

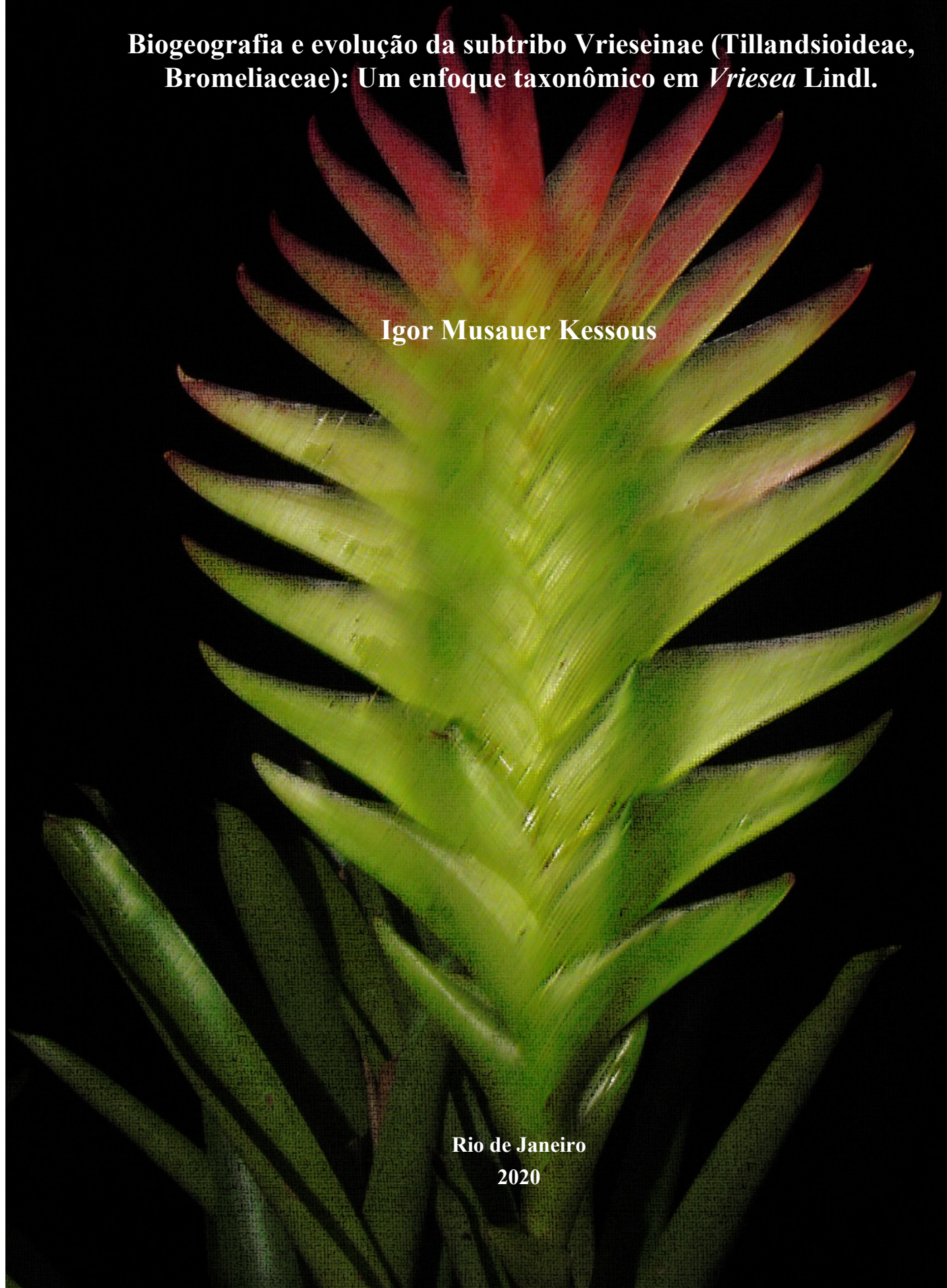
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Museu Nacional

**Biogeografia e evolução da subtribo Vrieseinae (Tillandsioideae,
Bromeliaceae): Um enfoque taxonômico em *Vriesea* Lindl.**

Igor Musauer Kessous

**Rio de Janeiro
2020**





UFRJ

Biogeografia e evolução da subtribo *Vrieseinae* (Tillandsioideae, Bromeliaceae): Um enfoque taxonômico em *Vriesea* Lindl.

Igor Musauer Kessous

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).

Orientador(es): Profa. Dra. Andrea Ferreira da Costa e Prof. Dr. Fabiano Salgueiro

Rio de Janeiro
Fevereiro de 2020

CIP - Catalogação na Publicação

KK42b Kessous, Igor Musauer
Biogeografia e evolução da subtribo Vrieseinae
(Tillandsioideae, Bromeliaceae): Um enfoque
taxonômico em Vriesea Lindl. / Igor Musauer Kessous.
-- Rio de Janeiro, 2020.
265 f.

Orientadora: Andrea Ferreira da Costa.
Coorientador: Fabiano Salgueiro.
Tese (doutorado) - Universidade Federal do Rio
de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas (Botânica), 2020.

1. Bromeliaceae. 2. Biogeografia. 3. Taxonomia.
4. Tillandsioideae. 5. Nomenclatura botânica. I.
Ferreira da Costa, Andrea, orient. II. Salgueiro,
Fabiano, coorient. III. Título.

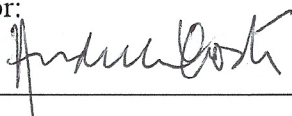
BIOGEOGRAFIA E EVOLUÇÃO DA SUBTRIBO VRIESEINAE
(TILLANDSIOIDEAE, BROMELIACEAE): UM ENFOQUE TAXONÔMICO EM
VRIESEA LINDL.

Igor Musauer Kessous

Orientadores: Dra. Andrea Ferreira da Costa e 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:



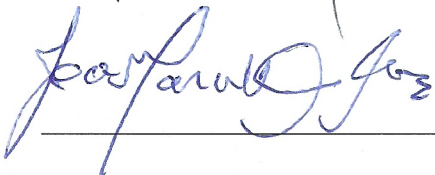
Presidente, Profa. Dra. Andrea Ferreira da Costa



Prof. Dra. Ruy José Válka Alves



Prof. Dr. Haroldo Cavalcante de Lima



Prof. Dr. João Marcelo Alvarenga Braga



Dr. Nilber Gonçalves da Silva

Rio de Janeiro
Fevereiro de 2020

Aos meus pais Charles e Ana pelo amor incondicional. À minha companheira de vida, Alessandra.

Agradecimentos

Gostaria de agradecer a todos que de alguma forma contribuíram para a construção desta tese. De antemão peço desculpas às pessoas que possivelmente esqueci de mencionar aqui em meio à mistura de emoções na finalização deste documento. Agradeço:

Aos meus pais **Charles** e **Ana** por todo o apoio amoroso, emocional e financeiro ao longo de minha jornada acadêmica. Obrigado pela paciência, pelos abraços, pelos sorrisos e pelos eventuais “puxões de orelha”, não sou nada sem vocês. À **Alessandra**, minha companheira, por todos os momentos juntos, conselhos, parceria e apoio. Amo vocês! À minha querida **Crisitina do Amaral**, que me viu crescer e sempre torceu por mim! Às famílias Musauer e Kessous, **Marcelo**, **Alexandra**, **Sérgio**, **Paulinho**, **Mário**, **Rubem**, **Gila**, **Bárbara** e **Débora**, obrigado pela torcida e apoio! Aos meus irmãos **Denny**, **Monique** e **Ilana**. Aos meus sobrinhos **Nicole**, **Vini** e **Luquinhas**.

À minha família de Carmo de Minas: **Gláucio**, **Gisélia**, **Amanda**, **Alex**, **Claudinho**, **Thamires** e minha pequena **Maria Clara**. Obrigado por tudo!

À minha orientadora **Andrea Costa**, mãe acadêmica, por todas as oportunidades e conselhos, por sua confiança e pela a melhor experiência de pesquisa possível nestes quase 10 anos. Desde o telefonema pedindo estágio até a defesa do doutorado, obrigado por tudo! “Juntos somos mais fortes!”.

Ao meu orientador **Fabiano Salgueiro**, que me acompanhou desde os primeiros passos da iniciação científica. Levo comigo todas suas dicas ao longo desta trajetória. Obrigado!

À equipe (família) do Laboratório de Sistemática de Bromeliaceae por todo apoio e parceria nestes anos: **Dayvid Couto**, **Bruno Paixão**, **Ricardo Moura**, **Fernando Uribbe**, **Mariana Henriques**, **Mariana Almeida**, **Elídio Guarçoni**, **Suara Jacques**, **Christian Gomes** e principalmente **Beatriz Neves** e **Matheus Nogueira**, pela parceria e apoio, minha futura família em Gotemburgo. Obrigado pelas dicas, cervejas e artigos.

Aos amigos do Museu Nacional: **Wellerson Picanço**, **Tamara Vieira**, **Arthur Rodrigues**, **Renata Gabrielle** e principalmente **Nilber Gonçalves** pelas dicas nomenclaturais e por todos os momentos de descontração. Aos técnicos de herbário do Museu por toda a ajuda nestes anos. Aos meus queridos amigos motoristas do Museu, em especial **Elias** e **Israel**, nada disso seria possível sem o comprometimento de vocês. Aos funcionários terceirizados pela segurança e limpeza de nossa instituição.

Aos pesquisadores **Leandro Pederneiras** e **Michael Barfuss** pelas orientações na biogeografia e filogenia. À pesquisadora **Rafaela Forzza** pelo apoio e disponibilidade no herbário do Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

Aos professores do Museu Nacional, principalmente **Ruy Válka** e **Jorge Fontella**, pelos ensinamentos nestes anos.

Ao **Marcelo Trovó** pela revisão deste documento desde o início e pela ajuda em toda minha trajetória no Museu Nacional.

Aos amigos do LABEM, **Fernanda Andrea**, **Erick Alves** e **Karol Oliveira**. Obrigado por toda ajuda!

À **Christine Bacon** e à **Göteborgs Universitet** pelo suporte durante a estadia em Gotemburgo.

Às instituições **Harvard University** e **Smithsonian Institution** pela oportunidade e *travel grants* concedidos. À **Danielle Hanrahan** (HU) e **Pedro Acevedo** (SI) pelo apoio nestas instituições. Ao **Gustavo Miranda** pelo apoio em Washington, DC.

Aos meus queridos amigos da inesquecível “Varanda”, que fez parte de minha vida acadêmica e pessoal: **Hugo Villela**, **Alenne Junqueira**, **Tuanny Blumer**, **Renata Sousa**, **Nara Garcia** e **Patrícia Matos**. Obrigado pelos churrascos, carnavais, palestras na televisão e ressacas. Vocês tornaram tudo isto mais leve. Muito obrigado! Aos meus inesquecíveis amigos da faculdade: **Marck Monteiro**, **Luiz Pessoa** e **Lucas Tartaglia**. Aos meus queridos amigos de vida: **Diego Medeiros**, **Bruno Quintaes**, **Peter McHugh**, **Daniel Affonso** e **William Westphal**. Obrigado pelas boas risadas e por nossos momentos de descontração.

Às agências de fomento **CAPES**, **CNPq** e **FAPERJ** pelo apoio e financiamento de nossa pesquisa. Aos curadores dos herbários visitados. Aos membros da banca por aceitarem o convite.

À **UNIRIO** pelo apoio laboratorial e formação profissional.

E finalmente ao **Museu Nacional** e a **UFRJ**, por terem me acolhido não só por estes quatro anos, mas desde minha iniciação científica, em 2011, sendo para mim um modelo de instituição. Meu vínculo institucional como estudante termina aqui, mas continuará pra sempre em minha jornada. Museu Nacional Vive!

Biogeografia e evolução da subtribo Vrieseinae (Tillandsioideae,
Bromeliaceae): Um enfoque taxonômico em *Vriesea* Lindl.

Igor Musauer Kessous

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

Resumo da 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).

Bromeliaceae com cerca de 3.600 espécies e 76 gêneros é considerada monofilética com base em sequências do cpDNA, caracteres morfológicos e número básico cromossômico. Pertencente à Tribo Vrieseae, a subtribo Vrieseinae possui quatro gêneros: *Alcantarea*, *Stigmatodon*, *Vriesea s.s.* e *Waltillia*, englobando 288 espécies, cerca de 20% da subfamília Tillandsioideae. Em Vrieseinae, o gênero mais diverso é *Vriesea* que, com exceção de poucas espécies, é praticamente exclusivo da Floresta Atlântica. Apesar de recentemente segregada em cinco gêneros, *Vriesea* é tradicionalmente reconhecida por seus conflitos taxonômicos e filogenéticos, bem como por seus complexos de espécies. Sendo assim, aqui visamos: (1) propor uma breve revisão dos fósseis descritos em Bromeliaceae; (2) propor a primeira biogeografia histórica e datação específica para Vrieseinae; (3) revisar espécies disjuntas do gênero *Vriesea*; (4) compilar em sinopse tratamentos taxonômicos e nomenclaturais de *Vriesea* já realizados somando-se ao tratamento nomenclatural das demais espécies ainda não revisadas; (5) propor um guia de campo das espécies de *Vriesea* da Mata Atlântica. A tese se encontra dividida em cinco capítulos, tendo os temas: (1) Revisão dos fósseis de Bromeliaceae; (2) Biogeografia de Vrieseinae; (3) Revisão do grupo *incertae sedis* de *Vriesea*; (4) Sinopse de *Vriesea*; e (5) Guia de Campo das espécies de *Vriesea* da Mata Atlântica. No primeiro capítulo fornecemos uma breve revisão sobre os fósseis descritos em Bromeliaceae. Observamos a pouca quantidade de fósseis descritos para a família que, além disso, em sua maioria não foram corretamente associados a Bromeliaceae. No segundo capítulo fornecemos o primeiro estudo biogeográfico específico da subfamília Tillandsioideae, focado na subtribo Vrieseinae. Nossos resultados sugeriram que Vrieseinae e Cipuropsidinae+Tillandsieae compõem linhagens distintas com locais de origem e diversificação diferentes. Sugerimos que a divisão destas duas linhagens ocorreu no Mioceno Mediano-Superior, principalmente pela influência do Mar do Paraná, o qual consideramos o

principal evento vicariante destas duas linhagens. No terceiro capítulo, revisamos as espécies posicionadas duvidosamente no gênero *Vriesea*, principalmente extra-Brasileiras. Verificamos que dentre as 22 espécies revistas, 14 pertenciam morfologicamente à outros gêneros. No quarto capítulo, fornecemos uma sinopse nomenclatural de *Vriesea*, realizando mudanças taxonômicas e tipificações quando necessário. Por fim, no quinto capítulo propusemos um guia de campo das espécies de *Vriesea* da Mata Atlântica, no intuito de facilitar trabalhos posteriores de inventários florísticos, floras e listas de espécies. O presente trabalho visou contribuir para a elucidação de questões evolutivas e taxonômicas do grupo em questão bem como fornecer novas perguntas e ampliar os limites de conhecimento deste grupo.

Palavras-chave: Amazônia, Andes, Bromélias, Distribuição, Diversidade, Mata Atlântica, Mioceno, Paleobotânica, Sistemática, Taxonomia.

Rio de Janeiro
Fevereiro de 2020

Biogeography and evolution of the subtribe Vrieseinae (Tillandsioideae,
Bromeliaceae): A taxonomic approach in *Vriesea* Lindl.

Igor Musauer Kessous

Prof. Dr. Andrea Ferreira da Costa and Prof. Dr. Fabiano Salgueiro

Abstract da 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).

Bromeliaceae encompassing ca. 3.600 espécies and 76 genera is considered monophyletic based on ptDNA, morphological characters and chromosome number. Belonging to the tribe Vrieseae, Vrieseinae has four genera: *Alcantarea*, *Stigmatodon*, *Vriesea s.s.* and *Waltillia*, comprising 288 species, about 20% of the whole Tillandsioideae subfamily. In this group, the most diverse genus is *Vriesea*, which, except for a few species, is practically endemic to the Atlantic Forest. Although recently segregated into five genera, *Vriesea* was traditionally recognized for its taxonomic and phylogenetic misconceptions as well as its species complexes. Thus, here we aimed: (1) to propose a brief review of the fossils in Bromeliaceae; (2) to propose the first historical biogeography and specific dating of Vrieseinae; (3) to review disjunct species of *Vriesea*; (4) to compile in synopsis the previous taxonomic and nomenclatural treatments of *Vriesea* in addition to the nomenclatural treatment of other species not yet reviewed; (5) to propose a field guide of the *Vriesea* of Atlantic Forest. This thesis was divided into five chapters, having the following themes: (1) Review of Bromeliaceae fossils; (2) Biogeography of Vrieseinae; (3) Review of the *Vriesea incertae sedis* group; (4) Synopsis of *Vriesea*; and (5) Field Guide. In the first chapter we provided a brief review of the fossils described in Bromeliaceae. We observed the small amount of fossils described for the family that, in addition, mostly were not correctly assigned in Bromeliaceae. In the second chapter we provided the first biogeographic study focused on Vrieseinae. Our results suggested that Vrieseinae and Cipuropsidinae+Tillandsieae are distinct lineages with different sites of origin and diversification. In addition, we suggested that the split of these two lineages occurred in the Middle-Upper Miocene, mainly by the influence of the Paranaean Sea, which we considered the main event of vicariance. In the third chapter, we reviewed the species doubtfully positioned in *Vriesea*, mainly extra-Brazilian. We found that among the 22 species reviewed,

14 belonged morphologically to other genera. In the fourth chapter, we provide a nomenclatural synopsis of *Vriesea*, proposing taxonomic changes and typifications as needed. Finally, in the fifth chapter we proposed a field guide of the Atlantic Forest *Vriesea* species in order to facilitate further work on floristic inventories, floras and species lists. The present work aimed to contribute to the elucidation of evolutionary and taxonomic questions of this group as well to provide new questions to expanding the limits of knowledge of this group.

Key words: Amazonia, Andes, Atlantic Forest, Bromeliads, Distribution, Diversity, Miocene, Paleobotany, Systematics, Taxonomy.

Rio de Janeiro
Fevereiro 2020

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	1
1.1. BROMELIACEAE JUSS.....	1
1.2. TILLANDSIOIDEAE	2
1.3. VRIESEINAE, A SUBTRIBO BRASILEIRA DE TILLANDSIOIDEAE	3
1.4. <i>VRIESEA</i> LINDL.	4
1.5. ESCOLHA DO TEMA	5
2. OBJETIVOS GERAIS	6
3. HIPÓTESES GERAIS.....	7
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	7
<i>CAPÍTULO I</i>	13
A lack of 100 Ma: a brief review fossil records in Bromeliaceae and its implication for biogeographical studies	
<i>CAPÍTULO II</i>.....	28
Historical biogeography of a Brazilian lineage of Tillandsioideae (Subtribe Vrieseinae, Bromeliaceae): The Paranaean Sea hypothesized as the main vicariant event	
<i>CAPÍTULO III</i>	59
Taxonomic survey in “incertae sedis” <i>Vriesea</i> Lindl.: Redescriptions, New Combinations and Nomenclatural Revision	
<i>CAPÍTULO IV</i>.....	144
Sinopse e recircunscrição de <i>Vriesea</i> Lindl. (Tillandsioideae, Bromeliaceae)	
<i>CAPÍTULO V</i>	245
Field guide: <i>Vriesea</i> (Bromeliaceae) of Atlantic Forest	
CONCLUSÃO GERAL	251
ANEXOS	253



1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1. Bromeliaceae Juss.

Bromeliaceae é uma linhagem exclusiva da região neotropical, com exceção de uma espécie no oeste da África (Smith & Downs 1974), sendo esta disjunção devida a um possível evento de dispersão proveniente das Américas para a África, durante o Mioceno (há cerca de 9,3 Ma) (Christenhusz & Chase 2013; Givnish et al. 2011). A família possui cerca de 3.600 espécies distribuídas em 75 gêneros (Gouda et al. cont. atual.). Este número cresceu consideravelmente nas últimas duas décadas (ca. 30%), visto que pouco antes do início do século XXI eram conhecidas ca. 2.700 espécies (Benzing 2000).

A monofilia da família é sustentada por sequências plastidiais (Givnish et al. 2011, 2018), caracteres morfológicos e número básico cromossômico $x = 25$ (Cotias-de-Oliveira 2000; Judd et al. 2009). Atualmente a família é distribuída em oito subfamílias e posicionada na ordem Poales (Givnish et al. 2011, APG IV 2016). Estudos recentes apontam que o clado Bromeliaceae + Typhaceae foi o primeiro a emergir dentro da ordem, no Cretáceo inferior (100-125 Ma) (Givnish et al. 2018). A origem de Bromeliaceae ocorreu possivelmente nas Guianas, com Brocchinioideae e Lindmanioideae emergindo como as primeiras linhagens (Givnish et al. 2011). Apesar de sua divergência precoce, Bromeliaceae foi a última família de Poales a se diversificar, no Mioceno (5-23 Ma) (Bouchenak-Khelladi et al. 2014). A diferenciação do clado *Brazilian Shield* (ver Givnish et al. 2011) iniciou-se no Mioceno (há cerca de 10,1 Ma) tendo como origem uma dispersão dos Andes para o sudeste brasileiro, como observado no caso de Bromelioideae (Givnish et al. 2011).

Há poucos fósseis descritos para Bromeliaceae até o momento, dentre os quais, apenas *Karatophyllum bromelioides* é corretamente atribuído à família (Baresch et al. 2011), no entanto por ser datado do Pleistoceno superior, esse fóssil é inadequado para calibrar datações de milhões de anos. As espécies de Bromeliaceae ocorrem em regiões pouco favoráveis para preservação de fósseis, sendo este um dos fatores atribuídos à sua escassez (Benzing 2000; Givnish et al. 2011). Desta forma, as datações realizadas em Bromeliaceae devem ser oriundas de calibrações secundárias, como realizado por Givnish et al. (2011).

Provavelmente as bromélias possuem ancestralidade em ambientes secos e heliófilos (Bouchenak-Khelladi et al. 2014) e atualmente possuem grande diversidade ecológica ao longo de sua distribuição (Benzing 2000), o que possibilitou sua adaptação aos diversos ambientes encontrados ao longo da América tropical (Palma-Silva & Fay 2015). As escamas absorventes (tricomas peltados), a formação do tanque e os estigmas espiral-conduplicados são possíveis sinapomorfias da família (Judd et al. 2009). Estas características junto ao metabolismo CAM facilitaram a diversificação das bromélias nos mais diversos ambientes, contribuindo para a biodiversidade associada nestes micro-ecossistemas formados pelos tanques (Benzing 2000).

No Brasil, país com a maior diversidade de bromélias (Givnish 2017), a família é representada em todos os estados, em uma grande variedade de fitofisionomias e biomas. Possui 1.339 espécies, das quais, 1.176 são endêmicas (Flora do Brasil 2020). Com cerca de 920 espécies na Mata Atlântica, a família representa cerca de 7% das espécies de angiospermas deste domínio (Stehmann et al. 2009; BFG 2015). Devido à sua grande diversidade e apesar do grande número de pesquisadores dedicados ao estudo de diferentes aspectos da biologia da família, diversas questões taxonômicas e evolutivas ainda necessitam ser elucidadas.

1.2. Tillandsioideae

Tillandsioideae, com 22 gêneros e cerca de 1.400 espécies, é a maior (40% das espécies) e mais amplamente distribuída subfamília de Bromeliaceae, ocorrendo dos Estados Unidos até a Argentina e do Chile (Smith & Downs 1977; Barfuss et al. 2016; Leme et al. 2017; Gouda et al. cont. atual.). O grupo é apontado como monofilético em todas análises baseadas em cpDNA (Terry et al. 1997; Horres et al. 2000; Crayn et al. 2004; Barfuss et al. 2005; Schulte et al. 2005; Givnish et al. 2007, 2011), na combinação de cpDNA com nDNA (Barfuss et al. 2016) e cpDNA com dados morfológicos (Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017). A subfamília é dividida em quatro tribos: Catopsidae, Glomerpitcairniae, Tillandsieae e Vrieseae (Barfuss et al. 2005, 2016). A última e mais completa filogenia proposta para a subfamília apontou a existência de linhagens bem suportadas e o consequente realinhamento dos gêneros *Tillandsia* L. e *Vriesea* Lindl., com o reconhecimento de novos gêneros, novas combinações e restabelecimento de táxons (Barfuss et al. 2016).

A origem e diversificação das Tillandsioideae permanecem incertas e são baseadas em diferentes hipóteses. A primeira delas indicou que a linhagem



possivelmente divergiu no Mioceno (há cerca de 14-15 Ma) e se diversificou entre 9 e 8 Ma, provavelmente na região dos Andes (com base em Inferência Bayesiana), enquanto a análise de Máxima Parcimônia identificou cinco possíveis regiões ancestrais para a subfamília. Por outro lado, a análise S-DIVA apontou com maior probabilidade o norte da América do Sul como área ancestral para Tillandsioideae (Givnish et al. 2011).

Tillandsioideae se diferencia das demais subfamílias por possuir folhas inteiras; grãos de pólen sulcados e reticulados, raramente inaperturados ou não reticulados; frutos do tipo cápsula septicida; e sementes comosas adaptadas à dispersão pelo vento (Smith & Downs 1977; Barfuss et al. 2016). Cerca de um quarto das espécies de Bromeliaceae do Brasil pertencem a subfamília Tillandsioideae (Flora do Brasil 2020).

1.3. Vrieseinae, a subtribo brasileira de Tillandsioideae

A Tribo Vrieseae é formada pelas subtribos Cipuropsidinae e Vrieseinae. Esta última possui quatro gêneros: *Alcantarea* (É.Morren ex Mez) Harms, *Stigmatodon* Leme, G.K.Br. & Barfuss, *Vriesea* e *Waltillia* Leme, Barfuss & Halbritter (Barfuss et al. 2016; Leme et al. 2017), englobando cerca de 280 espécies, cerca de 20% da subfamília Tillandsioideae (Gouda et al. cont. updated). A subtribo é praticamente exclusiva do Brasil, possuindo seu centro de diversidade na Mata Atlântica (Flora do Brasil 2020). Os gêneros de Vrieseinae são endêmicos do Brasil, à exceção de *Vriesea*, com poucas disjunções no centro-oeste e no norte da América do Sul (Barfuss et al. 2016; Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017). Vrieseinae é monofilética, altamente suportada em todas as análises realizadas até o momento (Barfuss et al. 2016; Leme et al. 2017). Barfuss et al. (2016) utilizaram combinações de caracteres morfológicos para delimitar e circunscrever os gêneros, os quais são caracterizados principalmente por possuírem óvulos com apêndices, estigma do tipo lâmina-convoluta II (*Waltillia* e *Vriesea*), conduplicado-patente ou raramente conduplicado-ereto (*Alcantarea*), ou tubo-laciniado (*Stigmatodon*).

Apesar de possuir um número significativo de sequências disponíveis nas plataformas *online* (e.g. GenBank), até o momento não existiam ensaios biogeográficos específicos para esta subtribo nem para os gêneros que a constituem.

1.4. *Vriesea* Lindl.

Vriesea é o gênero mais diverso e de distribuição geográfica mais ampla de Vrieseinae, com cerca de 220 espécies e 46 táxons infra-específicos (Gouda et al. cont. atual.) que, com exceção de poucas espécies, ocorrem principalmente no leste brasileiro nos domínios da Mata Atlântica e do Cerrado (Flora do Brasil 2020). O número absoluto de espécies de *Vriesea* vem sendo discutido em trabalhos recentes: 227 spp. (Gouda et al. cont. updated), 214 spp. (Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017), ca. 210 spp. (Barfuss et al. 2016), devido principalmente à conflitos taxonômicos relacionados à sua circunscrição e à frequente publicação de novas espécies (Gomes-da-Silva & Costa 2013; Costa et al. 2014).

Análises filogenéticas apontaram *Vriesea* como um grupo polifilético (Terry & Brown 1996; Terry & Brown 1997; Barfuss et al. 2005; Givnish et al. 2011; Gomes-da-Silva et al. 2012). No entanto, análises recentes sugerem que a linhagem brasileira é monofilética (Barfuss et al. 2016; Leme et al. 2017; Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017). O gênero foi tradicionalmente dividido em duas seções: *Vriesea* sect. *Vriesea* e *Vriesea* sect. *Xiphion* (É.Morren) É.Morren (Smith & Downs 1977). No entanto, Barfuss et al. (2016) sinonimizaram *Tillandsia* (*Vriesea*) sect. *Xiphion* sob *Werauhia* J.R.Grant por julgarem ser o tipo a espécie *V. gladioliflora* (= *Werauhia gladioliflora*).

Barfuss et al. (2016) segregaram cinco gêneros de *Vriesea* com base em linhagens bem suportadas. *Goudaea* W.Till & Barfuss, *Zizkaea* W.Till & Barfuss, *Jagrantia* Barfuss & W.Till e *Lutheria* Barfuss & W.Till, para acomodar principalmente espécies extra-brasileiras (em Cipuropsidinae), e brasileiras como *Stigmatodon* Leme, G.K.Br. & Barfuss (em Vrieseinae). Além disso, os autores propuseram algumas “combinações sinapomórficas” para delimitação dos gêneros, sendo *Vriesea* com a mais ampla variação morfológica em Vrieseinae. No entanto, Gomes-da-Silva & Souza-Chies (2017) criticaram a ausência de um teste para a verificação das sinapomorfias e citaram que o conceito de homologia empregado seria equivocado, comparando estas “combinações sinapomórficas” à homologias primárias (*sensu* De Pinna 1991), ou seja, não testadas. As autoras discutiram as sinapomorfias dos clados recuperados em *Vriesea* s.s. e dos clados dos gêneros segregados. Apesar de não aceitarem os novos táxons, não propuseram suas sinonimizagens.

Diversas abordagens filogenéticas recentes com foco no gênero vêm sendo realizadas no intuito de se estabelecer sinapomorfias e grupos naturais (Costa et al. 2015; Kessous 2016; Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017; Neves 2019; Machado et



al. 2019). A dificuldade da seleção de marcadores moleculares é um fator limitante para a distinção de grupos morfológicos de *Vriesea*, principalmente devido a homogeneidade das sequências. No entanto, relações entre gêneros têm apresentado boas resoluções.

Vriesea s.s. é reconhecido por seus equívocos e conflitos taxonômicos, assim como por seus complexos de espécies, as quais possuem delimitações discutíveis (Costa & Wendt 2007; Costa et al. 2014, 2015). Revisões taxonômicas e nomenclaturais recentes têm contribuído para o avanço na circunscrição destes grupos (Costa et al. 2009; Moura 2011; Moura et al. 2013, Moura & Costa 2014; Gomes-da-Silva & Costa 2011; Kessous 2016; Machado 2017; Kessous & Costa 2017; Kessous et al. 2018, Neves et al. 2018; Uribe et al. no prelo). No entanto, cerca de metade das espécies ainda não possui tratamento taxonômico desde Smith & Downs (1977). Uma compilação das revisões já realizadas, junto a um novo tratamento das espécies não revisadas é essencial para o conhecimento da taxonomia e distribuição destes táxons.

1.5. Escolha do Tema

Como anteriormente mencionado, *Vrieseinae* é uma subtribo monofilética (Barfuss et al. 2016; Leme et al. 2017) e constitui uma linhagem exclusiva do leste brasileiro, com poucas exceções (Barfuss et al. 2016; Flora do Brasil 2020). Apesar de uma grande quantidade de dados moleculares disponíveis, nenhuma inferência biogeográfica datada para *Tillandsioideae* (subfamília, tribos, subtribos e gêneros) foi realizada até o momento.

Gomes-da-Silva & Souza-Chies (2017) possuem uma grande amostragem de *Vrieseinae*, porém não utilizaram marcadores nucleares. Já Barfuss et al. (2016) incluíram nas análises da subfamília um marcador nuclear (*PHYC*), mas por outro lado uma baixa amostragem da subtribo. Uma maior amostragem da subtribo, junto a utilização de marcadores nucleares combinados com plastidiais podem auxiliar a estabelecer relações evolutivas e biogeográficas entre estes táxons.

Os marcadores *matK*, *rps16-trnK* (plastidiais) e o *PHYC* (nuclear) vêm sendo utilizados em diversas inferências filogenéticas em *Tillandsioideae* (Barfuss et al. 2005, 2016; Leme et al. 2017; Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017) e para as demais *Bromeliaceae* (Crayn et al. 2000; Schulte et al. 2005, Schulte et al. 2009; Givnish et al. 2011; Krapp et al. 2014; Evans et al. 2015; Schütz et al. 2016; Matuszak-Renger et al. 2018). Apesar de não apresentarem resolução para clados mais recentes, de espécies,

estes marcadores demonstraram ser satisfatórios para inferir relacionamento genérico, como no caso de Vrieseinae. Krapp et al. (2014). Em um estudo evolutivo de *Dyckia*, mencionaram o *PHYC* como o marcador com o maior número de sítios variáveis (16,3%), enquanto que, nos marcadores plasmidiais por eles utilizados, o *rps16-trnK* foi o mais variável (13,3%) (Krapp et al. 2014). Evans et al. (2015) em suas análises para a subfamília Bromelioideae, apontam o marcador *matK* como o mais variável dentre os demais (65 caracteres informativos).

Vriesea é um importante gênero da Mata Atlântica, sendo o maior da subtribo (Barfuss et al. 2016) e o quinto mais diverso entre as angiospermas nesse domínio (Stehmann et al. 2009). Até o momento sete complexos de espécies foram revisados: *Vriesea paraibica* (Costa et al. 2009), *V. corcovadensis* (Gomes-da-Silva & Costa 2011), *V. platynema* (Moura 2011; Moura et al. 2013, Moura & Costa 2014), *V. ensiformis* (Kessous 2016; Kessous & Costa 2017; Kessous et al. 2018), *V. itatiaie* (Machado 2017), *V. incurvata* (Neves et al. 2018) e *V. procera* (Uribbe et al. 2020), totalizando cerca de 110 espécies revistas, sendo 20 novas. Com isso, mais da metade das espécies ainda não foi revisada. Tendo em vista as diversas mudanças taxonômicas em *Vriesea* desde a última monografia do gênero (Smith & Downs 1977), tais como novas espécies, segregações de gêneros e sinonimizicações (Gouda et al. cont. atual.), a realização de uma sinopse taxonômica com as espécies atualmente aceitas é de grande importância para subsidiar a revisão taxonômica completa do gênero. Vale ressaltar também que para um grande número de espécies, principalmente aquelas de distribuição geográfica mais ampla e/ou descritas no início do último século, existe um grande número de binômios associados cujos tipos nomenclaturais necessitam ser conferidos (Costa et al. 2014). Por outro lado, também é expressivo o número de espécies conhecidas somente pela coleta do material tipo (Martinelli et al. 2008).

2. OBJETIVOS GERAIS

- Propor uma breve revisão dos fósseis descritos da família, no intuito de se fomentar estudos biogeográficos;
- Propor a primeira biogeografia histórica e datação específica para Vrieseinae, e, conseqüentemente, a primeira dentro de Tillandsioideae;



- Revisar espécies disjuntas do gênero *Vriesea*, no intuito de se confirmar ou refutar o atual posicionamento genérico destas espécies, realizando novas combinações quando necessário;
- Compilar em sinopse tratamentos taxonômicos e nomenclaturais de *Vriesea* já realizados somando-se ao tratamento nomenclatural das demais espécies ainda não revisadas.
- Propor um guia de campo das espécies de *Vriesea* da Mata Atlântica, centro de diversidade do gênero.

3. HIPÓTESES GERAIS

- Vrieseinae se originou no Escudo Brasileiro, centro de diversidade das espécies atuais;
- Eventos do Mioceno e Plioceno influenciaram na divergência e diversificação de clados de Vrieseinae, visto que Tillandsioideae surgiu no final do Mioceno;
- Espécies disjuntas de *Vriesea* consistem espécies de gêneros diferentes, relacionadas às suas áreas de ocorrência.

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181(1): 1–20.
- Baresch, A., Smith, J.A.C., Winter, K., Valerio, A.L. & Jaramillo, C. 2011. *Karatophyllum bromelioides* L.D Gómez revisited: A probable fossil CAM bromeliad. *American Journal of Botany* 98(11): 1905–1908.
- 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* 279 (1): 1–97.

- Benzing, D.H. 2000. Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, 590p. Cambridge.
- BFG 2015. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66(4): 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.
- Bromeliaceae* in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB66>>. Acesso em: 11 Dez. 2019
- Christenhusz, M.J. & Chase, M.W. 2013. Biogeographical patterns of plants in the Neotropics—dispersal rather than plate tectonics is most explanatory. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171(1): 277–286.
- Costa, A.F. & Wendt, T. 2007. Bromeliaceae na região de Macaé de Cima, Nova Friburgo, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* 58(4): 905–939.
- Costa, A.F.; Rodrigues, P.J.F.P. & Wanderley, M.G.L. 2009. Morphometric analysis of *Vriesea paraibica* Wawra complex (Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 159: 163–181.
- 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.
- Cotias-de-Oliveira, A.L.P.; Assis, J.G.A.D., Bellintani, M.C., Andrade, J.C.S., & Guedes, M.L.S. 2000. Chromosome numbers in Bromeliaceae. *Genetics and Molecular Biology* 23(1): 173–177.
- Crayn, D.M.; Winter, K. & Smith, J.A.C. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(10): 3703–3708.
- Dahlgren, R.; Clifford, H.T. & Yeo, P. 1985. Families of the Monocotyledons. Springer-Verlag. Berlin.



- Evans, T.M.; Jabaily, R.S.; de Faria, A.P.G., de 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.
- Givnish, T.J.; Millan, K.C.; Berry, P.E. & Sytsma, K.J. 2007. Phylogeny adaptative radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Monocots: comparative biology and evolution – Poales, Callifórnia*, 3-26. Rancho Santa Ana Botanic Garden.
- 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, 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. 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* 98(5): 872–895.
- Givnish, T.J. 2017. A New World of plants. *Science* 358(6370): 1535–1536.
- Givnish T.J; Zuluaga A., Spalink D., Soto-Gomez M., Lam V.K.Y., Saarela J.M., Sass C., Iles W.J.D., de Sousa D.J.L., Leebens-Mack J., Chris Pires J., Zomlefer W.B., Gandolfo M.A., Davis J.I., Stevenson D.W., dePamphilis C., Specht C.D., Graham S.W., Barrett C.F., Ané C. 2018. Monocot plastid phylogenomics, timeline, net rates of species diversification, the power of multi-gene analyses, and a functional model for the origin of monocots. *American Journal of Botany* 105: 1–23.
- Gouda, E.J.; Butcher, D.; Gouda, K. [cont. updated]. *Encyclopaedia of Bromeliads*. Version 3.1 (2012). [and more or less continuously updated since]. <http://encyclopedia.florapix.nl/>. Acesso em: Dez 2019.
- Gomes-da-Silva J.; Vargens, F.A.C.; Arruda, R.C.O. & Costa, A.F. 2012. A new evidence of non-monophyly of *Vriesea* (Bromeliaceae: Tillandsioideae) based in a morphological cladistic analysis of the *Vriesea corcovadensis* group, with an anatomical description. *Systematic Botany* 37(3): 641–654.
- Gomes-da-Silva, J. & Costa, A.F. 2013. An updated overview of taxonomy and phylogenetic history of Tillandsioideae genera (Bromeliaceae: Poales). *Global Journal of Botanical Science* 1: 1–8.

- 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* 2017: 1–19.
- Horres, R.; Zizka, G.; Kahl, G. & Weising, K. 2000. Molecular phylogenetics of Bromeliaceae: Evidence from *trnL* (UAA) intron sequences of chloroplast genome. *Plant Biology* 2: 306–315.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. 2009. *Sistemática Vegetal: Um Enfoque Filogenético*. Artmed Editora. 632p.
- Kessous, I.M. 2016. Taxonomia e filogenia do grupo *Vriesea ensiformis* (Vell.) Beer (Bromeliaceae, Tillandsioideae). Dissertação de Mestrado, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 127p.
- Kessous, I.M. & Costa, A.F. 2017. A new name and new status in *Vriesea* (Bromeliaceae) from Brazil. *Novon* 25(4): 434–435.
- Kessous, I.M.; Salgueiro, F. & Costa, A.F. [subm.]. Nomenclature and epitypification of *Vriesea* (Bromeliaceae) species described in Vellozo's *Flora fluminensis*. *Phytotaxa* 350(1): 24–32.
- Krapp, F.; de Barros Pinangé, D.S.; Benko-Iseppon, A.M.; Leme E.M., & Weising, K. 2014. Phylogeny and evolution of *Dyckia* (Bromeliaceae) inferred from chloroplast and nuclear sequences. *Plant Systematics and Evolution* 300(7): 1591–1614.
- Leme, E.M.; Halbritter, H. & Barfuss, M.H. 2017. *Waltillia*, a new monotypic genus in Tillandsioideae (Bromeliaceae) arises from a rediscovered, allegedly extinct species from Brazil. *Phytotaxa* 299(1): 1–35.
- Machado, T.M. 2017. Aplicação de *next generation sequence* na filogenia da subfamília Tillandsioideae e estudos taxonômicos no complexo *Vriesea itatiaiae*. Tese de doutorado UFMG. 98p.
- Machado, T.M., Loiseau, O., Paris, M., Weigand, A., Versieux, L.M., Stehmann, J.R., Lexer, C. & Salamin, N. 2019 Systematics of *Vriesea* (Bromeliaceae): phylogenetic relationships based on nuclear gene and partial plastome sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*.
- Martinelli, G.; Vieira, C.M.; Gonzalez, M.; Leitman, P.; Piratininga, A.; Costa, A.F. & Forzza, R.C. 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica Brasileira: Lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* 59 (1): 209–258.



- Matuszak-Renger, S.; Paule, J.; Heller, S.; Leme, E.M.; Steinbeisser, G.M.; Barfuss, M.H. & Zizka, G. 2018. Phylogenetic relationships among *Ananas* and related taxa (Bromelioideae, Bromeliaceae) based on nuclear, plastid and AFLP data. *Plant systematics and evolution* 304(7): 841–851.
- Moura, R.L. 2011. Revisão Taxonômica do Grupo *Vriesea platynema* Gaudich. (Bromeliaceae). Tese de Doutorado. Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 192p.
- Moura, R.L. & Costa, A.F. 2014. Taxonomic notes on *Vriesea* sect. *Xiphion* (Bromeliaceae) with descriptions of three new species. *Systematic Botany* 39(3): 791–803.
- Neves, B.; Uribe F.P.; Jacques, S.S.A.; Zanella, C.M. & Costa, A.F. 2014. Species Boundaries in *Vriesea incurvata* (Bromeliaceae) Complex: A Morphometric and Taxonomic Study reveals Reveals a New Taxon and a New Combination. *Systematic Botany* 43(4): 870–888.
- Neves, B. 2019. Evolução e diversificação do gênero *Vriesea* Lindley (Bromeliaceae) na Mata Atlântica. Tese de doutorado, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Palma-Silva, C. & Fay, M.F. 2015. Bromeliaceae in focus. *Botanical Journal of the Linnean Society* 179(2): 215–217.
- de Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7(4): 367–394.
- 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.; Barfuss, M.H. & 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(2): 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(3): 323–342.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph*. 14(1): 1- 658. New York Botanical Garden.

- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). Flora Neotropica Monograph 14(2): 663-1492. New York Botanical Garden.
- Stehmann, J.R.; Forzza, R.C.; Salino, A.; Sobral, M.; Costa, D.P.; Kamino, L.H.Y. 2009. Plantas da Floresta Atlântica. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 505 pp.
- Terry, R.G.; Brown, G.K. & Olmstead, R.G. 1997. Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. American Journal of Botany 84 (5): 664–670.
- Terry, R.G. & Brown, G.K. 1996. A study of evolutionary relationships in Bromeliaceae based on comparison of DNA sequences from the chloroplast gene *ndhF*. Journal of Bromeliad Society 46(3): 107–112.
- Terry, R.G. & Brown, G.K. 1997. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) using *ndhF* sequences. Systematic Botany 22: 333–345.
- Uribe, F.P.; Neves, B.; Jacques, S.S.A. & Costa, A.F. (no prelo) Morphological Variation in the *Vriesea procera* complex (Bromeliaceae, Tillandsioideae) in the Brazilian Atlantic Rainforest, with Recognition of New Taxa. Systematic Botany 45(1).



Manuscrito a ser submetido para a *Review of Palaeobotany and Palynology*:

A lack of information of 100 Ma: a brief review of fossil records in Bromeliaceae and its implication in biogeographical studies

Igor Musauer Kessous¹, Beatriz Neves¹, Fabiano Salgueiro² & Andrea Ferreira da Costa³

¹*Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, CEP 20949-040, Rio de Janeiro, RJ, Brazil*

²*Departamento de Botânica, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO), Av. Pasteur 458, 22290-255, Rio de Janeiro, Brazil*

³*Departamento de Botânica, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20949-040, Rio de Janeiro, Brazil*

E-mails: igor.kessous@gmail.com; beatriznevesbio@gmail.com; fabiano.salgueiro@gmail.com; afcosta@acd.ufrj.br



A lack of information of 100 Ma: a brief review of fossil records in Bromeliaceae and its implication in biogeographical studies

Abstract

Despite the recent diversification (Miocene), Bromeliaceae arose in Early Cretaceous, diverging from Typhaceae in about 125 Ma. Bromeliads have a great ecological diversity through their distribution along tropical America, further their adaptation to several environments along this continent. Here, we aimed to present a brief review of the fossils assigned to Bromeliaceae. We compiled the literature from all the described fossils attributed to the family so far. Our survey suggested that *Karatophyllum bromelioides*, of the Pleistocene, is the most reliable among the few fossils assigned to the group. In addition, Protonanaceae has been proposed since 2005 as the sister group of Bromeliaceae, however, no work corroborated this placement so far. The lack of information in fossil records contributes to the unsolved evolutionary questions between the rise and diversification of the bromeliads. These aspects influence molecular clocks calibration and consequently phylogenetic and biogeographical inferences, requiring an alternative calibration, as proposed in previous works. Additional efforts regarding the research in paleobotany may improve our knowledge revealing new macrofossils and microfossils of Bromeliaceae. The present work aimed to provide an organized and clear access to all existing information concerning the fossils attributed to Bromeliaceae, which was poorly mentioned in the bibliography so far.

Keywords: *Aechmea*, *Karatophyllum*, Bromelioideae, Paleobotany, Protonanaceae

1. Introduction

Included in Poales (APG IV 2016), Bromeliaceae was the last family to diversify in this order (Bouchenak-Khelladi et al. 2014) in the early Miocene, about 20 Mya (Givnish et al. 2007, 2011, 2014). Despite its recent diversification, its origin was in the Cretaceous, diverging from Typhaceae about 125 Ma (Givnish et al. 2018). Bromeliads have a great ecological diversity through their distribution, which support their adaptation to the diverse environments found through the tropical America (Palma-Silva & Fay 2015). The family comprises about 3,600 species (Gouda et al. [cont. updated]) almost exclusive of the Americas, except by *Pitcairnia feliciana*



(A.Chev.) Harms & Mildbr., an African species. It is estimated that this disjunction resulted from a recent dispersal event from the Americas in the Middle-Upper Miocene (ca. 9.3 Ma) (Givnish et al. 2011; Christenhusz & Chase 2013). The family is splitted into eight subfamilies, of these, Brocchinioideae and Lindmanioideae early divergents (Givnish et al. 2011, 2014).

So far, few fossils have been described in the family, and *Karatophyllum bromelioides* L.D. Gómez, from Costa Rica, is the only one clearly attributable to Bromeliaceae (Smith & Till 1998; Benzing, 2000; Baresch et al. 2011). Recently, Leme et al. (2005) proposed a new fossil, from the Araripe Basin, as a possible sister group of Bromeliaceae. However, this fossil is still not widely accepted by the scientific community. In addition, some fossils found in Europe and North America were positioned in Bromeliaceae by several authors along the nineteenth and twentieth centuries.

This absence or incompleteness of fossil records directly influences biogeographical studies. Givnish et al. (2011) used another matrix of monocotyledons to infer the Bromeliaceae dating, sampling terminals of Bromeliaceae and other families, including those with correctly assigned fossils. In this work, the authors dated six nodes with Cretaceous fossils from the literature (Janssen & Bremer 2004; Givnish et al. 2005; Hesse & Zetter 2007) and fixed the monocotyledon root in 134 Ma (Bremer 2000; Janssen & Bremer 2004). Thus, the authors obtained the crown age and stem age of the family applying it in multi-locus phylogeny. So far, no paper has presented an investigative approach to bromeliad fossils.

Here, we aim to propose a compilation about the fossils assigned to Bromeliaceae, in order to facilitate the survey of bromeliads fossils and dating and to contribute with the discussions on the evolutionary timeline of the family. Through a bibliographical survey in specialized literature, we presented a brief review of bromeliad-related fossils, providing details on the geographic distributions and geological periods/epochs.

2. Methods

The bibliographic survey of the fossil names in Bromeliaceae was performed by the last main monograph of Bromeliaceae (Smith & Downs 1977) and by the annotated catalogue of the generic names of Grant & Zijlstra (1988). In addition

searchs on bromeliad fossil names in the Google Scholar <<https://scholar.google.com.br/>> were performed. We analysed the protologues through the Biodiversity Heritage Library <<https://www.biodiversitylibrary.org/>>. All of the names were include in this revision. In addition, we constructed the maps in the online platform PALEOMAP project (Scotese 1998) <<http://portal.gplates.org/map/>>.

3. Results and Discussion

3.1. *Karatophyllum bromelioides* L.D. Gómez

This taxon was described by Gómez (1972) from a specimen found in the province of Alajuela in San Ramon, Costa Rica, in an Upper Eocene formation (ca. 36 Ma). The material used for description consisted of a leaf blade internal impression. Only three subfamilies (Bromelioideae, Pitcairnioideae and Tillandsioideae) had been described for Bromeliaceae (Smith & Downs 1974) and the author suggested the positioning of this taxon between Pitcairnioideae and Bromelioideae, mainly due to the presence of aculea in the leaf blade. However, Pitcairnioideae *sensu* Smith & Downs (1974) is currently divided into five subfamilies, which have (or not) aculeate leaves (Givnish et al. 2007, 2011). Gómez (1972) describes several characteristics present in other groups of monocotyledons. However, the subfamily Bromelioideae was the only group which all traits observed were found. Due to the shape and thickness of the leaves, the author suggests the relationship of this specimen with the genera *Aechmea* Ruiz & Pav. and *Bromelia* L.

Smith & Till (1998) corroborated the dating (36 Ma) and placement (within Bromelioideae) of the fossil described by Gómez (1972). On the other hand, Baresch et al. (2011) confirmed the positioning in Bromeliaceae. However, the authors associated this specimen with extant CAM bromeliads, by the convergent morphology with *Aechmea magdalenae* (André) André ex Baker (Bromelioideae), evidenced by the thickness of the leaf blade, venation, presence and spacing of aculea, cuticle traces and similar dimensions. Givnish et al. (2011, 2014) suggested the crown and stem node of the Bromelioideae in the Middle-Upper Miocene (10-9 Ma), ca. 26 Ma later than *Karatophyllum bromelioides*. The calibration of the internal nodes (*Aechmea* or Bromelioideae) with this fossil in the original dating, would result in a crown node much older than the currently estimated in Bromeliaceae.



However, *Karatophyllum bromelioides* has not been used for molecular dating. The CAM metabolism in Bromeliaceae is considered a recent characteristic found mainly in Bromelioideae subfamily, the latest to diverge in Bromeliaceae (Schulte et al. 2005; Horres et al. 2007; Givnish et al. 2011, 2014). The most part of San Ramon outcrops have igneous origin, few are tuffs and sandstones of Miocene, not corresponding to the type of fossil sediment found, composed of travertine (Baresch et al. 2011). However, 40 km from San Ramon, plant fossils preserved in travertine have been found dating from the late Pleistocene, between 50-13 ka (Pérez & Laurito 2003). In addition, Baresch et al. (2011) mentioned the Guanacaste uplift (600ka), resulted from a volcanic activity, and making a dry landscape prone to produce travertine. Thus, these authors suggested that *K. bromelioides* would be a much more recent fossil than previous suggested by Gómez (1972), actually from the late Pleistocene.

Givnish et al. (2011) suggested a possible dispersion of Bromelioideae towards Central America in the Early Pliocene (5 Ma). Thus, the proposed new dating (cf. Baresch et al. 2011) of the fossil would not refute this hypothesis. Furthermore, the authors suggested the migration of the Puyoideae + Bromelioideae ancestor occurring from Guyana Shield to the north of Andes, later diverging and colonizing the continent towards the south. Recent studies suggests that Bromelioideae colonized the region of the Itatiaia Plateau with a posteriorly rapid radiation of lineages towards the Atlantic Forest (Schulte et al. 2005, 2009; Givnish et al. 2011, 2014), the center of diversity for the group (Martinelli et al. 2008). Similar disjunction patterns are also observed in other Brazilian groups (Givnish et al. 2011). So far, there is no hypothesis of the dispersion to the Central America (Schulte et al. 2005). Those previous mentioned evidences strongly supports *K. bromelioides* as belonging to Bromeliaceae. However, it was wrongly assigned to the Middle Cenozoic.

3.2. Other fossils described for Bromeliaceae

Echinostachys oblonga Brongn. (Brongniart 1828) was described on the basis of a fossil specimen of the French Triassic, at Sultz-les-Bains. However, Beer (1857) associated this name with the family, treating four species of the genus, two fossils and two extant species (Grant & Zijlstra 1988). The specimen is a strobile, previously associated with a inflorescence. It was synonymized under *Aechmea* as an illegitimate name (Smith & Downs 1979). However, this name is currently designated as a microsporangiate reproductive organ of *Schizoneura paradoxa* (Brongn.) Schimper &

Mougeot, a horsetail (Grauvogel-Stamm 1978; Grauvogel-Stamm & Lugardon 2009). In addition, this Triassic fossil extrapolates the crown age of monocots in Cretaceous (ca. 125 Ma) (Murat et al. 2017)

Bromelia tenuifolia Lesq. (Lesquereux 1891) was described as Bromeliaceae, at Dakotas Cretaceous, in the United States of America. However, the author mentions the uncertainty of positioning in *Bromelia*. The specimen has aculeate leaves and oblong base, but is closely related to Cycadaceae (Gómez 1972; Smith & Downs 1974). Although described in the nineteenth century, it is not widely known by Bromeliaceae taxonomists, and more than 100 years later described as a homonym (*Bromelia tenuifolia* Esteves, Hofacker & Scharf) and was considered illegitimate (Turner, 2014) by article 53.1 of the Shenzhen Code (Turland et al. 2018).

Bromelia gaudinii Heer was described from the Swiss Miocene (Heer 1855). Gómez (1972) mentioned the possible placement in Liliaceae or other families by the presence of stalks. However, the plate consists only of leaves and stems from *B. gaudinii*. The impression of irregular aculea in addition to vertically elongated phyllotaxy is observed, a pattern not recognized to the genus.

Bromeliaceophyllum oligocaenicum Weyl. and *B. rhenanum* Weyl. described from the Upper Oligocene of West Germany (Weyland 1957) were based mainly on the conformation of their stomatal cells. However, they do not present the epidermal and trichome pattern from the family (Gómez 1972; Smith & Downs 1974), being the latter synapomorphic to Bromeliaceae (Judd et al. 2009).

Bromelianthus heuflerianus Massalongo is a limestone impression of a tetralobulated and long-pedicellate flower from the Italian Eocene (Massalongo 1859). The author suggested the positioning in Bromeliaceae, mentioning a higher morphological affinity to *Pitcairnia* L'Hér. However, a few bromeliad species have tetralobulated flowers (e.g. *Billbergia nutans* H. Wendl. ex Regel in some cases) being mainly trilobulate or rarely dimer, as is often observed in monocotyledons (Gómez 1972; Smith & Downs 1974).

Bromelites dolinskii Schmalhausen from the Eocene of Kiev, Ukraine, consists of fragments of roots, stem (with well-preserved anatomical structure) and imbricate leaves (visible by the defoliated stem) (Schmalhausen 1883). Smith & Downs (1974), for the lack of evidences, do not confirm nor eliminate from Bromeliaceae.



In addition to the macrofossils attributed to the family, Benzing (2000) suggested the possible existence of palynological records of *Tillandsia* L. in the Eocene of Panama (Graham, personal communication with Benzing); however, no expert has confirmed the position so far.

Most of the names cited above have not been found in the extant geographical occurrence of the family, which are almost exclusive from Neotropics. Furthermore, in the most cases, the morphology of these fossils is not similar with bromeliads, actually mostly related to cycads or other monocotyledons (Gómez 1972; Smith & Downs 1974; Grant & Zijlstra 1998). This large association of nineteenth century European fossils to Bromeliaceae can be explained by the few paleontological searches in South America until the beginning of the 20th century, leading these authors to propose misconception placements.

3.3. Protananaceae: the possible sister group fossil of Bromeliaceae

Leme et al. (2005) proposed a new family, based on a fossil, *Protananas lucenae* Leme, Brown, Dilcher, Bernardes-de-Oliveira, Siqueira-Filho & Sales, Protonanaceae, a monocotyledoneous lineage from the Brazilian Lower Cretaceous (100-110 Ma), at the Araripe Basin, Santana formation. The specimen consists of a limestone carbonate impression of a post-floral strobiled inflorescence and peduncle bracts. Its positioning a sister group of Bromeliaceae was suggested due to the presence of inferior ovary flowers, peduncle resin, peduncle bracts, parallel nerves converging towards the apex and the presence of bromeliad-like trichomes. In addition to the holotype, two more specimens were found and cited as paratypes. On the other hand, Lima et al. (2012) mentioned the existence of this fossil and assigned it to a possible monocotyledon, not confirming the position in Bromeliaceae. Givnish et al. (2011) and Sucerquia (2006) also cited this record, however did not confirm the phylogenetic positioning. The age, locality and morphology (mainly due to bromeliad-like trichomes) may indicate the proximity of Bromeliaceae, which also has the stem group in Cretaceous (Givnish et al. 2011, 2014).

3.4. A lack of information of 100 Ma

As previously mentioned, based on secondary dating, Bromeliaceae arose at about 125 Ma (Givnish et al. 2018) on the Guyana Plateau (Guyana Shield) in South America. However its diversification occurred only at about 20 Ma (Givnish et al. 2011; Bouchenak-Khelladi et al. 2014) expanding its distribution to North and South of

the Americas. Thus, the evolutionary history of Bromeliaceae has an information gap of over 100 Ma. As bromeliads occur in unfavourable fossilization environments (Givnish et al. 2011; Kessous et al. 2019) we can consider three different scenarios: (1) The diversification of bromeliads occurred prior to the date we know today, however these ancestral groups were extinct without fossilization; (2) In fact, there was no Bromeliaceae diversification during 100 Ma, this event occurring only at 20 Ma, possibly due to geological dynamics of the Americas; and (3) the dating was misleading, and we cannot infer the origin and diversification of this group.

Kessous et al. (2019) in the study of the biogeography of the subtribe Vrieseinae (Bromeliaceae) showed that the geological events of the Middle-Upper Miocene of South America influenced the divergence and diversification of this group. Events such as the abrupt rise of the Andes, transgression and runoff of the seas, erosion and the dry diagonal formation possible influenced not only Vrieseinae dynamics but also the evolutionary history of whole Bromeliaceae. On the other hand, the connection between Central America and South America, at the same time, possible facilitated the flow of bromeliads towards North America, with current distribution to the southern United States of America.

Some of Charles Darwin contemporaries believed that Angiosperms (mainly monocotyledons) existed before the Cretaceous, such as Heer and Brongniart (Buggs 2017), authors of *Bromelia gaudinii* Heer and *Echinostachys oblonga* Brogn., fossils assigned to the bromeliads. As well the “abominable mystery” of the angiosperms, sometimes considered “solved,” the confirmation of a fossil prior to its origin could refute several dating works (Buggs 2017). In the case of Bromeliaceae, published papers on the origin and evolutionary dynamics are in progress, however remained uncertain until new fossils collections.

4. Conclusions and perspectives

Our fossil records revision suggests that *Karatophyllum bromelioides* is possibly the only fossil clearly assignable to Bromeliaceae, as previously mentioned. However, the initial dating of this specimen was misleading, possibly coming from late Pleistocene formations, mainly due to the affinity with extant species and the substrate composition of the region. The other fossils are dubious and possible may belong to other monocotyledon lineages. These aspects directly influences molecular clocks and evolutionary inferences for Bromeliaceae, which needs alternative datings. Finally,



more efforts regarding the formation of human resources and research in paleobotany are necessary to reveal new macro and microfossils records. The present work contributes with an organized and clear access to all existing information concerning the fossils attributed to Bromeliaceae, which was poorly mentioned in the bibliography so far.

5. Acknowledgements

We thank the Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN/UFRJ) by the support; Janet Reid for the English revision; CAPES for IMK PhD scholarship and CNPq for AFC productivity grant research (process #305704/2018-4), and financial support (process #478345/2013-5).

6. References

- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181(1): 1–20.
- Baresch, A., Smith, J.A.C., Winter, K., Valerio, A.L. & Jaramillo, C. 2011. *Karatophyllum bromelioides* L.D Gómez revisited: A probable fossil CAM bromeliad. *American Journal of Botany* 98(11): 1905–1908.
- Beer, J.G. 1857. *Die Familie der Bromeliaceen*. Wien, Tendler & Comp. 271 p.
- Benzing, D.H. 2000. *Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation*. Cambridge. Cambridge, University Press. 690 p.
- 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.
- Bremer, K. 2000. Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97: 4707–4711.
- Brongniart, A. 1828. *Essai d'une flore du grès bigarré*. *Annales des sciences naturelles* 15: 435–460.
- Buggs, R.J. 2017. The deepening of Darwin's abominable mystery. *Nature Ecology & Evolution* 1(6): 0169.

- Christenhusz, M.J. & Chase, M.W. 2013. Biogeographical patterns of plants in the Neotropics-dispersal rather than plate tectonics is most explanatory. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171(1): 277–286.
- Givnish, T.J., Pires, J.C., Graham, S.W., McPherson, M.A., Prince, L.M., Patterson, T.B., Rai, H.S., Roalson, E.R., Evans, T.M., Hahn, W.J., Millam, K.C., Meerow, A.W., Molvray, M., Kores, P., O'Brien, H.E., Kress, W.J., Hall, J. & Sytsma, K.J. 2005. Repeated evolution of net venation and fleshy fruits among monocots in shaded habitats confirms *a priori* predictions: Evidence from an *ndhF* phylogeny. *Proceedings of the British Society, B, Biological Sciences* 272: 1481–1490.
- Givnish, T.J., Millan, K.C., Berry, P.E. & Sytsma, K.J. 2007. Phylogeny adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. In: Columbus J.T., Friar, E.A., Porter, J.M., Prince, L.M. & Simpson, M.G. (eds.). *Monocots: Comparative Biology and Evolution—Poales*. Rancho Santa Ana Botanic Garden, p.3–26.
- 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, 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. 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* 98(5): 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, 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.
- Givnish T.J, Zuluaga A., Spalink D., Soto-Gomez M., Lam V.K.Y., Saarela J.M., Sass C., Iles W.J.D., de Sousa D.J.L., Leebens-Mack J., Chris Pires J., Zomlefer W.B., Gandolfo M.A., Davis J.I., Stevenson D.W., dePamphilis C., Specht C.D., Graham S.W., Barrett C.F. & Ané C. 2018. Monocot plastid phylogenomics, timeline, net rates of species diversification, the power of multi-gene analyses, and a functional model for the origin of monocots. *American Journal of Botany* 105: 1–23.




- Gómez, L.D. 1972. *Karatophyllum bromelioides* L.D. Gómez (Bromeliaceae), nov. gen. et sp., del Terciario Medio de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 20: 221–229.
- Gouda, E.J., Butcher, D., Gouda, K. [cont. updated]. *Encyclopaedia of Bromeliads*. Version 3.1 (2012). <<http://encyclopedia.florapix.nl/>>. Acesso em: nov. 2017.
- Grant, J.R. & Zijlstra, G. 1998. An annotated catalogue of the generic names of the Bromeliaceae. *Selbyana* 91–121.
- Hesse, M. & Zetter R. 2007. The fossil pollen record of Araceae. *Plant Systematics and Evolution* 263 : 93–115.
- Heer, O. 1855. *Flora tertiaria Helvetiae: Die tertiäre flora der Schweiz*, Vol. 1, Zürich, Winterthur, J. Würster & comp. 107 p.
- Horres, R., Zizka, G., Kahl, G. & Weising, K. 2000. Molecular phylogenetics of Bromeliaceae: Evidence from *trnL* (UAA) intron sequences of chloroplast genome. *Plant Biology* 2: 306–315.
- Janssen, T. & Bremer, K. 2004. The age of major monocot groups inferred from 800+ *rbcL* sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 146 : 385–398.
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. 2009. *Sistemática Vegetal: Um Enfoque Filogenético*. Porto Alegre, Artmed Editora. 632 p.
- Katinas, L.; Morrone, J.J. & Crisci, J.V. 1999. Track analysis reveals the composite nature of the Andean biota. *Australian Journal of Botany* 47: 111–130.
- Kessous, I.M.; Neves, B.; Couto, D.R.; Paixão-Souza, B.; Pederneiras, L.C.; Moura, R.L.; Barfuss, M.H.J.; Salgueiro, F. & Costa, A.F. 2019. Historical biogeography of a Brazilian lineage of Tillandsioideae (Subtribe Vrieseinae, Bromeliaceae): The Paranaean Sea hypothesized as the main vicariant event. *Botanical Journal of the Linnean Society* XX: 1–17.
- Lima, F.J., Saraiva, A.A.F. & Sayão, J.M. 2012. Revisão da paleoflora das formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Estudos Geológicos* 22(1): 99–115.
- Leme, E.M.C., Brown, G.K., Dilcher, D., Bernardes-De-Oliviera, M., Siqueira-Filho J.A. & Sales A. 2005. Protananaceae, a new fossil monocot family from the Lower Cretaceous, Santana Formation, northeastern Brazil. In: *Botany Conference, Austin, 2005*. Botanical Society of America, CD-ROM.


- Lesquereux, L. 1891. The Flora of the Dakota group: a posthumous work. Monographs of the United States Geological Survey, Vol. XVII. Washington, Washington Government Printing Office. 400 p.
- Martinelli, G., Vieira, C.M., Gonzalez, M., Leitman, P., Piratininga, A., Costa, A.F. & Forzza, R.C. 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica Brasileira: Lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* 59 (1): 209–258.
- Massalongo, A.B. 1859. Saggio fotografico di alcuni animali e piante fossili dell'Agro Veronese illustrati dal Prof. Dr. A. B. Massalongo, fotografati da Maurizio Lotze: Con 40 Tavole. A. m. d. T.: Specimen photographicum animalium quorundam plantarumque fossilium Agri Veronensis. Veronae, Ex Typographia Vicentini-Franchini, 101 p.
- Murat, F., Armero, A., Pont, C., Klopp, C. & Salse, J. 2017. Reconstructing the genome of the most recent common ancestor of flowering plants. *Nature genetics* 49: 490–496.
- Palma-Silva, C. & Fay, M.F. 2015. Bromeliaceae in focus. *Botanical Journal of the Linnean Society* 179(2): 215–217.
- Pérez, E.A. & Laurito, C.A. 2003. *Quercus corrugata* Hooker (Fagaceae) como indicador paleoclimático del Pleistoceno de Costa Rica. *Revista Geológica de América Central* 28: 83–90.
- Schmalhausen, J. 1883. *Bromelites dolinskii*. *Geologische und paläontologische Abhandlungen* 1: 296, 302.
- 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). *Senckenbergiana biologica* 85: 113–125.
- Schulte, K., Barfuss, M.H. & 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(2): 327–339.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* 14(1): 1–658. New York Botanical Garden.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* 14 (3): 1493–2142. New York Botanical Garden.




- Smith, L.B. & Till, W. 1998. Bromeliaceae. In: Kubitzki K. (ed.). The families and genera of vascular plants, Flowering plants, monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). Vol. 4. Berlin, Springer-Verlag, p. 74–99.
- Scotese, C.R. 1998. The PALEOMAP Project: paleogeographic atlas and plate tectonic software. *Oceanographic Literature Review* 3(45): 606–607.
- Sucerquia, P.A. 2006. Gimnospermas Eocretáceas da Formação Crato, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Programa de Pós Graduação em Geociências, Universidade de São Paulo, Dissertação de Mestrado, 108p.
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J. & Smith G.F. (eds.). 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile* 159. Glasshütten: Koeltz Botanical Books.
- Turner, I.M. 2014. Names of extant angiosperm species that are illegitimate homonyms of fossils. *Annales Botanici Fennici* 51(5): 305–317.
- Weyland, H. 1957. Kritische Untersuchungen zur Kutikularanalyse tertiärer Blätter III. Monocotylen der Rheinischen Braunkohle. *Palaeontographica Abteilung B* 103: 34–74.
- Zinmeister, W.J. 1987. Cretaceous paleogeography of Antarctica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 59: 197–206.

 ***Echinostachys oblonga***
Triassic (251-201 Ma)
France





 ***Bromelia tenuifolia***
Cretaceous (145-66 Ma)
USA




 ***Protananas lucenae***
Cretaceous (110-100 Ma)
Brazil




 ***Bromelianthus heuflerianus***
Eocene (56-34 Ma)
Italy


 ***Bromelites dolinskii***
Eocene (56-34 Ma)
Ukraine



 ***Bromeliaceophyllum oligocaenicum***
Oligocene (34-23 Ma)
Germany

 ***Bromeliaceophyllum rhenanum***
Oligocene (34-23 Ma)
Germany



 ***Bromelia gaudinii***
Miocene (23-5.3 Ma)
Switzerland




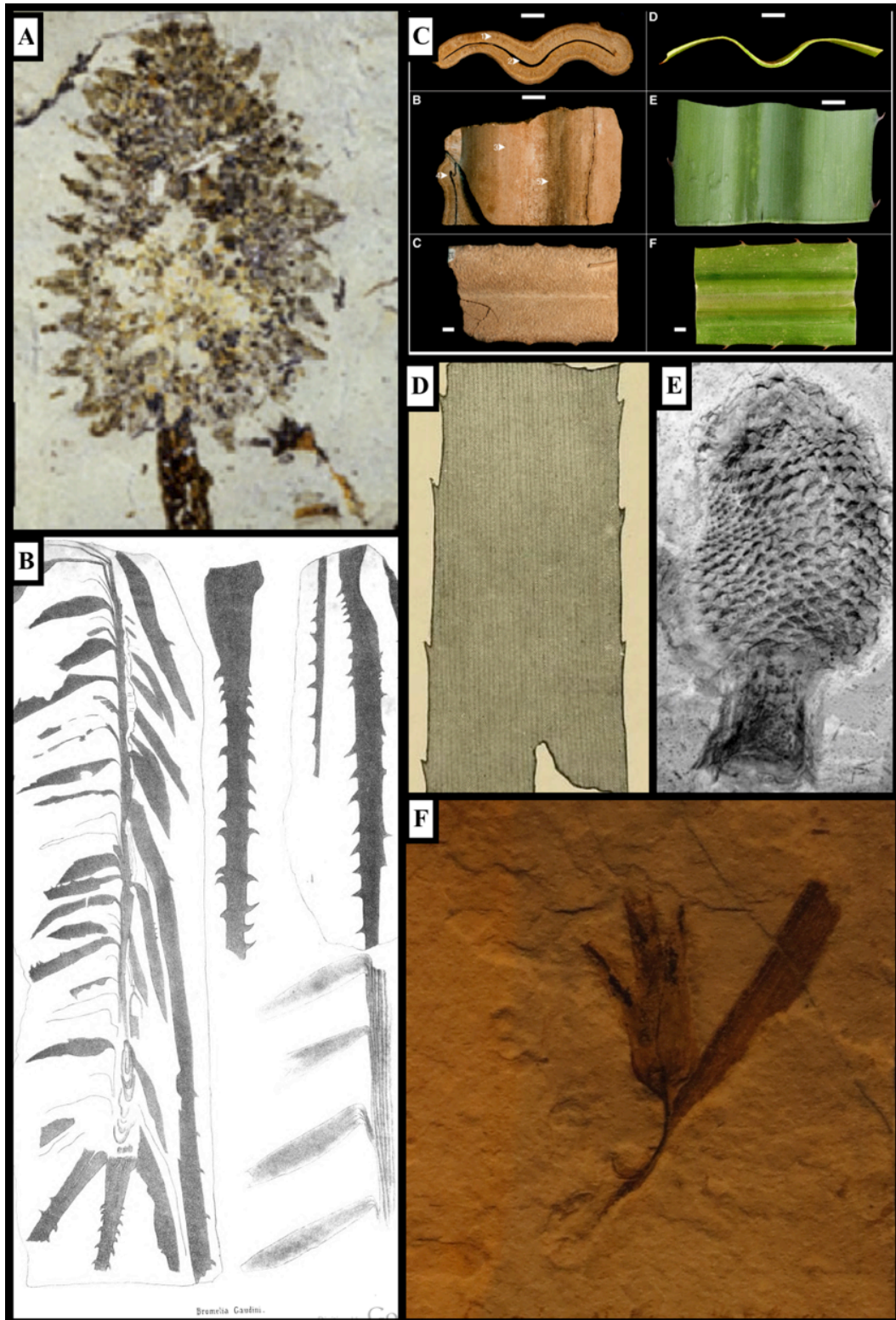
 ***Karatophyllum bromelioides***
Late Pleistocene (50-13 ka)
Costa Rica



Figure 1: Maps of the geological epochs/periods related to description of bromeliad fossils. Map markers refers to locality.



