice agudo-acuminado, levemente recurvado, margem não truncada, com menos de 1mm de espessura, 20-25(-36,5) cm de compr., 3,3-5,5 cm de largura na base, verde, densamente coberta com cera epicuticular alva em ambas as faces; indumento lepidoto denso alvo-escamoso na face abaxial, face adaxial com tricomas alvo-escamo denso no terço-inferior e mais esparsos para o resto, tricomas não obscurecendo totalmente a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA composta, subereta, 35,3-45 cm de compr.; *pedúnculo* recurvado-patente, 57-60 cm de compr., verde, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas, imbricadas, superiores ovais, ápice caudado, ca. 65 × 24 mm, eretas, mais longas que os entrenós, verdes, não nervado-sulcadas, indumento lepidoto denso na face abaxial, face adaxial com tricomas densos no terço inferior e esparsos em direção ao ápice; *raque* geniculada, entrenós 8,6-9,5 (-13) mm, verde, glabra, sustentando ca. 40 flores; 3-4 (-6) ramos, ascendendo em direção ao ápice, 23-35 cm de compr.; *bráctea primária* oval-triangular, ápice caudado, (-29) 33-41 × 21-22 mm, subereta, coriácea, não nervado-sulcado, verde; *brácteas estéreis* oval-triangulares, ápice acuminado-apiculado, 21-27 × 17-22,8 mm, subereta, carenada, coriácea, lisa, verde com manchas vinosas, indumento lepidoto denso na face adaxial, e esparsos na face abaxial; *brácteas florais* largo-ovais, ápice obtuso, 15,1-22 × 19,6-20 mm, mais curtas que as sépalas, sem carenas, secundas na antese, eretas, coriáceas com a base carnosa, lisas, verde-vinosas, glabras na face abaxial, indumento lepidoto denso na face adaxial. FLORES 5,0-5,5 cm de compr., com mucilagem incolor abundante, laxas, fragrância não perceptiva, secundas na antese, *pedicelo* 8,3-11,4 mm de compr.; *sépalas* elípticas, simétricas, ápice obtuso, 22-24 × 17 mm, livres, sem carena, espessamente coriáceas na base, verde-vinosas, glabras na face adaxial, indumento lepidoto na face abaxial; *pétalas* obovadas, simétricas, ápice arredondado-emarginado, recurvado para trás na antese, 35-42 × 18-23,5 mm, livres, amplamente suculentas da base para o centro com margens membranáceas, verde-amareladas, glabras; apêndices petalares basais, obovados, ápice agudo 9,5-13,5 × 3,5-4,9 mm,

adnatos às pétalas por 2,4-5,3 (-6,6) mm; *corola* campanulada, 27-28 mm em diâm.; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* livres, complanados, 20-25 × 1,7-2,2 mm, alvos; *anteras* 9,5-10 mm de compr., dorsifixas próximo a base; *óvulos* caudados; *estilete* 23-25 mm compr.; *estigma* tubo-laciniado, 1,4 mm em diâm.. FRUTO não visto.

Material examinado (Parátipo): ESPÍRITO SANTO: Cachoeiro de Itapemirim/ Jerônimo Monteiro, Pedra da Andorinha, fl., 14-X-2012, D.R.Couto 2330 & V.C.Manhães (R); Ibidem, fl., D.R.Couto 3342 & V.C.Manhães (MBML); Ibidem, Fazenda Mangabeira, Pedra da Andorinha, em paredões de rocha, 120 m.s.m., fr. pass., 16-VIII-1999, G. Martinelli 15743, L.Heron & R.Azoury (RB).

Fenologia: Observado em flor entre os meses de agosto e outubro.

Distribuição geográfica, ecologia e habitat: *Stigmatodon* sp. nov. 1 é endêmica do estado do Espírito Santo e ocorre exclusivamente em *inselbergs* graníticos de Floresta Estacional Semidecidual submontanos da Mata Atlântica, entre os municípios de Cachoeiro de Itapemirim e Jerônimo Monteiro, em um complexo de *inselbergs* denominando “Pedra das Andorinhas”. Os *inselbergs* da região Sul Capixaba são reconhecidos como de extrema importância para estudos biológicos (Martinelli 2007; Manhães *et al.* 2016; Couto *et al.* 2017) e de grande importância para implementação de unidades de conservação (Martinelli *et al.* 2007). A região abriga um dos principais polos mundiais de extração de rochas ornamentais (Sardou-Filho *et al.* 2013), e o conhecimento da biodiversidade aliados a estratégias de conservação e restauração destes ecossistemas na região são extremamente importante.

Status de conservação: A espécie possui distribuição muito restrita (EOO=1,33 km²; AOO=12 km²). A região do vale do Itapemirim sofreu os efeitos de diferentes atividades econômicas como a agricultura extensiva, principalmente a pecuária de corte e plantios de café e laranja, além de situar-se em um dos maiores polos de extração de rochas ornamentais do mundo. Estas atividades fazem com que as áreas naturais remanescentes continuem enfrentando o declínio contínuo da qualidade do hábitat. A espécie não ocorre em unidades de conservação. Desta forma, a espécie foi avaliada como “Críticamente em perigo” (CR B2ab(ii,iii)).

Comentários: *Stigmatodon* sp. nov.1 possui afinidade com outras três espécies : *S. funebris* (L.B.Sm.) Leme, G.K.Br. & Barfuss, *S. belloi* (Leme) Leme, G.K.Br. &

Barfuss e *S. croceanus* (Leme & G.K.Br.) Leme, G.K.Br. & Barfuss, das quais se diferencia pela coloração da lâmina e das brácteas do pedúnculo (verdes com espessa camada de cera epicuticular alva) e pelas pétalas suculentas.

Sigmatodon sp. nov. 1 afasta-se de *S. funebris* pela menor dimensão da lâmina (20-25 x 3-5 cm vs. 30-34 x 6-7 cm); lâmina verde com espessa camada de cera em ambas as faces e sem faixas de tricomas (vs. verde-vinoso com faixas transversais de tricomas alvos), triangular (vs. ligulada a sublinear-triangular), terço-inferior da face adaxial da lâmina com escamas brancas densas, ficando mais esparsos para o ápice (vs. indumento lepidoto denso em ambas as faces, formando faixas alvas na face adaxial); pelo pedúnculo recurvado-patante (vs. ereto a subereto), de menor comprimento (até 45 cm vs. até 80 cm comp.), com ráquulas de menores dimensões (até 35 cm vs. até 68 cm); brácteas do pedúnculo verdes com espessa camada de cera em ambas as faces (vs. verde-vinoso com faixas de tricomas transversais); brácteas florais de coloração verde-vinosa (vs. amplamente vinosa), glabra na face adaxial e tricomas densos na face abaxial (vs. glabra), pela menor quantidade de flores (ca. 40 vs. até 100 flores), pelo indumento denso na face abaxial das sépalas (vs. glabras), pelas pétalas mais largas (18-23,5 mm vs. 11-16 mm), pelo ápice das pétalas arredondado-emarginado (vs. ápice obtuso-arredondado), espessamente suculenta da base ao centro (vs. levemente suculenta), pelo apêndice atingindo maiores dimensões (13,5 x 4,7 mm vs. 10,9 x 3 mm) e pelo maior comprimento dos estames (9,5-10 mm comp. vs. 8-8,5 mm comp.).

