

ANA LUIZA ANDRADE CÔRTEZ

**Sistemática e biogeografia da linhagem *Tetramerium*
(Acanthaceae) na América do Sul**



FEIRA DE SANTANA – BAHIA

2013



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

Sistemática e biogeografia da linhagem *Tetramerium* (Acanthaceae) na América do Sul

Ana Luiza Andrade Côrtes

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Estadual de Feira de Santana como parte dos requisitos para a obtenção do título de *Doutor em Botânica*.

ORIENTADOR: PROF. DR. ALESSANDRO RAPINI (UEFS)

CO-ORIENTADOR: DR. THOMAS F. DANIEL (CAS)

FEIRA DE SANTANA – BA

2013

Ficha catalográfica

Banca Examinadora

Dra. Cíntia Kameyama

Instituto Jardim Botânico de São Paulo- IBT

Prof. Dr. Pedro Fiaschi

Universidade Federal de Santa Catarina-UFSC

Prof. Dr. Cássio Van den Berg

Universidade Estadual de Feira de Santana-UEFS

Prof. Dr. Luciano Paganucci de Queiroz

Universidade Estadual de Feira de Santana-UEFS

Prof. Dr. Alessandro Rapini

Orientador e Presidente da Banca

Feira de Santana – BA

2013

Aos meus pais, irmãos e ao meu
amor com muito carinho dedico.

O segredo é não correr atrás das borboletas... É cuidar do jardim para que elas venham até você. (*Mario*

Quintana)

AGRADECIMENTOS

Este trabalho não se resume somente aos artigos aqui escritos. Ele foi parte grande de quatro anos da minha vida que agora está terminando para um novo ciclo começar. Ele me ofereceu conhecimento e amadurecimento profissional, me deu relacionamentos valiosos, um casamento maravilhoso, mais alegrias que tristezas, muitas viagens para lugares que não teria passado se não fosse para coletar “aquela espécie”, percebi o quanto é ruim estar distante das pessoas que amo, confirmei que só aprendo com muito esforço e aprendi que não sou perfeita e que sempre precisarei de alguém ao meu lado para me ajudar. Agradeço,

A Deus, que fez infinitamente mais o que pedi, que pensei ou imaginei. Tornou pra mim momentos impossíveis em possíveis. Obrigada porque tudo isso não valeria a pena se não estivesse andado ao meu lado e por ter me feito percebê-lo em todo tempo.

Ao Ricardo, amor da minha vida. Sua presença foi essencial para meu desempenho e conclusão desse trabalho. Obrigada por ser tão cuidadoso, protetor, companheiro, por ter suportado as distâncias e ter sempre dado um jeito de estar perto.

À minha mãe e pai pelo amor e cuidado incondicional. Agradeço todas as preocupações, orações e pela presença quando precisei. Obrigada por terem me acompanhado durante as coletas no Peru, Bolívia e Goiás, teria sido difícil sem a companhia e proteção de vocês.

Ao Nando, irmão querido, mesmo longe você foi muito presente. Agradeço sua amizade, carinho e apoio durante as coletas em Manaus.

À minha linda irmã, apesar da sua ausência nesses anos, você nunca deixou de ser essencial na minha vida. Você é parte do que sou hoje.

Ao Paulo Roberto e Marly pelo cuidado e apoio como se eu fosse uma filha.

À minha Igreja pelo apoio, orações, alegrias, festas, tudo ficou mais fácil com a presença semanal de vocês.

À querida família que me recebeu em São Francisco, principalmente a Lois e Jim que sem

medida me receberam em suas vidas. Vocês tornaram meus dias em São Francisco cheios de alegrias e verdadeiramente me senti em casa. Nunca me esquecerei de vocês por mais que pareça distante.

À Marla Ibrahim e Aline Mota, amigas e madrinhas. Vocês conquistaram meu coração, tornaram leve o duro trabalho, divertida a tristeza e perto as distâncias. A companhia de vocês foi essencial para eu chegar até aqui.

À Tutti, querida amiga, agradeço sua companhia e o compartilhar de vida. Aprendi muito com você.

À querida Paty Luz, você foi amiga e professora. Mesmo com falta de tempo, você sempre arrumou um tempinho para me ajudar. Admiro muito você.

À Maria Cristina, agradeço por me ensinar tanto no laboratório.

Ao Alessandro Rapini, você foi o melhor orientador que eu poderia ter. Apesar de mostrar-se impaciente e nervoso muitas vezes, foi incrivelmente paciente e cuidadoso com minhas distrações, falhas e falta de prazos. Agradeço por ter me iniciado no mundo da sistemática, pelo seu incentivo, conselhos, oportunidades e confiança. Obrigada pela oportunidade de ter trabalhado com você durante esses anos.

Ao meu co-orientador, Thomas Daniel, agradeço por ter sido tão gentil e atencioso durante a minha visita ao CAS.

À Ana Maria Giulietti por ter acreditado sem mesmo me conhecer e ter me dado o prazer de trabalhar com as Acantáceas.

Aos professores, Luciano Paganucci e Cássio van den Berg, agradeço pela atenção, discussões e conselhos. E ainda, Cássio, obrigada por sempre disponibilizar os computadores para minhas análises. Admiro vocês.