Appendix 1 Fossil records in Bromeliaceae: A- *Echinostachys oblonga* Brongn. (modified from Grauvogel-Stamm & Lugardon 2009); B- *Bromelia gaudinii* Heer (modified from Heer 1855); C- *Karatophyllum bromelioides* L.D. Gómez (modified from Baresch et al. 2011); D- *Bromelia tenuifolia* Lesq (modified from Lesquereux, 1891); E- *Protananas lucenae* Leme et al. (modified from Lima et al. 2012); F- *Bromelianthus heuflerianus* Massalongo (modified from Wikimedia: <https://commons.wikimedia.org/wiki/>)

Artigo publicado na *Botanical Journal of the Linnean Society*:

Historical biogeography of a Brazilian lineage of Tillandsioideae (Subtribe Vrieseinae, Bromeliaceae): The Paranaean Sea hypothesized as the main vicariant event

Biogeography of Vrieseinae

Igor Musauer Kessous¹, Beatriz Neves¹, Dayvid Rodrigues Couto¹, Bruno Paixão-Souza¹, Leandro Cardoso Pederneiras²; Michael Harald Johannes Barfuss³; Fabiano Salgueiro⁴ & Andrea Ferreira da Costa.^{5*}



Historical biogeography of a Brazilian lineage of Tillandsioideae (subtribe Vrieseinae, Bromeliaceae): the Paranaean Sea hypothesized as the main vicariant event

IGOR M. KESSOUS^{1,✉}, BEATRIZ NEVES¹, DAYVID R. COUTO¹, BRUNO PAIXÃO-SOUZA¹, LEANDRO C. PEDERNEIRAS², RICARDO L. MOURA⁵, MICHAEL H. J. BARFUSS^{3,✉}, FABIANO SALGUEIRO^{4,✉} and ANDREA F. COSTA^{5,*}

¹Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, CEP 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

²Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, DIPEQ, R. Pacheco Leão 915, 22460-030, Rio de Janeiro, Brazil

³Department of Botany and Biodiversity Research, Faculty of Life Sciences, University of Vienna, Rennweg 14, 1030 Vienna, Austria

⁴Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO), Departamento de Botânica, Grupo de Pesquisa em Biodiversidade Molecular Vegetal, Av. Pasteur, 458, 22.290–240, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

⁵Departamento de Botânica, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, Brazil

Received 11 December 2018; revised 15 May 2019; accepted for publication 29 June 2019

Subtribe Vrieseinae comprise four genera, *Alcantarea*, *Stigmatodon*, *Vriesea* s.s. and *Waltillia*, encompassing c. 20% of species in Tillandsioideae (Bromeliaceae), almost all of which are exclusive to Brazil. Here, we explore the biogeographic history of Vrieseinae, sampling 21 of the 22 genera of Tillandsioideae (130 terminals) and three DNA sequence markers (two plastid: *rps16-trnK* and *matK*; one nuclear: *PHYC*). We inferred a dated phylogeny and the ancestral areas of this lineage through RASP (reconstruct ancestral state in phylogeny) analyses. Vrieseinae were recovered as monophyletic, but tribe Vrieseae (subtribe Vrieseinae + subtribe Cypuropsidinae) were not. A vicariant event between the Andes and Brazilian Shield probably occurred c. 10 Mya, when two clades, Cypuropsidinae + Tillandsieae and Vrieseinae, diverged. The Atlantic Forest plus the Chacoan region is recognized as the ancestral area for Vrieseinae. The results confirmed the recent origin of genera of Vrieseinae, with estimated crown ages in the Pliocene (5.3–2.6 Mya). We propose that the Paranaean Sea influenced the divergence of the main clades; Pleistocene events were probably responsible for the diversification of the most recent clades. This study sheds light on the biogeographic history of a key group of Neotropical plants, providing a new hypothesis for the evolution of bromeliads.

KEYWORDS: Atlantic Forest – Andes – Brazilian Shield – bromeliads – Cenozoic – Miocene – Pleistocene – Quaternary – vicariance.

INTRODUCTION

The dynamic and intense evolutionary history of South America, especially between the Miocene and the Holocene, has strongly contributed to the remarkably high Neotropical biodiversity (Villagrán *et al.*, 2005; Antonelli *et al.*, 2009; Gross, Ramos &

Filler, 2016). Orogenic events (e.g. the abrupt uplift of the Andes) and the marine transgressions in the Mid-Late Miocene (the formation of the Caribbean, Amazon and Paranaean Seas) were among the main drivers of this diversity (Turchetto-Zolet *et al.*, 2013; Ochoa *et al.*, 2015; Murillo-A., Stuessy & Ruiz, 2016). The isolation of the Andes, northern South America, the Guiana Shield and the Brazilian Shield (Pascual, Ortiz-Jaureguizar & Prado, 1996; Donato *et al.*, 2003;

*Corresponding author. E-mail: afcosta@acd.ufrj.br

Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006) were shaped by these events, and constitute repositories of endemism for Bromeliaceae (*sensu* Givnish *et al.*, 2011). More recently, the Pleistocene glaciation and interglaciation events influenced the diversity of recent lineages, creating the phylogeographical patterns observed in bromeliads (Palma-Silva *et al.*, 2009; Zanella, 2013; Goetze *et al.*, 2017; Aguiar-Melo *et al.*, 2019).

Of the 52 plant families that occur entirely or almost entirely in the Americas, Bromeliaceae are the largest (Givnish, 2017), with *c.* 3550 species (Gouda, Butcher & Gouda, continuously updated) in eight subfamilies (Givnish *et al.*, 2007, 2011). Molecular sequences, chromosome number and morphology all support the monophyly of the group (Cotias-de-Oliveira *et al.*, 2000; Judd *et al.*, 2009; Givnish *et al.*, 2011).

Bromeliaceae probably arose *c.* 100–125 Mya. In Poales, they were the last group to diversify between the Oligocene and the Miocene on the Guiana Shield, with the subfamilies Brocchinioideae and Lindmanioideae being the first to diverge (Givnish *et al.*, 2011, 2014, 2018; Bouchenak-Khelladi, Muasya & Linder, 2014). The Brazilian Shield colonization began *c.* 10.1 Mya, probably spurred by a long-distance dispersal from the Andes (Givnish *et al.*, 2011). The reconstruction of bromeliad ancestral characters indicates the origin of the group in dry open environments (Bouchenak-Khelladi *et al.*, 2014).

Tillandsioideae are the largest (*c.* 1500 species) and most widespread subfamily of Bromeliaceae, occurring from North America to South America (Smith & Downs, 1977; Barfuss *et al.*, 2016; Leme, Halbritter & Barfuss, 2017; Gouda *et al.*, continuously updated). All molecular analyses published so far have recovered the group as monophyletic (Terry, Brown & Olmstead, 1997; Horres *et al.*, 2000; Crayn, Winter & Smith, 2004; Barfuss *et al.*, 2005, 2016; Givnish *et al.*, 2007, 2014; Leme *et al.*, 2017). Barfuss *et al.* (2005) split the subfamily into four tribes: Glomeropitcairnieae, Catopsidae, Tillandsieae and Vrieseae, the last two forming core Tillandsioideae.

Subtribe Vrieseinae (Vrieseae) are the focus of the present study. Vrieseinae are strongly supported as monophyletic (Barfuss *et al.*, 2016; Leme *et al.*, 2017), extremely morphologically diverse, occupy different types of environments and constitute an important group of bromeliads with no specific biogeographic treatments to date. They are closely associated with the Brazilian biomes of cerrado (savannas) and Atlantic Forest, both considered biodiversity ‘hotspots’ under conservation threat (Myers *et al.*, 2000), which make Vrieseinae an interesting group for studying the diversification of Neotropical flowering plants.

Vrieseinae comprise four genera, *Alcantarea* (É.Morren ex Mez) Harms, *Stigmatodon* Leme,

G.K.Brown & Barfuss, *Vriesea* s.s. Lindl. and *Waltillia* Leme, Barfuss & Halbrit. (Fig. 1), in total including *c.* 280 species, or *c.* 20% of the subfamily (Barfuss *et al.*, 2016; Leme *et al.*, 2017; Gouda *et al.*, continuously updated). Occurring nearly exclusively in Brazil, all genera are endemic and monophyletic, with the exception of *Vriesea*, with a few disjunctions in the central-western and northern South America and the Caribbean (Versieux *et al.*, 2012; Barfuss *et al.*, 2016; Couto, 2017; Gomes-da-Silva & Souza-Chies, 2017; Leme *et al.*, 2017).

Givnish *et al.* (2011) proposed different hypotheses for the ancestral area of Tillandsioideae: (1) through Bayesian inference, the estimated stem node occurred in the Miocene (*c.* 14–15 Mya) and the crown node occurred 8–9 Mya, in the Andes; (2) a maximum parsimony analysis identified the Guiana Shield, Andes, Central America the northern coast of South America and the Caribbean as possible ancestral regions and, in contrast, (3) an S-DIVA analysis indicated the northern coast of South America as the area of origin. These biogeographic areas for bromeliads in South America (*sensu* Givnish *et al.*, 2011) are well-known centre of tillandsioid species richness (Smith & Downs, 1977; Barfuss *et al.*, 2016). In the Mid-Upper Miocene, three marine transgressions, informally known as the Paranaean Sea (see Donato *et al.*, 2003), probably also strongly influenced the diversification of tillandsioid lineages.

We aimed to reconstruct the biogeographic history of Vrieseinae, under the following hypotheses: (1) Vrieseinae originated on the Brazilian Shield, the present centre of species richness and (2) Miocene and Pliocene events influenced the divergence of the Brazilian lineages of Tillandsioideae. Based on three molecular markers and secondary calibration data, we inferred phylogenetic relationships over time through the relaxed molecular clock and the biogeographic history, using RASP analyses to test the different evolutionary hypotheses of Vrieseinae and to understand the processes underlying the group’s diversification. Our results suggest that Mid-Upper Miocene events apparently influenced the splitting of the major clades of Tillandsioideae, whereas Pleistocene events probably had an important role in the diversification of the most recent clades.

MATERIAL AND METHODS

TAXA AND GENETIC SAMPLING

We collected material during the years 2013 through 2016, focusing on the Atlantic Forest and the South American Dry Diagonal (Chacoan dominion), where representatives of 21 of the 22 genera of

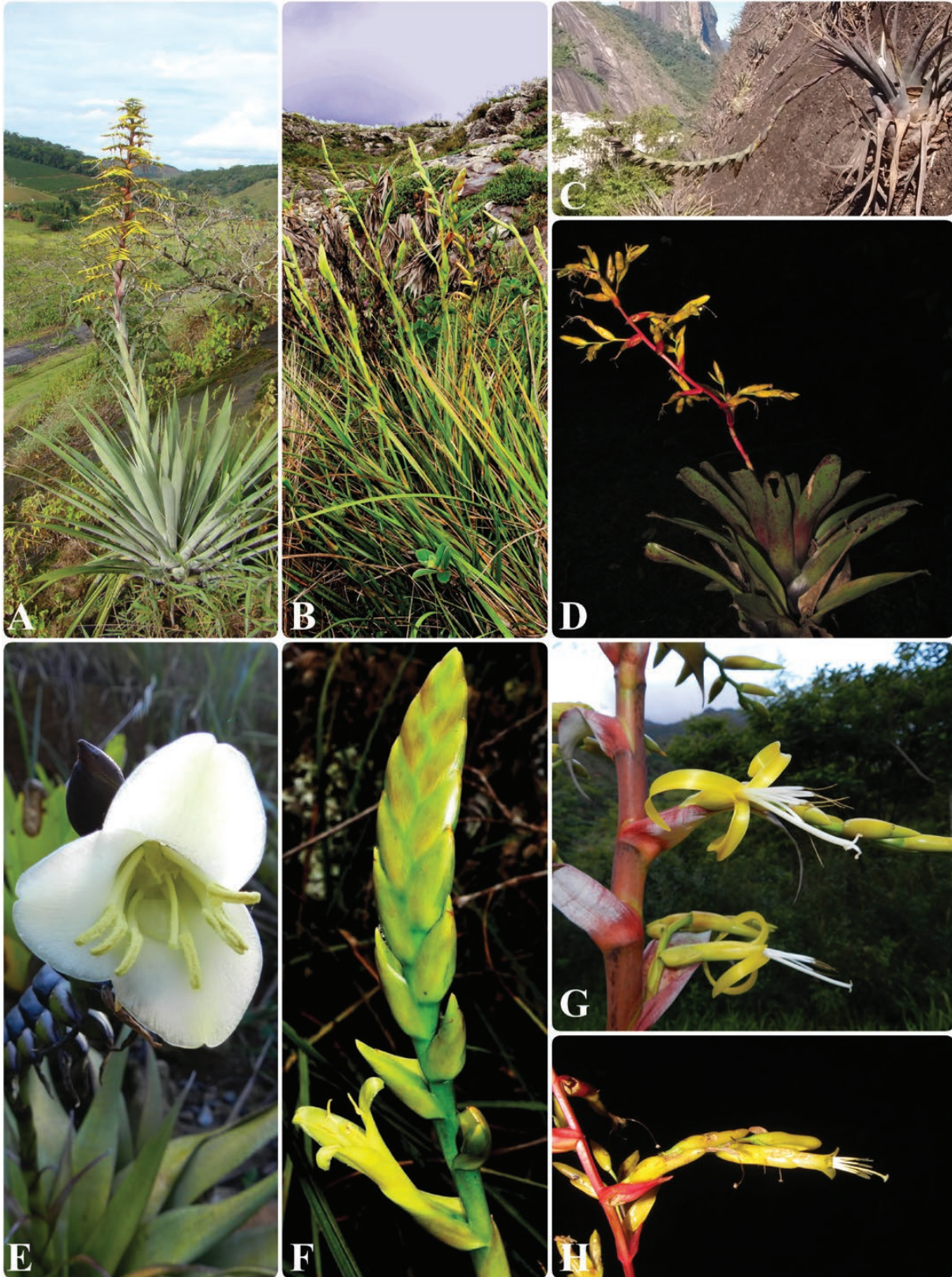


Figure 1. Representative species of Vrieseinae: A–D, habit and E–H, detail of flowers and inflorescences. A and G, *Alcantarea odorata* (Leme) J.R.Grant (photographs: Dayvid R. Couto); B and F, *Waltillia hatschbachii* (L.B.Sm. & Read)

Tillandsioideae were sampled, totalling 130 terminals. The ingroup is represented by *Alcantarea* (ten species), *Waltillia* (three terminals of one species), *Stigmatodon* (19 taxa) and *Vriesea s.s.* (73 species), totalling 105 terminals of subtribe Vrieseinae. For the outgroup, we included representatives of the other subtribes, as follows: ten terminals of Cipuropsidinae [*Josemania* W.Till & Barfuss (one species), *Mezobromelia* L.B.Sm. (one species), *Vriesea* (treated as *Cipuropsis* Ule by Barfuss *et al.*, 2016) (one species), *Zizkaea* W.Till & Barfuss (one species), *Goudaea* W.Till & Barfuss (two terminals of one species), *Lutheria* Barfuss & W.Till (one species), *Werauhia* J.R.Grant (two species) and *Jagrantia* Barfuss & W.Till (one species)]; 12 terminals of Tillandsieae [*Guzmania* Ruiz & Pav. (one species), *Gregbrownia* W.Till & Barfuss (one species), *Tillandsia* L. (five species), *Racinaea* M.A. Spencer & L.B.Sm. (two species), *Barfussia* Manzan. & W.Till (one species), *Lemeltonia* Barfuss & W.Till (one species), *Pseudalcantarea* (Mez) Pinzón & Barfuss (one species); one terminal of the monotypic Catopsidae [*Catopsis* Griseb. (one species)] and two terminals of Glomeropitcairnieae [*Glomeropitcairnia* (Mez) Mez (two species)]. Two plastid DNA (*rps16-trnK* and *matK*) and one nuclear DNA (*PHYC*) regions were amplified. These markers have been used in many phylogenetic studies with Tillandsioideae (Barfuss *et al.*, 2005, 2016; Leme *et al.*, 2017; Gomes-da-Silva & Souza-Chies, 2017) and Bromeliaceae (Crayn *et al.*, 2004; Schulte, Horres & Zizka, 2005; Givnish *et al.*, 2011; Krapp *et al.*, 2014; Evans *et al.*, 2015). We used sequences available in GenBank from Barfuss *et al.* (2016) and Leme *et al.* (2017) to complement the samples. All accessions are listed in Table S1.

DNA SEQUENCE DATA

We extracted total genomic DNA using the 2 × CTAB method of Doyle & Doyle (1987), with modifications (Fay *et al.*, 1998). Alternatively, we used the DNeasy Plant Mini kit (QIAGEN), following the manufacturer's instructions. We used the following PCR protocol: 2.5 µL 10× PCR buffer, 2.0 µL (or 3.0 µL for problematic terminals) of MgCl₂ (25 mM), 0.8 µL dNTP (5 mM), 0.4 µL (or 0.8 µL) of Taq DNA polymerase (5 U µL⁻¹), 0.8 µL each primer (10 µM), 5.0 µL template DNA (3 ng µg⁻¹; in cases of difficult amplification, the template DNA was dissolved at 0.3 ng µL⁻¹, and only 2 µL was added in order to dilute impurities or secondary compounds), 1.0 µL bovine serum albumin

(20 mg mL⁻¹) and MilliQ H₂O to complete the final reaction volume to 25 µL. For *PHYC* amplification, we used the primers *phyc-515f-br* (AAG CCC TTY TAC GCT ATC CTG CAC CG) and *phyc-1699r-br* (ATW GCA TCC ATT TCA ACA TCT TCC CA) (Barfuss *et al.*, 2016). We amplified the *matK* gene with the primers *matk5* (F) (ATA CCC TGT TCT GAC CAT ATT G) and *matk2* (R) (AAC ATA ATG CAT GAA AGG ATC C) (Crayn *et al.*, 2000), and amplified the *rps16-trnK* spacer with the primers *rpS16x2F2* (AAA GTG GGT TTT TAT GAT CC) and *trnK^(UUU)x1* (TTA AAA GCC GAG TAC TCT ACC) (Shaw *et al.*, 2007). We amplified the two plastid regions (*matK* and *rps16-trnK*) with initial denaturation at 95 °C for 5 min, followed by 40 cycles in three steps (denaturation at 95 °C for 1 min, primer annealing at 50 °C for 1 min, polymerization at 72 °C for 1 min 30 s) and a final extension at 72 °C for 5 min. The nuclear region (*PHYC*) consisted of initial denaturation at 95 °C for 5 min, followed by 40 cycles in three steps [denaturation at 95 °C for 1 min, primer annealing at 52.5 °C (55 °C or 60 °C) for 1 min, polymerization at 72 °C for 1 min 30 s] and a final extension at 72 °C for 5 min. After amplifying the samples, we analysed the fragments on 1% agarose gel.

Samples resulting from the PCRs were sent for purification and sequencing at MacroGen Inc. (Seoul, Republic of Korea). Sequences were analysed and edited using the programs Chromas v.1.45 (McCarthy, 1998) and MEGA v.7.0 (Kumar, Stecher & Tamura, 2016). We aligned the sequences in MAFFT v.7.0 (Katoh & Standley, 2013) and concatenated partitions in Mesquite v.3.2 (Maddison & Maddison, 2017). Concatenated plastid and nuclear DNA data have been used in recent phylogenies of Bromeliaceae, evidencing high levels of resolution (Krapp *et al.*, 2014; Barfuss *et al.*, 2016; Couto, 2017). Missing marker sequences were treated as missing data.

DATING AND PHYLOGENETIC ANALYSES

We tested 24 models, assuming the maximum likelihood statistical method with partial deletion (95%) performed on MEGA v.7.0 (Kumar *et al.*, 2016) for each partition. The HKY + G model had the best Akaike information criterion (AIC) and Bayesian information criterion (BIC) scores for both markers. The matrix used in BEAST v.1.84 (Drummond *et al.*, 2012) was developed in BEAUti v.1.84 (Drummond *et al.*, 2012). We used three groups of taxa (1 = Tillandsioideae, 2 = Glomeropitcairnieae + Catopsidae and 3 = core

Leme, Barfuss & Halbritt. [photographs: © Magnolia Press, reproduced with permission from copyright holder]; C and E, *Stigmatodon goniorachis* (Baker) Leme, G.K.Br. & Barfuss (photographs: Dayvid R. Couto) and D and H, *Vriesea rodigasiana* É.Morren (photographs: Igor M. Kessous)

Tillandsioideae) for the posterior calibration, assuming the evolutionary model HKY + G, the uncorrelated relaxed clock (Drummond *et al.*, 2006) with log-normal distribution and birth-death tree prior (Gernhard, 2008). Due to the absence of fossils properly positioned in Bromeliaceae, with the exception of *Karatophyllum bromelioides* L.D.Gómez (dating from the Upper Pleistocene) (Baresch *et al.*, 2011), we used secondary calibrations based on (1) Givnish *et al.* (2014): the tree was calibrated at (a) the Tillandsioideae node (15.2 ± 1.5 Mya), (b) the Glomeropitcairnieae + Catopsidae clade (14.6 ± 1.5 Mya) and (c) the core Tillandsioideae node (9.6 ± 1.5 Mya); and on (2) Givnish *et al.* (2011) calibrated at (a) the Tillandsioideae node (14.2 ± 1.5 Mya), (b) the Glomeropitcairnieae + Catopsidae clade (14 ± 1.5 Mya) and (c) the core Tillandsioideae node (8.6 ± 1.5 Mya). We ran Markov chains for 17×10^7 iterations, sampling every 17 000 steps, totalling 10 000 trees. The resulting dates were compared by the *t*-test performed in R (R Core Team, 2017) to verify that the calibration difference was significant (*P* value). We used a normal distribution to reflect uncertainties of imported dates from secondary calibrations (Ho, 2007) (Fig. 2).

We performed two independent analyses on BEAST v.1.84 (Drummond *et al.*, 2012) conducted on the CIPRES Science Gateway server (<http://www.phylo.org/>) using the BEAGLE library, three partitions and 2645 patterns. We checked the chains to converge on the same stationary distribution, using TRACER v.1.6 (Rambaut *et al.*, 2014). The effective sample size values of all parameters were >200 after discarding the initial trees (burn-in 10%). A maximum clade credibility tree (MCC tree) was summarized using TreeAnnotator v.1.8.4 (Drummond *et al.*, 2012) with phylogenetic nodes reconstructed graphically in mean heights. We viewed and edited the final tree in FigTree v.1.43 (Rambaut, 2016). We discuss only clades with posterior probability (PP) > 0.95; however, we include supported clades with PP > 0.8. Annotated trees for each marker separately are presented in the Supporting Information (Figs S1–S3).

HISTORICAL BIOGEOGRAPHY: ESTIMATION OF ANCESTRAL AREAS

We reconstructed the ancestral geographic distributions using reconstruct ancestral state in phylogenies in RASP 4.0 (Yu *et al.*, 2015) and BioGeoBEARS (Matzke, 2013) on BEAST phylogenetic trees. We performed three models on RASP: S-DIVA (Yu, Harris & He, 2010), DEC (Ree & Smith, 2008) and S-DEC (Beaulieu, Tank & Donoghue, 2013) and three models on BioGeoBEARS: DIVALIKE, DIVALIKE+J and DEC+J (Matzke, 2013). We applied these models on

total trees (10 000) (S-DIVA and S-DEC) and the MCC tree (DEC, DEC+J, DIVALIKE and DIVALIKE+J) using the maximum number of areas per node (seven). Rates of dispersal were implemented (except in S-DIVA) in two time slices (Table S2) based on geographical distance and paleoclimate as described by Donato *et al.* (2003), Iturralde-Vinent (2006), Ortiz-Jaureguizar & Cladera (2006) and Antonelli *et al.* (2009) in order to include in the analysis the geological events in South America from the Miocene to the present day. By this means we estimated the probability of dispersal between the biogeographic areas at these two times. We delimited the areas based on Givnish *et al.* (2011, 2014), with a few modifications according to Morrone (2014): A – Guiana Shield; B – Atlantic Forest; C – Amazonia; D – Andes and southern Chile; E – northern South America; Caribbean and south-eastern USA; F – Central America and southern USA and G – Chacoan dominion (Morrone, 2014), represented by cerrado, chaco and caatinga (Fig. 3). We gathered information on species distribution from recent studies with Vrieseinae (Costa, Rodrigues & Wanderley, 2009; Gomes-da-Silva & Costa, 2011; Moura, 2011; Moura & Costa, 2014; Uribe, 2014; Versieux & Wanderley, 2015; Kessous & Costa, 2017; Machado, 2017; Leme *et al.*, 2017; Couto, 2017; Neves *et al.*, 2018; Kessous *et al.*, 2018). For the outgroup, we checked the monographs and general lists for the subfamily (Smith & Downs, 1977; Barfuss *et al.*, 2016; Gouda *et al.*, continuously updated). We also consulted the herbarium collections at R, RB, SP, SPF, BHCB, HUEFS, UPCB, MBM, MBLM, CEPEC, K, P, B, GH, LG, US, NY, MO, F, S and W (acronyms according to Thiers, continuously updated) and the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) database. We constructed the distribution maps for the species sampled in QGIS 2.18 (Quantum Gis Development Team, 2016), shown in Fig. S4.

RESULTS

PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS

We generated 282 new sequences (*matK* = 93, *rps16-trnK* = 113 and *PHYC* = 76; Table S1). The full alignment had 2645 nucleotides (533 variable sites/20%), with partitions: *matK* = 822 nucleotides (130 variable sites/16%), *rps16-trnK* = 838 nucleotides (117 variable sites/14%) and *PHYC* = 985 nucleotides (286 variable sites/29%).

The MCC tree showed well-supported genera, tribes and subtribes (Figs 2, S5). However, the molecular data showed no resolution at species level. *Waltillia* and *Alcantarea* emerged as well-supported lineages (PP = 1). *Vriesea s.s.* was

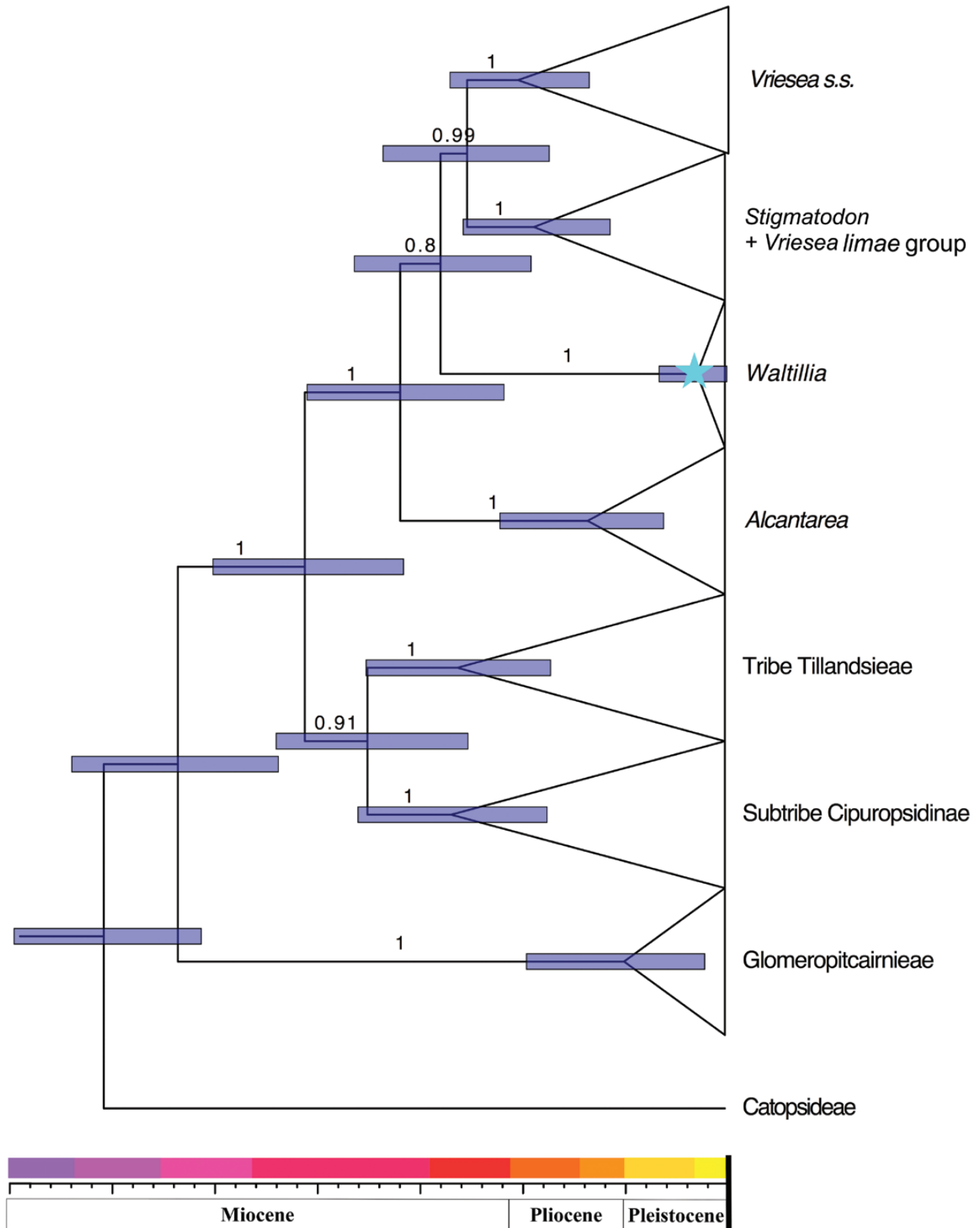


Figure 2. Maximum clade credibility tree inferred by Beast (Bayesian MCMC) using *PHYC*, *matK* and *rps16-trnK* sequence data. Numbers above the branches represent the posterior probability (≥ 0.8). Blue bars indicate the 95% highest posterior distribution (HPD) intervals of the divergence time. A blue star indicates the crown age of the different terminals from the same species.

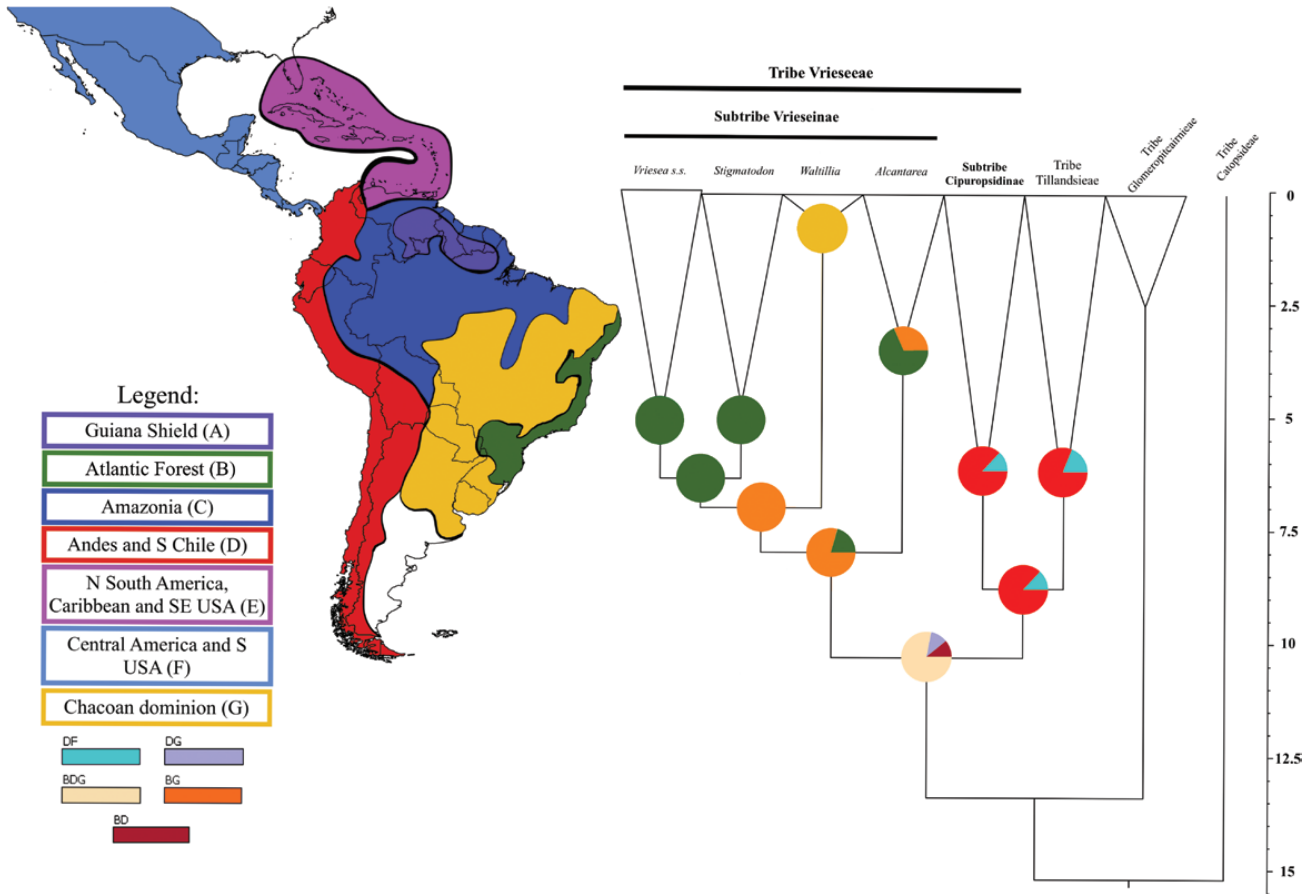


Figure 3. Chronogram with ancestral area reconstructions estimated under the DEC model conducted on RASP (root constraint 15.2 ± 1.5 Mya): coloured circles indicate distributions corresponding to area units (A–G) and combinations. For more details about probabilities and dates, see Table 1. Numbers on vertical line indicate millions of years ago.

not monophyletic. *Stigmatodon* was also not monophyletic (plus the *Vriesea limae* group, *sensu* Couto, 2017). *Waltillia* was sister to a clade consisting of *Vriesea s.s.* + *Stigmatodon* (PP = 0.99). *Alcantarea* emerged as sister to the remaining Vrieseinae (PP = 1). Vrieseae (subtribe Vrieseinae + subtribe Cipuropsidinae) were not monophyletic based on this dataset, because Tillandsieae emerged as sister to Cipuropsidinae (PP = 0.91). Vrieseinae were sister to Tillandsieae + Cipuropsidinae (PP = 1). Glomeropitcairnieae ($P = 1$) were monophyletic.

MOLECULAR DIVERGENCE TIME ESTIMATES

The differences between calibrations based on Givnish *et al.* (2011, 2014) were not significant ($P = 0.6891$). Therefore, here we discuss the results obtained with Givnish *et al.* (2014). Figure 2 shows the highest 95% probability of divergence times from the analyses using a normal calibration prior distribution and a root constraint at 15.2 Mya. In all analyses the mean

crown age of Tillandsioideae and the stem ages of the genera, tribes and subtribes are in the Miocene (23–5.3 Mya). The crown ages of genera of Vrieseinae are in the Pliocene (5.3–2.6 Mya), with infrageneric groups and species complexes diversifying in the Pleistocene (2.6–0.1 Mya) (Table 1).

ANCESTRAL AREA RECONSTRUCTION

Our DEC results showed a divergence between Vrieseinae and the clade Cipuropsidinae + Tillandsieae (core Tillandsioideae), most probably in BDG (Atlantic Forest + Andes and southern Chile + Chacoan dominion/78%) (Table 1, Fig. 3). D was first isolated by vicariance *c.* 10.2 Mya. Vrieseinae apparently originated in BG (Atlantic Forest + Chacoan dominion/79%). The Atlantic Forest is the most probable ancestral area of *Vriesea s.s.* + *Stigmatodon* (100%) and of these two genera (100%). *Waltillia* and *Alcantarea* originated in the Chacoan dominion (100%) and the Atlantic Forest (68%), respectively.

Table 1. Clade support, timing of crown ages and ancestral area reconstructions of the Tillandsioideae clade from the present study. PP = posterior probability. HPD = 95% high posterior density interval from the BEAST analysis. A, Guiana Shield; B, Atlantic Forest; C, Amazonia; D, Andes and southern Chile; E, northern South America, Caribbean and south-eastern USA; F, Central America and southern USA and G, Chacoan Dominion. Dating follows [Givnish *et al.* \(2014\)](#)

Taxon/crown node	PP	Mean (Ma)	95% HPD (Ma)	S-DIVA	DIVALIKE and DIVALIKE+J	S-DEC	DEC and DEC+J
<i>Vriesea s.s.</i>	1.0	5	3.3–6.8	B	B	B	B
<i>Stigmatodon</i>	1.0	4.6	2.8–6.4	B	B	B	B
<i>Vriesea s.s.</i> + <i>Stigmatodon</i>	0.99	6.2	4.3–8.4	B	B	B	B
<i>Waltillia</i>	1.0	0.6	0.04–1.6	G	G	G	G
<i>Vriesea s.s.</i> + <i>Stigmatodon</i> + <i>Waltillia</i>	0.8	6.9	4.8–9.1	BG	BG	BG	BG
<i>Alcantarea</i>	1.0	3.3	1.5–5.5	B	B	B	B
Subtribe Vrieseinae	1.0	7.9	5.4–10.2	B	B	BG	BG
Tribe Tillandsieae	1.0	6.5	4.3–8.8	D	D	D	D
Subtribe Cipunopsidinae	1.0	6.6	4.2–9	ACDF/ACD	D	D	D
Tillandsieae + Cipunopsidinae	0.91	8.7	6.3–11.0	ACDF/ACD	D	D	D
Core Tillandsioideae	1.0	10.2	7.9–12.5	ABCDF/ABCD	BD	BDG	BDG
Tribe Glomeropitcairnieae	1.0	2.4	0.5–4.9	E	E	E	E
Core Tillandsioideae + Glomeropitcairnieae	0.18	13.3	10.9–15.9	ABCDEF/ABCDE	BDE	BDEG	BDEG
Tribe Catopsideae	1.0	15.1	12.8–17.3	ABCDEF	BDEF	BDEFG	BDEFG

The Cipunopsidinae + Tillandsieae clade is estimated to have originated in the Andes and southern Chile (87%), where they diverged.

In general, the other models showed a close congruence in the reconstruction of the Atlantic Forest and Chacoan dominion (BG) as ancestral areas in the nodes of Vrieseinae (Table 1). The Atlantic Forest (B) was recovered in almost all nodes of this subtribe, showing the importance of this area as the main region of diversification of the clade; only *Waltillia* would have originated in the Chacoan dominion (G). The most divergent models were S-DIVA, DIVALIKE and DIVALIKE+J, which reconstructed the Vrieseinae node as endemic to the Atlantic Forest (B). Furthermore, they showed the core Tillandsioideae node originated in multiple areas (S-DIVA) and in the Atlantic Forest + Andes and southern Chile (BD) in the DIVALIKE and DIVALIKE+J models. The DEC+J and S-DEC models reconstructed Vrieseinae as originating in a wider ancestral area comprising the Atlantic Forest and the Chacoan dominion (BG) and core Tillandsioideae as originating in the Atlantic Forest + Andes and southern Chile + Chacoan dominion (BDG). The incongruity was greater between the reconstructions of the nodes of the outgroup, but these are not the targets of the present study and the small number of available samples forms an insufficient basis for discussion here. Here, we focus the discussion on the DEC model (see ‘Models of ancestral area reconstructions’ topic in the Discussion section).

DISCUSSION

Our aim was to reconstruct the biogeographical history and diversification of Vrieseinae in South America. We inferred the phylogenetic relationships, divergence times and ancestral areas, showing that tribes, subtribes and genera of Tillandsioideae originated in the Miocene (23.0–5.3 Mya) and started to diversify over the last *c.* 5 My (Pliocene). During the Upper Miocene-Pliocene, the Atlantic Forest is the most probable ancestral area of *Vriesea s.s.* and *Stigmatodon* and, with the Chacoan region, this was estimated to be the ancestral area for Vrieseinae and *Alcantarea*, supporting our hypothesis that this group originated on the Brazilian Shield.

PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS

The monophyly of certain genera shown by our results agrees with the most recent revision of Tillandsioideae ([Barfuss *et al.*, 2016](#); [Leme *et al.*, 2017](#)). However, we found *Stigmatodon* and Vrieseae to be non-monophyletic. The clade comprising Cipunopsidinae (Vrieseae) + Tillandsieae probably originated in the Andes. Besides their common geographical distribution, they share morphological characters such as stigma type (spiral-conduplicate or simple-erect), as in the case of *Tillandsia* subgenus *Pseudovriesea* Barfuss & W.Till ([Barfuss *et al.*, 2016](#)). Furthermore, the pollen grains of these Andean *Vriesea* and Cipunopsidinae are the diffuse-sulcus

type, as also found in *Guzmania* and *Tillandsia* (Tillandsieae) (Barfuss *et al.*, 2005).

Different studies have shown that plastid DNA usually provides evidence of the monophyly of subtribes of Vrieseae (Barfuss *et al.*, 2005; Machado, 2017), whereas a nuclear marker (*PHYC*) splits Vrieseae into different lineages (Machado, 2017). Thus, we assume that a larger sampling effort of both molecular data and accessions will be needed to elucidate the monophyletic hypothesis of Vrieseae.

Some discordance also exists regarding the taxonomic delimitations within Vrieseae. The new classification proposed by Barfuss *et al.* (2016), who described 12 new genera for Tillandsioideae, including *Stigmatodon* in Vrieseinae, is supported in recent phylogenetic analyses (Versieux *et al.*, 2012; Leme *et al.*, 2017; Machado, 2017; Couto, 2017) and is consistent with our results, as are other genera segregated from *Vriesea* (*sensu* Barfuss *et al.*, 2016). The authors based their taxonomic decision on a larger number of base pairs, terminals and methods (maximum parsimony, maximum likelihood and Bayesian inference), in addition to combined nuclear and plastid markers. However, Gomes-da-Silva & Souza-Chies (2017), using plastid markers concatenated with morphological data, maximum parsimony as the cladistic method and few samples from Cipuropsidinae (*sensu* Barfuss *et al.*, 2016), recovered *Stigmatodon* as a lineage within *Vriesea*. Here, we present a comprehensive phylogenetic inference for Vrieseinae, combining plastid and nuclear markers; the *PHYC* marker is one of the most variable in Bromeliaceae (Jabaily & Sytsma, 2010; Krapp *et al.*, 2014; Barfuss *et al.*, 2016; Couto, 2017).

The low variability of the molecular markers used so far for Bromeliaceae (Smith & Donoghue, 2008; Versieux *et al.*, 2012; Krapp *et al.*, 2014; Aguirre-Santoro *et al.*, 2015; Couto, 2017) has resulted in low or no support for internal nodes of many genera. On the other hand, the phylogenetic trees reconstructed to date for Vrieseinae have often shown clades that are at least partially congruent with morphological groups, as exemplified by: *Vriesea* section *Xiphion* (É. Morren) É. Morren and *Vriesea* section *Vriesea* with simple inflorescences (*sensu* Smith & Downs, 1977), the *Vriesea paraibica* Wawra complex (Costa *et al.*, 2009), the *Vriesea corcovadensis* (Britton) Mez complex (Gomes-da-Silva *et al.*, 2012), the clade *Alcantarea imperialis* (Carrière) Harms + *A. glaziouana* (Lem.) Lem. + *A. geniculata* (Wawra) J.R. Grant + *A. regina* (Vell.) Harms (Versieux *et al.*, 2012) and the '*Vriesea limae* L.B.Sm. group' + *Stigmatodon* (Couto, 2017).

Here, we consider the *V. limae* group as *Stigmatodon*. As shown here, Couto (2017) and Machado (2017) recovered *Vriesea s.s.* as non-monophyletic. Couto (2017) noted several

morphological similarities between the *V. limae* group and *Stigmatodon*, which probably justify uniting them in the same genus. In addition, we recovered the clade *Waltillia* + (*Vriesea* + *Stigmatodon*), which does not support the results of Leme *et al.* (2017). These genera do share some morphological features, such as the convolute-blade stigma, present only in *Vriesea* and *Waltillia*. On the other hand, *Waltillia* is the only genus of the tribe that lacks appendages on the petals. Furthermore, our results also indicate Catopsidae as sister to the remaining tillandsioids (with low support), followed by Glomeropitcairnieae.

HISTORICAL BIOGEOGRAPHY: EVOLUTIONARY HISTORY OF VRIESEINAE

Our results indicate that the formation of the Paranaean Sea and the South American Dry Diagonal (Chacoan dominion) in the Mid-Upper Miocene (12.0–7.9 Mya) was most likely the vicariant event responsible for the divergence of the Tillandsieae + Cipuropsidinae lineages in the Andes and Vrieseinae in the Atlantic Forest (Fig. 4).

During that time, a global warming period resulted in the Mid-Miocene Climatic Optimum, increasing the sea temperature and level (Pascual & Ortiz-Jaureguizar, 2007). Subsequently, during the transition from the Mid to Upper Miocene, the Paranaean Sea formed a barrier between the Brazilian Shield and the Andes region (Pascual *et al.*, 1996; Donato *et al.*, 2003; Gross *et al.*, 2016). With the end of the climate optimum in the Upper Miocene to early Pliocene, the Paranaean Sea drainage formed dry plains and subsequently a Dry Diagonal (termed the Chacoan dominion) in southern South America (Marshall, Hoffstetter & Pascual, 1983; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006). The partial inundation of South America and its drainages (*c.* 10 Mya) probably also influenced the aquatic organisms, as reported in the case of the splitting of blue-winged olive trout flies (Nieto, 2016), catfishes (Ochoa *et al.*, 2015) and stingrays (Lovejoy, Bermingham & Martin, 1998), including the freshwater biota of the Amazon basin (Hubert & Renno, 2006). The Paranaean Sea also seems to have heavily affected the diversification of Neotropical plants, e.g. *Myrceugenia* O.Berg (Myrtaceae) (Murillo-A. *et al.*, 2016). Furthermore, the distribution patterns of other plant groups are similar to those of Vrieseinae (Cipuropsidinae + Tillandsieae) and have similar dates of splitting, e.g. Alstroemeriaceae (Chacón *et al.*, 2012), *Fuchsia* L. section *Quelusia* (Vand.) DC. (Berry *et al.*, 2004).

The Atlantic Forest is considered the centre of species richness of Vrieseinae (Martinelli *et al.*, 2008; BFG, 2015), and the Andes is considered the centre of Tillandsieae + Cipuropsidinae (Smith & Downs, 1977; Barfuss *et al.*, 2016). The Andes uplift

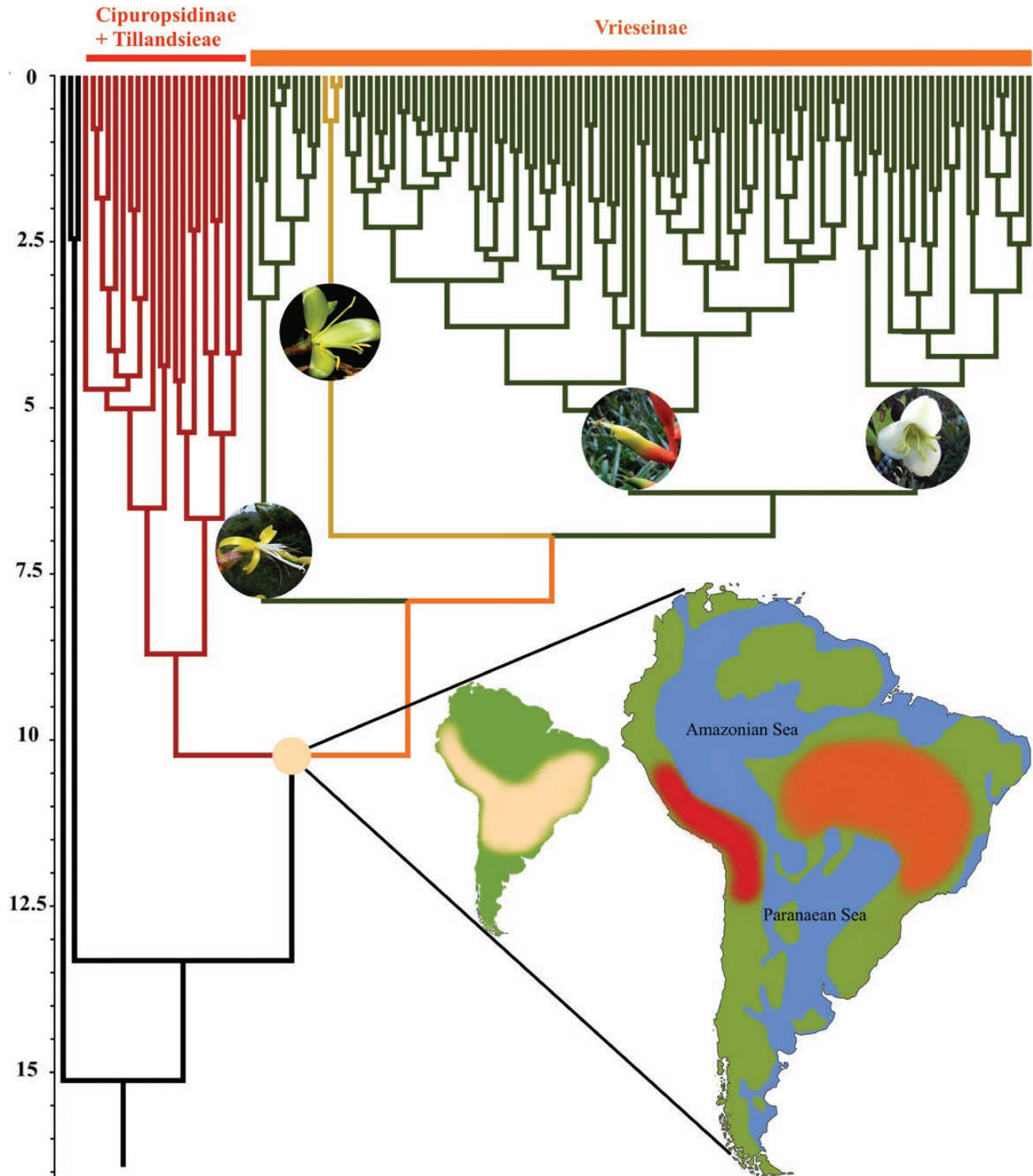


Figure 4. The Mid-Late Miocene marine transgressions and the MCC tree from the RASP analysis. Maps modified from [Ortiz-Jaureguizar & Cladera \(2006\)](#). The first (small) map indicates the ancestral area (in beige), BDG (Atlantic Forest + Andes and southern Chile + Chacoan Dominion). The second map indicates the marine transgressions and the vicariance between the Andean lineage (Cipunropsidinae + Tillandsieae) and the Atlantic Forest + Chacoan dominion lineage (Vrieseinae). Red branches represent the Andes and southern Chile (D); dark-yellow branches indicate the Chacoan Dominion (G) and green branches indicate the Atlantic Forest (B). Photographs (left to right): *Alcantarea odorata* (Dayvid R. Couto), *Waltillia hatschbachii* (© Magnolia Press, reproduced with permission from copyright holder), *Vriesea mourae* (Igor M. Kessous) and *Stigmatodon goniorachis* (Dayvid R. Couto).

started in the Early Miocene (23 Mya), with the most intense peak occurring in the Upper Miocene (11–7 Mya; Quechua, phases 2 and 3), converging with the Paranaean Sea drainage (Irving, 1975; Antonelli *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010; Folguera *et al.*, 2011) and profoundly influencing the biodiversity of South America (Gentry, 1982; Antonelli *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010). This event probably formed new niches for the diversification of Cipuropsidinae and Tillandsieae in the Andes. Also, during the Pliocene, a tectonic pulsation affected the Serra do Mar, increasing the relief of the east coast of Brazil, with subsequent intense erosion and sedimentation (Almeida, 1976), coinciding with the crown age of the Vrieseinae genera (5–3 Mya).

The limitation of water availability in the Chacoan dominion at the end of the Miocene and the formation of the Dry Diagonal at the beginning of the Pliocene must have acted as physical barriers isolating *Waltillia* (relicts) from the other groups. According to some authors, there were connections that linked the Andes (or the western Amazon region) with the Atlantic Forest in the Miocene (e.g. Lundberg *et al.*, 1998; Costa, 2003; Batalha-Filho *et al.*, 2013). Pinheiro & Monteiro (2010) reported that the great orogenesis occurring in the Andes (Quechua phase) progressively modified the climate conditions of the cerrado, drying the region and acting as a vicariance agent for many species. These geological and climate events overlap with the age of divergence of *Waltillia* (stem node) and probably contributed to the historical evolution of the group.

PLEISTOCENE DIVERSIFICATION OF VRIESEINAE LINEAGES

More recently, conditions in the Pleistocene strongly influenced the diversification of external clades of tillandsioids. In this epoch, several cycles of glaciations and interglaciations occurred (van der Hammen, 1974). The glacial advances and retreats resulted in the expansion and retraction of arid and humid environments, facilitating the movement of species between them (Posadas & Ortiz-Jaureguizar, 2011). Palma-Silva *et al.* (2009), Zanella (2013) and Aguiar-Melo *et al.* (2019) mentioned Pleistocene glaciations and the subsequently remaining forest refuge as important explanations for the phylogeographic breaks found for some *Vriesea* spp. in the Atlantic Forest.

The ancestral area of *Alcantarea*, *Vriesea* and *Stigmatodon* is the Atlantic Forest (Fig. 3). Therefore, we suggest that some species colonized the cerrado (savannas in the Chacoan dominion) as a result of a vicariant event *c.* 2 Mya in the early Pleistocene, probably facilitated by the Pleistocene post-glaciation (van der Hammen, 1974). This pattern also occurs in

other groups of plants for which a recent diversification was also influenced by Pleistocene events (Souza *et al.*, 2013; Ribeiro *et al.*, 2014; Rando *et al.*, 2016). Events of reciprocal dispersal occurred between the Atlantic Forest and the cerrado. However, some authors have suggested that dispersal from wet to dry regions is more frequent, and apparently in Vrieseinae it occurred via this route, from the Atlantic Forest to the cerrado (Simon *et al.*, 2009; Antonelli *et al.*, 2018).

We assume that the disjunction of the species of *Vriesea* s.s. that occurred in the Amazon and Central America was facilitated by the ‘brejos de altitude’ (upland forests), islands of humid vegetation located in north-eastern Brazil, in the caatinga (Chacoan dominion) between the Atlantic Forest and the Amazon Forest. Although these regions have some floristic similarity to the Amazon, species from the Atlantic Forest are also present. Palynological and floristic studies in these regions indicate an exchange of vegetation between these two dominions during the Pleistocene (Melo-Santos *et al.*, 2007).

ALTERNATIVE HYPOTHESIS: AMAZON-ATLANTIC FOREST PATH

Another possible hypothesis of the origin of Vrieseinae is dispersal from Amazonia to the Atlantic Forest, as reported for several angiosperm groups. This dispersal occurred abruptly between 8–7 Mya and *c.* 2 Mya, coinciding with the mean age of the origin of Vrieseinae and the diversification of species clades (Table 1) (Antonelli *et al.*, 2018). Despite our intense sampling effort, we may not have included a sufficient number of representatives from this intersectional area. Moreover, despite of the extensive geographical and morphological convergence between Tillandsieae and Cipuropsidinae, in our analyses this clade showed low support compared to the study by Barfuss *et al.* (2016), who recovered Vrieseae as monophyletic, including the Amazonian terminals in Cipuropsidinae.

DATING

The absence of reliable fossils of Bromeliaceae may be due to their occurrence in habitats unfavourable for good preservation (Benzing, 2000; Givnish *et al.*, 2011). The only fossil correctly assigned to the family is *Karatophyllum bromelioides* (Smith & Till, 1998; Benzing, 2000; Baresch *et al.*, 2011), probably from the Upper Pleistocene between 50–13 Kya (Baresch *et al.*, 2011), not from the Eocene (*c.* 36 Mya) as previously described by Gómez (1972) and Smith & Till (1998). The use of a recent Quaternary fossil in

a calibration does not assist in elucidating the dates of groups of Bromeliaceae. The dating of [Givnish *et al.* \(2014\)](#) followed the same methods as [Givnish *et al.* \(2011\)](#) but estimated a different crown age for the family (22.7 Mya). This difference does not seem to strongly influence the dating of internal nodes of Tillandsioideae ($P = 0.6891$, not significant).

MODELS OF ANCESTRAL AREA RECONSTRUCTIONS

We followed [Yu *et al.* \(2015\)](#), who recommended analysing several biogeographic models and then checking the level of congruence among them. In addition, the biological and geographical features of each group should be considered when selecting the model ([Ree & Sanmartín, 2018](#)).

Our main objective was to trace the ancestral areas and reconstruct a hypothesis for the biogeography of Vrieseinae, rather than to infer the diversification dynamics or the speciation mode. Therefore, we chose the DEC model, as discussed by [Ree & Sanmartín \(2018\)](#).

The S-DEC and DEC models suggested the hypothesis that the Chacoan dominion and the Atlantic Forest (BG) together formed the ancestral area of Vrieseinae. The geographical position of the Chacoan dominion between the Andes and the Atlantic Forest could have facilitated a range expansion of the group in the Upper Miocene, which makes this a likely scenario. In addition, Vrieseinae have plesiomorphic features related to xeric environments, such as the water-storing hypodermis ([Arruda & Costa, 2003](#); [Versieux *et al.*, 2010](#); [Gomes-da-Silva *et al.*, 2012](#); [Couto, 2017](#)). The choice of these models is also supported by the hypothesis of the migration of another bromeliad group (Puyoideae-Bromelioideae), between the Andes and the Brazilian Shield ([Schulte *et al.*, 2005](#)).

We performed the model selection in BioGeoBEARS, and found similar results for DEC and DEC+J. However, this latter model emphasized a ‘jump dispersal’. Also, selection of a model through AIC without using a previous biological or geographic hypothesis is criticized ([Ree & Sanmartín, 2018](#)). In addition, [Ree & Sanmartín, \(2018\)](#) suggested that this method has a conceptual flaw with respect to cladogenetic range evolution. The DEC+J model favours long-distance dispersal and differs from DEC, which favours the speciation scenario at the internal nodes of the phylogenetic tree ([Ree & Sanmartín, 2018](#)).

Of all the models tested, the most divergent was S-DIVA, which in contrast to DEC, favours vicariance models (which was our main result) over dispersals. However, S-DIVA is most commonly used for models of coevolution between hosts and parasites. In addition, it generally reconstructs large ancestral ranges at the deepest nodes ([Yu *et al.*, 2015](#)), exactly as we observed

([Table 1](#)). On the other hand, the DIVALIKE models are similar to those for S-DIVA, although they take into account the probabilities of dispersal, as in the DEC models ([Lv *et al.*, 2018](#)). In this case, we would have as the main result the Atlantic Forest (B) as the origin of Vrieseinae ([Table 1](#)), and not BG, which would not change the discussion extensively compared to the DEC-based models.

CONCLUSIONS

This study presents the first biogeographic inference with a dated tree focused on Vrieseinae. We propose divergence hypotheses for Vrieseinae and the included genera and for the Cipuropsidinae and Tillandsieae. Also, we suggest that the Paranaean Sea is a possible vicariant event that may have influenced the divergence of the groups of core Tillandsioideae. Members of the Cipuropsidinae + Tillandsieae clade colonized the Andes region and Vrieseinae colonized the Brazilian Shield, with their common ancestor originating in the Atlantic Forest + Chacoan dominion (Brazilian Shield). We found that Miocene and Pliocene events profoundly influenced the divergence of Tillandsioideae lineages, the Pleistocene being most important for the great species diversity of Vrieseinae. This study inaugurates the biogeographic discussion of Vrieseinae and the included genera. Expanded sampling of the taxa and genomes and new methodological exploration are needed to continue to shed light on the evolutionary history of the hyperdiverse Bromeliaceae.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the curators of the herbaria visited. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brazil (CAPES) – Finance Code 001, with the PhD grants awarded to IMK, DRC, BPS and BN; the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq for the productivity grant research (process #304899/2014-3) awarded to AFC, and for financial support (process #478345/2013–5); the Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro - FAPERJ for the post-doc grant to LCP (processes: E-26/202.862/2016, E-26/202.863/2016); Alessandra Ribeiro Pinto for great help in field expeditions; Camila Martini Zanella for help in molecular biology; Dr Janet W. Reid for advice on the English text; the Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro for the field assistance; and ICMBIO, INEA and IEMA for the research licenses granted.

REFERENCES

- Aguiar-Melo C, Zanella CM, Goetze M, Palma-Silva C, Hirsch LD, Neves B, Costa AF, Bered F. 2019.** Ecological niche modeling and a lack of phylogeographic structure in *Vriesea incurvata* (Bromeliaceae) suggest historically stable areas in the southern Atlantic Forest. *American Journal of Botany* **106**: 971–983.
- Aguirre-Santoro J, Betancur J, Brown GK, Evans TM, Salgueiro F, Alves-Ferreira M, Wendt T. 2015.** Is *Ronnbergia* (Bromeliaceae, Bromelioideae) a geographically disjunct genus? Evidence from morphology and chloroplast DNA sequence data. *Phytotaxa* **219**: 261–275.
- Almeida FFM. 1976.** The system of continental rifts bordering the Santos Basin. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **48**: 15–26.
- Antonelli A, Nylander JA, Persson C, Sanmartín I. 2009.** Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**: 9749–9754.
- Antonelli A, Zizka A, Carvalho FA, Scharn R, Bacon CD, Silvestro D, Condamine FL. 2018.** Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **115**: 6034–6039.
- Arruda RCO, Costa AF. 2003.** Foliar anatomy of five *Vriesea* sect. *Xiphion* (Bromeliaceae) species. *Selbyana* **24**: 180–189.
- Baresch A, Smith JAC, Winter K, Valerio AL, Jaramillo C. 2011.** *Karatophyllum bromelioides* L.D Gómez revisited: a probable fossil CAM bromeliad. *American Journal of Botany* **98**: 1905–1908.
- Barfuss MHJ, Samuel R, Till W, Stuessy TF. 2005.** Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany* **92**: 337–351.
- Barfuss MHJ, Till W, Leme EMC, Pinzón JP, Manzanares JM, Halbritter H, Brown GK. 2016.** Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa* **279**: 1–97.
- Batalha-Filho H, Fjeldså J, Fabre PH, Miyaki CY. 2013.** Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. *Journal of Ornithology* **154**: 41–50.
- Beaulieu JM, Tank DC, Donoghue MJ. 2013.** A Southern Hemisphere origin for campanulid angiosperms, with traces of the break-up of Gondwana. *BMC Evolutionary Biology* **13**: 80.
- Benzing DH. 2000.** *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Berry PE, Hahn WJ, Sytsma KJ, Hall JC, Mast A. 2004.** Phylogenetic relationships and biogeography of *Fuchsia* (Onagraceae) based on noncoding nuclear and chloroplast DNA data. *American Journal of Botany* **91**: 601–614.
- BFG. 2015.** Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* **66**: 1085–1113.
- Bouchenak-Khelladi Y, Muasya AM, Linder HP. 2014.** A revised evolutionary history of Poales: origins and diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society* **175**: 4–16.
- Chacón J, Camargo-de-Assis M, Meerow, A, Renner SS. 2012.** From East Gondwana to Central America: historical biogeography of the Alstroemeriaceae. *Journal of Biogeography* **39**: 1806–1818.
- Costa AF, Rodrigues PJFP, Wanderley MGL. 2009.** Morphometric analysis of *Vriesea paraibica* Wawra complex (Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **159**: 163–181.
- Costa LP. 2003.** The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography* **30**: 71–86.
- Cotias-de-Oliveira ALP, Assis JGAD, Bellintani MC, Andrade JCS, Guedes MLS. 2000.** Chromosome numbers in Bromeliaceae. *Genetics and Molecular Biology* **23**: 173–177.
- Couto DR. 2017.** *Revisão taxonômica e filogenia de Stigmatodon Leme, G.K. Br. & Barfuss (Bromeliaceae – Tillandsioideae)*. Unpublished D. Phil. Thesis, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Crayn DM, Terry RG, Smith JAC, Winter K. 2000.** Molecular systematic investigations in Pitcairnioideae (Bromeliaceae) as a basis for understanding the evolution of crassulacean acid metabolism (CAM). In: Wilson KL, Morrison DA, eds. *Monocots: systematics and evolution*. Melbourne: CSIRO Publishing.
- Crayn DM, Winter K, Smith JAC. 2004.** Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**: 3703–3708.
- Donato M, Posadas P, Miranda-Esquivel DR, Jaureguizar EO, Cladera G. 2003.** Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini) in the context of the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean Society* **80**: 339–352.
- Doyle JJ, Doyle JL. 1987.** A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin, Botanical Society of America* **19**: 11–15.
- Drummond AJ, Ho SY, Phillips MJ, Rambaut A. 2006.** Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* **4**: e88.
- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A. 2012.** Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* **29**: 1969–1973.
- Evans TM, Jabaily RS, Faria APG, Sousa LDOF, Wendt T, Brown GK. 2015.** Phylogenetic relationships in Bromeliaceae subfamily Bromelioideae based on chloroplast DNA sequence data. *Systematic Botany* **40**: 116–128.
- Fay MF, Olmstead RG, Richardson JE, Santiago E, Prance GT, Chase MW. 1998.** Molecular data support the inclusion of *Duckeodendron cestroides* in Solanaceae. *Kew Bulletin* **53**: 203–212.
- Folguera G, Bastías DA, Caers J, Rojas JM, Piulachs MD, Bellés X, Bozinovic F. 2011.** An experimental test of the role of environmental temperature variability on ectotherm molecular, physiological and life-history traits: implications

- for global warming. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative Physiology* **159**: 242–246.
- Gentry AH. 1982.** Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **69**: 557–593.
- Gernhard T. 2008.** Using birth-death model on tree. *Journal of Theoretical Biology* **253**: 769–778.
- Givnish TJ. 2017.** A new world of plants. *Science* **358**: 1535–1536.
- Givnish TJ, Barfuss MH, Van Ee B, Riina R, Schulte K, Horres R, Gonsiska PA, Jabaily RS, Crayn DM, Smith JA, Winter K, Brown GK, Evans TM, Holst BK, Luther H, Till W, Zizka G, Berry PE, Sytsma KJ. 2011.** Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* **98**: 872–895.
- Givnish TJ, Barfuss MH, Van Ee B, Riina R, Schulte K, Horres R, Gonsiska PA, Jabaily RS, Crayn DM, Smith JA, Winter K, Brown GK, Evans TM, Holst BK, Luther H, Till W, Zizka G, Berry PE, Sytsma KJ. 2014.** Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **71**: 55–78.
- Givnish TJ, Millan KC, Berry PE, Sytsma KJ. 2007.** Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. In: Columbus JT, Friar EA, Porter JM, Prince LM, Simpson MG, eds. *Monocots: comparative biology and evolution: Poales*. Claremont: Rancho Santa Ana Botanic Garden.
- Givnish TJ, Zuluaga A, Spalink D, Soto Gomez M, Lam VKY, Saarela JM, Sass C, Iles WJD, de Sousa DJL, Leebens-Mack J, Chris Pires J, Zomlefer WB, Gandolfo MA, Davis JI, Stevenson DW, dePamphilis C, Specht CD, Graham SW, Barrett CF, Ané C. 2018.** Monocot plastid phylogenomics, timeline, net rates of species diversification, the power of multi-gene analyses, and a functional model for the origin of monocots. *American Journal of Botany* **105**: 1–23.
- Goetze M, Zanella CM, Palma-Silva C, Büttow MV, Bered F. 2017.** Incomplete lineage sorting and hybridization in the evolutionary history of closely related, endemic yellow-flowered *Aechmea* species of subgenus *Ortgiesia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* **104**: 1073–1087.
- Gomes-da-Silva J, Costa AF. 2011.** A taxonomic revision of *Vriesea corcovadensis* group (Bromeliaceae: Tillandsioideae) with description of two new species. *Systematic Botany* **36**: 291–309.
- Gomes-da-Silva J, Souza-Chies TT. 2017.** What actually is *Vriesea*? A total evidence approach in a polyphyletic genus of Tillandsioideae (Bromeliaceae, Poales). *Cladistics* **2017**: 1–19.
- Gomes-da-Silva J, Vargens FAC, Arruda RCO, Costa AF. 2012.** A new evidence of non-monophyly of *Vriesea* (Bromeliaceae: Tillandsioideae) based in a morphological cladistic analysis of the *Vriesea corcovadensis* group, with an anatomical description. *Systematic Botany* **37**: 641–654.
- Gómez LD. 1972.** *Karatoephyllum bromelioides* L.D. Gómez (Bromeliaceae), nov. gen. et sp., del Terciario Medio de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* **20**: 221–229.
- Gouda EJ, Butcher D, Gouda K. Continuously updated.** *Encyclopaedia of bromeliads. Version 3.1 (2012)*. Available at: <http://florapix.nl/bcg/encyclopedia/brome/> (accessed 1 December, 2018)
- Gross M, Ramos MI, Piller WE. 2016.** A minute ostracod (Crustacea: Cytheromatidae) from the Miocene Solimões Formation (western Amazonia, Brazil): evidence for marine incursions? *Journal of Systematic Palaeontology* **14**: 581–602.
- Ho SYW. 2007.** Calibrating molecular estimates of substitution rates and divergence times in birds. *Journal of Avian Biology* **38**: 409–414.
- Hoorn C, Wesselingh FP, Ter Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, Sanmartín I, Sanchez-Meseguer A, Anderson CL, Jaramillo C. 2010.** Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* **330**: 927–931.
- Horres R, Zizka G, Kahl G, Weising K. 2000.** Molecular phylogenetics of Bromeliaceae: evidence from *trnL* (UAA) intron sequences of chloroplast genome. *Plant Biology* **2**: 306–315.
- Hubert N, Renno JF. 2006.** Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography* **33**: 1414–1436.
- Irving EM. 1975.** Structural evolution for the northernmost Andes, Colombia. *United States Geological Survey Professional Paper* **846**: 1–47.
- Iturralde-Vinent MA. 2006.** Meso-Cenozoic Caribbean paleogeography: implications for the historical biogeography of the region. *International Geology Review* **48**: 791–827.
- Jabaily RS, Sytsma KJ. 2010.** Phylogenetics of *Puya* (Bromeliaceae): placement, major lineages, and evolution of Chilean species. *American Journal of Botany* **97**: 337–356.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF, Donoghue MJ. 2009.** *Sistemática vegetal: um enfoque filogenético, 3rd edn*. São Paulo: Artmed Editora.
- Katoh K, Standley DM. 2013.** MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution* **30**: 772–780.
- Kessous IM, Costa AF. 2017.** A new name and new status in *Vriesea* (Bromeliaceae) from Brazil. *Novon* **25**: 434–435.
- Kessous IM, Couto DR, Uribe FP, Costa AF. 2018.** New records of *Vriesea agostiniana* E.Pereira, and *Vriesea saltensis* Leme & L.Kollmann (Bromeliaceae, Tillandsioideae) from southeastern Brazil. *Check List* **14**: 37–41.
- Krapp F, Barros-Pinangé DS, Benko-Iseppon AM, Leme EM, Weising K. 2014.** Phylogeny and evolution of *Dyckia* (Bromeliaceae) inferred from chloroplast and nuclear sequences. *Plant Systematics and Evolution* **300**: 1591–1614.
- Kumar S, Stecher G, Tamura K. 2016.** MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* **33**: 1870–1874.