Embora as espécies ocorram em *inselbergs* de floresta estacional semidecidual, em condições climáticas muito semelhantes, e aparentemente próximos (ca. 30 km em linha) o isolamento reprodutivo imposto pelos *inselbergs* facilita o processo de especiação (Barbará *et al.* 2007), fazendo com que haja elevado endemismo e diversidade beta (diferenciação da flora em pequenas distâncias) com espécies muito distintas entre *inselbergs* individuais (Porembski 2007).

A nova espécie também se diferencia de *S. belloi* pelo pedúnculo recurvado-patente (vs. fortemente recurvado para baixo), pelo maior porte quando florida (92-105 vs. 83-89 cm alt.); pela lâmina verde com espessa camada de cera em ambas as faces (vs. verde-vinoso); pedúnculo mais longo (57-60 vs. 35-50 cm), pelas brácteas do pedúnculo verdes com espessa camada de cera em ambas as faces (vs. vinosa na base passando a verde-vinosa em direção ao ápice), ápice caudado (vs. agudo-apiculado); com menor espaçamento entre as flores (8,6-9,5 vs. 10-15 mm), menor número de flores (ca. 40 vs. 67-85), flores maiores (50-55 mm comp. vs. 36-38 mm compr.); sépalas

elípticas (*vs.* oblongas), levemente maiores (22-24 x 17 mm *vs.* 20 x 13 mm) e com tricomas esparsos na face adaxial (*vs.* glabras), pelas pétalas levemente maiores (35-42 x 18-23,5 mm *vs.* 30 x 15 mm) com ápice arredondado-emarginado (*vs.* obtuso) amplamente suculenta (*vs.* não suculenta). *Sigmatodon belloi* vegeta em *inselbergs* de floresta ombrófila densa montana em altitudes próximas de 1000 m, região climaticamente diferente da região de ocorrência de *Sigmatodon* sp. nov. 1, que vegeta em *inselbergs* de floresta estacional semidecidual submontana, com clima mais quente e seco.

Em relação a *S. croceanus*, afasta-se pela lâmina triangular (*vs.* estreito-triangular), com ápice agudo-apiculado (*vs.* acuminado-caudado), mais estreito na base (até 5,5 cm *vs.* 7,5 cm), verde com espessa camada de cera em ambas as faces (*vs.* verde-acinzentado com margens vermelho-escuro e sem cera epicuticular), face abaxial com indumento lepidoto denso (escamoso), face adaxial com tricomas densos no terço-inferior denso e esparsos para o ápice (*vs.* indumento lepidoto denso em ambas as faces); pedúnculo mais longo (57-60 cm *vs.* até 45 cm); brácteas do pedúnculo mais estreitas (24 cm *vs.* 40 cm), face abaxial com indumento lepidoto denso e face adaxial com indumento denso no terço inferior e esparsos para o ápice (*vs.* indumento esparso em ambas as faces); portando maior número de flores (ca. 40 *vs.* ca. 12 flores); brácteas estéreis oval-triangulares (*vs.* ovais), ápice acuminado (*vs.* obtuso, levemente apiculado); brácteas florais verde-vinosas (*vs.* verde-escuras, exceto o ápice e as margens de cor vinho-escuro), mais curtas que as sépalas (*vs.* igualando as sépalas na antese); flores ligeiramente menores (5,0-5,5 cm *vs.* 6 cm), pétalas suculentas (*vs.* sem suculencia), apêndices menores (9,5-13,5 *vs.* 17 mm).

Geograficamente, as duas espécies vegetam em regiões climaticamente distintas e muito isoladas. *Stigmatodon croceanus* possui distribuição em *inselbergs* montanos da região serrana do Rio de Janeiro, município de Santa Maria Madalena, enquanto, *Stigmatodon* sp. nov. 1 possui distribuição em *inselbergs* submontanos de floresta estacional da região Sul Capixaba.

