

Université de Montréal

**Phylogénie moléculaire du genre *Philodendron* (Araceae) :
clarification de sa position taxonomique et de sa classification
infragénérique**

Par
Marie-Pierre Gauthier

Institut de Recherche en Biologie Végétale
Département de Sciences Biologiques
Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté à la faculté des études supérieures en vue de
l'obtention du grade de Maîtrise en sciences biologiques

Déposé en octobre 2005

© Marie-Pierre Gauthier, 2005



QK

3

U54

2006

v.001



AVIS

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal
Faculté des Arts et des Sciences

Ce mémoire intitulé :
**Phylogénie moléculaire du genre *Philodendron* (Araceae) :
clarification de sa position taxonomique et de sa classification
infragénérique**

Présenté par
Marie-Pierre Gauthier

À été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Luc Brouillet
Président-rapporteur

Denis Barabé
Directeur

Anne Bruneau
codirecteure

Christian Lacroix
Membre du jury

Résumé

La famille des Araceae se situe à la base des monocotylodones, groupe-frère des Lemnaceae. Le genre le plus riche de cette famille, après *Anthurium*, est le genre *Philodendron*. Le genre *Philodendron* (Araceae) est un groupe néotropical très riche et sa classification, tout comme sa délimitation taxonomique restent nébuleuses. Les classifications déjà établies ont été élaborées à l'aide de caractères morphologiques, principalement ceux de l'inflorescence et des fleurs. Encore aujourd'hui les taxonomistes utilisent la classification de Engler et Krause (1913), légèrement modifiée par les taxonomistes des années 1990. *Philodendron* est actuellement divisé en trois sous-genre : *Philodendron* (600 espèces), *Pteromischum* (75 espèces) et *Meconostigma* (15 espèces). Nous proposons donc de comparer la classification traditionnelle avec une phylogénie moléculaire. Deux marqueurs nucléaires, ITS et ETS, ainsi que l'intron de *rpl16* (ADN chloroplastique), ont été séquencés et analysés pour plus de 80 espèces de *Philodendron* et de son proche parent *Homalomena*. Nos analyses explorent les relations taxonomiques à trois niveau : relation entre les genres *Philodendron* et *Homalomena*, entre les trois sous-genre de *Philodendron* et entre les sections du sous-genre *Philodendron*. Selon nos résultats, *Philodendron* n'est pas clairement monophylétique. *Homalomena* semble paraphylétique à *Philodendron*. Les trois sous-genres de *Philodendron* sont monophylétiques selon nos analyses. A l'intérieur du sous-genre *Philodendron*, les groupes obtenus dans nos phylogénies correspondent de façon générale à ceux décrit dans les classifications. Certains caractères morphologiques, utilisés par les taxonomistes dans leurs classifications, ont été observés et cartographiés sur l'un des arbres les plus parcimonieux obtenus dans nos analyses.

Mots clés : Araceae, *Philodendron*, *Homalomena*, Phylogénie moléculaire, Classification, Morphologie

Abstract

The family Araceae is at the base of the monocots, sister to the Lemnaceae. Scientists have been studying the group for more than 200 years. The larger genus in the family, after *Anthurium*, is the genus *Philodendron*. *Philodendron* is a large neotropical group whose classification remains unclear. Previous classifications have been based on morphological characters, mainly from the inflorescences and flowers. Yet, the original classification by Engler and Krause, (1913), with few modifications, is still the one used today. Here we present a molecular approach to verify the traditional classification of the genus. Two nuclear markers, ITS and ETS, and the chloroplast DNA intron *rpl16*, were sequenced and analysed for more than 80 species of *Philodendron* and its close relative *Homalomena*. Our study explore three taxonomic relationship level: between genus *Philodendron* and *Homalomena*, between the three subgenera of *Philodendron* and between sections of subgenus *Philodendron*. According to the data, the genus *Philodendron* is not clearly monophyletic. The inclusion of American *Homalomena* in the genus *Philodendron* might resolve this taxonomic problem. All three subgenera of *Philodendron* were recovered as monophyletic. Below the subgenus level, the groups obtained in our phylogeny globally correspond to those of previous classifications. Several morphological characters used in previous classifications were surveyed and optimized on one of the most parsimonious tree found in our analyses.

Key words: Araceae, *Philodendron*, *Homalomena*, molecular phylogeny, classification, morphology,

Table des matières

Résumé	iii
Abstract	iv
Table des matières	v
Liste des illustrations	vi
Liste des tableaux	viii
Liste des signes et abréviations	ix
Remerciements	x
<i>De l'histoire naturelle à la systématique moléculaire; quand plus de 2000 ans de questionnement ne suffisent pas</i>	1
Introduction à la famille des Araceae	1
Classification et Phylogénie de la Famille	3
Le genre <i>Philodendron</i>	5
Description :	5
Sous-genre <i>Philodendron</i>	7
Sous-genre <i>Pteromischum</i>	9
Sous-genre <i>Meconostigma</i>	9
Hypothèses phylogénétiques	10
«Génomique» du genre <i>Philodendron</i>	12
Objectifs :	13
<i>Molecular phylogeny of the genus <i>Philodendron</i> (Araceae) : Delimitation and infrageneric classification</i>	15
Abstract	15
Résumé	16
Introduction:	17
Material and methods	20
Taxon sampling	21
Morphological methods	23
Molecular methods	26
Phylogenetic analyses	28
Results	29
Molecular analysis:	29
Nuclear markers	29
Chloroplast marker	36
Morphology	39
Discussion:	44
Relationship between <i>Philodendron</i> and <i>Homalomena</i>	44
Relationship among subgenera	45
Subgenus <i>Philodendron</i>	47
Conclusion:	49
<i>Retour sur l'étude</i>	51
Annexe 1	ix
Annexe 2	x
Annexe 3	xi

Liste des illustrations

- Figure 1.** Principales sections de l'inflorescence du genre *Philodendron* (modifié de Mayo 1997).
p.6
- Figure 2.** a. Inflorescence de *Philodendron sp.* b. Inflorescence de *Homalomena philippinensis* c. Inflorescence de *P. microstictum*. Zone de fleurs femelles en bas, zone de fleurs stériles au centre et zone de fleurs mâles en haut. d. Inflorescence de *H. rubescens*. Zone de fleurs femelles avec staminodes en bas, zone de fleurs mâles en haut.
p.10
- Figure 3.** Hypothèse phylogénétique de Mayo (1986).
p.11
- Figure 4.** Phylogenetic relationship of the three *Philodendron* subgenera (Mayo,1986).
p.19
- Figure 5.** Representation of the three petiolar shapes : a. round to elliptic in section, b. flat adaxially with marginal and medial ribs c. shallowly sulcate, crescent shape in section.
p.26
- Figure 6.** Strict consensus of 16 most parsimonious trees with 67 species for the ETS data. Strict consensus tree of nine most parsimonious trees with 46 species for the ITS data. Bootstrap values are given on the topology. Lines in bold indicate bootstrap values higher (or equal to) than 95%. 1. *Homalomena* from Asia; 2. *Homalomena* from America; 3. *Philodendron* subgenus *Pteromischum*; 4. *Philodendron* subgenus *Meconostigma*; 5, 6, 7, 8, 9, *Philodendron* subgenus *Philodendron*. Species found only in one of the two data sets are not shaded.
p.32
- Figure 7.** Strict consensus tree of 1397 most parsimonious trees with 76 species resulting from the analysis of the combined ITS + ETS matrices. Bootstrap values are given on the topology. Lines in bold indicate bootstrap values higher (or equal to) than 95%. Wavy lines show the two group with conflicting position between the Bayesian (figure 9) and strict consensus from maximum parsimony analyses.
p.33
- Figure 8.** Phylogram of one of the most parsimonious trees obtained from the combined ITS and ETS matrices.
p.34

- Figure 9.** Bayesian analysis of the combined ITS and ETS matrices with 76 species. The posterior probabilities are given above the branches. Lines in bold indicate posterior probability values equal to 100. Wavy lines show the two groups with conflicting positions between the Bayesian and the strict consensus of the maximum parsimony analyses. p.35
- Figure 10.** Strict consensus tree of 10 000 most parsimonious trees with 58 species resulting from the analysis of the chloroplast *rpl16* intron. The bootstrap values are given on the topology. Lines in bold indicate bootstrap values higher or equal to 95%. p.37
- Figure 11.** Phylogram, one of the 10 000 most parsimonious trees with 58 species resulting from the analysis of the chloroplast *rpl16* intron. p.38
- Figure 12.** Optimization using parsimony criterion ACCTRAN of morphological characters on one of the most parsimonious trees obtained from the combination of ITS and ETS nuclear markers. Character numbers are the same as in Table 5 and juxtaposed to the phylogeny as square boxes. Homologous characters are in black on the phylogeny.. p.41
- Figure 13.** Mapping of the sections of subgenus *Philodendron* on one of the most parsimonious trees most similar to the Bayesian phylogeny, obtained from the combination of ITS and ETS sequences. Two sectional pictograms for one species indicate sectional ambiguity. p.43
- Figure 14.** Two evolutionary hypotheses of *Philodendron* subgenus *Pteromischum* and *Homalomena* from America as suggested by the nuclear markers. p.45
- Figure 15. a.** Mayo's (1986) hypothesis of relationship; **b.** hypothesis of relationship according to our results. p.46
- Annexe 1.** Diversité de la forme des feuilles. p. xii
- Annexe 2.** Diversité de la taille des inflorescences. p. xiii
- Annexe 3.** Diversité de forme et de couleur des inflorescences. p.xiv

Liste des tableaux

Tableau 1. Division du sous-genre <i>Philodendron</i> selon la classification de Croat (1997).	p.8
Table 2. Division of subgenus <i>Philodendron</i> according to Croat's (1997) classification.	p.20
Table 3. Collection and voucher information for the species studied.	p.22
Table 4. Alignment information for the three regions sequenced in the present study.	p.30
Table 5. Morphological characters surveyed in species of subgenus <i>Philodendron</i> present at the Montreal Botanical Garden and Montreal Biodôme collections.	p.40

Liste des sigles et abréviations

ADN/DNA : Acide désoxiribonucléique

APG : Angiosperme Phylogeny Group

BM : Biodôme de Montréal

cpDNA : ADN chloroplastique

ETS : External Transcribed Spacer

FG : French Guiana

GTR+G : General time reversible + gamma distribution

ITS : Internal Transcribed Spacer

JBM : Jardin Botanique de Montréal

MBG : Missouri Botanical Garden

MCMC : Monte Carlo Markov Chain

min : Minute

NaOH : Acétate d'Amonium

nb : Number

pb : Paire de base

PCR : Polymerase Chain Reaction

PEG : Poly Ethylène Glycol

rpL16 : Ribosomal proteine L16

sec. : Seconde

NaCl : Chlorure de Sodium

trnL-F : transfer ribonucleic acid Leucine (UAA)- Glutamine (GAA)

Remerciements

J'aimerais premièrement remercier mes deux directeurs de recherche Anne et Denis, pour la confiance qu'ils m'ont témoignée tout au long de mon projet; de même que pour l'octroi du financement nécessaire à la réalisation de ces travaux. Vous avez toujours été là pour moi et toujours su m'éclairer dans mes moments de doute.

Merci aux gens du laboratoire et tout particulièrement à Simon qui m'a fait partager son expérience et qui semblait toujours content de répondre à mes nombreuses questions. J'espère un jour être aussi patiente que toi. Merci à Mathieu pour m'avoir aidé avec le repérage des *Philo* dans les serres tant à Montréal qu'au Missouri et pour ne pas m'avoir laissée seule à St-Louis et à Edmonton. Merci à Vincent pour avoir été mon esclave volontaire dans mon dernier droit de manipulations, ta bonne humeur sous la hotte était toujours appréciée. Finalement les trois filles empreintes d'une belle folie qui peuplent le « labo-labo » et qui sont toujours prêtes à donner un coup de main que ce soit pour récupérer des bactéries dans l'incubateur un samedi matin (Élyse), aller dans les serres, peu importe la raison (Marjorie), ou simplement remplacer le soleil les journées plus difficiles (Sugir).

Merci de tout cœur à tous ceux qui ont cru en moi depuis le début et fait semblant (ou non) d'être impressionné par mes résultats (Viviane, Amélie et Andréane), qui ont fait tout ce qu'ils ont pu pour comprendre ce que je leur racontais (Nicole et Pierre, mes parents), et qui ont supporté avec le sourire mes innombrables raisonnements et questionnements à voix haute (Gabriel).

Merci aussi au Dr Thomas B. Croat, du Jardin Botanique du Missouri, pour m'avoir donné la permission d'échantillonner dans ses serres de collection d'Araceae et à Emily pour son aide dans la récolte des échantillons. Finalement, je remercie le Jardin Botanique de Montréal et le Biodôme de Montréal en particulier Hélène Giguère pour m'avoir permis d'amputer de quelques feuilles les spécimens de collections.

De l'histoire naturelle à la systématique moléculaire; quand plus de 2000 ans de questionnement ne suffisent pas

Introduction à la famille des Araceae

La famille des Araceae se situe à la base des monocotylédones, groupe frère des Lemnaceae dans l'ordre des Alismatales (APG, 2001). L'architecture florale particulière et caractéristique des inflorescences d'Araceae a, depuis longtemps, attiré l'attention des taxonomistes. Les premières descriptions ponctuelles d'espèces d'Araceae remontent à la Grèce antique (Prime, 1960). En 1700, J.-P. de Tournefort crée une classe sans nom de plantes caractérisées par une fleur « unipétalée ». Il fallut attendre 1789 pour que ce groupe particulier reçoive le nom Araceae par A.L. de Jussieu; et quelque 220 ans plus tard les scientifiques ne s'accordent toujours pas sur le nombre de genres et d'espèces composant cette famille. Depuis les quinze dernières années, les scientifiques ont dénombré entre 105 (Mayo et al., 1997) et 107 (Grayum, 1990) genres d'Araceae et le nombre d'espèces a, quant à lui, varié entre 2500 (Grayum, 1990) et 3300 (Mayo et al., 1997).

L'organisation florale des Araceae est le seul caractère morphologique partagé par tous les taxons de la famille. L'inflorescence est composée d'une spathe protégeant, à au moins un moment du développement, le spadice composé de fleurs individuelles uni- ou bi-sexuées. Le nombre de fleurs par inflorescence varie grandement au sein de la famille, allant d'une seule fleur mâle et d'une seule fleur femelle, dans le genre *Pistia* par exemple, à plusieurs centaines de fleurs bisexuées dans le genre *Anthurium*. Aucun autre caractère n'est commun à la famille entière.

La répartition géographique des Araceae est vaste. On trouve des espèces sur tous les continents, à l'exception de l'Antarctique. La famille connaît cependant un maximum de diversité dans les forêts tropicales (Mayo et al., 1997). Les membres de la famille ont colonisé plusieurs niches écologiques, d'où la présence de plantes épiphytes, terrestres, lithophytes et aquatiques (Mayo, 1986; Grayum, 1990, Croat, 1997; Mayo et al., 1997). Cette vaste répartition géographique ainsi que la multitude de milieux colonisés expliquent la grande diversité morphologique au sein de la famille. On compte des plantes flottantes, d'autres arborescentes ou encore des lianes. La taille des feuilles matures et des inflorescences peut varier de quelques centimètres à plus d'un mètre.