- Leme EM, Halbritter H, Barfuss MHJ. 2017.** *Waltillia*, a new monotypic genus in Tillandsioideae (Bromeliaceae) arises from a rediscovered, allegedly extinct species from Brazil. *Phytotaxa* **299**: 1–35.
- Lovejoy NR, Bermingham E, Martin AP. 1998.** Marine incursion into South America. *Nature* **396**: 421–422.
- Lundberg JG, Marshall LG, Guerrero J, Horton B, Malabarba MCSL, Wesselingh F. 1998.** The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. In: Malabarba LR, Reis RE, Vari RP, Lucena ZMS, Lucena CAS, eds. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Porto Alegre: Edipucrs.
- Lv YY, He K, Klaus S, Brown RM, Li JT. 2018.** A comprehensive phylogeny of the genus *Kurixalus* (Rhacophoridae, Anura) sheds light on the geographical range evolution of frilled swamp treefrogs. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **121**: 224–232.
- Machado TM. 2017.** *Aplicação de next generation sequence na filogenia da subfamília Tillandsioideae e estudos taxonômicos no complexo Vriesea itatiaiae*. Unpublished D. Phil. Thesis, Universidade Federal de Minas Gerais.
- Maddison WP, Maddison DR. 2017.** *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.2.* <https://www.mesquiteproject.org/>
- Marshall LG, Hoffstetter R, Pascual R. 1983.** Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire* **13**: 1–93.
- Martinelli G, Vieira CM, Gonzalez M, Leitman P, Piratininga A, Costa AF, Forzza, RC. 2008.** Bromeliaceae da Mata Atlântica Brasileira: lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* **59**: 209–258.
- Matzke NJ. 2013.** Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. *Frontiers of Biogeography* **5**: 242–248.
- McCarthy C. 1998.** *Chromas 1.45*. Gold Coast: School of Allied Health Sciences, Griffith University.
- Melo-Santos AM, Cavalcanti DR, Silva JMCD, Tabarelli, M. 2007.** Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography* **34**: 437–446.
- Morrone JJ. 2014.** Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* **3782**: 1–110.
- Moura RL. 2011.** *Revisão taxonômica do grupo Vriesea platynema Gaudich. (Bromeliaceae)*. Unpublished D. Phil. Thesis, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Moura RL, Costa AF. 2014.** Taxonomic notes on *Vriesea* sect. *Xiphion* (Bromeliaceae) with descriptions of three new species. *Systematic Botany* **39**: 791–803.
- Murillo-A JC, Stuessy TF, Ruiz E. 2016.** Explaining disjunct distributions in the flora of southern South America: evolutionary history and biogeography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Journal of Biogeography* **43**: 979–990.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GA, Kent J. 2000.** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853–858.
- Neves B, Uribe FP, Jacques SSA, Zanella CM, Costa AF. 2018.** Species boundaries in the *Vriesea incurvata* (Bromeliaceae) complex after a broad morphometric and taxonomic study. *Systematic Botany* **43**: 870–888.
- Nieto C. 2016.** The *Baetodes* complex (Ephemeroptera: Baetidae), phylogeny, biogeography, and new species of *Mayobaetis*. *Freshwater Science* **35**: 55–64.
- Ochoa LE, Pereira LH, Costa-Silva GJ, Roxo FF, Batista JS, Formiga K, Foresti F, Oliveira C. 2015.** Genetic structure and historical diversification of catfish *Brachyplatystoma platynemum* (Siluriformes: Pimelodidae) in the Amazon basin with implications for its conservation. *Ecology and Evolution* **5**: 2005–2020.
- Ortiz-Jaureguizar E, Cladera GA. 2006.** Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* **66**: 498–532.
- Palma-Silva C, Lexer C, Paggi GM, Barbará T, Bered F, Bodanese-Zanettini MH. 2009.** Range-wide patterns of nuclear and chloroplast DNA diversity in *Vriesea gigantea* (Bromeliaceae), a neotropical forest species. *Heredity* **103**: 503–512.
- Pascual R, Ortiz-Jaureguizar E. 2007.** The Gondwanan and South American episodes: two major and unrelated moments in the history of the South American mammals. *Journal of Mammalian Evolution* **14**: 75–137.
- Pascual R, Ortiz-Jaureguizar E, Prado JL. 1996.** Land-mammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen* **30**: 265–319.
- Pinheiro MH, Monteiro R. 2010.** Contribution to the discussions on the origin of the cerrado biome: Brazilian savanna. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia* **70**: 95–102.
- Posadas P, Ortiz-Jaureguizar E. 2011.** Evolução da região Andina das Américas. In: Carvalho JCB, Almeida EAB, eds. *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos*. São Paulo: Editora Roca.
- Quantum Gis Development Team. 2016.** *QGIS geographic information system V. 2.18. 10*. Open Source Geospatial Foundation Project. Available at: <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team. 2017.** *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available at: <https://www.R-project.org/>
- Rambaut A. 2016.** *FigTree v.1.4.0, a graphical viewer of phylogenetic trees*. Available at: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Rambaut A, Suchard MA, Xie D, Drummond AJ. 2014.** *Tracer v.1. 6*. Available at: <https://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>
- Rando JG, Zuntini AR, Conceição AS, van den Berg C, Pirani JR, de Queiroz LP. 2016.** Phylogeny of *Chamaecrista* sect. *Coriaceae* (Leguminosae) unveils a lineage recently diversified in Brazilian campo rupestre vegetation. *International Journal of Plant Sciences* **177**: 3–17.
- Ree RH, Sanmartín I. 2018.** Conceptual and statistical problems with the DEC+J model of founder-event speciation and its comparison with DEC via model selection. *Journal of Biogeography* **45**: 741–749.

- Ree RH, Smith SA. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology* **57**: 4–14.
- Ribeiro PL, Rapini A, Damascena LS, van den Berg C. 2014. Plant diversification in the Espinhaço range: insights from the biogeography of *Minaria* (Apocynaceae). *Taxon* **63**: 1253–1264.
- 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). *Senckenbergiana Biologica* **85**: 113–125.
- Shaw J, Lickey EB, Schilling EE, Small RL. 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**: 275–288.
- Simon MF, Grether R, de Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE. 2009. Recent assembly of the cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by *in situ* evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**: 20359–20364.
- Smith LB, Downs RJ. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* **14**: 663–1492.
- Smith LB, Till W. 1998. Bromeliaceae. In: Kubitzki R, ed. *Flowering plants: monocotyledons*. Berlin: Springer.
- Smith SA, Donoghue MJ. 2008. Rates of molecular evolution are linked to life history in flowering plants. *Science* **322**: 86–89.
- Souza ÉR, Lewis GP, Forest F, Schnadelbach AS, van den Berg C, de Queiroz LP. 2013. Phylogeny of *Calliandra* (Leguminosae: Mimosoideae) based on nuclear and plastid molecular markers. *Taxon* **62**: 1200–1219.
- Terry RG, Brown GK, Olmstead RG. 1997. Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *American Journal of Botany* **84**: 664–670.
- Thiers B. Continuously updated. *Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. The Bronx: New York Botanical Gardens Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>. (accessed 1 December, 2018).
- Turchetto-Zolet AC, Pinheiro F, Salgueiro F, Palma-Silva C. 2013. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular Ecology* **22**: 1193–1213.
- Uribe FP. 2014. *Revisão taxonômica do complexo Vriesea procera (Mart. ex Schult. & Schult. f.) Wittm. (Bromeliaceae, Tillandsioideae)*. Unpublished Master's dissertation, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- van der Hammen T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* **1**: 3–26.
- Versieux LM, Barbará T, Wanderley Md, Calvente A, Fay MF, 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 LM, Elbl PM, Wanderley MGL, Menezes NL. 2010. *Alcantarea* (Bromeliaceae) leaf anatomical characterization and its systematic implications. *Nordic Journal of Botany* **28**: 385–397.
- Versieux LM, Wanderley MGL. 2015. *Bromélias-gigantes do Brasil*. Natal: Capim Macio & Offset.
- Villagrán C, Hinojosa LF, Llorente-Bousquets J, Morrone JJ. 2005. Esquema biogeográfico de Chile. In: Llorente-Bousquets J, Morrone JJ, eds. *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines: primeras jornadas biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática*. Mexico City: Las Prensas de Ciencias, UNAM.
- Yu Y, Harris AJ, Blair C, He X. 2015. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **87**: 46–49.
- Yu Y, Harris AJ, He X. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **56**: 848–850.
- Zanella CM. 2013. *Padrões históricos e processo de hibridação entre duas espécies simpátricas de bromélias da Mata Atlântica*. D. Phil. Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article at the publisher's web-site:

Table S1. Taxa used for molecular data (taxon, locality source, GenBank accession numbers and specimen vouchers). Classification according to Barfuss *et al.* (2016). Herbaria follow the terminology of Thiers (continuously updated). Abbreviations: – = no data, *s.n.* = *sine numero* (without number).

Table S2. Dispersal constraints of three time slices based on vicariant events used in DIVALIKE, DIVALIKE+J,S-DEC, DEC and DEC+J models. Abbreviations: 0–1: 0–11 Mya; 1–2: 11.0–15.2 Mya; A, Guiana Shield; B, Atlantic Forest; C, Amazonia; D, Andes and southern Chile; E, northern South America, Caribbean and south-eastern USA; F, Central America and southern USA and G, Chacoan dominion.

Figure S1. Maximum clade credibility tree inferred by BEAST [Bayesian Markov chain Monte Carlo (MCMC)] using *PHYC* sequence. Numbers above the branches represent the posterior probability. The tree was ran with 5×10^7 interactions, sampling every 5000 steps, totalling 10 000 trees. Afterwards, the first 10% of the initial trees were discarded (burn-in 10%). The branches with low support show incongruences with the concatenated tree

probably due to the low variability of the separate markers. This marker shows the highest number of congruent clades compared to the concatenated tree, except for the clade *Waltillia* + *Alcantarea*.

Figure S2. MCC tree inferred by BEAST (Bayesian MCMC) using *matK* sequence. Numbers above the branches represent the posterior probability. The tree was ran with 5×10^7 interactions, sampling every 5000 steps, totalling 10 000 trees. Afterwards, the first 10% of the initial trees were discarded (burn-in 10%). The branches with low support show incongruences with the concatenated tree probably due to the low variability of the separate markers. Most of the internal nodes do not have support in their branches, leading to the non-monophyly of the genera of Vrieseinae.

Figure S3. Maximum clade credibility tree inferred by BEAST (Bayesian MCMC) using *rps16-trnK* sequence. Numbers above the branches represent the posterior probability. The tree was ran with 5×10^7 interactions, sampling every 5000 steps, totalling 10 000 trees. Afterwards, the first 10% of the initial trees were discarded (burn-in 10%). The branches with low support show incongruences with the concatenated tree probably due to the low variability of the separate markers. This analysis leads to the monophyly of Vrieseae, against the other hypothesis shown in the concatenated tree.

Figure S4. Geographical distribution maps of the sampled taxa. Colours of the circles refer to the taxa, respectively: green: *Vriesea*; blue: *Stigmatodon* + *V. limae* group; orange: *Alcantarea*; pink: *Waltillia* and red: outgroup.

Figure S5. Chronogram from analyses conducted on RASP (root constraint 15.2 Mya): DEC model. Colours are labelled in the figure. Numbers on horizontal lines indicate Mya.

Historical biogeography of a Brazilian lineage of Tillandsioideae (Subtribe Vrieseinae, Bromeliaceae): The Paranaean Sea hypothesized as the main vicariant event

Biogeography of Vrieseinae

Igor M. Kessous, Beatriz Neves, Dayvid R. Couto, Bruno Paixão-Souza, Leandro C. Pederneiras, Ricardo L. Moura, Michael H.J. Barfuss, Fabiano Salgueiro & Andrea F. Costa*

Table S1. Taxa used for molecular data (taxon, locality source, GenBank accession numbers and specimen vouchers). Classification as Barfuss et al. (2016). Herbaria follow the terminology as Thiers et al. [cont. updt.]. Abbreviations: - = no data, s.n. = sine numero (without number).

Taxon	Locality	<i>rps16-trnK</i>	<i>phyC</i>	<i>matK</i>	Specimen voucher
Tribe Catopsidae					
<i>Catopsis morreniana</i> Mez	-	MN203398	KX753967	AY614025	WU4386, WU4387, WU4388
Tribe					
Glomeropitcairnieae					
<i>Glomeropitcairnia erectiflora</i> Mez	Venezuela: Sucre	MN203399	KX754253	AY614029	WU8343, WU11768
<i>Glomeropitcairnia penduliflora</i> (Griseb.) Mez	Dominica: St. Joseph Parish	MN203400	KX753899	KX754103 (AY614030)	WU12462, WU12463
Tribe Tillandsieae					
<i>Barfussia laxissima</i> (Mez) Manzan. & W. Till	Bolivia: Santa Cruz	-	KX754009	KX754142	WU12462, WU12463



Taxon	Locality	<i>rps16-trnK</i>	<i>phyC</i>	<i>matK</i>	Specimen voucher
<i>Gregbrownia</i>					
<i>hutchisonii</i> (L.B. Sm.) W. Till & Barfuss	Peru: Amazonas	MN203403	KX753893	KX754102	HEID204688
<i>Guzmania monostachia</i> (L.) Rusby ex Mez	Jamaica: Trelawny Parish	MN203404	KX753907	AY614054	WU14765, WU14766
<i>Lemeltonia dodsonii</i> (L.B. Sm.) Barfuss & W. Till	Ecuador	-	KX753975	KX754108	WU12673, WU2674
<i>Pseudalcantarea</i>					
<i>viridiflora</i> (Beer) Pinzón & Barfuss	-	-	KX753896	AY614066	WU7586
<i>Racinaea ropalocarpa</i> (André) M.A. Spencer & L.B. Sm.	Ecuador	MN203409	KX753931	AY614083	WU3462, WU3464
<i>Racinaea spiculosa</i> (Griseb.) M.A. Spencer & L.B. Sm.	Venezuela: Aragua	MN203410	KX753962	AY614082	WU12354, WU12355
<i>Tillandsia appeni</i> (Rauh) J.R. Grant	Peru: Piura	MN203427	KX753939	AY614077	WU15908 (photo)
<i>Tillandsia brachyphylla</i> Baker	Brazil: Rio de Janeiro	-	MN203239	MN203319	RBvb1354
<i>Tillandsia chapeuensis</i> Rauh	Brazil: Bahia	-	MN203240	MN203320	Paixão-Souza 275 (R)
<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	Brazil: Rio de Janeiro	MN203428	KX753919	AY614104	WU15906 (photo)
<i>Tillandsia heteromorpha</i> Mez	Peru: Ancash	MN203429	KX753998	KX754131	WU12757
Tribe Vrieseae:					
Subtribe Vrieseinae					
<i>Alcantarea compacta</i> Leme & O.B.C.Ribeiro	Brazil: Minas Gerais	MN203391	MN203222	MN203298	Leme 8478 (RB)
<i>Alcantarea duarteana</i> (L.B. Sm.) J.R. Grant	Brazil: Minas Gerais	MN203392	KX753933	AY614031	WU6550, WU6567
<i>Alcantarea farneyi</i>	Brazil : Rio	-	KX753988	KX754121	Leme 1910

Taxon	Locality	<i>rps16-trnK</i>	<i>phyC</i>	<i>matK</i>	Specimen voucher
(Martinelli & A.F. Costa) J.R. Grant	de Janeiro				(RB)
<i>Alcantarea geniculata</i> (Wawra) J.R. Grant	Brazil: Rio de Janeiro	-	KX753986	KX754119	Leme 2061 (RB)
<i>Alcantarea glaziouana</i> (Leme) J.R. Grant	Brazil: Rio de Janeiro	-	KX753987	KX754120	Leme 3593 (RB)
<i>Alcantarea imperialis</i> (Carrière) Harms	Brazil: Rio de Janeiro	MN203393	MN203223	MN203299	Kessous <i>et al.</i> 178(R)
<i>Alcantarea recurvifolia</i> Leme	Brazil	MN203394	MN203224	MN203300	Leme 8419 (RB)
<i>Alcantarea regina</i> (Vell.) Harms	Brazil	MN203395	KX753978	KX754111	B100171454
<i>Alcantarea roberto-kautskyi</i> Leme	Brazil: Espírito Santo	MN203396	MN203225	MN203301	Leme 4257 (RB)
<i>Alcantarea vasconcelosiana</i> Leme	Brazil: Minas Gerais	MN203397	MN203226	MN203302	Leme 7650 (HB)
<i>S. rosulatus</i> (Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Minas Gerais	MN203425	MN203237	MN203317	Couto 2412 & Paixão-Souza (R)
<i>Stigmatodon</i> aff. <i>croceanus</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brasil: Rio de Janeiro	MN203411	-	MN203309	Couto 2749 (R)
<i>Stigmatodon</i> aff. <i>fontellanus</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brasil: Est. Espírito Santo	-	MN203228	MN203304	Couto 2843 (R)
<i>Stigmatodon</i> aff. <i>funbris</i> (L.B. Sm.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brasil: Est. Espírito Santo	MN203412	-	MN203308	Couto 2330 (R)
<i>Vriesea</i> aff. <i>limae</i> L.B.Sm.	Brazil: Bahia	MN203432	MN203243	MN203323	Couto 3213 (R)
<i>Stigmatodon amadoi</i>	Brazil:	MN203413	MN203229	MN203305	Couto 2726



Taxon	Locality	<i>rps16-trnK</i>	<i>phyC</i>	<i>matK</i>	Specimen voucher
(Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Espírito Santo				(R)
<i>Vriesea andaraiensis</i> Leme	Brazil: Bahia	MN203436	-	MN203327	Couto et al. 2513 (R)
<i>Stigmatodon apparicianus</i> (E. Pereira & Reitz) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Est. Espírito Santo	-	MN203230	MN203306	Couto 2890 (R)
<i>Stigmatodon belloi</i> (Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Espírito Santo	MN203414	MN203231	MN203307	Couto et al. 3176 (R)
<i>Stigmatodon bifidus</i> (Leme & L. Kollmann) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Espírito Santo	-	MN203231	-	Leme et al. 7368 (RB)
<i>Stigmatodon brassicoides</i> (Baker) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Rio de Janeiro	MN203415	MN203233	MN203310	RBvb1405
<i>Stigmatodon costae</i> (R.B. Silva & Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Rio de Janeiro	MN203416	-	MN203311	Silva 115 (RB)
<i>Stigmatodon croceanus</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Rio de Janeiro	MN203417	KX754067	KX754200	Leme 4316 (HB)
<i>Stigmatodon euclidianus</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Espírito Santo	MN203418	MN203234	MN203311	Couto 2882 (R)
<i>Stigmatodon funebris</i> (L.B. Sm.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Espírito Santo	MN203419	-	MN203313	Couto 3187 & Zorzanelli (R)
<i>Stigmatodon gastianianus</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K.	Brazil: Rio de Janeiro	MN203420	-	MN203314	Couto 2929 & Kessous (R)

Taxon	Locality	<i>rps16-trnK</i>	<i>phyC</i>	<i>matK</i>	Specimen voucher
Br. & Barfuss					
<i>Stigmatodon goniorachis</i> (Baker) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Rio de Janeiro	MN203421	MN203235	MN203315	Couto 3074 (R)
<i>Stigmatodon harrylutheri</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Espírito Santo	MN203422	KX754086	KX754219	Leme 8026 (HB)
<i>Vriesea limae</i> L.B.Sm.	Brazil: Pernambuco	MN203465	MN203273	MN203358	Couto et al. 2692
<i>Stigmatodon multifolius</i> (Leme & G.K. Br.) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Espírito Santo	MN203423	MN203236	MN203316	Couto et al. 2825 (R)
<i>Vriesea oligantha</i> (Baker) Mez	Brazil: Minas Gerais	MN203474	-	MN203366	Couto 3127 (R)
<i>Stigmatodon plurifolius</i> (Leme) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Espírito Santo	MN203424	KX754021	KX754154	Araújo s.n. (HB 72850)
<i>Stigmatodon sanctateresensis</i> (Leme & L. Kollmann) Leme, G.K. Br. & Barfuss	Brazil: Espírito Santo	MN203426	MN203238	MN203318	Couto et al. 2923 (R)
<i>Vriesea zonata</i> Leme & J.A. Siqueira	Brazil: Alagoas	MN203498	MN203297	MN203390	Couto et al. 2702 (R)
<i>Vriesea</i> aff. <i>heterostachys</i> (Baker) L.B.Sm.	Brazil: São Paulo	MN203430	MN203241	MN203321	Kessous 165 & Pinto (R) e Breier 1041 & Singer (UEC)*
<i>Vriesea</i> aff. <i>inflata</i> (Wawra) Wawra	Brazil: São Paulo	MN203431	MN203242	MN203322	Neves 314 & Kessous (R)
<i>Vriesea</i> aff. <i>procera</i> (Mart. ex Schult. & Schult.f.) Wittm.	Brazil: Rio Grande do Sul	MN203433	MN203244	MN203324	Kessous 246 & Neves (R)
<i>Vriesea agostiniana</i>	Brazil: São Paulo	MN203434	MN203245	MN203325	Kessous 154



Taxon	Locality	<i>rps16-trnK</i>	<i>phyC</i>	<i>matK</i>	Specimen voucher
E.Pereira	Paulo				& Pinto (R)
<i>Vriesea amethystina</i> É. Morren	Brazil: Rio de Janeiro	MN203435	-	MN203326	Ribeiro s.n. (R199085)
<i>Vriesea atra</i> Mez	Brazil: Rio de Janeiro	MN203437	MN203246	MN203328	Moura 941 (R)
<i>Vriesea bituminosa</i> Wawra	Brazil: Rio de Janeiro	MN203438	MN203247	MN203329	Kessous et al. 179 (R)
<i>Vriesea taritubensis</i> var. <i>brevisepala</i> B. Neves & A.F. Costa	Brazil: Rio de Janeiro	MN203439	-	MN203330	Neves 40 (R)
<i>Vriesea cacuminis</i> L.B.Sm.	Brazil: Minas Gerais	MN203440	MN203248	MN203331	Couto 2819 (R)
<i>Vriesea capixabae</i> Leme	Brazil: Espírito Santo	MN203441	MN203249	MN203332	Venda 16 (RBvb)
<i>Vriesea carinata</i> var. <i>flavo-miniata</i> Leme	Brazil: Espírito Santo	MN203444	MN203252	MN203335	Neves 304 (R)
<i>Vriesea carinata</i> var. <i>mangaratibensis</i> Leme & A.F.Costa	Brazil: Rio de Janeiro	MN203445	MN203253	MN203336	Leme 656 (RBvb)
<i>Vriesea carinata</i> Wawra	Brazil: São Paulo	MN203443	MN203251	MN203334	Neves 320 (R)
<i>Vriesea carinata</i> x <i>ensifformis</i>	Brazil: São Paulo	MN203442	MN203250	MN203333	Neves 323 (R)
<i>Vriesea correia-araujo</i> E.Pereira & I.A.Penna	Brazil: São Paulo	MN203446	MN203254	MN203337	RB560880
<i>Vriesea aff. crassa</i> Mez	Brazil: Rio de Janeiro	-	MN203255	MN203338	Couto 3065 & Kessous (R)
<i>Vriesea duvaliana</i> E.Morren	Brazil: Bahia	MN203447	MN203256	MN203339	Neves 278 et al. (R)
<i>Vriesea eltoniana</i> E.Pereira & I.A.Penna	Brazil: Rio de Janeiro	MN203448	MN203257	MN203340	Neves 186 (R)
<i>Vriesea ensiformis</i> (Vell.) Beer	Brazil: São Paulo	MN203450	MN203259	MN203342	Kessous 164 & Pinto (R)
<i>Vriesea ensiformis</i> var. <i>bicolor</i> L.B.Sm.	Brazil: São Paulo	MN203449	MN203258	MN203341	Kessous 155 & Pinto (R)

Taxon	Locality	<i>rps16-trnK</i>	<i>phyC</i>	<i>matK</i>	Specimen voucher
<i>Vriesea erythroductylon</i> E.Morren ex Mez	Brazil: Espírito Santo	MN203451	MN203260	MN203343	Neves 296 (R)
<i>Vriesea fenestralis</i> Linden & André	Brazil: Rio de Janeiro	MN203452	MN203261	MN203344	Lima 6485 (RB)
<i>Vriesea flammea</i> L.B.Sm.	Brazil: Paraná	MN203453	MN203262	MN203345	Kessous 238 & Neves (R)
<i>Vriesea flava</i> A.F.Costa, H.Luther & Wand.	Brazil: Paraná	MN203454	MN203263	MN203346	Kessous 245 & Neves (R)
<i>Vriesea fluviatilis</i> Kessous & A.F.Costa	Brazil: Rio de Janeiro	MN203458	MN203266	MN203350	Kessous 103 & Couto (R)
<i>Vriesea fosteriana</i> L.B.Sm.	Brazil: Espírito Santo	MN203455	MN203264	MN203347	Moura 861 (RBvb)
<i>Vriesea gigantea</i> Gaudich.	Brazil: Espírito Santo	MN203456	MN203265	MN203348	Martinelli 15646 (RB)
<i>Vriesea gracilior</i> (L.B.Sm.) Leme	Brazil: Espírito Santo	MN203457	-	MN203348	Kessous et al. 63 (R)
<i>Vriesea gradata</i> (Baker) Mez	Brazil: Rio de Janeiro	MN203459	MN203267	MN203351	Kessous et al. 167 (R)
<i>Vriesea grandiflora</i> Leme	Brazil: Rio de Janeiro	MN203460	-	MN203352	Moura 871 (R)
<i>Vriesea guttata</i> Linden & André	Brazil: Santa Catarina	MN203461	-	MN203353	Martinelli 14921 (RB)
<i>Vriesea heterostachys</i> (Baker) L.B.Sm.	Brazil: Rio de Janeiro	MN203462	MN203268	MN203354	Kessous 120 & Pinto (R)
<i>Vriesea hydrophora</i> Ule	Brazil: Rio de Janeiro	MN203463	MN203269	MN203355	Couto et al. 3072 (R)
<i>Vriesea incurvata</i> Gaudich.	Brazil: Paraná	-	MN203270	MN203356	Neves 139 (R)
<i>Vriesea inflata</i> (Wawra) Wawra	Brazil: São Paulo	MN203464	MN203271	MN203357	Neves 377 (R)
<i>Vriesea interrogatoria</i> L.B.Sm.	Brazil: São Paulo	MN203465	MN203272	MN203358	Kessous 218 & Neves (R)
<i>Vriesea longicaulis</i>	Brazil: Rio	MN203467	MN203274	MN203360	Couto et al.



Taxon	Locality	<i>rps16-trnK</i>	<i>phyC</i>	<i>matK</i>	Specimen voucher
(Baker) Mez	de Janeiro				3071 (R)
<i>Vriesea longistaminea</i> C.C.Paula & Leme	Brazil: Minas Gerais	MN203468	MN203275	MN203361	RBvb975
<i>Vriesea lubbersii</i> (Baker) E.Morren	Brazil: Rio de Janeiro	MN203469	MN203275	MN203362	RBvb469
<i>Vriesea maxoniana</i> (L.B. Sm.) L.B. Sm.	Bolivia: Santa Cruz	MN203470	KX754036	KX754169	Krömer 5597 (HEID)
<i>Vriesea minuta</i> Leme	Brazil: Bahia	MN203471	-	MN203363	Moura 829 (R)
<i>Vriesea modesta</i> Mez	Brazil: Rio de Janeiro	MN203472	MN203277	MN203364	Neves 343
<i>Vriesea neoglutinosa</i> Mez	Brazil: Rio de Janeiro	MN203473	MN203278	MN203365	Baumgratz 35 (RB)
<i>Vriesea pabstii</i> McWill. & L.B.Sm.	Brazil: São Paulo	MN203475	MN203279	MN203367	Kessous 229 & Neves (R)
<i>Vriesea paraibica</i> Wawra	Brazil: Rio de Janeiro	MN203476	MN203280	MN203368	Uribbe 260 (R)
<i>Vriesea platynema</i> var. <i>rosea</i> (Antoine) Mez	Brazil: São Paulo	MN203482	MN203280	MN203375	Neves 107 (R)
<i>Vriesea platynema</i> var. <i>variegata</i> Reitz	Brazil: Paraná	MN203496	-	MN203389	Kowalski 29 (HUPG)
<i>Vriesea procera</i> (Mart. ex Schult. & Schult.f.) Wittm.	Brazil: Pernambuco	-	MN203282	MN203370	Martinelli 15103 (RB)
<i>Vriesea psittacina</i> (Hook.) Lindl.	Brazil: Rio de Janeiro	MN203478	MN203283	MN203371	Barbosa 162 (RB)
<i>Vriesea recurvata</i> Gaudich.	Brazil: Bahia	MN203479	-	MN203371	Kessous et al. 212 (R)
<i>Vriesea</i> <i>repandostachys</i> Leme	Brazil: Espírito Santo	MN203479	-	MN203373	Neves 349 (R)
<i>Vriesea rodigasiana</i> E.Morren	Brazil: São Paulo	MN203481	-	MN203374	Moura 1013 (R)
<i>Vriesea rubyae</i> E.Pereira	Brazil: Rio de Janeiro	MN203483	MN203284	MN203376	Neves 331 (R)
<i>Vriesea sanfranciscana</i> Versieux & Wand.	Brazil: Minas Gerais	MN203484	-	MN203377	RBvb977

Taxon	Locality	<i>rps16-trnK</i>	<i>phyC</i>	<i>matK</i>	Specimen voucher
<i>Vriesea saundersii</i>					
(Carrière) E.Morren ex Mez	Brazil	MN203485	KX753894	AY614036	WU4316
<i>Vriesea sazimae</i> Leme	Brazil: Rio de Janeiro	MN203486	MN203285	MN203378	Moura 1163(R)
<i>Vriesea scalaris</i> É. Morren	Brazil: Paraná	MN203487	MN203286	MN203379	Kessous 239 & Neves (R)
<i>Vriesea scalaris</i> var. <i>viridis</i> Mez	Brazil: Pernambuco	MN203488	MN203287	MN203380	Kessous et al. 189 (R)
<i>Vriesea seideliana</i> W.Weber	Brazil: Espírito Santo	MN203489	MN203288	MN203381	Neves 348 (R)
<i>Vriesea simplex</i> (Vell.) Beer	Brazil: Espírito Santo	MN203490	MN203289	MN203382	Kessous et al. 137 (R)
<i>Vriesea sincorana</i> Mez	Brazil: Bahia	MN203491	MN203290	MN203383	Moura 864 (R)
<i>Vriesea sucrei</i> L.B.Sm. & Read	Brazil: Rio de Janeiro	MN203492	MN203292	MN203384	Neves 188 (R)
<i>Vriesea taritubensis</i> E.Pereira & I.A.Penna	Brazil: Rio de Janeiro	MN203493	MN203293	MN203385	Neves 218 (R)
<i>Vriesea taritubensis</i> var. <i>patens</i> B. Neves & A.F. Costa	Brazil: São Paulo	MN203477	MN203294	MN203369	Neves 191 (R)
<i>Vriesea teresopolitana</i> Leme	Brazil: Rio de Janeiro	MN203494	MN203291	MN203386	Neves 385 (R)
<i>Vriesea tijuicana</i> E.Pereira	Brazil: Rio de Janeiro	-	MN203295	MN203387	Moura 523 (R)
<i>Vriesea unilateralis</i> (Baker) Mez	Brazil: São Paulo	MN203495	MN203295	MN203388	Kessous 230 & Neves (R)
<i>Waltillia hatschbachii</i> (L.B.Sm. & R.W.Read) Leme, Barfuss & Halbritter	Brazil: Minas Gerais	MN203499	KY613674	KY613652	Leme 8488 (RB)
<i>Waltillia hatschbachii</i> (L.B.Sm. & R.W.Read) Leme, Barfuss & Halbritter	Brazil: Minas Gerais	MN203499	KY613675	KY613653	Leme 8475 (RB)



Taxon	Locality	<i>rps16-trnK</i>	<i>phyC</i>	<i>matK</i>	Specimen voucher
<i>Waltillia hatschbachii</i> (L.B.Sm. & R.W.Read) Leme, Barfuss & Halbritter	Brazil: Minas Gerais	MN203501	KY613676	KY613654	Leme 8476 (RB)
Tribe Vrieseae:					
Subtribe					
Cipuropsidinae					
<i>Goudaea ospinae</i> (H. Luther) Barfuss & W. Till	Colombia: Meta	MN203401	KX753929	AY614040	WU8821
<i>Goudaea ospinae</i> (H. Luther) Barfuss & W. Till	Colombia	MN203402	MN203227	MN203302	RB558658
<i>Jagrantia monstrum</i> (Mez) Barfuss & W. Till	Costa Rica	MN203405	KX753969	KX754106	WU11037
<i>Josemania asplundii</i> (L.B. Sm.) W. Till & Barfuss	Ecuador: Napo	MN203406	KX754049	KX754182	WU12822
<i>Lutheria splendens</i> (Brongn.) Barfuss & W. Till	-	MN203407	KX753915	AY614045	WU7411
<i>Mezobromelia capituligera</i> (Griseb.) J.R. Grant	Ecuador: Napo	MN203408	KX754074	KX754207	Gouda & Manzanares 05-11 (L)
<i>Vriesea</i> (' <i>Cipuroopsis</i> ') <i>zamorensis</i> (L.B. Sm.) L.B. Sm.	Ecuador	MN203497	KX753923	AY614043	WU7378
<i>Werauhia gladioliflora</i> (H. Wendl.) J.R. Grant	-	MN203502	KX753983	KX754116	B100605452
<i>Werauhia ringens</i> (Griseb.) J.R. Grant	Dominica: Parish	MN203503	KX753904	AY614047	WU8377
<i>Zizkaea tuerckheimii</i> (Mez) W. Till & Barfuss	Dominican Republic	-	KX753982	KX754115	B100162215

Table S2. Dispersal constraints of three time slices based on vicariant events used in DEC model. Abbreviations: 0–1: 0–11 Mya; 1–2: 11–15.2 Mya; A: Guiana Shield; B: Atlantic Forest; C: Amazonia; D: Andes and southern Chile; E: Northern South America, Caribbean and south-eastern USA; F: Central America and southern USA; G: Chacoan Dominion.

Dispersal probabilities	A	B	C	D	E	F	G
0-1 A	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
0-1 B	1.0	1.0	1.0	0.2	1.0	1.0	0.3
0-1 C	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
0-1 D	1.0	0.2	1.0	1.0	1.0	1.0	0.3
0-1 E	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
0-1 F	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
0-1 G	1.0	0.5	1.0	0.3	1.0	1.0	1.0
1-2 A	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
1-2 B	1.0	1.0	1.0	0.2	1.0	1.0	1.0
1-2 C	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
1-2 D	1.0	0.2	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
1-2 E	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
1-2 F	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
1-2 G	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0

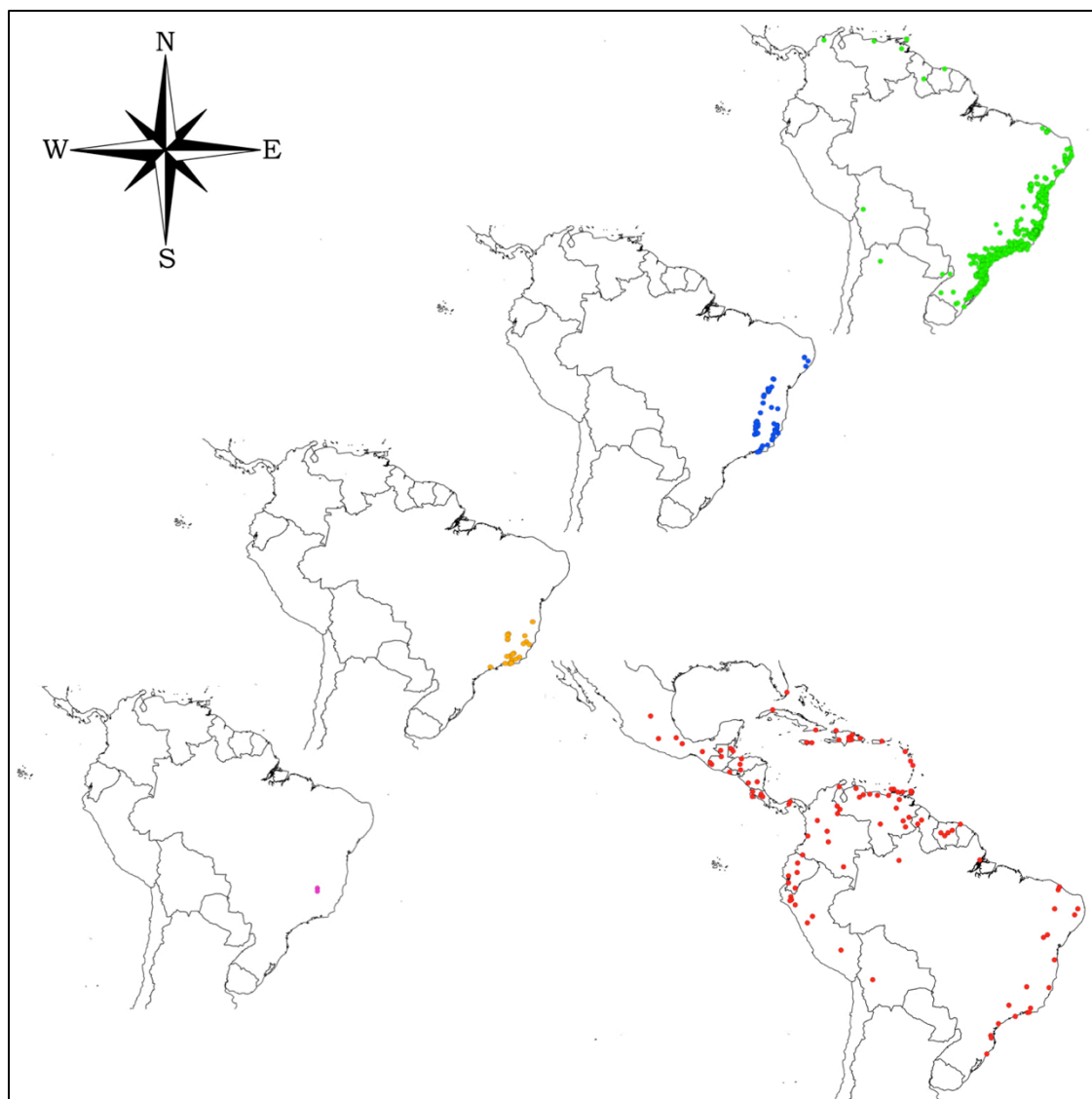


Figure S4. Geographic distribution maps of the sampled taxa. Colours of the circles refer to the taxa, respectively: green: *Vriesea*; blue: *Stigmatodon* + *V. limae* group; orange: *Alcantarea*; pink: *Waltillia*; and red: outgroup.

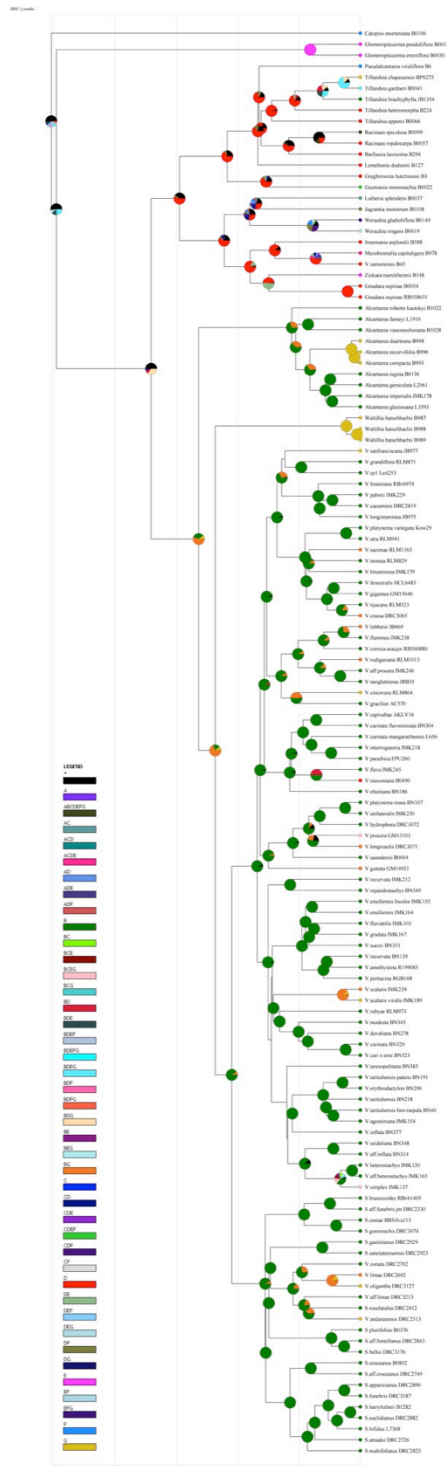


Figure S5. Chronogram from analyses conducted on RASP (root constraint 15.2 Mya): DEC model. Colours are labelled in the figure. Numbers on horizontal lines indicate Mya.



Manuscrito a ser submetido para a *Phytotaxa*:

Taxonomic survey in “incertae sedis” *Vriesea* Lindl.: Redescriptions, New Combinations and Nomenclatural Revision

IGOR M. KESSOUS¹ & ANDREA F. COSTA²

¹*Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, CEP 20949-040, Rio de Janeiro, RJ, Brazil; igor.kessous@gmail.com*

²*Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20949-040, Rio de Janeiro, Brazil; email: afcosta@acd.ufrj.br*



Abstract

After recent revisions of Tillandsioideae, *Vriesea* has been splitted into nine genera since its last monograph in Flora Neotropica. However, despite these efforts, some species remain uncertainly positioned. Thus, we seek to present a review of the 22 species of “incertae sedis” *Vriesea*, in order to assist the new re-circumscription of this genus, as well its nomenclatural stability. We proposed here 17 redescriptions, 13 new combinations, five lectotypifications, a revalidation and an excluded name. In addition, we presented taxonomic notes and plates for all studied taxa.

Key words: Amazon, Andes, *Cipuropsis*, Mesoamerica, *Mezobromelia*, Neotropics, taxonomy, *Tillandsia*, *Werauhia*, West Indies.

Introduction

Bromeliaceae Juss. (1789: 49) is the largest family of flowering plants endemic to the Americas (Givnish 2017). Splitted into eight subfamilies, the bromeliads originated in Guiana Shield (Givnish *et al.* 2011) at about 130 Mya (Givnish *et al.* 2018).

Tillandsioideae Harms (1930: 100) is the most widespread and largest subfamily of the Bromeliaceae, encompassing ca. 1,400 species, occurring from Patagonia to southern United States (Barfuss *et al.* 2016, Gouda *et al.* [cont. updated]) in virtually all of the Neotropical biomes (Smith & Downs 1977). Tillandsioideae differs from the remaining subfamilies by the entire blades (of leaves and bracts), capsular fruits and entangling seeds with flight apparatus, which probably influenced the wide distribution of its taxa



(Smith & Downs 1977, Barfuss *et al.* 2016). Furthermore, there is a great morphological diversity in Tillandsioideae, with several types and combinations of rosettes, inflorescences, corollas and stigmas (Barfuss *et al.* 2016). the latter, one of the most important for generic delimitation in this group (Brown & Gilmartin 1984, Brown & Gilmartin 1989, Barfuss *et al.* 2016).

The generic boundaries in Tillandsioideae are admittedly confusing and complex (Gomes-da-Silva & Costa 2013, Barfuss *et al.* 2016, Machado *et al.* 2019). Historically, the presence of appendages at the base of the petals was used to separate the largest genera of the subfamily, *Tillandsia* L. (1753: 286) (without appendages) and *Vriesea* Lindl. (1843: 11) (with appendages) (Smith & Downs 1974, 1977, Costa *et al.* 2014). Since the Flora Neotropica Monograph (Smith & Downs 1977), both genera were realigned based on an increased sampling of live material allowing the improvement of the knowledge about flower morphology (such as in Grant [1995a] and Spencer & Smith [1993]). Furthermore, molecular phylogenies revealed that this character is unsuitable to delimit genera, once it was proved to be homoplasious occurring for example in some *Tillandsia* species (such as *Tillandsia* subg. *Pseudovriesea* Barfuss & W.Till [2016: 46], and *T.* subg. *Tillandsia*) (Barfuss *et al.* 2016), in addition to new segregated genera in Tillandsieae and Vrieseae. Similarly, Brown & Gilmartin (1984, 1989) described the stigma morphology in Bromeliaceae, a morphological structure commonly neglected in previous taxonomic monographs and descriptions. The authors highlighted the importance of these structures and recognized five types of stigma in Tillandsioideae: conduplicate-spiral, (*Catopsis* Griseb. [1864:10], *Mezobromelia* L.B.Sm. [1935: 151], *Tillandsia* and *Vriesea*); simple-erect (*Catopsis*, *Guzmania* Ruiz & Pav. [1802: 37], *Tillandsia* and *Vriesea*); convolute-blade (*Guzmania* and *Vriesea*); cupulate (*Vriesea*); and coralliform (*Tillandsia*). After the

split of *Vriesea* (see Grant 1995a, Barfuss *et al.* 2016) and *Tillandsia* (see Spencer & Smith 1993, Barfuss *et al.* 2016) into other genera, the stigma types proved important in generic delimitation, although with some overlaps.

Vriesea is recognized mainly by its mesomorphic leaves, flowers usually distichous, sepals free, petals yellow (with or without green apex), greenish, cream, castaneous (sometimes reddish), and rarely white, usually short-connate, appendaged; stigma type convolute-blade II and seeds with short apical coma (Costa *et al.* 2014, Barfuss *et al.* 2016, Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017).

Splitted from *Vriesea*, the genus *Werauhia* J.R. Grant (1995: 28) is partially associated with the previously described *Thecophyllum* André (1889: 107). *Werauhia* differs from *Vriesea* by the mostly secund flowers (few exceptions, as *W. kupperiana* (Suessenguth) J.R. Grant [1995: 32]), with nocturnal anthesis, corolla zygomorph, petals free, seeds with a short apical coma (or apical coma absent), and mainly by the petal appendages dactyloid (with "fingers", ranging from 1 to 5 in number) and stigma of the cupulated type. Also, the genus separates from the species of *Vriesea* sect. *Xiphion* by the stamens bundle faced the upper part of corolla (vs. mostly faced the lower part, rarely radial).

Although described in the early twentieth century, *Cipuroopsis* Ule (1907, '1906': 148) was treated as synonym of *Vriesea* (Smith & Downs 1977) until its resurrection (Barfuss *et al.* 2016). Ule (1906) distinguished this genus from *Tillandsia* by its habit (leaves non-xeromorphic), from *Vriesea* by the connation of the petals (longer in *Cipuroopsis*) and from *Guzmania* by the presence of petal appendages. However, Barfuss *et al.* (2016) pointed other distinctive characters of this group, as the stigma simple-erect. In addition, the presence (of a short) or absence of the apical coma of the seeds was observed. Barfuss *et al.* (2016) also mentioned the "mesomorphic



Andean *Vriesea*” (*V. altomayoensis* H. Luther & K.F. Norton [2009: 205], *V. dubia* (L.B.Sm.) L.B.Sm. [1967: 197], *V. duidae* (L.B.Sm.) Gouda [1987: 72], *V. elata* (Baker) L.B.Sm. [1955: 288], *V. rubra* (Ruiz & Pav.) Beer [1856: 98], and *V. zamorensis* (L.B.Sm.) L.B.Sm. [1970: 174]) which may be included in this group because they share several morphological features, including $\frac{1}{4}$ -length of petals connate, petal appendages linear, and anthers connate, surrounding the stigma. Furthermore, the short petal appendages in *Cipuroopsis* were observed. Besides, *V. elata*, *V. zamorensis* and *V. dubia* are nested in the *Cipuroopsis*-*Mezobromelia* clade (Barfuss *et al.* 2016, Machado *et al.* 2019). *Mezobromelia* has overlapping characteristics with *Cipuroopsis*, differing mainly by the inflorescence morphology, composed by dense fascicles. It also has generally spirally arranged flowers with petals white or yellow, connate by $\frac{1}{2}$ or $\frac{1}{3}$ of the total length and stigma simple-erect.

In this context, several species of *Vriesea* were described throughout Central America, West Indies and northern/western South America, out of the main center of diversity of the genus, the Atlantic Forest and the Cerrado phytogeographic domains (Costa *et al.* 2014). Some of them were included in molecular based phylogenies and were recuperated in the genus (*e.g.* *V. maxoniana* (L.B.Sm.) L.B.Sm. [Barfuss *et al.* 2016], *V. speckmaieri* W.Till, *V. oxapampae* Rauh and *V. macrostachya* Mez [Machado *et al.* 2019]). However, about 10% of the *Vriesea* species compose the “incertae sedis” group (according Barfuss *et al.* 2016) owing to lack of sampling in molecular phylogenies or lack of access to the morphological characteristics necessary for generic delimitation. Despite previous efforts and advances in boundaries establishment in *Vriesea*, taxonomic issues remain to be elucidated to better delimiting the genus.

In order to assist in the re-circumscription of *Vriesea* and allied genera, as well as its nomenclatural stability, we aim to propose new combinations, perform nomenclatural revisions, and provide morphological descriptions of the species studied.

Material & Methods

The bibliographic survey of accepted names in *Vriesea*, was based in Gouda *et al.* (cont. updated) and IPNI. We consulted the main monographs of Bromeliaceae and Tillandsioideae (*e.g.* Beer 1857, Mez 1896, 1894, 1934–5; Smith & Downs 1977) besides all the original publications and protologues of all the binomials. In addition, we consulted specimens from the following herbaria: B, BM, COL, F, G, GB, GH, GOET, HEID, INPA, K, LE, MA, MG, MO, NY, P, R, RB, S, SEL, SP, SPF, US, VEN, WU (acronyms according to Thiers, cont. updated). The Shenzhen Code (Turland *et al.* 2018) was consulted to the nomenclatural revision.

Descriptions were based on herbarium specimens and followed the terminology of the Bromeliaceae family (Smith & Downs 1977, Scharf & Gouda 2008) modified with Stearn (1973) and Radford (1986). In addition, the descriptions were supplemented, when needed, with the protologues and also in Smith & Downs (1977) and Gouda (1987). The measurements of the structures were made in the widest parts (*e.g.* elliptic shape, measured in the middle, etc). Furthermore, we rehydrated dried flowers to measure and describe the characters.

In addition to taxonomic characteristics, we considered the geographical distribution and phylogenetic placement (when available) (Barfuss *et al.* 2016, Kessous *et al.* 2019) of each taxon to propose new combinations. Images of the species were



based in the respective protologues, specimens and specific literature. Here we considered as main the distinguishing and delimiting characters the stigma type, shape of the petal appendages and the presence of apical coma of the seeds, the latter easier to access in dried specimens.

Taxa of the group *Vriesea s.s.* were not treated here. Recently published species (Grant 1992, Luther & Norton 2009, Luther & Norton 2010, Luther & Norton 2011) were not redescribed, but discussed based in their protologues and analyses of herbarium material.

Taxonomy

1. *Cipuroopsis* Ule (1907: 148).

This genus occurs from the Northwestern South America to the Lesser Antilles.

Encompasses nine species including the following new combinations.

1.1 *Cipuroopsis altomayoensis* (H.Luther & K.Norton) Kessous & A.F.Costa, *comb. nov.* (Fig. 1)

Basionym:—*Vriesea altomayoensis* H.Luther & K.Norton (2009: 204). **Type:**—PERU. Amazonas: Alto Mayo region, 1,600 m elev., grown from field collected seed, in cult. 21 Apr 2009, *Kent s.n.* (holotype SEL098732!).

Description:—see Luther & Norton (2009).

Distribution:—This species occurs in the Peruvian Amazon, ca. 1,600 m of elevation.

Taxonomic and nomenclatural notes:—Luther & Norton (2009) recognized problems in the generic delimitation of *Vriesea* and related genera, placing this taxon

in *Vriesea* sect. *Xiphion* and comparing it with *Tillandsia* subg. *Allardtia* (A. Dietr.) Baker. Furthermore, the authors compared this species with *V. rubra* and *V. dubia*, the latter closely related differing by the larger size, broader leaves, densely branched inflorescence, shorter floral bracts (14–19 vs. 28–30 mm long), greenish-yellow (vs. red with white margins) and shorter petals (14–17 vs. 27 mm long). Although the lack of description of some diagnostic characters (such as the shape of the petal appendage, gynoecium and androecium), Barfuss *et al.* (2016) recognized *V. altomayoensis* as related to *Cipuropsis*. Here, we propose the combination in this genus mainly by the combination of the following features: leaves mesomorphic, compound inflorescence, petals white (rarely in *Vriesea*), stamens and pistil included in the corolla. Besides, this species occurs in the same region of other *Cipuropsis* species (Northwestern of South America).

Etymology:—The specific epithet “*altomayoensis*” refers to the type location, Alto Mayo region, Peru.

Representative Specimens Examined:—Only known by the type specimen.

1.2 *Cipuropsis dubia* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa, *comb. nov.* (Fig. 2)

Basionym:—*Tillandsia dubia* L.B.Sm. (1955: 284). **Type:**—COLOMBIA. Narino: along trail north of Puerto Leguizamo, 22 Nov 1948, *Jaramillo-Mejia 571* (holotype COL! photo US!).

≡ *Vriesea dubia* (L.B.Sm.) L.B.Sm. (1967: 197).



=*Vriesea alborubrobracteata* Rauh (1976: 19). **Type:**—PERU: “Peruvia septentrionalis epiphytica in sylvis pluviosis prope Nazareth (Dptm. Amazonas), 800 m.s.m.” *B.G.H. 17453* (holotype HEID!).

Description:—**Plant** epiphytic, flowering 35–40 cm high. **Leaves** 8–10 in number, forming an infundibuliform rosette; *sheaths* ovate, 3–5 × 3–4 cm, green, lepidote on both faces, denser on the adaxial face; *blades* narrowly-linear, 17–32 × 1–1.7 cm, green, apex acute-acuminate, sometimes red striate at the base, inconspicuously lepidote to glabrous on both faces. **Inflorescence** generally compound with two branches, rarely simple (racemose), once branched (when compound), 13–20-flowered, 25–30 cm long at anthesis, congested, erect; *primary bracts* oblong, 25–35 × 7–10 mm, red, sometimes with white apex, sparsely to inconspicuously lepidote on both faces; *branches* 2(–5) (including the terminal one), 9–12 cm, forming an internal angle of ca. 45°, bearing 7–20 flowers, strongly complanate; *peduncle erect*, 20–30 cm and 3.4–3.7 mm in diameter, glabrous, peduncle bracts erect, imbricate, narrowly-oblong, 30–35 × 5–7 mm, red with white apex, inconspicuously lepidote on both faces; *rachis* straight, (5–)15–20 mm long and 2.4 mm in diameter, glabrous; *secondary rachis* (or rachis in simple inflorescence) geniculate, 4–9 cm long and 1.5 mm in diameter, bearing 2–4 sterile bracts at the apex. **Floral bracts** oblong-elliptic, obtuse, 22–25 × 7 mm, carinate, red with white apex, equaling or slightly shorter than the sepals, inconspicuously lepidote. **Flowers** ca. 3.3 cm long, 2–4 mm apart, distichous, suberect; *pedicel* ca. 2 mm; *sepals* spatulate to linear, 20–22 × 3–3.2 mm, free, white, ecarinate, entire, symmetric, inconspicuously lepidote on both faces; *petals* white; *petal appendages* (according Lyman Smith skecht) ca. 7.5 mm long, adnate at the base of the petals by 6.5 mm, entire, with free part acute; *stamens* included with anthers ca.

4 mm long, erect; *ovary* ovoid ca. 5–6 mm long. **Fruits** narrowly fusiform, suberect, 20–25 mm; *seeds* ca. 15 mm, without apical coma, basal coma ca. 10 mm.

Distribution:—This species occurs in West Amazon, in Peru, Ecuador and Colombia, between 150–800 m of elevation.

Taxonomic and nomenclatural notes:—Smith (1955) positioned this taxon in *Tillandsia* (without the description of the flowers), however pointed the uncertainty of the placement between this genus and *Vriesea*. Posteriorly, Smith (1967) described the flower of this taxon and checked the presence of appendages on the base of the petals (material *in vitro* of the Prof. Stefan Vogel). In this way, he recombined this taxon in *Vriesea*. Until Smith & Downs (1977), in *Flora Neotropica*, this species was described only with a simple inflorescence and endemic from Colombia. However, Smith (1977) emended the description with a new record of a compound inflorescence specimen from Peru.

Here we observed most of the specimens with compound inflorescence, even from Colombia, type region. Barfuss *et al.* (2016) cited the probably placement of this taxon in *Cipuroopsis*. In addition to the characters mentioned by Barfuss *et al.* (2016) (see introduction), we observed some morphological convergences with *Cipuroopsis*, as the inflorescence strongly complanate, color of the floral bracts (red with white apex, common in *Cipuroopsis*), petals white (common in *Cipuroopsis*, rare in *Vriesea*) besides the absence of the apical coma of the seeds (*vs.* conspicuous apical coma in *Vriesea*). Moreover, this taxon occurs in the same region of the *Cipuroopsis* species. The main distinguishing character between *Vriesea* and *Cipuroopsis* is the shape of the stigma (see introduction), which we did not observed in specimens analysed or in the literature. However, despite the overlapping of the generic limits, we opted for the



combination of this species in *Cipuroopsis*, mainly by its greater morphological affinities and geographical convergence (Northwestern of South America).

Etymology:—The specific epithet “*dubia*” refers to the uncertainty of the author about the placement between *Tillandsia* and *Vriesea*.

Representative Specimens Examined:—Unknown locality: Apr 1994, *Leme 2533* (RB). ECUADOR. Morona-Santiago: Km 49 on new road from Mendez to Morona, elev. ca. 720m. Wet forest. 15 Oct 1989, *Luther et al. 2733* (US); Napo: Yasuni Forest Reserve; trail W of Pontificia Universidad Católica del Ecuador Scientific Station. 0°40.626’S, 76°22.973’W., 26 Jun 1995, *Acevedo-Rodriguez & Cedeño 7539* (US); Coca, Coca-Yuca Road, ca. 15 km SE of Coca, 250m, 24 Jan 1982, *Harling et al. 19872* (GB); Rio Sumino, tributary of the Rio Napo, ca 5km north east of Santa Rosa, 2 May 1972, *Lugo 2105* (GB); Road Coca (Puerto Francisco de Orellana) – oil well of the Auca district, ca 38 km south of Coca, 10 Jan 1973, *Lugo 2574* (GB). COLOMBIA. Epiphyt im Regenwald (trop.) bei Florenzia, Intendencia del Caquetá, Colombia., 16 Apr. 1956, *Vogel 3* (US); Caqueta: San Vicente del Caguán: Carretera en construcción San Vicente-Neiva, tramo entre la Campana (casa del paisa) al Río Pato, Vereda Las Perlas, 300–625 m.s.m., bmh-T, Cordillera Oriental, estribaciones orientales, 27 Jul 1990, *Betancur et al. 1890* (US); Caqueta: San Vicente del Caguán: Trazado de la via Neiva-San Vicente, entre los sitios La Campana (Finca Paujil) a Puerto Majiña, Cordillera Oriental, vertiente oriental, 530–640 m.s.n.m., 28 Nov 1990, *Betancur et al. 1890* (US). PERU. Amazonas: Quebrada Cunup; monte, cerca ala cacra. Alt. 800–850 ft., 12 Jul 1974, *Kayap 1277* (US, MO); Amazonas, Rio Cenepa, ridge above Quebrada chikisinuk throat, a tributary of Huampami, entering from S about 5 km from confluence with Cenepa. Alt. 800–900 ft., 21 Dec 1972, *Berlin 664* (US, MO); Cuzco, Prov. de la Convencion, Distr. Echarati Cashiriari-3 well site, 5.0

Km South of Camisea river, 11°52'57.1" S, 72°39'6.1" W, 700m, 2 Sep 1998, *Nuñez et al.* 23963 (US); Quebrada de shigki shinuki Cenepa. Monte. Alt. 600, 23 May 1973, Kayap 804 (US); Huanuco, Agua Blanca (Carretera Monzón). Elev. 890 m., 25 Feb 1966, *Schuncke* 1131 (US).

1.3 *Cipuropsis elata* (Baker) Kessous & A.F.Costa, *comb. nov.* (Fig. 3)

Basionym:—*Tillandsia elata* Baker (1888: 46). **Type:**—COLOMBIA. Magdalena: Valle Dupar, Santa Marta, *Purdie s.n.* (lectotype K322035! [**hic designatus**], isolectotype K322036! [**hic designatus**], photo US!).

≡ *Vriesea elata* (Baker) L.B.Sm. (1955: 288).

= *Tillandsia exaltata* Mez (1896: 766). **Type:**—COLOMBIA. Antioquia, Amalfi, 1600–2000 m.s.m., 23 Sep 1884, *Lehmann XXV* (holotype G!, isotypes US!, BM!, B!, LE!).

= *Tillandsia excelsa* Mez (1896: 766). *pro. syn., nom. nud. et illeg.*

Description:—**Plant** terrestrial in moist sandstone banks or epiphytic, flowering 1–2 m high. **Leaves** ca. 20 in number, forming an infundibuliform rosette; *sheaths* oblong-elliptic, 15–32 × 6–15 cm, apex acute green, densely lepidote on both faces; *blades* linear-oblong, 30–85 × 3.5–7 cm, green, densely lepidote on the adaxial face, sparsely on the abaxial. **Inflorescence** compound, generally twice-branched, with some nodes spirally arranged, rarely once branched, multi-flowered, usually >200, 80–190 cm long at anthesis, congested, erect; *primary bracts* oblong, 50–85 × 15–20 mm, reddish, sparsely lepidote to inconspicuously lepidote on the adaxial face, glabrous, shining on the abaxial face; *primary bracts of the secondary branches* oblong, 30–40 × 10 mm,



reddish, sparsely lepidote to inconspicuously lepidote on the adaxial face, glabrous, shining on the abaxial face; *branches* 20–25 (including the terminal one), 3–8 spikes per branch, 12–28 cm, forming an internal angle of (30°–) 45° (–90°), bearing 30–50 flowers, complanate; *peduncle erect*, ca. 85 cm long and 7–10 mm in diameter, glabrous; *peduncle bracts* erect, generally imbricate, oblong-elliptic, 8–12 × 2–4 cm, dark red, sparsely lepidote on both faces; *rachis* straight, 50–80 cm long and 2.5–7.5 mm in diameter, glabrous; *secondary rachis* straight, slightly sinuous, (5–) 10–17 cm long and 1.5–3 mm in diameter; *tertiary rachis* geniculate, 10–40 mm long and 1.5–2 mm in diameter. **Floral bracts** oblong, acute-apiculate, 20–25 × 10 mm, carinate on the apex, red or red with white apex, longer than the sepals, lepidote on the adaxial face and glabrous, shining on the abaxial face. **Flowers** 28–30 mm, 3–5 mm apart, distichous, suberect, pedicel ca. 1 mm, corolla tubular; *sepals* narrowly-ovate, 14–23 × 5 mm, free, ecarinate, entire, symmetric, lepidote on the adaxial face, glabrous, shining on the abaxial face; *petals* ca. 25 × 3 mm, white; *petal appendages* ca. 8 × 1 mm, adnate at the base of the petals by 6.5 mm, entire, with free part rounded; *stamens* included; *filaments* ca. 15 mm; *anthers* dorsifixed, ca. 4 × 0.8 mm, erect; *ovary* conical, 5–6 × 2 mm; *style* 14–25 mm; *stigma* simple-erect, bellow the stamens. **Fruits** fusiform, suberect, 20–25 mm; *seeds* ca. 15 mm, apical coma ca. 0.3 mm and basal coma 9–12 mm.

Distribution:—This species occurs as epiphyte in Colombia forests, ca. 1,200–2,100 m of elevation.

Taxonomic and nomenclatural notes:—The combination of the following characters: stigma simple-erect (*vs.* convolute-bladed in *Vriesea*), petals white (*vs.* rare in *Vriesea*) and the short apical coma of the seeds (*vs.* conspicuous apical coma), led us to propose this combination in *Cipuroopsis*, as suggested by Barfuss *et al.* (2016). (Fig. S1). In

addition, the geographical distribution (Northern South America) of this taxon is similar with the *Cipuroopsis* species.

Baker (1888) did not cite the herbarium of the type specimen. In the herbarium K the specimens are designated as lectotype and isolectotype (by Walter Till, March, 7th, 1983). However, the lectotypification was not validly published (according Turland *et al.* 2018, Art. 7.10). This way, we elected here these specimens as lectotype and isolectotype (according the Shenzhen code, Turland *et al.* 2018, Art. 9.3, see Art.7, Note 2, Ex. 13).

Moreover, we noticed nomenclatural problems associated with the synonyms of this taxon. Mez (1896) cited *Tillandsia excelsa* Mez (citing Wittmack [1890] as the protologue) as a synonym of *Tillandsia exaltata* Mez. However, Wittmack (1890) did not mention the name *T. excelsa*. Thus, we considered here this name as a *nomen nudum* (such as the Art. 38 of the Shenzhen code, Turland *et al.* 2018). In addition, the name *Tillandsia excelsa* Mez is a later homonym to *Tillandsia excelsa* Griseb. (Fl. Brit. W. I. 597, 1864). This way, we also considered the first as illegitimate name (according the Art. 53 of the Shenzhen code, Turland *et al.* 2018).

Etymology:—The specific epithet “*elata*” refers to the large size of the plants.

Representative Specimens Examined:—COLOMBIA. Unknown locality, *Peter Bak s.n.*, fl. in. cult., Apr 1985, *Leme 743* (RB670676); Magdalena: Sierra Nevada de Santa Marta, 2 Oct 1972, *Kirkbride Jr. 2345* (US); Antioquia, San Lu s, Piedra de Castrill n, 3–4 hours on foot S of town. 1500–1700m. 6 01’N, 75 01’W, 8 May 1989, *Daly & Betancur 5884* (US, NY); Caquet : Cordillera Oriental, vertiente Oriental, Quebrada del R o Hacha, bosque abierto en Caj n de Pulido, 1700m, 26 Mar 1940, *Cuatrecasas 8783* (COL); Santander: Floridablanca, Sitio El Morti o, carretera Bucaramanga-



Cúcuta, kilómetro 21. 7°7'46"N, 73°3'0"W, 1700–2060 m, 21 Jun 2004, *Betancur et al.* 10785 (COL).

1.4 *Cipuropsis hodgei* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa, *comb. nov.* (Fig. 4)

Basionym:—*Vriesea hodgei* L.B.Sm. (1948: 14). **Type:**—COLOMBIA. Antioquia: epiphytic, summer-flowering evergreen woods, near Porcesito, Valley of Rio Medellin, ca. 1,100 m alt, 19 May 1946, *Hodge 6867* (holotype GH!, isotype US!).

Description:—**Plant** epiphytic, flowering ca. 1.5 m high. **Leaves** forming a rosette; *sheaths* oblong-elliptic, 14–20 × 7–10 cm, densely brown lepidote on both faces; *blades* linear, narrower toward the apex, apex acuminate, 40–76 × 4–6 cm, sparsely lepidote on the adaxial face, densely lepidote in the abaxial face. **Inflorescence** compound, once-branched, 100–120 flowered, ca. 145 cm long at anthesis, congested, erect; *primary bracts* elliptic to oblong, 34–70 × 15–27 mm, sparsely lepidote on the adaxial face, glabrous on the abaxial; *branches* ca. 20 (including the terminal one), 11–24 cm, forming an internal angle of 70–80°, bearing 6–14 flowers; *peduncle* erect, ca. 60 cm long and 5.8 mm in diameter, glabrous; *peduncle bracts* erect, imbricate, apex obtuse, acuminate, 8–10 cm long, salmon and yellow, sparsely lepidote on both faces; *rachis* straight, ca. 65 cm long and 2.8–3.8 mm in diameter, glabrous; *secondary rachis* straight, 7–16 cm long and 2.2 mm in diameter, bearing 1–3 sterile bracts. **Floral bracts** oblong, apex obtuse, 28–33 × 11–13 mm, slightly carinate, salmon and yellow, longer than the sepals, sparsely lepidote on the adaxial face, glabrous on the abaxial face. **Flowers** ca. 11 mm apart, distichous, suberect to erect, pedicel ca. 1 cm; *sepals* narrowly-elliptic, ca. 25 × 3.7 mm, connate by ca. 3 mm, carinate, entire, symmetric, sparsely lepidote; *petals* ca. 30 mm long, white; *petal appendages* ca. 12 mm long;

stamens included; *ovary* cylindrical, ca. 6 mm long and 1.3 mm in diameter. **Fruits** suberect, ca. 25 mm; *seeds* without apical coma.

Distribution:—This species occurs as epiphyte in the region of Antioquia, Colombia, ca. 1,100 of elevation.

Taxonomic and nomenclatural notes:—This species has a lack of collections since its description, thus, we gathered few morphological features about it. However, the combination of the following characters: flowers with stamens included, connate sepals (*vs.* free in *Vriesea*), petals white (*vs.* rare in *Vriesea*) and the absence of the apical coma of the seeds, led us to propose here the combination in *Cipuroopsis*. Furthermore, *C. hodgei* occurs within the main distribution of the genus, in Northwestern South America.

Etymology:—The specific epithet “*hodgei*” refers to the collector of the type, Walter H. Hodge (1912–2013).

Representative Specimens Examined:—Only known by the type specimen.

1.5 *Cipuroopsis rubra* (Ruiz & Pav.) Kessous & A.F.Costa, *comb. nov.* (Fig. 5)

Basionym:—*Tillandsia rubra* Ruiz & Pav. (1802: 40). **Type:**—PERU. Junin: Tarma, Ruiz & Pavon *s.n.* (holotype MA!, photo F).

≡ *Vriesea rubra* (Ruiz & Pav.) Beer, Bromel. 98. 1857. Fig. 347.

≡ *Phytarrhiza rubra* É.Morren ex Baker (1889: 206). *pro. syn., nom. nud.*



=*Vriesea albiflora* Ule (1907: 141). **Type:**—BRAZIL. Acre: Rio Juruá-Mirim, Jun 1901, *Ule 5615* (lectotype MG! [**hic designatus**], isoelectotypes G!, B!, F[fragments and photo])! [**hic designatus**]).

=*Tillandsia rhododactyla* Mez (1919: 76). **Type:**—GUYANA. Barima River, Northwest District, Mar 1896, *Jenman 7071* (lectotype B! [**hic designatus**], isoelectotype K! [**hic designatus**]).

Description:—**Plant** epiphytic, flowering (55–)60–80(–120) cm high. **Leaves** 10–20 in number, forming an infundibuliform rosette; *sheaths* elliptic to narrowly-elliptic, 12–18 × 5–9 cm, densely lepidote on both faces; *blades* linear-oblong, 25–60 × 4–6 cm, apex obtuse, green, lepidote on both faces, slightly denser on the abaxial face.

Inflorescence compound, once-branched, 50–150-flowered, 50–110 cm at anthesis, congested, erect; *primary bracts* ovate to narrowly-triangular, 25–40 × 10–20 mm, red-salmon, glabrous on the abaxial face and sparsely lepidote escamous on the adaxial face; *branches* 5–10 in number (including the terminal one), 10–30 cm, forming an internal angle of 30–45°, bearing 7–25 flowers, strongly complanate; *peduncle erect*, 35–70 cm long and 4–7.5 mm in diameter, red-greenish, glabrous; *peduncle bracts* erect, imbricate, triangular to ovate, 35–50 × 15–30 mm, green in the apex and reddish toward the base, lepidote on the adaxial face; *rachis* straight, 7–20 cm and 2.5–3.5 mm in diameter, glabrous; *secondary rachis* slightly geniculate, 8–25 cm long and 2.5–3 mm in diameter bearing 2 sterile bracts. **Floral bracts** narrowly-elliptic, acute, 20–26 × 10–14 mm, carinate at the apex, salmon-orange (or red) with yellow apex and margins, equaling or slightly longer than the sepals, glabrous, lustrous. **Flowers** 25–27 mm long, 0.5–0.8 cm apart, distichous, suberect, pedicel ca. 2.5 mm, corolla tubular; *sepals* oblong-elliptic, obtuse, 16–20 × 5–6 mm, free, pale yellow, ecarinate, entire, subsymmetric, glabrous, shining on the abaxial face and sparsely lepidote on the

adaxial face; *petals* linear, narrowly-elliptic, ca. 22×4.5 mm, white-yellowish, connate for ca. 2.8 mm; *petal appendages*, ca. 6×1 mm, adnate at the base of the petals by ca. 4.2 mm, entire, with the free portion obtuse; *stamens* included, radially positioned, connate, surrounding the pistil; *filaments* ca. 7.4 mm long, adnate to the base of the petals by 6.5–7 mm; *anthers* dorsifixed ca. 5×0.4 mm, erects; *ovary* cylindrical, ca. 3.4×1.2 mm; *style* ca. 8.8 mm; *stigma* simple erect, shorter than the anthers. **Fruits** fusiform, suberect to erect, 2–2.5 cm; *seeds* 13–16 mm, apical coma ca. 0.2 mm, basal coma 7.1–9 mm.

Distribution:—This species is the most widespread within *Cipuropsis*, occurring from Peru to Trinidad Tobago, from the level of the sea until ca. 3,000 m of elevation (in the type locality).

Taxonomic and nomenclatural notes:—We propose the combination of this taxon in *Cipuropsis*, mainly by the stigma simple-erect, (Gouda 1987) (*vs.* convolute-bladed in *Vriesea*), petals white (rare in *Vriesea*), stamens connate, surrounding the pistil (*vs.* free and often on the lower or the upper part of the corolla), besides the geographical distribution on the northwestern/north of South America (*vs.* primarily in the Brazilian Shield).

Ule (1907) did not mention the herbarium of the type of *Vriesea albiflora*. Thus we elected here the lectotype in the herbarium MG and its isolectotypes in the herbaria G, B and F (according the Shenzhen code, Turland *et al.* 2018, Art. 9.3, see Art.7, Note 2, Ex. 13). On the protologue of *Tillandsia rhododactyla*, Mez (1919) did not designate the herbarium where the type was preserved (*Jenman 7071*), although Smith & Downs (1977) cited it at BRG herbarium. However, this specimen was only found in the B and K herbaria. Thus we elected here the lectotype in the herbarium K and the isolectotype



in the herbarium B (according the Shenzhen code, Turland *et al.* 2018, Art. 9.3, see Art.7, Note 2, Ex. 13). On the other hand, *Phytarrhiza rubra* É.Morren ex Baker was just cited (not published) in Baker (1889) as a synonym of *T. rubra*.

Cipuroopsis rubra is the most widespread species of *Cipuroopsis* (in geographical and altitudinal range), in this way, further taxonomic studies focused on morphology are needed to delimit its morphological boundaries.

Etymology:—The specific epithet “*rubra*” refers the color of the inflorescence, mainly red.

Representative Specimens Examined:—PERU. San Martín: Mariscal Caceres, 7 Oct 1971, *Schunke 5037* (US); ibidem, 3 Oct 1970, *Schunke 4473* (US); Lorettó: along Rio Hualaga in vicinity of Lagunas, 8 Jul 1972, *Croat 17869* (US); COLOMBIA. Meta: Sierra de la Macarena, Caño Yerly, *Phillipson et al. 1551* (COL, US). TRINIDAD AND TOBAGO: Charuma Forest, Tabaquite Trinidad, 2 Aug 1955, *Aitken 99B* (US); Platanal, 1942, *Pittendrigh 1110* (US); VENEZUELA. Bolívar: Puerta Lema to Sierra de Lema, Aug 1961, *Steyermark 89667* (US); Rio Paramichi, 4° 2–12' N, 63° 1–5' W, Jan 1962, *Steyermark 90771* (US); ECUADOR. 6 Oct 1964, *L. Moore BM-70* (US); GUYANA. U. Takutu-U. Essequibo: Dadanawa, near, upper Rupununi R., 24–29 Jul 1922, *Cruz 1709* (US).

1.6 *Cipuroopsis zamorensis* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa, *comb. nov.* (Fig. 6)

Basionym:—*Tillandsia zamorensis* L.B.Sm. (1953: 213). **Type:**—ECUADOR. Zamora: Gualaquiza route to the rio Zamora, 25 Dec 1948, *Scolnik 1500* (holotype NY!, isotype US[flower!]).