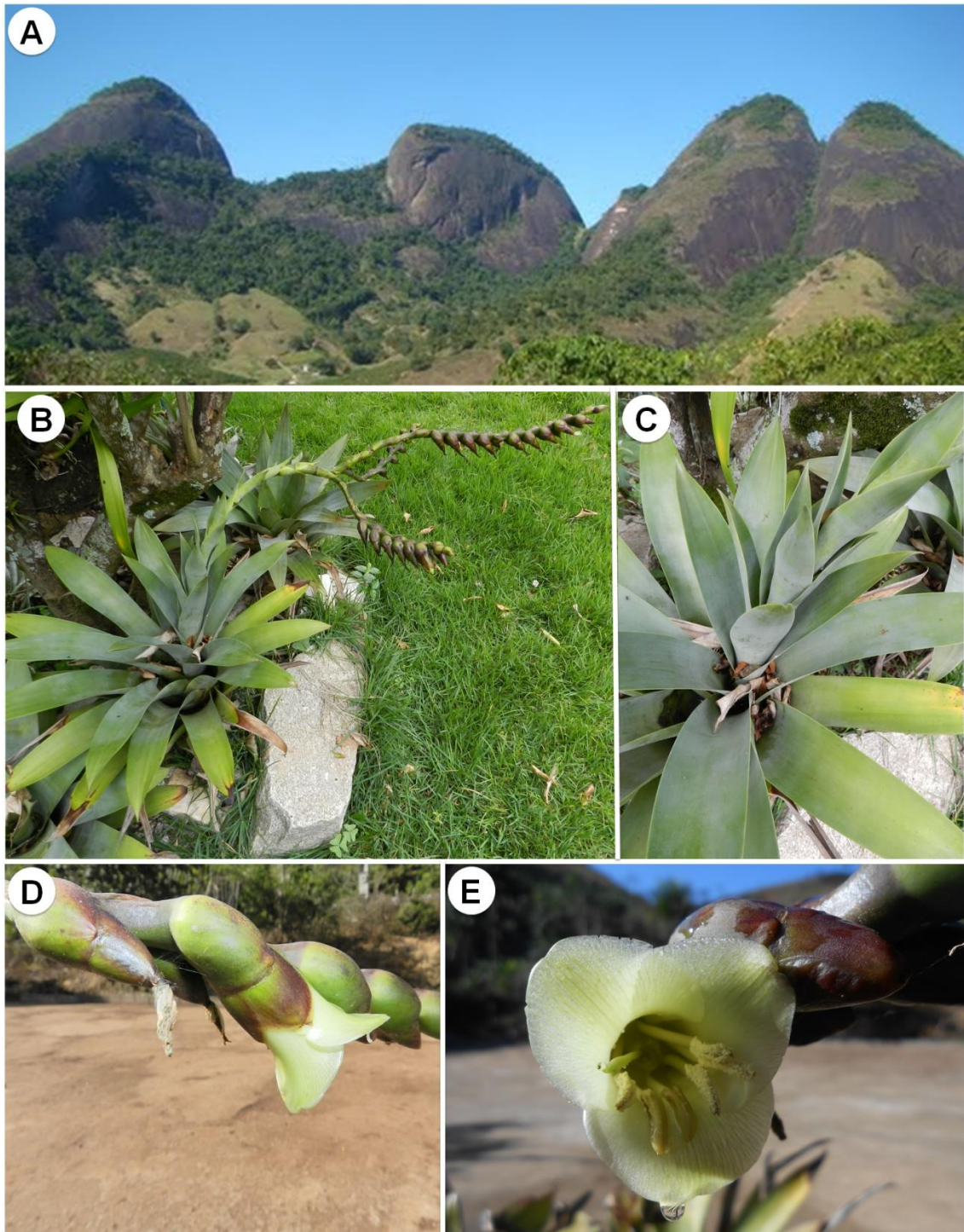


Figura 36. *Stigmatodon* sp. nov. 1 (D.R. Couto 2330 e 3342) **A** habitat na localidade tipo em Pedra da Andorinha e Coqueiro **B** hábito e inflorescência **C** detalhe da lâmina e brácteas do pedúnculo verdes, densamente alvo-cerosa **D** detalhe das brácteas florais verde-vinosas, sépalas e corola **E** detalhe da flor evidenciando a distribuição dos estames. Fotos D.R.Couto, exceto A. Google.

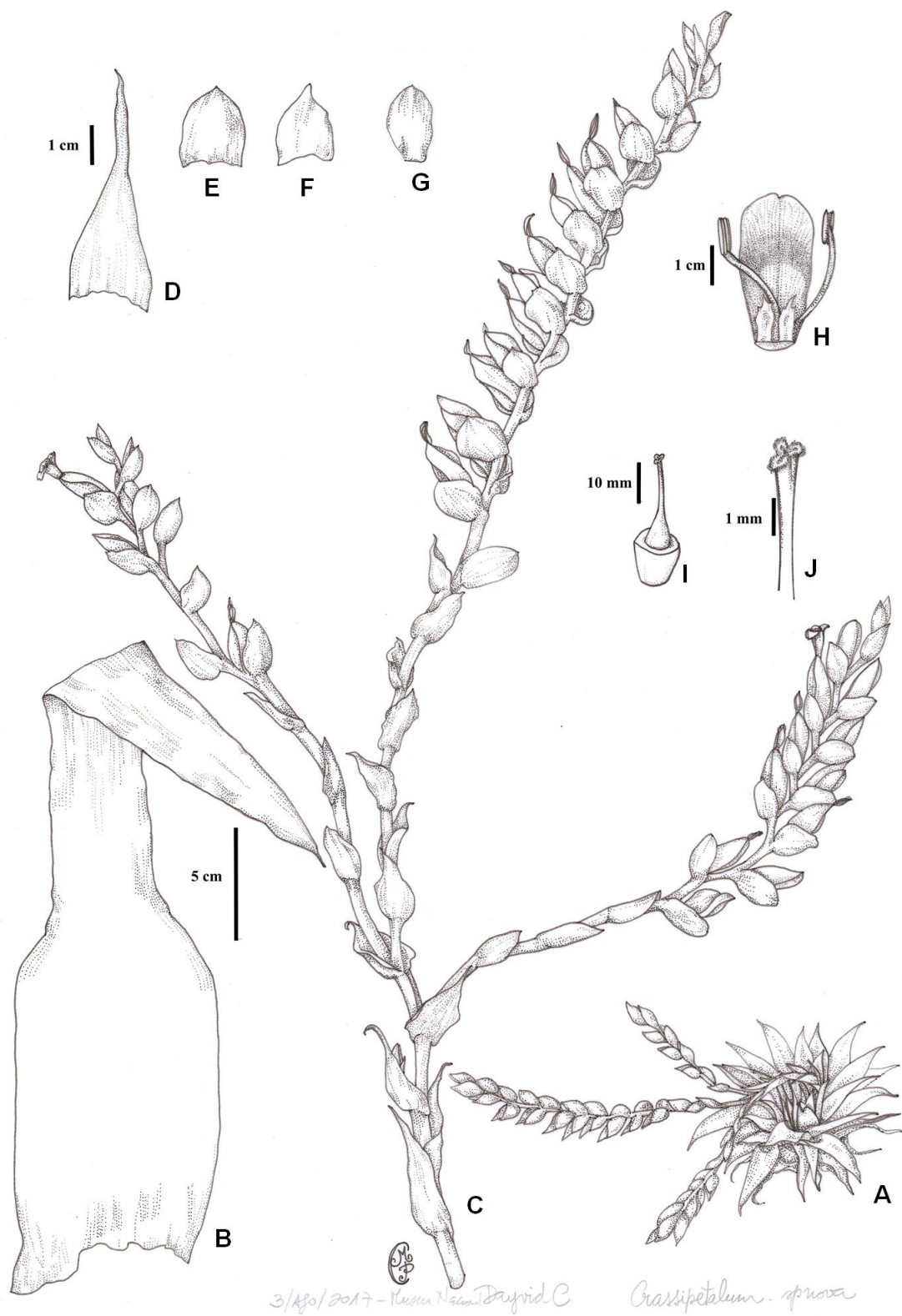


Figura 37. *Stigmatodon* sp. nov. 1 A hábito B folha C pedúnculo e inforescência D bráctea do pedúnculo E bráctea estéril F bráctea floral G sépala H flor, apêndices e estames I ovário e estigma H detalhe do estigma. (D.R. Couto 2330 e 3342)