Aos professores Flávio e Efigênia, obrigada por serem tão atenciosos com aqueles que nem são seus.

À Cíntia Kameyama pelo apoio nas coletas de São Paulo e visitas aos herbários e sempre estar disponível para ajudar com as Acanthaceae.

Ao pessoal do Laboratório de Sistemática Molecular de Plantas (LAMOL), Ricardo, Jonildison, Maria Cristina, Paulo Ricardo, Tarciso, Ariane, Christian, Marlon, Paty Luz, Uiara, Aline, Marla, Jefferson, Domingos, Ana Luisa, Fabrício, Tutti, Anderson, Élvia, Priscila, Adelina, Claudinha, Floriano, Laura, Marianna...agradeço a companhia, o apoio e ajuda com extrações, PCRs, sequenciamentos, kit de extração “doador”.

Ao pessoal do herbário (HUEFS), Zezé, Téo, Elaine, Silvinha por todo apoio e paciência. A Adriana e Gardênia pela atenção nos assuntos acadêmicos.

Aos amigos do herbário, Michela, Juliana, Eloina, Luiza, obrigada pela companhia, conversas, risadas...

Ao grupo de discussão e irmãos, Fábio, Hibert, Cássia, Lara, Paty Luz, Lamarck, Gabriela, Uiara e Bernarda foi muito bom conviver com vocês.

Aos amigos de coleta, Marla, Aline, Tutti, Anderson e Fabrício, obrigada por terem me acompanhado nas estradas, trilhas e aventuras. Foi muito bom viajar com cada um de vocês.

Aos amigos, Marcelo Moro, Milena, Dani Carneiro e Tânia, obrigada pela companhia de vocês durante minha visita ao Kew.

Ao Mário Percy Nuñez, agradeço o apoio no campo durante a viagem no Peru, sem você não teria alcançado meus objetivos naquele lugar. Ainda, ao professor Alejandro pelo carinho durante minha visita a Cusco.

Ao pessoal do Pilates, obrigada pelos momentos divertidos, “alongamento” e fortalecimento.

Ao pessoal do CAS pela atenção e apoio. Obrigada por compreenderem as minhas falhas no idioma.

Aos curadores dos herbários pela atenção durante as visitas, doação e empréstimos de materiais.

Ao programa de Pós Graduação em Botânica da UEFS que possibilitou a realização da tese.

À FAPESB pela concessão da bolsa de doutorado inicialmente e ainda por financiar parte da pesquisa através do projeto PRONEX.

À CAPES pela concessão da bolsa de doutorado, bolsa doutorado sanduíche – PDSE que possibilitou o estágio de quatro meses no exterior e visitas aos herbários estrangeiros. Ainda pelo financiamento do projeto REFLORA que apoiou minha visita ao herbário K e financiamento do PNADB.

Ao CNPq pelo financiamento também do projeto REFLORA.

A todos que de alguma forma contribuíram para a realização desse trabalho. Obrigada!!

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS

RESUMO

ABSTRACT

INTRODUÇÃO GERAL	15
Referências Bibliográficas	20
CAPÍTULO 1. A linhagem <i>Tetramerium</i> (Acanthaceae) sustenta uma diagonal seca no Neogeno, não um Arco Pleistocênico	24
Resumo	26
Introdução	27
A linhagem <i>Tetramerium</i>	29
Material e métodos.....	30
Amostragem	30
Dados Moleculares.....	31
Sequenciamento e alinhamento.....	32
Análises filogenéticas.....	32
Datação.....	33
Reconstrução da distribuição ancestral	34
Resultados.....	35
Análises filogenéticas.....	35
Datação.....	41
Reconstrução da distribuição ancestral	41
Discussão	45
Diversificação recente e incongruências	45
Relações filogenéticas dos gêneros sul-americanos.....	46
Relações biogeográficas.....	47
Istmo do Panamá.....	47
Florestas secas.....	48
Florestas úmidas.....	49
Implicações taxonômicas	50
Clado <i>Schaueria</i>	50
Clado <i>Pachystachys</i>	51
Clado <i>Thyrsacanthus</i>	51

Considerações finais.....	52
Agradecimentos	54
Referências.....	54
Material Suplementar.....	65
Apêndice	73
CAPÍTULO 2. Recircumscription and two new species of <i>Pachystachys</i> (<i>Tetramerium</i> lineage: Justiceae: Acanthaceae)	78
Abstract.....	79
Introduction.....	80
Taxonomic treatment	82
Key to the species of <i>Pachystachys</i>	90
Acknowledgements.....	91
References.....	92
CAPÍTULO 3. Taxonomic revision of <i>Schaueria</i> (Acanthaceae)	96
Abstract.....	97
Introduction.....	98
Material and methods.....	100
Results.....	101
Taxonomic treatment	108
Key to the species of <i>Schaueria</i>	110
Acknowledgements.....	150
References.....	151
CAPÍTULO 4. South American species of the <i>Tetramerium</i> lineage (Acanthaceae) – Rapid Color Guide (Field Museum)	158
CONSIDERAÇÕES FINAIS	163