≡ *Vriesea zamorensis* (L.B.Sm.) L.B.Sm. (1970: 174).

Description:—**Plant** epiphytic, flowering 40–45 cm high. **Leaves** 10–12 in number, forming an infundibuliform rosette; *sheaths* oblong-elliptic, 7–9 × 4.5–5.5 cm, densely lepidote on both faces; *blades* linear, 20–40 × 30–35 cm, acuminate, green, sparsely lepidote on both faces. **Inflorescence** compound, once-branched, ca. 100-flowered, 30–35 cm long at anthesis, congested, erect; *primary bracts* triangular, 30–36 × 12–15 mm, reddish, sparsely to inconspicuously lepidote on the adaxial face, glabrous on the abaxial face; *branches* 8–12, 8–10 cm long, forming an internal angle of 20–45°, bearing 10–15 flowers, strongly complanate; *peduncle erect* 13–22 cm long and 3.5–4.5 mm in diameter, reddish, glabrous; *peduncle bracts* erect, imbricate (or slightly), triangular, apex acuminate, 30–45 × 9–12 mm, red with green apex, sparsely lepidote on both faces; *rachis* straight, 8–14 cm long and 2.7–3.3 mm in diameter, glabrous; *secondary rachis* slightly geniculate, 4–5 cm long and ca. 3 mm in diameter, bearing 1–2 sterile bract at the apex. **Floral bracts** ovate-oblong, apex acute, 15–20 × 7–8 mm, carinate on the apex, red, slightly orange with yellow apex, slightly shorter to longer than the sepals, sparsely lepidote on the adaxial face and glabrous on the abaxial face. **Flowers** 21–23 mm, 4.5 mm apart, distichous, suberect to erect, pedicel ca. 2 mm, corolla tubular; *sepals* long spatulate-ob lanceolate, obtuse, ca. 18 × 4.6 mm, free, slightly carinate on the apex, entire, symmetric, glabrous to sparsely lepidote on the adaxial face; *petals* linear, rounded and cuculate apex, 17–18 × 3.1–3.3 mm; *petal appendages* ca. 3.5 × 0.7 mm, adnate by 1.5 mm, entire, linear, with free part acute; *stamens* included; *filaments* 8–9 mm; *anthers* ca. 5.2 × 0.7; *ovary* ovoid-conical, ca. 4.3 × 2.3 mm; *stigma* conduplicate-spiral (?). Fruit unknown.

Distribution:—This species is endemic from Ecuador, ca. 700 m of elevation.



Taxonomic and nomenclatural notes:—Although we did not observed the type of stigma of this species, Brown & Gilmartin (1989) mentioned *Vriesea zamorensis* with stigma conduplicate-spiral. In Barfuss *et al.* (2016), the species emerges as the sister group of *Cipuroopsis amicorum* (I.Ramírez & Bevil.) Gouda, however, so far, no species of *Cipuroopsis* has been described with this type of stigma. On the other hand, Gouda (2017) mentioned the stigma simple-erect, weakly twisted in *C. amicorum* (see discussion topic).

Due to the lack of reproductive characters in the specimen analysed we did not reach this characteristic. However, we opted here for the placement in *Cipuroopsis*, mainly by the phylogeny (Barfuss *et al.* 2016), type of stigma (Brown & Gilmartin 1989), linear petal appendage and geographical distribution (northern/ northwestern South America). Although cited in the literature as present in Peru (Huanuco) (Gouda *et al.* cont. updated) specimens from this region do not belong to this taxon (probably belong to *Cipuroopsis dubia*).

Etymology:—The specific epithet “*zamorensis*” refers to the type locality, Zamora, Ecuador.

Representative Specimens Examined:—ECUADOR. Without specific locality, s.d., fl., *Rauh 17729* (US); Zamora, between Cumberaza + Zumbi, Rio Zamora + Amazona, Altitude 770 m., fl. pass., 23 Feb 1963, *Gilmartin & Gonzalez 842* (US).

2. *Mezobromelia* L.B.Sm. (1935: 151).

This genus occurs from the Northwestern South America to the Greater Antilles, including the Amazon, Central America and Lesser Antilles dominions. It encompasses seven species with the following new combinations.

2.1 *Mezobromelia maguirei* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa, *comb. nov.* (Fig. 7)

Basionym:—*Vriesea maguirei* L.B.Sm. (1969: 32). **Type:**—BRAZIL. Amazonas: summit, Serra da Neblina, 2340 m alt, 1 Dec 1965, *Maguire, Pires & Maguire 60442* (holotype US!, isotypes US!, NY!, F!).

Description:—**Plant** epiphytic or terrestrial, heliophyte, flowering 160–170 cm high.

Leaves forming an infundibuliform rosette; *sheaths* oblong, 11–13 × 9–11 cm, densely lepidote on both faces, denser on the adaxial face; *blades* oblong, triangular toward the apex, 46–51 × 7–7.5 cm, apex acute, lepidote on both faces, denser on the abaxial face.

Inflorescence compound, helicoidal with distichous racemes (*Mezobromelia* type), once-branched, ca. 100-flowered, ca. 150 cm long at anthesis, congested, erect; *primary bracts* broadly-ovate to broadly-elliptic, 62–77 × 35–40 mm, lepidote on the adaxial face; *branches* 14–16 (including the terminal one), 6–9 cm, bearing 5–7 flowers, slightly complanate; *peduncle* erect, ca. 100 cm long and 10–29 mm in diameter (flattened *in sicco*), glabrous, peduncle bracts erect to suberect, imbricate, ovate to oblong, 7–14 × 4–5 cm, sparsely lepidote on both faces; *rachis* hidden by the flowers and bracts, ca. 32 cm long and 11.5 mm in diameter, glabrous; *secondary rachis* geniculate, 30–40 mm long and 5 mm in diameter, bearing or not a sterile bract at the apex. **Floral bracts** ovate to narrowly-ovate, acute, 47–55 × 20–32, carinate toward the apex, yellow with red apex, equaling or slightly longer than the sepals, glabrous on the abaxial face, and densely lepidote on the adaxial face. **Flowers** ca. 60 mm, ca. 7.5 mm apart, distichous, suberect to erect, pedicel ca. 5.4 mm; *sepals* oblong-linear, 30–35 × 9–10 mm, free, ecarinate, entire, symmetric to subsymmetric, sparsely lepidote on the adaxial face, glabrous on the abaxial face; *petals* linear to slightly



spatulate, ca. $50 \times 8\text{--}10$ mm; *petal appendages* not found in the examined material (however checked by Smith 1969); *stamens* included; *filaments* ca. 30 mm; *anthers* ca. 6.7×1.2 mm, erect; *ovary* conical, ca. 6.5×2.2 mm; *style* ca. 42 mm; stigma conduplicate-spiral (?), above the anthers. **Fruits** fusiform, suberect to erect, 35–40 mm; *seeds* 16–17 mm long, with a short or absent apical coma, basal coma ca. 10 mm.

Distribution:—This species occurs as epiphyte or terrestrial, from 2,100–2,500 m of elevation, on the borderline between Venezuela and Brazil, region of the Serra da Neblina (Cerro de la Neblina).

Taxonomic and nomenclatural notes:—Unlike *Vriesea* species, *M. maguirei* probably has a stigma conduplicate-spiral or simple-erect (*vs.* convolute-bladed) as well an inconspicuous (or absent) apical coma of the seed (*vs.* conspicuous). In addition, this species present an inflorescence compound by denser fascicles (such as in *Mezobromelia* species, see Barfuss *et al.* 2016). Despite the nomenclatural conflict of the clade *Cipuropsis*-*Mezobromelia*, the latter genus still remains valid and fits better in this taxon. Thus, we propose here the new combination in *Mezobromelia*. We were unable to ascertain the morphology of the stigma in the material examined, however we visualized the affinity with the conduplicate-spiral type.

Besides the morphological characteristics of this taxon with *Mezobromelia*, we also verified its geographic occurrence in northern South America, as mentioned in Barfuss *et al.* (2016).

Etymology:—The specific epithet “*maguirei*” refers to the collector of the type, Basset Maguire (1904–1991).

Representative Specimens Examined:—VENEZUELA. Amazonas: Cerro de Neblina, Planicie de Zuloaga, Rio Titirico, Oct 1970, *Steyermark* 103873 (VEN). BRAZIL. Amazonas: P.N. do Pico da Neblina, matas nebulares a aprox. 2.300/2.500 m.s.m., encostas do Platô a 2.200 m., 20 Aug 1985, *Farney & Pessoa* 856 (RB); Santa Isabel do Rio Negro. Parque Nacional do Pico da Neblina, Igarapé Cuiabixi. 0°47'18"N, 66°01'15"W, 2060 m, 20 Nov 2012, *Forzza et al.* 7213 (RB) ; Santa Isabel do Rio Negro. Parque Nacional do Pico da Neblina, picada da Bacia do Gelo para igarapé Ariabuzinho. 0°47'19"N, 66°01'23"O. Elev: 2100 m., 21 Nov 2012, *Martinelli et al.* 17837 (RB, INPA).

2.2 *Mezobromelia rubrobracteata* (Rauh) Kessous & A.F.Costa, *comb. nov.* (Fig. 8)

Basionym:—*Vriesea rubro-bracteata* Rauh (1979: 13). **Type:**—COLOMBIA, without locality, *Rauh* 37412 (holotype HEID!, isotype US!).

Description:—**Plant** epilithic, flowering ca. 35 cm high. **Leaves** forming an infundibuliform rosette; *sheaths* obovate, ca. 5.5 × 3.5 cm, castaneous, densely lepidote on both faces; *blades* linear, triangular toward the apex, 20–28 × 2–3 cm, apex acuminate, green, sparsely lepidote on both faces, denser toward the base.

Inflorescence compound, with distichous racemes (*Mezobromelia* type), once-branched, ca. 75-flowered, ca. 30 cm long at anthesis, congested, erect; *primary bracts* broad-ovate, 30–65 × 25–35 mm, red and yellow *in sicco* (peach-like), red with green apex *in vivo*, lepidote on both faces; *branches* ca. 15, 35–52 cm, bearing 5–7 flowers; *peduncle erect*, ca. 18 cm long and 4.8 mm in diameter, glabrous; *peduncle bracts* erect, densely imbricate, rounded, triangular, 8.5–10 × 2–3 cm, sparsely to dense lepidote on both faces; *rachis geniculate*, ca. 12 cm long and 3.5–4 mm in diameter,



glabrous; *secondary rachis* 12–30 mm long, bearing 1–2 sterile bracts at the apex.

Floral bracts oblong, acute, 20–22 × 13–17 mm, carinate, equaling or slightly longer than the sepals, bearing mucilage, glabrous on the abaxial face and sparsely lepidote on the adaxial face. **Flowers** ca. 24 mm, 3.8–5 mm apart, distichous, suberect, pedicel ca. 3 mm, corolla tubular; *sepals* elliptic, 14–15 × 6.8–7 mm, free, slightly carinate on the apex, entire, symmetric, glabrous on the abaxial face and sparsely lepidote on the adaxial face; *petals* long-spatulate, 17–18 × 5.5 mm, white; *petal appendages* 6 × 1.9–2 mm, adnate by 3–4 mm, entire with free part obtuse; *stamens* included; *filaments* ca. 10 mm long, strongly complanate, adnate by 6 mm, anthers ca. 6 × 1.2 mm, erect, ovary cylindrical, ca. 3.5 × 1.7 mm; *style* ca. 11.5 mm; stigma simple-erect. **Fruits** unknown.

Distribution:—This species occurs between 2,000–2,800 m of elevation, in western Colombia.

Taxonomic and nomenclatural notes:—In addition to the stigma simple-erect, this species also has the typical *Mezobromelia* inflorescence (see introduction and *M. maguirei* topic). and occurs close to the other species of *Mezobromelia* (northern South America).

Etymology:—The specific epithet “*rubrobracteata*” refers to the color of the floral bracts.

Representative Specimens Examined:—COLOMBIA. Choco. San Jose del Palmar, between Cairo and San Jose del Palmar. On steep open slopes in cloud forest; elev. 2000m. fl., 7 Feb 1989, *Kress & Echeverry* 89-2605 (US). Antioquia, Sonsón, Páramo de Sonsón, 12 km de Sonsón a Nariño. 2800 m.s.m. Bosque nublado y bp-M en loma 5°42. Lat. N. 75°16' Long. W. fl., 1 Apr 1987, *Betancur et al.* 410 (US).

3. *Tillandsia* L. (1753: 286).

This is the largest and the most widespread genus of Tillandsioideae (and also of Bromeliaceae). It occurs from the United States of America to Patagonia, including all of the bromeliads dominions. It encompasses 745 species (Gouda *et al.* [cont. updated] added the species of the present work) with the following resurrection and new combinations.

3.1 *Tillandsia duidae* L.B.Sm. (1931: 340). **Type:**—VENEZUELA. Amazonas:

Mount Duida, alt. 5500–6000 ft, 26 Nov–16 Dec 1928, *Tate 437* (holotype NY!, photo US! isotype GH [flower!]). (Fig. 9)

≡ *Vriesea duidae* (L.B.Sm.) Gouda (1987: 72).

Description:—**Plant** terrestrial or epiphyte in shaded slopes, flowering (70–) 120–200 cm high. **Leaves** 10–20 in number, forming an infundibuliform rosette; *sheaths* oblong or elliptic-ovate, 10–16 × 6–10 cm, pale green to purplish-brown, slightly silver *in sicco*, lepidote on both faces, denser toward the base; *blades* linear-oblong, (20–) 30–40 (–60) × (2–) 4–6.5 cm, apex acute, purplish-red or deep green, sparsely lepidote on both faces. **Inflorescence** compound, once or twice-branched, multi-flowered, usually >100, (70–) 120–180 cm long at anthesis, congested, erect; *primary bracts* oblong, 35–50 × 20–25 mm, reddish, sparsely lepidote on the adaxial face, glabrous on the abaxial face; *branches* (5–) 10–20 6–15 cm, forming an internal angle of (30°–) 70° (–90°), bearing 6–14 flowers, complanate; *peduncle erect*, 40–70 cm long and 5–7.5 mm in diameter, glabrous; *peduncle bracts* erect, imbricate or almost, oblong-



elliptic, 55–60 × 20–22 mm long, brownish-wine or reddish, glabrous on the abaxial face and lepidote on the adaxial face; *rachis* straight, slightly sinuous, 20–70 cm long and 3–6 mm in diameter, glabrous; *secondary rachis* geniculate, 3.5–9 cm long and 2–3 mm in diameter, bearing 1–2 sterile bract at the apex. **Floral bracts** ovate, apex acute, 15–20 × 8–10 mm, carinate, green to red, equaling or slightly longer than the sepals, lepidote on the adaxial face. **Flowers** ca. 25 mm, 3.5–7 mm apart, distichous, suberect, pedicel ca. 2 mm, corolla tubular; *sepals* elliptic, 10–20 × 5 mm, free, carinate at the apex, entire, symmetric, sparsely lepidote on the adaxial face, glabrous on abaxial face; *petals* linear ca. 22 × 2.5 mm, blue; *petal appendages* present or absent (?), ca. 2.5 mm long, ½ adnate; *stamens* included, filaments ca. 12 mm long, anthers basifixed, ca. 4 mm long, erect; *ovary* ovoid, ca. 3.5 × 1.8 mm; *style* ca. 20 mm long; *stigma* conduplicate-spiral, at the same level of the anthers. **Fruits** fusiform, suberect to patent, ca. 22 mm; *seeds* 15–16 mm, with a diminute (0.1 mm) apical coma, basal coma ca. 9.6 mm.

Distribution:—This species occurs in montane forests, between 700–2,255 m of elevation, from the Guiana Shield to Venezuela and northern Brazil.

Taxonomic and nomenclatural notes—Despite its position in *Vriesea*, this taxon has morphological characters related to *Tillandsia* subg. *Pseudovriesea*, in addition of its geographical distribution. *Vriesea* has stigma convolute-bladed (convolute-blade II *sensu* Barfuss *et al.* 2016) and petals yellow (with or without green apex), cream, brown (reddish) or rarely white (see introduction and Barfuss *et al.* 2016), and *T.* subg. *Pseudovriesea* has stigma conduplicate-spiral and petals blue (or in shades of blue) (Barfuss *et al.* 2016), as observed in *T. duidae*. Smith (1931) did not cite the presence of petal appendages in this species. On the other hand, Gouda (1987) mentions this taxon with or without (as in the type) these appendages and combines this taxon to

Vriesea. Here, in the material examined, we did not verify the presence of this character. Barfuss *et al.* (2016) mentions the possible placement of this taxon in *Cipuroopsis*, however, the above characteristics led us to propose the revalidation of the name *Tillandsia duidae* L.B.Sm.

Etymology:—The specific epithet “*duidae*” refers to the type location, Mount Duida.

Representative Specimens Examined:—BRAZIL. Amazonas: Barcelos, Parque Estadual da Serra do Aracá, matas de altitude ("elfin forest") e campos de altitude sobre tepui, contrafortes do Pico da Aparecida. 0° 56' 20" S, 63° 20' 53" W, 1450 m.s.m., 30 Oct 2011, *Martinelli et al.* 17223 (RB, INPA, MG, SPF, NY, R, SP); Santa Isabel do Rio Negro, Trilha da Bacia do Gelo para o Pico. Campo de altitude arbustivo com brejos de *Saxofredericia*. Parque Nacional do Pico da Neblina. 0° 47' 43" S, 66° 1' 24" W, 2115 m.s.m., 19 Nov 2012, *Forzza et al.* 7133 (RB, INPA, R). VENEZUELA. Amazonas: Vicinity of Camp VI, on a ridge on Venezuela-Brazilian border, 3.5 km W of Pico Zuloaga. Cloud forest in steep SW facing valley, 2000 m.s.m., 13 Apr 1984, *Thomas & Plowman* 3071 (NY); Cerro de La Neblina, Camp XI, 6 km NNE of Pico Phelps (=Neblina), in ravine along Caño Beitel, 27 Feb 1985, Nee 31160 (US); Bolívar: Auyan-tepuí, Río Churún, de la parte norte de la seccion sur (division occidental), al pie de "Second Wall" de arenisca, 6–10 km hacia el NE del campamento norte, 13 May 1964. *Steyermark* 93852 (US, VEN). GUIANA: Potaro-Siparuni: Pakaraima Mts-Mt. Wokomung, summit ridge of Ka-mie-wah pinnacle, NE to S pinnacle, "Little Ayanganna", 1550–1650m, 17 Nov 1993, *Henkel et al.* 4494 (US).

3.2 *Tillandsia kentii* (H.Luther & K.Norton) Kessous & A.F.Costa, *comb. nov.* (Fig. 10)



Basionym:—*Vriesea kentii* H.Luther & K.Norton (2010: 53). **Type:**—PERU.

Amazonas: Leimebamba-Chanchapoyas roadside, 1800 m, dry cloud forest, 1999, flowered in cultivation, 29 Mar 2009, *Kent s.n.* (holotype USM, isotype SEL098547!); flowered in cultivation, 10 Mar 2008, *Luther s.n.* (paratype SEL096195!).

Description:—see Luther & Norton (2010)

Distribution:—This species occurs as epiphyte in Peruvian Amazon, ca. 1,800 m of elevation.

Taxonomic and nomenclatural notes:—Luther & Norton (2010) did not describe diagnostic characteristics for the generic delimitation (such as gynoeceium and androeceium). However, we found a combination of characters present in *Tillandsia* subg. *Pseudovriesea* (Barfuss *et al.* 2016) that led us to propose the combination in this genus, such as the leaves xeromorphic with blades narrowly-triangular (*vs.* usually mesomorphic and ligulate-linear), petals blue-violet (*vs.* never blue in *Vriesea*) and possibly the presence of stigma conduplicate-spiral (Fig. 10D) (*vs.* convolute-bladed in *Vriesea*). Moreover, the authors recognized the affinity to *Tillandsia pereziana* André (1888: 7), differing mainly by the color of the petals, blue-violet (*vs.* green) and the larger number of branches. Thus, we propose here this new combination within *Tillandsia*.

Etymology:—The specific epithet “*kentii*” refers to the collector of the type, Jeffrey Kent.

Representative Specimen Examined:—Only known by the type collection.

3.3 *Tillandsia lutheriana* (J.R.Grant) Kessous & A.F.Costa, *comb. nov.* (Fig. 11)

Basionym:—*Vriesea lutheriana* J.R.Grant (1992: 114). **Type:**—COSTA RICA.

Puntarenas: Angeles, between San Vito de Java and Agua Buena, Pacific side near Lanana, c. 1,200 meters above sea level, 16 Jan 1991, *Skotak s.n.* preserved as *Grant 91-01475* (holotype CR, isotypes SEL!, WS, US!); COSTA RICA. Without locality, 5 Aug 1988, *J.M. Hall s.n.* (paratype SEL!).

Description:—see Grant (1992).

Distribution:—This species occurs as epiphyte in Puntarenas region, Costa Rica, ca. 1,200 m of elevation.

Taxonomic and nomenclatural notes:—Despite the leaf blades lingulate (as present in *Vriesea*), we observed features that led us to also place this taxon in *Tillandsia* subg. *Pseudovriesea*, such as the presence of stigma conduplicate-spiral and bluish-grey petals (Grant 1992). Thus, the combination of these characters, besides the geographical distribution (Central America) led us to propose this combination. This taxon is closely related to *Tillandsia duidae*, distinguishing mainly by the robustness of its inflorescence, and petals bluish-grey (*vs.* blue) (Grant 1992). In the protologue, the US isotype is not mentioned, however we found this specimen in the collection of types of this herbarium. Machado et al. (2019) discussed the morphological similarity of *Vriesea lutheriana* with the species with compound inflorescences of the *Cipuropsis-Mezobromelia* clade (from Barfuss et al. 2016). However, this species was nested in a well supported clade of *Tillandsia* in their nuclear gene and partial plastome analysis (Machado et al. 2019), and the authors call the attention for the relationships between *Vriesea lutheriana* and some *Tillandsia* species with “tripinnate” inflorescences from Peru.



Etymology:—The specific epithet “*lutheriana*” refers to the Bromeliad expert, Harry E. Luther (1952–2012).

Representative Specimens Examined:—Only known by the type collection.

3.4 *Tillandsia schultesiana* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa, *comb. nov.* (Fig. 12)

Basionym:—*Vriesea schultesiana* L.B.Sm. (1954: 197). **Type:**—COLOMBIA.

Amazonas-Vaupes: Raudal Jirijirimo, Rio Apaporis, Mar 1951, *Schultes 12088* (holotype US!, isotype GH! COL!).

Description:—**Plant** epilithic, flowering 15–25 (–40) cm high. **Leaves** 15–20 in number, forming an utriculose rosette (graminoid); *sheaths* ovate, 1–2.3 × 1–1.7 cm, densely escamose lepidote, dark brown on both faces; *blades* narrowly-linear, 10–35 × 0.25–0.5 cm, apex caudate, sparsely lepidote on both faces. **Inflorescence** simple, racemose, 6–18 flowered, 11–35 cm long at anthesis, congested, erect; *peduncle* erect, 9–30 cm long and 1–3 mm in diameter, sparsely lepidote; *peduncle bracts* erect to suberect, non-imbricate to slightly imbricate, oblong-elliptic, apex attenuate-caudate, 15–25(–50) × 4–7 mm, pale yellow, sparsely lepidote on both faces; *rachis* geniculate (2–) 5–10 (–12) cm long and 1.7–2 mm in diameter, bearing 1–2 sterile bracts at the apex and 1 sterile bract in the basis. **Floral bracts** broadly-elliptic, obtuse, incurvate apex, 13–23 × 6–12 mm, slightly carinate at the apex, pale-yellow longer than the sepals, sparsely lepidote on the adaxial face, glabrous on the abaxial face, sometimes sparsely lepidote. **Flowers** ca. 23 mm, 4–6 mm apart, distichous, suberect, sessil to short-pedicellate (pedicel ca. 0.7 mm), sepals oblong-linear, obtuse, 7.5–8 × 1.8–2.2 mm, ecarinate, entire, symmetric, sparsely lepidote on the adaxial face; *petals*

narrowly-elliptic, ca. 14×3.2 mm, white-yellowish; *petal appendages* ca. 4×1.4 mm long, adnate by 2–3 mm, entire with free portion rounded; *stamens* included, filaments ca. 7.5 mm long, adnate by 5.2 mm; *anthers* ca. 3×0.7 mm, suberect; *ovary* conical, ca. $1 \text{ mm} \times 0.8 \text{ mm}$; *style* ca. 6 mm long; stigma conduplicate-spiral. **Fruits** cylindrical, suberect, 18–20 mm; *seeds* ca. 4.6 mm, without or with a short apical coma (0.1 mm), basal coma ca. 1.9 mm.

Distribution:—This species occurs in quartzite cliffs in Colombia, ca. 200–300 m of elevation.

Taxonomic and nomenclatural notes:—This species is easily identified in herbarium, mainly to its small size, grass-like leaves, blades with caudate apex and inflorescence shape. We observed in herbaria labels petal colors ranging from white to yellow (“flores amarillas” and “flowers white”). Furthermore, we observed the presence of the stigma conduplicate-spiral (Fig. 12B), and its geographical distribution (northern South America) that led us to propose here the combination to *Tillandsia* subg. *Pseudovriesea* (leaves xeromorphic or semi-xeromorphic, petals sometimes yellow and stigma conduplicate-spiral, see Barfuss *et al.* 2016). Also, the apical coma of the seeds is absent or short in *T. schultesiana*. In the GH herbarium, the name *Vriesia schultesii* was observed in the isotypes.

Etymology:—The specific epithet “*schultesiana*” refers to the type collector, Richard Evans Schultes (1915–2001).

Representative Specimens Examined:—COLOMBIA. Amazonas-Vaupes: Raudal Jirijirimo, Rio Apaporis, $0^{\circ}5'N, 70^{\circ}40' W$, 25 Nov 1951, *Garcia-Barriga 13710* (US); *Schultes & Cabrera 14553* (GH); Amazonas: Rio Popeyacá (tributary of Apaporis



between Río Piraparaná and Raudal Yayacopi): near mouth. Alt. about 700 feet, 0°20' S, 70°30' W, 15 Apr 1952, *Schultes & Cabrera* 16185 (US, GH).

*Also present in Vaupés, Meta and Caquetá, in Colombia. However, we were unable to access photos.

4. *Vriesea* Lindl. (1843: 11)

This is the third largest genus of Tillandsioideae. *Vriesea* occurs mainly in eastern Brazil, however with species in Bolivia, Argentina, Paraguay, extending from the northern Andes and Amazon to the Greater Antilles. Encompasses 216 species (Gouda *et al.* [cont. updated]) including the realignments proposed in the present work.

4.1 *Vriesea dissitiflora* (C.H.Wright) Mez (1896: 604). (Fig. 13)

Basionym:—*Tillandsia dissitiflora* C.H.Wright (1871: 54). **Type:**—CUBA. Pinar del Rio, Sierra de los Organos, *Wright 3276* (lectotype K! [**hic designatus**], isoelectotypes GH!, P!, G! GOET! [**hic designatus**])

=*Vriesea erici* Harms (1935: 533). **Type:**—CUBA. Ensenada de Vega Cuchilla, Sierra del Sitio Santo Tomas, Pinar del Rio, 12 Jun 1923, *Ekman 16670* (holotype B!).

Description:—**Plant** saxicolous, flowering ca. 1–1.5 m high. **Leaves** forming an infundibuliform rosette; *sheaths* oblong, 15–20 × 12 cm, lepidote on both faces, denser toward the base; *blades* narrowly-linear, triangular toward the apex, 80–86 × 6.5–8.5 cm, apex acute-acuminate, sparsely lepidote on both faces. **Inflorescence** compound, once-branched, ca. 15-flowered, ca. 120 cm long at anthesis, lax, erect; *primary bracts*

ovate, 30–40 × 20 mm, sparsely lepidote; *branches* ca. 23 (including the terminal one), 25–30 cm, forming an internal angle of 20–10° with the main axis, bearing 7–8 flowers; *peduncle* erect, ca. 80 cm long and 3.8 mm in diameter (*in sicco*), sparsely lepidote; *peduncle bracts* erect with suberect apex, non-imbricate, narrowly-ovate to triangular, 35–50 (110) × 11 mm, inconspicuous lepidote; *rachis* sinuose, ca. 33 cm and 8.2–10.5 mm in diameter, sparsely lepidote; *secondary rachis* straight, 12–13 cm long and 3 mm in diameter (*in sicco*) bearing 1–2 sterile bracts. **Floral bracts** ovate, 20–30 × 15 mm, carinate on the apex, equaling or slightly shorter than the sepals, lepidote on both sides. **Flowers** 33–35 mm, 10–12 mm apart, secund, suberect, pedicel ca. 5 mm; *sepals* oblong-elliptic, 20–23 × 7–11 mm, slightly carinate, entire, symmetric, lepidote on the adaxial face; *petals* ligulate, apex obtuse to rounded, 27–30 × 8.2–8.9 mm; *petal appendages* ca. 6 × 1.5 mm, adnate at the base of the petal, entire, with free portion attenuate-acute; *stamens* included, with filaments ca. 8 mm long, adnate to the base of the petals by 5.5 mm; *anthers* dorsi-basifixed, ca. 8.3 × 1.5 mm, suberect; *ovary* oblong, ca. 5 mm long and 3.5 mm in diameter. **Fruits** unknown.

Distribution:—This species occurs as saxicolous in western Cuba, ca. 500 m of elevation (Smith & Downs 1977).

Taxonomic and nomenclatural notes:—Wright (1871–1872) does not specify the herbarium of the type collection. So far, we found this material in five herbaria. In this way, we elected the lectotype the specimen of the herbarium K and the isolectotypes of the herbaria GH, P, G and GOET (according Shenzhen code, Turland *et al.* 2018, Art. 9.3, see Art.7, Note 2, Ex. 13). The isotype cited by Smith & Downs (1977), was not found in MO.



Vriesea dissitiflora has the floral morphology close related with the Brazilian species of the former *Vriesea* sect. *Xiphion* (mainly by the flowers secund), as in the case of *V. longicaulis* (Baker) Mez (1894: 542) group. On the other hand, *Werauhia* flowers are often secund, besides having leaf blades triangular and geographical distribution primarily in West Indies (such as this taxon) and in the Central America (Barfuss *et al.* 2016).

Grant (1995a, 1995b) pointed its possible placement in *Werauhia*. However, despite the geographical convergence, we keep this taxon positioned in *Vriesea*, mainly by the shape of its petal appendages, acute-acuminate (sketch of Lyman Smith in the specimen *Wright 3276* [GH], Fig. 13C), contrasting with the dactyloid appendages in *Werauhia*. Important characters (part of flower features and fruits) for generic delimitation were not found in analysed specimens.

Here, we follow the placement of *V. erici* as a synonym, described from the same locality and with the same morphological features of the *V. dissitiflora*.

Etymology:—The specific epithet “*dissitiflora*” refers to the large internode of the flowers.

Representative Specimens Examined:—CUBA. Pinar del Rio, Sumidero, 24 Aug 1912, *Shafer 13476* (NY); Northern slope of Pan de Guajaibon, La Mulata, 16 May 1953, *Alain & Acuña 3017* (US, NY).

4.2 *Vriesea mitoura* L.B.Sm. (1969: 32). **Type:**—BRAZIL. Amazonas: Rio Negro, on rocks in igarape, Serra Pirapucu, Rio Maturaca, Rio Cauaburi, 1250–1300 m alt, 29 Jan 1966, *Silva & Brazão 60945* (holotype US!, isotype NY!). (Fig. 14)

Description:—**Plant** epilithic in wet rocks, flowering 58–60 cm high. **Leaves** 7–10 in number; *sheaths* narrowly-ovate, 7–8 × 2.5–4 cm, lepidote on both faces; *blades* 40–60 × 1–1.4 cm, apex long-caudate, lepidote on both faces, slightly denser on the adaxial face. **Inflorescence** simple, racemose, 6–8 flowered, 50–55 cm long at anthesis, lax, erect; *peduncle* erect, ca. 40 cm long and 2.5–4.5 mm in diameter, glabrous; *peduncle bracts* erect, slightly imbricate, oblong, obtuse, carinate toward the apex, 35–60 × 15–20 mm, purple (?), sparsely to inconspicuously lepidote on the adaxial face, glabrous on the abaxial face; *rachis* geniculate to sinuous, 7–11 cm long and 2–4 mm in diameter, bearing 1–2 sterile bracts at the apex. **Floral bracts** slightly secund, broadly-elliptic to ovate, obtuse to acute, 28–33 × 14–20 mm, slightly carinate at the apex, purple, equaling or slightly longer than the sepals, glabrous to sparsely lepidote on both faces. **Flowers** slightly secund, 8–13 mm apart, distichous, suberect to erects, pedicel ca. 5.5 mm; *sepals* oblong-lanceolate, 25–26 × 7.5–9 mm, free, ecarinate, entire, symmetric to subsymmetric, sparsely lepidote; *petals* green; *petal appendages* ca. 2.8 × 1.2 mm, adnate by 1 mm, dentate, with free part acute; *stamens* with anthers ca. 7 × 2 mm, erect; *ovary* conical, ca. 3.5 × 2.5 mm; *stigma* convolute-bladed. **Fruits** suberect, secund, ca. 27 mm; seeds ca. 11 mm long, with a diminute (>0.1 mm) or without apical coma, basal coma ca. 7 mm.

Distribution:—This species occurs in the Rio Negro region, Amazonas, between Brazil and Venezuela, from 400–1,450 m of elevation.

Taxonomic and nomenclatural notes:—Although we observed some similarities with the genus *Werauhia*, such as the flowers and floral bracts secund, and seeds without or with a short apical coma, we observed in the specimens examined the presence of the stigma convolute-bladed, typical of *Vriesea* s.s. In this way, we kept this taxon positioned in *Vriesea*.



Etymology:—The specific epithet “*mitoura*” probably refers to the apex of the leaf blades, caudate, “*mitos*”=thread and “*oura*”=tail.

Representative Specimens Examined:—VENEZUELA. Amazonas: Rio Negro, Cerro de la Neblina, Camp XI, 6KM. NNE of Pico, Phelps (=Neblina). 00°51’40”N, 65°58’50”W, alt. 1450m., fl. pass., 27 Feb 1985, *Nee 31170* (US). BRAZIL. Amazonas: Morro dos Seis Lagos, Lago do Dragão, approx. 400/450 m.s.m., 14/15 Oct 1987, *Farney et al. 1716* (NY).

4.3 *Vriesea skotakii* H.Luther & K.Norton (2011: 222). **Type:**—PANAMA. Darien: Serrania de Jungurudo, slopes of Mt. Garagara, 600 m, Jun 2003, *Chester Skotak et al.* Flowered in cultivation, Sep 2009, *Chester Skotak s.n.* (holotype SEL100277!, SEL100278!, isotype PMA); Flowered in cultivation, 2006, *Chester Skotak s.n.* (paratype SEL095057!). (Fig. 15)

Description:—see Luther & Norton (2011).

Distribution:—This species occurs in Darien, Panama, ca. 600 m of elevation.

Taxonomic and nomenclatural notes:—Luther & Norton (2011) did not describe diagnostic characters in generic delimitation (such those of the gynoecium and androecium). On the other hand, the authors cited in the diagnosis the proximity of this species with *Vriesea soderstromii* L.B.Sm. (1963: 52) (= *Lutheria soderstromii* (L.B.Sm.) Barfuss & W. Till (2016: 53), differing by the shorter floral bracts (35–40 vs. 60 mm), shorter sepals (20–25 vs. 37 mm) and green petals (vs. rose). In addition, mentioned the affinity of this species with two other *Lutheria* Barfuss & W. Till (2016:

53) and a *Jagrantia* Barfuss & W. Till (2016: 51), differing from both by the largest number of branches, shortest and narrowest bracts, sepals and also green petals.

However, the lack of information in the protologue, especially about the floral characters (diagnostic to generic delimitation in Tillandsioideae), we did not propose new combination in any other genus, despite the similarities pointed by the authors with *Lutheria*. New collections in the type region are necessary to verify the placement of this taxon.

Etymology:—The specific epithet “*skotakii*” refers to the type collector, Chester Skotak.

Representative Specimens Examined:—Only known by the type collection.

4.4 *Vriesea socialis* L.B.Sm. (1946: 121). **Type:**—COLOMBIA. Vaupés: Cano Pacu, affluent of Rio Vaupes near Tayasu and Circasia, 6 Mar 1944, *Schultes 5826-A* (holotype GH!). (Fig. 16)

Description:—**Plant** terrestrial in white sand savannas, flowering ca. 2 m high.

Leaves ca. 20 in number, forming an infundibuliform rosette; *sheaths* oblong-elliptic, 18–27 × 10–12 cm, purplish-brown, densely brown lepidote on both faces; *blades* linear, narrowly-triangular toward the apex, 50–86 × 5.5–9.5 cm, apex acute green, escamous lepidote on both faces, denser in the adaxial face and toward the base.

Inflorescence simple, racemose, 12–20 flowered (type with 6 flowers, incomplete inflorescence), (70–) 170–190 cm long at anthesis, lax, erect; *peduncle erect*, (45)140–155 cm long and 6–8 mm in diameter, sparsely lepidote; *peduncle bracts* erect to suberect non-imbricate with visible internode (bracts reaching 1/3 of the internode),



oblong to narrowly-elliptic, obtuse, 30–60 × 15–24 mm, lepidote on both faces, denser on the adaxial face, and on the lower bracts; *rachis* straight 30–45 cm and ca. 4.5 mm in diameter, without sterile bract at the apex. **Floral bracts** secund, oblong-elliptic, obtuse, 20–26 × 14–18 mm, sometimes slightly carinate at the apex, much shorter than the sepals, lepidote on both faces, denser on the adaxial face. **Flowers** with amber mucilage, ca. 35 mm, 17–25 mm apart, distichous, secund, suberect, pedicel 3.5–5.5 mm; *sepals* narrowly-oblong, ca. 40 × 10 mm, free, ecarinate, entire, symmetric, sparsely lepidote; *petals* ca. 27 mm long; *petal appendages* ca. 5.3 × 2.5 mm, adnate by 3.5 mm, with free part obtuse; *ovary* conical, ca. 3.2 × 2.6 mm. **Fruits** broad-fusiform, suberect, ca. 25 mm; *seeds* 10–11 mm, apical coma ca. 0.4 mm and basal coma ca. 7 mm.

Distribution:—This species occurs as terrestrial in the region of Vaupés, Colombia and in Amazonas, Venezuela, between 100–300 m. of elevation.

Taxonomic and nomenclatural notes:—Despite some similarities with *Werauhia*, such as the secund flowers and the short apical coma of the seeds, the remaining characteristics observed lead us to keep this taxon in *Vriesea*. This taxon has been described with incomplete inflorescence (about 50 cm long when flowering), however we found other complete specimens that can reach about 2 m long. Smith (1946) cited the morphological affinity with *V. brassicoides* (Baker) Mez (1895: 598) (= *Stigmatodon brassicoides* Leme, G.K.Br. & Barfuss [2016: 57]) and *V. platzmanii* É. Morren (1875: 349), in the Atlantic Forest of Brazil, differing mainly by the thickness of the floral bracts and sepals (thinner in *V. socialis*). A diagnostic characteristic of this species is the internodes of the peduncle quite visible (peduncle bracts non-imbricated).

Etymology:—The specific epithet “*socialis*” probably refers to the co-occurrence with *V. chrysostachys*, as cited by Smith (1946).

Representative Specimens Examined:—VENEZUELA. Amazonas: 1 km east of Maroa, Rio Guainia, 130 m., 3 Jul 1959, *Wurdack & Adderley* 43308 (US); Atabapo, Cucurital de Caname, southern bank of the middle part of Caño Caname; 67°22'W, 3°40'N, 100 m.s.m., 30 Apr 1979, *Davidse et al.* 16964 (US). COLOMBIA. Vaupés: Rio Piraparana (tributary of Rio Apaporía, 0°15' S to 0°25' N, 70° 30' W, 15 Sep 1952, *Schultes & Cabrera* 17478 (US, GH, COL); Puerto Colombia, Río Guainía (opposite Venezuelan town of Maroa) and vicinity, 800–850 feet, 2° 40' N, 67°30' W, 31 Oct– 2 Nov 1952, *Schultes, Baker & Cabrera* 18163 (US).

4.5 *Vriesea sulcata* L.B.Sm. (1957: 315). Type:— VENEZUELA. Amazonas: Cano Yutaje, Cerro Yutaje. Rio Manapiare, 21 Feb 1953, *Maguire* 35374 (holotype NY!, isotype US[flower]!). (Fig. 17)

Description:—**Plant** epilithic, flowering ca. 85 cm high. **Leaves** 7–10 in number, forming an infundibuliform rosette; *sheaths* oblong-elliptic, 14–15 × 4.5–5.5 cm, densely lepidote on both faces, denser on the adaxial face; *blades* linear, triangular toward the apex, 40–60 × 3.5–4 cm, apex acuminate pale green, lepidote on both faces.

Inflorescence simple, racemose, 18–20 flowered, ca. 70 cm long at anthesis, congested at the bud stage, lax in the flower stage, erect; *peduncle* erect, 40–45 cm long and 3–4.5 mm in diameter, glabrous to sparsely lepidote; *peduncle bracts* erect, imbricate (or slightly), oblong, obtuse, 50–55 × 18–20 mm long, lepidote on the adaxial face, glabrous on the abaxial face; *rachis* slightly geniculate, ca. 20 cm long and 4–4.5 mm in diameter. **Floral bracts** ovate-oblong, apex acute, 35–40 × 20–25 mm, ecarinate,



slightly incurvate, longer than the sepals, bearing mucilage, sparsely lepidote on both faces, slightly denser on the adaxial face, sulcate *in sicco*. **Flowers** ca. 34 mm, 12–13 mm apart, distichous, suberect, pedicel ca. 5 mm; *sepals* lanceolate to narrowly-ovate, rounded, ca. 29×12 mm, free, ecarinate, entire, symmetric, lepidote on the adaxial face, glabrous on the abaxial face; *petals* linear, $33\text{--}40 \times 5\text{--}6$ mm, white; *petal appendages*, ca. 6.5×2 mm, adnate by 3.8 mm, entire, linear, with free part rounded, anthers 6.5×1.1 mm; *ovary* ovoid, ca. 6×3.2 mm; *style* ca. 18 mm. **Fruits** unknown.

Distribution:—This species occurs in the region of Amazonas, Venezuela, between 500–1500 m of elevation (Smith & Downs 1977).

Taxonomic and nomenclatural notes:—The protologue does not have the description of diagnostic characters for generic delimitation, such as the type of the stigma, androecium and fruits. In addition, we were unable to obtain this information from the material examined. Thus, here we kept this taxon positioned in *Vriesea*, mainly by the lack of information, besides its description fit in the whole morphological range of this genus.

Etymology:—The specific epithet “*sulcata*” refers to the sulcus in the floral bracts *in sicco*.

Representative Specimens Examined:—VENEZUELA. Amazonas: Terr., 15 Jul 1959, *Wurdack & Adderley 43454* (US); Cerro Yacapana, alrededores del campamento a lo largo del río en las faldas en la parte suroeste, Lat. $3^{\circ}45'N$, Long $66^{\circ}45'W$. Altura 825 metros, 4 May 1970, *Steyermark & Bunting 103096* (US).

4.6 *Vriesea vexillata* L.B.Sm. (1955: 72). **Type:**—COLOMBIA. Vaupés: epiphytic, caatinga forest, Teresita, Rio Papuri, 27 May 1953, *Schultes & Cabrera 19443* (holotype US!). (Fig. 18)

Description:—**Plant** flowering > 90 cm high. **Leaves** forming an infundibuliform rosette; *sheaths* 7–7.6 cm long, lepidote on both faces, denser toward the base; *blades* linear, triangular toward the apex, 43–45 × 2.6–2.8 cm, apex acute-acuminate lepidote on the abaxial face, glabrous on the adaxial face. **Inflorescence** simple, racemose, 3-flowered (incomplete inflorescence), ca. 80 cm long (incomplete inflorescence), lax, erect; *peduncle* erect, ca. 55 cm long and 2.4–3.2 mm in diameter, glabrous; *peduncle bracts* erect, imbricate, 30–65 cm long, purple-brown *in sicco*, lepidote on the adaxial face, and glabrous on the abaxial face; *rachis* slightly sinuous, ca. 2.5 mm in diameter. **Floral bracts** with apex obtuse, ca. 28–30 mm long, ecarinate, slightly shorter than the sepals, sparsely lepidote on the abaxial face and denser in the adaxial. **Flowers** secund, 18–20 mm apart, distichous, suberect, pedicel ca. 4 mm; *sepals* oblong, slightly elliptic, ca. 24 × 7.8 mm, free, ecarinate, entire, symmetric, glabrous on the abaxial face and sparsely lepidote on the adaxial face; *petals* unknown. **Fruits** cylindrical-fusiform, suberect, 35–37 mm long; *seeds* not seen.

Distribution:—This species occurs in the region of Vaupés, Colombia.

Taxonomic and nomenclatural notes:—The type specimen of this species consists of an individual in immature fruits and an incomplete inflorescence. Thus, the measurement of the total size, size of the inflorescence and rachis and the number of flowers are not exact. Also, only the sepals (within the floral traits) are known about this species. In this way, it was not possible to verify the real placement of this taxon,



even presenting some characteristics of the genus *Werauhia* (such as the flowers/fruits secund and geographical distribution). Thus, we kept this taxon in *Vriesea*.

Etymology:—The specific epithet “*vexillata*” probably refers to the shape of the inflorescence, flag-like.

Representative Specimens Examined:—Only known by the type specimen.

4.7 *Vriesea wurdackii* L.B.Sm. (1968: 83). Type:—VENEZUELA. Amazonas: terrestrial, locally frequent in scrub forest on granite dome on right bank of Rio Siapa just below Raudal Gallineta (about 110 river km from mouth), 600–700 m alt., 21 Aug 1959, *Wurdack & Adderley 43569* (holotype US!, isotype NY!). (Fig. 19)

Description:—**Plant** epilithic, flowering 80–130 cm high. **Leaves** forming an infundibuliform rosette; *sheaths* 8–10 × 4.5 cm, lepidote on both faces, denser toward the base; *blades* linear, triangular toward the apex, ca. 80 × 32–45 cm long, apex acute-acuminate, lepidote on both faces, denser on the abaxial face. **Inflorescence** simple, racemose, ca. 25-flowered, ca. 120 cm long at anthesis, lax, erect; *peduncle* erect, 50–65 cm long and 6.5–9 mm in diameter, glabrous; *peduncle bracts* erect, slightly imbricate to imbricate, apex acuminate-caudate, 50–90 mm long, lepidote, denser on the abaxial face; *rachis* sinuous, ca. 50 cm long and 4–5 mm in diameter, glabrous, dark, bearing 1–2 sterile bracts at the apex. **Floral bracts** ovate, acute, 40–55 × 23–25 mm, ecarinate, cartaceous, brittle, slightly short than the sepals, lepidote on both faces, denser in the adaxial face. **Flowers** secund, 15–25 mm apart, distichous, suberect, pedicel ca. 4 mm; *sepals* oblong, slightly elliptic, obtuse, ca. 30 × 10 mm, free, carinate on the apex, entire, symmetric, glabrous; *petals* unknown. **Fruits** cylindric-fusiform,

suberect to erect, ca. 35 mm long; *seeds* ca. 12 mm, apical coma ca. 0.1 mm or absent, basal coma ca. 9 mm.

Distribution:—This species only occurs in Amazonas, Venezuela, between 350–700 m of elevation.

Taxonomic and nomenclatural notes:—Although this taxon has some characters of *Werauhia* (such as the short apical coma of the seeds and secund flowers), no other feature indicate the placement in this genus. We did not observe, in the material examined, diagnostic characters such as petals, gynoecium and androecium. Thus, we kept this taxon in *Vriesea*. *V. wurdackii* is characterized by the dense presence of trichomes in the surface of the leaf apex margins.

Etymology:—The specific epithet “*wurdackii*” refers to the type collector, John Wurdack (1921–1998).

Representative Specimens Examined:—VENEZUELA. Amazonas: Atabapo, Salto Yureba, Cerro Yureba, lower Ventuari. Hard, igneous rock banks of river and waterfall, patches of soil along river, and adjacente forest. Ca. 4°03’N 66°01’W, elev. 350 m., fl. pass., 15–16 Mar 1985, *Liesner 18728* (US).

5. *Werauhia* J.R.Grant (1995a: 28)

This genus occurs mainly in Central America, including the West Indies, extending to Ecuador in the west and Bolivia in the south. Encompasses 95 species (Gouda *et al.* [cont. updated] including the species treated in the present work



5.1 *Werauhia fibrosa* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa. *comb nov.* (Fig. 20)

Basionym:—*Vriesea fibrosa* L.B.Sm. (1957: 315). **Type:**—VENEZUELA.

Amazonas: Cerro Sipapo (Paraque), frequent along open banks of lower Cano Negro, 25 Dec 1948, *Maguire & Politi 27912* (lectotype US! [**hic designatus**], isolectotype NY! [**hic designatus**]).

Description:—**Plant** terrestrial in sand substrate, with straight fibers at the base of the rosette, flowering 60–65 cm high. **Leaves** 10–20 in number, forming an utriculate (graminoid) rosette; *sheaths* ovate-triangular, 4.5–6 × 3–4 cm, densely lepidote on both faces; *blades* narrowly-linear, 21–37 × 0.6–0.8 mm, apex acute-acuminate. **Inflorescence** simple, racemose, 5–7-flowered, 45–55 cm long at anthesis, lax, erect; *peduncle* erect, 35–40 cm long and 4–4.7 mm in diameter, glabrous; *peduncle bracts* erect, non-imbricate, elliptic, 30–45 × 13–14 mm, lepidote on adaxial face; *rachis* geniculate, ca. 8 cm long and 3.2–3.9 mm in diameter, with no sterile bracts. **Floral bracts** oblong-rounded, apex rounded, ca. 20 × 20 mm, slightly carinate at the apex, much shorter than the sepals, bearing a yellowish mucilage, lepidote on the adaxial face. **Flowers** secund, ca. 35 mm, 12–18 mm apart, distichous, suberect, pedicel ca. 7.5 mm; *sepals* narrowly-ovate, 23–25 × 12 mm, free, slightly carinate at the apex, entire, symmetric, lepidote on the border of the abaxial face, the adaxial face with gland-like indument; *petals* narrowly-elliptic, ca. 32 × 10 mm, free; *petal appendages* ca. 5.5 mm, adnate at the base of the petals by 3 mm, entire, with free part spatulate, dactyloid with one finger; *stamens* at the same level of the petals (*in sicco*); *filaments* ca. 15 mm, adnate by 1.7 mm; *anthers* ca. 6 × 1.9 mm; *ovary* oblong, ca. 10 × 6 mm; *style* ca. 20 mm; *stigma* cupulate. **Fruit** unknown.

Distribution:—This species occurs as terrestrial in sand, in the Amazonas region, Venezuela, ca. 1,400 m of elevation.

Taxonomic and nomenclatural notes:—Despite the lack of information and of specimens, we observed the stigma type (cupulate) in the type specimen (*Maguire & Politi 27912*) (Fig. 20C). *Werauhia* is the unique genus of Tillandsioideae with this type of stigma (Grant 1995a, Barfuss *et al.* 2016). On the other hand, *Vriesea* has stigma convolute-bladed, the main distinguishing feature between these two genera. In addition, we observed the presence of petal appendages dactyloid (one-fingered) (Fig. 20D). Eventually, *W. fibrosa* has the geographical distribution similar with other *Werauhia* species (northern South America), leading us to propose the combination in this genus.

This species is closely related to *Werauhia graminifolia* (Mez & Werckl.) J.R.Grant, mainly by the rosette (graminoid) and the by shape of inflorescence. Smith (1957) did not designate the herbarium of the type material. Thus, we elected the GH herbarium as lectotype and the US as isolectotype (according the Shenzhen code, Turland *et al.* 2018, Art. 9.3, see Art.7, Note 2, Ex. 13)

Etymology:—The specific epithet “*fibrosa*” refers to the fibers at the base of the rosette.

Representative Specimens Examined:—VENEZUELA. Amazonas, Cerro Sipapo (Paráque), 1 Jan 1949, *Maguire & Politi 28108* (US, NY).

5.2 *Werauhia swartzii* (Baker) Kessous & A.F.Costa, *comb. nov.* (Fig. 21)

Basionym:—*Tillandsia swartzii* Baker (1888: 12). **Type:**—JAMAICA. Without exact locality. *Swartz s.n.* (holotype BM923958! photo GH!, isotype S-R-10050!).



≡ *Vriesea swartzii* (Baker) Mez (1935: 400).

= *Tillandsia paniculata* Sw. ex Baker (1888: 12). *nom. illeg. et nud. pro syn.*

Description:—**Plant** terrestrial in limestone, flowering ca. 1.3 m high. **Leaves** ca. 25 in number, forming an infundibuliform rosette; *sheaths* oblong-obovate, 11–16 × 7.5–10 cm, densely lepidote on both faces; *blades* linear-oblong, triangular toward the apex, 35–51 × 4–5 cm, apex acute-acuminate green, sparsely lepidote on both faces.

Inflorescence compound, once-branched, 20-flowered, ca. 70–110 cm long at anthesis, lax, erect; *primary bracts* deciduous in some branches, lanceolate (lower ones) to narrowly-ovate (upper ones), ca. 70 × 8.5 mm (lower ones) and ca. 15 × 5 mm (upper ones), glabrescent to sparsely lepidote on both faces; *branches* 10–12 (including the terminal one), 10–30 cm, forming an internal angle of 30–70°, bearing 2–6 flowers; *peduncle* erect, ca. 30 cm, long and 6.5–8 mm in diameter, glabrous; *peduncle bracts* suberect to erect, non-imbricate, lanceolate, ca. 10 × 1.2 cm long, glabrescent to sparsely lepidote; *secondary peduncle* 16–20 cm long, ca. 2 mm in diameter, slightly pendent, with sterile bracts; *rachis* slightly sinuose, ca. 70 cm and 4–7 mm in diameter, glabrous; *secondary rachis* sinuous, 5–12 cm long and 1.5 mm in diameter, bearing a sterile bract. **Floral bracts** ovate, obtuse, 10–10.5 × 6–7 mm, ecarinate, much shorter than the sepals, lepidote on both sides. **Flowers** downwardly secund, 27–32 mm, 10–15 mm apart, distichous, suberect, pedicel inconspicuous, 2–3 mm; *sepals* oblong-elliptic, 16–17 × 4.5–6.2 mm, free, ecarinate, entire, symmetric, glabrous; *petals* lanceolate-oblong, ca. 35 × 10 mm off-white to smoky-cream, each with a purplish strip in center, free; *petal appendages* ca. 5 × 2 mm, adnate at the base of petals by 4.4 mm, entire, dactyloid (with one finger), with free part rounded (except the finger); *stamens* at the same level of the corolla, filaments ca. 23 mm long, completely complanate, free (?), *anthers* dorsi-basifixed, ca. 7 × 1 mm, erect, incurved; *ovary*

conical, ca. 6.2×3.5 mm; *style* ca. 23 mm; *stigma* cupulate, exceeding the anthers.

Fruits fusiform, suberect ca. 2.3 cm; *seeds* not seen.

Distribution:—This species occurs as terrestrial in northern Jamaica, ca. 500 m of elevation.

Taxonomic and nomenclatural notes:—The flowers secund and downward-faced observed in this taxon, are often observed in compound *Werauhia*, such as *W. gigantea* (Mart. ex Schult. f.) J.R.Grant (1995: 31) and *W. sanguinolenta* (Linden ex Cogn. & Marchal) J.R.Grant (1995: 35), but are also present in some species of *Vriesea*. Despite these characteristics in both genera, *W. swartzii* has petal appendages dactyloid (one-fingered) (Fig. 21C), stigma cupulated (Fig. 21D), and free petals (both characteristics not observed in *Vriesea*). In addition, this taxon is restricted to Jamaica, included in West Indies, one of the centers of diversity of *Werauhia* (Grant 1995a). In this way, we propose the combination of this taxon in *Werauhia*. The name *Tillandsia paniculata* Sw. ex Baker is a *nomen nudum* and *pro synonymo*, not previously described and just cited as synonym in Baker (1888) (such as Art. 38 of the Shenzhen code, Turland *et al.* 2018). Furthermore, this is an illegitimate name due to the previous homonymous *Tillandsia paniculata* (L.) L. (1762: 410) (such as Art. 53 of the Shenzhen code, Turland *et al.* 2018).

Etymology:—The specific epithet “*swartzii*” refers to the type collector, Olof Swartz (1760–1818).

Representative Specimens Examined:—JAMAICA: St. Ann; Jamaica; on road to Grier Mount, Mt. Diablo, 24 Mar 1967, fl., *Read 1850* (US); Trelawny, on limestone ridge above the Donkey trail, 1 mile N of Burnt Hill intersection. 26 May 1960, fl. pass., *Read 1920* (US).



Excluded name

Vriesea alta (Baker) É. Morren ex Mez (1896: 617). (Fig. 22)

Basionym:—*Tillandsia alta* Baker (1889: 226). **Type:**—PANAMA. Chiriqui, imported by Van Houtte in 1879. Flowered in 1885 (holotype: K (unpublished Morren iconographie at Kew libraries, previously cited in Versieux 2010, photo: LG?, GH!).

Taxonomic and nomenclatural notes:—Morren was the first to cite the name “*Tillandsia (Vriesia) alta*” in his unpublished iconography located in the Kew libraries (Gouda *et al.* [cont. updated]). Posteriorly, Baker (1889) did not recognize the name *Vriesea* as a genus and treats this taxon as *Tillandsia alta* Baker, citing as synonym *Vriesea alta* É. Morren. Mez (1934) positioned this taxon as a synonym of *Vriesea paniculata* (L.) Mez (= *Tillandsia paniculata* (L.) L.), in *Vriesea* subg. *Alcantarea*. This synonym is not followed in Smith & Downs (1977). We found in GH herbarium, a photo (by L.B. Smith) of a specimen (associated with Morren, Fig. 22C) based on three complete flowers, probably the material used for the Morren’s plate. Grant (1995a) elevated *Alcantarea* to genus ranking and excluded *V. alta* from *Alcantarea* (É. Morren ex Mez) Harms (1929: 802). Versieux & Wanderley (2010) presented the holotype (É. Morren plate, in Kew) and discussed the possible affinity with the *A. extensa* group. This taxon has inflorescence compound, distichous, flowers with long and petals strongly recurved, stamens radial and exserted and apparently, stigma conduplicated. This set of characteristics could lead us to position this taxon in *Alcantarea* (with petal appendages and apical coma of the seeds developed, occurring in eastern Brazil) or *Tillandsia* subg. *Pseudoalcantarea* (C. Presl) Pinzón & Barfuss (2016: 42) (with petals without appendages and seeds with short or absent apical coma, occurring from

Mexico to Nicaragua). However there are no specimens other than that found in Liège to verify these characters. In addition to the lack of complete descriptions, we cannot place this taxon in *Vriesea*, mainly by the floral morphology, petals long and strongly recurved (banana-like), morphology observed in *Alcantarea*, while *Vriesea* has flowers tubular, campanulate or rarely urceolate and petals with apex from straight to recurved. Thus, we could consider three cases: 1) This taxon belongs to *Pseudoalcantarea*, expanding slightly the southern boundary of the genus; 2) This taxon belongs *Alcantarea*, expanding abruptly the northern boundary of the genus (So far is Bahia, Brazil) or; 3) This taxon has been described based on misleading of localities, which may have happened in cultivation of the Liège Botanical Garden, that is the most probably. In this way, we propose here the exclusion of the name *Vriesea alta* due to the lack of information necessary for the placement in any of these genera and morphological characteristics divergent from those present in *Vriesea*.

Discussion

Stigma morphology vs. other characters

Stigma types are one important character for delimiting genera in Bromeliaceae (Brown & Gilmartin 1984), especially in Tillandsioideae (Brown & Gilmartin 1988, Barfuss *et al.* 2016). Brown & Gilmartin (1989) described the type of stigma of about 400 Bromeliaceae species, citing the conduplicate-spiral as the most common and a unique type within monocotyledons.

Here, we observed a fine line between the simple-erect morphology in the treated taxa. This case is cited by Brown & Gilmartin (1984) who mentioned the origin



of the stigma conduplicate-spiral from the simple-erect (expansion, conduplication and subsequent twisting of the lobes). Posteriorly, Brown & Gilmartin (1988) demonstrate the lobe conduplication and spiraling occurring early in development, whereas lobes twist at intermediate stages, which is probably autapomorphic for the family.

Barfuss *et al.* (2016), splitted from *Mezobromelia* the group with stigma conduplicate-spiral (*Gregbrownia* W.Till & Barfuss [2016: 40]), remaining only species with stigma simple-erect. However, Brown & Gilmartin (1989) mentioned the presence of stigma conduplicate-spiral in *Mezobromelia* (eg. *M. bicolor* L.B.Sm. [1935: 151], the type of the genus). On the other hand, in the case of *Cipuropsis* (simple-erect *sensu* Barfuss *et al.* 2016), when observe the stigma type of *Cipuropsis amicornum* Gouda (2017: 77), we noticed a slightly twist, as mentioned by the author.

Thus, we believe that in the case of some species of *Cipuropsis* and *Mezobromelia*, mainly treated here, occur an intermediate type between these two types of stigma, thus hindering the delimitation of these genera based only on this character.

In addition, observe this character in herborized specimens can be an issue for taxonomists (Brown & Gilmartin 1984), which is not always available. Therefore, the use of other diagnostic characters in addition to the geographical distribution for generic delimitation is an escape to generic delimitation. Thus, here we seek to explore the greater number of available diagnostic characters to perform the new combinations.

Despite the overlap of some of these characteristics present in *Vriesea* (focus of the present work and together with *Tillandsia*, the largest morphological range), the combination of characters, such as petal colors, seed appendage, stamen position, shape of the petal appendage and geographical distribution, may be useful to infer the actual placement of these species.

***Cipuroopsis-Mezobromelia* complex**

The species of the “mesomorphic Andean *Vriesea*” (according Barfuss *et al.* (2016), here combined in *Cipuroopsis*, emerged nested with *Mezobromelia*, forming the *Cipuroopsis-Mezobromelia* clade (Fig. S1). However, the authors do not sampled *C. subandina* Ule (1907: 149), type of the genus and at that time, the only species described. Gomes-da-Silva & Souza-Chies (2017) found similar conclusions, with this group emerging in a clade with *Mezobromelia*. Kessous *et al.* (2019) also verified the position of *V. zamorensis* as sister group of *Mezobromelia*, with high support. In addition, virtually all morphological diagnostic characters of these genera overlap (except, especially, by the flowers usually spirally inserted and inflorescence composed by denser fascicles in *Mezobromelia*). Barfuss *et al.* (2016) kept these two names, revalidating *Cipuroopsis*. On the other hand, Christenhusz *et al.* (2018) combined for *Cipuroopsis* all of species of *Mezobromelia* (except for *M. pleiosticha* (Griseb.) Utley & H.Luther [1991:270]) based on previous studies (Barfuss *et al.* 2005, Givnish *et al.* 2011, Evans *et al.* 2015). However, in none of these works is included *C. subandina*, as well no *Mezobromelia* is nested with the “Andean *Vriesea*”. In addition, these authors did not use any morphological statement for the proposed combinations.

Thus, we also considered *Mezobromelia* as a valid genus and we made combinations for this genus when appropriate in its morphology.

Two different lineages: *Cipuropsidinae* and *Vrieseinae*

Recent surveys indicate that *Cipuropsidinae* + *Tillandsieae* clade and the *Vrieseinae* clade diverged at about 10 Ma, mainly due to marine Miocene marine transgressions in South America (Kessous *et al.* 2019). Also, the *Vrieseinae* subtribe



(which includes *Vriesea s.s.*) originated in the Brazilian Shield, while Cipunropsidinae (which includes *Cipunropsis*, the “Andean *Vriesea*”, *Mezobromelia* and *Werauhia*) originated in the Andes, indicating that these groups had distinct biogeographical and evolutionary histories (Kessous *et al.* 2019). Historically, *Cipunropsis* was morphologically associated with *Vriesea* mainly by the presence of petal appendages. However, we observed characters, as in the case of the stigma type (from simple-erect to slightly twisted), which morphologically associate *Cipunropsis* to *Tillandsia* (which may also have the presence of these appendages).

Although some of these “extra-Brazilian Shield” species are not included in *Vriesea*, there are species that are morphologically included into *stricto sensu* group (with stigma convolute-blade and seeds with conspicuous apical coma) present in northern South America, transition between Andes and Amazon and in the West Indies. These kind of disjunctions are usual in Bromeliaceae, also observed in other genera of other subfamilies, as in the case of *Neoregelia* L.B.Sm. subg. *Neoregelia*, endemic of the eastern Brazil with a species in Aragua, Venezuela (*N. cathcartii* C.F.Reed & Read [1981: 59], same region of *Vriesea laxa* Mez [1896: 578]).

Finally, the combinations proposed here aim to suit these taxa to other genera owing to the evolutionary, biogeographic and taxonomic senses.

Conclusion

In order to assist the new re-circumscription of *Vriesea* and adjust the placement of the “incertae sedis” species, we proposed here 13 new combinations, one revalidation and one excluded name. In addition, the nomenclatural revision led us to re-describe 17

species (some of them poorly known in the literature) and propose five lectotypifications. Further studies on phylogenetics, morphometrics and taxonomy are needed to corroborate our new rearrangements.

Acknowledgements

The authors thank the Harvard University (HUH Travel grant-2019) and Smithsonian Institution (Cuatrecasas Grant-2019) for the travel grants; the curators of the visited herbaria; to Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES for the PhD grant awarded to IMK, and CNPq for AFC for productivity grant research (process #305704/2018-4), and financial support (process #478345/2013-5); Professor Jorge Fontella Pereira and Nílber Gonçalves da Silva for the nomenclatural assistance and; the Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro for the support.

**Literature cited**

- André, E.F. (1889) *Bromeliaceae Andreanae. Description et histoire des Broméliacées récoltées dans la Colombie, l'Ecuador et le Venezuela*. Librairie Agricole, Paris, 118 pp., 40 pl.
- Baker, J.G. (1888) A synopsis of Tillandsieae. *Journal of Botany, British and Foreign* 26: 39–50.
- Baker, J.G. (1889) *Handbook of the Bromeliaceae*. G. Bell & Sons, London, 244 pp.
<http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.51681>
- 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* 279 (1): 1–97.
- 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: 337–351.
<http://dx.doi.org/10.3732/ajb.92.2.337>
- Beer, J.G. (1856 '1857') *Die Familie der Bromeliaceen. Nach ihrem habituellen Charakter bearbeitet mit besonderer Berücksichtigung der Ananassa*. Tendler & Co., Vienna, 272 pp.
<http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.15461>
- 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 bromeliaceous stigmas. *In*: Leins O., Tucker, S.C. & Endress, P.K. (eds.). *Aspects of floral development*. Lubrecht & Cramer Ltd., Berlin-Stuttgart, pp. 191–204.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. (1989) Stigma types in Bromeliaceae-A systematic survey. *Systematic Botany* 14(1): 110–132.
- Christenhusz, M.J.M., Fay, M.F. & Byng, J.W. (2018) The Global Flora. Vol. 4: Special Edition, GLOVAP Nomenclature Part 1. *Plant Gateway Ltd., Bradford, United Kingdom*.
- 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: 338–352. doi: <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-13-00070.1>
- Evans, T.M., Jabaily, R.S., de Faria, A.P.G., de 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.
- 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, 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. (2011) Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* 98(5): 872–895.
- Givnish, T.J. (2017) A New World of plants. *Science* 358: 1535–1536.
- Givnish, T.J., Zuluaga, A., Spalink, D., Gomez, M.S., Lam, V.K.Y., Saarela, J.M., Sass, C., Iles, W.J.D., Lima de Sousa, D.J., Leebens-Mack, J., Pires, J.C., Zomlefer, W.B., Gandolfo, M.A., Davis, J.I., Stevenson, D.W., dePamphilis, C.,



- Specht, C.D., Graham, S.W., Barrett, C.F. & Ane, C. (2018) Monocot plastid phylogenomics, timeline, net rates of species diversification, the power of multi-gene analyse and a functional model for the origin of monocots. *American Journal of Botany* 105: 1888–1910.
- Gleason, H.A. (1931) Botanical results of the Tyler-Duida Expedition (Continued). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 58(5): 465–506.
- Gomes-da-Silva, J. & Costa, A.F. (2013) An updated overview of taxonomy and phylogenetic history of Tillandsioideae genera (Bromeliaceae: Poales). *Global Journal of Botanical Science* 1: 1–8.
- Gomes-da-Silva, J. & Souza-Chies, T.T. (2018) What actually is *Vriesea*? A total evidence approach in a polyphyletic genus of Tillandsioideae (Bromeliaceae, Poales). *Cladistics* 34(2): 181–199.
- Gouda, E. J. (1987) *Flora of the Guianas: Phanerogams. 189. Bromeliaceae subfamily Tillandsioideae* (No. 3). Koeltz Scientific Books.
- Gouda, E.J., Butcher, D. & Gouda, C.S. (cont. updated) *Encyclopaedia of Bromeliads, Version 3*. Available from: <http://encyclopedia.florapix.nl/> (accessed: 20 Jun 2019).
- Gouda, E.J. (2017) A new species of *Cipuroopsis*, and some remarks about this recently resurrected genus. *Journal of the Bromeliad Society* 66: 75–86.
- Grant, J.R. (1992) *Vriesea lutheriana*, a new species with tripinnate inflorescence from Costa Rica. *Journal of the Bromeliad Society* 42(3): 114–117.
- Grant, J.R. (1995a) Bromelienstudien. The resurrection of *Alcantarea* and *Werauhia*, a new genus. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 91: 1–57.
- Grant, J.R. (1995b) New combinations and new taxa in the Bromeliaceae. *Phytologia* 79: 254–256.

- Grisebach, A.H.R. (1864) Über die von Fendler in Venezuela gesammelten Bromeliaceen. *Nachrichten von der Königl. Gesellschaft der Wissenschaften und der Georg Augusts Universität zu Göttingen* Nr. 1: 1–21.
- Harms, H. (1929) Bromeliaceae novae III. *Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem* 10: 784–805.
- <http://dx.doi.org/10.2307/3994800>
- Harms, H. (1930) Bromeliaceae. In: Engler, A. & Prantl, K. (Eds.) *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigsten Arten, insbesondere den Nutzpflanzen*, ed. 2. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig, pp. 65–169.
- Harms, H. (1935) Bromeliaceae Novae V. *Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem* 12: 529–539. <https://www.jstor.org/stable/3994848>
- Jussieu, A.L. (1789) *Genera Plantarum secundum ordines naturales disposita, juxta methodum in horto regionis parisiensis exarata*. Herissant, Paris, 498 pp.
- Kessous I.M., Neves B., Couto D.R., Paixão-Souza B., Pederneiras L.C., Moura R.L., Barfuss M.H.J., Salgueiro F. & Costa A.F. (2019) Historical biogeography of a Brazilian lineage of Tillandsioideae (subtribe Vrieseinae, Bromeliaceae): the Paranaean Sea hypothesized as the main vicariant event. *Botanical Journal of the Linnean Society* XX: 1–17. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz038>
- Lindley, J. (1843) *Vriesia psittacina*, Parrot flowered *Vriesia*. Edwards's Botanical Register 29: 10–11
- Linnaeus, C. (1753) *Species Plantarum*. Laurentius Salvius, Stockholm, 1200 pp.
- Luther, H.E. & Norton, K.F. (2009) A new *Vriesea* species from Northern Peru. *Journal of the Bromeliad Society* 59(5): 204–206.
- Luther, H.E., & Norton, K.F. (2010) A new grey *Vriesea* from Northern Peru. *Journal of the Bromeliad Society* 60(2): 53–56.



- Luther, H.E., & Norton, K.F. (2011) *Vriesea skotakii*, a new ornamental bromeliad from Panama. *Journal of the Bromeliad Society* 61(5): 53–56.
- Machado, T.M., Loiseau, O., Paris, M., Weigand, A., Versieux, L;M., Stehmann, J.R., Lexer, C., & Salamin, N. (2019) Systematics of *Vriesea* (Bromeliaceae): phylogenetic relationships based on nuclear gene and partial plastome sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* XX, 1–19.
<https://academic.oup.com/botlinnean/advance-article-abstract/doi/10.1093/botlinnean/boz102/5686180>
- Mez, C. C. (1894–1895) Bromeliaceae. In: von Martius, C.F.P (Ed.) *Flora brasiliensis*, vol. 3 (3). R. Oldenbourg, Munich, Vien & Leipzig, pp. 511–674.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.454>
- Mez, C.C. (1896) Bromeliaceae. In: de Candolle, C. (Ed.) *Monographiae phanerogamarum*. Vol 9. Masson & Cie, Paris, pp. i–lxxvii, 1–990. Available from: <http://www.biodiversitylibrary.org/item/145130> (accessed 12 August 2019)
- Mez, C.C. (1919) XVII - Additamenta Monographica. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis* 16: 65–79.
- Mez, C.C. (1935) Bromeliaceae. In: Engler, A. (Ed.) *Das Pflanzenreich*. Vol. 4. W. Engelmann, Leipzig, pp. 362–667. Available from: <http://www.biodiversitylibrary.org/item/56490> (accessed 12 August 2019).
- Morren, É. (1875) Notice sur le *Vriesea platzmanni* sp. nov. ou *Vriesea* de M. Julius Platzmann. *Belgique Horticole* 25: 349–351.
- Radford, A.E. (1986) *Fundamentals of Plant Systematics*. New York: Harper & Row, Publ. Inc., pp. 498.