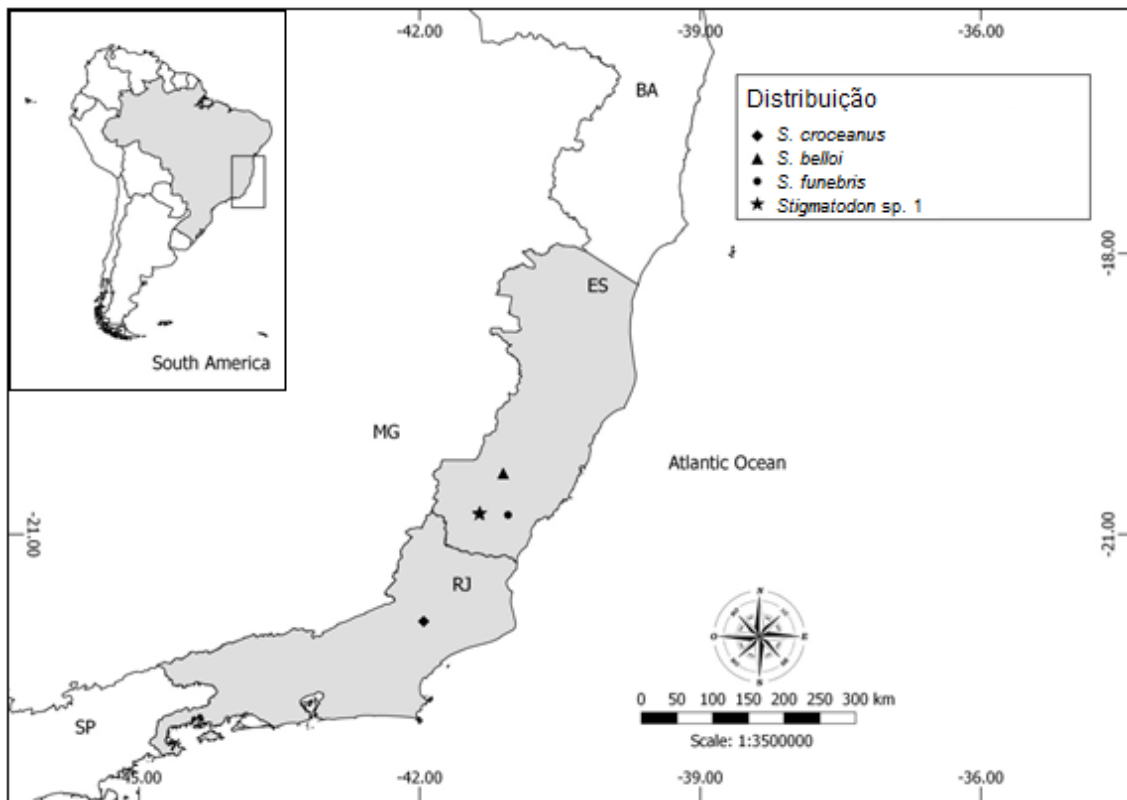


Figura 38. Mapa de distribuição de *Stigmatodon* sp. nov. 1 e espécies afins no sudeste do Brasil.

19. *Stigmatodon* sp. nov. 2

Figura 39, 40

PLANTA Epilítica, propagando-se por brotações basais. CAULE longo-reptante. FOLHAS 30-38 em número, rosuladas, suberetas, coriáceas, roseta infundibuliforme formando tanque; *bainha* elíptica, 14-16 × 8-9 cm, castanho-escuro, indumento lepidoto denso castanho em ambas as faces; *lâmina* estreito-triangular, ápice longo-acuminado, margem com menos de 1mm de espessura, 30,5-35 cm de compr., 2,3-3 cm de larg. na base, verde, com contorno vinoso, sem cera epicuticular, indumento lepidoto denso em ambas as faces, formando faixas transversais de tricomas em ambas as faces, com tricomas não obscurecendo a coloração da lâmina. INFLORESCÊNCIA composta, patente ou pendente, 32-34 cm de compr.; *pedúnculo* recurvado-patente ou pendente, ca. 52 cm compr., ca. 10,5 mm em diâtr., verde, glabro; *brácteas do pedúnculo* inferiores foliáceas, imbricadas, superiores ovais, ápice longo-caudado, recurvadas para trás, 73-75 × 23-25 mm, suberetas, mais longas que os entrenós, verdes, indumento lepidoto denso em ambas as faces, lisas (não nervado-sulcada); *raque* geniculada, entrenós 15-25 mm, portando 2-4 ramos, patentes e ascendentes em direção ao ápice, 36-46 cm de compr., verde, glabra, sustentando ca. 29 flores, *bráctea primária* oval, ápice caudado, 46 × 23 mm, sem carena, subereta, coriácea, lisa, verde; *brácteas estéreis* ovais, ápice acuminado, ca. 35 × 20 mm, indumento lepidoto denso na face adaxial, indumento lepidoto esparsos na base da face abaxial, suberetas, coriáceas, lisas, verdes; *brácteas florais* largo-ovais, ápice obtuso, 28-33 × 33,2-35 mm, mais curtas que as sépalas, sem carena, suberetas, densamente lepidota na face abaxial, tricomas esparsos na face adaxial, coriáceas, carnosas próximas à base, margens membranáceas, lisas, enrugadas *in sicco*, verdes. FLORES 5,3 cm de compr., com mucilagem incolor abundante, laxas, com odor de alho, secundas na antese; *pedicelo* 7,6-7,8 mm compr.; *sépalas* elípticas, simétricas, ápice obtuso, 29-30 × 20-22 mm, sem carena, livres, coriáceas, verdes, glabras na face abaxial, indumento lepidoto esparsos na base e denso para o ápice na face adaxial; *pétalas* obovais, simétricas, ápice obtuso, recurvado, 45 × 15,5-16 mm, livres, amarelo-esverdeadas, glabras, formando uma corola campanulada; *apêndices petalares* basais, obovados, ápice acuminado a irregularmente acuminado-dentado, 11-11,3 × 2,2-2,6 mm, adnatos às pétalas por 4,8-5,6 mm; *estames* inclusos, dispostos em duas fileiras com três deles em cada lado da corola na antese; *filetes* complanados, livres, 24-25,1 × 0,9-1,2 mm, alvos; *anteras* 10,6-11,7 mm de compr.,

dorsifixas próximo da base; *óvulos* caudados; *estilete* ca. 27 mm de compr.; estigma tubo-laciniado, ca. 1,2 mm em diâm. FRUTO não visto.

Material examinado: RIO DE JANEIRO: Jacarépaguá, Parque Estadual da Pedra Branca, inselberg Pedra do Hime, fl., 5-III-2016, C. França s.n. (R); *Ibidem*, Jacarépaguá, nas rochas, fl., 13-V-1974, R. Reitz 7597 (HBR).

Fenologia: Observado em flor entre os meses de dezembro a abril.