Resumo

Os gêneros *Schaueria*, *Streblacanthus*, *Pachystachys* e *Thyrsacanthus* representam 25% da linhagem *Tetramerium* (Acanthaceae: Justicieae), contando atualmente com cerca de 40 espécies, distribuídas principalmente em zonas úmidas e secas da América do Sul. São plantas herbáceas ou arbustivas, com brácteas largas ou filiformes e morfologia floral diversa, revelando adaptações a diferentes polinizadores. Estudos sistemáticos no grupo são poucos, e o único estudo filogenético (Daniel *et al.* 2008) incluiu apenas 10% das espécies, não resolvendo os limites genéricos na linhagem. A biogeografia da linhagem neotropical de *Tetramerium* é bastante complexa, estruturada em três biomas: Floresta Amazônica, Floresta Atlântica e Floresta Sazonalmente Seca. Ainda assim, não existem investigações sobre sua diversificação. Utilizando métodos filogenéticos e biogeográficos baseados em dados moleculares plastidiais (*trnL-F*, *trnT-L*, *trnS-G*, *rps16*) e nucleares (ITS), nós complementamos e avaliamos a hipótese filogenética prévia, datamos e reconstruímos a área ancestral da linhagem *Tetramerium*, focando particularmente nos gêneros da América do Sul. As análises mostraram três clados bem definidos e a necessidade de uma nova circunscrição para os gêneros: 1- *Schaueria* (excluindo *S. azaleiflora*, *S. hirsuta*, *S. humuliflora*, *S. malifolia* e *S. parviflora*) incluindo três novas espécies e *Justicia paranaensis*; 2- *Pachystachys* englobando três espécies de *Streblacanthus* (exceto *Streblacanthus monospermus*), *Schaueria azaleiflora* e duas novas espécies; e 3- *Thyrsacanthus* compreendendo também *Carlowrightia sulcata*, *Justicia angustissima* e *Schaueria humuliflora*, e mais um clado mexicano (*Justicia zopilotensis*, *J. gonzalezii*, *Mirandea hyssopus* e *Yeatesia mabryi*). A linhagem originou-se no Velho Mundo e dispersou para o Neotrópico entre o Mioceno e o Plioceno, alcançando América do Norte, Central e Amazônia. Entre o final do Mioceno e o início do Pleistoceno, a linhagem de florestas secas se expandiu e, concomitantemente, as linhagens de florestas úmidas se retraíram, sustentando a ideia de uma diagonal seca neste período. A vicariância entre os blocos de florestas secas no sudoeste da América do Sul e da Caatinga no nordeste do Brasil, no entanto, indica uma fragmentação dessa formação pelo menos no Pleistoceno Inferior, bem antes da Última Máxima Glacial, como proposto pela hipótese do Arco do Pleistoceno. Com base nos resultados filogenéticos, nós apresentamos uma revisão taxonômica do gênero *Schaueria* – incluindo chaves de identificação, descrições, ilustrações, comentários, mapas de distribuição e estudo de microscopia de varredura de grãos de pólen e de sementes – e propomos uma recircunscrição para o gênero *Pachystachys*. Finalmente, é apresentado um guia de fotos coloridas para as espécies sul-americanas da linhagem *Tetramerium*.

Palavras-chaves: Arco do Pleistoceno, Florestas Sazonalmente Secas, Florestas Tropicais Úmidas, *Pachystachys*, *Schaueria*, *Thyrsacanthus*.

Abstract

The genera *Schaueria*, *Streblacanthus*, *Pachystachys* and *Thyrsacanthus* represent 25% of the *Tetramerium* lineage (Acanthaceae: Justicieae), currently with about 40 species, distributed mainly in wetlands and drylands in South America. They are herbaceous or shrubs, with large or filiform bracts and diverse floral morphology, revealing adaptations to different pollinators. Systematic studies in the group are scarce, and the only phylogenetic study (Daniel *et al.* 2008) included only 10% of the species, not solving the generic limits within the lineage. The biogeography of Neotropical *Tetramerium* lineage is quite complex, structured in three biomes: the Amazon Forest, the Atlantic Forest and Seasonally Dry Forest. Still, there are no investigations on its diversification. Using phylogenetic and biogeographic methods based on plastid (*trnL-F*, *trnT-L*, *trnS-G* and *rps16*) and nuclear (ITS) data, we complemented and assessed the previous phylogenetic hypothesis, time-calibrated the phylogeny and reconstructed the ancestral area of *Tetramerium* lineage, focusing particularly on the South American genera. The analysis showed three well-defined clades and the need for a new circumscription for the genera: 1- *Schaueria*, (excluding *S. azaleiflora*, *S. hirsuta*, *S. humuliflora*, *S. malifolia* and *S. parviflora*) including three new species and *Justicia paranaensis*; 2- *Pachystachys*, encompassing three species of *Streblacanthus* (except *Streblacanthus monospermus*) *Schaueria azaleiflora* and two new species; and 3- *Thyrsacanthus*, comprising also *Carlowrightia sulcata*, *Justicia angustissima* and *Schaueria humuliflora*, and another Mexican clade (*Justicia zopilotensis*, *J. gonzalezii*, *Mirandea hyssopus* and *Yeatesia mabryi*). The lineage originated in the Old World and dispersed to the Neotropics between the Miocene and Pliocene, reaching North America, Central America and Amazon. Between the late Miocene and early Pleistocene, the dry forests lineage expanded and, concomitantly, the rainforests lineage retracted, supporting the idea of a South American dry vegetation belt during this period. The vicariance between blocks of dry forests in southwestern South America and the Caatinga in northeastern Brazil, however, indicates a fragmentation of this vegetation at least in the Lower Pleistocene, well before the Last Glacial Maxima as proposed by the Pleistocene Arc hypothesis. Based on the phylogenetic results, we present a taxonomic revision of the genus *Schaueria*—including identification keys, descriptions, illustrations, comments, distribution maps and a study of pollen grains and seeds under scanning electron microscopy – and propose a new circumscription for the genus *Pachystachys*. Finally, we present a color guide of photos for South American species of *Tetramerium* lineage.