- Rauh, W. (1976). Neue *Vriesea*-Arten aus Peru und Ecuador. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 16: 19–22.
- Reed, C.F. & Read, R.W. (1981) Two New Species of Bromeliads from Venezuela. *Journal of the Bromeliad Society* 31: 59–61.
- Ruiz, H.L., & Pavon, J.V. (1802) *Flora peruviana, et chilensis, sive descriptiones, et icones plantarum peruvianarum, et chilensium, secundum systema linnaeanum digestae, cum characteribus plurium generum evulgatorum reformatis*. Tomus 3. Madrid, Typis Gabrielis de Sancha, pp. 95.
- Scharf, U. & Gouda, E.J. (2008) Bringing Bromeliaceae back to homeland botany. *Journal of the Bromeliad Society* 58: 123–129.
- Smith, L.B. (1931) Bromeliaceae in H. A. Gleason. The Tyler-Duida-Expedition. *Bull. Torrey Bot. Club* 58: 337–341.
- Smith, L.B. (1935) Studies in the Bromeliaceae - VI. *Contr. Gray Herb.* 106: 147–220.
- Smith, L.B. (1946) Bromeliaceae In Schultes, R. W. *Plantae Austro-Americanae-III*. *Bot. Mus. Leafl.* 12: 118–122.
- Smith, L.B. (1948) Bromeliáceas notables de Colombia - IV. *Caldasia* 5: 1–15.
- Smith, L.B. (1953) Notes on Bromeliaceae - I. *Phytologia* 4: 213–221.
- Smith, L.B. (1955) Notes on Bromeliaceae -VI. *Phytologia* 5: 281–288.
- Smith, L.B. (1955) Bromeliaceae. In: Schultes, R.E. *Plantae Colombianae XIII*. *Bot. Mus. Leafl.* 17: 67–77.
- Smith, L.B. (1957) Bromeliaceae. In: Maguire B. *The Botany of the Guiana Highland – Part II*. *Mem. New York Bot. Gard.* 9: 283–318.
- Smith, L.B. (1963) *Vriesea soderstromii*. *Bull. Bromeliad Soc.* 13: 52–53.
- Smith, L.B. (1967) Smith, L.B. (1967) Notes on Bromeliaceae -XXVI. *Phytologia* 15: 163–200.



- Smith, L.B. (1968) Notes on Bromeliaceae - XXVIII. *Phytologia* 16: 459–463.
- Smith, L.B. (1969) Bromeliaceae. *In: Maguire B. Botany of the Guayana Highland – Part VIII. Mem. New York Bot. Gard.* 18: 29–32.
- Smith, L.B. (1970) Notes on Bromeliaceae - XXXI. *Phytologia* 20: 121–183.
- Smith, L.B. & Read R.W. (1977) Notes on Bromeliaceae -XXXIX. *Phytologia* 38: 135–148.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. (1974) Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *In: Rogerson, C.T. (ed.) Flora Neotropica. Monograph no. 14. Part 1. Hafner Press, New York, pp. 1–662.*
- Smith, L.B. & Downs, R.J. (1977) Tillandsioideae (Bromeliaceae). *In: Rogerson, C.T. (ed.) Flora Neotropica. Monograph no. 14. Part 2. Hafner Press, New York, pp. 661–1492.*
- Spencer, M.A. & Smith, L.B. (1993) *Racinaea*, a new genus of Bromeliaceae (Tillandsioideae). *Phytologia* 74: 151–160.
- Stearn, W.T. (1973) *Botanical Latin*, ed. 2. London: David & Charles Newton Abbot, pp. 566.
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J. & Smith G.F. (eds.). (2018) International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile* 159. Glasshütten: Koeltz Botanical Books.
- Ule, E. (1906) II. Beiträge zur Flora der Hylaea nach den Sammlungen von Ule's Amazonas-Expedition. *Verhandlungen des Botanischen Vereins für die Provinz Brandenburg* 48: 117–208.

- Versieux, L.M. & Wanderley, M.D.G.L. (2010) Delimitation of the *Alcantarea extensa* complex (Bromeliaceae) and a new species from Espírito Santo, Brazil. *Rodriguésia* 61(3): 421–429.
- Wittmack, L. (1890) Plantae Lehmannianae in Guatemala, Costarica, Columbia, Ecuador etc. collectae. Bromeliaceae. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 11: 52–71.
- Wright, C.H. (1871) Flora Cubana. *Anales de la Academia de Ciencias Médicas, Físicas y Naturales de la Habana* 8: 48–56.
<https://www.biodiversitylibrary.org/page/14603136#page/65/mode/1up>

FIGURES ON THE NEXT PAGE

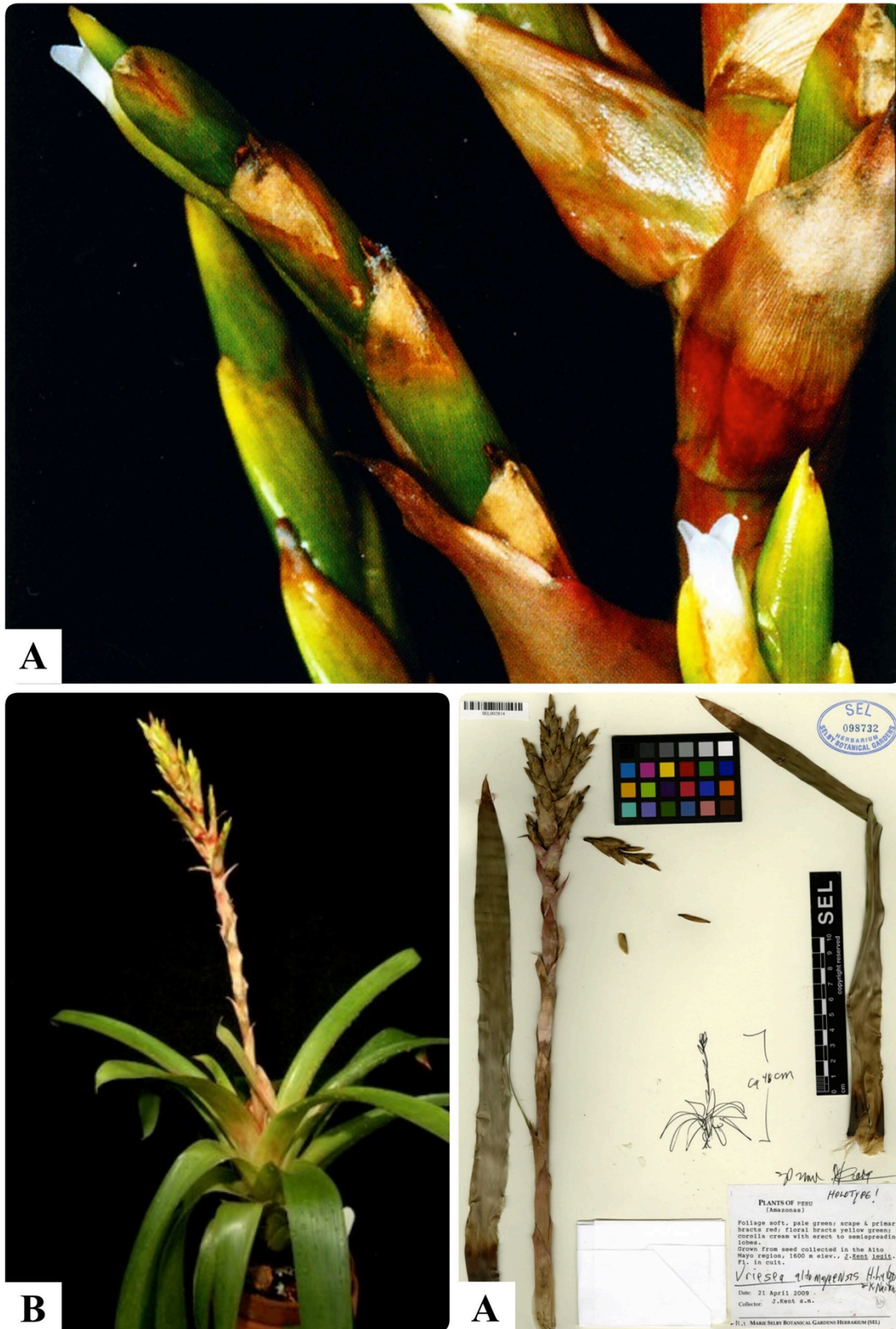


FIGURE 1. *Cipuropsis altomayoensis* (H.Luther & K.Norton) Kessous & A.F.Costa. A. Detail of the inflorescence and flower (Luther & Norton 2009: 205). B. Overall habit (Luther & Norton 2009: 204). C. Holotype, *J. Kent s.n.* (SEL098732).

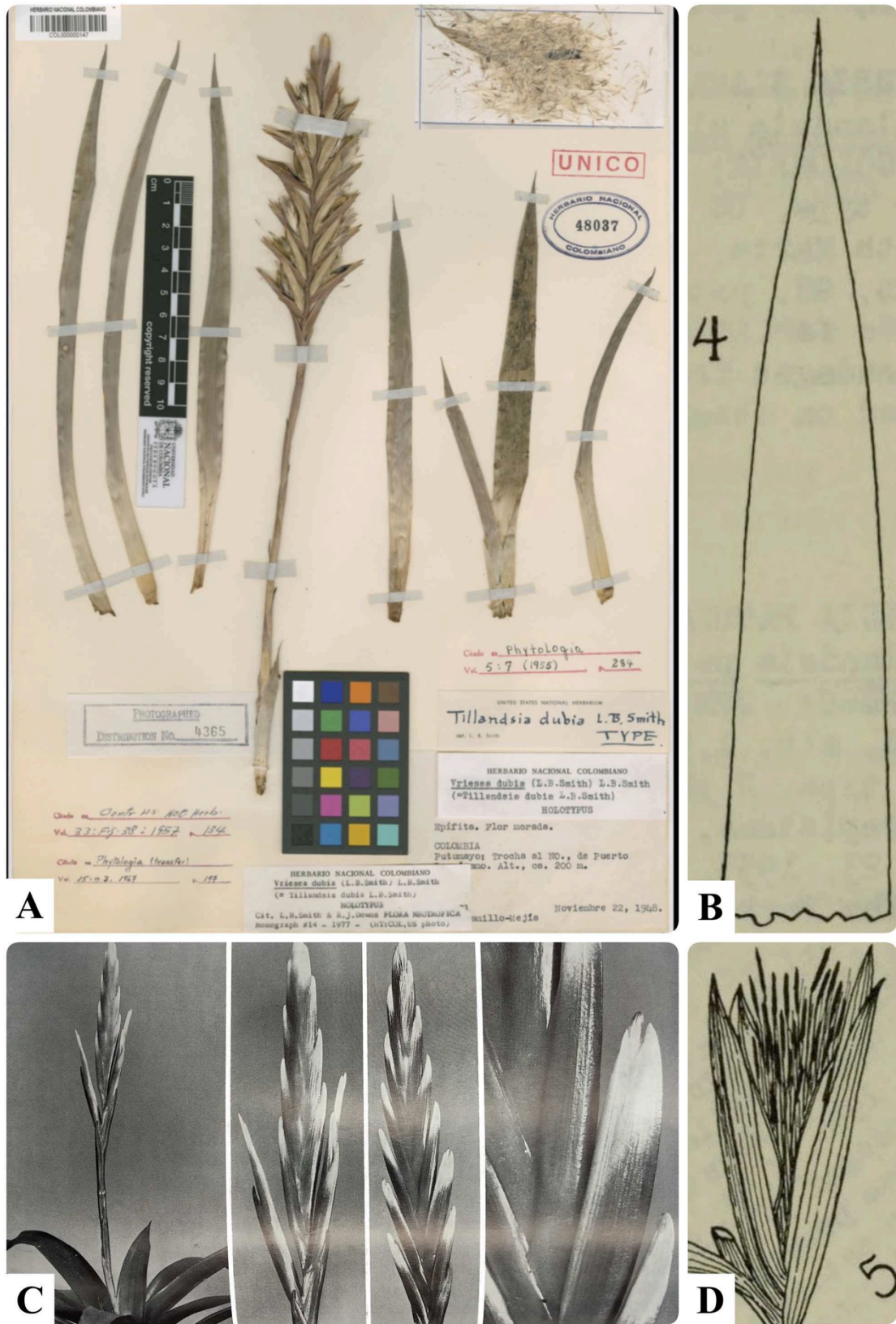
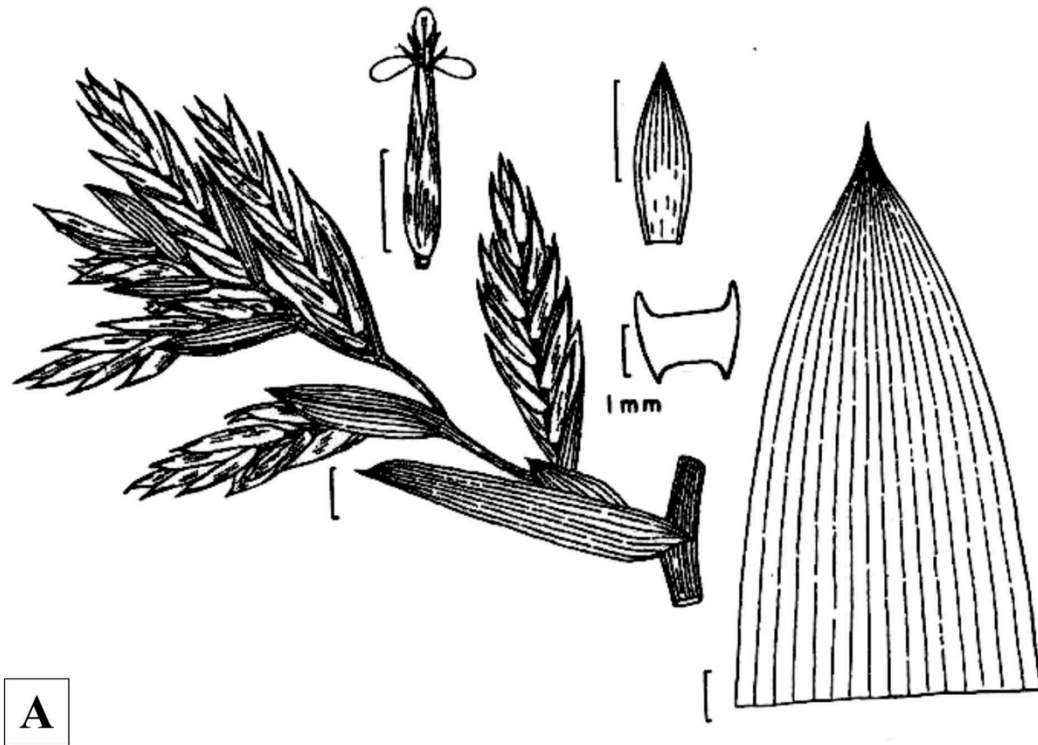


FIGURE 2. *Cipuropsis dubia* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa. **A.** Holotype *Jaramillo-Mejia* 571 (COL). **B.** Blade (*Phytologia* 5: 287. 1955). **C.** Plate of *V. alborubrobracteata* Rauh (*Trop. Subtrop. Pflanzenw.* 16: 22. 1976). **D.** Fruit and seeds (*Phytologia* 5: 287. 1955).



A



B



C

FIGURE 3. *Cipuropsis elata* (Baker) Kessous & A.F.Costa, **A.** Skecth of the flower, inflorescencem sepal, section of rhachis and blade apex (Smith & Downs 1977: 1096). **B.** Lectotype [hic designatus], *Purdie s.n.* (K322035). **C.** Isotype of *Tillandsia exaltata* Mez, *Lehmann XXV* (US).



FIGURE 4. *Cipuroopsis hodgei* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa. Holotype, Hodge 6867 (GH), Lyman Smith's drawing on the bottom of the specimen (Smith & Downs 1977: 1096).

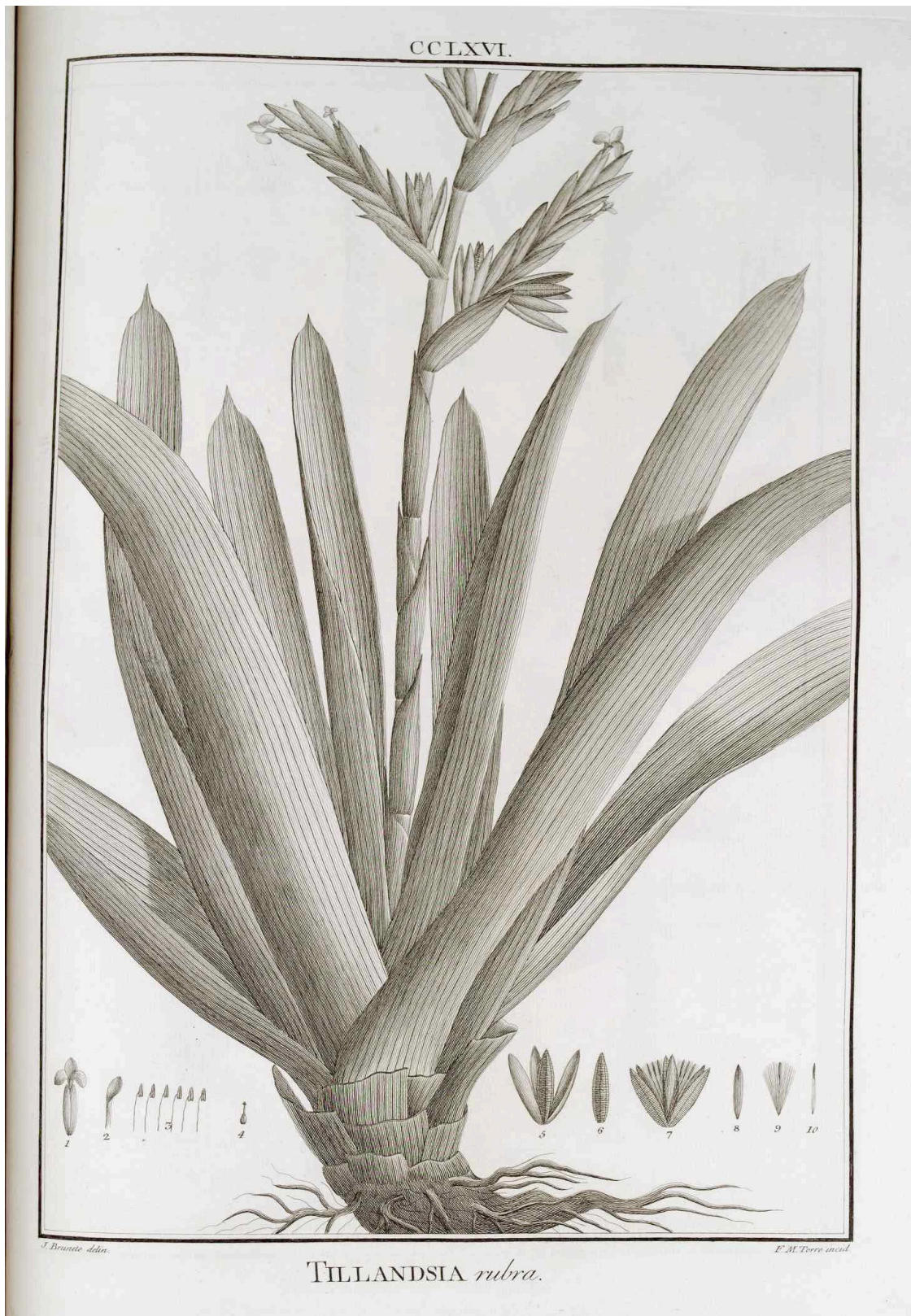
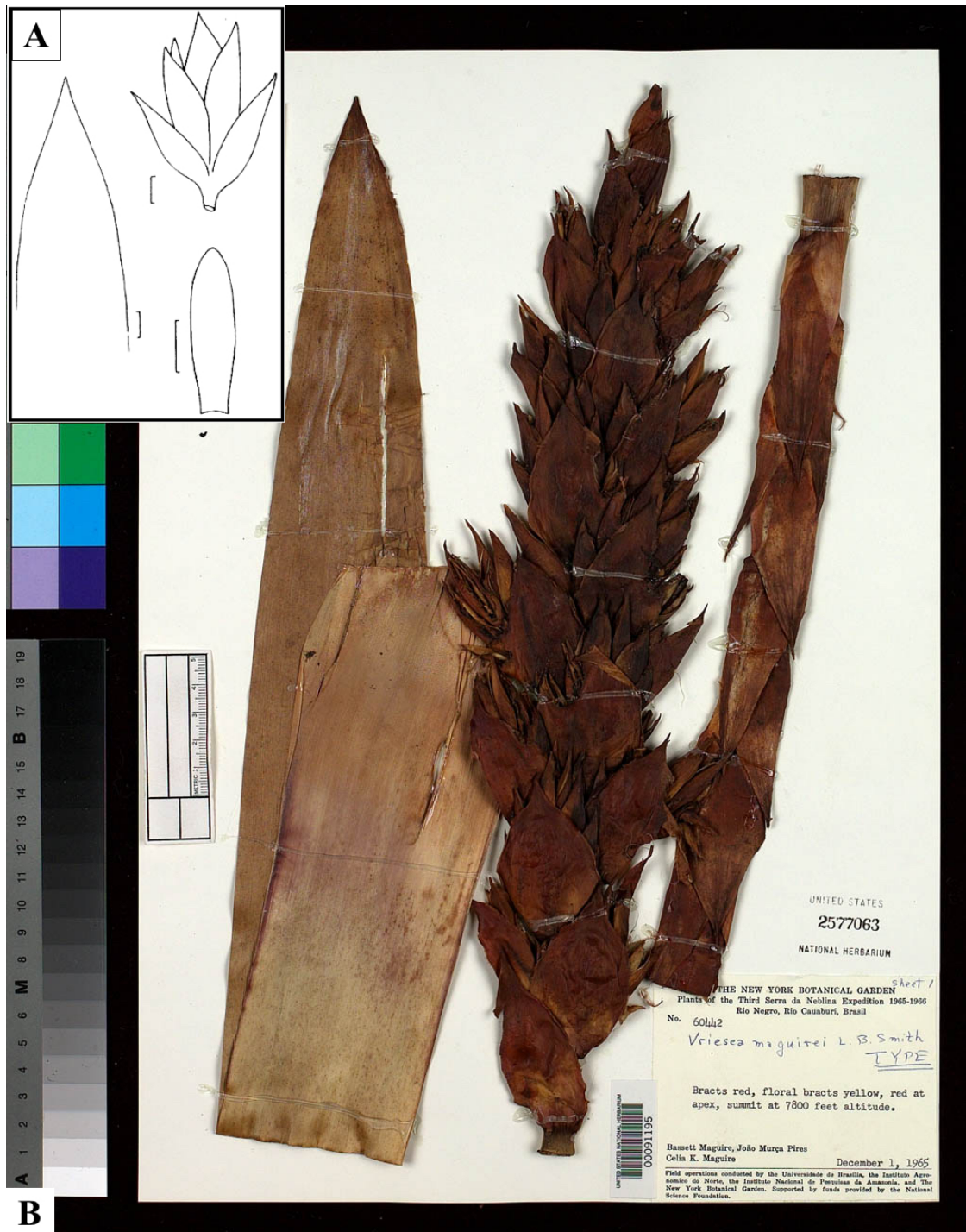


FIGURE 5. *Cipuroopsis rubra* (Ruiz & Pav.) Kessous & A.F.Costa. Original plate of the protolog (Ruiz & Pavon 1802, Fl. Peruv. 3: pl. 266.).



FIGURE 6. *Cipuropsis zamorensis* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa. Holotype, Scolnik 1500 (NY).



B
FIGURE 7. *Mezobromelia maguirei* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa. **A.** Lyman Smith's drawing (Smith & Downs 1977: 1100). **B.** Holotype *Maguire, Pires & Maguire 60442* (US).



FIGURE 8. *Mezobromelia rubrobracteata* (Rauh) Kessous & A.F.Costa. **A.** Holotype, Rauh 37412 (HEID). **B.** Live specimen (Photo: W. Rauh, 1979 BSI, V29(5): 213).



FIGURE 9. *Tillandsia duidae* L.B.Sm. **A.** Holotype *Tate* 437 (NY). **B.** Sketch of the flower, petal, pistil and stamens (Lyman Smith's drawing), *Tate* 437 (GH).



FIGURE 10. *Tillandsia kentii* (H.Luther & K.Norton) Kessous & A.F.Costa. **A.** Isotype, *Kent s.n.* (SEL098547). **B.** Detail of the inflorescence (Photo: Peter Tristam, bromeliad australia). **C.** Overall specimen (Photo: Peter Tristam, bromeliad australia). **D.** Detail of the flower (Photo: Peter Tristam, bromeliad australia).



Figure 7. *Vriesea lutheriana*, habit, from the collection of C. Skotak. The exceptional length of the scape of this new species and the intense orange color of the floral bracts are shown clearly.

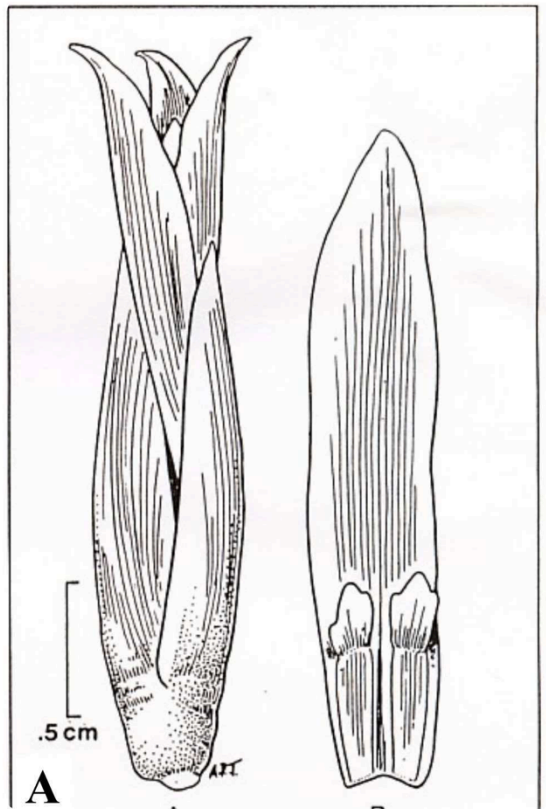


FIGURE 11. *Tillandsia lutheriana* (J.R.Grant) Kessous & A.F.Costa. **A.** Isotype, J.R. Grant 91-01475 (SEL). **B.** Habit (Grant 1992:117). **C.** Habit and detail of inflorescence (Grant 1992: 115). **D.** Detail of the flower and the petal (Grant 1992: 116).

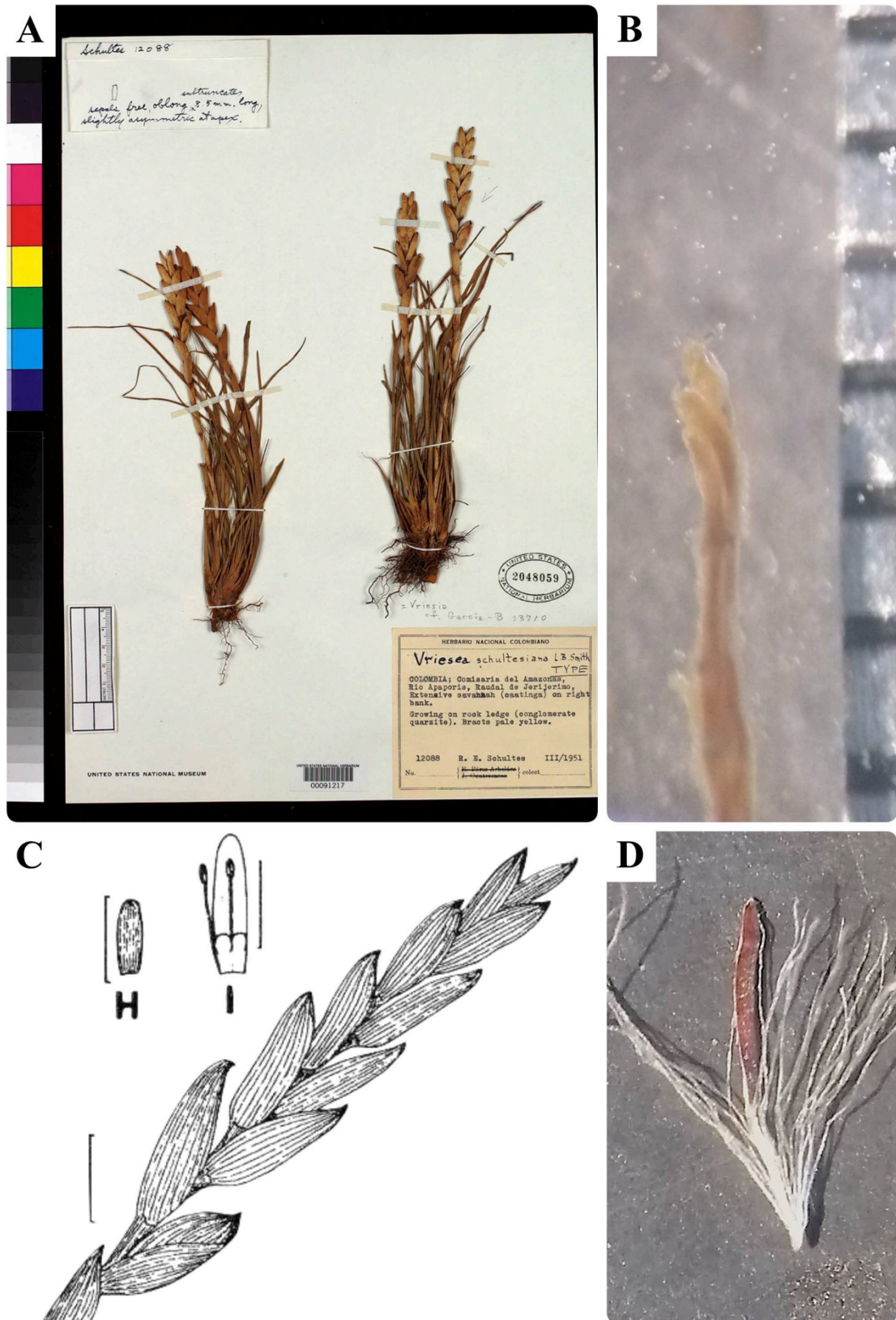


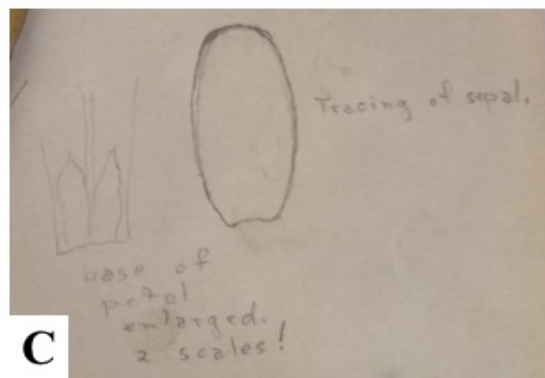
FIGURE 12. *Tillandsia schultesiana* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa. **A.** Holotype, Schultes 12088 (US). **B.** Detail of the stigma (Photo: I.M. Kessous). **C.** Sketch of the sepal, petal and inflorescence (Smith & Downs 1977: 1120). **D.** Seed (Photo: I.M. Kessous).



A



B



C

FIGURE 13. *Vriesea dissitiflora* (C.H.Wright) Mez. **A.** Lectotype [hic designatus] *Wright 3276* (K). **B.** Petals of the isolectotype [hic designatus], *Wright 3276* (GH) (Photo: I.M.Kessous). **C.** Sketch of the petal appendages and the sepal (Lyman Smith's drawing), *Wright 3276* (GH) (Photo: I.M.Kessous).



FIGURE 14. *Vriesea mitoura* L.B.Sm. A. Holotype, *Silva & Brazão* 60945 (US). B. Detail of the stamen, ovary and petal appendage, *Silva & Brazão* 60945 (US), (Photo and sketch by I.M. Kessous).

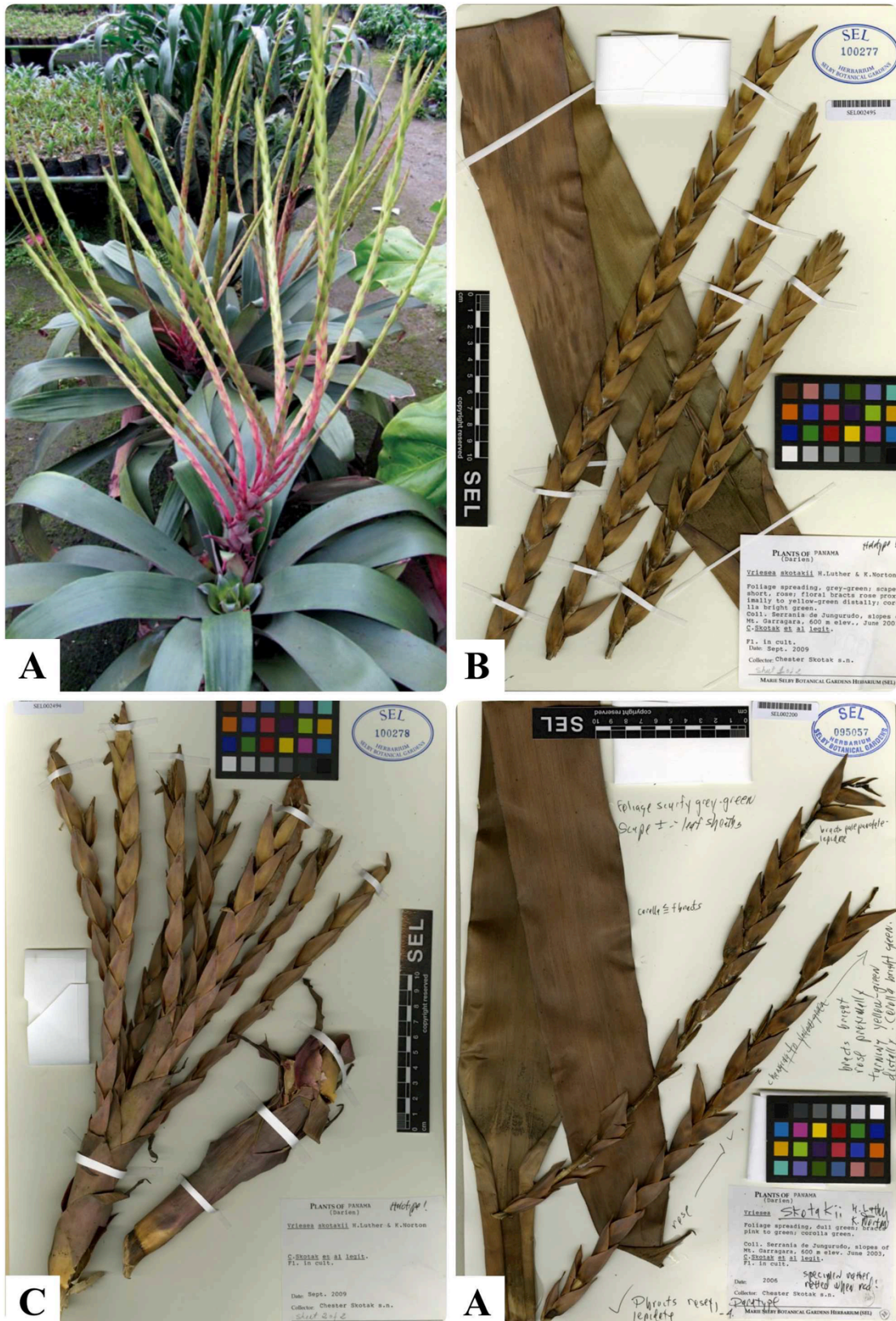


FIGURE 15. *Vriesea skotakii* H.Luther & K.Norton. **A.** Live specimen (Luther & Norton 2011:223). **B.** and **C.** Holotype, *Chester Skotak s.n.* (SEL100277, 100278). **D.** Paratype, *Chester Skotak s.n.* (SEL095057).



FIGURE 16. *Vriesea socialis* L.B.Sm. Holotype, Schultes 5826-A (GH).



FIGURE 17. *Vriesea sulcata* L.B.Sm. Holotype, Maguire 35374 (NY).



FIGURE 18. *Vriesea vexillata* L.B.Sm. Holotype, *Schultes & Cabrera 19443* (US).
 Drawing of Smith & Downs (1977:1169) on the bottom of the specimen.



FIGURE 19. *Vriesea wurdackii* L.B.Sm. Holotype, Wurdack & Adderley 43569 (US).

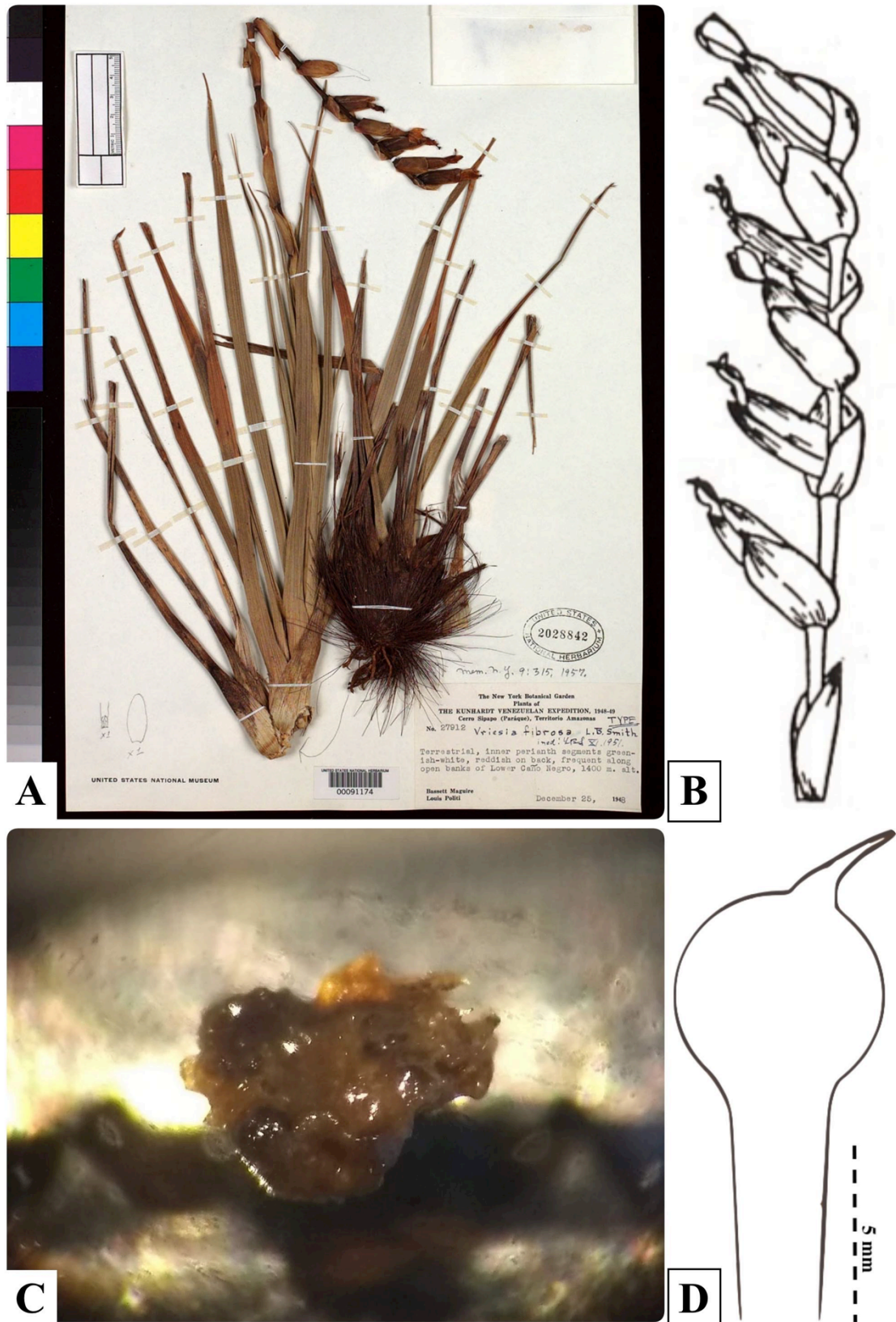


FIGURE 20. *Werauhia fibrosa* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa. **A.** Holotype Maguire & Politi 27912 (US). **B.** Detail of the inflorescence (adopted from Smith, 1957). **C.** Stigma cupulate (photo: I.M. Kessous). **D.** Sketch of the petal appendage (I.M. Kessous).



FIGURE 21. *Werauhia swartzii* (Baker) Kessous & A.F.Costa. **A.** Isotype, Swartz sn (S). **B.** Live specimen (Photo: United States National Herbarium). **C.** Petal appendages (Photo and sketch by I.M.Kessous). **D.** Stigma (Photo: I.M. Kessous).

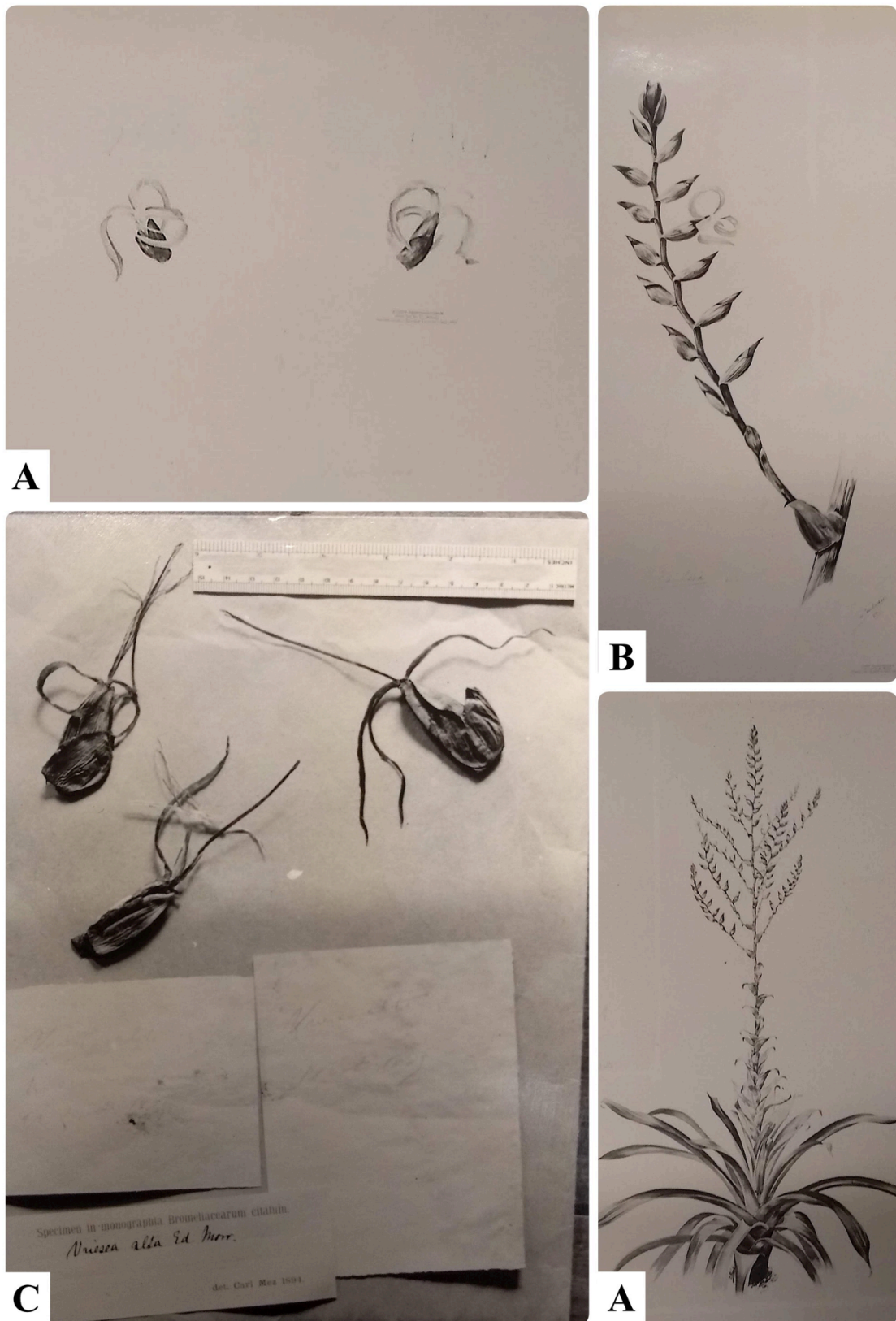


FIGURE 22. *Vriesea alta* (Baker) É.Morren ex Mez. **A.** Flowers. **B.** Detail of the inflorescence. **C.** Specimen in LG herbarium, *Morren s.n.* **D.** Habit. (Photos: Lyman Smith in Gray Herbarium).

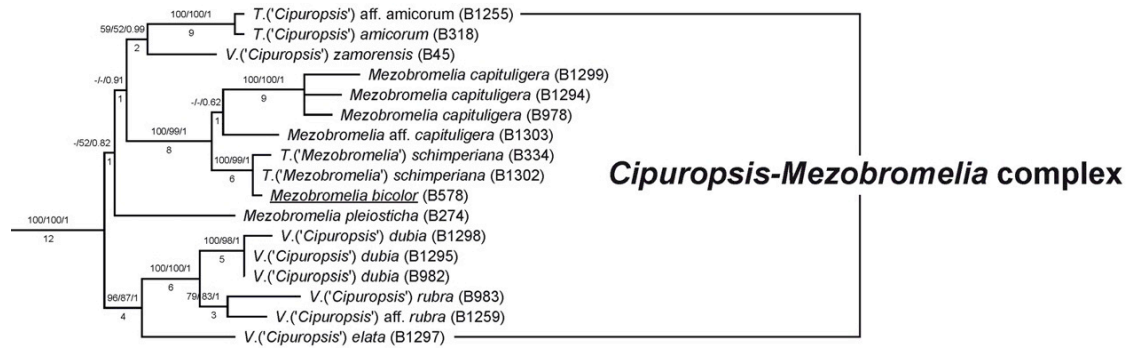
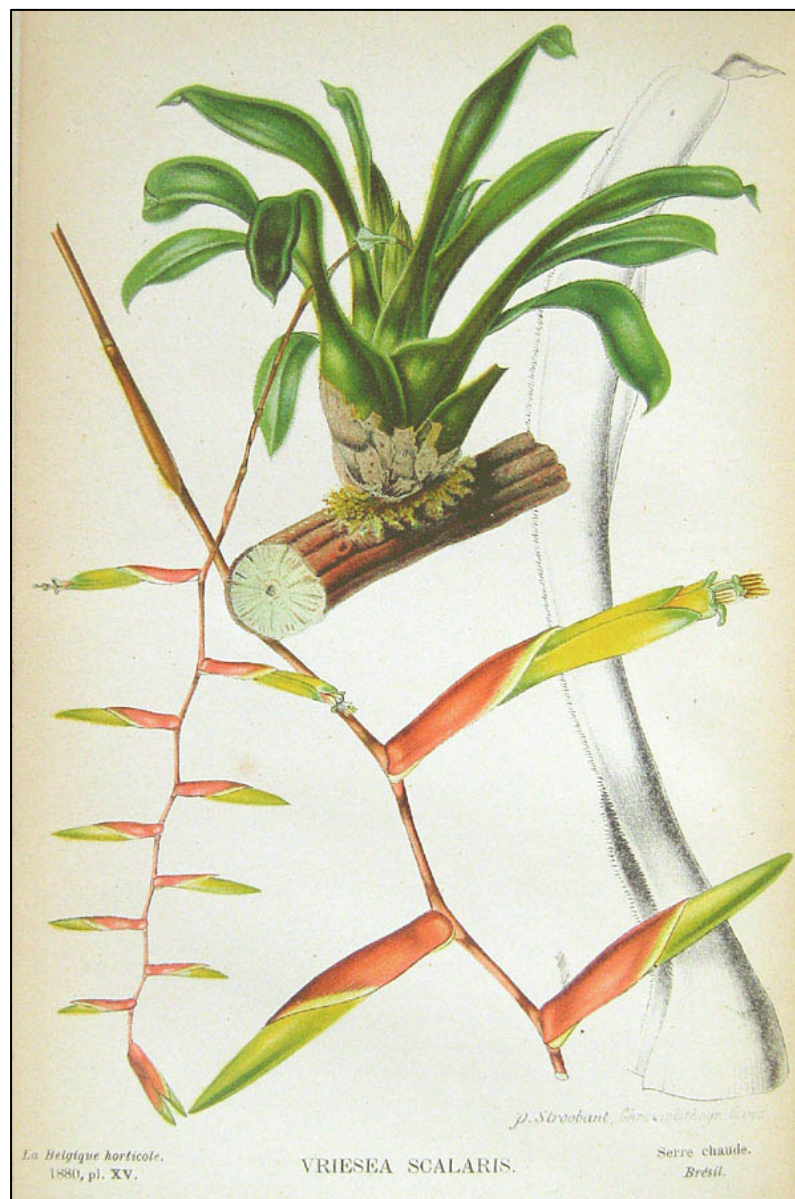


FIGURE S1. *Cipuropsis-Mezobromelia* complex (figure adapted from Barfuss *et al.* 2016, p.22).

Sinopse e recircunscrição de *Vriesea* Lindl. (Tillandsioideae, Bromeliaceae)

Igor Musauer Kessous, Ricardo Loyola de Moura, Jason R. Grant, Matheus Guimarães Cardoso Nogueira, Nílber Gonçalves da Silva, Beatriz Neves & Andrea Ferreira da Costa





Resumo

Vriesea é um dos gêneros mais diversos de Angiospermas na Mata Atlântica. Além deste centro de diversidade, algumas espécies também ocorrem em outras regiões da América do Sul, América Central e Caribe. Até o momento, cerca de metade das espécies do gênero foram tratadas em revisões taxonômicas. No entanto, as demais espécies não recebem tratamento desde a última monografia da família, na Flora Neotropica. Desta forma, compilamos em sinopse taxonômica as espécies tratadas em trabalhos já publicados adicionando o tratamento nomenclatural das demais espécies não revisadas até o momento. Foi realizado extenso trabalho de campo no Brasil e o levantamento bibliográfico de todos os binômios associados ao gênero. Foram consultados 57 herbários, por meio de visitas presenciais ou virtuais *online*. O código de Shenzhen foi consultado durante todo o processo de produção de novidades nomenclaturais. Aqui propusemos uma nova recircunscrição do gênero *Vriesea*, o qual passa a incluir 205 espécies. Apresentamos também mudanças nomenclaturais (31 tipificações, 9 sinonimizações e uma espécie nova), um histórico taxonômico com os novos avanços na taxonomia do gênero e duas novas espécies.

Introdução

Vriesea Lindl. é o quarto maior gênero de Bromeliaceae, o segundo da subfamília Tillandsioideae em número de táxons específicos e infra-específicos (Gouda et al. cont. atual.) e apresenta expressiva diversidade morfológica. A maioria das espécies ocorre no Brasil, principalmente na Mata Atlântica, seu centro de diversidade e endemismo (Martinelli et al. 2008, Costa et al. 2014), sendo o quinto gênero mais diverso entre as angiospermas neste domínio (Stehmann et al. 2009). No Brasil, muitas espécies também apresentam ocorrência em áreas de Campos Rupestres no domínio dos Cerrados. Além de sua vasta ocorrência em território brasileiro, o gênero *Vriesea* possui disjunções em outros países da América do Sul, América Central e Caribe (Barfuss et al. 2016). A origem do gênero provavelmente ocorreu na Mata Atlântica, há cerca de 5 Ma (Kessous et al. 2019; Capítulo II), sendo as demais áreas de ocorrência colonizadas posteriormente.

Historicamente, *Vriesea* foi dividido em duas seções: *V.* sect. *Vriesea*, com flores de corolas tubulares geralmente amarelas, estames geralmente exsertos, antese diurna e polinização por beija-flores; e *V.* sect. *Xiphion* É.Morren ex Mez, com corolas campanuladas ou urceoladas, creme, amareladas ou com cores mais escuras, estames geralmente inclusos, com antese noturna e polinização por morcegos (Smith & Downs 1977; Costa et al. 2014).

O último grande tratamento do gênero foi realizado na Flora Neotropica (Smith & Downs 1977) e desde então, diversos realinhamentos taxonômicos foram publicados incluindo a segregação de *Alcantarea* (É.Morren ex Mez) Harms e *Werauhia* J.R.Grant, além da publicação de novas espécies (Gouda et al. cont. atual.). Algumas filogenias foram propostas para *Vriesea* no intuito de elucidar as relações com os demais gêneros da subfamília e o reconhecimento de grupos naturais dentro do gênero. Todas as hipóteses propostas com base em dados moleculares apontaram para o polifiletismo do gênero e das suas duas seções, e reconheceram a linhagem com espécies ocorrentes no Escudo Brasileiro como um grupo natural, o qual tem sido tratado como *Vriesea* s.s. uma vez que o tipo do gênero (*V. psittacina* (Hook.) Lindl.) emergiu nesta linhagem (Barfuss et al. 2005, 2016; Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017; Machado et al. 2019). Em ampla filogenia da subfamília Tillandsioideae, Barfuss et al. (2016) segregaram de *Vriesea* seis gêneros, sendo cinco destes referentes ao grupo *Vriesea* s.l. (*sensu* Smith & Downs 1977), em sua maioria extra-brasileiros e



um, que compõe as espécies rupícolas (em *inselbergs*) do leste brasileiro com estigma tubo-laciniado (*Stigmatodon* Leme, G.K.Br. & Barfuss). No entanto, Gomes-da-Silva & Souza-Chies (2017) não concordaram com as segregações realizadas por Barfuss et al. (2016), alegando problemas conceituais na filogenia apresentada por estes autores. Machado et al. (2019) utilizaram dados de sequenciamento de nova geração em ampla amostragem de *Vriesea* para inferir o relacionamento infragenérico e recuperaram diversos clados formados por espécies relacionadas morfológicamente. Em relação à sistemática infra-genérica, devido ao não monofiletismo das duas secções e de problemas nomenclaturais, Barfuss et al. (2016) sinonimizaram *V. sect. Xiphion* sob *Werauhia* J.R.Grant com base em sua interpretação de que o tipo da secção seria *V. gladioliflora* (H.Wendl.) Antoine (hoje *W. gladioliflora* (H.Wendl.) J.R.Grant).

Em função de sua grande diversidade morfológica e taxonômica, e a conseqüente dificuldade de tratar o gênero como um todo, grupos e complexos de espécies foram revisados quanto à sua taxonomia e nomenclatura. Costa et al. (2014, 2015) apresentaram, respectivamente, a história taxonômica e uma filogenia morfológica de *Vriesea*, chamando atenção para estes complexos e grupos de espécies morfológicamente relacionadas do gênero ocorrentes no Brasil. Dentre estes complexos podemos destacar: *Vriesea paraibica* Wawra (Costa et al. 2009), *V. minarum* L.B.Sm. (Versieux 2011), *V. corcovadensis* (Britten) Mez (Gomes-da-Silva & Costa 2011), *V. platynema* Gaudich. (Moura 2011; Moura & Costa 2014), *V. incurvata* Gaudich. (Neves et al. 2018) *V. procera* (Mart. ex Schult.f.) Wittm. (Uribe et al. no prelo), *V. ensiformis* (Vell.) Beer (Kessous 2016; Kessous & Costa 2017; Kessous et al. 2018a, b), *V. goniorachis* (Baker) Mez (Couto et al. subm., atualmente com todas as espécies incluídas em *Stigmatodon*) e *V. itatiaie* Wawra (Machado 2017), totalizando cerca de 110 espécies revistas, sendo 20 novas. Apesar do grande número de trabalhos, mais da metade dos táxons ainda não possui revisão desde a obra de Smith & Downs (1977).

O conhecimento sobre a morfologia e taxonomia das espécies de *Vriesea* vem crescendo ao longo das duas últimas décadas com o aumento de pesquisas relacionadas ao gênero em diversos aspectos, porém focadas principalmente linhagem brasileira. As espécies do centro de diversidade do norte da América do Sul, América Central e Caribe, até então incluídas em *Vriesea s.l.*, e que possuíam sua taxonomia pouco conhecida, foram revisadas resultando na transferência de 14 espécies para gêneros os *Cipuropis* Ule, *Mezobromelia* L.B.Sm., *Tillandsia* L. e *Werauhia*. Entretanto, apesar

de raras, ainda existem algumas espécies de *Vriesea s.s.* disjuntas nestas localidades. Uma vez que muitas delas ainda não foram amostradas nas filogenias, seu posicionamento foi inferido com base na morfologia, especialmente das estruturas florais (Capítulo III).

Após um extenso levantamento bibliográfico, trabalho de campo em ao longo da Mata Atlântica brasileira e dos Campos Rupestres no Cerrado, além de visitas à herbários nacionais e estrangeiros, propusemos uma sinopse voltada para a nomenclatura das espécies aceitas em *Vriesea*, bem como seus binômios subordinados. Aqui compilamos mudanças taxonômicas de trabalhos já publicados e adicionamos o tratamento nomenclatural das demais espécies não revisadas até o momento. Além disso, recircunscrevemos o gênero *Vriesea*, com base nas mudanças recentes, após o estudo de Barfuss et al. (2016) e o Capítulo III desta tese. Apresentamos também um histórico taxonômico com os novos avanços desde Costa et al. (2014) e uma nova interpretação para o posicionamento taxonômico de *V. sect. Xiphion*.

Métodos

No presente trabalho, todas as decisões nomenclaturais foram baseadas no nosso conhecimento do gênero *Vriesea*.

LEVANTAMENTO BIBLIOGRÁFICO E TRABALHO DE CAMPO

O levantamento bibliográfico inicial foi realizado nas principais monografias da família Bromeliaceae (Beer 1857; Baker 1889; Mez 1892-4; 1896, 1934-5; Smith & Downs 1977). Foram consultados os trabalhos recentes de revisão no gênero (Costa et al. 2009; Moura 2011; Versieux 2011; Gomes-da-Silva et al. 2012; Moura & Costa 2014; Uribe 2014, Kessous 2016; Machado 2017; Couto 2017; Kessous & Costa 2017; Kessous et al. 2018; Neves et al. 2018; Uribe et al. no prelo), bem como os protólogos, pranchas e materiais-tipo de todos os binômios subordinados às espécies em estudo. Publicações de novas espécies foram consultadas em Gouda et al. (cont. atual.) e através da Lista de espécies da Flora do Brasil e Flora do Brasil Online 2020 (BFG 2018). O trabalho de Moura (2011), citado na discussão das espécies de *Vriesea sect. Xiphion* com inflorescência simples está em fase de publicação. No entanto, as



novidades nomenclaturais e já foram tratadas aqui como válidas por questão de organização do presente capítulo em futura publicação.

TRATAMENTO TAXONÔMICO E NOMENCLATORIAL

Foram observados espécimes e tipos nomenclaturais de praticamente todas as espécies aqui tratadas. Foram visitados os herbários CEPEC, ESA, FURB, GH, HB, HBR, HUNI, HVASF, INPA, MBM, MBML, R, RB, RON, SP, UFP, UPCB, e US. Além disso, consultamos as coleções B, BHCB, BM, BR, C, CGE, EAC, F, FLOR, G, GB, GOET, HAL, HEID, HUEFS, HUFU, IPA, K, LE, LG, LZ, M, MG, MICH, MO, NY, P, S, SEL, SPF, UEC, UFRN, VEN, VIC, W, WU (siglas segundo Thiers et al. cont. atual.) por meio de bases de dados digitais disponibilizadas *online*. Foram utilizadas as plataformas dos próprios herbários além das principais plataformas de dados de espécimes, JSTOR <<https://plants.jstor.org/collection/>>, JABOT <jabot.jbrj.gov.br/> e SpeciesLink <splink.cria.org.br>. Além disso, foram realizadas expedições de campo entre os anos de 2016 e 2019 (Anexo 1), no intuito de ampliar o conhecimento sobre a morfologia do gênero, bem como sobre sua taxonomia e distribuição geográfica.

SINOPSE

Para a sinopse, foram propostos cabeçalhos nomenclaturais de todas as espécies e sinônimos a elas subordinados. Tipificações, sinonimizações e comentários nomenclaturais foram realizadas quando necessário. Tipos nomenclaturais são aqui apresentados com seus números de tombo e respectivos *barcodes* (quando existentes). O código de Shenzhen (Turland et al. 2018) foi consultado durante todo o tratamento nomenclatural. O cabeçalho nomenclatural de *Vriesea* foi baseado em Barfuss et al. (2016), com as modificações aqui propostas.

ESPÉCIE NOVA

O material coletado foi herborizado e acondicionado de acordo com a metodologia usual de trabalhos taxonômicos e depositado na coleção do Herbário R. Além das coletas, utilizamos para a descrição espécimes herborizados presentes nos herbários R e RB. A descrição do novo táxon aqui proposto seguiu a terminologia usual botânica e da família Bromeliaceae, conforme Smith & Downs (1977), Radford (1986) e Scharf & Gouda (2008). Foram descritos caracteres qualitativos e

quantitativos. As medidas das estruturas foram realizadas nas regiões de maior largura. Flores secas foram reidratadas para a complementação das descrições.

Resultados e Discussão

O gênero *Vriesea* é aqui circunscrito com ocorrência praticamente exclusiva no Escudo Brasileiro, com poucas disjunções no Caribe (*V. dissitiflora* (C.H.Wright) Mez, *V. macrostachya* (Bello) Mez e *V. platynema* var. *wrightii* (L.B.Sm.) L.B.Sm. e América Central (*V. skotakii* H.Luther & K.Norton), e algumas espécies presentes na Colômbia, Venezuela, Bolívia, Argentina, Paraguai, além da região Amazônica (incluindo o domínio brasileiro).

HISTÓRICO TAXONÔMICO E NOMENCLATORIAL: NOVOS AVANÇOS

O histórico taxonômico de *Vriesea* é complexo e marcado por equívocos taxonômicos e nomenclaturais principalmente devido ao tamanho e complexidade do gênero. Uma vez que Costa et al. (2014) discorreram detalhadamente à esse respeito, apresentamos aqui o histórico de forma resumida, adicionando as novidades ocorridas após esta publicação.

Na descrição de *Tillandsia psittacina* Hooker (1828), em *Curtis's Botanical Magazine*, citou a singularidade da cor de suas brácteas, flores e raque quando comparada às demais espécies do gênero *Tillandsia* descritas até aquele momento. O autor apresentou uma prancha bem detalhada quanto à morfologia deste táxon, ilustrando as pétalas com apêndices basais.

Posteriormente, Rafinesque (1838) na *Flora Telluriana*, descreveu *Hexalepis* diferenciando-o de *Tillandsia* pela presença de dois apêndices basais em cada pétala (ao todo seis apêndices). Na mesma obra designou a espécie de Hooker como tipo, *Hexalepis psittacina*.

Em *Edward's Botanical Register*, Lindley (1843) descreveu o gênero “*Vriesia*”, homenageando o Dr. Willem Hendrik de Vriese, professor de botânica de Amsterdã. Lindley reconheceu os problemas genéricos em Bromeliaceae, citando que *Tillandsia psittacina* [de Hooker] possuía apêndices petalares, padrão não observado nas demais espécies deste gênero. Além disso, comparou a espécie com *Tillandsia heliconioides* Kunth, em função da semelhança no hábito das duas plantas. Além disso, reconheceu que ainda existiam diferentes grupos atribuídos a este nome e um destes foi tratado como “*Vriesia*”. Na obra, também apresentou uma prancha detalhada da



espécie, desta vez com brácteas florais inteiramente vermelhas (na prancha de Hooker, *T. psittacina* possui brácteas florais vermelhas, amareladas em direção ao ápice). Logo depois, Gaudichaud-Beaupré (1846) publicou pranchas de espécies novas deste gênero: *V. conferta*, *V. platynema*, *V. gracilis*, *V. incurvata*, *V. recurvata* e *V. gigantea*.

Beer (1857) em *Die Familie der Bromeliaceen* sugeriu a correção da ortografia do gênero “*Vriesia*” para *Vriesea*, realizando novas combinações. Ao todo, contabilizou 16 espécies no gênero (Tabela 1).



Figura 1: Foto de Édouard Morren e um exemplar de *Vriesea imperialis* (= *Alcantarea imperialis*), na exposição do Herbário de Liège. Foto: Igor M. Kessous

Charles Jacques Édouard Morren (1833–1886) (Figura 1), entre 1870 e 1885, na revista *La Belgique Horticole*, descreveu 17 táxons de *Vriesea*, sempre associadas com pranchas em aquarela bem detalhadas de sua autoria ou de outros horticultores (como por exemplo, Platzmann). Além das publicações, Morren deixou algumas pranchas não publicadas que posteriormente serviram de tipo pra algumas espécies posteriormente descritas (e.g. *V. lubbersii* (Baker) Mez). Atualmente estas pranchas se encontram depositadas no Royal Botanic Gardens, Kew, na Inglaterra.

Baker (1889), em sua obra *Handbook of the Bromeliaceae*, além de suas publicações de 1887 e 1888, não reconheceu *Vriesea* como um gênero (como previamente tratado como seção por Grisebach (1864), e combinou todas as espécies para *Tillandsia* (*T.* subg. *Vriesea* (Lindl.) Baker) totalizando 79 espécies (Tabela 1).

Carl Christian Mez (1866–1944) foi o autor da família em três das principais grandes obras de botânica mundiais entre o fim do século XIX e meados do século XX. Sua monumental contribuição para a taxonomia da família permanece em sua maioria aceita até o presente. Mez (1894), na *Flora Brasiliensis*, voltou a reconhecer o gênero *Vriesea*, combinando os táxons descritos por Baker neste gênero além de descrever outras espécies e realizar sinonimizções, totalizando 61 espécies (Tabela 1). Logo depois, Mez (1896), na *Monographiae Phanerogamarum*, apresentou 84 espécies do

gênero (Tabela 1). Posteriormente, Mez (1934) em *Das Pflanzenreich* de Engler, também sinonimizou e revalidou táxons dentro de *Vriesea* totalizando 113 espécies.

Descrito em 1889 por André, o gênero *Thecophyllum* foi aceito por Mez, até a primeira década do século XX. Este gênero forneceu alguns basiônimos, principalmente para espécies de *Tillandsia* e *Guzmania* Ruiz & Pav. No entanto, Smith & Downs (1977) na *Flora Neotropica*, sinonimizaram *Thecophyllum* sob *Vriesea*, desta forma aumentando consideravelmente este último, que junto com novas descrições de espécies alcançou 249 espécies (Tabela 1). Até o momento, o inventário de Smith & Downs (1977) foi a obra que considerou o maior número de espécies de *Vriesea*. O botânico norte-americano Lyman Bradford Smith percorreu os principais herbários do mundo fotografando espécimes, principalmente

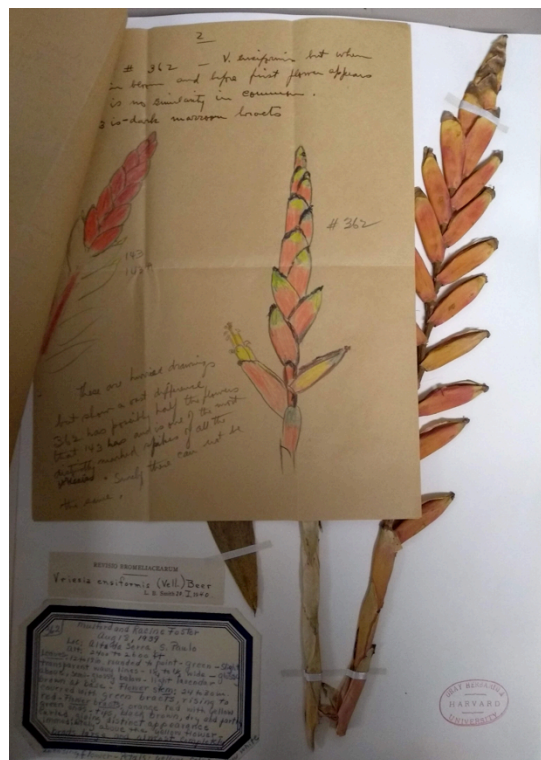


Figura 2: Espécime de *Vriesea ensiformis* var. *bicolor*, Foster 362 (parátipo GH) e uma carta endereçada à Lyman Smith. Na carta, o coletor aponta diferenças entre este táxon e a variedade típica. A variedade foi publicada quatro anos depois. Foto: Igor M. Kessous.

tipos nomenclaturais, distribuindo pelos herbários dos Estados Unidos (principalmente GH, US e F). Além disso, Smith possuía colaboradores em regiões-chave que lhe enviavam espécimes, fotos e desenhos, como é o caso do casal Mulford Foster e Racine Foster, que durante sua estadia no Brasil, enviaram à Smith muitos materiais com base nos quais muitas espécies novas foram descritas, ampliando enormemente seu conhecimento taxonômico. Cartas, fotos e desenhos trocadas entre eles estão disponíveis para consulta no Gray Herbarium (onde foi curador antes de se transferir para o Smithsonian Institution, em Washington, D.C.), em envelopes ou colados nas exsicatas (Figura 2). As fotos tiradas por Smith são datadas de antes da Segunda Guerra Mundial, principalmente da década de 1930, cujos negativos foram preservados no herbário US. Desta forma, informações sobre espécimes perdidos nesta guerra podem ser resgatadas a partir deste material.



Também associado à *Vriesea*, o gênero *Alcantarea* foi tratado como subgênero, foi elevado à gênero por Harms (1929) e retornou à posição de subgênero de *Vriesea* na *Flora Neotropica* (Smith & Downs 1977). Posteriormente, Grant (1995) revalidou *Alcantarea* reconhecendo características morfológicas únicas como o coma apical da semente longo e as pétalas longas e recurvadas, adicionando 10 espécies a este gênero (sendo oito novas combinações). Além disso, na mesma obra, Grant (1995) descreveu o gênero *Werauhia*, parcialmente associado a *Thecophyllum*, no entanto com inclusão de outras espécies de *Vriesea*, principalmente extra-brasileiras, totalizando 66 espécies.

Barfuss et al. (2016), na última revisão e filogenia da subfamília Tillandsioideae segregou cinco gêneros de *Vriesea*. Dentre eles revalidou *Cipuroopsis* (previamente descrito com apenas uma espécie) e descreveu *Stigmatodon*, *Goudaea* W. Till & Barfuss, *Jagrantia* W. Till & Barfuss, *Lutheria* W. Till & Barfuss e *Zizkaea* W. Till & Barfuss. Além disso, corroborou o posicionamento de *Werauhia* e *Alcantarea* como gêneros diferentes. O trabalho de Barfuss foi aceito na atual lista de espécies de Gouda et al. (cont. atual.), que incluem 226 espécies em *Vriesea* (Tabela 1).

Dentre os gêneros segregados, *Stigmatodon*, foi inicialmente descrito com 18 espécies, diferenciando-se de *Vriesea* principalmente pela morfologia do estigma (tipo tubo-laciniado), além do hábito epilítico (mais raramente observado nas espécies de *Vriesea*). No entanto, Couto et al. (subm.), através de uma nova análise filogenética, em função de forte suporte de ramos e similaridades na anatomia foliar e tipo de habitat, propuseram a combinação de outras oito espécies de *Vriesea*, com estigma do tipo lâmina-convoluta, em *Stigmatodon*, desta forma ampliando este gênero para 26 espécies.

No Capítulo III da presente tese, propusemos a transferência de 14 espécies de *Vriesea* para outros gêneros (*Cipuroopsis*, *Mezobromelia*, *Tillandsia* e *Werauhia*). Desta forma, além destas combinações, a adição da espécie nova aqui descrita, as sinonimizáveis, consideramos o gênero *Vriesea* com 205 espécies.

Tabela 1: Número de espécies descritas de *Vriesea* comparado às principais monografias da família Bromeliaceae.

Obra/ Monografia	Número de espécies
<i>Die Familie der Bromeliaceen</i> , Beer (1857)	16
<i>Handbook of the Bromeliaceae</i> , Baker (1889)	<i>Tillandsia</i> subg. <i>Vriesea</i> : 79
<i>Flora Brasiliensis</i> , Mez in Martius, Eichler & Urban, (1892–4)	61
<i>Monographiae Phanerogamarum</i> , Mez in DC (1896)	84
<i>Das Pflanzenreich</i> , Mez In Engler (1934–5)	113
<i>Flora Neotropica</i> , Smith & Downs (1977)	249
<i>Encyclopaedia of Bromeliads</i> , Gouda <i>et al.</i> (cont. atual.)	226
Presente trabalho	205

RECIRCUNSCRIÇÃO DE *VRIESEA* LINDL.

Vriesea Lindl., Edwards's Bot. Reg. 29: t. 10. 1843., *nom. cons.* TIPO: *Tillandsia psittacina* Hook., Bot. Mag. (Kew Mag.) 55, pl. 2841. 1828.

Vriesea sect. *Vriesea* ≡ *Hexalepis psittacina* (Hook.) Raf., Fl. Tellur. 4: 24. 1838.
≡ *Vriesea psittacina* (Hook.) Lindl., Edwards's Bot. Reg. 29: t. 10. 1843.

≡ *Hexalepis* Raf., Fl. Tellur. 4: 24. 1838., *nom. rej. vs. Vriesea* Lindl.

≡ *Tillandsia* sect. *Vriesea* (Lindl.) Griseb., Nachr. Königl. Ges. Wiss. Georg-Augusts-Univ., Nr. 1: 17. 1864.

≡ *Vriesea* [sem nível] *Psittacinae* Wawra, Itin. princ. S. Coburgi 1: 158, 170. 1883.
nom. inval.