Classification et Phylogénie de la Famille

La première classification de la famille est celle de Heinrich Wilhelm Schott en 1860 (Mayo et al., 1997). Il a décrit plus de 40 genres dont 6 sont encore présents dans les classifications modernes (Croat, 1998). Peu après Schott, un autre botaniste s'est attaqué à la classification des Araceae : Adolf Engler. Sa classification, basée sur l'étude des caractères floraux (nombre de loges et d'ovules, type de placentation, nombre d'étamines etc.), publiée avec Kurt Krause et terminée en 1920, a longtemps été une référence pour les taxonomistes (Mayo 1986; Mayo et al., 1997; Croat, 1998). Par la suite, les taxonomistes des Araceae se sont d'avantage penchés sur la description de nouvelles espèces et parfois de nouveaux genres. Nicholas Edward Brown (1849-1934), par exemple, a décrit 6 genres et 135 nouveaux taxons entre

1880 et 1913 (Mayo et al., 1997; Croat, 1998), alors que Krause (1883-1963), qui a travaillé avec Engler à leur grande classification de 1920, est responsable de la description de 124 nouveaux taxons (Mayo et al., 1997; Croat, 1998). Dans les années 1960 et 1970, un nouveau groupe de botanistes s'attaque à la classification de la famille des Araceae : Georges Bunting (Bunting, 1964, 1989b), Dan Nicolson (Nicolson, 1960, 1983, 1988b) et Joseph Bogner (Bogner, 1987; Bogner et Nicolson, 1991) qui sont toujours actifs dans le domaine. Finalement, les années 80 et 90 ont certainement été les années les plus productives de la recherche sur les Araceae (Croat, 1998). Un grand nombre de nouveaux chercheurs est venu grossir les rangs des spécialistes et se s'est attaqué non seulement à la classification de la famille mais aussi à sa connaissance fondamentale au niveau de l'anatomie et du développement des inflorescences (Barabé, 1982, 1994; Keating, 2003), de la chimie (Hegnauer, 1963, 1986, 1987; Rajyalaxmi, 1992) et de la phylogénétique avec les premières phylogénies de la famille basées sur l'ADN chloroplastique (French et al., 1995; Barabé et al.; 2002, Tam et al. 2004). Parmi ces auteurs, trois noms retiennent l'attention au niveau de la classification : Thomas B. Croat pour ses nombreuses révisions complètes et partielles de genres, dont *Anthurium* et *Philodendron* (Croat, 1981b, 1986, 1991a, 1997b, 2004); Simon J. Mayo pour la description de plusieurs nouvelles espèces d'*Anthurium*, d'*Arisaema* et de *Philodendron*, ainsi que pour l'étude de la systématique du genre *Philodendron* (Mayo 1986, 1988, 1990a, 1991a); et Michael H. Grayum pour sa nouvelle classification supra-générique de la famille basée sur la morphologie du pollen et plusieurs caractères utiles à la phylogénie (ex : embryologie, longueur du style, nombre d'ovule par loge) (Grayum, 1984, 1990,

1991a). Le principal problème pour la classification de la famille des Araceae réside dans le manque de connaissances fondamentales au niveau des genres qui la composent. Depuis la classification de Engler et Krause en 1920, aucune révision complète de genres comprenant plus de 41 espèces n'a été faite. Cette lacune est due en grande partie à la difficulté d'identification des espèces puisqu'aucune clé d'identification complète n'est disponible pour ces genres, et ce, parce que les caractères morphologiques appropriés pour une telle classification sont difficiles à déterminer. La répartition des genres, principalement dans les forêts pluvieuses néotropicales, ainsi que leur mode de vie souvent épiphyte, rendent la collecte de spécimens ardue.

Le genre *Philodendron*

Description

Le genre *Philodendron* est particulièrement intéressant puisqu'il contient un très grand nombre d'espèces. Ces espèces ont été décrites et classées dans les différents sous-genres et sections par plus d'une dizaine de botanistes et naturalistes pendant plusieurs siècles. Jamais ces espèces n'ont été revues en totalité par un seul ou un groupe de taxonomistes.

Le genre est défini par un ensemble de caractères dont : la répartition des fleurs unisexuées en trois zones (femelle, stérile et mâle) (Figure 1), la production de résine par la spathe ou le spadice et la spathe protégeant le spadice tout au long du développement floral jusqu'à la maturation des fruits. Toutefois, le genre *Philodendron* exprime une très grande variabilité morphologique, tant au niveau de

l'appareil végétatif que reproducteur. Les caractères mentionnés plus haut ne sont donc pas diagnostiques du genre. Au niveau des feuilles (Annexe 1), par exemple, on peut difficilement confondre la petite feuille légèrement cordée de *P. microstictum* avec l'immense feuille bipinnatiséquée de *P. bipinnatifidum*. De plus, la forme des feuilles des *Philodendron*, comme celle de plusieurs autres Araceae, peut se modifier au cours de la croissance de la plante (Ray, 1990), ce qui complique l'identification puisqu'il faut avoir le stade de croissance approprié pour identifier correctement le spécimen. La morphologie de l'inflorescence est, elle aussi, très diverse au sein du genre. Ces inflorescences, combinaison de la spathe et du spadice, varient en taille (Annexe 2), en forme, en couleur (Annexe 3), ainsi qu'au niveau anatomique avec la présence ou l'absence de glandes extraflorales sécrétrices de nectar, de canaux résinifères fonctionnels ou non, sur la spathe ou le spadice. L'association de ces caractères a servi à identifier les différentes espèces et à établir une classification infragénérique

La répartition géographique du genre *Philodendron* est restreinte à l'Amérique du sud et s'étend du Sud du Mexique au tropique du Capricorne, tant à l'est qu'à l'ouest de la Cordillère des Andes. On trouve des espèces de *Philodendron* dans la plupart des niches écologiques présentes. La majorité des espèces sont épiphytes ou semi-épiphytes dans les forêts tropicales pluvieuses d'Amérique du sud.

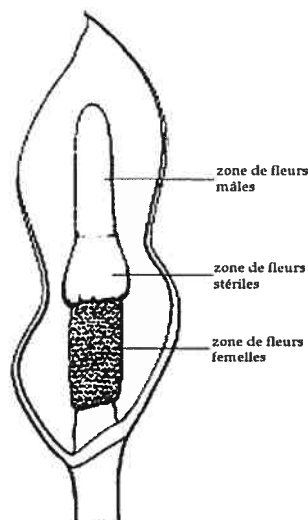


Figure 1 : Principales sections de l'inflorescence du genre *Philodendron* (modifié de Mayo et al. 1997).

Le premier botaniste à décrire le genre *Philodendron* est Schott en 1860. Il divise alors le genre en quatre groupes en se basant sur des caractères floraux tels que les anthères, les ovules, la forme des stigmates et la couleur de la spathe (Mayo, 1990). Ces quatre groupes sont les *Euphilodendron*, *Calostigma*, *Meconostigma* et *Sphinctrostigma* dont les deux derniers sont monospécifiques. Les travaux de Engler et Krause (1913) qui ont suivi ceux de Schott ont apporté plusieurs changements dans l'organisation taxonomique du genre *Philodendron*. Dans la dernière classification du genre *Philodendron* de Engler et Krause publiée en 1913, on trouve deux sous genres : *Euphilodendron*, divisé en neuf sections, et *Meconostigma* (fusion de *Sphinctrostigma* et de *Meconostigma* de Schott). Depuis 1986, suite aux travaux de Mayo, le genre *Philodendron* est divisé en trois sous-genre : *Philodendron*, *Pteromischum* et *Meconostigma* (Mayo, 1986, 1988, 1989, 1997 ; Croat, 1997, Gonçalves, 2002), qui sont, pour les deux derniers, bien définis au plan morphologique. Les scientifiques ne s'entendent pas sur le nombre exact d'espèces

comprises dans le genre ; ce nombre se situerait entre 500 (Mayo et al., 1997) et 700 (Croat, 1997).

Sous-genre *Philodendron*

Le sous-genre *Philodendron* est le plus riche des trois avec approximativement 600 espèces (Croat, 1997). On compte neuf sections dont les deux plus imposantes sont divisées en sous-sections et en séries (Tableau 1). Une révision partielle du sous-genre pour les espèces du sud du Mexique et d'Amérique centrale a été publiée en 1997 par Thomas B. Croat. Suite à cette révision, plusieurs espèces ont changé de position taxonomique et certaines restent difficiles à classer. Finalement, le nombre d'espèces synonymes répertoriées dans cette étude souligne la nécessité d'une révision globale du genre *Philodendron* afin de comparer les descriptions faites par différents taxonomistes. À cause de la grande diversité des espèces, il n'y a pas de caractères unique et constant dans tout le sous-genre *Philodendron* (Croat, 1997). En fait, les espèces du sous-genre *Philodendron* sont principalement caractérisées par l'absence des caractéristiques diagnostiques des deux autres sous-genres (Grayum, 1996; Croat, 1997).

Tableau 1 : Divisions du sous-genre *Philodendron* selon la classification de Croat (1997).

Sections	Sous-sections	Séries
<i>Boursia</i>		
<i>Camptogynum</i>		
<i>Tritomophyllum</i>		
<i>Polytomium</i>		
<i>Schizophyllum</i>		
<i>Macrogynium</i>		
<i>Philopsammos</i>		
<i>Philodendron</i>	<i>Achyropodium</i>	
	<i>Canniphyllum</i>	
	<i>Macrolonchium</i>	
	<i>Platypodium</i>	
	<i>Psoropodium</i>	
	<i>Solenosterigma</i>	
	<i>Philodendron</i>	<i>Albisuccosa</i>
		<i>Fibrosa</i>
		<i>Impolita</i>
		<i>Philodendron</i>
		<i>Velutina</i>
<i>Calostigma</i>	<i>Eucardium</i>	
	<i>Bualaoana</i>	
	<i>Oligocarpidium</i>	
	<i>Macrobelium</i>	<i>Ecordata</i>
		<i>Macrobelium</i>
		<i>Pachycaulia</i>
		<i>Reticulata</i>
	<i>Glossophyllum</i>	<i>Glossophyllum</i>
		<i>Ovata</i>

Sous-genre *Pteromischum*

Le sous-genre *Pteromischum* comprend environ 76 espèces distribuées sur l'ensemble de l'aire de dispersion des *Philodendron*. Ce groupe est divisé en deux sections : *Pteromischum* et *Fruticosa* (Grayum, 1990). Une révision partielle de ce sous-genre, cette fois pour la région du Pacifique et des Caraïbes, a été effectuée par Michael H. Grayum en 1996. Les représentants de ce sous-genre sont habituellement grimpants, avec des feuilles flagellées (le pétiole porte les vestiges d'une très longue gaine (Croat, 1997)), des cellules tannifères dans les étamines et plus de 20 ovules par

loge (Grayum, 1996). La zone de staminodes est plus courte que la zone de fleurs pistillées.

Sous-genre *Meconostigma*

Il s'agit du plus petit des sous-genres de *Philodendron* avec 15 espèces. Mayo a publié une révision du sous-genre en 1991, issus principalement des résultats de sa thèse doctorale. Il pose l'hypothèse d'une division du sous-genre *Meconostigma* en deux sections, sans les nommer. Gonçalves (2004) s'est lui aussi attaqué à l'étude du sous-genre *Meconostigma*. Son travail a eu comme effet de nuancer les conclusions de Mayo en retirant plusieurs espèces de la liste des espèces synonymes de Mayo plusieurs taxons. On reconnaît les espèces du sous-genre *Meconostigma* puisqu'elles sont habituellement arborescentes, ont des étamines nettement plus longues que chez les espèces des autres sous-genres (6 à 8 fois plus longues que larges) et ont des styles lobés avec un dôme (Grayum, 1996). Le sous-genre *Meconostigma* diffère aussi par sa zone de fleurs stériles de la même longueur (ou plus longue) que sa zone de fleurs femelles sur le spadice (Croat, 1997).

Hypothèses phylogénétiques

La récente phylogénie moléculaire de la famille des Araceae de Barabé et al. (2002) a suggéré la possibilité que le genre *Homalomena* soit imbriqué dans le genre *Philodendron*. Les espèces du genre *Homalomena* expriment une morphologie similaire à celle de certaines espèces de *Philodendron* (Figure 2 a et b). La différence morphologique entre les deux genres se situe principalement dans la délimitation des

trois zones florales présentes sur le spadice des *Philodendron*. Chez *Homalomena*, les staminodes ne sont pas groupés en une zone définie mais plutôt répartie dans la zone de fleurs femelles, qui est nettement séparée de la zone de fleurs mâles (Figure 2 c et d). Le genre *Homalomena* se trouve en Amérique du sud et dans l'archipel malais.

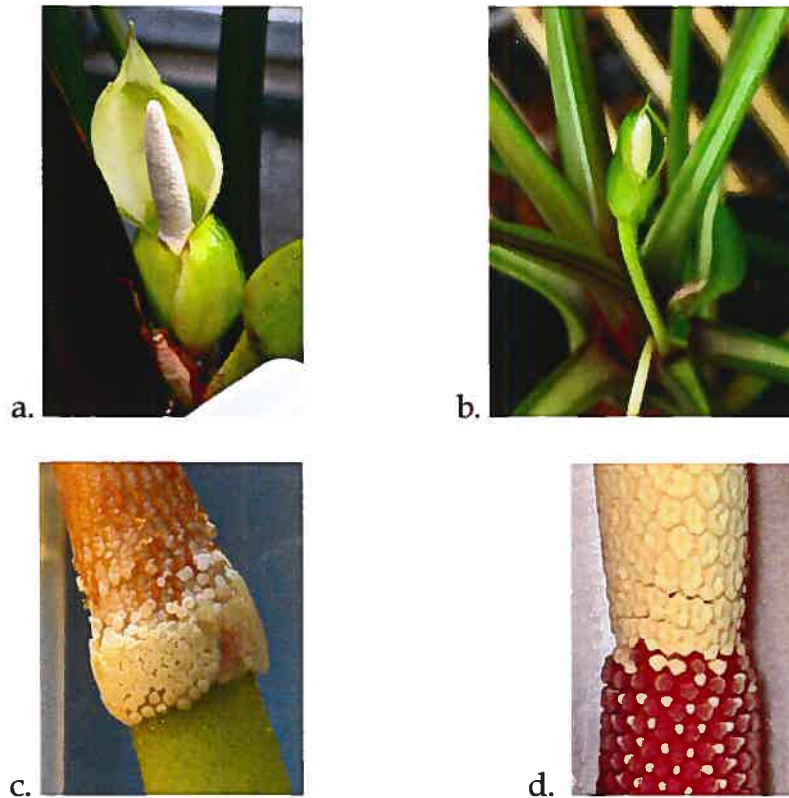


Figure 2: a. Inflorescence de *Philodendron* sp. b. inflorescence de *Homalomena philippinensis* c. Inflorescence de *P. microstictum*. Zone de fleurs femelles en bas, zone de fleurs stériles au centre et zone de fleurs mâles en haut. d. Inflorescence de *H. rubescens*. Zone de fleurs femelles avec staminodes en bas, zone de fleurs mâles en haut.

Les classifications du genre *Philodendron* sont nombreuses (Schott, 1832 ; Engler et Krause, 1913 ; Mayo, 1986 ; Grayum, 1996 ; Croat, 1997). Les phylogénies du genre sont beaucoup plus rares. Cependant, des hypothèses phylogénétiques ont été formulées et n'attendent que d'être vérifiées. Mayo (1986) a proposé une

hypothèse de relation phylogénétique entre les trois sous-genre de *Philodendron* : *Philodendron* sous-genre *Philodendron* groupe frère de *Philodendron* sous-genre *Pteromischum* et cette paire, groupe frère de *Philodendron* sous-genre *Meconostigma* (Figure 3). Aucune étude phylogénétique du genre utilisant des caractères morphologiques ou moléculaires n'a été publiée jusqu'à maintenant.

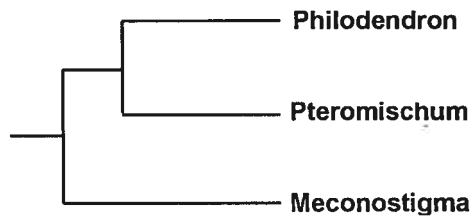


Figure 3: Hypothèse phylogénétique de Mayo (1986).

«Génomique » du genre *Philodendron*

La polyplœdie de même que la facilité d'hybridation interspécifique des *Philodendron* suggèrent l'existence d'une complexité génomique importante. Des comptages chromosomique ont été fait pour quelques espèces de *Philodendron* et d'*Homalomena*. Le nombre chromosomique de base pour les *Philodendron* à été établi à $x = 16, 17$ (Grayum, 1984) ou 18 (Peterson, 1989). Le $2n = 36$ serait propre aux espèces du sous-genre *Meconostigma* qui est considéré « primitif » par Mayo (1986). Pour la majorité des espèces de *Philodendron* dont nous connaissons le nombre chromosomique, ce nombre se situe entre $2n = 30$ et $2n = 42$ avec une majorité à $2n = 32$ chromosomes (Cotias-de-Oliveira et al., 1999; Gosh et al. 2001). Des comptage de $2n = 48$ ont également été faits (Petersen, 1989). Des comptages différents, réalisés dans le même laboratoire, ont aussi été obtenus à l'intérieur de la

même espèce (Cotias-de-Oliveira et al., 1999). Bien que les nombres soient très variables au sein du genre, aucune relation n'a pu être établie entre le nombre chromosomique et les différents sous-genres (Cotias-de-Oliveira et al., 1999). Plusieurs mécanismes ont été proposés pour expliquer cette variation : aneuploïdie (Grayum, 1990; Cotias-de-Oliveira et al., 1999), duplication chromosomique formant des paléodiploïdes, ainsi que des événements d'auto et d'amphipolyploïdisation (Cotias-de-Oliveira et al., 1999). Pour les *Homalomena*, le nombre chromosomique de base serait de $x = 20$ (Grayum, 1984). Ce nombre semble toutefois aussi variable que pour le genre *Philodendron* allant de $2n = 38$ à $2n = 80$ (Petersen, 1989, 1993; Gosh et al., 2001).