Distribuição geográfica, Ecologia e habitat: *Stigmatodon* sp. nov. 2 é endêmico de *inselbergs* da zona oeste da cidade do Rio de Janeiro. A espécie é conhecida apenas para região de Jacarépaguá, dentro dos limites do Parque Estadual de Pedra Branca, em um *inselberg* conhecido como Pedra do Hime. Vegeta em grandes penhascos verticais, acessíveis apenas com o uso de equipamentos de escalada em rocha, onde forma população esparsa (em relação a *S. goniorachis*), co-ocorrendo com espécies características das faces verticais destes ambientes da cidade do Rio de Janeiro, tais como *Tillandsia araujei* Mez, *Coleocephalocereus fluminensis* (Miq.) Backeb. e *Rhipsalis cereoides* (Backeb. & Voll) Backeb.

Status de conservação: Apesar de sua população estar resguardada dentro de uma Unidade de Conservação, a espécie possui distribuição extremamente restrita (EOO = 4 km²), localizada nas proximidades de um grande centro urbano, e com exploração de rochas para construção civil muito acentuada. Estes fatores faz com que a espécie esteja sujeita à redução contínua da qualidade do hábitat, estando diretamente afetada pelos efeitos diretos e indiretos destas atividades. Desta forma, *Stigmatodon* sp. nov. 2 foi avaliada como “Criticamente em perigo” (CR B1ab(iii)).

Comentários: *Stigmatodon* sp. nov. 2 é morfologicamente relacionado a *S. goniorachis*, do qual pode ser diferenciado pelo maior número de folhas (30-40 vs. 20-30), pelo ápice da lâmina longo-acuminado (vs. agudo), lâminas mais longas (30,5-35 vs. 19-28,5 cm compr.), pela inflorescência composta (vs. simples), patente ou pendente (vs. ereta ou subereta), pedúnculo mais longo (> 50 cm vs. até 48 cm compr.), mais robusto (ca. 10,5 mm vs. 3,5-6,2 mm em diâm.), pelas brácteas superiores do pedúnculo ovais com ápice longo-caudado (vs. agudo-apiculado a obtuso), amplamente maiores (73-75 × 23-25 mm vs. 34-38 × 20-23 mm), mais longas que os entrenós (vs. mais curtas que os entrenós), verdes (vs. verdes na base com ápice vinoso ou inteiramente vinoso-escura, quase enegrecidas), brácteas florais ligeiramente mais longas (28-33 vs. 17-28 mm compr.),

amplamente mais largas (33,2-35 mm *vs.* 13-20 mm), verdes (*vs.* verdes com ápice
purpúreo ou amplamente purpúreo-escura), flores maiores (5,3 cm *vs.* 3,5-4 cm de
compr.), pétalas amplamente mais longas (43-45 mm *vs.* 22-28 mm) e apêndices
petalares mais longos (11-11,5 *vs.* 4-6 mm compr.).

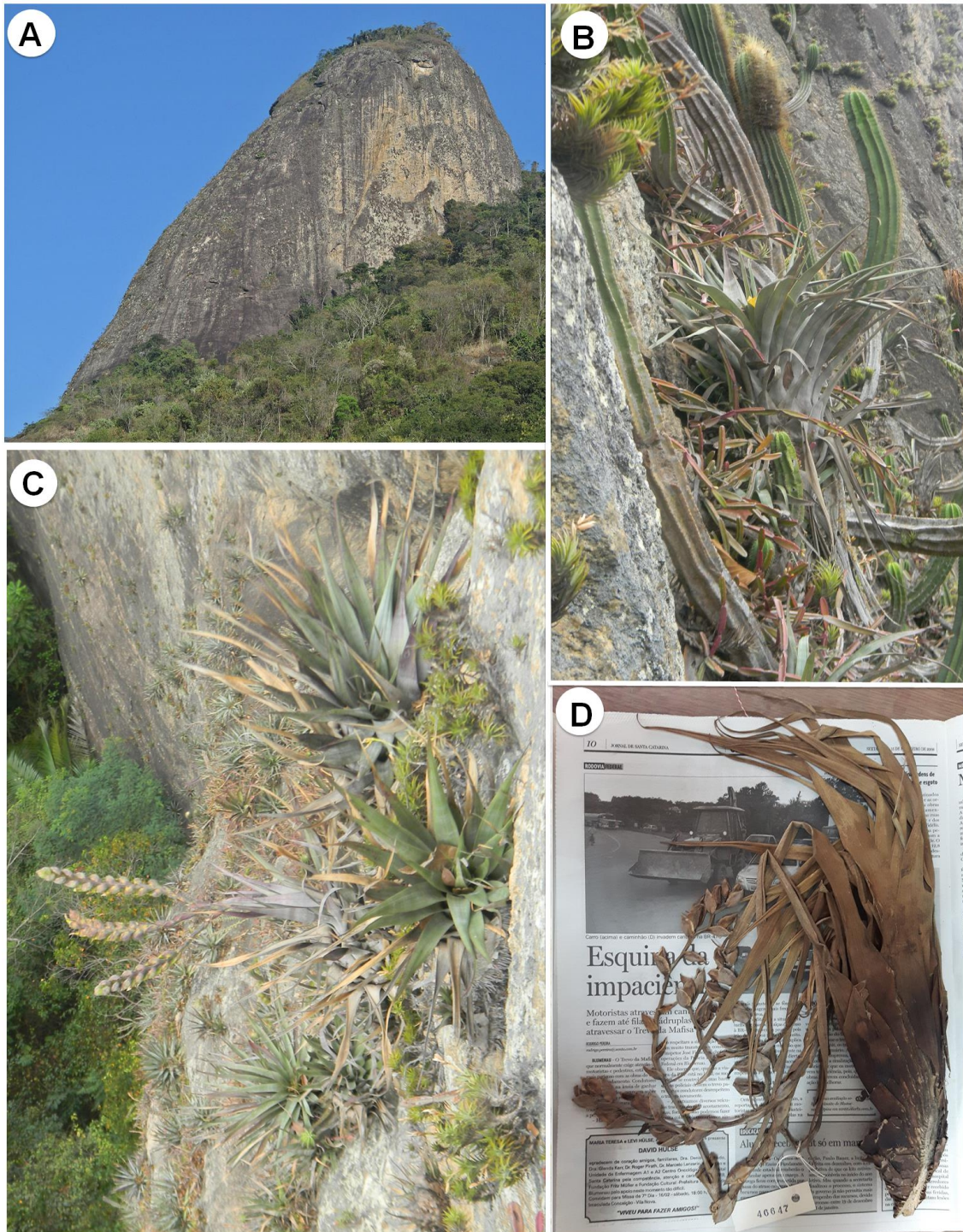


Figura 39. *Stigmatodon* sp. nov. 2 **A** habitat na localidade tipo em Pedra do Hime, Parque Estadual de Pedra Branca, RJ **B** hábito e comunidade litofítica em penhascos verticais do inselberg **C** detalhe da população e inflorescência composta **D** material coletado por R. Reitz e tombado no herbário HBR. Fotos D.R.Couto, exceto A. Google e D R.Moura.