≡ *Vriesea* sect. *Psittacinae* (Wawra) Wittm. in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. II.4: 57. 1888. *nom. inval.*

≡ *Tillandsia* subg. *Vriesea* (Lindl.) Baker in G. Nicholson, Ill. Dict. Gard., div. 7, 4: 42. 1887.

≡ *Tillandsia* sect. *Synandra* K. Koch, Index Seminum Hort. Bot. Berol., App. 4: 1, 5. 1873. TIPO: *Vriesea corallina* Regel [≡ *Vriesea platynema* Gaudich.], *syn. nov.*



≡*Vriesea* sect. *Xiphion* É.Morren ex Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 514. 1894. ≡*Tillandsia* [§] *Xiphion (Gladioliflorae)* É.Morren, Belgique Hort. 24: 291. 1874. ≡*Vriesea* [§] *Xiphion (Gladioliflorae)* É.Morren, Belgique Hort. 28: 257. 1878. TIPO: *Tillandsia jonghei* É.Morren [≡*Vriesea jonghei* (É.Morren) É.Morren], non *auct non* K.Koch. et non *T. gladioliflora* H.Wendl. [≡*Werauhia gladioliflora* (H. Wendl.) J.R.Grant], *syn. nov.*

≡*Vriesea* subg. *Euvriesea* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 513. 1894. *nom. inval.*

≡*Vriesea* sect. *Genuinae* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 513. 1894., *nom. inval.*

≡*Neovriesea* Britton ex Britton & P.Wilson, Sci. Surv. Porto Rico & Virgin Islands (Bot. Porto Rico) 5(1): 141. 1923. *nom. nov. pro Vriesea* Lindl., *nom. illeg.*

=*Vriesea* sect. *Platzmanniae* É.Morren, Belgique Hort. 25: 349. 1875. TIPO: *Vriesea platzmannii* É.Morren

=*Vriesea* sect. *Macrostachyae* Wawra, Itin. princ. S. Coburgi 1: 158, 170. 1883. *nom. inval.*

≡*Vriesea* [sem nível] *Macrostachyae* Wittm. in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. II.4: 57. 1888. *nom. inval.*

=*Vriesea* sect. *Brachystachyae* Wawra, Itin. princ. S. Coburgi 1: 158, 170. 1883. TIPO: *Vriesea carinata* Wawra

≡*Vriesea* [sem nível] *Brachystachyae* (Wawra) Wittm. in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. II.4: 58. 1888.

≡*Vriesea* sect. *Carinatae* Harms in Engl., Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 15a: 124. 1930. *nom. illeg.* TIPO: *Vriesea carinata* Wawra

=*Vriesea* sect. *Barilletianae* Harms in Engl., Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 15a: 124. 1930. TIPO: *Vriesea barilletii* É. Morren

=*Vriesea* sect. *Pardalinae* Harms in Engl., Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 15a: 124. 1930. TIPO: *Vriesea pardalina* Mez

=*Vriesea* sect. *Scalares* Harms in Engl., Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 15a: 124. 1930. TIPO: *Vriesea scalaris* É. Morren

Plantas geralmente epífitas ou rupícolas, raramente terrestres, ocorrendo em áreas abertas ou sombreadas, propagando-se por rizomas basais axilares ou raramente por estolões, variando de 15 cm (como no caso de *V. liliputiana* Leme) à ca. 2,5 m (como

no caso de *V. gigantea*) quando floridas. **Folhas** geralmente mesomórficas, raramente semi-xeromórficas, formando rosetas geralmente infundibuliformes (como *V. psittacina* (Hook.) Lindl.), levemente tubulares (como *V. stricta* L.B.Sm.) ou utriculosas (como *V. poenulata* (Baker) Mez); *bainhas* geralmente oblongas, ovadas, obovadas, elípticas, geralmente verdes alvacentas, castanhas ou em tons de roxo, por vezes maculadas ou com manchas irregulares, com indumento lepidoto presente; *lâminas* geralmente linear-oblongas, linear-triangulares ou linguladas, geralmente verdes, podendo alcançar tons de vináceos, por vezes em ambas as faces, geralmente com indumento lepidoto esparsos em ambas as faces, com ápice obtuso, agudo, arredondado, acuminado ou raramente longo-caudado. **Inflorescências** simples ou compostas, racemosas, complanadas ou não, laxas ou congestas, eretas, suberetas ou pêndulas; *pedúnculo da inflorescência* ereto, subereto ou pêndulo, geralmente glabro; brácteas do pedúnculo geralmente eretas ou suberetas, imbricadas ou não, ovadas, elípticas, oblongas ou triangulares, geralmente vermelhas, verdes, amarelas, laranja, estramíneas, sendo as inferiores muitas vezes semelhantes às folhas na forma e na cor; *raque* reta ou sinuosa, geralmente glabra, nas inflorescências simples aparente ou escondida sob as brácteas florais, e geralmente com a presença de brácteas estéreis no ápice; nas inflorescências compostas ramos polísticos subtendidos por brácteas primárias oblongas, ovadas, elípticas ou triangulares, frequentemente coloridas em tons de vermelho, por vezes esverdeadas; brácteas estéreis muitas vezes presentes no pedúnculos dos ramos; *raque dos ramos* reta, geniculada ou sinuosa, geralmente glabra, aparente ou escondida sob as brácteas florais, e geralmente com a presença de brácteas estéreis no ápice. **Brácteas florais** geralmente ovadas, elípticas, orbiculares, lanceoladas ou oblongas, com ápice geralmente agudo ou obtuso, carenadas no ápice, na base, inteiramente ou ecarenadas, involutas ou não, geralmente vermelhas, amarelas, laranja, verdes, em tons de roxo ou castanhas, por vezes maculadas, mais curtas, do mesmo comprimento ou mais longas que as sépalas, podendo secretar mucilagem ou substância oleaginosa, geralmente lepidota na face adaxial, ápice reto, incurvado ou recurvado, geralmente agudo ou obtuso. **Flores** dísticas ou polísticas (grupo *V. corcovadensis*), de suberetas a patentes (como *V. platynema*), secundas (raramente) ou não; *pedicelo* geralmente curto e robusto; *corola* tubular, campanulada, urceolada ou subcampanulada; *sépalas* geralmente oblongas, elípticas, lanceoladas ou obovadas, livres, geralmente verdes, brancas, vermelhas, amarelas ou verdes, carenadas ou não (por vezes carenadas em apenas duas das três sépalas, como no grupo



V. paraibica), inteiras, simétricas; *pétalas* lineares, obovadas ou estreito-oblongas, ápice reto, recurvado ou fortemente recurvado, amarelas, verdes, acastanhadas, vináceas ou raramente brancas, geralmente curto-conatas, raramente livres; *apêndices petalares* sempre presentes, adnatos à base das pétalas, inteiros ou denteados, com suas partes livres geralmente obtusas, agudas ou acuminadas, raramente irregulares; estames inclusos ou exsertos, posicionados abaixo, no mesmo nível ou acima do estigma; *filetes* geralmente complanados na base, curto-adnatos nas bases das pétalas; *anteras* dorsifixas, eretas ou suberetas; pólen sulcado, exina reticulada, com um sulco do complexo *sulcae type* (subtipo d); *ovário* súpero a semi-ífero, geralmente cônicos, cilíndricos ou ovados, angulares ou não; óvulos apendiculados, com placentação axial; *estilete* exserto ou incluso; *estigma* lâmina convoluta II. **Frutos** do tipo cápsula septicida, suberetos a patentes; *sementes* com coma basal desenvolvido e apical curto.

VRIESEA LINDL. NOM. CONS.

Antes da publicação do nome *Vriesea* (“*Vriesia*” Lindl.), Rafinesque (1838) publicou o gênero *Hexalepis*, referindo-se exatamente ao que se conhece atualmente como *Vriesea* (com *T. pisttacin* Hook. como tipo), com a mesma motivação de Lindley (1843) ao descrever *Vriesea* (presença de apêndices petalares). Além disso, o nome *Vriesea* foi atribuído a um gênero da família Scrophulariaceae (Hasskarl 1842). Assim, Harms (1904) propôs a conservação do nome *Vriesea* (com a ortografia de Beer [1857]) sobre *Hexalepis*. A proposta foi aceita no Congresso Internacional de Nomenclatura Botânica de Viena em 1905, desta forma conservando a ortografia de Beer, a prioridade sobre *Hexalepis*, além da prioridade sobre seu homônimo anterior *Vriesea* Hassk. Além disso, a conservação deste nome também protegeu o nome *Vriesea* sobre sua posterior renomeação (*Neovriesea* Britton 1923). Smith (1955) tentou conservar a ortografia original de Lindley, ‘*Vriesia*’, alegando que este autor utilizou esta latinização de forma intencional, repetindo-a quatro vezes ao longo da publicação. Além disso, mencionou que na conservação do nome *Vriesea* não havia nenhuma indicação de correção na publicação. No entanto, a proposta de Smith não foi aceita na votação do código subsequente, sendo assim desconsiderada. Apesar da primeira latinização correta, o nome amplamente divulgado e utilizado é *Vriesea*, além de ter sido o nome conservado sobre os gêneros anteriores.

O CASO DE *VRIESEA* SECT. *XIPHION*

Um aspecto que também vem sendo discutido frequentemente pelos taxonomistas do gênero e da subfamília é o caso da nomenclatura dos táxons *Tillandsia* sect. *Synandra* K.Koch (1873), *Tillandsia* sect. *Xiphion* É.Morren (1874) e *Vriesea* sect. *Xiphion* (É.Morren) É.Morren (1878), aplicados às espécies de *Vriesea* com flores com estames inclusos.

Em "Notice sur le *Tillandsia* (*Xiphion*) *jonghei*", Morren (1874) forneceu descrição e prancha detalhadas de *Tillandsia jonghei* É.Morren (= *Vriesea jonghei* (É.Morren) É.Morren) e descreveu a seção '*Tillandsia* [§] *Xiphion* (*Gladioliflorae*)'. Além desta espécie, o autor incluiu na seção (nesta sequência): *V. gladioliflora* H.Wendl. (= *Werauhia gladioliflora* (H.Wendl.) J.R. Grant), *V. geniculata* Wawra (= *Alcantarea geniculata* (Wawra) J.R. Grant) e *Vriesea bituminosa* Wawra. O autor usou o termo "*Gladioliflorae*" fazendo referência à semelhança com as flores de *Gladiolus*, que vem do grego e descreve as corolas campanuladas (Grant 1996) ("Il ne reste ainsi que le genre *Tillandsia* dans lequel on puisse la faire rentrer: ses principaux caracteres ont la valeur suffisante pour constituer une section à laquelle nous donnons le nom de *Xiphion* à cause de la singulière ressemblance de ses fleurs avec ses de certains *Gladiolus*", Morren 1874: 292). Além disso, incluiu a nova seção em *Tillandsia* por entender que as características de *T. sect. Xiphion* eram distintas [sic. morfologia floral] do conceito de Lindley para *Vriesea*. O nome '*Xiphion*' foi utilizado por Morren para denominação da seção inspirado no nome '*Vriesea xhipium*' dado a *T. jonghei* por M. Platzmann [mss] (Morren 1874: 292). No protólogo de *Vriesea viminalis* É.Morren (= *Werauhia viridiflora* (Regel) J.R. Grant), Morren (1878) transferiu '*Tillandsia* [§] *Xiphion* (*Gladioliflorae*)' para *Vriesea*.

Desde então, os autores das monografias de Bromeliaceae adotaram *V. sect. Xiphion* para acomodar as espécies com estames inclusos e com corolas campanuladas (ver Costa et al. 2014 para discussão detalhada), quais sejam: Wawra (1883), Mez 1894, 1896, 1934-5, Harms (1930), Smith (1955), Smith & Downs (1977).

Tillandsia sect. *Synandra* foi descrita por Koch (1873: 1), o qual ressaltou a corola com pétalas alongadas e a presença de anteras conatas em um tubo. Na mesma obra, na página 5, o autor descreveu *Tillandsia corallina* (= *Vriesea platynema* Gaudich.) ("*Tillandsia corallina* [*Synandra*] C. Koch."), a qual constitui o tipo da referida seção (Koch 1873). No entanto, como esta seção nunca foi adotada nas



monografias de Bromeliaceae (Mez 1892-4, Mez 1896, 1934-5, Smith & Downs 1977), Grant (1996) propôs a conservação de *T. sect. Xiphion* sobre *T. sect. Synandra*, uma vez que esta última teria prioridade devido à sua publicação anterior (ver Brummit 1999). Este autor citou que a descrição detalhada de Morren (1874), pode se aplicar às outras espécies citadas na obra, com exceção da forma do estigma (ramificado; (“... um stigmatem à 3 branches ramifiés, papilleuses, libres.”; Morren 1874: 294) para *V. gladioliflora* (que possui estigma do tipo cupulado, não ramificado, conhecido apenas no gênero *Werauhia*). Desta forma, Grant (1996) sugeriu que seria mais adequado, entre as demais espécies do protólogo, considerar *T. jonghei* como tipo desta seção, visto que foi a espécie mencionada por Morren e que possui o estigma do tipo lâmina-convoluta (ramificado). Das demais espécies citadas por Morren (1874), *V. geniculata* pertence a outro gênero (= *Alcantarea geniculata*) e *V. bituminosa*, que não foi propriamente discutida mas é a que possui morfologia floral mais semelhante à *V. jonghei*. Consideramos que a proposta de Grant foi correta quanto à escolha do tipo da seção visto que o trabalho de Morren é inteiramente associado à *T. jonghei*. A proposta de Grant (1996) para conservação de *V. sect. Xiphion* sobre *T. sect. Synandra* não foi aceita pelo Comitê de Espermatófitas, mas nada foi mencionado sobre a tipificação de *T. sect. Xiphion* (Brummit 1999).

A última e mais recente revisão taxonômica da subfamília Tillandsioideae, Barfuss et al. (2016), considerando os resultados das filogenias até o momento propostas para *Vriesea* as quais não sustentaram as seções como monofiléticas (Barfuss et al. 2005; Costa et al. 2015; Barfuss et al. 2016; Gomes-da-Silva & Souza-Chies 2017; Machado et al. 2019), e conhecedores dos problemas nomenclaturais aqui discutidos, consideraram ser *T. gladioliflora* (= *Werauhia gladioliflora*) o tipo de *V. sect. Xiphion*, e sinonimizaram esta seção sob *Werauhia*. Além disso, os autores concordam com Brummit (1999), que *T. sect. Synandra* tenha prioridade sobre *V. sect. Xiphion* e eventualmente poderia ser usado para abrigar espécies relacionadas à *V. platynema* e mesmo *V. jonghei*.

Outro aspecto que induziu estes autores na designação de *T. gladioliflora* (= *Werauhia gladioliflora*) como tipo é a citação entre parêntese realizada por Morren, “(*Gladioliflorae*)”. No entanto, como mencionado anteriormente, este nome que aparece ao lado do nome *Xiphion* nas duas publicações de Morren, visa apenas esclarecer a nomenclatura desta seção (Grant 1996).

Apesar de historicamente tratadas como o mesmo grupo, as seções *Xiphion* e *Synandra* compõem diferentes grupos morfológicos (não sustentados filogeneticamente). O primeiro, descrito baseado em *V. jonghei*, compõe as espécies com corolas campanuladas e estames voltados para a parte inferior da corola. Por outro lado, *Synandra*, descrito com base em *V. platynema* compõe as espécies com corola urceoladas e estames radiais. Ambas as seções devem ser consideradas relacionadas à *Vriesea*, além disso, devem ser consideradas caso haja a formação de clados em futuros trabalhos evolutivos.

Dentre os autores subsequentes à Morren (1874, 1878), foi Baker (1899: 214) que claramente designou *T. gladioliflora* como tipo da seção (“This is the type of Morren's subgenus *Xiphion*, characterized by its short broad petal-blade and short stamens”), tendo sido seguido apenas por Smith & Downs (1977: 1069). A escolha de Baker (1889) seria “sustentada” pelo Artigo 10.2 do Código de Shenzhen que diz “Se no protólogo de um nome de um gênero ou de qualquer subdivisão de um gênero estiver definitivamente incluído o holótipo ou o lectótipo de um ou mais nomes de espécies prévia ou simultaneamente publicados (veja Art. 10.3), o tipo deve ser escolhido dentre estes tipos, a menos que (a) o tipo tenha sido indicado (Art. 10.8, 40.1 e 40.3)...”. Além do Art. 10.5 do Código de Shenzhen que diz “O autor que primeiro designar (Art. 7.10, 7.11 e F.5.4) o tipo de um nome de um gênero ou de uma subdivisão de um gênero deve ser seguido...”. Por outro lado, o Art 40.3 menciona que “Para o nome de um gênero novo ou de uma subdivisão de gênero, a referência (direta ou indireta) a um único nome de espécie ou a citação do holótipo ou do lectótipo de um único nome de espécie prévia ou simultaneamente publicado, mesmo que este elemento não esteja explicitamente designado como tipo, é aceitável como indicação do tipo”. Morren (1874), apesar de mencionar outros três nomes no protólogo de *T. sect. Xiphion*, descreveu simultaneamente a espécie *T. jonghei* (em seguida da descrição da seção), esta que foi incluída no título da obra e corresponde exatamente à descrição da seção (diferentemente de *W. gladiolifolia*, com estigmas não “ramificados”). Considerando o contexto em que *T. sect. Xiphion* foi descrita, Morren (1874) claramente se referiu à *T. jonghei*, não se fazendo necessária a designação de um tipo por Baker (1889), o que nos leva a considerar a espécie *T. jonghei* como tipo de *T. sect. Xiphion*.



SINOPSE DAS ESPÉCIES DE *VRIESEA* LINDL.

1. *Vriesea agostiniana* E.Pereira, Bradea 1(5): 33–34. 1971. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Santo Aleixo, 15 Mar 1970, *A.Pereira & E.Pereira 10746* (holótipo HB50839!, foto US!, isótipo RB143274! [barcode RB00387248!, RB00566032!], foto US!); ibidem, 8 Set 1968, *E.Pereira 10732* (parátipo RB143275! [barcode RB00287247!], foto US!).

Por três décadas foi considerada endêmica da região da Serra dos Órgãos, Santo Aleixo, Rio de Janeiro, Brasil, região da coleta do tipo. Kessous et al. (2018c) descreveram uma nova ocorrência para o município de Caraguatatuba, São Paulo, Brasil.

2. *Vriesea altimontana* E.Pereira & Martinelli, Bradea 3(43): 380. 1983. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Macaé, Pico do Frade de Macaé, campos de altitude, 1100–1200 m/s.m., 16 Set 1982, *G.Martinelli & C.Farney 8747* (holótipo RB210199! [barcode RB00566030!, RB00287249!], isótipo US2959444! [barcode US00091147!], US2959445! [barcode US00091148!], US2959446! [barcode US01101041!], HB77770!).

3. *Vriesea altodaserrae* L.B.Sm., Contr. Gray Herb. 98: 16. 1932. TIPO: BRASIL. São Paulo: Santo André, dense forest, Estação Biológica, Alto da Serra (atualmente Estação Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba) 23°47'S, 46°19'W, 12 Feb 1929, *L.B.Smith 1875* (holótipo GH! [barcode GH00029470!, GH00029471!, GH00029472!], isótipo S5-R-6500!); ibidem, 16 Feb 1929, *L.B.Smith 1926* (parátipo K! [barcode K000976224!] US1571778! [barcode US01913977!]); Mata da Estação Ecológica, Alto da Serra, 12 Jan 1924, *F.C.Hoehne s.n.* (parátipo SP9476A! [barcode SP053282!]); Paraná: Serra do Mar, Ypiranga, in silva primaeva, ramos arborum supremos vel superiores raro ad terram, 830 m.s.m., 15 Jan 1914, *P.Dusén 14414* (parátipo US1481798! [barcode US 01913983!], S18-42882!); Paraná: Banhado, in

silva prim. in ramis arborum altissimis, cult., c. fl., 17 Jan 1916, *P.Dusén 17496* (parátipo US1481799! [barcode US01913986!]).

Não foram encontrados no herbário S os materiais *Mosén 3249*, *Mosén 3197* e *Dusén 17496* citados no material examinado do protólogo (parátipos). Por outro lado, foi encontrado um isótipo no herbário S, não citado no protólogo. O parátipo SP9476A foi citado no protólogo como *Hoehne 9476*, no entanto, o número se refere ao tombo do herbário.

4. *Vriesea altomacaensis* A.F.Costa, J. Bromeliad Soc. 44(4): 159. 1994. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Nova Friburgo, Reserva Ecológica de Macaé de Cima Ecological Reserve, trilha para Serra dos Pirineus, elevação 1300–1400 m, 16 Abr 1991, *A.F.Costa et al.* 353 (holótipo RB291034! [barcode RB00566028!, RB00287250!]); ibidem, Dez 1990, *A.Toscano-de-Brito s.n.* (parátipo RB291027! [barcode RB00287251!]).

5. *Vriesea amethystina* É.Morren, Belgique Hort. 34: 330, pl. XV–XVI. 1884. *Tillandsia amethystina* (É.Morren) Baker, J. Bot. 26: 104. 1888. TIPO: BRASIL. Sem localidade específica, 1881, *Glaziou 61*, recebido em Setembro de 1882, *Morren s.n.*, floresceu em cultivo em Gand em 2 de Dezembro de 1883 e em Liège em 20 de Fevereiro de 1886 (holótipo LG!, isótipo LG!, foto GH!); cultivado na Quinta da Boa Vista, floresceu em cultivo em 3 Junho de 1885 (isótipo P29129/66! [barcode P01764115!]).

=*Vriesea silva-petrae* E.Pereira & Reitz, Bradea 1(43): 440, pl. 4A. 1974. TIPO: BRASIL. Origem desconhecida, cultivada no Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 26 Ago 1973, *R. Reitz 7537* (holótipo HB60770!, foto US!).

A espécie foi enviada por Glaziou em 1881 à Morren sob o número 61 (Morren 1884). Encontramos em Liège o espécime *Morren s.n.* com a etiqueta escrita pelo autor: “*Vriesea amethystina* sp.nov., Glaziou 1881, n°61, Sept. 1882, E.M.”), desta forma considerada aqui como holótipo da espécie. Também foi encontrado seu respectivo



isótipo na mesma instituição. Além disso, no herbário P foi encontrado o mesmo espécime *Glaziou 61*, que floresceu em cultivo em 1885, isótipo da espécie.

6. *Vriesea arachnoidea* A.F.Costa, J. Bromeliad Soc. 44(4): 162. 1994. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Nova Friburgo, Reserva Ecológica de Macaé de Cima, Sítio Hum Baccus, 2 Fev 1992, *A.F.Costa et al. 425* (holótipo RB296163! [barcode RB00175488!]).

7. *Vriesea atra* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 543. 1894. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: arredores de Petrópolis, *Glaziou 8989* (holótipo B! [barcode B100243393!, B100243394!], isótipo P! [barcode P00571404!]).

8. *Vriesea atropurpurea* Silveira, Floral. Mont. 2 (add.): 3, pl. 131, fig. 1. 1931. TIPO: BRASIL. Minas Gerais, Serra do Cipó, *A. Silveira s.n.* (holótipo R, perdido), lectótipo Floralia Montium 2 (add.): pl. 131, fig. 1 – designado por Leme, 1999).

=*Vriesea longistaminea* C.C.Paula & Leme, Vidalia 2(1): 25. 2004. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Mariana, *C.C.Paula s.n.*, fl. cult. Out 2003, *E.Leme 5363* (holótipo HB84092!)

Moura (2011) sinonimizou *V.longistaminea* sob *V.atropurpurea*. A novidade está em fase de publicação.

9. *Vriesea aureoramosa* F.P.Uribbe & A.F.Costa, Syst. Bot. (no prelo). TIPO: BRASIL. Espírito Santo, Itaguaçu, Pedra do Pontal, S 19°35'48" W 040°48'57", 9 Mar 2013, F.P.Uribbe 188 (holótipo R!).

10. *Vriesea bahiana* Leme, J. Bromeliad Soc. 45(4): 150. 1995. TIPO: BRASIL. Bahia, Santa Terezinha, ca. 1000 m alt. *S.Linhares s.n.* (holótipo HB77775!).

11. *Vriesea barbosa* J.A.Siqueira & Leme, *Fragm. Atlantic Forest N. E. Brazil. Biodiversity, Conservation and the Bromeliads* 362–363. 2007. TIPO: BRASIL. Pernambuco: Jaqueira, Serra do Urubu, Usina Frei Caneca, RPPN Frei Caneca, Corrego da Guariba, caminho para o Cabugi, 15 Jan 2002, *J.A.Siqueira-Filho 1207* (cult. Bbio 422), fl. cult. Mar 2004, *E.Leme 6210* (holótipo HB90734!, isótipo UFP75780!)



Figura 3: Lectótipo proposto de *V. barilletii* (LG). Foto: Igor M. Kessous

12. *Vriesea barilletii* É.Morren, *Belgique Hort.* 33: 33, pl.3. 1883. *Tillandsia barilletii* (É.Morren) Baker, *J. Bot.* 26: 79. 1888. TIPO: BRASIL. Citado para o Equador, porém certamente do Brasil. Sem localidade específica, *Hortus Morren s.n.* (lectótipo LG!, isoléctotipos LG!(4) [aqui designado]). (Figura 3).

=*Vriesea eumorpha* Hortus ex Carrière, *Rev. Hort. [Paris]* 55: 394. 1883. *nom. nud. et pro. syn.*

=*Vriesea crotalophora* Hortus ex Baker, *Handb. Bromel.* 215. 1889. *nom. nud. et pro. syn.*

Morren (1883) não fez qualquer referência a existência de espécime tipo no protólogo apenas apresentou uma prancha. No entanto no herbário de Liège encontramos materiais provavelmente utilizados por Morren na descrição da espécie. Desta forma, designamos aqui estes materiais como lectótipo e respectivos isolectótipos (conforme o Art. 9.3 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).

13. *Vriesea baturitensis* Versieux & Tomaz, *Phytotaxa* 117(2): 45, figs. 2–4. 2013. TIPO: BRASIL. Ceará: Guaramiranga, Estrada de acesso às torres de TV, 42.261° S, 38.933° W, 8 Mai 2012, *L.M.Versieux 525*, *M.E.M.Fortunato & I.Costa* (holótipo UFRN14127!, isótipo EAC); Pacoti, Serra do Baturité, 17 Jun 1989, *Figueiredo s.n.* (parátipo EAC20333!); Serra do Baturité, Morro Alto, 22 Nov 1974, *Fernandes s.n.*



(parátipo EAC2520!); Guramira: Baturité, Pico Alto, 28 Dez 1997, *Otoch s.n.* (parátipo EAC26156!); Serra de Baturité, Pico Alto, 8 Fev 1990, *Fernandes & Fontella s.n.* (parátipo EAC16286!); Estrada do Pico Alto, 24 Abr 2000, *Lima-Verde s.n.* (parátipo EAC31513!).

14. *Vriesea biguassuensis* Reitz, Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues 4: 8, t. 1. 1952. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: Biguaçu, Fachinal, 27 Jul 1951, *Reitz 4134* (holótipo HBR4229!).

15. *Vriesea billbergioides* É.Morren ex Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 534, p1. 100. 1894.

15.1. *Vriesea billbergioides* var. *billbergioides*. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Serra dos Órgãos, 8 Ago 1869, *Glaziou 3630* (holótipo B perdido, lectótipo P438692! [barcode P00438691! P00438692!]) isolectótipo BR! [barcode BR000000884645!], isolectótipo C [aqui designado]). (Figura 4).



Figura 4: Lectótipo proposto para *V. billbergioides* (P).

=*Vriesea billbergioides* var. *subnuda* L.B.Sm., Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro 10: 147. 1950. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Serra dos Órgãos, epiphytic, Pedra São João, 1700m alt, 30 Ago 1940, *Brade 16660* (holótipo US1953829! [barcode US00091157!], isótipo RB432002! [barcode RB00566017!, RB00287267!]) **syn. nov.**

A lectotipificação do material de Paris é necessária devido a perda do material de Berlim, provavelmente no bombardeio de Março de 1943, durante a Segunda Guerra Mundial (ver relato em Merrill 1943). Aqui, *V. billbergioides* var. *subnuda* é sinonimizada sob a variedade típica

devido a sua principal característica distintiva (brácteas do pedúnculo não

sobrepostas/imbricadas) também estar presente na sua variedade típica, como no trecho do protólogo da *Flora Brasiliensis* “...scapum tubulose laxe involventibus, quam internodia manifeste brevioribus...” e no lectótipo aqui proposto (*Glaziou 3630* P). Além disso, foi observado no isótipo de *V.billbergioides* var. *subnuda* (RB) brácteas do pedúnculo imbricadas (sem entrenós aparentes) demonstrando que este caráter não é conservado (e portanto não possui importância taxonômica) para a delimitação destes táxons. No IPNI o nome atribuído a planta é *Vriesea billbergioides* É.Morren ex Antoine, *Phyto-Iconogr. Bromel.* 17. 1884. No entanto, ambos os autores (Morren 1882 em francês e Antoine 1884 em alemão) não descrevem a planta em suas obras, apenas comparam-na com a descrição de *Vriesea rodigasiana*. Por outro lado, ambos os autores ao citar o nome *V.billbergioides* citam o espécime *Glaziou 3630* como referencial. Mez (1894) descreveu a planta por completo citando o material supracitado como tipo nos herbários B, BR e C. Desta forma, utilizamos a autoria (É.Morren ex Mez) conforme as regras do Art. 46.5 do Código de Shenzhen (Turland et al. 2018). Esta autoria também foi observada na *Flora Neotropica* (Smith & Downs 1977) e na *Encyclopaedia of Bromeliads* (Gouda et al. [cont. atual.]). O espécime *Glaziou 3630* no herbário BR é aqui referido como isolectótipo. O herbário de Copenhagen não foi visitado e não possui este espécime digitalizado até o momento.

15.2. *Vriesea billbergioides* var. ***ampla*** L.B.Sm. *Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 15: 330. 1958. TIPO: BRASIL. São Paulo: Serra da Bocaina, 1800 m alt., 6 Mai 1931, *Brade 21151* (holótipo RB73870! [barcode RB00566019!, RB00287268!], isótipo US2267016! [barcode US00091156!], foto US!).

16. *Vriesea bituminosa* Wawra, *Oesterr. Bot. Z.* 12: 347. 1862. TIPO: BRASIL. Bahia: Ilhéus, 1859, *Wawra & Mally 257* (holótipo W0015671!).

17. *Vriesea blackburniana* Leme, *J. Bromeliad Soc.* 55(1): 20, f. 14–15. 2005. TIPO: BRASIL. Bahia: Nova Canaã, Serra da Boa Vista (Oricana), 600-700 m, 15 Ago 2001, *E.M.C. Leme 5292, R.F. Reis Jr., J.C.M.Falcon & E.Silva*, and flowered in cultivation, Fev 2003, *E.M.C.Leme s.n.* (holótipo HB perdido, lectótipo RB493586! [barcode RB00583377!] [**aqui designado**]). (Figura 5).



Figura 5: Lectótipo proposto de *V. Blackburniana* (RB).

O holótipo da espécie não foi encontrado no herbário HB, desta forma propusemos aqui a lectotipificação do isótipo depositado no herbário RB (conforme o Art. 9.3 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).

18. *Vriesea bleheri* Roeth & W.Weber, Bradea 2(38): 262. 1978. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: “ad montium” Serra dos Órgãos, alt. 100–200 msm., Jul 1975, *Bleher & Bleher 3* (holótipo HAL! [barcode HAL0043408!]) isótipos HAL! [barcode HAL0103672!], HB67000! foto US!).

=*Vriesea bleheri* forma *atroviolaceifolia* Roeth & W.Weber, Bradea 2(38): 262. 1978. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: “ad montium” Serra dos Órgãos, alt. 100-200 msm. Jul 1975, *Bleher & Bleher s.n.* (holótipo HAL! [barcode HAL043409!], isótipo HB67001!). *syn. nov.*

Vriesea bleheri forma *atroviolaceifolia* trata-se apenas de uma pequena variação na coloração das folhas, tendo os demais caracteres e localidade idênticos a forma típica. Desta forma consideramos aqui este nome como sinônimo.

19. *Vriesea botafogensis* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 536. 1894. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, Botafogo, Mai 1887, *Glaziou 16466* (holótipo B! [barcode B100243392!], isótipos P! [barcode P00753337!], K! [barcode K000322049!], GH foto!).

20. *Vriesea breviscapa* (E.Pereira & I.A.Penna) Leme, J. Bromeliad Soc. 52: 216. 2002. *Vriesea sparsiflora* var. *breviscapa* E.Pereira & L.A.Penna. Boletim do Museu Botânico Municipal 62: 4. 1985. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Conceição do Castelo, 26 Fev 1983, *L.K.C.Araújo, R.Menescal & R.Bello 52* (holótipo HB [barcode HB030000355]).

O espécime tipo se encontra informatizado na base de dados JABOT, no entanto não foi encontrada na coleção.

21. *Vriesea* × *brueggemannii* J.Z.Matos, M.B.Crespo & Juan, Phytotaxa 261(1): 68. 2016. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: Santo Amaro da Imperatriz, Hotel Plaza Caldas da Imperatriz, Trilha da Cascata, floresta secundária, margens de rio encachoeirado, 287 m.a.s.l., 27°44'06.91"S 48°48'49.11"W, 13 Nov 2013, *J.Z.Matos 150* (holótipo FLOR38162!).

Este táxon foi descrito com base em estudo de genética de populações como um híbrido natural entre *V.carinata* e *V.incurvata*.

22. *Vriesea brusquensis* Reitz, Anais Bot. Herb. Barbosa Rodrigues 4: 10, pl.2. 1952. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: Azambuja, Brusque, Jun 1950, *Reitz 3624* (holótipo HBR4303!, foto US!).

23. *Vriesea cacuminis* L.B.Sm., Phytologia 16: 79, t, f. 25, 26. 1968. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Mount Serrinha, near Ibitipoca, 21°35' S, 43°55' W, Ago 1896, *Schwacke 12296* (holótipo RB740507! [barcode RB00287271!], isótipo US2519307! [barcode 00091162!]).

O isótipo não foi citado no protólogo e possui apenas fragmentos de flores, foto e desenho.

24. *Vriesea calimaniensis* Leme & W.Till, Bromelia 4(2): 9. 1997. TIPO: Espírito Santo: Venda Nova do Imigrante, Montanha do Campo; 18 Ago 1996, *R.Kautsky 1045*, *S.Caliman* & *C.Caliman*, cult. *E.Leme 3430* (holótipo HB81979!).

25. *Vriesea capixabae* Leme, Harvard Pap. Bot. 4(1): 150, f. 11. 1999. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: near Ibatiba, road Br. 262, collected, Jul 1985, flowered in



cultivation Out 1996, E.Leme. *R.Menescal & R.Bello 675* (holótipo HB81966!, isótipo RB327495! [barcode RB00286944!], SEL079031! [barcode SEL001517!]); Venda Nova do Imigrante. Montanha do Campo, August 1996, *R.Kautsky s.n.* (parátipo HB81967!); Domingos Martins, Morro do Cruzeiro, coletado 17 Mai 1987, floresceu em cultivo Novembro 1996, *E.Leme, R.Menescal & R.Bello 1129* (parátipo HB81968!).

26. *Vriesea carinata* Wawra, Oesterr. Bot. Z. 12: 349. 1862.

26.1. *Vriesea carinata* var. *carinata*. ≡ *Vriesea psittacina* var. *carinata* (Wawra) É.Morren, Belgique Hort. 32: 287, t. 10–12, f. 1. 1882. *Tillandsia carinata* (Wawra) Baker, J. Bot. 26: 49. 1888. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Petrópolis, *Wawra I-443* (lectótipo W0016773!) [designado por Till 1994].

=*Vriesea brachystachys* Regel, Gartenflora 15: 258, pl. 518. 1866. *Vriesea psittacina* var. *brachystachys* (Regel) É.Morren, Belgique Hort. 20: 161, tab. 8. 1870. TIPO: Hort. Petrograd, *Booth s.n.* (holótipo LE, perdido?); Gartenflora 15: pl. 518 (lectótipo **[aqui designado]**)

=*Vriesea carinata* var. *wawra* Hort. ex E.C.Bertram, Bull. Bromeliad Soc. 5: 43. 1955. *nom. nud.*

Wawra (1862) não faz qualquer menção ao material tipo no protólogo, citando apenas a localidade “*Petropolis in arborum truncis parasitica*”. Smith & Downs (1977) consideraram o holótipo da espécie como perdido no herbário W. Em 1993, W.Till encontrou um espécime *Wawra I-443* no herbário W. Posteriormente, Till (1994) publicou a lectotipificação do material. Após o nome de Wawra, Regel (1866) publicou *V.brachystachys*, o qual não teve seu tipo encontrado no herbário LE (através da busca *online*). Desta forma propusemos aqui a lectotipificação da respectiva prancha do protólogo (conforme o Art. 9.3 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018). O nome *Vriesea carinata* var. *wawra* foi mencionado apenas como uma citação na sua referência, sendo assim considerado nome nudo.

26.2. *Vriesea carinata* var. *flavominiata* Leme, J. Bromeliad Soc. 34: 121–2. 1984. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Alfredo Chaves, Vila de Sao Bento de Urania,

Fazenda Zechini. 1000 m.s.m., 5 Mai 1982. *G.Martinelli, R.Kautsky & E.Leme 8079*, Flowered in cultivation 10 Dez 1982, under the number 104-B (E. Leme). (holótipo HB!, lectótipo RB210321! [barcode RB00286947!])

26.3. *Vriesea carinata* var. *mangaratibensis* Leme & A.F.Costa, *Bromelia* 1(4): 23. 1994. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Mangaratiba, alto da praia Brava; ca. 700m alt., Mai 1985, *E.M.C.Leme 656* (holótipo RB269333! [barcode RB00566733!, RB00286945], isótipo HB perdido).

27. *Vriesea carmenae* R.L.Moura & A.F.Costa, *Syst. Bot.* 39(3): 794–796. 2014. TIPO: BRASIL. Ceará: Guaramiranga, Serra de Baturité, Sítio Batalha, 930 m, mata úmida, 29 Mar 1995, *L.W.Lima-Verde s.n.* (holótipo EAC22069! [barcode 0022069!]); Pico Alto, 23 Abr 1909, *Ducke s.n.* (parátipo MG2043); Guaramiranga, 12 Jul 1989, *Felix* (parátipo EAN6576); Pacoti, Serra de Baturité, Mata do Tasso, 15 Ago 1998, *Martinelli et al. 15060* (parátipos RB140819! [barcode RB00140819!], MBM, CEPEC); Guaramiranga, Serra do Baturité, Parque das Cachoeiras, 30 Jul 2008, *Moura & Santos 570* (parátipo R219215! [barcode R000219215!]).

Observamos nos tipos a grafia *Vriesea carmeniae*, assim como no IPNI. No entanto, a espécie foi publicada como *V.carmenae*.

28. *Vriesea cearensis* L.B.Sm., *Phytologia* 7(5): 255 pl. 1 figs. 11, 12. 1960. TIPO: BRASIL. Ceará: Serra de Maranguape, 24 Nov 1955, *D.A.Lima 55-2385* (IPA8612!, isótipo US2338309! [barcode US00091163!] (fragmento de flor).

29. *Vriesea chapadensis* Leme, *Harvard Pap. Bot.* 4(1): 157-159. 1999. TIPO: BRASIL. Bahia: Chapada Diamantina, Andaraí, old road Andaraí to Mucugê, collected Jan 1983, flowered in cultivation Nov 1996, *E.Leme, L.A.M.Silva, J.Kent & R.L.Frasier 495* (holótipo HB, perdido; lectótipo *Harvard Pap. Bot.* 4 (1): fig. 16. 1999, designado por Moura [2011]).



O tipo da espécie não se encontra no herbário citado. Moura (2011) propôs a lectotipificação da prancha da espécie. O trabalho está em fase de publicação.

30. *Vriesea cipoensis* O.B.C.Ribeiro, C.C.Paula & Guarçoni, J. Bromeliad Soc. 59(1): 7–11. 2009. TIPO: BRASIL. Minas Gerais, Jaboticatubas, Parque Nacional da Serra do Cipó, próximo do escritório do IBAMA, 19°30'48"S 43°30'40"W 1.281 m elev., Ago 2007, Ribeiro *et al.* 93 (holótipo VIC31912!).

31. *Vriesea claudiana* Leme, Trindade-Lima & O.B.C.Ribeiro, J. Bromeliad Soc. 60(1): 18–23. 2010. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: São Thomé das Letras, Sobradinho, proximidades do Pico do Gavião, 21°38.21'S 44°55.58'W, ca. 1,406 m elev. 22 Jul 2007, E.Leme 7283, T.Trindade-Lima & O.Ribeiro (holótipo HB0923226!, isótipo RB479900! [barcode RB00566765!, RB00557876!]).

No protólogo existe apenas a indicação do holótipo depositado no herbário HB. No entanto, verificamos a presença de um isótipo no RB.

32. *Vriesea clauseniana* (Baker) Mez *in* Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 545. 1894. *Tillandsia clauseniana* Baker, Handb. Bromel. 213. 1889. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Serra do Caraça, Clausen *s.n.* (holótipo P! [barcode P00438680!, foto GH!]).

33. *Vriesea colnagoi* E.Pereira & I.A.Penna, Bradea 3(43): 379–381. 1983. TIPO: BRASIL. Espírito Santo, Santa Leopoldina, Pedra do Garrafão, 1500 m, 29 Set 1981, R. Kautsky & E.Colnago 700 (holótipo HB71223!)

34. *Vriesea corcovadensis* (Britten) Mez *in* Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 532. 1894. *Tillandsia corcovadensis* Britten, J. Bot. 26: 172. 1888. *Tillandsia corcovadensis* Britten, J. Bot. 26: 172. 1888 – novo nome para *Tillandsia ventricosa*

Wawra, Oesterr. Bot. Z.. 30: 222. 1880. – designado por Britten (1888). TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, Tijuca, *Wawra 224* (lectótipo W1880-0000622!; isolectótipo W1880-0000623!).

=*Vriesea rubida* É.Morren ex Mez in Martius, Urban & Eichler, Fl. bras. 3(3): 574. 1894. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro, Mar 1879, *Binot s.n.* (holótipo LG!, foto GH!).

A espécie possui histórico nomenclatural confuso com alguns equívocos nomenclaturais. O nome *T.ventricosa* foi descrito fazendo referência a uma espécie venezuelana. Entretanto, Wawra (1880) descreveu um homônimo ao nome supracitado para o que se conhece como *V.corcovadensis*. Britten (1888) propôs *T.corcovadensis* como novo nome para o homônimo de Wawra. Posteriormente Mez (1894) combinou este nome para *Vriesea corcovadensis* (Britten) Mez. Além disso, Smith & Downs (1977) haviam proposto um neótipo para a espécie, no entanto Till (1994) encontrou isótipos no herbário W, designando-os com lectótipo e isolectótipo (ver discussão em Gomes-da-Silva et al. 2011). Mez (1894) citou como material tipo de *Vriesea rubida* um espécime em cultivo no Jardim Botânico de Liège, o qual posteriormente foi herborizado e depositado na mesma instituição, considerado como holótipo por Gomes-da-Silva & Costa (2011). Como o material foi descrito após herborizado, se trata de um material original, sendo assim corroborado aqui como holótipo.

35. *Vriesea correia-araujo* E.Pereira & I.A.Penna, Bradea 3 (7): 45. 1980. “correia-arauji”. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Parati-Mirim, 25 Dez 1979, *L.C.Araújo 7* (holótipo HB69484!).

36. *Vriesea crassa* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 566, pl. 104. 1894. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Nova Friburgo, Pedra do Conego, 10 Fev 1882, *Glaziou 13261* (lectótipo B! [barcode B100243386!, B100243387!, B100243388!], isolectótipo C, K! [barcode K000322064!], P! [barcode P00753311!], **[aqui designados]**, foto US!). (Figura 6).



Mez (1894) analisou os materiais sob o número *Glaziou 13261* presentes no herbários B (“*Berolinense*”) e C (“*Warming*”), sem designar nenhum destes como o tipo. No entanto, dois outros exemplares foram encontrados nos herbários K (tratado equivocadamente como holótipo por Smith & Downs 1977) e P. Tendo em vista que Mez (1894) provavelmente não analisou o material do K na descrição da espécie, elegemos aqui o material do herbário B como lectótipo e os demais como isolectótipos (conforme o Art. 9.3 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).

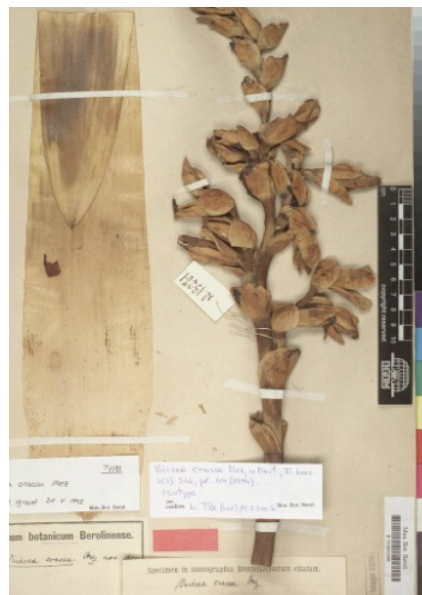


Figura 6: Lectótipo proposto de *V. crassa* (B).

37. *Vriesea debilis* Leme, Bradea 5(16): 173. 1989. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Alfredo Chaves, São Bento do Urânia, ca. 900 m, Dez 1988, *R.A.Kautsky, V.Schunk & A.Entringer 974* (holótipo HB72872!, isótipo RB403578! [barcode RB00855206!]).

Leme (1989) não indicou isótipo para o RB. No entanto, encontramos duplicata do espécime neste herbário.

38. *Vriesea declinata* Leme, Bradea 5(16): 174. 1989. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: Rio Vermelho, Plant epiphytic, Nov 1987, *A.Seidel 1094* (holótipo HB72876!, isótipo RB303380! [barcode RB00851903!, RB00851297!]).

Assim como no caso previamente mencionado, Leme (1989) não indica isótipo para o RB.

39. *Vriesea delicatula* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado Sao Paulo 1: 58 pl. 76. 1941. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Santa Teresa, 28 Jul 1939, *M. & R.Foster 295* (holótipo GH! [barcode 00029474!], foto US!, isótipo R32453! [barcode R000032453!]).

40. *Vriesea densiflora* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 567. 1894. TIPO: BRASIL. Sem localidade específica, *Glaziou 15672-B* (holótipo B! [barcode B100243384!], foto F, US!).

41. *Vriesea diamantinensis* Leme, J. Bromeliad Soc. 47(4): 168–176. 1997. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Diamantina, BR259, ca. 1350 m alt., 21 Nov 1996, *E.Leme, P.Nahoum & L.C.Marigo 1817* (holótipo HB91607!).

No protólogo, Leme (1997) citou a coleta do tipo em 1992, no entanto no espécime consta o ano de 1996. Desta forma, corrigimos aqui a data desta coleta (conforme o Art. 9.2 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).

42. *Vriesea dictyographa* Leme, Bromélia 6(1–4): 4–6. 2001. TIPO: BRASIL. Bahia: Camacã, *L.F.Nevares-de-Carvalho s.n.*, fl. cult. Dez 2000, *E.Leme 4961* (holótipo HB89571!).

43. *Vriesea dissitiflora* (C.H.Wright) Mez in DC. Monogr. Phan. 9: 604. 1896. *Tillandsia dissitiflora* C.H.Wright In Sauvalle, Anales Real Acad. Ci. Méd. Fís. Nat. Habana Revista Ci. 8: 54. 1871-1872. TIPO: CUBA. Pinar del Rio, Sierra de los Organos, *C.H.Wright 3276* (lectótipo K! [barcode K000322077!], isolectótipos GH! [barcode GH00029484!], P! [barcode P00753313!], G125396/1! [barcode G00098165!], G125396/2! [barcode G00493164!], GOET380!)

=*Vriesea erici* Harms, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 12: 533. 1935. TIPO: CUBA. Ensenada de Vega Cuchilla, Sierra del Sitio Santo Tomas, Pinar del Rio, 12 Jun 1923, *Ekman 16670* (holótipo B! [barcode B100243382!]).

44. *Vriesea drepanocarpa* (Baker) Mez in DC. Monogr. Phan. 9: 581. 1896. *Tillandsia drepanocarpa* Baker, J. Bot. 26: 41. 1888. TIPO: BRASIL. São Paulo: Rio das Pedras, 23°52' S, 46°28' W, 15 Dez 1826, *Burchell 3596* (holótipo K! [barcode K000322055!], foto US!)



=*Vriesea dusenii* L.B.Sm., Contr. Gray Herb. 98: 17, t. 5, f. 3–4. 1932. TIPO: BRASIL. Paraná: Jacarehy, 1910, *Dúsen 10712B* (holótipo S![S13-2540!, S-R-6501!], isótipo GH! [barcode GH00029475!] fragmento de flor e foto); Antonina, Rio Debeora, 1914, *Dúsen 14690* (parátipo S-R-7408!).

Smith (1932) descreveu *V.erici*, no entanto em Smith & Downs (1977) trataram a espécie como sinônimo de *V.drepanocarpa*. O material *Dusén 14690*, consta no herbário S como isótipo, no entanto não se trata do mesmo número de coleta do holótipo. Consideramos aqui este material como parátipo, visto que foi também citado no protólogo (como material adicional).

45. *Vriesea duvaliana* É.Morren, Belgique Hort. 34: 105, pls. 7–8. 1884. TIPO: BRASIL. *Vriesea psittacina* var. *duvaliana* André, Rev. Hort. [Paris] 56: 559. 1884. *Tillandsia duvaliana* (André ex É.Morren) Baker, J. Bot. 26: 48. 1888. Rio de Janeiro: Sem localidade específica, provavelmente de Petrópolis, Rio de Janeiro, *Hortus Duval s.n.* (holótipo LG, perdido); Belgique Hort. 34: 105, pls. 7–8. 1884 (lectótipo – designado por Smith & Downs 1977).

André (1884) citou a provável origem desta espécie oriunda do horticultor Binot de Petrópolis, cultivada no horto de Duval. Na mesma obra, André redescreve o táxon associando morfologicamente a *V.psittacina*. Assim como em diversas espécies de Morren, este táxon, a princípio, não possui um espécime físico herborizado, o que levou Smith & Downs (1977) a sugerirem a tipificação do protólogo e respectivas pranchas. Não encontramos nenhum espécime de *V.duvaliana* no herbário LG, desta forma consideramos válida a lectotipificação de Smith & Downs (1977).

46. *Vriesea eltoniana* E.Pereira & I.A.Penna, Bradea 3(7): 213. 1981. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: São Pedro D’Aldeia, 5 Jul 1981, *Leme 8-79* (holótipo HB71210!).

47. *Vriesea ensiformis* (Vell.) Beer, Bromel. 92. 1857.

47.1. *Vriesea ensiformis* var. *ensiformis*. ≡ *Tillandsia ensiformis* Vell., Fl. Flumin.

133. 1825 '1829'. TIPO: Flora Fluminensis. 133. 1825 [1829] Icon. 3: pl. 129. 1831 (lectótipo – designado por Smith & Downs [1977: 1230–1231]); BRASIL. Rio de Janeiro: Miguel Pereira, Reserva Biológica do Tinguá, trilha a direita da entrada do portão da reserva, 2 Fev 2015, *Kessous et al. 180* (epítipo R! – designado por Kessous et al. [2018]).

=*Vriesea conferta* Gaudich., Voy. Bonite, Bot. 3(Atlas): pl. 65. 1843. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro, *Gaudichaud 366* (holótipo P! [barcode P00753315!], isótipo P! [barcode P00753314!]).

=*Tillandsia selloana* Baker, J. Bot. 26: 104. 1888. *Vriesea selloana* (Baker) Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 547. 1894. TIPO: BRASIL. Sul do Brasil, *Sellow 192* (holótipo BM! [barcode BM000923965!]).

=*Vriesea ensiformis* var. *striata* A.Seidel, Bull. Bromeliad Soc. 13: 89. 1963. –TIPO: BRASIL. Santa Catarina: Corupá, Morro da Igreja, *Seidel s.n.* (holótipo US2427465! [barcode US00091173!]).

Kessous et al. (2018) propuseram a epitipificação de *V.ensiformis* devido à ambiguidade causada pela prancha associada ao protólogo da espécie.



Figura 7: Lectótipo proposto de *V. ensiformis* var. *bicolor* (GH).

47.2. *Vriesea ensiformis* var. *bicolor* L.B.Sm. Arq. Bot. Estado São Paulo II. 1: 116. 1943. TIPO: BRASIL. São Paulo: Paranapiacaba, Estação Biológica (atual REBIO) Alto da Serra de Paranapiacaba, 19 Jul 1923, *Hoehne 8629* (holótipo SP perdido; lectótipo GH! [barcode GH00057085!] [aqui designado]; BRASIL. São Paulo: Paranapiacaba, Alto da Serra, 18 Ago 1939, *M. & R.Foster 362* (parátipos R32488! [barcode R010011998!], GH!). (Figura 7).

O holótipo (*Hoehne 8629*) não foi encontrado no herbário SP. Desta forma, designamos aqui



como lectótipo o espécime depositado no GH (conforme o Art. 9.3 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).

48. *Vriesea erythrodactylon* (É.Morren) É.Morren ex Mez in DC. Monogr. Phan. 9: 569. 1896.

48.1. *Vriesea erythrodactylon* var. *erythrodactylon*. \equiv *Vriesea psittacina* var. *erythrodactylon* É.Morren, Belgique Hort. 32: 287. 1882. TIPO: BRASIL. Paraná: Paranaguá, *Platzmann Icon* (holótipo ?).

=*Vriesea erythrodactylon* var. *striata* Seidel ex Graff, Exotica (ed) 3. 464 (fig) 1734. 1963. *nom. nud.*

Morren (1896) não citou nenhum material para *V. psittacina* var. *erythrodactylon*, mencionou apenas a diferença na cor das brácteas, róseo-avermelhadas. Smith & Downs (1977) citaram uma prancha de Platzmann, depositada no herbário de Liège, como o tipo da espécie, devido a citação de Morren a uma obra de Platzmann (1875) na Belgique Horticole. Não encontramos a prancha de Platzmann em Liège, possivelmente esta pode fazer parte do lote de pranchas enviadas ao herbário do Kew. Até o momento não conseguimos obter acesso às pranchas desta instituição.

48.2. *Vriesea erythrodactylon* var. *rubropunctata* E.Pereira & Moutinho, Bradea 3(27): 214. 1981. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Santa Maria Madalena, 2 Fev 1980, *J.L.Moutinho s.n.* (holótipo HB71213!).

49. *Vriesea exaltata* Leme, Harvard Pap. Bot. 4(1): 159. 1999. TIPO: BRASIL. Bahia: Chapada Diamantina, Andaraí, antiga rodovia Andaraí para Mucugê, Jan 1983, floresceu em cultivo, Nov 1998, *E.Leme, L.A.M.Silva, J.Kent et R.L.Frasier 502-A* (holótipo HB84092!, isótipo RB407906! [barcode RB00288214!, RB01394065!]).

No protólogo, Leme (1999) não indicou o isótipo da espécie para o RB.

50. *Vriesea fenestralis* Linden & André, Ill. Hort. 22: 124. 1875. *Tillandsia fenestralis* (Linden & André) W.J.Hooker, Bot. Mag. 42: pl. 6898. 1886. TIPO: in Brasilia, 1872, cult. *Linden Hortus s.n.* (holótipo LG?, lectótipo, Ill. Hort. 22: 124. 1875, designado por Moura et al. 2013).

=*Vriesea hamata* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo II. 1 (3): 59, pl. 77. 1941. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Santa Teresa, *Foster & Foster 247* (holótipo GH! [barcode GH00029501!; GH00029502!], isótipos R32432! [barcode R000032432!], US1909785! [barcode US00091180!], foto US!).

Apesar da espécie ter sido descrita estéril, posteriormente, Morren (1884) descreveu sua parte reprodutiva. Moura et al. (2013) propuseram a lectotipificação da prancha utilizada na descrição de Linden & André (1875), citando que mesmo com material estéril, a ilustração não deixa dúvidas quanto a real identidade da espécie. Moura et al. (2013) mencionaram que não encontraram o material no herbário de Liège. Por outro lado, encontramos neste herbário um espécime referente a esta espécie. No entanto as informações presentes na etiqueta não associam esta ao tipo. Nos herbários do GH e US foi encontrada a foto deste espécime de Liège, provavelmente utilizada por Morren ao redescrever a espécie. *Vriesea hamata*, sinonimizada sob *V.fenestralis* em Smith & Downs (1977), possui dimensões menores e aparentemente flores secundas (tipo apenas com frutos passados). No entanto, Moura et al. (2013) optaram por manter esta espécie sinonimizada até novas coletas serem realizadas na região. Verificamos aqui a similaridade de *V.hamata* com *V.racinae*, no entanto, esta última com dimensões ainda menores.

51. *Vriesea fidelensis* Leme, Bradea 8(21): 118-119, 121. 1999. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: São Fidelis, Bela Joana, 1 Mai 1989, fl. cult. Fev. 1999. *E.Leme 1409* (holótipo HB87019!, isótipo SEL).

52. *Vriesea flammea* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo II. 1 (3): 59. 1941. TIPO: BRASIL. Paraná: Jacareí, quase ao nível do mar, sobre árvores da restinga, 9 Jan 1916, *Dusén 17486* (holótipo GH! [barcode GH00039488!]; isótipos S, SP31527! [barcode SP001823!], K! [barcode K000322044!]).



53. *Vriesea flava* A.F.Costa, H.Luther & M.G.L.Wanderley, Novon 14: 36–39.2004. TIPO: BRASIL. São Paulo: Ribeirão Grande, Parque Estadual Fazenda Intervales, Mai 1997, *M.G.L.Wanderley et al.* 2187 (holótipo SP309208! [barcode SP004052!], isótipo R192129! [barcode R010013413!]); Campina Grande do Sul: Serra do Espia, Abr 1964, *Hatschbach & Joly* 11145 (parátipos MBM! [barcode MBM033696!], HBR46680!, UPCB!, HB33803!); São Paulo: Tapiraí, Nov 1999, *Luther s.n.* (parátipo SEL081296!).

=*Vriesea carinata* var. *aurea* Padilla, J. Bromeliad Soc. 24(3): 101–102. 1974. *nom. nud.*

O material *Dúsen* 6765 (S) citado como parátipo no protólogo se refere a uma *Baccharis oblongifolia* (Ruiz & Pav.) Pers.

54. *Vriesea flexuosa* F.P.Uribe & A.F.Costa, Syst. Bot. (no prelo). Nome substituído: *Vriesea procera* var. *tenuis* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo 11. 1: 121.1943. TIPO: BRASIL. São Paulo, Pirajussara, *A.Gehrt* 1820 (holótipo GH! [barcode GH00057087!], isótipo SP24580! [barcode SP003960!]).

55. *Vriesea fluminensis* E.Pereira, Bradea 1(25): 273, pl. 1, fig. A. 1972. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro, Near Areal, 4 Fev 1972, *A.Seidel* 626 (holótipo HB52185!, foto US!).

56. *Vriesea fluviatilis* Kessous & A.F.Costa, Novon 25: 434–435. 2017. *Vriesea gradata* Mez var. *bicolor* E.Pereira & I.A.Penna, Bradea 4(19): 137. 1985. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Conceição de Macabú, 17 Jul 1984, *R. Menescal s.n.* (holótipo HB77773!).

Kessous & Costa (2017) apontaram diferenças morfológicas significativas entre este táxon e *V.gradata*, sugerindo o posicionamento deste táxon no ranking de espécie.

57. *Vriesea fontanae* Fraga & Leme, Rodriguésia 61(1): 58–59. Figs. 13 a-k, 12 e-f. 2010. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: São Roque do Canaã, Alto Misterioso, floresta ombrófila densa altomontana com inselbergue, 19°48'11.8"S, 40°46'13.7"W, 1143 m elev., 19 Mar 2004, *C.N.Fraga, A.P.Fontana & L.Kollmann 1164* (holótipo RB 406750! [barcode RB00595333!, RB00595341!, RB00595334!, RB00595342!, RB00595339!, RB00595337!, RB00355692!, isótipo MBML40185! [barcode MBML00006302!]); Santa Leopoldina, Luxemburgo, 15 Mar 2005, *A.P.Fontana et al. 1147* (MBML024368! [barcode MBML00006316!]); Santa Teresa, Distrito de 25 de Julho, 29 Apr 2005, *A.P.Fontana et al. 1411* (MBML! [barcode MBML00006309!); Valsugana Velha, propriedade do Dr. Pedro, 2 Ago 2005, *A.P.Fontana & C.Esgario 1638* (MBML! [MBML00006312!]); São Roque do Canaã, Alto Misterioso, 19°48'10.3"S, 40°46'19.2"W, 30 Jan 2007, *C.Esgario et al. 127* (MBML033576! [barcode MBML00006305!)).

58. *Vriesea fontourae* B.R.Silva, J. Bromeliad Soc. 55 (2): 77. 2005. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Silva Jardim, Jan 2001, *E.L.L.Torres s.n.*, floresceu em cultivo, Jardim Botânico Neotropicum (JBN875), Ago 2001, *B.R.Silva s.n.* (holótipo RB419195! [barcode RB00418636!]); BRASIL. Rio de Janeiro: Silva Jardim, Poço das Antas, Ago 1994, *Fontoura s.n.*, floresceu em cultivo, Refúgio dos Gravatás, Ago 2001, *E.Leme 2681* (parátipo RB493837! [barcode RB00583682!)).

59. *Vriesea fosteriana* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo II. 1: 116. 1943. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Vargem Alta, Morro do Sal, 1.000 m.s.m, 16 Ago 1940, *M.Foster & R.Foster 947* (holótipo GH! [barcode GH00029479!, GH00029480! GH00029481!], isótipos US1906416! [barcode US00479248!], US1906416! [barcode US00479249!], SPF64968! [barcode SPF00064968!)).

=*Vriesea hasselbladi* Ruschi, Boletim do Museu de Biologia Professor Mello Leitão 17: 1. 1964. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: in sylvis prope Santa Teresa, et S. Leopoldina, loco Serra de Magaraí, Serra do Oleo, 300-600 m. *A. Ruschi. 3.905, 3.906 e 3.907* (holótipo MBML? lectótipo: Boletim do Museu de Biologia Professor Mello Leitão 17: figuras e foto. 1964 – designado por Moura [2011])



=*Vriesea fosteriana* var. *seideliana* Reitz, Sellowia 17:41-44. 1965. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Santa Tereza, 6 Fev 1965, *A.Seidel s.n.* (holótipo HBR perdido, neótipo: foto no J. Bromeliad Soc. 17(1): 20. 1967 [aqui designado]).

Verificamos que o material *Foster & Foster 947* encontra-se depositado no herbário SPF (além dos outros herbários citados). Moura (2011) sinonimizou e tipificou a espécie *V.hasselbladi*, visto que provavelmente seu holótipo foi perdido no herbário do MBML na inundação que ocorreu na cidade de Santa Teresa. Confirmamos aqui o desaparecimento do holótipo de *V.fenestralis* var. *seideliana*, como citado por Moura (2011) que também não encontrou o tipo no herbário HBR. Por fim, propusemos aqui uma foto publicada no Journal of the Bromeliad Society como o neótipo da espécie (Art. 9.8 do Código de Shenzhen, Turland *et al.* 2018), conforme mencionado anteriormente em Moura (2011).

60. *Vriesea fradensis* A.F.Costa, Bromélia 2(4): 7–9. 1995. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Macaé, Pico do Frade, 18 Fev 1994, *E.M.C.Leme & C.Farney 2292* (holótipo R! [barcode R000189323!], isótipo R! [barcode R000189323a], HB80698!); 16 Set 1982, *C.Farney & G.Martinelli 111* (parátipo RB228216! [barcode RB00566727!, RB00286704!, RB00566728!], F?, K?).

O parátipo *Farney & Martinelli 111* não se encontra no herbário K. O herbário F ainda não foi consultado e não possui material digitalizado na plataforma JSTOR.

61. *Vriesea friburgensis* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 537. 1894.
61.1. *Vriesea friburgensis* var. *friburgensis*. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Nova Friburgo, *Glaziou 16467* (lectótipo B! [barcode B100243380!, B100243381!], isolectótipos K! [barcode K000322053!], LE! [barcode LE00006324!], P! [barcode P00753316! P00753317!]) [aqui designados], foto GH!, US!)

Mez (1894) ao designar o tipo do táxon cita o material *Glaziou 16467* para três herbários (B, P e LE). Além disso, este espécime também se encontra depositado no herbário K. Como não foi designado holótipo no protólogo, designamos aqui o material do herbário B, um dos materiais vistos por Mez e provavelmente o principal,

como lectótipo e os demais como isolectótipos (conforme o Código de Shenzhen, Turland *et al.* 2018, Art. 9.3, ver também Art.7, Nota 2, Ex. 13).

61.2. *Vriesea friburgensis* var. *paludosa* (L.B.Sm.) L.B.Sm., Anais Bot. Herb. Barbosa Rodrigues 4: 68. 1952. *Vriesea paludosa* L.B.Sm., Arq. Bot. São Paulo. II, 1: 119 pl. 128. 1943. TIPO. BRASIL. Paraná: Curitiba, 2 Set 1939, *Foster 459* (holótipo GH! [barcode GH00029519!], isótipo R! [barcode R000032538!]).

61.3. *Vriesea friburgensis* var. *tucumanensis* (Mez) L.B.Sm., Anais Bot. Herb. Barbosa Rodrigues 4: 68. 1952. *Vriesea tucumanensis* Mez in DC. Monogr. Phan. 9: 585. 1896. TIPO: ARGENTINA. Sierra de Tucuman, 1882, *F.Schultz s.n.* (holótipo B!, foto F11472!)

=*Vriesea argentinensis* Speg., Physis 3: 158. 1917. TIPO: ARGENTINA. Misiones, San Pedro, Fev 1907 *Spegazzini s.n.* (holótipo LP?).

=*Vriesea glutinosa* var. *viridis* Hassl., Annuaire du Conservatoire & du Jardin Botaniques de Genève 20: 319. 1919. TIPO: PARAGUAI. Santo Tomas, 1898-1899, *Hassler 3768* (holótipo G85310/1! [barcode G00009159!], isótipo G85310/2! [barcode G00004699!]).

Mez (1896) citou um material do herbário de Hieron (Berlim) como tipo. Apesar de não digitalizado, o espécime foi encontrado neste herbário. Além disso, verificamos a foto do tipo desta espécie no herbário GH e F (pela plataforma JSTOR). *Vriesea caldasiana* foi tratada como sinônimo de *V.friburgensis* var. *tucumanensis* por Smith & Downs (1977). Mez (1896) citou para este nome dois materiais como tipo, Mosén 4437 e Mosén 3250, para os herbários C (flores) e LE (folhas). No entanto o(s) material(is) do herbário C não foi(ram) encontrado(s), sendo apenas visualizado *online* o espécime Mosén 3250 (2 *sheets*) de LE, com folhas e algumas sementes. Além disso, no protólogo, Mez (1896) citou a localidade tipo para Minas Gerais, Caldas, no entanto, os nomes “Prov. São Paulo, Santos” foram encontrados no espécime de LE, ambas distantes geograficamente da localidade tipo de *V.friburgensis* var. *tucumanensis*. Desta forma não conseguimos confirmar a identidade desta espécie, sendo aqui excluída. Não conseguimos obter acesso ao herbário LP, desta forma não visualizamos o tipo de *Vriesea argentinensis*.



62. *Vriesea garlippiana* Leme, J. Bromeliad Soc. 47(3): 99-102. 1997. TIPO: BRASIL: Rio de Janeiro: Nova Friburgo, Macaé de Cima, Faz. São João, Morro de São João, ca. 1,700 m high, 10 Nov 1996, *E.Leme, G.Croce & J.Gastin 3582*, fl. cult. Fev 1997. (holótipo HB81969!); fl. cult. Fev 1997, *E.Leme, G.Croce & J.Gastin 3583* (parátipo HB81973!).

63. *Vriesea gelatinosa* R.L.Moura & A.F.Costa, Syst. Bot. 39(3): 797–798. 2014. TIPO: BRASIL. Bahia: Rio de Contas, Parque Municipal Natural da Serra das Almas, subida para o Pico das Almas, 26 Nov 2008, *R.L.Moura 947 & A.Oliveira* (holótipo R219218! [barcode R000219218!]); BRASIL. Bahia: Rio de Contas, Pico do Itobira, 12 Abr 1999, *Forzza et al. 1201* (parátipos SPF, CEPEC82722, NY! [barcode NY00486361!]); Rio de Contas, Pico do Itobira, ca. 1800 m, 18 Ago 2001, *Leme & Junior 5360*, fl. em cultivo, Set 2009 (parátipo RB493285! [barcode RB00582981!, RB01219894!]); Rio de Contas, Serra do Barbado, Pico do Itobira, em meio a rochas, 1900 m, 24 Nov 2008, *Moura & Oliveira 764* (parátipo R219219! [barcode R000219219!]); Rio de Contas, APA Serra do Barbado, em mata na base do Pico do Itobira, 24 Nov 2008, *Moura & Oliveira 948* (parátipo R219217! [barcode R000219217!]).

64. *Vriesea gigantea* Gaudich., Voy. Bonite, Bot. (Atlas): t.70. 1843.

64.1. *Vriesea gigantea* var. *gigantea*. TIPO: BRASIL. Santa Catarina, *Gaudichaud 127* (holótipo P! [barcode P00753345!], isótipo G! [barcode G00098164!], foto GH!, F).

=*Tillandsia gigantea* (Gaudich.) Griseb., Fl. Brit. W.I. 597. *nom nud. et illeg.* 1864.

=*Tillandsia tessellata* Linden, Cat. Général 9. 1873. *Vriesea tessellata* (Linden) É.Morren, Belgique Hort. 32: 381, *pl. 14-16*. 1882.

=*Tillandsia reticulata* Baker, Gard. Chron. III. 1: 140. 1887. *Vriesea reticulata* (Baker) Mez *in* Mart., Eichl. & Urban, Fl. bras. 3(3): 557. 1894. TIPO: BRASIL. Rio Grande do Sul, fl. cult. Mar 1873, *Bull Hortus s.n.* (holótipo K! [barcode K000322069!]).

=*Vriesea tessellata* [sem nível] *sanderiae* hortus ex Sander, Rev. Hort. [Paris]. 65: 202. 1893. *nom. nud.*

=*Vriesea tessellata* [sem nível] *variegata* hortus ex Wittmack, Gartenflora 42: 305. 1893. *nom. nud.*

=*Vriesea mosenii* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 558. 1894. TIPO: BRASIL. São Paulo: Santos, 20 Jan 1875, *Mosén 3247* (lectótipo C! [barcode C10008922!, C10008923!], isoelectótipos LE! [barcode LE00006327!], M [barcode M0111461!], S-R-6502!, K! [barcode K000322068!], **[aqui designados]** foto GH!); Rio de Janeiro, Cantagallo, 1885, *Glaziou 15467* (síntipo BR! [barcode BR0000006723941!]; Santa Catarina, *Gaudichaud 127* (síntipo P! [barcode P00753345!], isosíntipo G! [barcode G00098164!]).

=*Vriesea alexandrae* Hortus Sander, Gard. Chron. 33(1): 245. 1903. TIPO: Não designado. Prancha em Belgique Hort. 32: 381, pl. 14-16. 1882. (neótipo **[aqui designado]**)

Gaudichaud (1843) apresentou uma prancha de *V.gigantea* e posteriormente uma descrição desta prancha. O material utilizado no desenho foi encontrado nos herbários P, sob a coleta *Gaudichaud 127*. Posteriormente, com base no espécime de Gaudichaud, Grisebach (1864) citou o nome *T.gigantea* ao comparar com *T.excelsa*, sem descrevê-lo, considerado aqui nome nudo (conforme o Art. 38 do Código de Shenzhen, Turland *et al.* 2018) e ilegítimo por se tratar de um homônimo posterior a *Tillandsia gigantea* Mart. ex Schult. f. (= *Werauhia gigantea* [Mart. ex Schult. f.] J.R.Grant) (conforme o Art. 53 do Código de Shenzhen, Turland *et al.* 2018). O nome *Tillandsia gigantea* Mart. ex Schult. f. foi confundido em diversos trabalhos com esta espécie aqui tratada, principalmente quando Mez (1894) publicou o homônimo posterior, *Vriesea gigantea* (Mart. ex Schult. f.) Mez, que atualmente se trata de *Werauhia gigantea* (Mart. ex Schult. f.) J.R.Grant. Não obtivemos acesso ao protólogo de *Tillandsia tessellata*, apenas ao material publicado pelo mesmo autor no mesmo ano com um desenho da espécie em estado vegetativo. Além disso, o desenho de Morren (1882) não deixa dúvidas quanto a identidade deste táxon. Baker (1887) ao descrever a *Tillandsia reticulata* mencionou que os nomes *Tillandsia reticulata*, *Guzmania reticulata* e *Vriesea reticulata* foram muito utilizados em jardins botânicos, mas nunca descritos formalmente. Posteriormente, Mez (1894) transferiu este táxon para *Vriesea*.



Além disso, no mesmo trabalho, Mez descreveu *Vriesea mosenii*, sinonimizando *V. gigantea* sob este nome. Citou espécimes distribuídos em diversos herbários da Europa, *Mosén 3247* (C, LE, M, S, K) e *Glaziou 15467* (BR). Elegemos aqui como lectótipo o material *Mosén 3247* (C) por ser o mais completo e estar depositado no herbário do coletor (conforme o Art. 9.3 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018). Além disso, Mez (1894) citou como um dos tipos (sintipo) de *V. mosenii*, o mesmo tipo de *V. gigantea*, (*Gaudichaud 127*). Não foi encontrada o espécime designado para o herbário B. Na descrição de *Vriesea alexandrae* o autor não designou tipo e nem apresentou nenhum material em pranchas, desta forma, devido à ausência de material original propusemos aqui a neotipificação da prancha publicada em *La Belgique Horticole* 32: 381, *pl. 14-16*. 1882 (conforme o Art. 9.11 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).