Objectifs

Avec l'avancement des méthodes d'analyse moléculaire, l'établissement d'une phylogénie du genre *Philodendron* basée sur des caractères moléculaires est la prochaine étape à franchir afin d'éclaircir les liens entre les différentes espèces. La phylogénie de Barabé et al. (2002) laisse entrevoir une possibilité de nouvelles relations au sein du genre *Philodendron* avec l'inclusion du genre *Homalomena*. Les caractères morphologiques liés à l'inflorescence, donc au système de pollinisation, sont abondamment utilisés dans la littérature pour fin de classification et on observe également cette tendance dans les classifications du genre *Philodendron* (Engler et Krause, 1913 ; Mayo 1986). En cartographiant ces caractères sur une phylogénie moléculaire, il sera possible de déterminer lesquels sont synapomorphiques et lesquels homoplasiques (Weller et Sakai, 1999), et ainsi mieux comprendre l'évolution du genre *Philodendron*.

L'étude réalisée par Barabé et al. (2002) ainsi que les résultats de la révision partielle du sous-genre *Philodendron* par Croat (1997) ont souligné plusieurs problèmes taxonomiques dans le genre *Philodendron*, tel que décrit actuellement. Nous proposons donc une étude du genre *Philodendron* plus holistique que les précédentes afin d'éclaircir les relations entre et à l'intérieur des différents niveaux taxonomiques. Pour ce faire, 80 espèces de *Philodendron*, provenant des trois sous-genres et incluant des représentants de sept des neuf sections du sous-genre *Philodendron*, ont été étudiées. Nous avons aussi inclus neuf espèces du genre *Homalomena* dont quatre proviennent de l'Asie et cinq de l'Amérique.

L'approche moléculaire, à l'aide du séquençage de deux marqueurs nucléaires et d'un marqueur chloroplastique, a été préférée à celle plus morphologique. L'étude moléculaire du genre nous permet d'obtenir, assez rapidement, un très grand nombre de caractères. De plus, en analysant l'ADN du noyau et du chloroplaste, nous avons accès à deux jeux de données indépendants, nous permettant de mieux tester nos hypothèses. Finalement, l'étude des caractères morphologiques même par des spécialistes des Araceae ne suffit pas à classer plusieurs des espèces de *Philodendron* sous-genre *Philodendron* dans l'une des neuf sections. Nous avons bon espoir que les données moléculaires nous permettront de repousser les limites atteintes avec la morphologie.

L'étude se divise en trois volets, correspondant à trois niveaux taxonomiques : genre, sous-genre et section. Premièrement, nous voulons étudier la relation entre les genres *Philodendron* et *Homalomena*. Dans l'étude de Barabé et al. (2002), *Philodendron* semble paraphylétique. Par contre, seulement six espèces de

Philodendron et deux d'*Homalomena* étaient incluses. L'analyse de résultats obtenus avec un plus grand échantillonnage pourrait différer des résultats précédents. Notre hypothèse est la suivante : les *Homalomena* d'Asie serait le groupe à partir duquel les *Homalomena* d'Amérique et les *Philodendron* aurait évolués. La possibilité que les espèces américaines d'*Homalomena* soient incluses dans le genre *Philodendron* n'est pas écartée.

Le deuxième volet a trait aux relations entre les trois sous-genres de *Philodendron*. L'hypothèse phylogénétique de Mayo (1986) qui veut que *Meconostigma* soit le sous-genre ancestral n'a pu être vérifiée dans l'étude de Barabé et al. (2002) ou dans celle de Tam et al. (2004) à cause du manque de résolution. Notre échantillonnage plus complet ainsi que l'emploi de marqueurs moléculaires plus variables devrait nous permettre de vérifier l'hypothèse de Mayo (1986).

Finalement, le troisième objectif de l'étude concerne la classification des espèces à l'intérieur du sous-genre *Philodendron*, l'analyse moléculaire nous permettra de comparer nos résultats à ceux obtenus à partir des données morphologiques. Pour mieux comprendre la répartition des caractères morphologiques, nous les avons étudiés sur les plantes vivantes des collections du Jardin Botanique de Montréal et du Biodôme de Montréal. Par la suite, ils ont été cartographiés sur une phylogénie moléculaire. Il nous sera ainsi possible de faire une sélection de caractères synapomorphiques pouvant servir de base à une éventuelle révision complète du genre *Philodendron*.

**Molecular phylogeny of the genus *Philodendron* (Araceae) :
delimitation and infrageneric classification**

Ce manuscrit contient les résultats de mes travaux de recherche effectuée lors de ma maîtrise. Il sera soumis sous peu et a été rédigé avec Anne Bruneau et Denis Barabé comme coauteurs. L'objectif de ce travail était de faire une première phylogénie du genre *Philodendron* à l'aide de plusieurs marqueurs moléculaires afin d'éclaircir les relations à trois niveaux taxonomiques : entre ce genre et *Homalomena*, un genre très proche; entre les trois sous-genres de *Philodendron* et entre les espèces du sous-genre *Philodendron*.

Abstract

The genus *Philodendron* (Araceae) is a large neotropical group whose classification remains unclear. Previous classifications were based on morphological characters, mainly from the inflorescence and flower. The original classification of Engler and Krause (1913), with few modifications, is still used. Here we utilize a molecular approach to verify the traditional classification of the genus. Two ribosomal nuclear markers, ITS and ETS, and the chloroplast DNA intron *rpl16*, were sequenced and analysed for more than 80 species of *Philodendron* and its close relative *Homalomena*. According to the resulting phylogeny, the *Homalomena*, as currently defined, may be paraphyletic to *Philodendron*. The inclusion of the American *Homalomena* within genus *Philodendron* might resolve this taxonomic problem. All three traditional subgenera of *Philodendron* were recovered as monophyletic. Below the subgenus level, the groups obtained in our phylogeny globally correspond to sections of previous classifications. Several morphological characters used by previous taxonomists to build their classifications were surveyed and optimized on one of the most parsimonious trees found in our analyses. No character was found diagnostic for a section.

Key words: Araceae, *Philodendron*, *Homalomena*, molecular phylogeny, classification, morphology,

Résumé

Le genre *Philodendron* (Araceae) est un groupe néotropical très riche et sa classification reste nébuleuse. Les classifications déjà établies ont été élaborées à l'aide de caractères morphologiques, principalement ceux de l'inflorescence et des fleurs. Encore aujourd'hui les taxonomistes utilisent la classification de Engler et Krause (1913), légèrement modifiée par les taxonomistes des années 1990. Nous proposons donc de comparer la classification traditionnelle avec une phylogénie moléculaire. Deux marqueurs ribosomiaux de l'ADN nucléaires, ITS et ETS, ainsi que l'intron de *rpl16* (ADN chloroplastique), ont été séquencés et analysés pour plus de 80 espèces de *Philodendron* et de son proche parent *Homalomena*. Nos analyses nous permettent de résoudre les relations phylogénétiques entre les espèces de *Philodendron*. Cependant, la relation entre *Philodendron* et *Homalomena* est plus problématique que prévue. Selon nos résultats, *Homalomena* pourrait être paraphylétique *Philodendron*. L'inclusion des espèces américaines de *Homalomena* dans le genre *Philodendron* pourrait résoudre ce problème taxonomique. Les trois sous-genres traditionnels de *Philodendron* sont monophylétiques selon nos analyses. A l'intérieur du sous-genre *Philodendron*, les groupes obtenus dans nos phylogénies correspondent de façon générale aux sections décrites dans les classifications. De nombreux caractères morphologiques utilisés par les taxonomistes pour bâtir leur classifications, ont été observés et cartographiés sur l'un des arbres les plus parcimonieux obtenus dans nos analyses. Aucun de ces caractères n'a été trouvé diagnostique pour une des sections.

Mots clés : Araceae, *Philodendron*, *Homalomena*, phylogénie moléculaire, classification, morphologie

Introduction

With more than 700 species, the genus *Philodendron* is, after *Anthurium*, the largest genus in the family Araceae (Croat, 1997). Its distribution is restricted to South America, from northern Mexico to southern Uruguay (Mayo et al., 1997). Its habitat diversity reflects its morphological diversity. The genus, first divided into four subgenera (Schott, 1832) and later into two (Engler and Krause, 1913), now comprises three subgenera, two of them morphologically well defined (Mayo, 1986). The three subgenera are *Pteromischum* with 75 species (Grayum, 1996), *Meconostigma* with 15 (Mayo, 1986, 1988; Croat, 1997), and *Philodendron* with more than 600 (Croat, 1997); they are accepted worldwide (Mayo, 1988; Mayo et al., 1997; Croat, 1997; Grayum, 1990, 1997; Sakuragui, 2002). No complete revision of the genus has been undertaken, however, since the Engler and Krause (1913) classification that included 167 species of *Philodendron*.

Recently, subgenus *Meconostigma* was revised (Mayo, 1988); partial revisions of the subgenera *Pteromischum* (Grayum, 1996) and *Philodendron* (Croat, 1997) have also been produced. Since the advent of molecular data, taxonomic changes have occurred in other Araceae genera (Grob et al. 2002; Jung et al. 2004), highlighting the morphological plasticity of the family by the impressive number of characters used in previous classifications that turned out to be homoplasious. Molecular phylogenies at the family level have also changed our concept of relationships among genera (French, 1995; Barabé et al., 2002; Tam et al. 2004). According to the results of Barabé et al. (2002) and Tam et al. (2004), the genus

Philodendron appear paraphyletic because genus *Homalomena* occurs nested within *Philodendron* in their chloroplast DNA phylogenies.

The genus *Homalomena* is morphologically very similar to *Philodendron*. The main difference between the two genera lies in the distribution of the staminodial flowers: in *Philodendron*, they are grouped into a clear sterile zone between the pistillate and staminate flower zones; in *Homalomena*, they occur throughout the female flower zone. Also, *Philodendron* have a placenta axil to basal and *Homalomena* a placenta parietal and axil (Mayo et al., 1997). The geographic distribution of genus *Homalomena* overlaps with that of *Philodendron* in the northern part of South America. *Homalomena* is also present in the Malay Archipelago (Mayo et al., 1997). Mayo (1986) suggested a phylogenetic hypothesis for the relationship within genus *Philodendron* (Figure 4). However, no genus-level study of *Philodendron* including species from all three subgenera as well as American and Asian *Homalomena* species has been done to test this hypothesis.

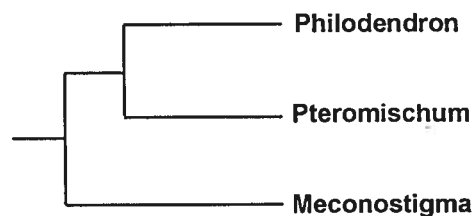


Figure 4: Phylogenetic relationship of the three *Philodendron* subgenera (Mayo, 1986)

In the Barabé et al. (2002) study, the included species of *Homalomena* are from Asia and they grouped with members of subgenus *Meconostigma*. However, the relationships in the *Philodendron/Homalomena* clade were neither well resolved nor well supported. Since *Homalomena* species were grouped with species of subgenus

Meconostigma in that study and since Mayo (1986) proposed *Meconostigma* as the “primitive” subgenus, it makes sense to propose that if *Homalomena* is indeed included within *Philodendron*, it would be the sister clade to subgenus *Meconostigma*, at the base of the group. This hypothesis would also imply the monophyly of the three subgenera of *Philodendron* as defined by morphological characters. No resolution was found at this level in the Tam et al. (2004) study.

To better understand the morphological characters used to elaborate previous classifications of the genus, some of those characters will be study in the nine sections of subgenus *Philodendron* recently revised by Croat (1997) (Table 2).

Table 2 : Division of subgenus *Philodendron* according to Croat’s (1997) classification.

Sections	Subsections	Series
<i>Baursia</i>		
<i>Camptogynum</i>		
<i>Tritomophyllum</i>		
<i>Polytomium</i>		
<i>Schizophyllum</i>		
<i>Macrogynium</i>		
<i>Philopsammos</i>		
<i>Philodendron</i>	<i>Achyropodium</i>	
	<i>Canniphyllum</i>	
	<i>Macrolonchium</i>	
	<i>Platypodium</i>	
	<i>Psoropodium</i>	
	<i>Solenosterigma</i>	
	<i>Philodendron</i>	<i>Albisuccosa</i>
		<i>Fibrosa</i>
		<i>Impolita</i>
		<i>Philodendron</i>
		<i>Velutina</i>
<i>Calostigma</i>	<i>Eucardium</i>	
	<i>Bualaoana</i>	
	<i>Oligocarpidium</i>	
	<i>Macrobellium</i>	<i>Ecordata</i>
		<i>Macrobellium</i>
		<i>Pachycaulia</i>
		<i>Reticulata</i>
	<i>Glossophyllum</i>	<i>Glossophyllum</i>
		<i>Ovata</i>

Material and methods

Taxon sampling

For this study, 76 *Philodendron* species and nine *Homalomena* species were chosen. Of the nine species of *Homalomena* sampled, five were from America and four from Asia. We included species from all three subgenera of *Philodendron*. For subgenus *Philodendron*, members from eight of the nine sections were available. Section *Macrolonchium* is not represented because no species was found in the three collections used. The samples were obtained from the Montreal Botanical Garden, the Montreal Biodôme and the Missouri Botanical Garden (with the collaboration of Dr Thomas Croat). These species generally originated directly from natural populations collected in southern Mexico, Central America and French Guiana (Table 3).

Morphological methods

The taxon sampling for morphological analyses was done from September 2003 to June 2005 using specimens from the greenhouses at the Montreal Botanical Garden and Montreal Biodôme. Most of the morphological characters were directly observed of the plant individuals. A total of four inflorescences were sampled for each species studied, special attention being taken to survey different individuals whenever possible.

Table 3: Collection and voucher information for the species studied.*

Species	Collection	Collection reference number	Voucher
<i>Homalomena</i>			
<i>Homalomena sp. asia</i>	MBG	90162	Croat 90162
<i>Homalomena cochinchinensis</i> Engl.	MBG	77907d	Croat 77907
<i>Homalomena crinipes</i> Engl.	MBG	81956c	Croat 81956
<i>Homalomena erythropus</i> Engl. ssp. <i>Allenii</i> Croat	MBG	79249	Croat 79249
<i>Homalomena sp. panamense</i>	MBG	77079a	Croat 77079
<i>Homalomena philippinensis</i> Engl.	MBG	52988	Croat 52988
<i>Homalomena picturata</i> Regel	MBG	90199	Croat 90199
<i>Homalomena rubescens</i> Kunth	JBM	1721-1955	Gauthier 40
<i>Homalomena wendlandii</i> Schott	MBG	85114a	Croat 85114
<i>Philodendron</i> subgenus <i>Philodendron</i>			
<i>Philodendron acutatatum</i> Schott	JBM	2188-1986	Gauthier 14
<i>Philodendron angustisectum</i> Engl.	JBM	2801-1950	Gauthier 2
<i>Philodendron anisotomum</i> Schott	MBG	82-124	Croat 82-124
<i>Philodendron anisotomum</i> Schott	JBM	2803-1950	Gauthier 38
<i>Philodendron barrosoanum</i> Bunting	MBG	81932a	Croat 81932
<i>Philodendron billietiae</i> Croat	FG		Barabé 36
<i>Philodendron brevispathum</i> Schott	JBM	1518-2003	No Voucher
<i>Philodendron callosum</i> Krause	FG		Barabé 63
<i>Philodendron canniifolium</i> Don	JBM	2424-1946	Chouteau 6
<i>Philodendron crassinervium</i> Lindl.	JBM	2119-1951	Gauthier 8
<i>Philodendron davidsonii</i> Croat	MBG	38177a	Croat 38177
<i>Philodendron distantilobum</i> Krause	JBM	2601-1999	Gauthier 12
<i>Philodendron duckei</i> Croat & Grayum	FG		Barabé 269
<i>Philodendron ecordatum</i> Schott	JBM	145-2003	Gauthier 1
<i>Philodendron ennatum</i>	FG		Barabé 30
<i>Philodendron erubescens</i> Koch & Augustin	JBM	1892-1957	Gauthier 25
<i>Philodendron fendleri</i> Krause	MBG	71786a	Croat 71786
<i>Philodendron findens</i> Croat & Grayum	MBG	38218	Croat 38218
<i>Philodendron fragrantissimum</i> Kunth	FG		Barabé 77
<i>Philodendron glaziovii</i> Hook	BM	7014-1998	Gauthier 26
<i>Philodendron gloriosum</i> Andre	BM	7168-1995	Chouteau 7
<i>Philodendron grandifolium</i> Schott	JBM	3549-1987	Gauthier 15
<i>Philodendron grandipes</i> Krause	MBG	79244	Croat 79244
<i>Philodendron grazietiae</i> Bunting	JBM	2602-1959	Gauthier 7
<i>Philodendron heleniae</i> Croat	MBG	83278	Croat 83278
<i>Philodendron hylaeae</i> Bunting	MBG	84578a	Croat 84578
<i>Philodendron ilsemannii</i> Hort.	BM	7068-1998	Gauthier 28
<i>Philodendron imbe</i> Schott	JBM	7054-1998	Gauthier 29
<i>Philodendron insigne</i> Schott	FG		Barabé 75
<i>Philodendron lacerum</i> Schott	JBM	557-1939	Gauthier 30
<i>Philodendron lazorii</i> Croat	MBG	69833	Croat 69833
<i>Philodendron lindenii</i> Wallis	JBM	7064-1998	Gauthier 31
<i>Philodendron linnaei</i> Kunth	FG		Barabé 76
<i>Philodendron loefgrenii</i> Engl	BM	2970-1959	Gauthier 17
<i>Philodendron longistilum</i> Krause	MBG	MBG-11-17-78	MBG-11-17-78
<i>Philodendron malesevichiae</i> Croat	JBM	76707	Croat 76707
<i>Philodendron mamei</i> Andre	BM	7224-1992	Gauthier 39
<i>Philodendron megalophyllum</i> Schott	JBM	194-1997	Gauthier 20
<i>Philodendron melanochrysum</i> Linden & Andre	JBM	83-2003	Chouteau 8
<i>Philodendron melinonii</i> Brongn.	JBM	1535-1994	Gauthier 13
<i>Philodendron microstictum</i> Standley & Williams	JBM	2122-1951	Gauthier 32