Keywords: Pleistocene Arc, Seasonally Dry Forests, Tropical Rain Forests, *Pachystachys*, *Schaueria*, *Thyrsacanthus*.

Introdução Geral

Acanthaceae Juss. compreende cerca de 200 gêneros e 3.500 espécies (Scotland & Vollesen 2000). Possui distribuição pantropical, com centros de diversidade na região da Indo-Malásia, África (incluindo Madagascar), Brasil, Andes, América Central e México (Wasshausen 2004). No Brasil, a família é representada por 41 gêneros, destacando-se *Justicia* L., *Ruellia* L. e *Aphelandra* R.Br., e 437 espécies (Profice *et al.* 2013). Inclui várias espécies de valor ornamental, como *Thunbergia alata* Bojer *ex* Sims, *Justicia brandegeana* Wassh. & L.B.Sm., *Pachystachys lutea* Nees e *Hypoestes phyllostachya* Baker (Scotland *et al.* 1995).

A família é composta principalmente por ervas e arbustos com folhas geralmente decussadas, em muitos casos com cristólitos (concreção de carbonato de cálcio), inflorescências com brácteas folhosas, comumente vistosas, flores gamopétalas com 2 ou 4 estames, geralmente biloculares, e frutos, na maioria das vezes, uma cápsula loculicida com deiscência explosiva e poucas sementes, em geral, achatadas e sem endosperma, sustentadas por um retináculo (estrutura ejetora derivada do funículo) (Judd *et al.* 2009).

A monografia de Nees (1847a, *Flora Brasiliensis*) ainda é a principal obra abordando as espécies brasileiras. Trabalhos taxonômicos recentes envolvendo espécies brasileiras são escassos: *Aphelandra* (Wasshausen 1975), *Pachystachys* Nees (Wasshausen 1986), *Mendoncia* Vell. *ex* Vand. (Profice 1988), *Streblacanthus* Kuntze (Smick 2004), *Staurogyne* Wall (Braz 2005), *Lepidagathis* Willd. (Kameyama 2008), *Herpetacanthus* Nees *ex* Moric. (Indriunas 2011); a maioria dos trabalhos é relativa a floras regionais (Wasshausen & Smith 1969, Harvey & Wasshausen 1995, Kameyama 1995, 2003, 2006, Profice 1996, 1997a, Braz *et al.* 2002, Vilar 2009, Côrtes & Rapini 2013) ou a divulgação de novas espécies e combinações nomenclatórias (e.g. Vellozo 1829, Rizzini 1951, 1954, Wasshausen 1989, Profice & Wasshausen 1993, Profice 1997b, Braz & Monteiro 2006, Kameyama, 2008, Profice 2010, Côrtes & Rapini 2010, Côrtes *et al.* 2010, Côrtes & Rapini 2011, Indriunas & Kameyama 2012).

Tradicionalmente, Acanthaceae era dividida em quatro subfamílias (e.g., Lindau, 1895): Mendoncioideae, Thunbergioideae, Nelsonioideae e Acanthoideae. Scotland e Vollesen (2000), reunindo dados moleculares (Hédren *et al.* 1995, Scotland *et al.* 1995, McDade & Moody 1999, McDade *et al.* 2000ab), morfológicos, palinológicos e citogenéticos, propuseram uma nova classificação, consolidando as subfamílias

Nelsonioideae, Thunbergioideae (englobando *Mendoncia*) e Acanthoideae; mais recentemente, estudos

moleculares incluíram *Avicennia* L. próxima a Thunbergioideae (Schwarzbach & McDade 2002, McDade *et al.* 2008). Scotland & Vollesen (2000) dividiram Acanthoideae em duas tribos: Acantheae e Ruellieae, sendo esta última dividida em quatro subtribos, Ruelliinae, Justiciinae, Andrographiinae e Barleriinae.