64.2. *Vriesea gigantea* var. *seideliana* Roeth, *Bromelie* 1992(1): 5-6. 1992. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: prope urbem Santa Leopoldina, ca. 600 m.s.m., 1982, *A. Seidel 940* (holótipo HAL! [barcode HAL0069716!]).

65. *Vriesea gracilior* (L.B.Sm.) Leme, *J. Bromeliad Soc.* 41: 263. 1991. *Vriesea platynema* var. *gracilior* L.B.Sm. *Arq. Bot. Estado de São Paulo* II. 1: 121. 1943. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Santa Teresa, 26 Jul 1939, *Foster 267* (holótipo GH! [barcode GH00029525!], isótipos R! [barcode R000032438!, R000032438a!] SP54676! [barcode SP001827!], foto US!).

66. *Vriesea graciliscapa* W.Weber, *Feddes Repert.* 97(3-4): 104–106 (fig.8). 1986. TIPO: BRASIL. Bahia: Ilhéus, 40-60 msm, flowered Hort. Weberi, 30 Jul 1983, *A. Seidel 939* (holótipo HAL! [barcode HAL0103671!]).

67. *Vriesea gradata* (Baker) Mez in Martius, Eichler & Urban, *Fl. bras.* 3(3): 523. 1894. *Tillandsia gradata* Baker, *J. Bot.* 26: 105. 1888. TIPO: BRASIL. *Glaziou 15473* (holótipo K! [barcode K000322048!]; isótipos C22336!, P! [barcode P00753321!]; fotos GH !, US! e F).

=*Vriesea conferta* var. *recurvata* Wawra, Oesterr. Bot. Z. 30: 184. 1880. *syn. nov.*
TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Três Rios (anteriormente chamado de Entre Rios),
Wawra 126-b (holótipo W1880-0000599!).

Historicamente, autores relacionaram esta espécie a *V. ensiformis* (Baker 1888, Costa & Wendt 2007; Costa *et al.* 2014), da qual se diferencia pela presença de inflorescência simples e brácteas florais vermelhas, com ápice mais escuro e involuto. *Vriesea conferta* var. *recurvata* Wawra foi excluída da sinonímia de *V. ensiformis* (Kessous *et al.* (2018), e aqui propusemos sua sinonimização sob *V. gradata*.

68. *Vriesea grandiflora* Leme, J. Bromeliad Soc. 50 (2): 52. 2000. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Sumidouro, *Croce & Gastin s.n.*, Abr 1997, fl. cult, Out 1999, *E.Leme 3865* (holótipo HB87018!).

69. *Vriesea guttata* Linden & André, Ill. Hort. 22: 43 pl. 200. 1875.

69.1. *Vriesea guttata* var. *guttata*. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: sem localidade específica, *Gautier in Linden Hortus s.n.* (holótipo P?); Ill. Hort. 22: 43, t. 200. 1875 (lectótipo – designado por Smith & Downs 1977).

Não se sabe se a coleta tipo foi herborizada, visto que foi descrita como em cultivo e sem flores. Desta forma, Smith & Downs (1977) propuseram a tipificação do protólogo e respectiva prancha.

69.2. *Vriesea guttata* var. *striata* Reitz, Sellowia 14: 108. 1962. TIPO: BRASIL. Santa Catarina, Corupá, *A.Seidel s.n.* (holótipo HBR46630!).

69.3. *Vriesea guttata* var. *eguttata* Reitz, Sellowia 14: 108. 1962. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: Campo Alegre, Morro do Iquererim, 1100 m alt., 20 Out 1958, *Reitz 6037* (holótipo HBR46632!).



70. *Vriesea heterostachys* (Baker) L.B.Sm., *Phytologia* 19(4): 289. 1970. *Tillandsia heterostachys* Baker, *J. Bot.* 26: 106. Mar 1888. TIPO: BRASIL. "southern Brazil" São Paulo: (Le Joly in) *Glaziou 13260* (lectótipo B100157394!, isolectótipo P00438690! [aqui designado], foto US!). (Figura 8).

=*Vriesea petropolitana* L.B.Sm., *Arq. Bot. Estado São Paulo* 11. 1: 120, *pl. 130*. 1943; as "Vriesia" TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Teresópolis, 22 Mai 1939, *Foster 32* (GH! [barcode GH00029523!], foto US!)

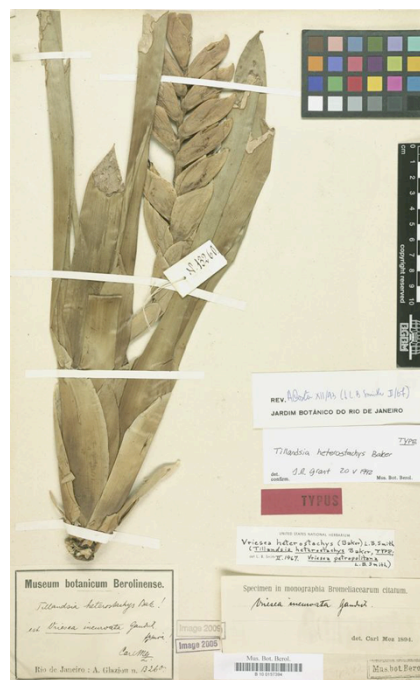


Figura 8: Lectótipo proposto de *V. heterostachys* (B).

Baker (1888) não indicou qual herbário que se encontraria depositado o espécime tipo. Como o espécime foi encontrada em dois herbários (B e P) desigamos aqui o material do herbário B como lectótipo (conforme o Código de Shenzhen, Turland *et al.* 2018, Art. 9.3, ver também Art.7, Nota 2, Ex. 13).

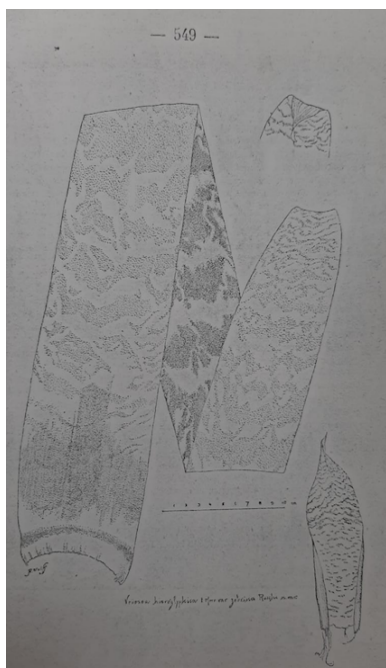


Figura 9 Lectótipo proposto de *V. hieroglyphica* var. *zebrina* (Bull. Mus. Paris ser2/t.26: 548–549. 1954).

71. *Vriesea hieroglyphica* (Carrière) É.Morren, *Ill. Hort.* 31: 41 pl. 514. 1884.

71.1. *Vriesea hieroglyphica* var. *hieroglyphica*. *Massangea hieroglyphica* Carrière, *Rev. Hort. [Paris]* 50: 175, f. 33, 34. 1878. *Tillandsia hieroglyphica* (Carrière) Baker, *J. Bot.* 26: 110. 1888. TIPO: BRASIL. São Paulo: Santos, *Grand in Hortus Museum Paris s.n.* (holótipo P?); *Rev. Hort. [Paris]* 50: 175, f. 33, 34. 1878 (lectótipo –designado por Smith & Downs 1977).

Não se sabe se o a coleta tipo deste táxon existiu. Desta forma, Smith & Downs (1977) propuseram a tipificação do protólogo e respectiva prancha.

71.2. *Vriesea hieroglyphica* var. *zebrina* Ruschi, Bull. Mus. Paris ser2/t.26: 547. 1954. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Santa Teresa, Estação Biológica do Museu Nacional, 550-850 m alt., 11 Nov 1952, *Ruschi s.n.* (holótipo MBML, perdido); Bull. Mus. Paris ser2/t.26: 548–549. 1954 (lectótipo [aqui designado]). (Figura 9).

Não encontramos o tipo desta variedade no herbário MBML. Desta forma propusemos aqui a tipificação do protólogo e respectiva prancha (conforme o Art. 9.3 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).

72. *Vriesea hoehneana* L.B.Sm., Contr. Gray Herb. 68: 150 pl. 1 figs. 11–13. 1933. TIPO: BRASIL. São Paulo: Estação Biológica Alto da Serra, 17 Fev 1929, *L.B.Smith 1945* (holótipo GH! [barcode GH00029506! GH00029507!], isótipo US1909862! [barcode US00091185!], US1909862! [barcode US00091184!], foto US!).

=*Vriesea tessellata sensu* Hoehne, Album da Secção de Botânica do Museu Paulista 97 fig. 1925.

Em publicação sobre atividades dos pesquisadores do Instituto Botânica de São Paulo, F.C.Hoehne publicou uma foto numa área de campos de altitude ao lado de uma planta que ele identificou como *Vriesea tessellata*. No entanto, como este nome já estava ocupado com uma espécie de É.Morren, Smith (1933) descreveu a espécie como *V. hoehneana* em sua homenagem.

73. *Vriesea hydrophora* Ule, Arch. Mus. Nac. 10: 189. 1899. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Nova Friburgo, Pedra do Conego, 1300 m, 1898, *Ule 4652* (holótipo B! [barcode B100243379!], foto GH!, F, US!).

Ule (1899) não citou nenhum material como holótipo da espécie. No entanto, o espécime do herbário B não deixa dúvidas que foi utilizado pelo autor na descrição deste táxon (conforme o Art. 9.1(b) do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).

74. *Vriesea incurvata* Gaudich., Voy. Bonite, Bot. 3(Atlas): t.68. 1843. *Tillandsia incurvata* (Gaudich.) Baker, J. Bot. 26: 49. 1888. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: Florianópolis, without locality but probably from the Ilha de Santa Catarina,



Gaudichaud-Beaupré 120 (holótipo P! [barcode P00753323!], isótipo P! [barcode P00753324!], BR [barcode BR0000013225698], fotos GH!, US!).

=*Vriesea rostrum-aquilae* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 518, pl. 107. 1894. TIPO: BRASIL. São Paulo, São Bento, *Burchell 3488* (holótipo BR! [barcode BR0000008577733!], isótipos B! [barcode B100243378!], K! [barcode K000322047!], foto GH!),

=*Vriesea incurvata* var. *albina* T.Strehl, Div. Mus. Ciênc. Tecn. 9: 29. 2004. TIPO: BRASIL. Rio Grande do Sul: Terra de Areia, Sanga Funda (observado e coletada junto ao Arroio do Palmital em terra de Areia, floresceu em cultivo), 16 Jan 1995, *Rohde s.n.* (holótipo HAS33952).

75. *Vriesea inflata* (Wawra) Wawra, Itin. Princ. S. Coburgi 1: 161. 1883. *Vriesea carinata* var. *inflata* Wawra, Oesterr. Bot. Z. 30: 183. 1880. *Tillandsia inflata* (Wawra) Baker, Curtis Bot. Mag. 112: sub *pl. 6882*. 1886; como basiônimo, não o material ilustrado. *Vriesea incurvata* var. *inflata* (Wawra) Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 522. 1894. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Tijuca, *Wawra 219a* (holótipo W! [barcode W1880-0000608!]).

Smith & Downs (1977) declararam como perdido o tipo desta espécie. Till (1994) encontrou o espécime e o designou como lectótipo. No entanto, não havia a necessidade da lectotipificação deste material, visto que foi o material citado por Wawra no protólogo.

76. *Vriesea interrogatoria* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo II. 1: 117–118, tab. 124. 1943. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Itatiaia, 28 Ago 1940, *M. Foster & R. Foster 1039* (holótipo GH! [barcode GH00029509!, GH00029510!], isótipo SP44774! [barcode SP001829!], foto US!).

≡*Vriesea paraibica* var. *interrogatoria* (L.B.Sm.) A. Costa, Selbyana 27: 142. 2006. *syn. nov., nom. nud.*

Ao consultar o holótipo e o isótipo de *V. interrogatoria*, verificamos uma leve torsão da inflorescência (em formato de interrogação), característica que Costa et al. (2009) considerou atípica, em relação aos demais materiais examinados. Além disso, verificamos nos tipos as margens das brácteas florais mais quebradiças com aparência diferente dos demais exemplares, característica também não frequentemente encontrada nos demais espécimes coletados. Versieux & Wendt (2006) na listagem das Bromeliaceae de Minas Gerais, citaram o nome *V. paraibica* var. *interrogatoria*, no entanto este nome nunca foi descrito formalmente pela autora atribuída a espécie, considerado aqui como nome nudo (conforme o Art. 38 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).



Figura 10: Neótipo proposto para *V. itatiaiae* (It. Sax. Cob. 169, pl.31, 34C. 1883)

77. *Vriesea itatiaiae* Wawra, Oesterr. Bot. Z. 30: 221. 1880. *Tillandsia itatiaiae* (Wawra) Baker, J. Bot. 26: 110. 1888. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Itatiaia, immediately below tree line, 1879, Wawra II-463 (holótipo W perdido); It. Sax. Cob. 169, pl.31, 34C. 1883 (neótipo **[aqui designado]**). (Figura 10).

Smith & Downs (1977) citaram a perda do material tipo no herbário W e propuseram a tipificação (sem especificação) do material conforme a ilustração do autor na obra subsequente (It. Sax. Cob. 1883), não no protólogo de 1880. Machado (2017) citou que o espécime do W foi destruído na Segunda Guerra Mundial, e que, por se tratarem de obras diferentes referentes a mesma viagem não haveria a necessidade de neotipificar o material tipificado por

Smith & Downs (1977). No entanto, verificamos aqui que há a necessidade de se categorizar o tipo proposto por Smith & Downs (1977), o qual não pode ser considerado um lectótipo por não se tratar de um material original. Esta prancha não foi previamente publicada ao protólogo, bem como não publicada como parte do protólogo (conforme o Art. 9.4[a,b] do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).



Desta forma, julgamos mais adequado a propor o neótipo, devido ausência deste “material original” (conforme o artigo 9.8 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).

78. *Vriesea jonesiana* Leme, Harv. Pap. Bot. 4(1): 154-156, fig. 14. 1999. TIPO: BRASIL. São Paulo: Caraguatatuba, estr. Caraguatatuba-São José dos Campos, Alto da Serra, Ago 1995, floresceu em cultivo em Dec 1995, *Leme et al.* 3187 (holótipo HB81976!; foto R!).

79. *Vriesea jonghei* (É.Morren) É.Morren, Belgique Hort. 28: 257. 1878. *Tillandsia jonghei* É. Morren, *auct non* K.Koch 1868, Belgique Hort. 24: 291, pl. XII–XIII. 1874. TIPO: Brasil, Minas Gerais?, fl. cult. H.B. Lugd. Bot. em 25 de Novembro de 1865 (holótipo LG!).

Vriesea jonghei possui uma história confusa quanto a sua nomenclatura. Moura (2011) sugeriu que a principal origem deste problema é a frequente associação deste nome com *Encholirium jonghii* Koch, que na verdade se trata de um sinônimo de *Pseudalcantarea viridiflora* (Beer) Pinzón & Barfuss. No protólogo, Morren (1874) citou que a planta provavelmente veio de Minas Gerais enviada por Joseph Libon no Brasil (que nomeou informalmente a espécie como *Encholirion jonghei*) para o horticultor Jean de Jonghe, de Bruxelas. No herbário de Liège encontramos dois espécimes de *V. jonghei*, um deles determinado como tipo. Apesar da etiqueta não deixar claro a localidade da coleta, apenas que floresceu em cultivo em “H.B. Lugd. Bot. em 25 de Novembro de 1865”, o espécime possui algumas anotações, as mesmas encontradas no protólogo, que nos levaram a corroborar esta determinação. Moura (2011) propôs a possível lectotipificação da prancha do protólogo (Belgique Hort. 24: 291, pl. XII–XIII. 1874). No entanto, encontramos o material original no herbário de Liège, sendo assim esta lectotipificação não é mais necessária. *Vriesea jonghei* é a espécie tipo de *Vriesea* sect. *Xiphion*.

80. *Vriesea kautskyana* E.Pereira & I.A.Penna, Bradea 3(43): 380. 1983. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Domingos Martins, Santa Maria 800m alt., 1 Abr 1982, R. Kautsky 731 (holótipo HB71472!, isótipo HB71.473); Alto de Santa Maria, cultivada por Kautsky, 800 m.s.m., 5 Mai 1982, G. Martinelli et al. 8015 (RB209174! [barcode RB00287254!]).

O isótipo mencionado no protólogo não foi encontrado no HB.

81. *Vriesea languida* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo. 1: 118, pl. 125 fig. 1. 1943. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Santa Teresa, 28 Jul 1939, Foster 301 (holótipo GH! [barcode GH00029513] foto US!).

82. *Vriesea laxa* (Griseb.) Mez in DC. Monogr. Phan. 9: 578. 1896. TIPO: VENEZUELA. Aragua: Maracai to Choroni, Jan 1857, Fendler 2166 (holótipo GOET! [barcode GOET000726!], foto US!).

83. *Vriesea leptantha* Harms, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 12: 532. 1935. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Santo Antônio do Imbe, Pedra da República, Abr 1962, Brade & Santos-Lima 11586 (holótipo B! [barcode B100243376!], foto US!).

84. *Vriesea lidicensis* Reitz, Sellowia 26: 55. 1975. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Municipality of Rio Claro, Alto da Serra, near Lidice, epiphytic in the forest, 700m, 21 Fev 1974, P. R. Reitz 7581 (holótipo HBR).

85. *Vriesea lilliputiana* Leme, Phytotaxa 177(2): 93-94. 2014. TIPO: BRASIL. Bahia: Santa Terezinha, Pedra Branca, ca. 800 m elevation, Abr 1997, S.Linhares s.n., fl. cult. E.Leme 3840 (holótipo HB81975!); BRAZIL. Bahia: Ubaíra, ca. 3 km da cidade, Jun 2001, S.Linhares s.n., fl. cult. E. Leme 5230 (parátipo HB); Wenceslau Guimarães, Mai 2002, S.Linhares 1175, cult. E.Leme 5466 (parátipo RB358705! [barcode



RB00874302!]); Iguai, near the border with Dário Meira, Serra dos Índios, Rio das Flores, propriedade de Alfredo Pinheiro, 961 m, 14°32'27" S, 40°05'48" W, 27 Mai 2007, *E.Leme et al.* 7073 (parátipo RB382293! [barcode RB00874283!]); Minas Gerais: próximo da divisa da Bahia, Santa Maria do Salto, Talismã, Parque Estadual do Alto Cariri, Fazenda Flozino Teixeira, 910 m, 16°23.16' S, 40°02.24' W, 24 Mar 2010, *E.Leme* 8221 & *L.Kollmann* (parátipo RB752021! [barcode RB01373928!], RB380422! [barcodeRB00874295!]).

86. *Vriesea linharesiae* Leme & J.A.Siqueira, *Selbyana* 22 (2): 152. 2001. TIPO: BRASIL. Bahia: Santa Terezinha, Pedra Branca, Mar 1999, *S. Linhares s.n.*, floresceu em cultivo, Nov 1999, *J.C. Silva s.n.* (holótipo HB89552!).

87. *Vriesea longicaulis* (Baker) Mez in Martius, Eichler & Urban, *Fl. bras.* 3(3): 542. 1894. *Tillandsia longicaulis* Baker, *J. Bot.* 26: 80. 1888. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Petrópolis, Morro do Retiro, 7 Abr 1877, *Glaziou* 8988 (lectótipo K! [barcode K000322066], isolectótipo P! [barcode P00753326!, P00753327!] **[aqui designados]**, foto GH!, US!). (Figura 11).

=*Vriesea longicaulis* var. *secunda* Mez in Martius, Eichler & Urban, *Fl. bras.* 3(3): 543. 1894. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Serra dos Órgãos, *Wawra II-359* (lectótipo W1880-0000589! **[aqui designado]**).

Vriesea longicaulis apresenta sempre flores secundas durante a antese, no entanto o material tipo possui apenas botões florais, que não apresentam esta postura. Este caso pode ter ocasionado o equívoco de Mez (1894) que descreveu a variedade deste táxon com flores secundas. Baker (1888) não citou o herbário no qual foi depositado o



Figura 11: Lectótipo proposto de *V. longicaulis* (K).

tipo deste espécime. Como o tipo foi encontrado nos herbários K e P, elegemos aqui o primeiro como lectótipo, visto que é o herbário no qual o autor depositava seus espécimes (conforme o Código de Shenzhen, Turland *et al.* 2018, Art. 9.3, ver também Art.7, Nota 2, Ex. 13). Além disso, Mez (1894) por sua vez cita o espécime *Wawra II-359* para os herbários W, B e C, no entanto, a princípio, este material não se encontra nestes últimos dois. Desta forma, propusemos aqui como lectótipo o material depositado no herbário W (conforme o Código de Shenzhen, Turland *et al.* 2018, Art. 9.3)

88. *Vriesea longiscapa* Ule, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 18: 323. 1900. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Serra do Macahe, Nova Friburgo, *Ule 4956* (holótipo B! [barcode B100243374!, B100243375!], foto GH!, US!, F).

89. *Vriesea longisepala* A.F.Costa, J. Torrey Bot. Soc. 139: 40–44. 2012. TIPO: BRASIL. Bahia: Arataca, Serra do Peito-de-Moça, estrada que liga Arataca a Una, ramal ca. 22,4 km de Arataca com entrada no Assentamento Santo Antônio, RPPN Caminho das Pedras, 15u109250S 39u 209300W, 20 Jan 2007, *Amorim 6758, Borges, Fontana, Perdiz, Gomes, Sant'Ana* (holótipo CEPEC). BRAZIL Bahia, Arataca, Serra das Lontras ca. 7 km no ramal que liga o distrito de Itatingui a Serra, coletas no topo da encosta, 15°11'22"S 39°23'7"W, Floresta Ombrofila Densa Montana, 30 Mar 2008, *Amorim 7256, Perdiz, Jardim, Mateus, Paixão* (CEPEC, R [barcode R000212049!]). Bahia, Arataca, Serra do Peito de Moca, estrada que lida Arataca a Una, ramal ca. 22,4 km de Arataca, com entrada no assentamento Santo Antonio, RPPN Caminho das pedras, 15°10'25"S 39°20'30" W, alt. 1000m. Floresta Ombrofila Densa Montana, 14 Mai 2005, *Amorim 5003, Fiaschi, Paixao, Sant'Ana, Gomes* (CEPEC). Bahia, Arataca, rod. Arataca-Una, entrada ir direita do assentamento Santo Antonio 9,5 km, vicinal para a Fazenda Palmeira 8,9 km da entrada, Serra do Peito de Moca, RPPN Palmeira-IESB, trilha que leva ao topo da serra, 15°10'27"S 39°20'22"W, alt. 500-800 m, Floresta Ombrofila, 18 Dez 2005, *Jardim 4885, Paixão, Lopes, Gomes* (CEPEC). Bahia, Arataca, RPPN Caminho das Pedras, Serra do Peito de Moca, entrada 9,5 km no assentamento Santo Antonio, mais 8,9 km ate a sede da RPPN, trilha de acesso ao topo da serra, apos o Mormaço, 15°10'27"S 39°20'22"W, alt. 900-936 m, Floresta



Ombrofila Densa, 26 Nov 2006, *Amorim 6611*, Rocha, Rodrigues, Paixão (CEPEC, RB303509! [barcode RB00853705!]).

90. *Vriesea lubbersii* (Baker) Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 533. 1894. *Tillandsia lubberssi* Baker, Handb Bromel. 219. 1889. TIPO: BRASIL. South Brazil, Ago 1882, Morren Icon (holótipo K!, foto GH!, US!).

Baker (1889) descreveu *Tillandsia lubbersii*, com base na ilustração não publicada de Morren, *Vriesea lubbersii*, feita em agosto de 1882. Além disso, mencionou que o material vivo foi enviado por Binot ao Jardim Botânico de Bruxelas, citando que as folhas lembravam o gênero *Platystachys*. Mez (1894) posteriormente combinou este táxon para *Vriesea*. Gomes-da-Silva & Costa (2011) desconsideraram a autoria de Morren, visto que as pranchas nunca foram publicadas (Art. 46.4 do Código de Shenzhen). Aparentemente nenhum exemplar de herbário existiu, apenas o vivo utilizado para desenho, assim como diversos táxons de já aqui mencionados de Morren (ver discussão completa em Gomes-da-Silva & Costa 2011).

91. *Vriesea macrostachya* (Bello) Mez in DC. Mongr. Phan. 9: 601. 1896. *Caraguata macrostachya* Bello, Anales Soc. Esp. Hist. Nat. 12: 122. 1883. *Neovriesia macrostachya* (Bello) Britton, Sci. Surv. Porto Rico et Virgin Islands 5 (1): 142. 1923. TIPO: PUERTO RICO. Orocovis: Bo. Ala de Ia Piedra, Toro Negro Forest Reserve, E end of Lago el Guineo, 920 m., 23 Ago 1993, *Axelrod 6935* (neotype US3319917! [barcode US00515151!], US3319918! [barcode US00515148!]; isoneotypes B! [barcode B 100243372!, B100243373!], NY! [barcode NY00232838!, NY00232839!], MARY, MO, SEL, UPRRP – designados por Grant 1997).

92. *Vriesea maculosa* Mez, Feddes Repert. 12: 418. 1913. TIPO: BRASIL. Bahia: an einer Felsenschlucht der Serra do Sincorá, 1500 m, Nov 1906, *E. Ule 7120* (holótipo B! [barcode B100243369!], foto GH!, US!).

=*Vriesea fabioi* Leme, Harvard Pap. Bot. 4(1): 153-154. 1999. TIPO: BRASIL. Bahia: Chapada Diamantina, Palmeiras, Caeté-Açu. Ago 1996, *Leme 3448* (holótipo HB87017!).

Versieux (2014) sinonimizou *V. fabioi* sob *V. maculosa*.

93. *Vriesea magna* F.P.Uribbe & A.F.Costa, Syst. Bot. (no oprelo). TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Angra dos Reis, Ilha Grande, Parque Estadual da Ilha Grande, Restinga de Lopes Mendes, S 23°09'56" W 044°08'20", 16 Apr 2013, F.P.Uribbe 190 & B.Neves (holótipo R!).

94. *Vriesea marceloi* Versieux & T.Machado, Phytotaxa 71: 36–41. (Figs. 1–2). 2012. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Catas Altas, Serra do Caraça, Pico do Inficionado, campo rupestre, 2040 m, 11 Out 1999, *M. F. Vasconcelos s.n.* (holótipo BHCB52562!); BRASIL. Minas Gerais: Catas Altas, Serra do Caraça, Pico do Inficionado, campo rupestre, 2020 m, 17 Fev 2000, *M. F. Vasconcelos s.n.* (BHCB 52555!); 24 Mar 2000, *M. F. Vasconcelos s.n.* (BHCB53707!); Pico do Sol, 1918 m, 25 Abr 2009, *C. T. Oliveira et al. 419* (BHCB142320!).

95. *Vriesea maxoniana* (L.B.Sm.) L.B.Sm., Phytologia 6: 441. 1959. *Tillandsia maxoniana* L.B.Sm. Contr. Gray Herb. 124: 11, t. 2, f. 1–3. 1939. TIPO: BOLÍVIA. La Paz: Polo-Polo, bei Coroico, Nordyungas, 1,100 m., Out ou Nov 1912, *Buchtien 4538* (holótipo US 1175313! [barcode US00089255!], isótipo GH! [flor e foto], [barcode GH00029434!]).

=*Vriesea icterica* A. Cast. Lilloa 11: 150. 1945. TIPO: ARGENTINA. Salta: Orán, Maromas, 1 Jul 1944, *Castellanos s.n.* (holótipo LIL, isótipo GH! [barcode GH00029508!]).

96. *Vriesea medusa* Versieux, Bot. J. Linn. Soc. 158: 713. 2008. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Santo Antônio do Itambé, Parque Estadual do Pico do Itambé, 11 Out



2006, *L. M. Versieux, A. M. Calvente & R. B. Louzada 330* (holótipo SP396884 [barcode SP001830!], isótipo BHCB133729 [barcode BHCB000100!], R211314! [barcode R000211314!]). Brazil. Minas Gerais: Serra do Espinhaço, eastern slopes of Pico do Itambé, 12 Feb 1972, *W. R. Anderson et al. 35866* (NY! [barcode NY00873388!], SEL82396! [barcode SEL002202!], SEL82395! [barcode SEL002203!], SPF, US2645326! [barcode US01914493!], US2645327! [barcode US01914492!]). Brazil. Minas Gerais: Santo Antônio do Itambé, Parque Estadual do Pico do Itambé, 11 Out 2006, *L. M. Versieux et al. Louzada 331* (SP396885! [barcode SP001832!]).

97. *Vriesea melgueiroi* I.Ramírez & Carnevali, *J. Bromeliad Soc.* 43(2): 55-57. 1993. TIPO: VENEZUELA. Amazonas: Dept. Atures, Rio Sipapo, 4-5 km above the mouth of the Rio Guayapo, Laja granítica Zamuro, 40°30' N., 67°30' W, 80-100m elev. Collected Feb. 21, 1985, flowered under cultivation in Maracay, Venezuela, 27 Mai 1988, *G. Carnevali & I. Ramírez 2653* (holótipo VEN! [barcode VEN237459!]); 21 Feb 1985. *F Guánchez, G. Carnevali & E. Melgueiro 3959* (parátipo TFAV).

Apesar da disjunta distribuição, os autores apresentam uma detalhada descrição da espécie, descrevendo a forma do estigma (espiral-conduplicado), presente nas espécies de *Vriesea s.s.*

98. *Vriesea menescalii* E.Pereira & Leme, *Bradea* 4(25): 166-167,169. 1985. TIPO: BRASIL. Espírito Santo, Laranja da Terra, 1300m., Jul 1985, *E.M.C. Leme et al. 693* (holótipo HB72140!, isótipos RB234819! [barcode RB00566726!, RB00287255!], SEL39391! [barcode SEL001521!]).

99. *Vriesea michaelii* W.Weber, *Feddes Repert.* 93(5): 349. 1982. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Magé, 11 Nov 1978, Flowered in Weber's garden 1979, *A. Bleher s.n.* (holótipo HAL! [barcode HAL0103670!]).

100. *Vriesea microrachis* J.Gomes-da-Silva & A.F.Costa, Syst. Bot. 36(2): 301. 2011. TIPO: BRASIL. Brazilian Atlantic Forest, Dez 2007, *G. Martinelli s. n. and Gomes-da-Silva 51* (holótipo R! [barcode R000211744!]).

101. *Vriesea mimosoensis* D.R.Couto, Kessous & A.F.Costa. Phytotaxa (no prelo). TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Mimoso do Sul, Pedra dos Pontões, matinha nebulosa sobre *inselberg*, propriedade Sr. Roberto Belatto, 1.300 m. elev., 11 Out 2015, *D.R.Couto & F.C. Guerra Júnior 3241* (holótipo R!, isótipo MBML!); 01 Fev 2016, *D.R.Couto & T.M. Francisco 3287* (parátipo RB!); 27 Mai 2007, *V.C. Manhães 33* (parátipo MBML!).

102. *Vriesea minarum* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo 1 (5): 118-119, pl. 126. 1943. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Caeté, Pico da Piedade, 1300 m, 10 Jul 1940, *Foster 564* (GH! [barcode GH00029514!, barcode GH00029515!]).

=*Tillandsia citrina* Baker (1889), *non* Burch. ex Baker (1879). *Vriesea citrina* É. Morren ex Baker (1889). *Vriesea citrina* (Baker) L.B.Sm., Phytologia 21: 93. 1971. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Mun. Caeté, Serra da Piedade, in alpestribus saxosis, 4–5000 ft, *Warming 2176* (lectótipo C, designado por Smith 1971).

=*Vriesea ouroensis* W.Weber, Feddes Repert. 97: 206. 1986. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Ouro Preto, 1050 m, 1982, *A. Seidel 929* (holótipo HAL! [barcode HAL0103669!]).

Versieux (2005) havia considerado o tipo de *V. ouroensis* como perdido, e designou como lectótipo a ilustração de W. Weber (Feddes Repert. 97: 107. 1986). No entanto, posteriormente encontrou o espécime no herbário HAL.

103. *Vriesea minor* (L.B.Sm.) Leme, J. Bromeliad Soc. 46 (6): 245. 1996. *Vriesea bituminosa* var. *minor* L.B.Sm., Phytologia 16: 79. 1968. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: rodovia Tijucal e Serro, *Pereira 2861 & Pabst 3697* (holótipo RB97988!)



[barcode RB00566016!, RB00287269!]; isótipos HB3769!, US2519302! [barcode US00091158!]).

104. *Vriesea minuta* Leme, Bromélia 2 (4): 24. 1995. TIPO: BRASIL. Bahia: Uruçuca, estr. para Itacaré, Leme 2995, P. Nahoum, A. Amorim et J.C. da Silva (holótipo HB77779!), estr. Ubaitaba-Itacaré, 4 km do Loteamento Marambaia, 20 Nov 1991, A. Amorim et al. 473 (parátipo CEPEC); Ilhéus, ca. 7 km da estr. Olivença-Vila Brasil, 30 mai. 1991, A.M. de Carvalho, T.S. dos Santos et M. Kobayashi 3293 (parátipo CEPEC, NY! [barcode NY00822419!]).

105. *Vriesea minutiflora* Leme, Phytotaxa 16: 22–26. 2011. TIPO: BRASIL. Bahia: Iguai, próximo à divisa de Dário Meira, Serra dos Índios, Rio dos Índios, propriedade de Alfredo Pinheiro, 14°31.74'S, 40° 05.17' W, 926 m, 26 Mai 2007, Leme 7063 (holótipo RB553946! [barcode RB00849741!, RB00846760!]). Nova Canaã, Serra da Boa Vista (Serra da Oricana), 15 Ago 2001, Leme 5284 (HB); Silva s.n., fl. cult. Ago 2004, Leme 5137 (HB).

106. *Vriesea mitoura* L.B.Sm., Mem. New York Bot. Gard. 18(2): 32 fig. 5 I–K. 1969. TIPO: BRASIL. Amazonas: Rio Negro, on rocks in igarape, Serra Pirapucu, Rio Maturaca, Rio Cauaburi, 1250–1300 m alt, 29 Jan 1966, Silva & Brazão 60945 (holotype US2577062! [barcode US00091197!], isotype NY! [barcode NY00247389! NY02331732!]).

107. *Vriesea modesta* Mez, Bot. Jahrb. Syst. 30 (Beibl. 67): 7. 1902. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Serra da Mantiqueira, Abr 1896, H. de Magalhães 1020 (holótipo B!, foto GH!, US!, F; isótipo R! [barcode R R000173705!, R000173705a!, R000173705b!]).

108. *Vriesea mollis* Leme, Harvard Pap. Bot. 4(1): 156-157. 1999. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Nova Friburgo, Toca da Onça, flowered in cultivation December 1998,

L.K. Correia de Araujo s.n., fl. cult, *Leme 3795* (holótipo HB84102!, isótipo RB407905! [barcode RB00288213!]).

No protólogo, Leme (1999) não indicou a presença de isótipo, porém analisamos este exemplar no herbário RB.

109. *Vriesea morrenii* Wawra, Oesterr. Bot. Z. 30: 219. 1880. *Tillandsia morrenii* (Wawra) Baker, J. Bot. 26: 139. 1888. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Petrópolis, Cachoeria de Itamarati, *Wawra II-72* (holótipo W perdido, lectótipo B! [barcode B100157392!, B100157393!] **[aqui designado]**, foto US!). (Figura 12).

=*Vriesea morrenii* var. *disticha* Wawra, Oesterr. Bot. Z. 30: 220. 1880. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Teresópolis, *Wawra II-350* (holótipo W perdido); Ilustração em It. Sax.-Cob. I: 166, fig. 37B, 1883 (neótipo **[aqui designado]**).

=*Tillandsia segregata* E.Pereira, Rodriguésia 26: 113–114, 1971. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Teresópolis, Serra dos Órgãos, P. Nacional, 28 Jan 1968, *E. Pereira 10674* (holótipo RB140865! [barcode RB00579296!, RB00287246!]).

Smith & Downs (1977) designaram o espécime *Wawra II-72* do herbário B como neótipo, visto que o material do herbário W foi perdido. No entanto, este se tratava de um isótipo (mesma coleta do holótipo citado no protólogo). Desta forma designamos aqui este material como lectótipo (conforme o Código de Shenzhen, Turland *et al.* 2018, Art. 9.3). Assim como na variedade típica, o espécime tipo da variedade *disticha* foi perdido no herbário W. O material não possui ilustração, no entanto sua descrição se inclui na amplitude morfológica de *V. morrenii*. Desta forma, optamos aqui por neotipificar a



Figura 12: Lectótipo proposto de *V. morrenii* (B).



prancha de Wawra, referente a esta espécie (conforme o Art. 9.8 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).

110. *Vriesea mourae* Kessous, B.Neves & A.F.Costa, Phytotaxa 360(1): 45-53. 2018. TIPO: BRASIL. São Paulo: Bananal, Serra da Bocaina, 6 Mai 2015, *Kessous & Neves 221* (holótipo R!); BRASIL. São Paulo: Bananal, Serra da Bocaina, 6 Mai 2015, *Kessous & Neves 222* (parátipo RB772711! [barcode RB01395355!, RB01395746!]); *idem*, *Kessous & Neves 223* (parátipo HUNI! [barcode HUNI00006000!]); *idem*, *Kessous & Neves 224* (parátipo R!); 8 Jun 2017, *Kessous et al. 295* (parátipo R!); *idem*, 29 Set 1994, *Rodrigues et al. 239* (parátipo SP277401! [barcode SP053530!], SP277401a [barcode SP053637!]). Rio de Janeiro: Angra dos Reis, 9 Jun 2017, *Kessous et al. 302* (parátipo R!).

111. *Vriesea muelleri* Mez, Bot. Jahrb. Syst. 30 (Beibl. 67): 7. 1902. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: Blumenau, *F. Mueller s.n.* (holótipo B! [barcode B100296398!], foto US!).

112. *Vriesea nanuzae* Leme, J. Bromeliad Soc. 47: 172–175. 1997. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Diamantina, Br 259, ca. 1,350 meters alt., 21 Nov 1992, *E. Leme, P. Nahoum & L.C. Marigo 1820* (holótipo HB91608!).

113. *Vriesea neoglutinosa* Mez in Engler, Pflanzenr. 4(32): 636. 1935. *Tillandsia glutinosa* Mart. ex Schult. & Schult. f. in Roemer & Schultes, Syst. Veg. 7(2): 1225. 1830. *Vriesea glutinosa* (Mart. ex Schult. & Schult. f.) Wawra, It. Sax.-Cob. 167. 1883; non Lindley, 1856. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro, Botafogo, *Martius s.n.* (holotype: M! [barcode M0111462!, M0111463!], foto GH!, US!).

114. *Vriesea noblickii* Martinelli & Leme, Bradea 4(43): 346. 1987. TIPO: BRASIL. Bahia: Santa Terezinha, Serra da Pioneira, 3km from Pedra Branca, ca. 750 - 800m.,

27 Ago 1985, L.R. Noblick 4358 (holótipo HUEFS05329! [barcode HUEFS000000535!], isótipo RB258502! [barcode RB00287257!, RB00566725!]).

Versieux et al. (2018) sinonimizaram *V. sandrae* sob este táxon. Depois de verificarmos ambos os tipos e protólogos, acreditamos que se tratam de duas espécies distintas (ver discussão no tópico de *V. sandrae*).

115. *Vriesea nubicola* Leme, Phytotaxa 16: 26-29. 2011. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Nova Friburgo, Parque Estadual dos Três Picos, Pedra da Cabeça de Dragão, 22° 19.13'S, 42° 43.54'W, 2078 m, 4 Out 2009, Leme 8033 (holótipo RB560804! [barcode RB00849907!, RB00849904!, RB00849908!]).

116. *Vriesea ochracea* Rauh & E.Gross, J. Bromeliad Soc. 37(5): 196-198. 1987. *Werauhia ochracea* (Rauh & E.Gross) J.R.Grant, Trop. Subtrop. Pflanzenw. 91: 33. 1995. TIPO: PERU. Pasco: Oxapampa, Chanchomayo Valley, 1800 m., Jun 1968, Dr. A. Lau s.n. B.G.H.17442 (holótipo HEID602706!, HEID 602707!).

O táxon foi transferido para *Werauhia* por Grant (1995), sem a verificação do tipo. No entanto, Barfuss et al. (2016) reposicionaram este táxon em *Vriesea s.s.*, devido ao aninhamneto junto as espécies da linhagem brasileira.

117. *Vriesea oxapampae* Rauh, Trop. Subtrop. Pflanzenwelt 16: 22. 1976. TIPO: PERU. Pasco: Canchamayo, mountain forests above Oxapampa, 1800m., 1968, A Lau s.n BGH 17856 (holótipo HEID602713!).

Na obra de Rauh (1976) o estigma do tipo lâmina-convoluta II é claramente observado, sugerindo fortemente seu relacionamento com as espécies de *Vriesea s.s.* brasileiras.

118. *Vriesea pabstii* McWill. & L.B.Sm., J. Bromeliad Soc. 20(3): 54-56. 1970. TIPO: BRASIL. São Paulo: rainforest, crest of the serra above Ubatuba, 7 Fev 1968. L.B.



Smith & McWilliams 15424 (holótipo MICH! [barcode MICH1111017!], isótipos HB42035!, US2575049! [barcode US00091202!], foto US!).

119. *Vriesea paradoxa* Mez in DC. Monogr. Phan. 9: 604. 1896. TIPO: BRASIL. Bahia: sem localidade específica, *Luschnath s.n.* (holótipo B! [B100243445!, B100243446!], foto US!).

120. *Vriesea paraibica* Wawra, Itin. Princ. S. Coburgi. 1: 160–161, fig. 33B, 36B. 1883. *Vriesea carinata* var. *constricta* Wawra, Oesterr. Bot. Z. 30: 183. 1880. *Tillandsia paraibica* (Wawra) Baker, J. Bot. 26: 82. 1888. *Tillandsia carinata* var. *constricta* (Wawra) Baker ex Baker, Handb. Bromel. 212. 1889. TIPO: ‘Brasilien. Auf niederen Baumstämmen in lichten Waldern um Juiz de Fora, 1879, *Wawra II-184* – in den K. K. Hofgärten cultiviert.’ (lectótipo W! [barcode W0016738!], isolectótipo W! [barcode W1880-0000610!, W1880-0000611!] – designado por Till (1994).

=*Vriesea pallidiflora* E.Pereira, Rodriguésia 26(38): 117. 1971. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Serra dos Órgãos, Estrada Itaipava Teresópolis, a 800–900 m alt., 19 Mar 1968, *R.Braga & E. Pereira 10700* (holótipo RB140864! [barcode RB00566724!, RB00287260!], isótipo HB42967!, foto US!).

=*Vriesea squamosa* É.Morren *vide* Baker, Handb. Bromel. 212. 1889. *nom. nud.*

Costa et al. (2009) citaram que *V. paraibica* e *V. carinata* var. *constricta* foram publicadas na mesma obra sob o mesmo tipo nomenclatural, sendo este último nome considerado sinônimo. Smith & Downs (1977) citaram a perda deste material no herbário W, provavelmente devido a Segunda Guerra Mundial. Till (1994) encontrou alguns materiais neste herbário, designando dois destes (na mesma exsicata), como lectótipo e isolectótipo, devido a equívocos quanto aos demais materiais (ver discussão completa em Costa et al. 2009).

121. *Vriesea paratiensis* E.Pereira, Bradea 1(25): 275, pl. 2, fig. A. 1972. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Paraty, 7 Fev 1972, *A. Seidel 602* (holótipo HB52187!, foto US!).

122. *Vriesea pardalina* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 523. 1894. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro, Morro de São Vicente to Cachoeira, 21 Jun 1884, *Glaziou 15474* (holótipo B! [barcode B100157389!, B100157390!], foto GH!, B!, US!, F, isótipo P! [barcode P00438693!]).

123. *Vriesea parviflora* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo. 1: 119 pl. 125 fig. 2. 1943. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Santa Teresa, 7 Ago 1940, *Foster 839* (holótipo GH! [barcode GH00029520!], foto US!).

124. *Vriesea parvula* Rauh, Trop. Subtrop. Pflanzenw. 58: 44. 1986. TIPO: BRASIL. São Paulo: sem localidade específica, *G. Pfister, Mannheim B.G.H.T. 32.73* (holótipo HEID602714!).



Figura 13: Lectótipo proposto de *V.pastuchoffiana* (C).

125. *Vriesea pastuchoffiana* Glaz. ex Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 524. 1894. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro, Morro Queimado, 18 Jan 1879, *Glaziou 11684* (lectótipo C! [barcode C10008927!, C10008928!]; isolectótipos P! [barcode P00753329!, P00753330!, P00753331!], K! [barcode K000322062!, K000322063!], B! [barcode B100243441!, B100243442!, B100243443!, B100243444!], G! [barcode G00099615!], F! [barcode F0361431F!], NY! [barcode NY00247391!] [aqui designado]; fotos US! GH! F). (Figura 13).

=*Tillandsia pastuchoffiana* hort. ex Baker, Handb.

Bromel. 226. 1889. *nom. nud.*



Baker (1889) citou *T. pastuchoffiana* apenas como sinônimo de *T. morrenii*, considerado aqui como nome nudo (conforme o Art. 38 do Código de Shenzhen, Turland *et al.* 2018). Na descrição, Mez (1894) citou o material Glaziou 11684 para os herbários C e LG. Não encontramos o material no herbário LG e lectotipificamos aqui o espécime depositado no herbário C (conforme o Art. 9.3 do Código de Shenzhen, Turland *et al.* 2018). Além disso encontramos duplicatas deste material (isolectótipos) nos herbários P, K, B, G, NY e F.

126. *Vriesea pauciflora* Mez, Feddes Repert. 16: 72. 1919. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro, Tijuca, forest, *Ule 4048* (holótipo B1205/31!, isótipo HBG514473, foto US!).

O holótipo desta espécie não se encontra digitalizado. Também foi encontrado o isótipo no herbário HBG.

127. *Vriesea pauperrima* E.Pereira, Bradea 1(25): 274, pl. 1, fig. B. 1972. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Between Castelo and Cachoeira do Itapemirim, cult. 16 Mar 1972, *A. Seidel 631* (holótipo HB51186!, foto US!).

128. *Vriesea penduliflora* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo. 1: 120 pl. 129. 1943. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Itatiaia, Cascata do Maromba, on high trees, 1 Jul 1939, *Foster 135* (holótipo GH! [barcode GH00029521!, GH00029522!], isótipo US! (pedaço de inflorescência).

129. *Vriesea pereirae* L.B.Sm., Phytologia 16(2): 82 pl. 2 figs. 9-11. 1968. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Castelo, Forno Grande, 6 Dez 1956, *E. Pereira 2235* (holótipo RB96093! [barcode RB00287261!, RB00566723!], isótipos US25193011! [barcode US00091203!], HB6892!, foto GH!, US!).

130. *Vriesea philippocoburgi* Wawra, Oesterr. Bot. Z. 30: 219. 1880. *Tillandsia philippo-coburgi* (Wawra) Baker, J. Bot. 26: 138. 1887. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Petrópolis, *Wawra II-1* (holótipo W perdido); It. Sax.-Cob. pl. 29, 37-A. 1883 (neótipo [aqui designado]). (Figura 14).

O holótipo que estava depositado no herbário W foi perdido. Desta forma, Smith & Downs (1977) tipificaram a prancha publicada na obra posterior do autor da espécie, sem categorizá-lo. No entanto, verificamos aqui que há a necessidade de se categorizar o tipo proposto por Smith & Downs (1977), o qual não pode ser considerado um lectótipo

por não se tratar de um “material original”. Esta prancha não foi previamente publicada ao prótologo, bem como não publicada como parte do protólogo (conforme o Art. 9.4[a,b] do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018). Desta forma, julgamos mais adequado a propor o neótipo, devido ausência do “material original” (conforme o artigo 9.8 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).



Figura 14: Neótipo proposto de *V. philippocoburgi*.

131. *Vriesea pinottii* Reitz, Anais Bot. Herb. Barbosa Rodrigues 4: 12 pl. 3. 1952. TIPO: BRASIL. Paraná: Guaratuba, divisa com Santa Catarina, 2 m alt, 5 Mai 1951, *Reitz 4023* (holótipo HBR4165!, isótipo US2025795! [barcode US00091204!]).

132. *Vriesea piscatrix* Versieux & Wand., Hoehnea 36(3): 455-458, 2 fig. 2009. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Santana do Riacho, Serra do Cipó, capão de mata em campo rupestre, 19°09'30,5"S, 43°31'0,78"W, 1.300 m.s.m., 10 Dez 2005, *M.G.L. Wanderley, L.M. Versieux, A.M. Calvente & R.B. Louzada 2475* (holótipo SP383847! [barcode SP001792!], isótipo NY! [barcode 01546384!], RB495019 [barcode RB00585658!]).

133. *Vriesea platynema* Gaudich., Voy. Bonite, Bot. 3 (Atlas): pl. 66. 1843.



133.1. *Vriesea platynema* var. *platynema*. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Rio de Janeiro: *Gaudichaud-Beaupré s.n.* (holótipo P! [barcode P00438694! P00438695!], fotos GH!, US!).

=*Vriesea corallina* Regel, Gartentlorer 19: 354, t. 671. 1870. *Encholirium corallinum* (Regel) Linden ex André, Ill. Hort. 18: 136, pl. 70. 1871. *Tillandsia corallina* (Regel) K.Koch, App. Ind. Sem. Hort. Berol. "1873" (App. 4): 5. 1874. TIPO: Tropical America, *Linden in Petrograd hortus* (holótipo LE00006323!).

Moura (2011) manteve o nome *V. corallina* como sinônimo de *V. platynema*, principalmente pela comparação de sua descrição e prancha. Assim como no caso de *V. recurvata* Gaudich., aparentemente o autor (o mesmo das duas espécies, na mesma obra) confundiu a localidade tipo desta espécie (conforme também descrito em Moura 2011), sendo esta uma planta tipicamente encontrada no sul do Brasil, se estendendo até a Argentina.

133.2. *Vriesea platynema* var. *flava* Reitz, Anais Bot. Herb. Barbosa Rodrigues 4: 15. 1952. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: Ilhota, Morro do Bau, *Reitz 4665* (holótipo HBR4239!).

133.3. *Vriesea platynema* var. *libonii* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3 (3): 553. 1894. *Encholirion libonii* hort. ex Baker, Handb. Bromel. 220. 1889. TIPO: floresceu em cultivo em 2 de Fevereiro de 1882, *Liège Hortus s.n.*, (holótipo LG!)

133.4. *Vriesea platynema* var. *rosea* (hort. ex Antoine) Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 552. 1894. *Encholirium roseum* hort. ex Antoine, Phyto-Icon. Brom. 27. 1884. TIPO: BRASIL. Sem localidade específica, leste do Brasil, *Jacob Makoy Hortus s.n.* (neótipo LG!, foto GH!, designado por Moura 2011).

=*Vriesea rosea* É.Morren ex Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 553. 1894. *nom. nud.*

Moura (2011) mencionou que no protólogo de *E. roseum* não há qualquer citação de *Jacob Makoy hortus* (LG) ou de outro material. Desta forma, Moura (2011) propõe a neotipificação deste material. *V. platynema* var. *rosea* é próxima morfologicamente da variedade típica, sendo frequentemente confundida em herbários. No entanto, se diferencia principalmente pela sua antese noturna (vs. diurna), corola campanulada (vs.

urceolada) e anteras voltadas para parte inferior da corola (vs. anteras radiais). O nome *Vriesea rosea* É.Morren ex Mez é confirmado aqui como nome nudo, uma vez que é somente citado na obra de Mez e não descrito (conforme o Art. 38 do Código de Shenzhen, Turland *et al.* 2018).

133.5. *Vriesea platynema* var. *striata* (Wittm.) Wittm. ex Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 553. 1894. *Vriesea corallina* var. *striata* Wittm., Bot. Jahrb. Syst. 13(29): 6. 1891. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: Joinvile para São Bento *Schimper* 265 (holótipo BAS).

Não obtivemos acesso ao herbário BAS, desta forma não analisamos o tipo desta espécie.

133.6. *Vriesea platynema* var. *variegata* (Guillon) Reitz, Anais Bot. Herb. Barbosa Rodrigues 4: 15. 1952. *Encholirium roseum* var. *variegatum* Guillon, Revue horticole 55: 470. 1883. TIPO: Paris Hortus s.n. (holótipo P perdido); Brasil. Paraná: estrada de Curitiba para Paranaguá, *Reitz* 5765 (neótipo HBR, designado por Moura 2011).

Não se sabe se o espécime utilizado para a descrição da espécie foi herborizado. Desta forma, Moura (2011) propôs um neótipo para o herbário HBR (ver discussão completa na referência).

133.7. *Vriesea platynema* var. *wrightii* (L.B.Sm.) L.B.Sm., Phytologia 7: 174. 1960. *Guzmania wrightii* L.B.Sm. (1937), Contr. Gray Herb. 117: 11. 1937. *Vriesea wrightii* (L.B.Sm.) Carabia, Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. 15: 361. 1941. TIPO: CUBA. Oriente: Monte Verde, *C. Wright* 1523 (holótipo GH! [barcode GH00255251!]).

Assim como o caso de *V. macrostachya* citado anteriormente, esta espécie também falta de informações das peças florais. Moura (2011) propõe a revalidação do nome *Vriesea wrightii* (L.B.Sm.) Carabia, no entanto não publicou validamente até o momento.

134. *Vriesea platzmannii* É.Morren, Belgique Hort. 25: 349, pl. 23. 1875. *Tillandsia platzmannii* (É.Morren) Baker, J. Bot. 26: 104. 1888. TIPO: BRASIL. Paraná: Ilha das Peças, 1859, *Platzmann Icon* (lectótipo LZ! – designado por Smith 1941).



Morren (1875) citou no protólogo que Platzmann, o qual é homenageado no epíteto, viveu por alguns anos no Brasil, na Ilha das Peças, no Paraná e retornou a Europa com aquarelas de pranchas científicas minuciosas. Além disso, mencionou que descreveu esta espécie com base em uma das pranchas de Platzmann, originalmente depositada em Leipzig, Alemanha, e alguns espécimes. Dentre os espécimes citados, só obtivemos acesso ao exemplar *Blanchet 3458* (G e P), no entanto não se trata *V. platzmannii*, e sim de *Stigmatodon lancifolius*, desta forma não considerado aqui como sítipo. Apesar de este espécime ter sido citados em Mez (1894), Smith (1941) considerou mais apropriado considerar a prancha de Platzmann como tipo.

135. *Vriesea poenulata* (Baker) Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 573, pl.106. 1894. *Tillandsia poenulata* Baker, Handb. Bromel. 230.1889. TIPO: Jul 1885, baseado na prancha de Morren (holótipo K).

=*Tillandsia glaziovii* É.Morren ex Baker, Handb. Bromel. 229. 1889.—TIPO: Sul do Brasil, *Glaziou 3627*, descrito baseado na prancha de Morren (holótipo (prancha): K!, BR! [barcode BR0000008698636!], P! [barcode P00753332!]).

Gomes-da-Silva & Costa (2011) citam a problemática de *V. poenulata* e *V. glaziovii*. Ambas as espécies foram descritas no mesmo trabalho e Mez (1896) sinonimiza este último nome no intuito de evitar confusões com o nome *Vriesea glaziouana* (atual *Alcantarea glaziouana*). Porém, Mez (1894) havia citado como tipo de *V. poenulata* o material *Glaziou 3627* (tipo de *V. glaziovii*). Desta forma, as autoras citam que o tipo trata-se de um desenho não publicado de Morren, depositado no Kew. O espécime presente em Bruxelas (*Glaziou 3627*) corresponde exatamente ao desenho de Morren no Kew (ver discussão completa em Gomes-da-Silva & Costa 2011).

136. *Vriesea portentosa* Leme, J. Bromeliad Soc. 61(5): 196-201. 2011. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Grão Mogol, P.E. Grão Mogol, Trilha da Tropa, ca. 1,195 m elev., 16°32.21'S 42°55.22'W, 22 Jun 2008, E. Leme 7443, C.C. Paula, T. Coser, R. Moura & O. Ribeiro (holótipo RB531498! [barcode RB00850734!, RB00850747!, RB00850748!, RB00850749!, RB00850750! RB00850751!], isótipo HB).

137. *Vriesea procera* (Mart. ex Schult.f.) Wittm., Bot. Jahrb. Syst. 13 (Beibl. 29): 21. 1891. *Tillandsia procera* Martius ex Schultes filius in Roemer & Schultes, Syst. Veg. 7(2): 1224. 1830. TIPO: BRASIL. Bahia: Rio Itaipe, *Martius s.n.* (holótipo M! [barcode M0120819!], foto GH!, foto F).

=*Vriesea gracilis* Gaudich., Voy. Bonite, Bot. 3(Atlas): pl. 67. 1843. *Tillandsia gracilis* (Gaudich.) Griseb., Nachr. Königl. Ges. Wiss. Georg-Augusts-Univ. "1864"; 17. 1865. *Vriesea procera* var. *gracilis* (Gaudich.) Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 540. 1894. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro, *Gaudichaud 365* (holótipo P! [barcode P00753333!], isótipo P! [barcode P00753334!], foto GH!).

=*Tillandsia erectiflora* Baker, J. Bot. 25: 346. 1887. TIPO: BRASIL. *Boog s.n.* (holótipo K! [barcode K000322050!], foto GH!).

=*Tillandsia viscidula* Britton, Bull. Torrey Bot. Club 48: 328. 1894. TIPO: TRINIDAD. *Moruga, Britton & Broadway 2430* (holótipo NY, isótipo K, TRIN).

=*Vriesea procera* var. *debilis* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 540. 1894. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, *Mikan s.n.* (holótipo W0016736!).

=*Vriesea procera* var. *rubra* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo II.2: 197. 1952. TYPE: BRASIL. Espírito Santo, Itapemirim, 08 Jul 1939, *Foster & Foster 166* (holótipo US1902345! [barcode US00091207!], US1902346! [barcode US00956280!], US1902347! [barcode US00956281!], US1902348! [barcode US00956282!], isótipo GH! [barcode GH00057086!]).

=*Vriesea graciliscapa* Weber, Feddes Repert. 97(3–4): 104. 1986. TIPO: BRASIL. Bahia: Ilhéus, *A. Seidel 939* (holótipo HAL! [barcode HAL0103671!]).

138. *Vriesea pseudoatra* Leme, Harvard Pap. Bot. 4 (1): 162. 1999. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Nova Friburgo, Pico da Caledônia, *R. Menescal & R. Bello*, floresceu em cultivo, Dez 1996, *E. Leme 994* (holótipo HB, perdido); Harvard Pap. Bot. 4 (1): fig. 19. 1999 (lectótipo – designado por Moura 2011).



=*Vriesea atra* var. *variegata* Martinelli & Leme, Rodriguésia 35 (57): 29. 1984. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Petrópolis, Vale das Videiras, Morro do Cuca, Martinelli & Leme 7793 (holótipo RB207317! [barcode RB00287253!, RB00566022!, RB00566020!, RB00566023!]).

O lectótipo da espécie não se encontra no herbário HB. Desta forma, Moura (2011) designou como lectótipo a prancha do protólogo. A publicação está em progresso.

139. *Vriesea psittacina* (Hook.) Lindl. Edwards's Bot. Reg. 29: t. 10. 1843.

139.1. *Vriesea psittacina* var. *psittacina*. =*Tillandsia psittacina* Hook., Bot. Mag. 55. pl. 2841. 1828. =*Hexalepis psittacina* (Hook.) Rafinesque, Fl. Tellur. 4: 24. 1836. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Cultivado e florido na Inglaterra em 1828, *Harisson s.n.* (holótipo K!)

=*Vriesea psittacina* var. “*bracteis superneflavis*” Hook., Belgique Hort. 1842. *nom. nud.*

=*Vriesea psittacina* var. *rubro-bracteata* Hook., Bot. Mag. 85: pl. 5108. 1859. TIPO: Bot. Mag. 85: pl. 5108. 1859. (lectótipo **[aqui designado]**) *syn. nov.*

=*Vriesea psittacina* var. “*bracteis omnino coccineis*” Lindley ex. É.Morren, Belgique Hort. 32: 287. 1882. *nom. nud. syn. nov.*

=*Vriesea krameri* É.Morren, Belgique Hort. 34: 369. 1884. TIPO: Cultivado no Jardim de Jenisch em Flottbeck próximo a Hamburgo, Alemanha (holótipo LG? perdido); BRASIL. Rio de Janeiro: Rio de Janeiro: Campo Grande, Serra do Mendanha, 11 Jul 1987, *Leme & Pacheco 1163* (neótipo RB!) **[aqui designado]** *syn. nov.*

Tillandsia psittacina Hook. (*Vriesea psittacina*) é o tipo do gênero *Vriesea* (Lindley 1843). Hooker (1828) informou que William Harrison, lhe enviou flores e folhas juntamente a um esboço da nova espécie, sendo a ilustração feita com base no espécime seco. Smith & Downs (1977) citaram que o holótipo estaria depositado no herbário da Universidade de Cambridge (CGE), no entanto, encontramos o holótipo de *T. psittacina* depositado no herbário do Royal Botanic Gardens, Kew (K). O nome *Vriesea* “*Vriesia*” *psittacina* var. *exilis* Neumann (Ann. Soc. Hort. Paris 43: 265. 1852) era indicado como sinônimo de *V. psittacina* (Morren 1882; Mez 1894; Mez 1934; Smith & Downs 1977). No entanto, ao se analisar esta obra, observamos que em

momento algum o epíteto “*exilis*” foi citado. No texto, Neumann comentou sobre a introdução de *V. psittacina* na França e alguns aspectos de seu cultivo. Portanto, no presente trabalho, este epíteto infra-específico foi excluído desta espécie. O táxon *V. psittacina* var. “*bracteis superneflavis*” é considerado nome nudo por não ter diagnose, (conforme o Art. 38 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018). Morren (1882) foi o único autor a citar este nome como sinônimo de *V. psittacina*, incluindo a referência “Belg. Hort. 1842”. No entanto, o primeiro volume do periódico *La Belgique Horticole* foi publicado em 1851, desta forma consideramos este como um erro de tipografia. O táxon *V. psittacina* var. *rubro-bracteata* é aqui sinonimizado uma vez que as brácteas florais inteiramente vermelhas (característica utilizada para a descrição desta variedade) é amplamente observada nas populações de *V. psittacina*. Lindley (1843) na descrição de *V. psittacina*, apresentou uma prancha com um espécime ilustrado com brácteas inteiramente vermelhas, enquanto que Hooker (1828) apresentou uma prancha com um espécime com brácteas vermelhas e ápice amarelado. Mez (1894) já havia reconhecido *V. psittacina* var. *rubro-bracteata* como sinônimo, assim como todos os nomes associados (*V. psittacina* var. “*bracteis omnino coccineis*” e *V. krameri*). No entanto, mais tarde, Mez (1934) considerou este táxon como aceito. É aqui também proposto o lectótipo de *V. psittacina* var. *rubro-bracteata*, uma vez que, não foi citado material algum em sua descrição, designando seu protólogo e respectiva prancha (conforme o Art. 9.2 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018). Os táxons *V. psittacina* var. “*bracteis omnino coccineis*” e *V. krameri* aqui considerados como sinônimos novos, eram considerados sinônimos de *V. psittacina* var. *rubro-bracteata*. *Vriesea psittacina* var. “*bracteis omnino coccineis*” consiste em um nome nudo, por não apresentar diagnose (Art. 38 do Código de Shenzhen). O táxon *V. krameri* é aqui neotipificado (conforme o Artigo 9.8 do Código de Shenzhen), devido à sua descrição ser oriunda de um material vivo e sem material preservado. No neótipo, o coletor mencionou a presença de brácteas florais inteiramente vermelhas, no entanto comentou que a população possuía variação da coloração, de vermelha à vermelhas com ápice amarelado. Foram levados em conta caracteres morfológicos (como a presença de brácteas inteiramente vermelhas) citados no protólogo de *V. krameri* para a neotipificação. O material original deste táxon não foi encontrado no herbário de Liège, onde o autor depositava seus tipos nomenclaturais.



139.2. *Vriesea psittacina* var. *decolor* Wawra, Oesterr. Bot. Z. 30: 1880. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Cantagallo, 1879, *Wawra II-266* (holótipo W! [barcode W1880-0000617!]).

Descrito por Wawra em 1880, este táxon se diferencia da variedade típica principalmente por apresentar brácteas e caule verdes, e cápsulas de menores dimensões (Wawra 1880). No entanto, apenas frutos foram observados, não havendo descrição de partes florais, podendo este motivo explicar a coloração esverdeada das brácteas, uma vez que, no estágio de frutificação geralmente as espécies de *Vriesea* as brácteas ficam gradativamente esverdeadas e discolores. O tipo de *V. psittacina* var. *decolor* fora dado como perdido no Herbário de Viena (W) por ocasião da Segunda Guerra Mundial, levando Smith & Downs (1977:1228) a neotipificarem a prancha (Wawra, It. Sax. Cob. 156, *pl. 33, fig. A.* 1883). No entanto, o espécime *Wawra 266* foi encontrado neste mesmo herbário por Walter Till em 1993, não sendo necessário a designação deste neótipo. Till (1994) publicou diversos tipos encontrados no Herbário do Museu de História Natural de Viena (W) apresentando os “isótipos” desta espécie. No entanto, consideramos este exemplar como o holótipo, visto que se encontra no herbário onde Wawra depositava seus materiais.

140. *Vriesea pulchra* Leme & L.Kollmann, Phytotaxa 16: 29. 2011. TIPO: BRASIL. Espírito Santo, Santa Teresa, *L. Kollmann s.n.*, fl. cult. *E. Leme 7291* (holótipo RB542610! [barcode RB00778718!]); Nova Lombardia, propriedade de J.V. Furlani, 895 m, 10 Set 2010, fl. cult., *Kollmann et al. 12037* (parátipo MBML40906! [barcode MBML00006318!]).

141. *Vriesea punctulata* E.Pereira & I.A.Penna, Bradea 4(34): 272-273, 279. 1986. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Estrada Rio-Santos, próximo à divida com São Paulo, 10 Jul 1984, *L.C. Araujo 54* (holótipo HB77769!).

142. *Vriesea racinae* L.B.Sm., Lilloa 6: 387, 413 pl. 3 figs 5, 6. 1941. TIPO: BRASIL. Espírito Santo, Santa Teresa, epiphytic, 775 m alt, 26 Jul 1939, *M.B. & R. Foster 270* (holótipo GH! [barcode GH00029526!], foto US!).

143. *Vriesea rafaelii* Leme, Harvard Pap. Bot. 4 (1): 163. 1999. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Juiz de Fora, Rio do Peixe, 28 Jun 1996, *Leme et al. 3410* (holótipo HB81980!).

144. *Vriesea rastrensis* Leme, Bradea 5(16): 176. 1989. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: Lauro Muller, Serra do Rastro, Out 1987, *A. Seidel 1088* (holótipo HB72873!, isótipo RB303381! [barcode RB00851323!], RB282194! [barcode RB00287262!]).

145. *Vriesea rectifolia* Rauh, Trop. Subtrop. Pflanzenwelt 50: 16. 1984. TIPO: BRASIL. Pernambuco: Correntes, 600–700 m elev. *Pfister s.n.* ([BGH65290] holótipo HEID602722!, isótipo HEID700157!).

Gomes-da-Silva & Costa (2011) propuseram a neotipificação do material, alegando que este estava destruído. No entanto, encontramos o material tipo no herbário HEID, desta forma suprimindo o neótipo proposto por Gomes-da-Silva & Costa (2011).

146. *Vriesea recurvata* Gaudich., Voy. Bonite, Bot. 3(Atlas): pl. 69. 1843. *Tillandsia recurvata* (Gaudich.) Baker, non Linnaeus, J. Bot. 26: 106. 1888. *nom. illeg.* *Tillandsia decurvata* Baker, Hanb. Bromel. 216. 1889. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Rio de Janeiro: *Gaudichaud s.n.* (holótipo P! [barcode P00753335!], isótipo P! [barcode P00753336!], isótipo BR [barcode BR0000013225742], foto GH!, US!).

Baker (1888) tratou *V. recurvata* como *T. recurvata*. No entanto, tratava-se de um nome ilegítimo por ser homonímia de *T. recurvata* (L.) L. (*Species Plantarum*, ed.2, 410: 1762). No ano seguinte, Baker (1889) publicou uma “errata”, trocando este nome para *T. decurvata*. Leme & Weber (1985) publicaram a redescoberta deste táxon para o



estado da Bahia, já que até aquele momento, *V. recurvata* não havia sido recoletada no estado do Rio de Janeiro, como consta da etiqueta do tipo. Até o presente, a espécie não foi mais recoletada no Rio de Janeiro, provavelmente tratando-se de um equívoco de localidades na obra Wawra, fato também observado em *V. platynema* (ver Moura 2011).

147. *Vriesea regnellii* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 548. 1894. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Caldas, 12 Dez 1869, *Regnell III-1799* (holótipo B! [barcode B100243434!, B100243435!], isótipo US804213! [barcode US00091211!], P! [barcode P00571403!], foto GH!, US!).

Mez (1894) citou a espécie como presente apenas no Herbarium Berolinense (B). No entanto, foram encontradas duplicatas nos herbários US e P, assim como a foto do holótipo nos herbários GH e US. No herbário P a espécie consta com a ortografia “*Vriesea regellii*”.

148. *Vriesea reitzii* Leme & A.F.Costa, J. Bromeliad Soc. 41(5): 195-198. 1991. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: Campo Alegre, Ilha, ca. 850 m alt, 15 Nov 1990, *E.M.C. Leme, Jones C.da Silva & Luiz C. Marigo 1654* (holótipo HB--766!, isótipo RB324430! [barcode RB00566722!, RB00287263!]); Santa Catarina: sem localidade específica, *A. Seidel s.n.* (parátipo HB); Papaduva, ca. 200 m alt., 17 Dez 1950, *R. Reitz 3981* (parátipo HBR, HS). Rio Grande do Sul: Cambará do Sul, Fortaleza, ca. 1000 m alt., flor. in hort., Dez 1990, *J.C. Silva s.n.* (parátipo HB77767!).

149. *Vriesea repandostachys* Leme, Harvard Pap. Bot. 4(1): 151-153. 1999. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Domingos Martins, 7 Jun 1985, *R.A.Kautsky 728* (holótipo HB81982!).

150. *Vriesea revoluta* B.R.Silva, J. Bromeliad Soc. 55(2): 80. 2005. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: field collected in Domingos Martins, Reserva de propriedade de Roberto Kautsky, epífita, ca. 800 m, Fev 1986, *R.Kautsky & E.Leme 837*, flor. em cult.

no Refúgio dos Gravatás, Out-Nov 2001, *B.R. Silva s.n.* (holótipo RB419196! [barcode RB00418645!, RB00566739!, RB00566738!]).

151. *Vriesea rhodostachys* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo. 1: 121 pl. 132. 1943. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Santa Teresa, 7 Ago 1940, *Foster 807* (holótipo GH! [barcode GH00029527!]).

152. *Vriesea roberto-seidelii* W.Weber, J. Bromeliad Soc. 36(1): 12-13. 1986. TIPO: BRASIL. Bahia: Piatã, 800 m elev., *A.Seidel 934* (HAL! [barcode HAL0103668!]).

A espécie nunca foi recoletada na localidade tipo. Versieux & Machado (2018) questionam a localidade tipo deste táxon, sendo provavelmente equivocada, visto que nunca mais foi coletada nesta região.

153. *Vriesea rodigasiana* É.Morren, Ill. Hort. 29: 171 pl. 467. 1882. *Tillandsia rodigasiana* (É.Morren) Baker, J. Bot. 26: 138. 1888. TIPO: BRASIL. Mar 1883 (herborizado posteriormente à descrição), Hort. morrenianum (Liège) (epítipo LG! [aqui designado]); Ill. Hort. 29: 171 pl. 467. 1882 (lectótipo [aqui designado]). (Figura 15).

=*Tillandsia tweedieana* Baker, J. Bot. 26: 138. 1888. *In part. Vriesea tweedieana* (Baker) F.Muller, Gartenflora 42: 738. 1893. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro, 1837, *Tweedie 1342* (lectótipo K! [barcode K000584930!] – designado por Smitih & Downs 1977).



Figura 15: Epítipo proposto de *V. rodigasiana* (LG). Foto: Igor M. Kessous



=*Vriesea vitellina* F. Muller, Gartenflora 42: 738. 1893. TIPO: BRASIL. Santa Catarina, Out 1892, *F. Muller 9* (holótipo K! [barcode K000322052!]).

Devido á ausência de material citado no protólogo, a prancha é aqui designada como lectótipo (conforme o Art. 9.3 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018). No entanto, encontramos no herbário de Liège o material utilizado para descrição (quando em cultivo), o qual foi herborizado em 1883. Como este caso traz ambiguidade quanto à originalidade do material, optamos por designar este espécime como epítipo (Art. 9.8) principalmente devido ao Art. 8.4 do Código de Shenzhen (Turland et al. 2018) onde “Espécimes-tipo de nomes de táxons devem ser permanentemente preservados e não podem ser organismos vivos ou em culturas”.

154. *Vriesea roethii* W.Weber, Bradea 3(4): 23. 1979. TIPO: BRASIL. Sem localidade específica, 1974, floresceu na coleção de Weber em Setembro de 1978, *A. Bleher s.n.* (holótipo HB70027!)