Table 3: Collection and voucher information for the species studied *(continued)

Species	Collection	Collection reference number	Voucher
<i>Philodendron ornatum</i> Schott	JBM	1511-1996	Gauthier 33
<i>Philodendron panamense</i> Krausein	MBG	55184c	Croat 55184
<i>Philodendron panduriforme</i> Schott	MBG	85311b	Croat 85311
<i>Philodendron pedatum</i> Kunth	JBM	2043-1997	Gauthier 44
<i>Philodendron pinnatifidum</i> Schott	JBM	1131-1952	Gauthier 41
<i>Philodendron placidum</i> Schott	FG		Mayo
<i>Philodendron pterotum</i> Koch & Augustin	JBM	1840-1955	Gauthier 42
<i>Philodendron radiatum</i> Schott	JBM	2740-1951	Gauthier 6
<i>Philodendron rothschuhianum</i> Engl. & Krause	MBG	57199	Croat 57199
<i>Philodendron rubens</i> Schott	BM	7070-1998	Gauthier 34
<i>Philodendron rui-zii</i> Schott	JBM	1638-1953	Chouteau 10
<i>Philodendron sagittifolium</i> Liebm	JBM	3402-1983	Gauthier 46
<i>Philodendron scandens</i> var. <i>cuspidatum</i>	JBM	1130-1952	Gauthier 20
<i>Philodendron selloum</i> Koch	JBM	2802-1950	Gauthier 9
<i>Philodendron serpens</i> Hook	MBG	97-100	Croat 97-100
<i>Philodendron simsii</i> (hook) Don	JBM	1893-1957	Gauthier 35
<i>Philodendron smithii</i> Engl.	MBG	64524	Croat 64524
<i>Philodendron sodiroi</i> hort.	BM	7163-1995	Gauthier 36
<i>Philodendron</i> sp. aff. <i>Megalophyllum</i>	JBM	2415-1992	Gauthier 16
<i>Philodendron squamiferum</i> Poepp. & Endl.	JBM	7009-1998	Gauthier 45
<i>Philodendron stenophyllum</i> Krause	JBM	1659-1953	Gauthier 19
<i>Philodendron talamancae</i> Engl.	JBM	2576-1954	Gauthier 18
<i>Philodendron tripartitum</i> Schott	JBM	2347-1992	Gauthier 3
<i>Philodendron verrucosum</i> Schott	JBM	6382-1939	No Voucher
<i>Philodendron victoriae</i> Bunting	MBG	54758c	Croat 54758
<i>Philodendron wendlandii</i> Schott	JBM	6380-1939	Gauthier 5
<i>Philodendron</i> subgenus <i>Pteromischum</i>			
<i>Philodendron rudgeanum</i> Schott	FG		Barabé 37
<i>Philodendron</i> sp. <i>pteromischa</i>	MBG	84914	Croat 84914
<i>Philodendron surinamense</i> (Miq. Ex Schott) Engl.	FG		Mayo
<i>Philodendron</i> subgenus <i>Meconostigma</i>			
<i>Philodendron bipinnatifidum</i> Schott	JBM	1856-1955	Gauthier 4
<i>Philodendron goeldii</i> Barroso	JBM	1699-1996	Gauthier 27
<i>Philodendron lundii</i> Warm.	MBG	82932	Croat 82932
<i>Philodendron solimoesense</i> Smith	FG		Barabé 60
<i>Philodendron undulatum</i> Engl.	JBM	1930-1952	Gauthier 37
<i>Philodendron xanadu</i> Croat, Mayo « winterbourne »	MBG	71897	Croat 71897

*JBM Jardin Botanique de Montréal

BM Biodôme de Montréal

MBG Missouri Botanical Garden

FG French Guyana

Ten characters, based on those used to define inflorescence types (Mayo, 1986), were investigated.

1. Resin production by the spathe (absence 0/ presence 1). In some species resin canals are present on the inner surface of the spathe and exude a sticky, usually orange, sometimes yellow to cherry, but, substance similar to resin, usually at the base of the spathe.

Resin-like substances can also be exuded by the spadix (absence 0/ presence 1). Two possibilities were noted

2. Only the staminate flower zone exudes resin,
3. Both staminate and staminodal flower zones are able to secrete resin. The pistillate flower zone never exude resin in species of *Philodendron*.

Certain species do not secrete resin at all.

4. In genus *Philodendron*, inflorescences arise at the leaf axil. The number of inflorescences per axil is the number of inflorescences that arise at each node (one coded as 0 / two or more coded as 1).
5. The length of the sterile flower zone as compared with the length of the pistillate flower zone is a character used to separate *Philodendron* subgenus *Meconostigma* from other subgenera. The character is coded as the sterile zone shorter (0) or longer (1) than the pistillate zone.
6. A constriction of the spathe is observed at its middle and coincides with the upper part of the pistillate flower zone on the spadix. Some species have a strong hour-glass shape while others are almost straight (weak constriction

coded 0, average coded 1, strong coded 2). This constriction is useful for retaining the pollinators inside the inflorescence for effective pollination.

Even though some species of *Philodendron* do not secrete resin, resin canals may nonetheless be present. They can be by sectioning the spathe or spadix transversally.

7. Resin canal present on the spathe (absence 0 / presence 1).
8. Resin canal present on the spadix (absence 0 / presence 1).
9. Some species of *Philodendron* have a second sterile flower zone at the apex of the spadix (presence coded as 1). However, the majority of the species of *Philodendron* only have a few staminodes at the apex of the inflorescence rather than a clear sterile zone (coded as 0).
10. Nectar glands can be found on the external part of the spathe in some *Philodendron* species (absence 0 / presence 1). These glands are thought to produce nectar to attract ants that live near by.

Only a few vegetative characters were surveyed, as these are less noticeably used in classification systems.

11. Conspicuous primary lateral veins on the leaf blade (absence 0 / presence 1).
12. Leaf shape: lanceolate (0), trisect (1), sagittate (2), cordate (3) and pinnatifid and bipinnatifid (coded as 4)
13. Internode length grouped by class: 1-5 cm (1), 6-10 cm (2), 11-15 cm (3), 16-20 cm (4), 21-25 cm (5).
14. Petiole shape (Croat, 1985) basically terete ranging from round to elliptical in section (Figure 5a) (coded as 0), flat adaxially with marginal and medial ribs

(Figure 5b) (coded as 1), and shallowly sulcate, crescent shape in section (Figure 5c) (coded as 2)

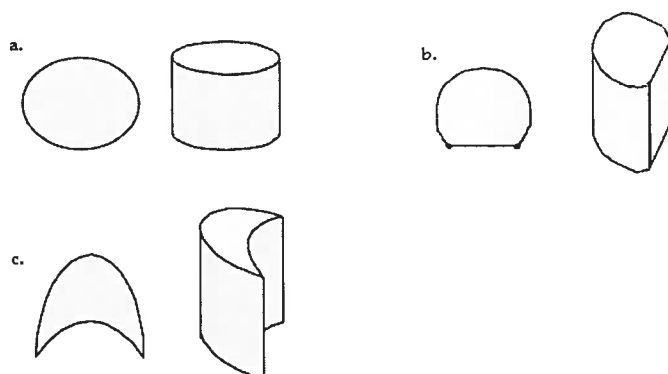


Figure 5: Representation of the three petiolar shapes : a. round to elliptic in section, b. flat adaxially with marginal and medial ribs c. shallowly sulcate, crescent shape in section.

15. Presence of glands on the petiole (absence 0 / presence 1).

Molecular methods

Samples for the molecular analysis were silica-gel dried leaves from the living collections of the Missouri Botanical Garden (MBG) and Montreal Botanical Gardens (JBM), and the Montreal Biodôme (BM). Total genomic DNA was isolated using the Doyle and Doyle (1987) extraction protocol modified by Phillips (2001) or with a DNeasy kit (Quiagen, Valencia, California, USA) for problematic specimens.

Several genes and regions were surveyed. With the exception of the *rpl16* intron, all chloroplast regions investigated lacked variation for the purpose of the study or could not be amplified with universal primers. New *rpl16* primers were designed for the group: a forward primer *rpl16*-FA (CAACTTATGGTTCATATTG) and a reverse primer *rpl16*-RA (TCGCGGGCGAATATTG). From the nuclear genome, Internal Transcribed Spacer (ITS) and External Transcribed Spacer (ETS) in the ribosomal DNA were used in the present study. For the ITS region, we used the

universal primer ITS4 from White et al. (1990) and a modified ITS-5A primer (GGAAGGAGAAGTCGTAACAAG) designed for genus *Philodendron*. For the ETS region, amplifications were done with universal primer 18S from Starr et al. (2003) and a new forward primer ETS-AF (GACCGTGACGGYACGTGAG) specific for the group.

We used the following amplifications program for both the chloroplast and nuclear regions: melting step at 95°C for 2 min, followed by 35 cycles (chloroplast DNA) or 40 cycles (nuclear DNA) at 95°C for 30 sec, 30 sec at 48°C to 56°C depending on the specimen, then 72°C for 30 sec to 2 min and a final extension step of 7 min at 72°C.

Amplified fragments were purified using 20% PEG with 2.5M NaCl. Sequencing amplifications were performed with the Big Dye terminator Cycle sequencing kit V.1.1 (Applied Biosystems). Non-incorporated dyes were removed using 2 µl 3M pH4.6 NaOAc and 50µl 95% ethanol precipitation followed by two 70% ethanol washes. Sequencing was performed with an Applied Biosystem 3100-avant automated sequencer. Polymorphic nuclear DNA was cloned using a cloning kit from Invitrogen (Invitrogen, Carlsbad, California) or Qiagen (Mississauga, Ontario). Eight colonies were sampled for each cloned species and accuracy of the insert sequence was determined by amplification of the ribosomal DNA insert, using the same protocol as for amplification, but with 1µl bacteria in the culture media (last step before plasmid purification). Amplicons were run on 1% agarose gels and length discriminated. Four plasmids per species were purified using Qiagen Miniprep. Samples were sequenced using the same protocol as above. Both strands were

sequenced. Sequences were assembled and edited with SEQUENCHER 3.1 (Gene codes corp.). Alignments were performed with Clustal X (version 1.83, Thompson et al., 1997), checked by eye with Se-AI (Rambaut, 1996), and exported as NEXUS files for phylogenetic analyses.

Phylogenetic analyses

Maximum parsimony searches were conducted with PAUP* version 4.0b.10 (Swofford, 2002). Heuristic searches with 1000 taxon addition replicates were conducted. Bootstrap values were obtained using PAUP* with full heuristic searches, TBR branch swapping and 1000 replicates. The analyses were performed separately for the three regions sequenced. Gaps were treated as missing data and indels (insertion or deletion) were recoded as separate presence/absence characters. Hypervariable sections were removed from the analyses. To root the phylogeny, we included *Anchomanes* and *Culcasia* as outgroup taxa. Both genera were found to be close to genus *Philodendron* in the Barabé et al. (2002) study. The rooting was not done with the same outgroup through analyses because genus *Anchomanes* was not amplifiable for the nuclear markers and the same for *Culcasia* and the chloroplast marker. Genus *Anchomanes* was directly aligned in the chloroplast matrix and used as outgroup in the analyses. For nuclear data, we made a preliminary analysis with all the *Philodendron* and *Homalomena* with *Culcasia* as a outgroup, using the 5,8S region of the ITS. We then rooted further analyses with the sister species of *Culcasia* found in this preliminary analysis: *Homalomena cochinchinensis*. Partition

Homogeneity Tests with PAUP* were done and the congruent regions were combined for another parsimony search using the same parameters.

Bayesian analyses were run in Mr. Bayes (Huelsenbeck and Ronquist, 2003) with the combined ITS and ETS matrix, under a GTR+G model determined using Model Test (Posada, 2001). Bayesian analyses were done with four independent Markov chains run for 1 000 000 MCMC generations with tree sampling every 100 generations and a burn-in of 1000 trees. The analyses were run twice using different starting trees to evaluate the convergence of likelihood values and posterior clade probabilities.

Morphological characters were optimized using the parsimony criterion ACCTRAN. The characters were optimized on one of the most parsimonious tree obtained from the combined data using WinClada (Nixon, 2002).

Results

Molecular analysis:

Nuclear markers

Alignment of the nuclear ITS and ETS markers was difficult due to the presence of numerous indels. Hypervariable sections that could not be aligned due to difficulties in assessing homology were removed. For ITS, almost a quarter of the data were removed from the alignment due to problematic hypervariable regions. With ETS, the number of unaligned regions represented a little more than a third of the data set. Analyses were carried out with and without the ambiguous sections

(Table 4). When all data were included, over 10000 trees were recovered with the parsimony analysis. The consensus was not well resolved and was poorly supported by the bootstrap values (not shown). Excluding the problematic regions, nine trees were obtained with ITS and 16 with the ETS data. The strict consensus trees from these analyses were well resolved and were supported with bootstrap values (Figure 6).

Table 4: Alignment information for the three regions sequenced in present study.

Regions	Nb. of species included	Total nb of characters	Base pairs nb with gaps	Total nb. of informative characters	% unalignable regions (removed)	Total nb of included characters	Nb. of included informative characters
ITS	46	870	1225	539	24.9%	920	373
ETS	67	743	1307	671	34.8%	853	344
<i>rpl16</i>	58	914	926	60	0	914	60

The phylogenies were rooted with *Culcasia* in the ITS analysis (not presented). The outgroup could not be aligned in the 5.8S region of the ITS and analyses with only the 5.8S region lacked resolution among terminals. Subsequent analyses were rooted using the first branch of these analyses: *Homalomena cochinchinensis*. For the ETS analyses, no outgroup taxon could be aligned due to the extreme variation of the region. *Homalomena cochinchinensis*, found to be closest to the outgroup in the 5.8S ITS analysis, was also used to root the ETS topologies.

The groups observed in the ETS and ITS strict consensus trees are similar (Figure 6). Although the species sampled are not exactly the same in the two analyses, almost all groups supported in one analysis also are in the other. In both analyses, genus *Homalomena* is paraphyletic and basal to genus *Philodendron*. Asian *Homalomena* (group 1) are sister to the remaining taxa in both phylogenetic analyses.

Homalomena from America (group 2) are monophyletic and sister to genus *Philodendron*. The three subgenera of *Philodendron*: *Pteromischum*, (group 3), *Meconostigma* (group 4) and *Philodendron* (group 5-9), also are supported as monophyletic. In subgenus *Philodendron* five clades (group 5-9) are resolved in the analyses (Figure 6).

The partition homogeneity test for the ITS and ETS matrices gave a P value = 0.8700 suggesting that the two partitions are congruent. The topology of the strict consensus tree resulting from the analysis of combined data (Figure 7) is less resolved than those from the separate analyses. This likely is because of the large proportion of missing data (about 35 %) in the combined matrix. One of the most parsimonious trees obtained from the analysis of the combined ITS and ETS data is provided as a phylogram in Figure 8. The longer branches are at the base of this phylogram, conforing us with our rooting method.

The topology obtained from the Bayesian analysis is similar to that obtained with maximum parsimony, with the exception of the position of *Philodendron* subgenus *Pteromischum*, which is sister to the American *Homalomena* in the Bayesian analysis, making genus *Philodendron* paraphyletic. However, the group formed by *Philodendron* subgenus *Pteromischum* and *Homalomena* from America have a posterior probability of 98% (Figure 9). No parsimony analysis, separate or combine, have this pattern. One of the groups of *Philodendron* subgenus *Philodendron* also occurs in a different position in the Bayesian analysis (Clade 8 on Figure 6).