Justiciinae (Justicieae *sensu* Bremekamp 1965) compreende cerca de 2.000 espécies e apresenta ampla distribuição, ocorrendo praticamente no mundo todo. Análises filogenéticas sustentam o monofiletismo da tribo (McDade *et al.* 2000b, 2008), tendo como sinapomorfia o grão de pólen tricolporado hexapseudocolpado (McDade *et al.* 2000b), e evidenciaram cinco linhagens principais no grupo. A linhagem *Tetramerium* (*sensu* Daniel *et al.* 2008) inclui 23 gêneros e 168 espécies, distribuídas na África, Ásia, Madagascar e, principalmente, na região neotropical. Morfologicamente, a linhagem é caracterizada pela presença de dois estames enenhum estaminódio, anteras com tecas desiguais ou paralelas, sem apêndices, e pelo pólen tricolporado hexapseudocolpado, com exina das regiões interaperturais reticulada, características simplesiomórficas no grupo. Ela apresenta uma heterogeneidade floral associada a distintos polinizadores o que contribuiu para o estabelecimento de muitos gêneros (Daniel *et al.* 2008).

A análise molecular da linhagem *Tetramerium* reconheceu inicialmente cerca de 10 cladogramas (Daniel *et al.* 2008). Os primeiros ramos a divergirem consistem de espécies do Velho Mundo, seguindo um grande clado Neotropical com a maioria das suas espécies distribuídas no sul da América do Norte e norte da América Central, com apenas um clado praticamente restrito à América do Sul. A linhagem ocorre amplamente em habitat árido a semiárido, com poucas espécies adaptadas a ambiente úmido.

O clado *Pachystachys* e o clado *Thyrsacanthus* (= “S.A. *Anisacanthus* clade”) apareceram como grupos irmãos (Fig. 1) e compartilham simplesiomorfias do pólen e flores nototribicas (estames voltados para o lábio superior, depositando grãos de pólen no dorso no polinizador) (Daniel *et al.* 2008). O clado *Pachystachys-Thyrsacanthus* inclui quatro gêneros e é composto por espécies principalmente da América do Sul, com algumas espécies nas Américas Central e do Norte. Na análise de Daniel *et al.* (2008), no entanto, foram incluídas apenas 10 das 40 espécies supostamente pertencentes ao clado: *Thyrsacanthus* Moric. – duas das oito espécies (2/8), *Schaueria* Nees – 2/17, *Pachystachys* – 2/12, e *Streblacanthus* – 3/3; além de *Justicia gonzalezii* (Greenm.) Henrickson & Hiriart, *Mirandea hyssopus* (Nees) T. F. Daniel e *Yeatesia mabryi* Hilsenb., espécies que surpreendentemente formaram o grupo irmão das espécies de *Thyrsacanthus*.

O clado *Thyrsacanthus* é taxonomicamente bastante heterogêneo. O gênero foi restabelecido para englobar as espécies de *Anisacanthus* da América do Sul (Côrtes *et al.* 2010), as quais não estão filogeneticamente relacionadas às espécies de *Anisacanthus* das Américas do Norte e Central (Daniel *et al.* 2008). Conforme essa redelimitação, o gênero inclui arbustos ramificados, brácteas e bractéolas inconspícuas, cálice com 5 lobos (3, em *Anisacanthus trilobus* Lindau, espécie que possui grão de pólen do tipo encontrado no clado Justicioides, de modo que sua posição na linhagem *Tetramerium* precisa de confirmação), flores geralmente vermelhas, irregularmente quadrífida ou bilabiada e anteras paralelas, comumente com os filetes e anteras vermelhas. As outras três espécies do clado ocorrem na América do Norte. *Mirandea hyssopus* possui características florais similares às três espécies do gênero *Mirandea* e sua posição no clado pode ser uma indicação de convergência floral com as espécies daquele gênero. Hilsenbeck (1989) notou diferenças importantes acerca da morfologia polínica de *Yeatesia mabryi* quando comparada com a de outras espécies daquele gênero. *Justicia gonzalezii* foi originalmente descrita em *Anisacanthus*, mas sua posição neste clado é sustentada pelas flores nototríbicas (*vs.* esternotríbicas) e pela morfologia do pólen, que é similar à encontrada na linhagem *Tetramerium*. Dessa maneira, o clado *Thyrsacanthus* parece ter surgido na América do Sul e se dispersado para o México, onde a linhagem teria se diversificado morfologicamente em resposta a diferentes polinizadores (Daniel *et al.* 2008).

No clado *Pachystachys*, nenhum gênero é sustentado como monofilético: as duas espécies de *Schaueria* formam um grado em relação ao clado *Streblacanthus–Pachystachys*, as três espécies de *Streblacanthus* formam um grado em relação à *Pachystachys*, que, por sua vez, não possui suporte estatístico (Daniel *et al.* 2008). Morfologicamente, também é um grupo bastante diverso, com espécies que aparentemente são adaptadas a diferentes polinizadores. Wasshausen (1986) revisou o gênero *Pachystachys*, reconhecendo 12 espécies nativas das florestas úmidas da América do Sul e das Antilhas, sendo que a metade dessas espécies estão criticamente ameaçadas ou em perigo, de acordo com a IUCN (Léon *et al.* 2006). O gênero é caracterizado pelas espigasterminais densas, com brácteas conspícuas subtendendo as flores geralmente vermelhas ou brancas, anteras paralelas, raramente com estaminódios rudimentares. *Schaueria* está representada por 17 espécies, a maioria endêmica do Brasil. É caracterizado pelas espigas com flores de corola alva e amarela subtendidas geralmente por brácteas, bractéolas e lobos do cálice filiformes (Nees 1847a,b). *Streblacanthus* conta com três espécies distribuídas nas Américas do Sul e Central, sendo

caracterizado por uma espiga terminal com brácteas e bractéolas relativamente pequenas e estreitas; corola com tubo estreito e distalmente contraído (Smick 2004).