155. *Vriesea rubens* J.Gomes-da-Silva & A.F.Costa, Syst. Bot. 36(2): 306. 2011. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: Orleans, 9 Dez 2009, *Schmitt et al. 764* (holótipo FURB20000!).

156. *Vriesea rubroviridis* F.P.Uribbe & A.F.Costa, Syst. Bot. TIPO: BRASIL. Paraná, Paranaguá, Ilha do Mel, Parque Estadual da Ilha do Mel, S 25°34'12" W 048°18'37", 21 Fev 2014, *F.P.Uribbe 228 & S.S.A.Jacques* (holótipo R!).

157. *Vriesea rubryae* E.Pereira, Rodriguésia 26(38): 115 pl. 5. 1971. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Rocio, Serra da Estrella, 29 Out 1967, *E. Pereira & R. Braga 10641* (holótipo RB140862! [barcode RB00287259!]).

158. *Vriesea ruschii* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo. 1: 59 pl. 78. 1941.

158.1. *Vriesea ruschii* subsp. *ruschii*. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Santa Teresa, 28 Jul 1939, *Foster & Ruschi 311* (holótipo GH! [barcode GH00029528!, GH00029529!, GH00029530!, GH00029531!], isótipo R! [barcode R000032457!] foto US!).

158.2. *Vriesea ruschii* subsp. *leonii* Leme, *Pabstia* 4(1): 2-3,8. 1993. TIPO: BRASIL. Minas Gerais, Carangola, Serra da Araponga, Fazenda da Neblina, Parque Estadual do Brigadeiro. Epiphytic, ca 1,300m., Ago 1992, *L.S Leoni 1968 & P.I. Nahoum* (holótipo RB!, isótipo HB77804!).

O holótipo foi indicado para o GFJP (Herbário Guido Pabstii), coleção que foi transferida para o RB (Thiers et al. cont. atual.).

159. *Vriesea saltensis* Leme & L.Kollmann, *Phytotaxa* 108 (1): 33–35. 2013. TIPO: BRASIL. Minas Gerais, Santa Maria do Salto, ca. 6 km depois da cidade, sentido Talismã, 712 m elev, 16°17.16' S, 040°08.28' W, 25 Mar 2010, *E. Leme & L. Kollmann 8248* (holótipo RB527263! [barcode RB00851278!, RB00851282!]).

160. *Vriesea sanctaparecidae* Leme, *Phytotaxa* 108 (1): 35-38. (Figs. 21 H–L, 22 A–E). 2013. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Alvarenga, summit of Pico da Aliança, 1440 m elevation, 19° 23' 42" S, 41° 40' 08" W, 12 Out 2012, *E. Leme, R. Vasconcelos & R. Oliveira 8707* (holótipo RB554544! [barcode RB00850740!, RB00850739!, RB00850738!, RB00850737!, RB00850736!, RB00850735!, RB00850715!], isótipo HB?); BRAZIL. Minas Gerais: Conselheiro Pena, Padre Angelo, summit of Pico do Padre Angelo, 1508 m elevation, 19° 19' 00" S, 41° 34' 42" W, 13 October 2012, *E. Leme 8723, R. Vasconcelos & R. Oliveira* (parátipo RB303385! [barcode RB00851615!, RB00851667!, RB00851668!]).

O isótipo designado para o HB não foi encontrado na coleção.



161. *Vriesea sandrae* Leme, J. Bromeliad Soc. 45(4): 145–150. 1995. BRASIL. Bahia: Santa Terezinha, Pedra Branca, Out 1994, *R. Menescal & S. Linhares s.n.* (holótipo HB77774!); 13 Nov 1994, *S. Linhares s.n.* (parátipo HB77776!)

162. *Vriesea sanfranciscana* Versieux & Wand., Acta Bot. Brasil. 22 (1): 71-74. 2008. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: São Roque de Minas, Parque Nacional da Serra da Canastra, Estrada para Sacramento, Cural de Pedras, 11 Jan 1995, *Romero et al. 1717* (holótipo SP321542! [barcode SP001834!], isótipo HUFU7383! [barcode HUFU00025894!], RB443905! [barcode RB00491205!]); Morro próximo à sede administrativa, 17 Mar 1995, *Romero et al. 1974* (parátipo SP321543! [barcode SP001835!], HUFU); Ibidem, ca. 3 km na estrada para Sacramento, 9 Jan 1998, *Romero et al. 4838* (parátipo SP401899! [barcode SP001836], HUFU); São Roque de Minas, Parque Nacional da Serra da Canastra, 29 Dez 1982, *Farney 182* (parátipo RB210887! [barcode RB00578578!, RB00578579!]).

163. *Vriesea santaleopoldinensis* Leme & L.Kollmann, Phytotaxa 16: 30. 2011. TIPO: BRASIL. Espírito Santo, Santa Leopoldina, *L. Kollmann 11840*, fl. cult. 1 Dez 2009 (holótipo RB569384! [barcode RB00778771!, RB00778411!], isótipo MBML! [barcode MBML040872!]); 14 Nov 2007, *Kollmann 10165* (parátipo MBML); 1 Dez 2009, *Kollmann 11840* (parátipo MBML! [barcode MBML040902!]); Marilândia, Liberdade (Água Viva), Pedra do Cruzeiro, propriedade de Aguilar A. Lovucini, 19° 20'53.07" S, 40°33'03.6" W, 150–850 m, 18 Jan 2006, *Demuner et al. 1669* (parátipo MBML! [barcode MBML026235!], NY! [barcode NY01287708!, NY01287709!]); Águia Branca, Santa Luzia, propriedade de Ciro Ferreira, 18°58'26"S, 40°39'52"W, 400–600 m, 3 Abr 2007, *Demuner et al. 3515* (parátipo MBML! [barcode MBML029613!]).



Figura 16: Neótipo proposto de *V. saundersii* (LG). Foto: Igor M. Kessous

164. *Vriesea saundersii* (Carrière) É.Morren ex Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 540. 1894. *Encholirion saundersii* Carrière, Revue Hort. 44: 300. 1872. *Tillandsia saundersii* (Carrière) K. Koch, Ind. Sem. Hort. Berol. (App. 4): 6. 1873. TIPO: BRASIL. 8 Jul 1874, *Dalliere Hortus s.n.* (neótipo LG!, foto GH! **[aqui designado]**); Ill. Hort. 20: 124–125, pl.132 (epítipo, **[aqui designado]**). (Figura 16).

A descrição original de *Encholirion saundersii* fornecida por Carrière (1872) constitui de uma nota sobre caracteres vegetativos desta planta em uma revista sobre horticultura, sem mencionar qualquer material. O autor ressaltou as folhas pálidas com máculas avermelhadas. Em 1873, Édouard-François André, horticultor e paisagista francês, publicou uma descrição detalhada e ilustração em cor desta espécie. O autor também informou que a planta era proveniente do Brasil e foi largamente comercializada por Louis De Smet, na Bélgica (André 1873). A espécie foi transferida para *Tillandsia* por K. Koch (1873). Baker (1889) e Mez (1894, 1896, 1934-5) não consideraram Carrière como autor desta espécie, provavelmente devido à ausência de elementos assegurassem a identidade da espécie. Mez (1894) ao descrever *V. saundersii* citou o material de Liège (*Dalliere Hortus s.n.*), o qual Smith & Downs (1977) consideraram como tipo nomenclatural. No entanto, a data deste material é posterior a publicação de Carrière, não sendo considerado material original. Desta elegemos aqui o material *Dalliere Hortus s.n.*, como neótipo (conforme o Art. 9.8 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018). Considerando a falta de informações no espécime, designamos aqui a prancha de André (1873) como epítipo (conforme o Art. 9.9 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018)

165. *Vriesea saxicola* L.B.Sm., Phytologia 16(2): 83 pl.2, fig. 14, 15. 1968. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: near São João Del Rey, Serra do Lenheiro, ca. 900 m elev., 27



Dez 1895, *Schwacke 12086* (holótipo RB112303! [barcode RB00566720!, RB00287264!], isótipo US2519305! [barcode US00091215!], foto US!).

166. *Vriesea sazimae* Leme, *Bromélia* 2 (4): 26. 1995. TIPO: BRASIL. São Paulo: Campos do Jordão, Horto Florestal, 24 Abr 1995, *M. Sazima, Buzato et I. Sazima 32.328* (holótipo UEC98864! [barcode UEC055698!]), 22 Mar 1995, *M. Sazima & I. Sazima 32344* (parátipo HB77783!), 24 Abr 1995, *M. Sazima et I. Sazima 32329* (parátipo UEC86417! [barcode UEC083921!]).

167. *Vriesea scalaris* É.Morren, *Belgique Hort.* 29: 301, 1879. *Belgique Hort.* 30: pl. XV, 1880.

167.1. *Vriesea scalaris* var. *scalaris*. ≡ *Tillandsia scalaris* (É.Morren) Baker, *J. Bot.* 26: 108. 1888. TIPO: BRASIL. Serre Ed. Morren, fl. cult. Out 1880 (epítipo LG! **[aqui designado]**); *Belgique Hort.* 30: pl. XV, 1880 (lectótipo **[aqui designado]**). (Figura 17).

Na ausência de qualquer espécime citado por Morren (1879) ao descrever a espécie a prancha do protólogo é aqui designada como lectótipo (conforme o Art. 9.3 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018). No entanto, foi encontrado um material no herbário LG o qual foi herborizado em 1880, um ano após a descrição da espécie e provavelmente refere-se ao mesmo indivíduo que foi ilustrado por Morren. Uma



Figura 17: Epítipo proposto de *V. scalaris* (LG). Foto: Igor M. Kessous

vez que não temos certeza desta informação, propusemos aqui este espécime como epítipo (conforme o Art. 9.9 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018) além de

167.2. *Vriesea scalaris* var. *viridis* Mez in DC. *Monogr. Phan.* 9: 578. 1896. TIPO: *Morren Hortus* (holótipo B?, perdidos); BRASIL. Pernambuco: Taquaritinga do Norte,

Sítio Cafundó, 21 Set 1998, floresceu em cultivo em Março de 2005, *Leme 6566* (neótipo HB! [aqui designado]).

Esta variedade foi descrita sem informação sobre procedência. No protólogo, Mez (1896) informou que visualizou os materiais em cultivo de Liége e o espécime seco no herbário Mez (que foi posteriormente incluído no B). Não encontramos espécime claramente associado a este táxon nos herbários LG nem B. Siqueira-Filho & Leme (2006) citaram a presença desta espécie no interior do estado de Pernambuco, redescrivendo e chamando atenção ao micro-endemismo do táxon. Sendo assim, propusemos aqui a neotipificação do material *Leme 6566* (HB) devido a ausência do material e de prancha representativa da espécie (conforme o Art. 9.8 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018). Verificamos no herbário US a presença da coleta *Foster 734*, do estado de Minas Gerais, que pode ser relacionado a este táxon. No entanto, o espécime está com a inflorescência pouco desenvolvida, nos levando a incerteza do posicionamento em *V. scalaris* var. *viridis*. Mais coletas na região são necessárias para se confirmar a nova ocorrência deste táxon.

168. *Vriesea sceptrum* Mez in DC. Monogr. Phan. 9: 606. 1896.

168. 1. *Vriesea sceptrum* forma *sceptrum*. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Caldas, Pedra Branca, 25 Out 1861, *Regnell III-1254* (lectótipo P! [barcode P00438681!, P00438682!, P00438683!], isolectótipo US934181! [US00091216!], foto GH!).

Mez (1896) citou como tipos da espécie o material *Regnell III-1254* (P) e *Gaudichaud 127* (P). Além destes, encontramos também o material *Regnell III-1254* no herbário US. No entanto a coleta *Gaudichaud 127* consta erroneamente no herbário P como isótipo de *Alcantarea regina* (Vell.) Harms, entretanto também não se trata de *V. sceptrum*, sendo o holótipo de *V. gigantea*. Desta forma consideramos este caso como um erro de tipografia, visto que somente a coleta de Regnell corresponde a descrição da espécie. Como este material havia sido considerado como sítipo, propusemos aqui o lectótipo para o herbário P, o único visto por Mez, e o isolectótipo para o herbário US (conforme o Art. 7.11 do Código de Shenzhen, ver Ex. 13).



168.2. *Vriesea sceptrum* forma *flavobracteata* Leme, Bradea 4(39): 317-318. 1987. TIPO: BRASIL. Bahia: Palmeira. Florida em cultivo em Novembro de 1986, *A. Seidel 1057* (holótipo HB72849!).

169. *Vriesea schunkii* Leme, Bradea 4(50): 398. 1987. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: Alfredo Chaves, entre Carolina e São Bento de Urânia, 16 km da BR-262, ca 1000m, Out 1987, *R.A. Kautsky, V. Schunk, A. Entringer, and D. Assunção 951* (holótipo HB72882!).

170. *Vriesea schwackeana* Mez in DC. Monogr. Phan. 9: 590. 1896. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Serra de Ouro Preto, 1350m, 14 Fev 1893, *Schwacke 9209* (holótipo B! [barcode B100157386!, B100157388!], isótipo RB112297! [barcode RB00287270!], foto GH!, US!, F!).

=*Vriesea monacorum* L.B.Sm., Arq. Bot. São Paulo. 1: 119 pl. 127. 1943. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Santa Bárbara, 1500 m.s.m., 22 Jul 1940, *M. & R. Foster 693* (holótipo GH! [barcode GH00029516!, GH00029517!], isótipo US1900572! [barcode US00091198!], foto US!)

No protólogo de *V. monacorum*, Smith (1943) não cita a presença do isótipo no herbário US.

171. *Vriesea secundiflora* Leme, Bradea 5(29): 320. 1990. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Paraty, Estrada Paraty-Cunha, Set 1986, *R. Menescal, R. Bello & L.C. Araujo, s.n.*, florida em cultivo em Nov 1989, *E.M.C. Leme 984* (holótipo HB73719!, isótipo RB 324437! [barcode RB00287258!]).

O isótipo não foi citado no protólogo.

172. *Vriesea segadas-viannae* L.B.Sm., Smithsonian Misc. Collect. 126(1): 35, 120 fig. 40. 1955. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Serra do Cipó, Jaboticatubas, Palacios,

ca. 1200 m elev., 19°10'S 43°35' W, 28 Abr 1952, *L.B. Smith, F. Segadas-Vianna, L. Dau & W.T. Ormond 6755* (holótipo US2120196! [barcode US00091218!], US2120197! [barcode US00091219!], foto US!).

173. *Vriesea seideliana* W.Weber, Feddes Repert. 97(3-4): 108-110 (fig.10). 1986. TIPO: BRASIL. Bahia: Prado, 30 msm., floruit hort. Weberi, 30 Ago 1983, *A. Seidel 930* (holótipo HAL! [barcode HAL0073538!]).

174. *Vriesea serrana* E.Pereira & I.A.Penna, Bradea 4(19): 137-138. 1985. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Petrópolis, Cascatinha, 21 Jan 1984, *I.A. Penna 27*, (holótipo HB72127!).

175. *Vriesea serranegrensis* Leme, Phytotaxa 16: 33-34. 2011. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Itamarandiba, Padre João Afonso, Serra do Espinhaço, Vale do Jequitinhonha, Parque Estadual de Serra Negra, próximo a torre de celular da Telemig, 18° 00' 20.2" S, 42° 43' 28.9" W, 1200–1600 m, 13–14 Set 2006, *Fontana, Mota & Brahim 2408*, fl. cult. Out 2008, *Leme 6904* (holótipo HB? perdido, lectótipo RB569375! [barcode RB00778481!, RB00778779!]) [**aqui designado**]). (Figura 18).

O material citado no protólogo como tipo não foi encontrado no herbário HB. Encontramos um isótipo no herbário RB, o qual foi aqui designado como lectótipo (conforme o Art. 9.3 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).



Figura 18: Lectótipo proposto de *V. serranegrensis* (RB).



176. *Vriesea silvana* Leme, J. Bromeliad Soc. 52: 220. 2002. TIPO: BRASIL. Bahia: Ibicui, Mar 2001, *E. F Silva s.n.*, fl. cult. *E. Leme 5120* (holótipo HB89565!).

177. *Vriesea simplex* (Vell.) Beer, Bromel. 97. 1857. *Tillandsia simplex* Vell., Fl. Flumin. 133. 1825. TIPO: Fl. Flumin. 133. 1825; Icon. 3: pl. 130 (lectótipo – designado por Smith & Downs 1977); BRASIL. Rio de Janeiro: Guapimirim, PARNASO, Trilha do Miudinho, 22 Fev 2011, *Neves & Uribbe 6* (epítipo R! – designado por Kessous et al. 2018).

=*Vriesea mesiana* Jacob Makoy Hortus, Rev. Hort. [Paris] 70: 246. 1898. *nom. nud.*

Assim como no caso de *V. ensiformis*, Kessous et al. (2018) propuseram a epitipificação de *V. simplex* devido a ambiguidade causada pela prancha associada ao protólogo da espécie (ver discussão completa na citação). Esta ambiguidade provavelmente influenciou na confusão de Wawra (1880) ao sinonimizar *V. simplex* sob *V. psittacina*.

178. *Vriesea simulans* Leme, J. Bromeliad Soc. 47: 169. 1997. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Br 259, km 520, Presidente Juscelino para Gouvea, ca. 1250 m alt., 20 Nov 1991, *Leme, B Nahoum & L.C. Marigo 1802* (holótipo HB91609!, isótipo SEL076384! [barcode SEL001524!]).

179. *Vriesea sincorana* Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 12(1): 418. 1913. TIPO: BRASIL. Bahia: no campo da Serra do Sincorá, alt. 1200m, Nov 1906, *Ule 7131* (holótipo B! [barcode B100243429!, B100243430!], foto GH!).

180. *Vriesea skotakii* H.Luther & K.Norton, J. Bromeliad Soc. 61(5): 222223. 2011. TIPO: PANAMÁ. Darien: Serrania de Jungurudo, slopes of Mt. Garagara, 600 m, Jun 2003, *Chester Skotak et al.* Floresceu em cultivo, Set 2009, *Chester Skotak s.n.* (holótipo SEL100277! [barcode SEL002495!], SEL100278!, [barcode SEL002494!],

isótipo PMA); Floresceu em cultivo, 2006, *Chester Skotak s.n.* (parátipo SEL095057! [barcode SEL002200!]).

181. *Vriesea sparsiflora* L.B.Sm., Contrib. Gray Herb. 95: 48 pl. 10 figs. 1, 2. 1931. TIPO: BRASIL. São Paulo, Alto da Serra, *Hoehne s.n.* (holótipo SP17928! [barcode SP001817!], foto GH!).

182. *Vriesea speckmaieri* W.Till, J. Bromeliad Soc. 58(6): 250–254. 2008. TIPO: VENEZUELA. Carabobo: Distrito Valencia, Fila el Cafe west of Naguanagua, ca. 1100 m, 68°04'W 10°16'N, 31 Dez 1998, fl. em cult. 2007, *M. Speckmaier s.n.*, (holótipo VEN387495!, isótipo WU01427!, foto WU!).

183. *Vriesea socialis* L.B.Sm., Bot. Mus. Leaflet. 12: 121 fig. 1946. TIPO: COLÔMBIA. Vaupés: Cano Pacu, affluent of Rio Vaupes near Tayasu and Circasia, 6 Mar 1944, *Schultes 5826-A* (holótipo GH! [barcode GH00029534!]).

184. *Vriesea stricta* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo. 1(5): 122 pl 133. 1943. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Jaboticatubas, Serra do Cipó, Vacaria, ao norte de Belo Horizonte, 12–13 Dez 1940, *M.B. Foster 622* (holótipo GH! [barcode GH00029536!], isótipo US1906413! [barcode US00091223!], foto HB).

Smith (1943) não citou a presença do isótipo no herbário US.

185. *Vriesea sucrei* L.B.Sm. & Read, Phytologia 30(5): 292, pl. 6. 1975. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Cabo Frio, Terrestre na sombra, restinga pantanosa (mata costeira), 8 Ago 1968, *Sucre 3808* (holótipo US2750266! [barcode US00091224!], isótipo RB145307! [barcode RB00566718!, RB00566719!], foto US!).



=*Vriesea gladioflammans* E.Pereira & Reitz. Sellowia 26: 88-91. 1975. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Cabo Frio, Alcalis, 7 Jun 1973, *Sucre & Araújo 10025* (holótipo HB52289!, isótipo RB161117! [barcode RB00281818!])

=*Vriesea atrococcinea* Rauh, Trop. Subtrop. Pflanzenwelt 33: 14-7. 1981. TIPO: BRASIL. Sem localidade específica, provavelmente do estado do Rio de Janeiro, 50887 (holótipo HEID602701!).

186. *Vriesea sulcata* L.B.Sm. Mem. New York Bot. Gard. 9(3): 315, 317. 1957. TIPO: VENEZUELA. Amazonas: Cano Yutaje, Cerro Yutaje. Rio Manapiare, 21 Feb 1953, *Maguire 35374* (holótipo NY! [barcode NY02331733!], isótipo US2343271! [barcode US00091225! [flor]).

187. *Vriesea taritubensis* E.Pereira & I.A.Penna, Bradea 4(1): 4-8. 1983.

187.1. *Vriesea taritubensis* var. *taritubensis*. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Tarituba, Fazenda São Gonçalo, 16 Jan 1982, *L.C. Araujo 37* (holótipo HB71939!).

=*Vriesea joyae* E.Pereira & I.A.Penna, Bradea 4(19): 135-136. 1985. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Angra dos Reis, Baía da Ribeira, 25 Feb 1982, *L.C. Araujo & J. Enete 36* (holótipo HB72116!).

=*Vriesea joyae* var. *parvula* E. Pereira & I.A. Penna, Bradea 4(19): 135. 1985. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Angra dos Reis, 6 Set 1984, *L.C. Araujo 58* (holótipo HB72119!).

187.2. *Vriesea taritubensis* var. *brevisepala* E.Pereira & I.A.Penna, Bradea 4(19): 137. 1985. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Petrópolis, Cascatinha, 10 Dez 1983, *I.A. Penna 28* (holótipo HB72117!).

187.3. *Vriesea taritubensis* var. *patens* B.Neves & A.F.Costa, Syst. Bot., 43(4): 882-885 (2018). TIPO: BRASIL. São Paulo: São Luís do Paraitinga, Parque Estadual da Serra do Mar-Núcleo Santa Virgínia, S23°20'18.80", W045°09'00.90", 2 Feb 2013, *Neves & Neri 189* (holótipo R!).

188. *Vriesea teresopolitana* Leme, Rodriguésia 61(1): 64-64. Figs. 14 o-t, 15 e-f. 2010. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Teresópolis, Serra dos Órgãos, BR 262 (Rio-Bahia), KM 87, próximo à Granja Comary, ca. 1100 m elev., 10 Abr 2004, fl. cult. Out 2006, *E. Leme & R. Oliveira 6224*, (holótipo HB093267!, isótipo RB501420!, [barcode RB00595251!]); Teresópolis, Serra dos Órgãos, BR 262 (Rio-Bahia), 10 Abr 2004, *E. Leme 6222* (parátipo HB).

189. *Vriesea thyrsoides* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras., Bromeliaceae (part 3) 3(3): 556. 1894. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Petrópolis, 1 Jan 1887, *Glaziou 16472* (holótipo B! [barcode B100243426!, B100243427!], isótipo US1341410! [barcode US00091226!], GH! [barcode GH00029537!] [foto e flor]).

No protólogo, Mez (1894) citou a presença do tipo apenas no herbário B. Encontramos o espécime *Glaziou 16472* também nos herbários US e GH.

190. *Vriesea tijuca* E.Pereira, Rodriguésia 26 (38): 116. 1970. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Floresta da Tijuca, *Pereira 10685* (holótipo RB140866! [barcode RB00287265!, RB00566717!, RB00566716!], isótipo HB42964!, foto US!).

191. *Vriesea triangularis* Reitz, Anais Bot. Herb. Barbosa Rodrigues 4:15. pl 4. 1952. TIPO: BRASIL. Santa Catarina: São Martinho, Vargem do Cedro, Imaruí, 2 Jan 1952, *Reitz 4279* (holótipo HBR4235!).

192. *Vriesea triligulata* Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 541. 1894. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Serra dos Órgãos, 22 Jan 1887, *Glaziou 16469*. Floret Januario (lectótipo B13290-12!, isolectótipo P! [barcode P00753340!, P00753341!], K! [barcode K000322067!] [**aqui designado**], fotos F!, GH!, US!, RB). (Figura 19).



Figura 19: Lectótipo proposto de *V. triligulata* (B).

=*Vriesea haematina* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo. 1: 117 pl. 123. 1943. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Teresópolis, 22 Ago 1940, *M. & R. Foster 1013* (holótipo GH! [barcode GH00029499!, GH00029500!]).

Mez (1894) designou como materiais examinados o espécime *Glaziou 16469*, presentes nos herbários B e C. Não encontramos o material do herbário C. Por outro lado, encontramos este material nos herbários K e P. Designamos aqui o material de B como lectótipo (conforme o Art. 9.3 do Código de Shenzhen, Turland et al. 2018).

193. *Vriesea tubipetala* Leme & R.L. Moura, Phytotaxa 177(2): 97-99. 2014. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Tiradentes, Serra de São José, way to the summit, ca. 1300 m elevation, 21°04'S, 44°08'W, 23 Jun 2001, *B.R. Silva 731 & F. Tatagiba*, cult. *E. Leme 5237* (holótipo RB312916! [barcode RB00874313!, RB00874744!]). Tiradentes, Serra de São José, 14 Out 2009, *R. Moura, R.J.V. Alves & N.G. Silva 961* (R! [barcode R000213658!]).

194. *Vriesea unilateralis* (Baker) Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 545. 1894. *Tillandsia unilateralis* Baker, J. Bot. 26: 105. 1888. TIPO: BRASIL. São Paulo: São Bento, near Santos, 25 Out 1826, *Burchell 3347* (holótipo K! [barcode K000322059!, K000322060!], foto GH!, US!,).

195. *Vriesea vagans* (L.B.Sm.) L.B.Sm., Phytologia 13(2): 118. 1966. *Vriesea philippocoburgi* var. *vagans* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo. 1: 121 pl 131. 1943. TIPO: BRASIL. São Paulo, near Apiai, Sao Paulo to Curitiba, Km 279, 24 Ago 1939, *M. & R. Foster 399* (holótipo GH! [barcode GH00029524!], isótipo US!); São Paulo: Guapiara, altura do Km 281 da estrada São Paulo-Curitiba, 25 Ago 1939, *Kuhlmann*

s.n. (parátipo SP41482! [barcode SP053961!]); Paraná: Jacareí, 20 Set 1915, *Dúsen 17195* (parátipo GH!); Rio de Janeiro: Petrópolis, 750 m.s.m., 26 Jun 1939, *M. & R. Foster 35* (parátipo GH!); Itatiaia, 750 m.s.m., 29 Jun 1939, *M. & R. Foster 114* (parátipo GH!); Minas Gerais: Jaboticabas, Vacaria, Palácio, Serra do Cipó, ao norte de Belo Horizonte, 12–13 Jul 1940, *M. & R. Foster 635* (parátipo GH!).

Smith (1966) indicou como tipo apenas o material *M. & R. Foster 399*, citando outros materiais examinados, aqui considerados como parátipos. Estes materiais não possuem número de tombo nem barcode, visto que não estão digitalizados.

196. *Vriesea vexata* Leme, J. Bromeliad Soc. 66(3): 137-148. figs. 1-4. 2017. TIPO: BRASIL. Minas Gerais: Alvarenga, Pico da Aliança, 1311 m elev., 19°23' 36.16"S, 41°40'13.58"W, 12 Out 2012, *E. Leme, R. Vasconcelos & R. Oliveira 8704* (holótipo RB774479! [barcode RB01397249!]).

197. *Vriesea vexillata* L.B.Sm. Bot. Mus. Leaflet 17: 72 pl. 21 figs. 1, 2. 1955. TIPO: COLOMBIA. Vaupés: epiphytic, caatinga forest, Teresita, Rio Papuri, 27 Mai 1953, *Schultes & Cabrera 19443* (holotype US2087661! [barcode US00091231!]).

198. *Vriesea vidalii* L.B.Sm. & Handro, Phytologia 19(4): 289 pl. 1 figs. 22-24. 1970. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Teresópolis, Serra dos Órgãos, near Abrigo (shelter) no.2, Jun 1952, *J. Vidal Fev 3267* (holótipo US2598588! [barcode US00091232!], isótipo US2598589! [barcode US01101016!] R! [barcode R000104739!]).

199. *Vriesea vulpinoidea* L.B.Sm., Arq. Bot. Estado São Paulo. 1: 122 pl. 134. 1943. TIPO: BRASIL. São Paulo: São Paulo, Estação Florestal, 15 Ago 1939, *Foster 356* (holótipo GH! [barcode GH00029539!], isótipo R! [barcode R000032483]).

Smith (1943) citou apenas o tipo depositado no GH. No entanto foi encontrado um isótipo no R.



200. *Vriesea warmingii* É.Morren, Belgique Hort. 34: 260, pl. Dez XIII. 1884. *Tillandsia warmingii* (É. Morren) Baker, J. Bot. 26: 104. 1888. *Vriesea ensiformis* var. *warmingii* (É. Morren) L.B.Sm., Arq. Bot. São Paulo II. 1: 116. 1943. TIPO: BRASIL. Sem localidade específica,, 1880, *Glaziou s.n.*, fl. cult. in. Colvar. Ed. Morren em Julho de 1883 (holótipo LG!).

201. *Vriesea wawraneae* Antoine, Phyto-Iconogr. Bromel. 1, tab. 1, 2. 1884. *Tillandsia wawraneae* (Antoine) Baker, J. Bot. 26: 105. 1888. TIPO: *Wien hortus s.n.* (holótipo W?, perdido); lectótipo Phyto-Iconogr. Bromel. 1, tab. 1, 2. 1884 – designado por Till (1994).

=*Vriesea oleosa* Leme, Harvard Pap. Bot. 4 (1): 160. 1999. TIPO: BRASIL. Bahia: Ilhéus, estrada para União Queimada, Morro da Torre, 6 Abr 1995, floresceu em cultivo, Nov 1998, *E. Leme, P. Nahoum et J.C. Silva 3019* (holótipo HB84094!).

202. *Vriesea weberi* E.Pereira & I.A.Penna, Bradea 4(34): 273, 280. 1986. TIPO: BRASIL. Espírito Santo: São Mateus. Plant epiphytic, Dez 1985, *A. Seidel 996*. Flowered in cultivation. (holótipo HB77768!, isótipo RB407904! [barcode RB00288212!])

O isótipo não foi indicado no protólogo.

203. *Vriesea wurdackii* L.B.Sm., Phytologia 16(2): 83 pl. 2 figs. 16, 17. 1968. TIPO: VENEZUELA. Amazonas: terrestrial, locally frequent in scrub forest on granite dome on right bank of Rio Siapa just below Raudal Gallineta (about 110 river km from mouth), 600–700 m alt., 21 Ago 1959, *Wurdack & Adderley 43569* (holótipo US2282081! [barcode US00091235!], isotype NY! [barcode NY02331734!]).

204. *Vriesea zildae* R.L.Moura & A.F.Costa, Syst. Bot. 39(3): 798-800. 2014. TIPO:
BRASIL. Rio de Janeiro: Guapimirim, PARNA Serra dos Orgãos, sede Guapimirim,
Nov 2008, *Moura 770 & Santos* (holótipo R! [barcode R000222444!]).



NOVO TÁXON

205. *Vriesea neglecta* Kessous & A.F.Costa, *sp. nov.* TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro: Mangaratiba, Faz. Três Orelhas, 6 Jun 2017, Kessous *et al.* 290 (holótipo R); Faz. Porto Belo., 7 Jun 2003, Leme & Moreira 5738 (parátipo RB493423 [barcode RB00583192]). (Figura 20).

Vriesea neglecta is distinguished from *Vriesea barilletii* by the leaf sheaths elliptic (*vs.* oblong), leaf blades green (*vs.* wine in the lower part, green in the upper part), floral bracts bright red, dark wine toward the apex (*vs.* dark yellow, brownish with dark spots), shorter pedicel, ca. 4.5 mm (*vs.* 5.5 mm), petals greenish toward the apex (*vs.* yellow) and shorter petal appendages ca. 6.3 mm (*vs.* 11.5 mm).

Plant epiphytic, acaulescent, flowering ca. 32 cm high. **Leaves** ca. 15 in number, forming an infundibuliform rosette; *sheaths* elliptic, ca. 10 × 6 cm, pale-green, densely brown lepidote on both faces; *blades* linear, obtuse, ca. 27 × 2.7 cm, green, sparsely lepidote on the adaxial face, glabrous to slightly lepidote, lustrous on the abaxial face. **Inflorescence** simple, 14–27-flowered, ca. 30 cm long at anthesis, congested, erect; *peduncle* erect, ca. 18.5 cm long and 5.5 mm in diameter, dark green, glabrous; *peduncle bracts* erects, imbricate, ovate, slightly triangular, 3.6–4.2 × 23–32 cm, green, dark green toward the apex, lepidote on both faces, denser on the abaxial face; *rachis* slightly geniculate, ca. 6.5 cm long, hidden by the floral bracts. **Floral bracts** orbicular rounded, involute apex, ca. 3.2 × 4 cm, slightly carinate at the base, slightly involute, bright red, dark wine toward the apex, shorter than the sepals, sparsely lepidote on the adaxial face, glabrous on the abaxial. **Flowers** usually non-secund, sometimes the lower ones slightly secund, 55–57 mm, 3.3 mm apart, distichous, suberect; *pedicel* ca 4.5 mm; sepals obovate, 35–36 × 10 mm, free, ecarinate, sparsely lepidote on the adaxial face, glabrous on the abaxial face; *petals* linear (?), forming a tubular corolla, 4.2–4.3 × 0.6 cm, yellow, yellow-greenish on the apex; *petal appendages* ca. 6.3 mm long; *stamens* exerted, at the same level of the stigma, filaments 45–55mm long, complanate at the base, adnate at the base of the petals by 6.7 mm; *anthers* dorsifixed, ca. 7.8 × 0.4 mm, suberect; *ovary* conical, ca. 6.3 × 2.7 mm; *style* ca. 50 mm, stigma convolute-blade. **Fruits** unknown.

Comentários: Apesar de possuir medidas próximas de *V. barilletii*, se diferencia desta espécie principalmente pelas bainhas foliares elípticas (vs. oblongas), lâminas foliares verdes (vs. vináceas na parte inferior, verdes na parte superior), brácteas florais vermelhas, vináceas escuras em direção ao ápice (vs. amarelo escuro, castanho com máculas escuras), pedicelo curto, ca. 4.5 mm (vs. 5.5 mm), pétalas esverdeadas em direção ao ápice (vs. amarelas), e apêndices petalares mais curtos, ca. 6.3 mm (vs. 11.5 mm). Além disso, *V. barilletii*, até o momento só foi encontrada no estado de Minas Gerais, recentemente coletada em Itamarati de Minas [*Barbosa 461*(RB)]. Por outro lado, *V. neglecta* foi encontrada apenas na região de Mangaratiba, separada da região típica de *V. barilletii* pela Serra do Mar e Serra da Mantiqueira.

Etimologia: O epíteto específico “*neglecta*” se refere ao fato desta espécie ter sido sempre tratada em herbários como *V. barilletii* ou *V. gradata*.

Conservação: Assim como no caso citado acima, esta espécie ocorre na mesma região, com uma pequena área de ocorrência, menor que 100 km (EOO), desta forma sugerimos a inclusão desta espécie como criticamente em perigo (CR) segundo os critérios B1ab(i, ii, iii) da IUCN.

Material adicional: BRASIL. Rio de Janeiro: Mangaratiba, Faz. Porto Belo., 7 Jun 2003, *Leme & Moreira 5738* (parátipo RB493423 [barcode RB00583192]).



Figura 20: *Vriesea neglecta* Kessous & A.F.Costa, *sp. nov.* A- Holótipo Kessous et al. 290 (R); B- Ápice da inflorescência; C- Parátipo Leme & Moreira 5738 (RB493423).

NOMES EXCLUÍDOS

1. *Vriesea altomayoensis* H.Luther & K.Norton, J. Bromeliad Soc. 59(5): 204. 2009. ≡ *Cipuropsis altomayoensis* (H.Luther & K.Norton) Kessous & A.F.Costa.
2. *Vriesea andaraiensis* Leme, J. Brom. Soc. 62(1): 16 2012. ≡ *Stigmatodon andaraiensis* (Leme) D.R.Couto & A.F.Costa
3. *Vriesea caldasiana* Mez in DC. Monogr. Phan. 9: 607. 1896. (ver observação sob *Vriesea friburgensis* var. *tucumanensis*)
4. *Vriesea dubia* (L.B.Sm.) L.B.Sm., Phytologia 15(3): 197. 1967. ≡ *Cipuropsis dubia* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa.
5. *Vriesea duidae* (L.B.Sm.) Gouda, Fl. Guianas, ser. A, Phanerogams 3(189): 72. 1987. ≡ *Tillandsia duidae* L.B.Sm. Bull. Torrey Bot. Club 58: 340 fig. 3 (1–4) pl. 26. 1931.
6. *Vriesea elata* (Baker) L.B.Sm., Phytologia 5: 288. 1955. ≡ *Cipuropsis elata* (Baker) Kessous & A.F. Costa.
7. *Vriesea fibrosa* L.B.Sm., Mem. New York Bot. Gard. 9(3): 315-317. 1957. ≡ *Werauhia fibrosa* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa.
8. *Vriesea freicanecana* J.A.Siqueira & Leme, Fragm. Atlantic Forest N. E. Brazil 377, 2007. ≡ *Stigmatodon freicanecanus* (J.A. Siqueira & Leme) D.R.Couto & A.F.Costa.
9. *Vriesea hodgei* L.B.Sm., Caldasia 5(21): 14. 1948. ≡ *Cipuropsis hodgei* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa.
10. *Vriesea kentii* H.Luther & K.Norton, J. Bromeliad Soc. 60(2): 53-54. 2010. ≡ *Tillandsia kentii* (H.Luther & K.Norton) Kessous & A.F.Costa.



11. *Vriesea lancifolia* (Baker) L.B.Sm., Lilloa 6: 386. 1941. ≡ ***Stigmatodon lancifolius*** (Baker) D.R.Couto & A.F.Costa.

12. *Vriesea limae* L.B.Sm., Phytologia, 20: 181. 1970. ≡ ***Stigmatodon limae*** (L.B.Sm.) D.R.Couto & A.F.Costa.

13. *Vriesea lutheriana* J.R.Grant, J. Bromeliad Soc. 42(3): 114-117, 125. 1992. ≡ ***Tillandsia lutheriana*** (J.R.Grant) Kessous & A.F.Costa.

14. *Vriesea maguirei* L.B.Sm., Mem. New York Bot. Gard. 18(2): 32 fig. 5 F-H. 1969. ≡ ***Mezobromelia maguirei*** (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa.

15. *Vriesea oligantha* (Baker) Mez in Martius, Eichler & Urban, Fl. bras. 3(3): 544. 1894. ≡ ***Stigmatodon oliganthus*** (Baker) D.R.Couto & A.F.Costa.

16. *Vriesea pseudoligantha* Philcox, Kew Bull. 47: 261. 1992. ≡ ***Stigmatodon pseudoliganthus*** (Baker) D.R.Couto & A.F.Costa.

17. *Vriesea rubra* (Ruiz & Pav.) Beer, Bromel. 98. 1857. ≡ ***Cipuropsis rubra*** (Ruiz & Pav.) Kessous & A.F.Costa.

18. *Vriesea rubro-bracteata* Rauh, Trop. Subtrop. Pflanzenwelt 27: 13-16. 1979. ≡ ***Mezobromelia rubrobracteata*** (Rauh) Kessous & A.F.Costa.

19. *Vriesea schultesiana* L.B.Sm., Bot. Mus. Leafl. 16: 197. 1954. ≡ ***Tillandsia schultesiana*** (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa

20. *Vriesea swartzii* (Baker) Mez in Engler, Pflanzenr. 4(32): 400. 1935. ≡ ***Werauhia swartzii*** (Baker) Kessous & A.F.Costa

21. *Vriesea vellozicola* Leme & J.A. Siqueira, Fragm. Atlantic Forest N. E. Brazil: 406. 2007. ≡ ***Stigmatodon vellozicolus*** (Baker) D.R.Couto & A.F.Costa.

22. *Vriesea zamorensis* (L.B.Sm.) L.B.Sm., *Phytologia* 20(3): 174. 1970. ≡ *Cipuroopsis zamorensis* (L.B.Sm.) Kessous & A.F.Costa.

23. *Vriesea zonata* Leme & J.A.Siqueira, *Fragm. Atlantic Forest N. E. Brazil*: 374 (2007). ≡ *Stigmatodon zonatus* (Baker) D.R.Couto & A.F.Costa.

Referências

André, E. 1884. *Vriesea duvaliana*. *Revue Horticole* 56: 559.

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* 279 (1): 1–97.

Antoine, F. 1884. *Phyto-Iconographie der Bromeliaceen des kaiserlichen königlichen Hofburg-Gartens in Wien*. Wien: Gerold & Comp.

Baker, J.G. 1888. A synopsis of Tillandsieae. *Journal of Botany, British and Foreign* 26: 39–50.

Baker, J.G. 1889. *Handbook of the Bromeliaceae*. G. Bell & Sons, London, 244 pp.
<http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.51681>

Beer, J.G. 1857. *Die Familie der Bromeliaceen*. Wien: Tendler & Comp.
<http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.15461>

Britten, J. 1888. A Synopsis of Tillandsieae. *Journal of Botany. British and Foreign* 26: 172.

Britton, N.L. 1923. Botany of Porto Rico an the Virgin Islands. Descriptive Flora – Spermatophyta (Part) in: Britton N.L. & Wilson, P. *Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands* 5(1): 1–158.

Brummitt, R.K. 1999. Report of the Committee for Spermatophyta: 48. *Taxon* 48: 359–371.

<http://dx.doi.org/10.2307/1224443>

Carrière, E. A. 1872. Plantes nouvelles, rares ou pas assez connues. *Revue Horticole* 44: 300.

Costa, A.F. 1995 A verdadeira identidade de *Vriesea triligulata*. *Bromélia* 2(4): 3–9.

Costa, A.F. & Wendt, T. 2007. Bromeliaceae na região de Macaé de Cima, Nova Friburgo, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* 58(4): 905–939.



- Costa, A.F., Rodrigues, P.J.F.P. & Wanderley, M.G.L.** 2009. Morphometric analysis of *Vriesea paraibica* Wawra complex (Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 159: 163–181.
- 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.
- Couto, D.R., Kessous, I.M., Paixão-Souza, B., Neves, B., Faria, C.C., Barfuss, M.H.J., Salgueiro, F., Sá-Haiad, B. & Costa, A.F.** (subm.). Molecular phylogenetics and character evolution in cliff bromeliads of the genus *Stigmatodon* (Bromeliaceae, Tillandsioideae). *Botanical Journal of the Linnean Society*.
- Gaudichaud-Beaupré, C.** 1843. *Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette la Bonite, commandée par M. Vaillant...* Botanique. t1. Paris: Arthur Bertrand.
- Gaudichaud-Beaupré, C.** 1846–1849. *Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette la Bonite, commandée par M. Vaillant...* Botanique. Atlas. Paris: Arthur Bertrand.
- Grant, J.R.** 1995. Bromeliestudien. The resurrection of *Alcantarea* and *Werauhia*, a new genus. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 91: 1–57.
- Grisebach, A.H.R.** 1864. Ueber die von Fendler in Venezuelan gesammelten Bromeliaceen. *Nachrichten von der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften und von der Georg-Augusts-Universität* 1: 1–21.
- Gomes-da-Silva, J. & Costa, A.F.** 2011. A Taxonomic Revision of *Vriesea corcovadensis* Group (Bromeliaceae: Tillandsioideae) with Description of Two New Species. *Systematic Botany* 36(2): 291–309.
- Gouda, E.J., Butcher, D. & Gouda, K.** [cont. atual.]. Encyclopaedia of Bromeliads. Version 3.1 (2012). [continuously updated since]. <http://encyclopedia.florapix.nl/>. Acesso em: 2016–2020.
- Grant, J.R.** 1996. (1259) Proposal to reject the name *Tillandsia* sect. *Synandra* so as to maintain *Tillandsia* sect. *Xiphion* (Bromeliaceae, Tillandsioideae). *Taxon* 45: 693–694.

- Harms, H.** 1929. Bromeliaceae novae III. *Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem* 10: 784–805.
<http://dx.doi.org/10.2307/3994800>
- Hoehne, F.** 1925. Álbum da Seção de Botânica do Museu Paulista e suas dependências. *São Paulo: Editora Livraria Liberdade.*
- Hooker, W.J.** 1828. *Tillandsia psittacina*. Gaudy-Flowered Tillandsia. *Curtis's Botanical Magazine* 55: t. 2841.
- Kessous, I.M.** 2016. *Taxonomia e filogenia do grupo Vriesea ensiformis (Vell.) Beer (Bromeliaceae, Tillandsioideae)*. Dissertação de Mestrado, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 127p.
- Kessous, I.M. & Costa A.F.** 2017. A new name and new status in *Vriesea* (Bromeliaceae) from Brazil. *Novon* 25: 434–435.
doi: <http://dx.doi.org/10.3417/D-16-00021>
- Kessous, I.M., Salgueiro, F. & Costa, A.F.** 2018a. Nomenclature and epitypification of *Vriesea* (Bromeliaceae) species described in Vellozo's Flora fluminensis. *Phytotaxa* 350: 24–32.
- Kessous, I.M., Neves, B. & Costa, A.F.** 2018b. *Vriesea mourae* (Bromeliaceae), a new critically endangered species from Serra da Bocaina, southeastern Brazil. *Phytotaxa* 360(1): 45–53.
- Kessous, I.M., Couto, D.R., Uribbe, F.P., Costa, A.F.** 2018c. New Records of *Vriesea agostiniana* E. Pereira, and *Vriesea saltensis* Leme & L. Kollmann (Bromeliaceae, Tillandsioideae) from Southeastern Brazil. *Check List, Journal of Species List and Distribution* 14: 37–41.
- Kessous, I.M., Neves, B., Couto, D.R., Paixão-Souza, B., Pederneiras, L.C., Moura, R.L., Barfuss, M.H.J., Salgueiro, F. & Costa, A.F.** 2019. Historical biogeography of a Brazilian lineage of Tillandsioideae (Subtribe Vrieseinae, Bromeliaceae): The Paranaean Sea hypothesized as the main vicariant event. *Botanical Journal of the Linnean Society* XX: 1–17.
- Kessous, I.M. & Costa A.F.** (capítulo III, in prep). Taxonomic survey in “*incertae sedis*” *Vriesea* Lindl.: Redescriptions, New Combinations and Nomenclatural Revision. *Phytotaxa*.
- Koch, K.** 1857. De Jonghe's Speerlilie, *Encholirion Jonghii* Libon. *Allgemeine Gartenzeitung* 25(2): 22.



- Koch K.** 1873. Appendix quarta ad indicem seminum, horti botanici berolinensis anni 1873. *Index seminum in horto botanico berolinensi anno 1873 collectorum*: 5–6.
- Leme, E.M.C. & Weber, W.** 1985. *Vriesea recurvata* redescribed. *The Bromeliad Society Bulletin* 35(3): 118–119
- Leme, E.M.C.** 1989. Novas bromeliáceas nativas do Brasil - VI. *Bradea* 5: 166–187.
- Leme, E.M.C. & Till, W.** 1993. Revalidating the status of an old species. *Journal of Bromeliad Society* 43(1): 51–54.
- Leme, E.M.C.** 1997. Revision of the lithophytic *Vriesea* species from Minas Gerais State, Brazil – Part II. *Journal of the Bromeliad Society* 47: 168–177.
- Leme, E.M.C.** 1999. Revision of the lithophytic *Vriesea* species from Minas Gerais state, Brazil – Part III. *Journal of the Bromeliad Society* 49: 3–11.
- Linden, J. & André, E.** 1875. *Vriesea* (?) *fenestralis*. *Illustration Horticole* 22: 124.
- Lindley, J.** 1843. *Vriesia psittacina*, Parrot flowered *Vriesia*. *Edward's Botanical Register* 29: 10–11.
- Linnaeus, C.** 1762. *Species plantarum*, ed. 2. Stockholm: Impensis Lurentii Salvii.
- Machado, T.M.** 2017. Aplicação de *next generation sequence* na filogenia da subfamília Tillandsioideae e estudos taxonômicos no complexo *Vriesea itatiaiae*. PhD thesis, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Martinelli, G., Magalhães, C.V., Gonzalez, M., Leitman, P., Piratininga, A., Costa, A.F. & Forzza, R.C.** 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica Brasileira: Lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* 59 (1): 209–258.
- Merrill, E.D.** 1943. Destruction of the Berlin herbarium. *Science* 98(2553): 490–491.
- Mez, C.** 1892–1894. Bromeliaceae. Pp. 173–674 in: von Martius, C.F.P (ed.), *Flora brasiliensis*, vol. 3(3). Munich, Vien & Leipzig: R. Oldenbourg. <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.454>
- Mez, C.** 1896. Bromeliaceae. Pp. 1–990 in: Candolle, A.L.P.P. de & Candolle, A.C.P. (eds). *Monographie Phanerogannarum* 9. Paris: G. Masson.
- Mez, C.** 1919. Additamenta monographica 1919 - Originaldiagnosen, Fortsetzung. *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis* 16: 65-79
- Mez, C.** 1934–1935. Bromeliaceae. Pp. 1–667 in: Engler, H.G.A (ed.). *Das Pflanzenreich*, vol. 4(32): (Heft 100, 1--4). Leipzig: Verlag von Wilhem Engelmen.

- Moura, R.L.** 2011. Revisão Taxonômica do Grupo *Vriesea platynema* Gaudich. (Bromeliaceae). Tese de Doutorado. Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 192p.
- Morren, É.** 1874. Notice sur le *Tillandsia (Xiphion) jonghei*. *La Belgique Horticole* 24: 291–294.
- Morren, É.** 1875. Notice sur le *Vriesea platzmanni* Sp. Nov. ou *Vriesea* de M. Julius Platzmann. *La Belgique horticole* 25: 349–364.
- Morren, É.** 1878. Description de *Vriesea viminalis*, *sp. nov.*, *Vriesea* Porte-Baguete. *La Belgique Horticole* 28: 257–259.
- Morren, É.** 1879. Bulletin des Nouveau et de la Bibliographie. *La Belgique horticole* 29: 299–307.
- Morren, É.** 1882. *Vriesea rodigasiana*, *Vriesie Rodigas*. *L'Illustration Horticole* 29: 171–172.
- Morren, É.** 1883. Description du *Vriesea barilleti*, *sp. nov.* *La Belgique Horticole* 33: 33–34.
- Morren, É.** 1884. Description du *Vriesea fenestralis*. *La Belgique Horticole* 34: 65–67.
- Moura, R.L. & Costa, A.F.** 2014. Taxonomic notes on *Vriesea* sect. *Xiphion* (Bromeliaceae) with descriptions of three new species. *Systematic Botany* 39(3): 791–803.
- Neves, B., Uribe F.P., Jacques, S.S.A., Zanella, C.M. & Costa A.F.** 2018. Species boundaries in the *Vriesea incurvata* (Bromeliaceae) complex after a broad morphometric and taxonomic study. *Systematic Botany* 43: 870–888.
- Neves, B., Kessous, I.M., Moura, R.L., Couto, D.R., Zanella, C.M., Bacon, C.D., Salgueiro, F. & Costa, A.F.** (subm.). Hummingbird and bat pollination syndromes define diversification of *Vriesea* (Tillandsioideae, Bromeliaceae). *American Journal of Botany*.
- Pereira, E., Leme, E.M.C. & Penna, A.I.** 1986. Species novae in Brasilia Bromeliacearum – XXIX. *Bradea* 4(34): 265–280.
- Platzmann, M.** 1875. Album de Platzmann. *La Belgique Horticole* 25: 362.
- Radford, A.E.** 1986. *Fundamentals of Plant Systematics*. New York: Harper & Row, Publ. Inc.



- Rafinesque, C.S.** 1838. *Flora Telluriana*. Mantina synoptica. 2000N. Ord. –N. Gen. N. Sp. Plantarum in Orbis Tellurianum. Determ. Coll. Inv. Obs. et Descre. Ann 1796-1836. 4: 24-25.
- Rauh, W.** 1976. Bromelienstudien (Mitteilung 5). I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt* 16: 22
- Scharf, U. & Gouda, E.J.** 2008. Bringing Bromeliaceae back to homeland botany. *Journal of the Bromeliad Society* 58: 123–129.
- Siqueira Filho, J.A. & Leme, E.M.C.** 2006. Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste: biodiversidade, conservação e suas bromélias. Andrea Jakobsson Estúdio.
- Smith, L.B.** 1932. Studies in the Bromeliaceae - III. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*. 98: 3–36.
- Smith, L.B.** 1933. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University No. CII. 1. Studies in the Bromeliaceae-IV. *Proc. Amer. Acad. Arts* 68: 145–152.
- Smith, L.B.** 1941. Studies in the Bromeliaceae - XII. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University, No. CXXXVII. *Lilloa* 6: 381–417.
- Smith, L.B.** 1943. Bromeliáceas novas ou interessantes do Brasil. II. *Arquivos de Botânica do Estado de São Paulo* 1: 101-122.
- Smith, L.B.** 1955. Nomen conservandum propositum. Proposalt o conserve the original orthography of 891 *Vriesia* Lindley, Bot. Reg. 29: t. 10. (1843) *versus* Vriesea Lindley emend. Beer, Bromel. 91. 1857. *Taxon* 4: 179.
- Smith, L.B.** 1958. Bromeliáceas Notáveis do Herbário do Jardim Botânico do Rio de Janeiro-II. *Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 15: 32–331.
- Smith, L.B.** 1966. Notes on Bromeliaceae-XXIII. *Phytologia* 13: 84–161.
- Smith, L.B. & Downs, R.J.** 1977. *Tillandsioideae (Bromeliaceae)*. Flora Neotropica Monograph 14(2). New York: New York Botanical Garden Press.
- Stehmann, J.R., Forzza, R.C., Salino, A., Sobral, M., Costa, D.P. & Kamino, L.H.Y.** 2009. *Plantas da Floresta Atlântica*. Rio de Janeiro: Rio de Janeiro Botanical Garden.
- Till, W.** 1994. The type specimens of Bromeliaceae in the herbarium of the Museum of Natural History in Vienna, Austria. *Selbyana* 15(1): 94–111.

- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J. & Smith G.F. (eds).** 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Código de Shenzhen) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile* 159. Glasshütten: Koeltz Botanical Books.
- Ule, E.** 1862. Uma nova *Vriesea*. *Archivos do Museu Nacional* 10: 189.
- Uribe, F.P., Neves, B., Jacques, S.S.A. & Costa, A.F.** (in press). Morphological Variation in the *Vriesea procera* complex (Bromeliaceae, Tillandsioideae) in the Brazilian Atlantic Rainforest, with Recognition of New Taxa. *Systematic Botany*.
- Versieux, L.M.** 2005. *Bromeliáceas de Minas Gerais: catálogo, distribuição geográfica e conservação das espécies*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Versieux, L.M. & Wendt, T.** 2006. Checklist of Bromeliaceae of Minas Gerais, Brazil, with notes on taxonomy and endemism. *Selbyana* 27(2): 107–14.
- Versieux, L.M., Nogueira, M. & Conceicao, A.A.** 2014. The rediscovery, after one century, of *Vriesea maculosa* (Bromeliaceae, Tillandsioideae) with an amendment to its description. *Phytotaxa* 188(4): 198–208.
- Versieux, L.M. & Machado, T.M.** 2018. *Vriesea roberto-seidelii* (Bromeliaceae): taxonomy, distribution, and conservation based on new records from the Atlantic Forest of Bahia, Espírito Santo, and Rio de Janeiro, Brazil. *Phytotaxa* 367(2): 179–185.
- Versieux, L.M., Nogueira, M. & Conceicao, A.A.** 2018. Synonymy and notes on a rare species of *Vriesea* (Bromeliaceae) from the Atlantic forest hotspot of Bahia and Minas Gerais, Brazil. *Phytotaxa* 371(1): 70–72.
- Wawra, H.** 1862. Neue Pflanzenarten. *Oesterreichische Botanische Zeitschrift* 12: 349.
- Wawra, H.** 1880. *Die Bromeliaceen-Ausbeute von der Reise der Prizen August und Ferdinand von Sachsen-Cobourg nach Brasilien 1879*. *Oesterreichische Botanische Zeitschrift* 30: 222.
- Weber, W.** 1986. Species novae Bromeliacearum V. *Feddes Repertorium* 97: 93–12.



CAPÍTULO V

Field guide: *Vriesea* (Bromeliaceae) of Atlantic Forest

Igor Musauer Kessous, Beatriz Neves, Alessandra Ribeiro Pinto, Ricardo Loyola de Moura, Dayvid Rodrigues Couto, Matheus Guimarães Cardoso Nogueira & Andrea Ferreira da Costa



Vriesea (Bromeliaceae) of the Atlantic Forest

Igor Musauer Kessous¹, Beatriz Neves¹, Alessandra Ribeiro Pinto², Dayvid Rodrigues Couto³, Ricardo Loyola de Moura¹, Matheus Nogueira¹ & Andrea Ferreira da Costa¹

Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, RJ, Brazil, ²Instituto de Pesquisas JBRJ, ³Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF
 © I.M. Kessous [igor.kessous@gmail.com], A.R. Pinto, B. Neves, D.R. Couto, M. Nogueira & A.F. Costa. Thanks to Museu Nacional, CAPES and CNPq.

[fieldguides.fieldmuseum.org] [guide's number provided by us] version 1 03/2015



1 *Vriesea agostiniana*

Photo: Igor M. Kessous



2 *Vriesea altadaserrae*

Photo: Igor M. Kessous



3 *Vriesea altomacaensis*

Photo: Andrea F. Costa



4 *Vriesea billbergioides*

Photo: Igor M. Kessous



5 *Vriesea billbergioides*

Photo: Beatriz Neves



6 *Vriesea bituminosa*

Photo: Igor M. Kessous



7 *Vriesea bituminosa*

Photo: Igor M. Kessous



8 *Vriesea bituminosa*

Photo: Igor M. Kessous



9 *Vriesea bituminosa*

Photo: Beatriz Neves



10 *Vriesea breviscapa*

Photo: Igor M. Kessous



11 *Vriesea breviscapa*

Photo: Igor M. Kessous



12 *Vriesea brusquensis*

Photo: Igor M. Kessous



13 *Vriesea cacuminis*

Photo: Beatriz Neves



14 *Vriesea cacuminis*

Photo: Igor M. Kessous



15 *Vriesea capixabae*

Photo: Dayvid Couto



16 *Vriesea carinata*

Photo: Igor M. Kessous



17 *V. carinata* var. *flavominiata*

Photo: Beatriz Neves



18 *V. carinata* var. *mangaratibensis*

Photo: Igor M. Kessous



19 *Vriesea chapadensis*

Photo: Beatriz Neves



20 *Vriesea correia-araujoii*

Photo: Dayvid Couto



21 *Vriesea drepanocarpa*
Photo: Dayvid Couto



22 *Vriesea duvaliana*
Photo: Beatriz Neves



23 *Vriesea eltoniana*
Photo: Beatriz Neves



24 *Vriesea ensiformis*
Photo: Igor M. Kessous



25 *V. ensiformis* var. *bicolor*
Photo: Igor M. Kessous



26 *V. ensiformis* var. *bicolor*
Photo: Alessandra R. Pinto



27 *V. ensiformis* var. *bicolor*
Photo: Alessandra R. Pinto



28 *Vriesea erythroductylon*
Photo: Igor M. Kessous



29 *Vriesea flava*
Photo: Igor M. Kessous



30 *Vriesea fluminensis*
Photo: Igor M. Kessous



31 *Vriesea fluviatilis*
Photo: Igor M. Kessous



32 *Vriesea friburgensis*
Photo: Beatriz Neves



33 *Vriesea friburgensis*
Photo: Igor M. Kessous



34 *Vriesea gigantea*
Photo: Igor M. Kessous



35 *Vriesea gracilior*
Photo: Igor M. Kessous



36 *Vriesea gradata*
Photo: Igor M. Kessous



37 *Vriesea gradata*
Photo: Igor M. Kessous



38 *Vriesea guttata*
Photo: Andrea F. Costa



39 *Vriesea guttata*
Photo: Beatriz Neves



40 *Vriesea heterostachys*
Photo: Igor M. Kessous



41 *Vriesea hydrophora*
Photo: Igor M. Kessous



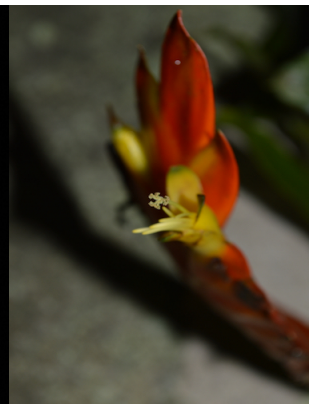
42 *Vriesea hieroglyphica*
Photo: Igor M. Kessous



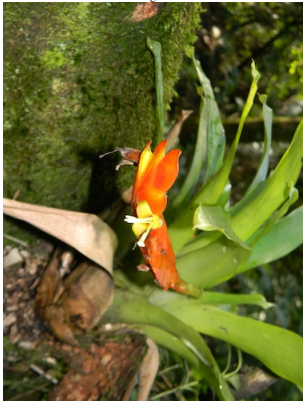
43 *Vriesea incurvata*
Photo: Beatriz Neves



44 *Vriesea incurvata*
Photo: Igor M. Kessous



45 *Vriesea inflata*
Photo: Alessandra R. Pinto



46 *Vriesea inflata*
Photo: Igor M. Kessous



47 *Vriesea interrogatoria*
Photo: Igor M. Kessous



48 *Vriesea interrogatoria*
Photo: Beatriz Neves



49 *Vriesea itatiaiae*
Photo: Igor M. Kessous



50 *Vriesea itatiaiae*
Photo: Igor M. Kessous



51 *Vriesea jonesiana*
Photo: Beatriz Neves



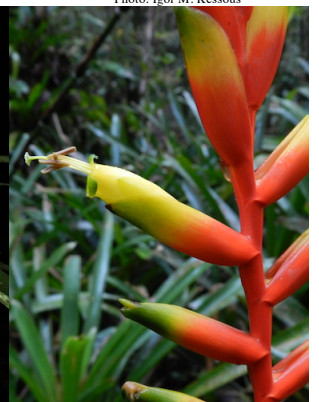
52 *Vriesea longicaulis*
Photo: Igor M. Kessous



53 *Vriesea modesta*
Photo: Igor M. Kessous



54 *Vriesea modesta*
Photo: Beatriz Neves



55 *Vriesea mourae*
Photo: Beatriz Neves



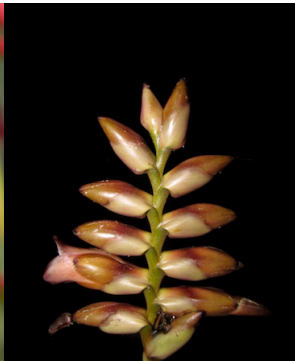
56 *Vriesea pabstii*
Photo: Beatriz Neves



57 *Vriesea philippocoburgi*
Photo: Igor M. Kessous



58 *Vriesea philippocoburgi*
Photo: Alessandra R. Pinto



59 *V. platynema* var. *rosea*
Photo: Igor M. Kessous



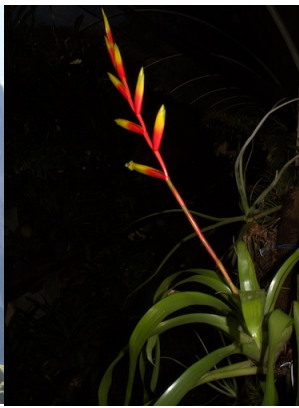
60 *Vriesea platzmannii*
Photo: Beatriz Neves



61 *Vriesea pseudoatra*
Photo: Beatriz Neves



62 *Vriesea pseudoatra*
Photo: Igor M. Kessous



63 *Vriesea psittacina*
Photo: Rafael Barbosa



64 *Vriesea psittacina*
Photo: Rafael Barbosa



65 *Vriesea racinae*
Photo: Dayvid Couto



66 *Vriesea recurvata*
Photo: Igor M. Kessous



67 *Vriesea recurvata*
Photo: Igor M. Kessous



68 *Vriesea rhodostachys*
Photo: Beatriz Neves



69 *Vriesea rhodostachys*
Photo: Dayvid Couto



70 *Vriesea rodigasiana*
Photo: Igor M. Kessous



71 *Vriesea rodigasiana*
Photo: Igor M. Kessous



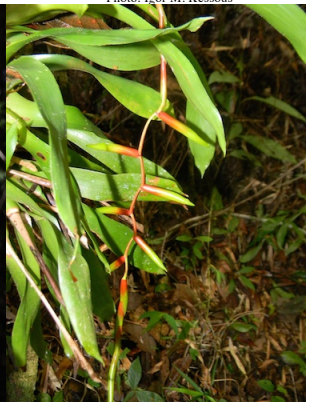
72 *Vriesea saltensis*
Photo: Dayvid Couto



73 *Vriesea saundersii*
Photo: Igor M. Kessous



74 *Vriesea sazimae*
Photo: Beatriz Neves



75 *Vriesea scalaris*
Photo: Igor M. Kessous



76 *Vriesea seideliana*
Photo: Beatriz Neves



77 *Vriesea simplex*
Photo: Igor M. Kessous



78 *Vriesea sucrei*
Photo: Beatriz Neves



79 *Vriesea taritubensis*
Photo: Beatriz Neves



80 *V. taritubensis* var. *brevisepala*
Photo: Beatriz Neves



81 *V. taritubensis* var. *patens*
Photo: Beatriz Neves



82 *Vriesea thyrsoidea*
Photo: Igor M. Kessous



83 *Vriesea thyrsoidea*
Photo: Igor M. Kessous



84 *Vriesea triligulata*
Photo: Andrea F. Costa



85 *Vriesea unilateralis*
Photo: Beatriz Neves



86 *Vriesea vagans*
Photo: Igor M. Kessous



87 *Vriesea wawraea*
Photo: Dayvid Couto



88 *Vriesea zildae*
Photo: Beatriz Neves



89 *Vriesea zildae*
Photo: Igor M. Kessous



CONCLUSÃO GERAL

Buscamos aqui responder perguntas relacionadas a uma abordagem evolutiva e a taxonômica. Além disso, buscamos elaborar algumas perguntas para futuros trabalhos.

No primeiro capítulo fornecemos uma breve revisão sobre os fósseis descritos em Bromeliaceae, de forma que a informação venha resumida em trabalhos futuros. Observamos pouca quantidade de fósseis descritos para a família que, além disso, em sua maioria não foram corretamente associados a Bromeliaceae. Por outro lado, o único fóssil corretamente associado foi *Karatophyllum bromelioides*, este que, foi datado de forma equivocada no passado como pertencente ao Eoceno, sendo recentemente posicionado no Pleistoceno. Desta forma, até o momento não temos fósseis capazes de interferir em datações biogeográficas, sendo estas análises realizadas por datação secundária. A origem de Bromeliaceae é estimada no Cretáceo superior e sua diversificação apenas no Mioceno, trazendo uma ausência de informação de 100 Ma. Tendo em vista que a origem de Bromeliaceae ocorreu no Planalto da Guianas e os primeiros grupos divergentes das bromélias atuais surgiram no mesmo lugar, o que ocorreu neste ambiente? Havia outros grupos que foram extintos nesta região? Ou, de fato não ocorreram cladogêneses nestes 100 Ma?

No segundo capítulo fornecemos o primeiro ensaio biogeográfico específico da subfamília Tillandsioideae, focado na subtribo Vrieseinae. Nossas análises sugeriram que Vrieseinae e Cypuropsidinae+Tillandsieae compõem linhagens distintas com locais de origem e diversificação diferentes. Sugerimos que a divisão destas duas linhagens ocorreu no Mioceno Mediano-Superior, principalmente pela influência do Mar do Paraná, o qual consideramos o principal evento vicariante destas duas linhagens. Por outro lado, ao final do Mioceno e início do Plioceno, o escoamento do Mar do Paraná, o abrupto soerguimento dos Andes, a formação da diagonal seca e a erosão das montanhas do leste brasileiro pareceram favorecer o início da diversificação destas linhagens. Além disso, verificamos que os grupos de espécies possuem diversificação recente, tendo os eventos do Pleistoceno, aparentemente, influenciado profundamente nesta cladogênese. No entanto ainda permanecem algumas dúvidas quanto à biogeografia de Tillandsioideae, que não demonstrou boa resolução neste nível em nosso estudo. Onde e quando surgiu a subfamília Tillandsioideae? Qual foi o fator que levou esta subfamília a ter a maior distribuição entre as bromélias? Quais são as áreas

de endemismo da subfamília? Estas áreas são relacionadas à sua origem e diversificação?

No terceiro capítulo, revisamos as espécies posicionadas duvidosamente no gênero *Vriesea*, principalmente as de ocorrência extra-brasileira. Verificamos que dentre as 22 espécies revistas, 14 foram morfologicamente atribuídas a outros gêneros. Desta forma, propusemos novas combinações no intuito de se fomentar a recircunscrição de *Vriesea*. Algumas espécies continuaram atribuídas a este gênero devido principalmente à falta de informações moleculares. De fato estas espécies são do gênero *Vriesea*? Novos estudos são necessários para elucidar estas questões.

No quarto capítulo, fornecemos uma sinopse nomenclatural de *Vriesea*, realizando mudanças taxonômicas e tipificações quando necessário. Observamos que o número de espécies é menor que o proposto até o momento (205 spp.), além disso, discutimos novas questões relacionadas à nomenclatura das espécies e dos grupos de categorias taxonômicas superior. Propusemos também uma nova circunscrição do gênero tendo em vista as mudanças taxonômicas ocorridas nos últimos anos.

Por fim, no quinto capítulo propusemos um guia de campo das espécies de *Vriesea* da Mata Atlântica, no intuito de facilitar trabalhos posteriores de inventários florísticos, floras e listas de espécies.

De forma geral, nossos objetivos propostos foram cumpridos, assim como as hipóteses foram confirmadas (ou em parte). Novas perguntas ainda necessitam ser respondidas para contribuir com o avanço da sistemática de *Vriesea* e de Bromeliaceae como um todo.



Anexo 1: Viagens de campo durante o curso de Doutorado (2016–2019).

Localidades	Data
Ubatuba (SP)	6 Mai 2016
Paraty (RJ), Ubatuba (SP)	22–23 Out 2016
Casemiro de Abreu (RJ)	8–10 Mar 2017
São Luís do Paraitinga (SP)	14–15 Mar 2017
Mangaratiba (RJ), Angra dos Reis (RJ), Bananal (SP)	6–9 Jun 2017
Salesópolis (SP)	12–15 Set 2017
Mata Atlântica (SP, PR, SC)	19 Abr – 1 Mai 2018
Porto Velho (RO), Presidente Figueiredo (AM)	9–17 Jun 2018
Mariana (MG), Itambé do Mato Dentro (MG)	7–10 Mar 2019
Itatiaia (RJ)	20 Mar 2019

Anexo 2: Produção durante o curso de doutorado. Artigos não incluídos nesta tese (2016–2020):

Couto, D.R.; **Kessous, I.M.**; Costa, A.F. 2019. A new species of *Vriesea* (Bromeliaceae) from Pedra dos Pontões, Espírito Santo, Brazil: an area of endemism for Bromeliaceae at Atlantic Rainforest. **Phytotaxa**.

Neves, B.; Zanella, C.M.; **Kessous, I.M.**; Uribbe, F.P.; Salgueiro, F.; Bered, F.; Antonelli, A.; Bacon, C.; Costa, A.F. 2019. Drivers of bromeliad leaf and floral bract variation across a latitudinal gradient in the Atlantic Forest. **Journal of Biogeography** e, p. e.

Ramos, F., ..., **Kessous, I.M.**, ... 2019. ATLANTIC EPIPHYTES: a data set of vascular and non-vascular epiphyte plants and lichens from the Atlantic Forest. **Ecology** 100: e02541

Kessous, I.M.; Couto, D.R.; Paixao-Souza, B.; Moura, R.; Costa, A.F. 2019. *Edmundoa* Leme, *Neoregelia* L.B.Sm. e *Wittrockia* Lindm. (Bromeliaceae: Bromelioideae) no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia** 70: e01302017.

Kessous, I.M.; Couto, D.R.; Uribbe, F.P.; Costa, A.F. 2018. New Records of *Vriesea agostiniana* E.Pereira, and *Vriesea saltensis* Leme & L. Kollmann (Bromeliaceae, Tillandsioideae) from Southeastern Brazil. **Check List, Journal of Species List and Distribution** 14: 37-41.

Kessous, I.M.; Neves, B.; Costa, A.F. 2018. *Vriesea mourae* (Bromeliaceae), A new

critically endangered species from Serra da Bocaina, Southeastern Brazil. **Phytotaxa** 360(1): 45-53.

Kessous, I.M.; Salgueiro, F.; Costa, A.F. 2018. Nomenclature and epitypification of *Vriesea* (Bromeliaceae) species described in Vellozo's Flora Fluminensis. **Phytotaxa** 350(1): 24-32.

BFG (The Brazil Flora Group) 2018. Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). **Rodriguésia** 69(4): 1513-1527.

Kessous, I.M.; Costa, A.F. 2017. A New Name and New Status in *Vriesea* (Bromeliaceae) From Brazil. **Novon** 25(4): 434-435.

Kessous, I.M.; Costa, A.F. 2017. *Canistropsis* e *Nidularium* (Bromeliaceae: Bromelioideae) no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia** 68(1): 233-244.