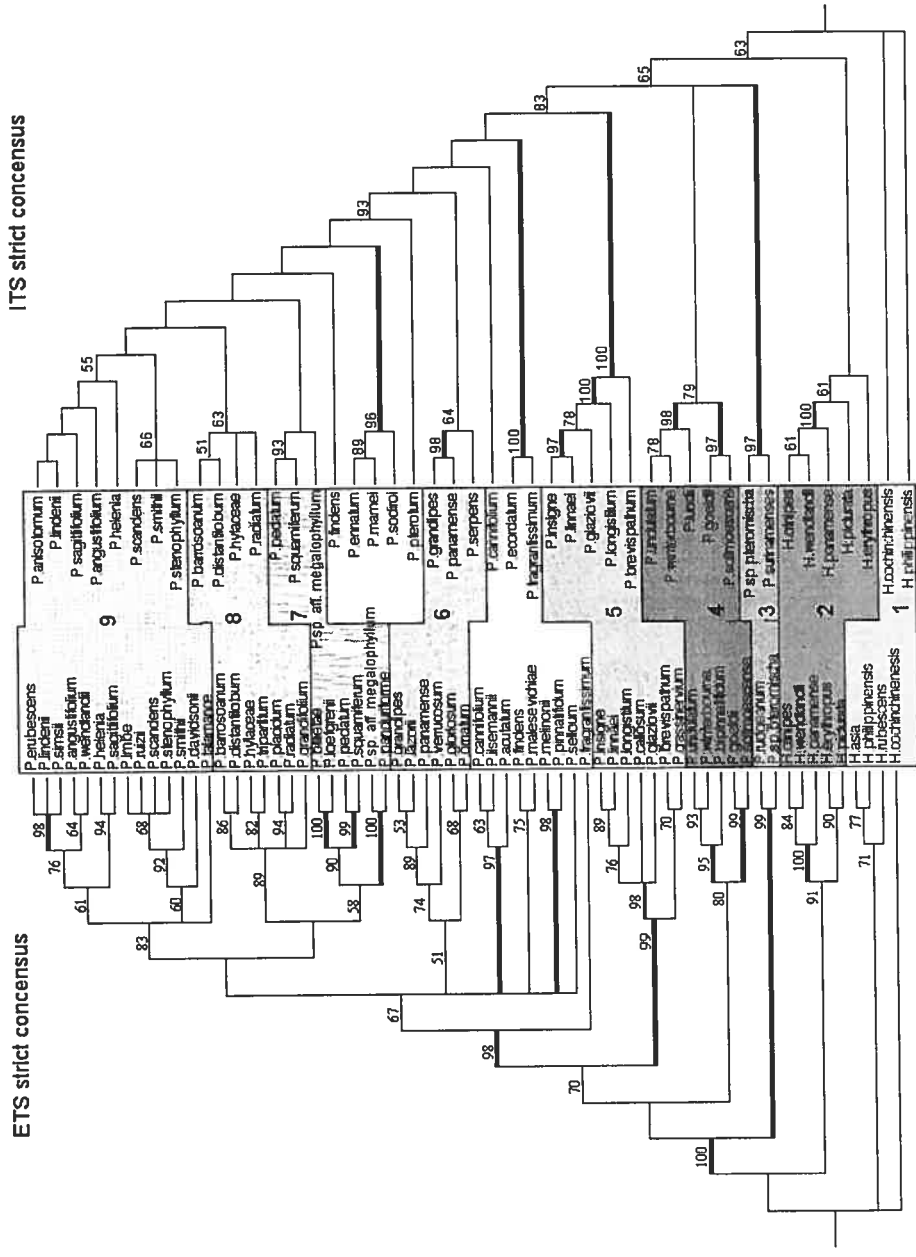


Figure 6: Strict consensus of 16 most parsimonious trees with 67 species for the ETS data. Strict consensus tree of nine most parsimonious trees with 46 species for the ITS data. Bootstrap values are given on the topology. Lines in bold indicate bootstrap values higher (or equal to) than 95%. 1. *Homalomena* from Asia; 2. *Homalomena* from America; 3. *Philodendron* subgenus *Pteromischum*; 4. *Philodendron* subgenus *Meconostigma*; 5, 6, 7, 8, 9, *Philodendron* subgenus *Philodendron*. Species found only in one of the two data set are not shaded.

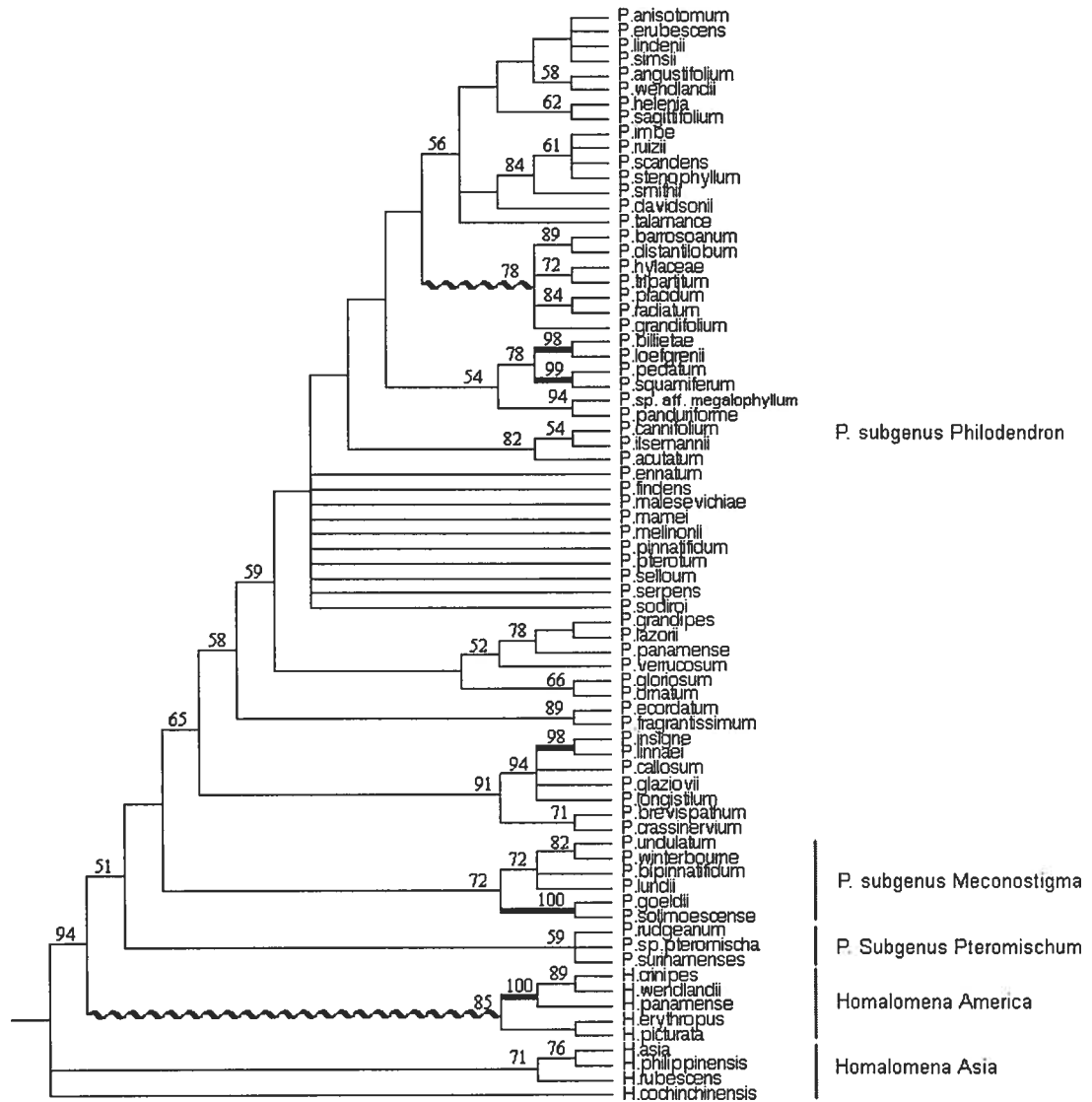


Figure 7: Strict consensus tree of 1397 most parsimonious trees with 76 species resulting from the analysis of the combined ITS + ETS matrices. Bootstrap values are given on the topology. Lines in bold indicate bootstrap values higher (or equal to) than 95%. Wavy lines show the two group with conflicting position between the Bayesian (figure 9) and strict consensus from maximum parsimony analyses.

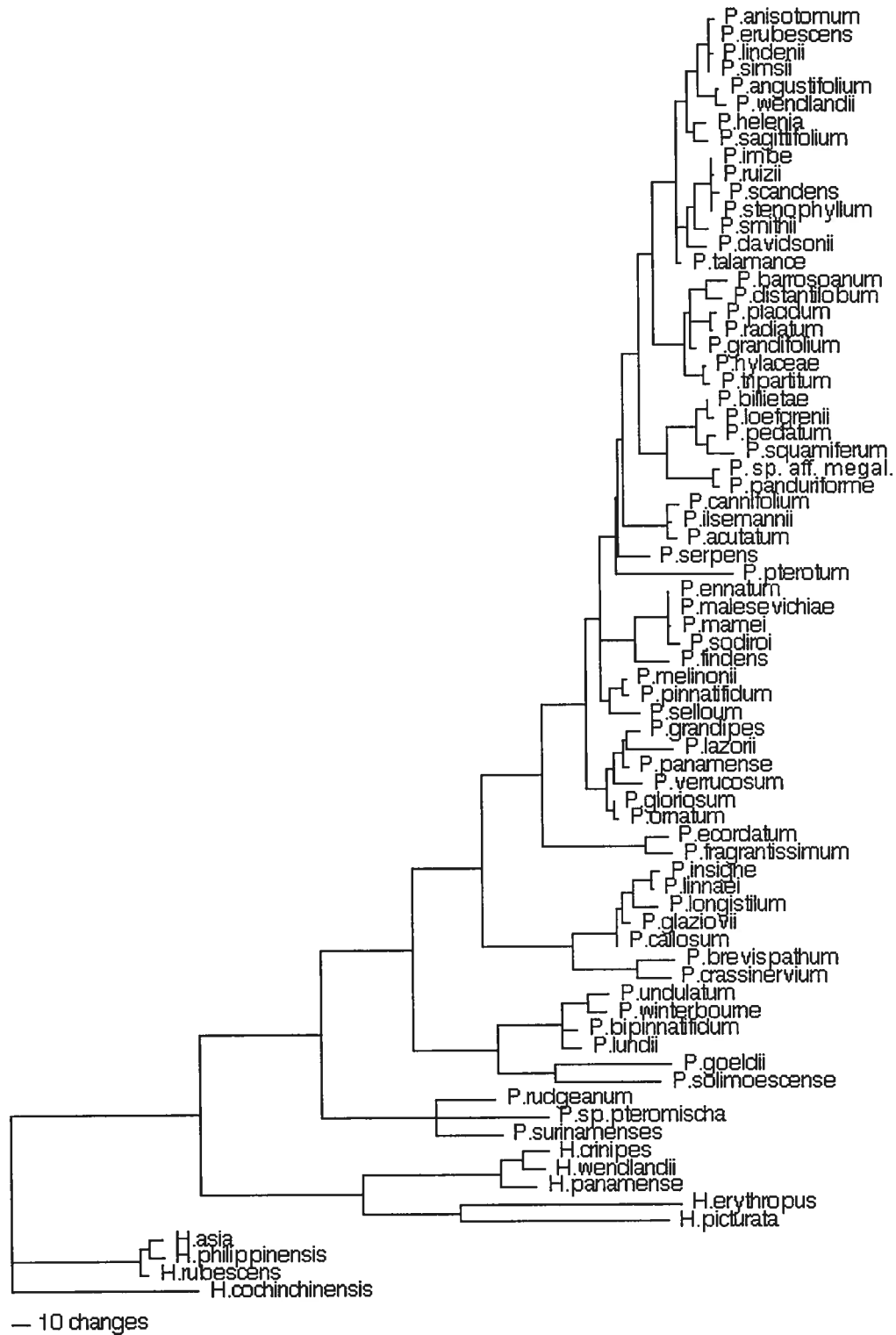


Figure 8: Phylogram of one of the most parsimonious trees obtained from the combined ITS and ETS matrices.

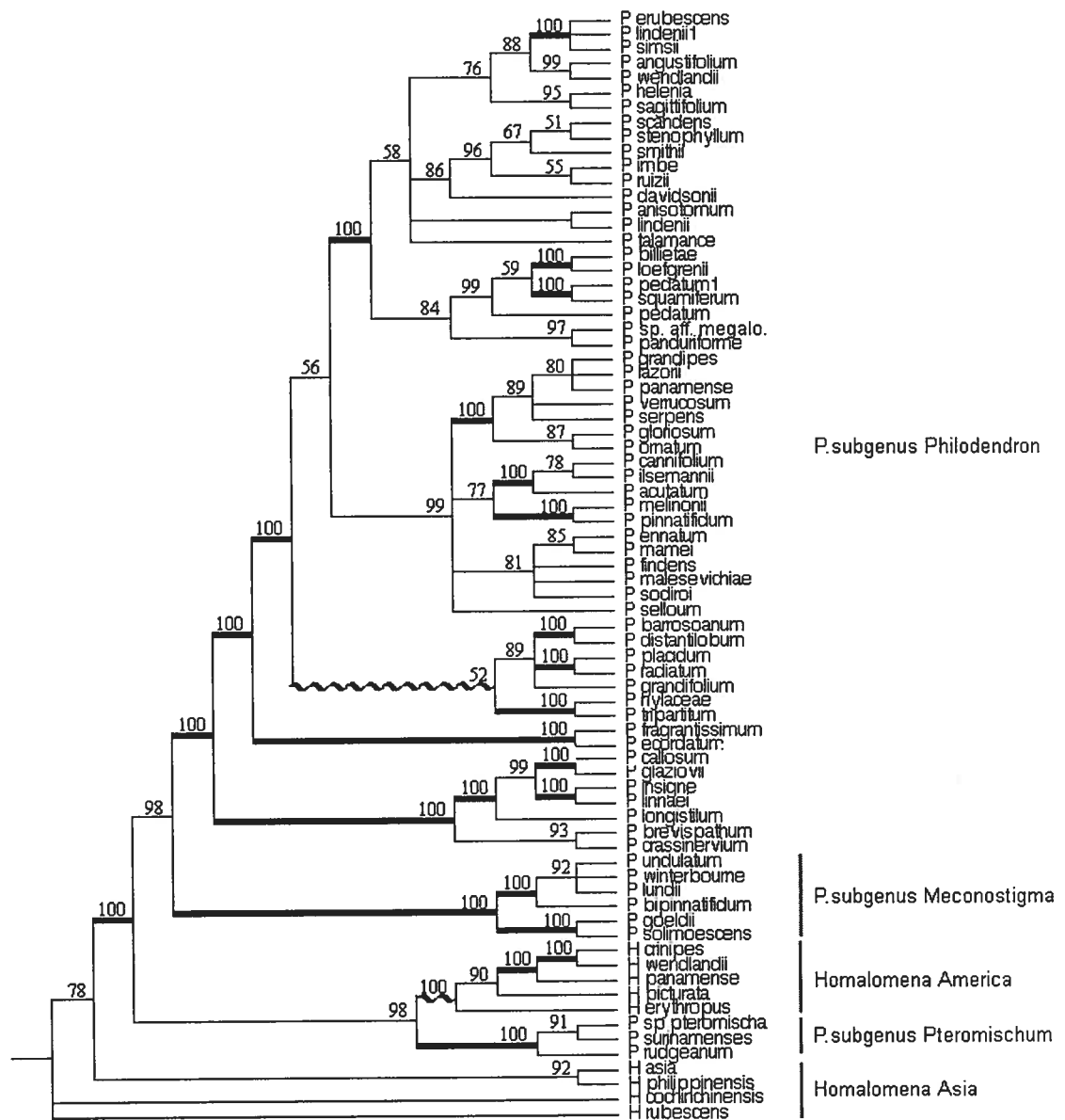


Figure 9: Bayesian analysis of the combined ITS and ETS matrices with 76 species. The posterior probabilities are given above the branches. Lines in bold indicate posterior probability values equal to 100. Wavy lines show the two groups with conflicting positions between the Bayesian and strict consensus of the maximum parsimony analyses (Figure 7).

Chloroplast marker

The results obtained with the chloroplast marker are different from those obtained with the nuclear markers. The alignment of that region was less problematic than for the nuclear markers and no hyper-variable region was found. The strict consensus tree (Figure 10) is not well resolved. This could be due to the low level of variation in the *rpl16* region (Table 4), as suggested by the short branch lengths of the phylogram (Figure 11) and support values (Figure 10). The topology of the strict consensus also differs from those resulting from the analyses of the nuclear markers as show by the results of the partition homogeneity test ($P = 0,01$). Species of genus *Homalomena* do not group together and neither do those of *Philodendron* subgenus *Meconostigma*, groups that are well supported with the nuclear markers. Further, two species of *Philodendron* subgenus *Philodendron* occur as the first branch in the topology, conflicting with the findings of the nuclear analysis. No group in *Philodendron* subgenus *Philodendron* is consistent between the chloroplast and nuclear analyses.