Os clados sul-americanos apresentam predileção por habitats distintos. *Thyrsacanthus* apresenta-se distribuído nas florestas sazonalmente secas da América do Sul (Caatinga, Florestas secas do Sudoeste e Norte da América do Sul) e do México, enquanto o clado *Pachystachys* ocorre preferencialmente nas florestas úmidas da América do Sul, Amazônia e Atlântica. Segundo Daniel *et al.* (2008), a preferência de habitat é fortemente conservada e, possivelmente, mais de um deslocamento de ambiente úmido para seco pode ter ocorrido na linhagem.

O presente estudo teve como objetivo geral investigar as relações filogenéticas estabelecendo os limites genéricos de *Schaueria*, *Pachystachys* e *Thyrsacanthus*; elaborar um tratamento taxonômico para *Schaueria* fundamentado na filogenia encontrada; estudar a biogeografia do grupo neotropical focando as linhagens sul-americanas; conhecer a origem e diversificação das espécies, assumindo que essas evidências podem trazer maior conhecimento sobre a relação entre os biomas da América do Sul. Para isso, uma hipótese filogenética foi reavaliada baseada em dados moleculares; a filogenia foi datada e a área ancestral dos clados reconstruída utilizando métodos estatísticos de dispersão-vicariância;

Esta tese está apresentada na forma de capítulos que aparecem organizados segundo as normas das revistas a que foram ou serão submetidos. Inicialmente, é apresentado um estudo filogenético e biogeográfico focando os gêneros sul-americanos da linhagem *Tetramerium* (Capítulo 1). Como base nos resultados deste estudo, nós apresentamos uma nova circunscrição para o gênero *Pachystachys*(Capítulo 2) e uma revisão taxonômica do gênero *Schaueria*(Capítulo 3). Por fim, um guia de campo ilustrando as espécies sul-americanas da linhagem *Tetramerium* e a distribuição de seus gêneros é apresentado (Capítulo 4).