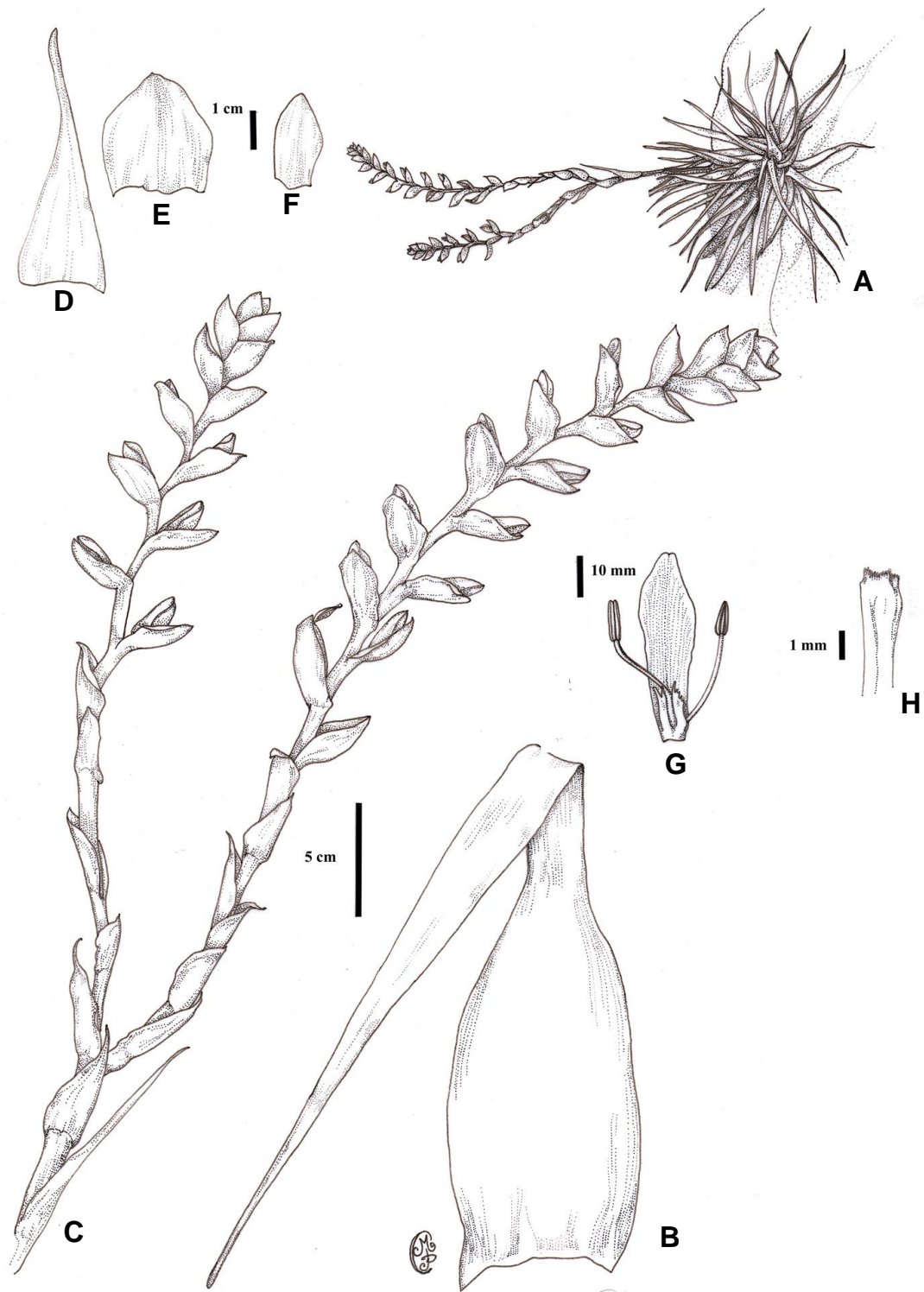


Figura 40. *Stigmatodon* sp. nov. 2 **A** hábito **B** folha **C** inflorescência **D** bráctea do pedúnculo **E** bráctea floral **F** sépala **G** pétala, apêndices e estames **H** estigma. (C. França s.n.)

3.5 Referências bibliográficas

- Bachman, S.; Moat, J.; Hill, A.W.; Torre, J. & Scott, B. (2011) Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: geospatial conservation assessment tool. Pp. 117–126 in eInfrastructures for data publishing in biodiversity science. V. Smith and L. Penev, (eds.). ZooKeys 150. Available from: <<http://geocat.kew.org>>.
- Baker, J.G. (1887) A synopsis of Tillandsieae. *Journal of Botany, British and Foreign* 25: 303.
- Baker, J.G. (1888) A synopsis of Tillandsieae. *Journal of Botany, British and Foreign* 26: 12.
- Barfuss, M.H.J.; Samuel, R., Till, W. & Stuessy, T.F. (2005) Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany*, 92(2): 337-351.
- Barfuss, M.H.J.; Till, W.; Leme, E.M.C.; Pinzón, J.P.; Manzanares, J.M.; Halbritter, H.; Samuel, R. & Brown, G.K. (2016) Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa* (monograph), 279(1): 1-97.
- Benzing, D.H. (2000) *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge. 690 pp.
- BFG (2015) Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*, 66(4): 1085-1113.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. (1984) Stigma structure and variation in Bromeliaceae—Neglected taxonomic characters. *Brittonia*, 36: 364-374.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. (1988) Comparative ontogeny of Bromeliaceae stigmas. *In*: Lewis, P., Tucker, S.C. & Endress, P.K. (Eds.) *Aspects of floral development*. Gebr. Bornträger Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, pp. 191-204.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. (1989) Stigma types in Bromeliaceae—A systematic survey. *Systematic Botany*, 14: 110-132.
- Brown, G.K. & Terry, R.G. (1992) Petal appendages in Bromeliaceae. *American Journal of Botany*, 79: 1051-1071.
- Daflon, C.A.A. & Daflon, F.H.A. (2007) *Escale melhor e com mais segurança*. Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 288p.
- Daflon, F. & Queiroz, D. (2002) *Guia de escaladas da Urca*. Rio de Janeiro, 3 ed.
- Daflon, F. & Queiroz, D. (2006) *Guia de escaladas e trilhas da Floresta da Tijuca*. Rio de Janeiro.