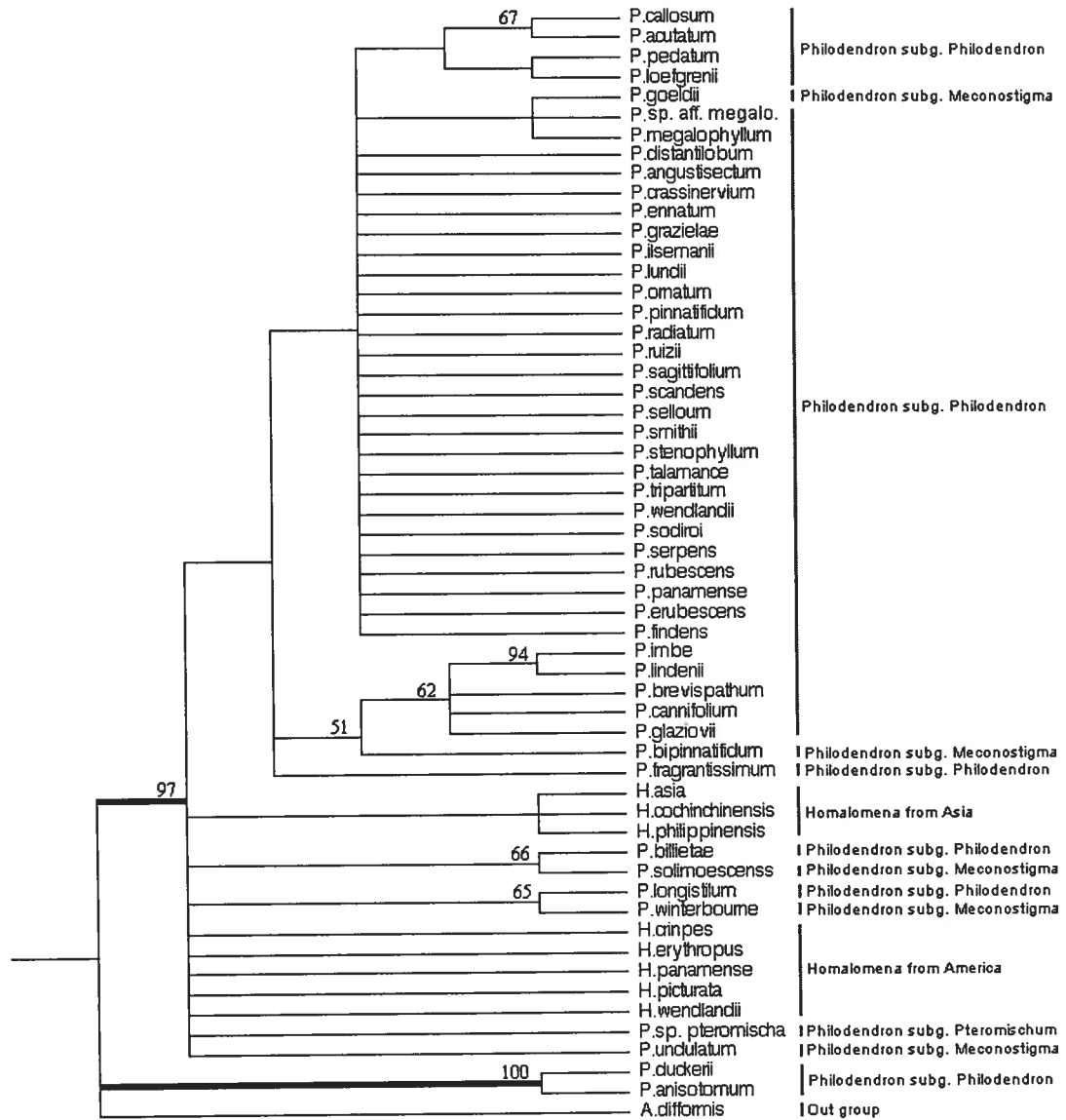


Figure 10: Strict consensus tree of 10 000 most parsimonious trees with 58 species resulting from the analysis of the chloroplast *rpl16* intron. The bootstrap values are given on the topology. Lines in bold indicate bootstrap values higher or equal to 95%.

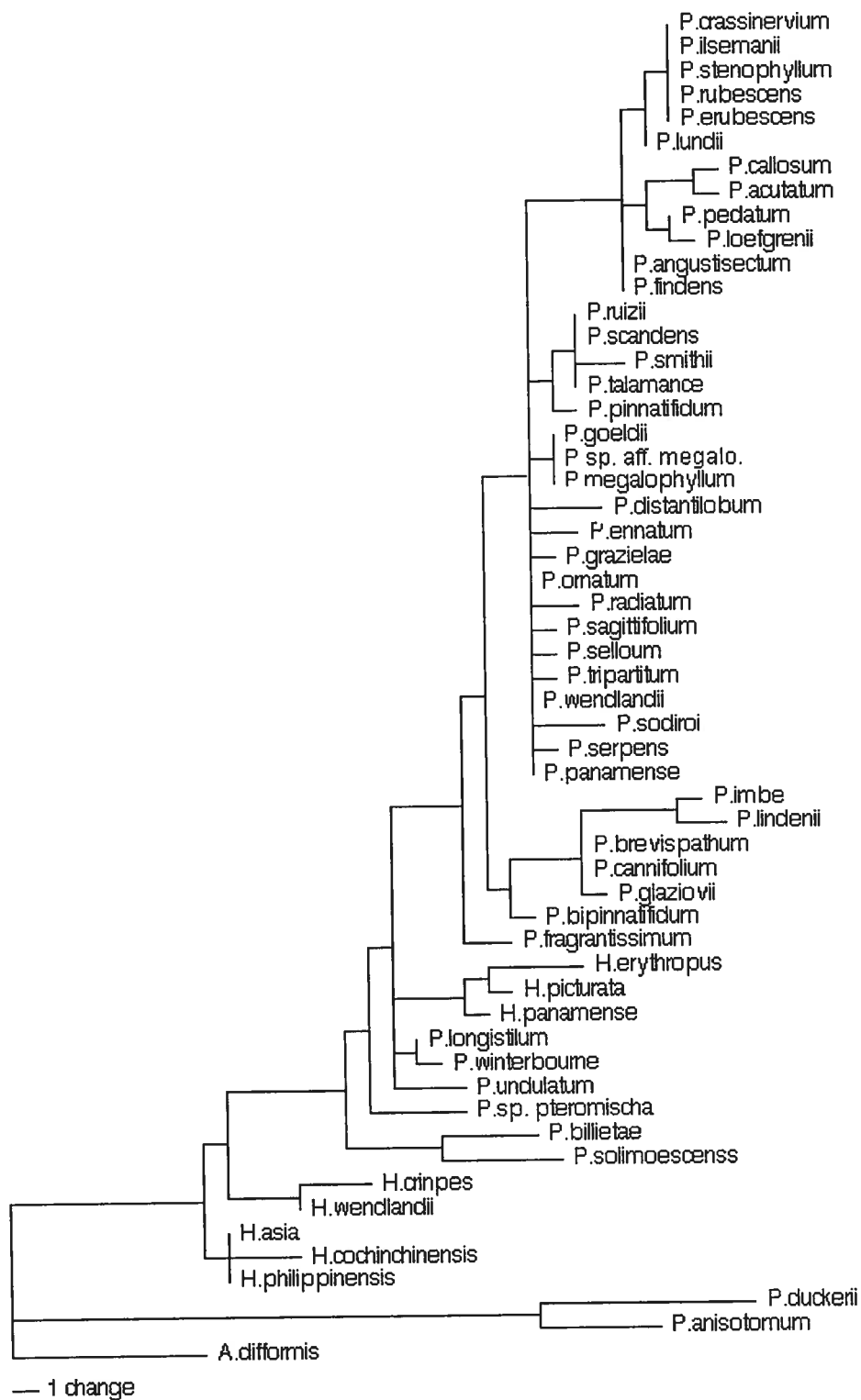


Figure 11: Phylogram, one of the 10 000 most parsimonious trees with 58 species resulting from the analysis of the chloroplast *rp16* intron.

The homogeneity test between the chloroplast and nuclear markers (two partitions) indicates that ETS and ITS are not congruent with the *rpl16* analysis (P value = 0.01, with 100 replicates). For this reason and because of the low levels of variation obtained with the *rpl16* analyses, the chloroplast and nuclear data were not combined.

Morphology

The morphological characters (Table 5) were optimized onto one of the most parsimonious trees, similar to the Bayesian tree, obtained from the analysis of the combined ITS and ETS regions for all species studied (Figure 12). We also juxtaposed the characters by the topology to show their distribution. There are 77 species included in the phylogeny. Of these, 23 are from the Missouri Botanical Garden and their morphological characters could not be surveyed. For the species from the Montreal Botanical Garden and the Montreal Biodôme, 40 of 54 were studied morphologically. The remaining 14 could not be surveyed because they were too young to be collected (never having produced inflorescences or immature) or were no longer present in the collections.

Table 5: Morphological characters surveyed among species of subgenus *Philodendron* present in the Montreal Botanical Garden and Montreal Biodôme collections.

Species	1. Resin on spathe	2. Resin on male flowers zone	3. Resin on sterile flowers zone	4. Number of inflorescences per axis	5. Length of spadix sterile zone	6. Spathe constriction	7. Resin canal in spathe	8. Resin canal in spadix	9. Spadix terminal sterile zone	10. Production of extra-floral nectar	11. Conspicuous primary lateral veins	12. Leaf type	13. Internode distance	14. Petiole shape	15. Glandular petiole
<i>Homalomena rubescens</i>	0	0	0	0	--	0	0	0	0	0	----	--	--	--	--
<i>Philodendron acutatum</i>	--	--	----	----	--	--	--	--	----	----	1	3	2	0	0
<i>Philodendron angustisectum</i>	--	--	----	----	--	--	--	--	----	----	1	4	1	0	0
<i>Philodendron bipinnatifidum</i>	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	----	--	--	--	--
<i>Philodendron callosum</i>	0	1	0	1	0	2	1	1	0	1	0	0	1	2	0
<i>Philodendron cannifolium</i>	--	--	----	----	--	--	--	--	----	----	0	0	0	2	0
<i>Philodendron crassinervium</i>	0	0	----	1	0	--	--	--	----	1	0	0	1	0	0
<i>Philodendron distantilobum</i>	1	1	0	0,1	0	1	1	1	0	1	1	2	1	0	0
<i>Philodendron ecordatum</i>	--	--	----	----	--	--	--	--	----	----	?	1	2	0	0
<i>Philodendron erubescens</i>	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0,1	1	3	2	0	0
<i>Philodendron fragrantissimum</i>	0	1	0	1	0	2	1	1	0	1	1	0	1	2	0
<i>Philodendron glaziovii</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	--	1	0
<i>Philodendron gloriosum</i>	--	--	----	1	0	0	1	1	----	0	1	3	1	1	0
<i>Philodendron grandifolium</i>	0	1	1	0,1	0	0	1	1	0	1	1	3	1	0	0
<i>Philodendron ilsemannii</i>	--	--	----	----	--	--	--	--	----	----	1	3	1	0	0
<i>Philodendron imbe</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	3	2	2	0
<i>Philodendron insigne</i>	0	0	0	0,1	0	1	1	1	0	1	0	0	--	0	0
<i>Philodendron lindenii</i>	--	--	----	----	--	--	--	--	----	----	1	3	2	0	0
<i>Philodendron linnaei</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0
<i>Philodendron loefgrenii</i>	--	--	----	----	--	--	--	--	----	----	1	3	4	0	0
<i>Philodendron mamei</i>	--	--	----	----	--	--	--	--	----	----	1	3	1	2	0
<i>Philodendron megalophyllum</i>	--	0	0	0,1	0	0	1	1	0	0,1	----	--	--	--	--
<i>Philodendron melanochrysum</i>	0	1	1	0,1	0	0	1	1	0,1	0	----	--	--	--	--
<i>Philodendron melinonii</i>	0	1	1	0,1	0	1	1	1	0	1	1	3	1	2	0
<i>Philodendron microstictum</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	----	--	--	--	--
<i>Philodendron ornatum</i>	--	--	----	----	--	--	--	--	----	----	1	3	1	0	1
<i>Philodendron pedatum</i>	0	1	1	0,1	0	1	1	1	0	1	1	4	1	0	0
<i>Philodendron pinnatifidum</i>	--	--	----	----	--	--	--	--	----	----	1	2	1	1	0
<i>Philodendron radiatum</i>	0	1	1	0,1	0	1	1	1	0	0,1	1	3	1	0	0
<i>Philodendron ruizii</i>	0,1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	3	1	0	0
<i>Philodendron sagittifolium</i>	0,1	0	0	0,1	0	1	1	1	0,1	1	1	3	1	0	0
<i>Philodendron scandens</i>	0	1	1	0,1	0	1	1	1	0	1	1	3	--	2	0
<i>Philodendron simsii</i>	----	--	----	----	--	--	--	--	----	----	1	3	2	0	0
<i>Philodendron sodiroi</i>	----	--	----	----	--	--	--	--	----	----	1	3	2	2	1
<i>Philodendron sp.aff.megalophyllum</i>	1	0	0	0,1	0	0	1	1	0	1	1	3	--	0	0
<i>Philodendron squamiferum</i>	0,1	1	1	0,1	0	2	1	1	0,1	1	1	3	1	0	1
<i>Philodendron stenophyllum</i>	0	1	1	1	--	1	1	1	0	1	1	3	1	2	0
<i>Philodendron talamanceae</i>	----	--	----	----	--	--	--	--	----	----	1	3	2	0	0
<i>Philodendron tripartitum</i>	0	1	1	0,1	0	1	1	1	0	1	1	1	5	0	0
<i>Philodendron undulatum</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	----	--	----	--	--
<i>Philodendron wendlandii</i>	----	--	----	1	0	1	1	1	----	1					

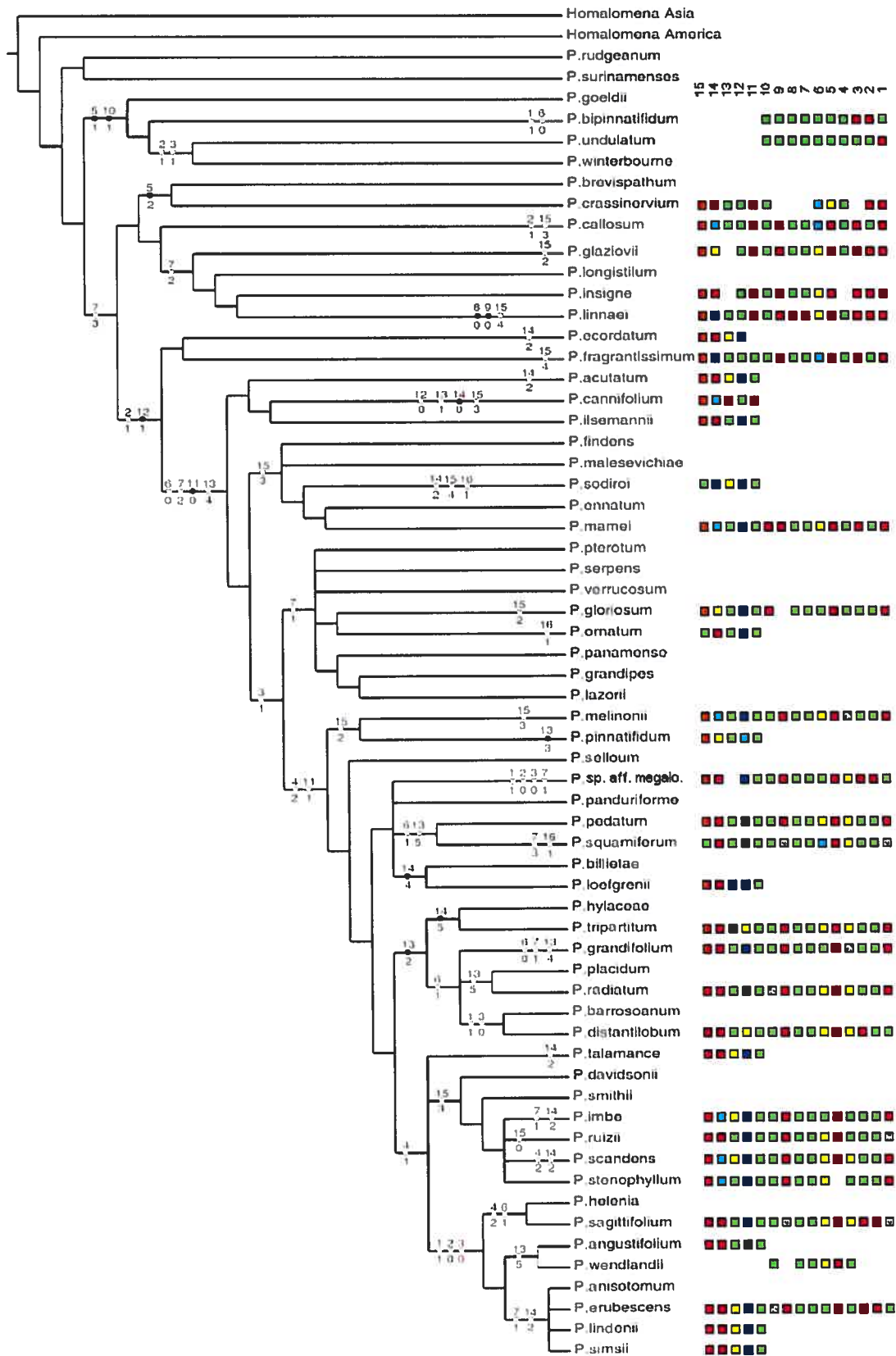


Figure 12: Optimization using parsimony criterion ACCTRAN of morphological characters on one of the most parsimonious trees obtained from the combination of ITS and ETS nuclear markers. Character numbers are the same as in Table 5 and juxtaposed to the phylogeny as square boxes. Homologous characters are in black on the phylogeny.