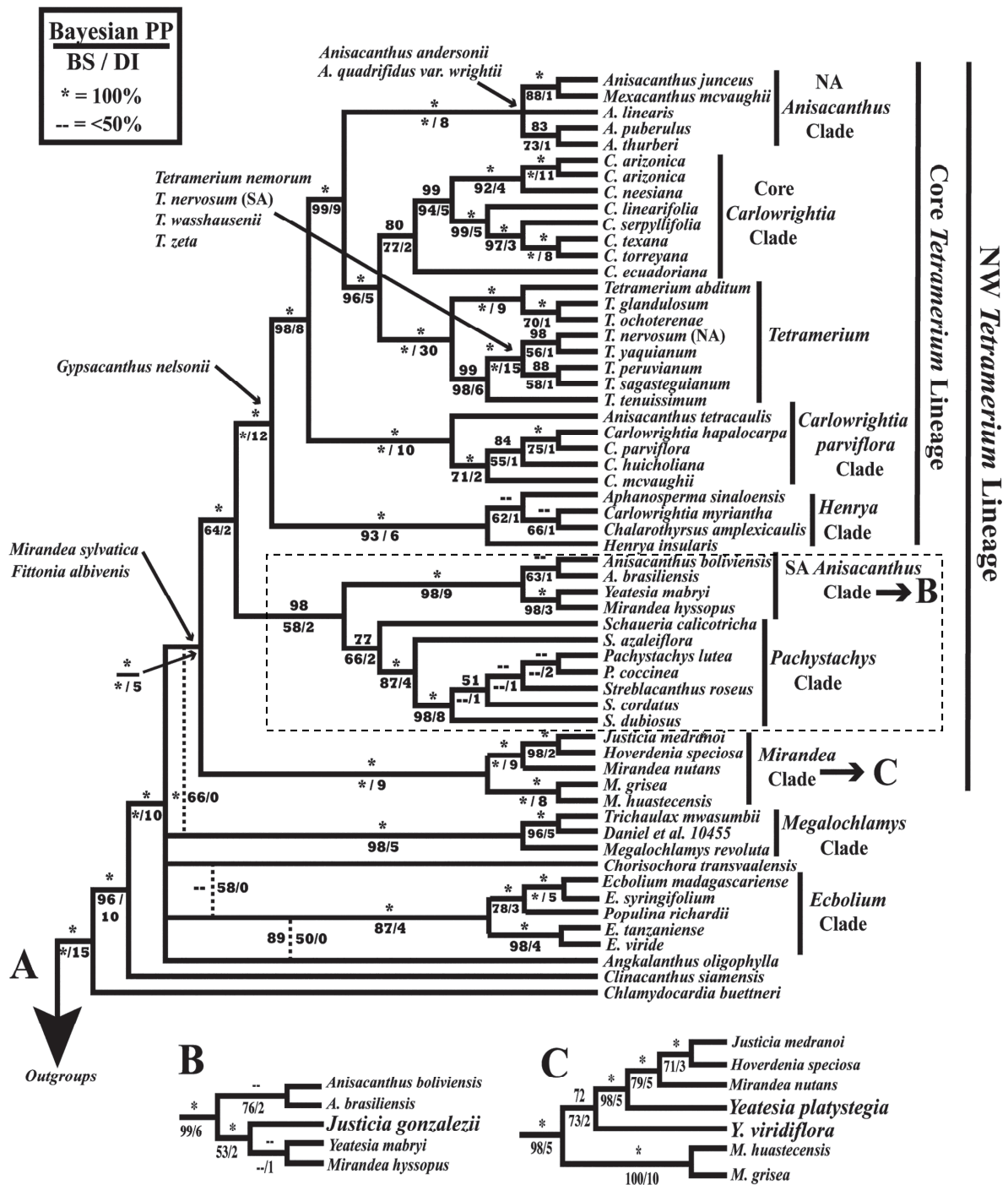


Fig. 1. Cladograma geral da linhagem *Tetramerium* com base em quatro regiões plastidiais (*trnT-L*, *trnL-F*, *rps16* e *trnS-G*) e uma nuclear (ITS). A posição das espécies indicadas à parte no cladograma A foi estabelecida apenas com ITS (Daniel *et al.* 2008). O retângulo tracejado delimita o clado *Pachystachys-Thyrsacanthus*, alvo deste estudo. **BS** = bootstrap; **DI** = índice de Bremer; **PP** = probabilidade posterior; **SA** = América do Sul.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BRAZ, D.M. & MONTEIRO, R. 2006. Novas espécies de *Staurogyne* Wall. (Acanthaceae) para o Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29(4): 579-586.
- BRAZ, D.M. 2005. *Revisão taxonômica de Staurogyne Wall. (Acanthaceae) nos Neotrópicos*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista-Júlio de Mesquita Filho. Rio Claro.
- BRAZ, D.M., CARVALHO-OKANO, R.M. & KAMEYAMA, C. 2002. Acanthaceae da Reserva Florestal Mata do Paraíso, Viçosa, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 495-504.
- BREMEKAMP, C.E.B. 1965. Delimitation and subdivision of the Acanthaceae. *Bulletin of the Botanical Survey of India* 7: 21-30.
- CÔRTEZ A.L.A. & RAPINI, A. 2010. Notas taxonômicas em Justiceiae (Acanthaceae). *Rodriguesia* 89-91.
- CÔRTEZ A.L.A. & RAPINI, A. 2011. Four new species of *Justicia* (Acanthaceae) from the Caatinga biome of Bahia, Brazil. *Kew Bulletin* 66(3): 453-461.
- CÔRTEZ, A.L.A. & RAPINI, A. 2013. Justiceiae (Acanthaceae) do semiárido do estado da Bahia, Brasil. *Hoehnea* 40(2): 253-292.
- CÔRTEZ, A.L.A., BORGES, R.L.B. & RAPINI, A. 2010. Reinstatement of *Thyrsacanthus* Moric. (Acanthaceae) and taxonomic novelties in the genus. *Taxon* 59(3): 965-972.
- DANIEL, T.F., MCDADE, L.A., MANKTELOW, M. & KIEL, C.A. 2008. The “*Tetramerium* Lineage” (Acanthaceae: Acanthoideae: Justiceiae): Delimitation and intra-lineage relationships based on cp and nrITS sequence data. *Systematic Botany* 33(2):416-436.
- HARVEY, Y.B. & WASSHAUSEN, D.C. 1995. Acanthaceae. Pp. 112-114. In: Stannard, B.L. (ed.). *Flora of Pico das Almas*. Royal Botanic Gardens: Kew.
- HEDRÉN, M., CHASE, M.W. & OLMSTEAD, R.G. 1995. Relationships in the Acanthaceae and related families as suggested by cladistic analysis of *rbcL* nucleotide sequences. *Plant Systematics and Evolution* 194: 93-109.
- HILSENBECK, R. 1989. Taxonomy of *Yeatesia* (Acanthaceae). *Systematic Botany* 14: 427-438.
- INDRIUNAS, A. 2011. *Revisão taxonômica de Herpetacanthus Nees (Acanthaceae)*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente. São Paulo.