- Fidalgo, O. & Bononi, V.L.R. (1989) *Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico*. Série Documentários. Instituto de Biociências, São Paulo. 62 p.
- Forzza, R.C.; Costa, A.F.; Leme, E.M.C.; Versieux, L.M.; Wanderley, M.G.L.; Louzada, R.B.; Monteiro, R.F.; Judice, D.M.; Fernandez, E.P.; Borges, R.A.X.; Penedo, T.S.A.; Monteiro, N.P. & Moraes, M.A. (2013) Bromeliaceae. In: MARTINELLI, G. & MORAES, M.A. (Orgs.). *Livro vermelho da flora do Brasil*. Rio de Janeiro, Andrea Jakobsson: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. p.315-396.
- Gardner, C.S. (1982) *A systematic study of Tillandsia subgenus Tillandsia*. Texas A&M University, College Station, 305 pp.
- Gardner, C.S. (1986) Preliminary classification of *Tillandsia* based on floral characters. *Selbyana* 9: 130-146.
- Gilmartin, A.J.; Brown, G.K.; Varadarajan, G.S. & Neighbors, N. (1989) Status of *Glomeropitcairnia* within evolutionary history of Bromeliaceae. *Systematic Botany*, 14: 339-348.
- Givnish, T.J.; Barfuss, M.H.J.; Riina, R.; Van Ee, B.; Schulte, K.; Horres, R.; Gonsiska, P.A.; Jabaily, R.S.; Crayn, D.M.; Smith, A.C.; Winter, K.; Brown, G.K.; Evans, M.T.; Holst, K.B.; Luther, H.E.; Till, W.; Zizka, G.; Berry, P.E. & Sytsma, K.J. (2011) Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, 98: 872-895.
- Gouda, E.J.; Butcher, D. & Gouda, C.S. (cont. updated) *Encyclopaedia of Bromeliads, Version 3.2*. Available from: <http://encyclopedia.florapix.nl/>
- Harms, H. (1930). Bromeliaceae, p. 65–159. In: ENGLER, H.G.A. & PRANTL, K.A.E. (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2ed., vol.15a. Wilhem Engelmann, Leipzig, DE.
- IUCN. Standards and Petitions subcommittee. (2013) Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 10. <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>. (acesso em 09/06/2013).
- Leme, E.M.C. (1987) Novas Bromeliáceas nativas do Brasil – IV. *Bradea*, 39(4): 314.
- Leme, E.M.C. (1989) Novas Bromeliáceas nativas do Brasil –VI. *Bradea*, 16(5): 172-173.
- Leme, E.M.C. (1995) New Bromeliad species. *Selbyana*, 16(1): 111.

- Leme, E.M.C. & Silva, B.R. (2001) Two apple-green new species from southeastern Brasil. *Journal of the Bromeliad Society*, 51(4): 147-153.
- Leme, E.M.C. & Brown, G.K. (2004) Four new lithophytic *Vriesea* species (Tillandsioideae) from Southeastern Brazil. *Vidalia*, 2(1): 3-11.
- Leme, E.M.C. & Siqueira-Filho, J.A. (2006) Taxonomia das bromélias dos fragmentos de Mata Atlântica de Pernambuco e Alagoas. In: SIQUEIRA FILHO, J.A. & LEME, E.M.C (eds.) *Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste. Biodiversidade, Conservação e suas Bromélias*. Andréa Jakobson Estúdio, Rio de Janeiro. p 191-381.
- Leme, E.M.C. (2007) Improving taxa and character sampling to support generic and infrageneric status of *Alcantarea*. *Journal of the Bromeliad Society* 57: 208-215.
- Leme, E.M.C. (2009) Notes on *Alcantarea*: A new medium-sized species and additions to *A. roberto-kautskyi*. *Journal of the Bromeliad Society* 59: 19-27.
- Leme, E.M.C.; Fraga, C.N.; Kollmann, L.J.C.; Brown, G.K.; Till, W.; Ribeiro, O.B.C., Machado, M.C.; Monteiro, F.J.S.; Fontana, A.P. (2010) Miscellaneous new species in the Brazilian Bromeliaceae. *Rodriguésia*, 61 (1): 021-067.
- Leme, E.M.C. (2012) Revision of the Lithophytic *Vriesea* Species from Minas Gerais (and vicinities), Brazil - Part V: Two tubolacinate stigma-type new species. *Journal of the Bromeliad Society*, 62(1): 10-19.
- Leme, E.M.C.; Till, W.; Kollmann, L.J.C.; Moura, R.L. & Ribeiro, O.B.C. (2014) Miscellaneous new species of Brazilian Bromeliaceae – III. *Phytotaxa*, 177 (2): 061-100.
- Leme, E.M.C.; Halbritter, H. & Barfuss, M. H. J. (2017) *Waltillia*, a new monotypic genus in Tillandsioideae (Bromeliaceae) arises from a rediscovered, allegedly extinct species from Brazil. *Phytotaxa* 299(1): 01-35.
- Mauad, L. P.; Cardoso, L. J. T. & Braga, J. M. A. (2016) Rio de Janeiro, Brasil: rupicolous plants of lowland inselbergs. In: *Field Museum Rapid Color Field Guines*, 794, versão 1. Disponível em: fieldguides.fieldmuseum.org
- Mez, C. (1894) Bromeliaceae. In: Martius, C.F.P. von; Eichler, A.W. & Urban, I. *Flora Brasiliensis*. München, Wien 3(3): 173-634.
- Mez, C. (1896) Bromeliaceae. In: Candolle, A.L.P.P. de & Candolle, A.C.P. de. *Monographiae phanerogamarum*. Paris, G. Masson, 9: 1-990.
- Mez, C. (1934-5) Bromeliaceae. In: ENGLER, H.G.A. (ed.), *Das pflanzenreich. Regni Vegetabilis Conspectus* 4 32 (Heft 100, 1-4). Wilhem Engelmen, Berlin, DE. 667 p.

- Pereira, E. & Reitz, R. (1974) Species novae in Brasilia Bromeliacearum – VII. *Bradea*, 43(1): 441, tab. IV.
- Radford, A.E.; Dickson, W.C.; Massey, J.R. & Bell, C.R. (1974) *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row Publishers, New York. 891 p.
- Reitz, R. (1974) *Vriesea goniorachis* (Baker) Mez, emend. Reitz. *Journal Bromeliad Society*, 24(6): 202.
- Scharf, U. & Gouda, E.J. (2008) Bringing Bromeliaceae back to Homeland Botany. *Journal of the Bromeliad Society*, 58: 123-129.
- Smith, L.B. (1943) Bromeliáceas novas ou interessantes do Brasil – II. *Arquivos de Botânica do Estado de São Paulo*, 1: 117, tab. 122.
- Smith, L.B. & Downs, R. (1977) Bromeliaceae, sub-family Tillandsioideae. *Flora Neotropica*, Hafner Press, New York, mon. 14, part 2, p. 663-1492.
- Stearn, W.T. (1983) *Botanical latin: history, grammar syntax, terminology and vocabulary*, 3^a ed. David & Charles, London. 555p.
- Weberling, F. (1989) *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge.