Finally the classification of each species according to the morphologically based section from Croat (1997) is indicated for subgenus *Philodendron* on one of the most parsimonious tree found with combined nuclear data (Figure 13). Some species are represented by two sectional symbols because their assignation is not clear.

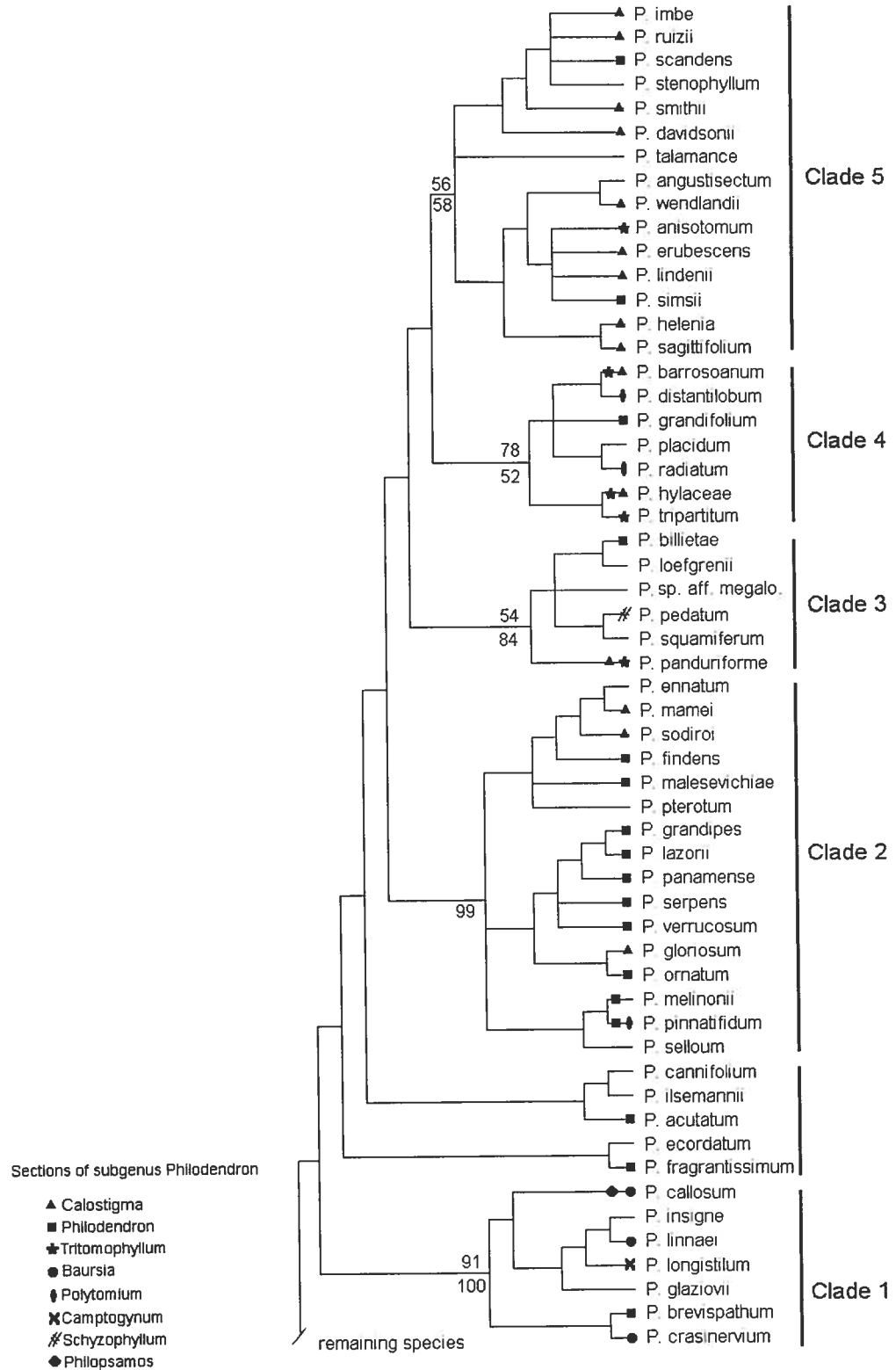


Figure 13: Mapping of the sections of subgenus *Philodendron* on one of the most parsimonious trees most similar to the Bayesian phylogeny obtained from the combination of ITS and ETS sequences. Two sectional pictograms for one species indicate sectional ambiguity.

Discussion

Relationship between *Philodendron* and *Homalomena*

The relationships observed between *Philodendron* and *Homalomena* are equivocal in the analyses. With the chloroplast marker *Homalomena* is nested within *Philodendron*. Two species of *Philodendron* (*P. anisotomum* and *P. duckerii*) are supported, with bootstrap values above 95%, as distinct from the rest of *Homalomena* and *Philodendron*, which together group without internal resolution (Figure 10). These two species are not present in the nuclear analyses. In the chloroplast analyses *P. anisotomum* comes from the Missouri Botanical Garden, while, in the nuclear analyses the sample comes from the Montreal Botanical Garden. This situation is due to amplification problems. The reason why those two specimens of the same species are not group with the same species in both analyses is still obscure. Even without these two problematic species, *Philodendron* remains paraphyletic in the chloroplast analyses. The Bayesian analysis of the combined nuclear markers place the American *Homalomena* as sister to *Philodendron* subgenus *Pteromischum*. *Philodendron* is therefore paraphyletic in this analysis too. These findings may be congruent with a previous study at the family level where *Homalomena* was nested in *Philodendron* (Barabé et al., 2002). In contrast, the parsimony analyses of both separate and combined nuclear markers yielded a monophyletic *Philodendron* as sister to American *Homalomena*, agreeing with morphologically based classifications (Mayo, 1986; Grayum, 1990; Croat, 1997). In each parsimony analysis, the support values for the *Philodendron* clade is always above 50% and in the ETS only analysis the support value is above 95%. Two synapomorphies, both in the ITS region, is

shared by American *Homalomena* and *Philodendron* subgenus *Pteromischum*. The present results suggest a close relationship between the American *Homalomena* and subgenus *Pteromischum*.

Two possible hypotheses of relationship are evident from our analyses. The first, suggested by the parsimony analysis of the nuclear data, is that *Philodendron* is monophyletic and derived from American *Homalomena* (Figure 14 a). The second, found in the Bayesian analysis, suggests that subgenus *Pteromischum* is sister to American *Homalomena* and that this group is sister to all other *Philodendron* (Figure 14 b). The second hypothesis would imply the inclusion of American *Homalomena* in the genus *Philodendron*. Our analyses do not allow us to discriminate between these two patterns of relationship. Because the chloroplast data lack resolution, no strong hypothesis of relationships can be obtained from those analyses. More data are needed to resolve this ambiguity.

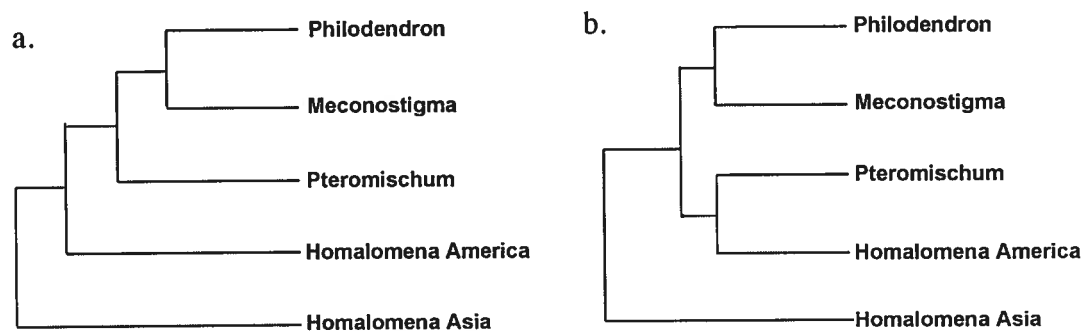


Figure 14 : Two evolutionary hypotheses of *Philodendron* subgenus *Pteromischum* and *Homalomena* from America as suggested by the nuclear markers.

Relationship among subgenera

In the analyses of the nuclear data, the three subgenera were supported as monophyletic. *Philodendron* subgenus *Pteromischum* is always the sister clade of subgenus *Meconostigma*, which is the sister clade to subgenus *Philodendron* (Figure 15b). This pattern of relationships conflicts with Mayo's (1986) hypothesis that subgenus *Meconostigma* was the sister clade to subgenera *Philodendron* and *Pteromischum* (Figure 15a). With our chloroplast marker there was not enough resolution to define relationships among *Philodendron* subgenera. There was more resolution among the results of *trnL* (Barabé et al., 2002), even if only six species of *Philodendron* and two of *Homalomena* were included. However the relation found in that study, seems to be inverted compared to our results. The first study showed *Philodendron* paraphyletic to *Homalomena*, in our study, *Homalomena* could be paraphyletic to *Philodendron*. A rooting problem, may be due in part to the low variability and small number of species sampled, could explain the difference observed between the *trnL* regions analysis and our nuclear ITS and ETS analysis.

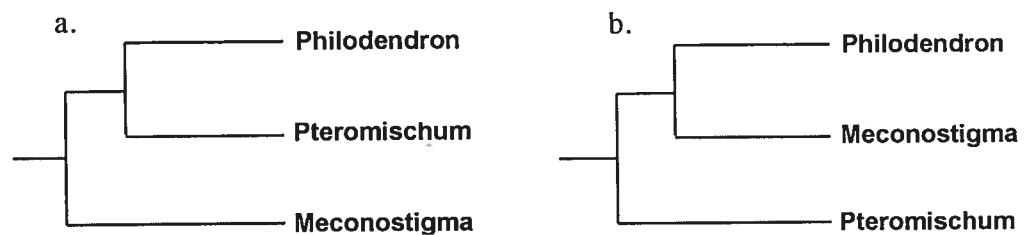


Figure 15: a. Mayo's (1986) hypothesis of relationship; b. hypothesis of relationship according to our results.

The morphological characters surveyed in this study were mainly those used by Mayo (1986) to study the classification of genus *Philodendron*, and diagnostic characters for the sections of subgenus *Philodendron* used by Croat (1997). Both

morphological and molecular data support the three subgenera as monophyletic. The principal morphological characters used to distinguish subgenus *Pteromischum* are the presence of anisophyllous sympodial growth in the adult vegetative shoots, with many leaves per stem article, the absence of cataphylls (or inconspicuous) and leaves that have extensively sheathed petioles and are usually lanceolate to elliptical (Grayum, 1996). Subgenus *Meconostigma* is defined in part by its arborescent stem and its staminodal zone on the spadix equal to or longer than the pistillate zone (Croat, 1997). Finally, subgenus *Philodendron* is represented by small and inconspicuous species but mostly distinguished from other subgenera by a lack of diagnostic characters (Croat, 1997, Grayum, 1996). Those synapomorphic characters are important in taxonomy because they come from a single evolutionary event.

Of the fifteen morphological characters surveyed, two synapomorphies are evident (Figure 12): the length of the spadix middle sterile zone (character 5) and the presence of a sterile zone at the apex of the spadix (character 9), both diagnostic for subgenus *Meconostigma*.

Subgenus *Philodendron*

Even if there is little resolution in the topologies, our results show some agreement between the molecular results and the classification of Croat (1997) (Figure 13).

On Figure 13, clade 1 groups all sampled members of section *Baursia*. The inconspicuous primary lateral veins and lanceolate leaves are the main defining characters for this section all species surveyed in this group have them. For these two

characters, there is respectively one (*P. cannifolium*) and two (*P. cannifolium* and *P. fragrantissimum*) species with the same character state elsewhere in the phylogeny, and all close the *Baursia* clade on the tree (Figure 13).

Clade 2 (Figure 13) groups a majority of species of section *Philodendron*, the largest section of the subgenus and morphologically very diverse. This group is well supported (99% posterior probability value). The section is characterized by species with an axile placentation and many ovules per locule (Croat, 1997). The conflicting species should be revisited especially for their placentation type to determine any possible association with species of clade 2. *Philodendron pinnatifidum*, tentatively placed in section *Polytomium* (Croat, 1997) because of its pinnatifid leaves, groups with species from section *Philodendron* in our analyses, as originally proposed by Engler and Krause (1913). There are some other problematic species. *Philodendron mamei* and *P. sodiroi* are known to be closely related to *P. gloriosum* in section *Calostigma* (Croat, 1997). Our analyses suggest a close association of *P. mamei*, *P. sodiroi* and *P. gloriosum* with typical members of section *Philodendron* such as *P. findens* and *P. ornatum*. However, all problematic species found in this clade have only been sequenced for one of the two nuclear markers. More molecular and morphological data are needed to confirm their positioning in one or the other section.

There is no clear trend in clade 3 (figure 13). Although species from clade 3 look alike morphologically (Table 3), they do not seem to share particular characters among those surveyed. The sections in which they have been placed by previous authors are not known to be particularly close.

Clade (Figure 13) contains almost all and only species from sections *Tritomophyllum* and *Polytomium*. Section *Tritomophyllum* is characterized by trisectd or ternate leaves and 1-2 ovules per locules and section *Polytomium* by pinnatifid or bipinnatifid leaves with lightly terete petioles. *Philodendron grandifolium* with its cordate leaves and round petiole doubtfully belong to the group according to our molecular analyses. Since section *Tritomophyllum* is morphologically similar to subsection *Bulaoana* of section *Calostigma*, it is very difficult, nor impossible to distinguish the two groups (Croat, 1997). This could explain why *P. anisotomum* (section *Tritomophyllum*) with its three-lobded leaves and great resemblance to *P. tripartitum*, is not included in this clade based on the molecular data but with section *Calostigma* species (clade 5). *P. barrosoanum* and *P. hylaceae* have been place by previous taxonomist in either *Calostigma* or *Tritomophyllum*. Our results preclude their assignment to section *Calostigma*.

Clade 5 (Figure 13) is dominated by species of section *Calostigma* (clade 5 on Figure 13). This section is a large group with basal or sub-basal placentation and many ovules per locules (Sakuragui, 2001). Section *Calostigma* and *Philodendron* share many characteristics and there are no clear characters to differentiate between these two sections. The two species from another section that are included in the *Calostigma* clade, *P. simsii* and *P. scandens*, are from section *Philodendron*, so they could have been misplaced by previous taxonomists. However, our results are not strongly supported and more molecular data, along with a morphological revision of these species, are needed to confirm our results.

Conclusion

Although the chloroplast marker was not variable enough to resolve the phylogeny, both ITS and ETS regions were. The analyses of the two ribosomal DNA regions resulted in well resolved and supported topologies. Because the position of the genus *Homalomena* is still ambiguous, both *Philodendron* and *Homalomena* should be revised together to clarify their relationship. The topology of the genus *Philodendron* is mostly congruent with previous classifications based on morphological characters. All three subgenera as defined by morphological characters are monophyletic in our molecular analyses. In subgenus *Philodendron*, the species that are not grouped with members of the same section were generally those that were difficult to place in one section or another using morphological characters and/or species with only one of the two nuclear markers sequenced. Since no revision of the whole genus *Philodendron* has been realized since Engler and Krause (1913), it would be interesting to have a global vision of the genus. Until this work is done, we know that the morphological characters used as diagnostic for the three subgenera and for the sections in subgenus *Philodendron* are not infallible, even though useful. Investigation of more molecular markers would help to better resolve relationships between the genera *Philodendron* and *Homalomena*, and among species of subgenus *Philodendron*.

Retour sur l'étude

Le premier objectif de l'étude était d'éclaircir la relation entre les genres *Philodendron* et *Homalomena*. La relation entre ces deux genres n'est pas celle que laissait entrevoir la phylogénie de Barabé et al. (2002). Leur étude suggérait un regroupement de *Homalomena* avec le sous-genre *Meconostigma*, que Mayo (1986) avait défini comme sous-genre « primitif ». Nous nous attendions donc à ce que les espèces de *Homalomena* soient associées à des espèces du sous-genre *Meconostigma*. Notre phylogénie issue des deux marqueurs nucléaires démontre une relation particulièrement proche entre le sous-genre *Pteromischum* et les espèces américaines de *Homalomena*. Les différents résultats obtenus avec l'ADN nucléaire dans les deux types d'analyses effectuées (maximum de parcimonie et bayésien) ne nous permettent pas d'affirmer si *Philodendron* est monophylétique ou paraphylétique. L'ADN chloroplastique n'a pas permis non plus de clarifier la relation entre les deux genres à cause du manque de variabilité de la région choisie. L'utilisation de la région chloroplastique *trnL-F* dans l'étude de Barabé et al. (2002) et dans celle de Tam et al. (2004) n'a pas pu résoudre les relations taxonomiques entre les deux genres étudiés à cause, encore une fois, du manque de variabilité de la région chloroplastique choisie. Il est donc difficile de comparer en profondeur les résultats de ces études avec les nôtres.

Le second objectif de cette étude était de tester le monophylétisme et les relations entre les trois sous-genres de *Philodendron* tels que décrits dans les classifications parues. Selon nos résultats, les trois sous-genres sont monophylétiques. Les relations entre les sous-genres ne correspondent cependant pas à ce que Mayo

avait prédit, ni à ce que l'étude de Barabé et al. (2002) laissait entrevoir (figure 15). Tel que mentionné plus haut, *Meconostigma* n'est pas le sous-genre ancestral selon nos analyses ; contrairement à l'hypothèse de Mayo, il serait plutôt groupe-frère du sous-genre *Philodendron*. Le sous-genre *Pteromischum* serait le groupe-frère des deux autres réunis. Dans l'étude de Barabé et al. (2002), c'est une espèce du sous-genre *Philodendron* qui se trouvait sœur du reste du groupe *Philodendron/Homalomena*, et le sous-genre *Meconostigma* semblait occuper une position terminale avec les espèces de *Homalomena*. Les relations trouvées dans l'étude de Barabé et al. (2002) ne sont toutefois pas contradictoires avec les résultats issus de l'analyse des deux marqueurs nucléaires ITS et ETS. Un problème d'échantillonnage taxonomique pourrait expliquer la différence entre les résultats de ces deux études.

Avec les deux marqueurs nucléaires, l'enracinement avec *H. cochinchinensis*, à partir d'un jeu de données restreint, est aussi appuyé par le fait que les branches les plus longues se trouvent à la base de la topologie, ce qui n'est pas le cas en forçant l'arbre à adopter la topologie trouvée par Barabé et al. (2002). Il serait donc intéressant de revoir les résultats de l'étude de 2002, et de vérifier la position des branches les plus longues. La faible variabilité du marqueur *trnL* pourrait aussi être responsable d'une partie de la différence entre nos résultats et ceux de 2002. L'ajout d'un autre marqueur chloroplastique nous permettrait de mieux comprendre la différence entre les topologies issues de *trnL* et de la combinaison de ITS et ETS. Notre étude ne vient donc pas appuyer ni l'hypothèse de Mayo (1986), qui plaçait *Meconostigma* à la base des *Philodendron* ni celle découlant de l'étude de

Barabé (2002) qui suggère l'inclusion des *Homalomena* dans le genre *Philodendron*, mais en formule plutôt deux autres.

Le troisième objectif était d'étudier les relations entre les espèces à l'intérieur du sous-genre *Philodendron* et de comparer nos résultats avec les sections établies à partir des caractères morphologiques. Les groupes retrouvés à l'intérieur du sous-genre *Philodendron* dans nos analyses correspondent globalement aux sections telles que définies par Croat (1997). Malgré l'absence de révision complète du genre *Philodendron*, peu de discordance entre les données moléculaires et morphologiques ont été observées. Les espèces discordantes sont soit des espèces qui avaient récemment changé de section et qui retournent à leur groupe d'origine, soit des espèces classées dans des sections très proches morphologiquement de leur groupe d'appartenance moléculaire. Cette observation est relativement surprenante. Nous nous attendions à un plus grand taux d'erreur dans l'assignation des espèces à une section. Non que nous remettions en doute le sérieux des études taxonomiques précédentes, mais il ne faut pas oublier que le genre *Philodendron* compte probablement plus de 700 espèces, toutes distribuées en Amérique Centrale et du Sud, majoritairement dans les mêmes habitats : les forêts tropicales pluvieuses. Il est donc normal de supposer un grand nombre d'événements d'évolution parallèle résultant en de nombreux caractères morphologiques homoplasiques.

Nous avons tenté d'inclure un gène ou une région chloroplastique à notre étude afin de comparer l'histoire évolutive de ce génome au génome nucléaire. Malgré l'exploration de neuf régions du génome chloroplastique, aucune phylogénie bien résolue, issue de marqueurs chloroplastiques, n'a pu être établie. Par ailleurs, la

comparaison des clades issus des données chloroplastiques et nucléaires nous aurait permis de détecter des hybrides potentiels grâce au mode de transmission unidirectionnel de l'ADN chloroplastique.

Nous avons tout de même tenté de détecter les hybrides parmi les espèces étudiées en clonant toutes les espèces avec des séquences polymorphiques pour l'ITS et l'ETS. Les analyses réalisées avec les résultats du clonage effectué groupaient les clones d'une même espèce (jusqu'à cinq) en un clade, la majorité du temps. Là où les clones d'une espèce n'étaient pas groupés, les différents clones se groupaient avec des espèces proches morphologiquement et dans le jeu de données complémentaires, indiquant peut-être de l'hybridation entre espèces proches. Puisque seulement une espèce était potentiellement hybride dans notre sélection, nous n'avons pas inclus les différents allèles afin d'alléger la compréhension des résultats.

Cette étude ne répond cependant pas à toutes les questions. Est-ce que *Philodendron* est mono ou para phylétique? Qu'est-ce qui explique la radiation rapide d'une partie des espèces du sous-genre *Philodendron*? Est-ce que les résultats seraient les mêmes en utilisant de l'ADN chloroplastique? Ce travail constitue néanmoins une base sur laquelle les taxonomistes voulant s'attaquer à l'énorme et complexe groupe des *Philodendron/Homalomena*, pourront s'appuyer.

Bibliographie

- Barabé, D. (1982). "Vascularisation de la fleur de *Symplocarpus foetidus* (Araceae)." Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique **60**(8): 1536-1544.
- Barabé, D. (1994). "Development et phyllotaxie de l'inflorescence du *Symplocarpus foetidus* (Araceae)." Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique **72**(5): 715-725.
- Barabé, D., A. Bruneau, et al. (2002). "The correlation between development of atypical bisexual flowers and phylogeny in the Aroideae (Araceae)." Plant Systematics and Evolution **232**(1-2): 1-19.
- Bogner, J. (1987). "Morphological variation in aroids." Aroideana **10**(2): 4-16.
- Bogner, J., Nicolson, D.H., (1991). "A revised classification of Araceae with dichotomous keys." Willdenowia **21**: 35-50.
- Bunting, G. S. (1964). "Studies in Araceae." Annals of the Missouri Botanical Garden **50**: 23-28.
- Bunting, G. S. (1989). "Notes on Araceae." Annals of the Missouri Botanical Garden **76**(3): 917-919.
- Cotias-de-Oliveira, A. L. P., Guedes, M. L. S. (1999). "Chromosome numbers for *Anthurium* and *Philodendron* spp. (Araceae) occurring in Bahia, Brazil." Genetics and Molecular Biology **22**(2): 237-242.
- Croat, T. B. (1981). "A revision of *Syngonium* (Araceae)." Annals of the Missouri Botanical Garden **68**(4): 565-651.
- Croat, T. B. (1985). "Collecting and preparing specimens of Araceae." Annals of the Missouri Botanical Garden **72**(2): 252-258.
- Croat, T. B. (1986). "A revision of the genus *Anthurium* (Araceae) of Mexico and Central America. Part II: Panama." Monographs Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. **14**: 1-204.
- Croat, T. B. (1991). "A revision of *Anthurium* Section *Pachyneurium* (Araceae)." Annals of the Missouri Botanical Garden **78**(3): 539-851.

- Croat, T. B. (1997). "A revision of *Philodendron* subgenus *Philodendron* (Araceae) for Mexico and Central America." Annals of the Missouri Botanical Garden **84**: 311-704.
- Croat, T. B. (1998). "History and current status of systematic research with Araceae." Aroideana **21**: 26-145.
- Croat, T. B. (2004). "Revision of *Dieffenbachia* (Araceae) of Mexico, Central America, and the West Indies." Annals of the Missouri Botanical Garden **91**(4): 668-772.
- Croat, T. B., Grayum, M.H., (1994). "*Philodendron* Subgenus *Pteromischum* (Araceae) from Saül, French Guyana." Novon **4**: 211-219.
- Doyle, J. J., Doyle, J.L., (1987). "A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue." Phytochemical bulletin **19**: 11-15.
- Engler, A., Krause K. (1920). Additamentum ad Araceas-Philodendroideas, Araceae-Colocasioideae. Das Pflanzenreich. **71**: 3-132.
- French, J. C., Chung, M, Hur, Y., (1995). Chloroplast DNA phylogeny of the Ariflorae. Monocotyledons: systematics and evolution 1. P. J. Rudall, Cribb, P.J., Cutler, D.F., Humphries, C.J., Kew, Royal Botanical Garden: 255-275.
- Gonçalves, E. G. (2002). "New species and changing concepts of *Philodendron* subgenus *Meconostigma* (Araceae)." Aroideana **25**: 3-15.
- Gosh, P., Mukherjee, S., Sharma, A.K., (2001). "Cytophotometric estimation of in situ DNA content in several species of Araceae." Cytobios **105**: 177-183.
- Grayum, M. H. (1984). Palynology and phylogeny of the Araceae. Amherst, Univ. Massachusetts: 852.
- Grayum, M. H. (1990). "Evolution and phylogeny of the Araceae." Annals of the Missouri Botanical Garden **77**(4): 628-697.
- Grayum, M. H. (1991). "Systematic embryology of the Araceae." Botanical Review **57**(3): 167-203.
- Grayum, M. H. (1996). "Revision of *Philodendron* subgenus *Pteromischum* (Araceae) for Pacific and Caribbean tropical America." Systematic Botany monograph **47**: 1-233.

- Grob, G. B. J., B. Gravendeel, et al. (2002). "Phylogeny of the tribe Thomsonieae (Araceae) based on chloroplast matK and trnL intron sequences." Systematic Botany 27(3): 453-467.
- Hegnauer, R. (1963). Araceae. Chemotaxonomie der Pflanzen 2. Birkhäuser. Basel: 73-99.
- Hegnauer, R. (1987). "Phytochemistry and chemotaxonomy of the Araceae." Aroideana 10(2): 17-19.
- Huelsenbeck, J. P., Ronquist, F.R., (2003). "MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models." Bioinformatics 19: 1572-1574.
- Jung, Y. H., M. Kim, et al. (2004). "Genetic variation of the plastid trnL-trnF region in *Arisaema robustum* (Araceae) using single stranded conformation polymorphism analysis." Korean Journal of Genetics 26(2): 179-184.
- Keating, R. C. (2003). "Leaf anatomical characters and their value in understanding morphoclines in the Araceae." The Botanical Review 68(4): 510-523.
- Maddison, D. R., Maddison, W.P., (1992). MacClade: analysis of phylogeny and character evolution, Sunderland: Sinauer Association Inc.
- Mayo, S. J. (1986). Systematics of *Philodendron* Schott (Araceae) with special reference to inflorescence characters. Reading, University of Reading: 972.
- Mayo, S. J. (1988). "Aspectos da evolução e da geografia do genero *Philodendron* Schott (Araceae)." Acta Bot. Brasil 1(2): 27-40.
- Mayo, S. J. (1989). "Observations of gynoecial structure in *Philodendron* (Araceae)." Botanical Journal of the Linnean Society 100(2): 139-172.
- Mayo, S. J. (1990a). "History and infrageneric nomenclature of *Philodendron* (Araceae)." Kew Bulletin 45(1): 37-71.
- Mayo, S. J. (1991). "History and infrageneric nomenclature of *Philodendron* (Araceae)." Kew Bulletin 45(1): 37-71.
- Mayo, S. J., Bogner, J., Boce, B. C., (1997). The genera of Araceae. Kew, Kew Royal Botanical Garden.
- Nicolson, D. H. (1960). "A brief review of the classification in the Araceae." Baileya 8: 62-67.

- Nicolson, D. H. (1983). "Translation of Engler's classification of Araceae with updating." Aroideana **5**: 67-88.
- Nicolson, D. H. (1988). "History of Aroid systematics." Aroideana **10**(4): 23-30.
- Nixon, K. C. (2002). WinClada. Ithaca, New York, USA
- Petersen, G. (1989). "Cytology and systematics of Araceae." Nordic Journal of Botany **9**(2): 119-166.
- Petersen, G. (1993). "New chromosome number in Araceae." Willdenowia **23**: 239-244.
- Philipps, N. S., C. M., Morden C. W., (2001). "An effective DNA extraction protocol for brown algae." Phycological Reserch **49**: 97-102.
- Posada, D., Crandall, K.A., (1998). "Modeltest: Testing the model of DNA substitution." Bioinformatics **14**: 917-918.
- Prime, C. T. (1960). Lords and ladies. London, Collins New Naturalist.
- Rajyalaxmi, B., Kiran, M. K., Radhakrishnaiah, M., (1992). "Phytochemical profile of *Philodendron* (Araceae)." Feedes Repertorium **103**(7-8): 551-553.
- Rambaut, A. (1996). Se-AL sequence alignment editor, Oxford: Department of zoology, University of Oxford.
- Ray, T. S. (1990). "Metamorphosis in the Araceae." American Journal of Botany **77**(12): 1599-1609.
- Sakuragui, C. M. (2001). "Biogeografia de *Philodendron* seçcao *Calostigma* (Schott) Pfeiffer (Araceae) no Brasil." Maringa **23**(2): 561-569.
- Schott, H. W. (1832). Araceae. Meletemata Botanica. Vienna, Gerold: 16-22.
- Starr J.R. Harris S.A. Simpson D.A. (2003). "Potential of the 5' and 3' ends of the intergenic spacer (IGS) of rDNA in the cyperaceae: new sequences for lower-level phylogenies in sedges with an exampl from uncinia pers." International Journal of Plant Sciences. **162**(2): 213-227.
- Stevens, P. F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. **2005**.
- Swofford, D. L. (2002). PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), Sunderland: Siauner Associates.

- Tam, S. M., P. C. Boyce, et al. (2004). "Intergeneric and infrafamilial phylogeny of subfamily Monsteroideae (Araceae) revealed by chloroplast trnL-F sequences." American Journal of Botany **91**(3): 490-498.
- Thompson, J. D., Gibson, T.J., Plewniak, F., Jeanmougin, F., Higgins, D.JG., (1997). "The Clustal X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools." Nucleic Acids Research **25**: 4876-4882.
- Weller, S. G., Sakai, A.K., (1999). "Using phylogenetic approaches for the analysis of plant breeding system evolution." Annual Review of Ecology and Systematic **30**: 167-199.
- White, T. J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J.W., (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. PCR protocols, a guide to methods and applications. G. D. Innis MA, Sninsky JJ, White TJ. San Diego, Academic Press: 315-322.

Annexe 1

Diversité morphologique et forme des feuilles de *Philodendron* (longueur de la feuille entre parenthèses)



Type : lancéolé (~ 20 cm)
Philodendron lindenii



Type : palmatiséqué (~40 cm)
Philodendron goeldii



Type : pinnatifide (~100 cm)
Philodendron radiatum



Type : trilobé (~40 cm)
Philodendron distantilobum



Type : terné (~25 cm)
Philodendron tripartitum



Type : cordé (~ 120 cm)
Philodendron melanochrysum

Annexe 2

Exemple de l'étendu de la variation de taille des inflorescences de *Philodendron*



a.



b.

Diversité relative de taille des inflorescences à l'intérieur d'une espèce et entre espèces. **a.** *Philodendron glaziovii* **b.** *Philodendron bipinnatifidum*. Papier quadrillé au 0,5 cm.

Annexe 3

Exemple de diversité des inflorescences chez *Philodendron*

Diversité morphologique au niveau de l'inflorescence des *Philodendron*;

- a. *Philodendron microstictum*; production de résine par le spadice, constriction moyenne de la spathe (~ 20 cm)
- b. *Philodendron erubescens* ; pas de production de résine, faible constriction de la spathe (~ 15 cm)

Philodendron distantilobum; pas de production de résine, constriction moyenne de la spathe, glande sécrétrice de nectar extrafloral (à droite sur la spathe) (~ 10 cm)