Considerações finais e perspectivas futuras

Na presente tese, utilizamos diferentes abordagens e tecnologias que nos permitiram avançar no conhecimento morfológico e sistemático do gênero *Stigmatodon*, sendo apresentados dados inéditos, nunca antes acessados (morfologia e dados moleculares) que trouxeram importantes evidências sobre o relacionamento de *Stigmatodon* com o seu grupo irmão, *Vriesea*.

No primeiro capítulo, descrevemos a anatomia foliar de espécies do gênero *Stigmatodon*, juntamente com espécies de *Vriesea* que apresentam proximidade morfológica e ecológica com o gênero. Nossos resultados ampliam sobremaneira o conhecimento morfo-anatômico das folhas do gênero e apontam caracteres anatômicos úteis para suportar os limites sistemáticos de *Stigmatodon* e *Vriesea*, que devem ser utilizados em análises filogenéticas na subtribo Vrieseinae. Caracteres anatômicos importantes partilhados entre *Stigmatodon* e *V. andaraiensis* e espécies do complexo *V. limae*, reforçam nossas hipóteses do relacionamento filogenético entre estes táxons.

No segundo capítulo, apresentamos hipóteses evolutivas moleculares acerca do gênero *Stigmatodon*, baseados em três marcadores moleculares. A partir de nosso conjunto de dados, e com uma amostragem mais ampla, concluímos que *Stigmatodon* é um gênero monofilético, incluindo espécies do complexo *Vriesea limae* e *V. andaraiensis*, sendo irmão das demais *Vriesea s.str.*, com nenhum cenário conflitante contra esta hipótese. Propomos a inclusão destas espécies de *Vriesea* xéricas (clado *limae*) em *Stigmatodon*, deixando o gênero monofilético e ampliando desta forma a sua diversidade (26 espécies), seus limites morfológicos, ecológicos e geográficos. Dentro do Clado *Stigmatodon s.l.*, o grupo morfológico *Stigmatodon s.str.*, abriga a espécie tipo e demais espécies que embasaram a segregação desta linhagem de *Vriesea s.str.*, isto é, espécies de hábito epilítico em penhascos graníticos da Mata Atlântica e dotados de estigma tubo-laciniado; e o clado *limae*, que abriga espécies de pequeno porte, com hábito epilítico, saxícola ou mais raramente, epífitas sobre *Vellozia* spp., em faces onduladas e verticais de *inselbergs* graníticos da Mata Atlântica e afloramentos rochosos dos campos rupestres no domínio do Cerrado e estigma lâmina-convoluta II, raramente tubo-laciniado. A inclusão do clado *limae* dentro de *Stigmatodon* evidenciado na filogenia molecular nos leva a conclusão de que os limites genéricos de *Stigmatodon* e *Vriesea* precisam ser cuidadosamente revisados, pois diante de sua circunscrição atual,

os dois gêneros não constituem linhagens monofiléticas. A inclusão de *V. andaraiensis* e demais espécies xéricas do clado *limae* em *Stigmatodon*, tornam *Stigmatodon* uma linhagem xérica monofilética e “limpan” a circunscrição de *Vriesea s. str.* No entanto, concordamos que maiores estudos devem focar no clado *limae*, para que uma circunscrição mais acurada de *Stigmatodon* possa ser estabelecida. Acreditamos que a inclusão de novos marcadores poderá recuperar o clado *limae* como uma linhagem independente dentro da subtribo Vrieseinae. Diante do exposto, a busca por outros marcadores moleculares, que sejam suficientemente variáveis, além de novas tecnologias tal como *next generation sequencing*, parecem fundamentais para reconstruir hipóteses evolutivas mais robustas em Tillandsioideae, sobre tudo, na subtribo Vrieseinae, onde se encontra *Stigmatodon*.

No terceiro capítulo, é apresentada a revisão taxonômica de 19 espécies de *Stigmatodon s.str.*, que representa o grupo onde encontra-se o tipo nomenclatural do gênero (*sensu* Barfuss *et al.* 2016). Este grupo é caracterizado pelo hábito exclusivamente epilítico de faces verticais nuas de *inselbergs* (ecossistemas de penhascos) do Domínio da Mata Atlântica do sudeste do Brasil (ES e RJ) e estigma tubo-laciniado. São apresentados descrições completas das espécies, chave de identificação, comentários taxonômicos, notas sobre a fenologia, hábitat, distribuição geográfica e conservação, além de ilustrações, fotografias e mapas de distribuição geográfica.

Observamos que em grande parte, as coleções são representadas pelo espécime(s) tipo ou por espécimes incompletos, com inflorescência ou infrutescência passada, geralmente de indivíduos desprendidos e coletados nas bases dos “paredões”, o que dificulta a identidade de seus táxons. De todas as espécies, apenas *S. goniorachis*, *S. brassicoides*, *S. apparicianus* e *S. plurifolius* possuem razoável número de espécimes tombados em coleções. Preocupante é o elevado número de espécies ameaçadas de extinção (17 espécies - 89%), seja pela distribuição restrita ou pela perda da qualidade do hábitat, sendo duas espécies classificadas com “Dados Deficientes”. Este resultado reforça a importância da continuidade deste estudo, para que se possam traçar medidas de conservação, visto que do total, apenas cinco espécies (26%) possuem alguma população protegida em Unidades de Conservação.

Os principais caracteres utilizados para distinção de espécies e grupos morfológicos foram relacionados à morfologia da lâmina foliar (forma, indumento, margem), da inflorescência (simples ou composta), das brácteas do pedúnculo e florais e

morfologia das sépalas e pétalas. No entanto, alguns táxons apresentam grande sobreposição de caracteres, sendo separados apenas com base nas dimensões e coloração de suas estruturas vegetativas e reprodutivas. Informações referentes à distribuição geográfica são de grande importância para identificação, devido ao endemismo restrito observado na maioria das espécies do gênero, com raras exceções, onde espécies são observadas em mais de um município (por exemplo: *S. plurifolius*).

Apesar do grande esforço de coleta empregado para a elaboração desta tese, evidenciaram-se lacunas em algumas regiões onde ocorrem espécies de *Stigmatodon s.str.*, principalmente no estado do Rio de Janeiro, Espírito Santo (onde ocorre as maiores diversidades do gênero), além de Minas Gerais e Sul da Bahia, onde coletamos materiais que se encontram em cultivo e representam novas espécies para o gênero.

Nesse estudo, aprofundamos a taxonomia de gênero e a partir dos nossos resultados, podemos colaborar para a nova Flora do Brasil 2020.