- INDRIUNAS, A. & KAMEYAMA, C. 2012. New species of *Herpetacanthus* (Acanthaceae) from the Atlantic forest and neighboring areas (Brazil). *Systematic Botany* 37(4): 1006-1022.
- JUDD, W.S., CAMPBELL, C.S., KELLOGG, E.A. & STEVENS, P.F. 2009. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- KAMEYAMA, C. 1995. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil: Acanthaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 14: 181-206.
- KAMEYAMA, C. 2003. Flora de Grão Mogol, Minas Gerais: Acanthaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 21: 51-53.
- KAMEYAMA, C. 2006. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Acanthaceae. *Rodriguesia* 57: 149-154.
- KAMEYAMA, C. 2008. New species, nomenclatural changes and lectotypifications in Neotropical *Lepidagathis* Willd. (Acanthaceae). *Kew Bulletin* 63(4): 565-581.
- LEÓN, B., ROQUE, J., ULLOA ULLOA, C. PITMAN, N., JØRGENSEN, P.M., & CANO, A. 2006. El libro rojo de las plantas endémicas del Perú. *Revista Peruana de Biología* 13 (4): 1-971.
- LINDAU, G.B. 1895. Acanthaceae. Pp. 274-354. In: Engler, A. & Prantl, K. (eds). *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 4(3b). Engelmann: Leipzig.
- MCDADE, L.A. & MOODY, M.L. 1999. Phylogenetic relationships among Acanthaceae: evidence from noncoding *trnL-trnF* chloroplast DNA sequences. *American Journal of Botany* 86: 70-80.
- MCDADE, L.A., MASTA, S.E., MOODY, M.L. & WATERS, E. 2000a. Phylogenetic relationships among Acanthaceae: evidence from two genomes. *Systematic Botany* 25: 106-121.
- MCDADE, L.A., DANIEL, T.F., MASTA, S.E., RILEY, K.M. 2000b. Phylogenetic relationships within the tribe Justiciaeae (Acanthaceae): evidence from molecular sequences, morphology and cytology. *Annals of Missouri Botanical Garden* 87: 435-458.
- MCDADE, L.A., DANIEL, T.F. & KIEL, C.A. 2008. Toward a comprehensive understanding of phylogenetic relationships among lineages of Acanthaceae s.l. (Lamiales). *American Journal of Botany* 95(9): 1136-1152.
- NEES, C.G. 1847a. Acanthaceae. Pp. 1-164. In: Martius, C.F.P. (ed.). *Flora brasiliensis* vol. 9. F. Fleischer: Muchen.

- NEES, C.G. 1847b. Acanthaceae. Pp. 46-519. In: Candolle, A. (ed.). *Prodromus systematic naturalis regni vegetabilis*. Victoris Masson: Paris.
- PROFICE, S.R. 1988. *Mendoncia* Vell. ex Vand. (Acanthaceae). Espécies ocorrentes no Brasil. *Arquivos do Jardim. Botânico do Rio de Janeiro* 29: 201-279.
- PROFICE, S.R. 1996. Acanthaceae. Pp. 23-35. In: Lima, M.P. & Guedes-Bruni, R.R. (orgs.). *Reserva Ecológica de Macaé de Cima, v. 2*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro: Rio de Janeiro.
- PROFICE, S.R. 1997a. Acanthaceae. Pp. 9-23. In: Marques, M.C.M., Vaz, A.S.F. & Marquete, R. (orgs.). *Flórula da APA Cairucu, Parati, RJ: Espécies vasculares, v. 14*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro: Rio de Janeiro.
- PROFICE, S.R. 1997b. Two new species of *Mendoncia* (Acanthaceae) from Bahia, Brazil. *Brittonia* 49(1): 67-70.
- PROFICE, S.R. 2010. Novas combinações para espécies brasileiras de Acanthaceae. *Rodriguésia* 61(Suppl.): S85-S88.
- PROFICE, S.R. & WASSHAUSEN, D.C. 1993. *Aphelandra espirito-santensis* (Acanthaceae), a new species from Espírito Santo, Brazil. *Novon* 3: 280-283.
- PROFICE, S.R.; KAMEYAMA, C.; CÔRTEZ, A.L.A.; BRAZ, D.M.; INDRIUNAS, A.; VILAR, T.; C. PESSOA; EZCURRA, C.; WASSHAUSEN, D. 2013. Acanthaceae. In: *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro: Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB33>)
- RIZZINI, C.T. 1951. Sinopse parcial das Acanthaceae brasileiras. *Dusenía* 2: 145-188.
- RIZZINI, C.T. 1954. Sobre 40 gêneros das Acanthaceae brasileiras. *Rodriguésia* 28: 9-54.
- SCHWARZBACH, A.E. & MCDADE, L.A. 2002. Phylogenetic relationship of the mangrove family Avicenniaceae based on chloroplast and nuclear ribosomal DNA sequences. *Systematic Botany* 27: 84-98.
- SCOTLAND, R.W. & VOLLESEN, K. 2000. Classification of Acanthaceae. *Kew Bulletin* 55: 513-589.
- SCOTLAND, R.W., SWEERE, J.A., REEVES, P.A. & OLMSTEAD, R.G. 1995. Higher-level systematics of Acanthaceae determined by chloroplast DNA sequences. *American Journal of Botany* 82: 266-275.
- SMICK, G.A. 2004. *Monograph of Streblacanthus Kuntze (Acanthaceae): Taxonomy and Phylogenetics*. Thesis of Msc. Faculty of San Francisco State University. California
- VELLOZO, M. 1829. *Flora Fluminensis*. Typographia nationali. Rio de Janeiro.

- VILAR, T.S. 2009. *Acanthaceae Juss. no Distrito Federal, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília. Brasília.
- WASSHAUSEN, D.C. 1975. The genus *Aphelandra*. *Smithsonian Contributions to Botany* 18: 1-157.
- WASSHAUSEN, D.C. 1986. The systematic of the genus *Pachystachys* (Acanthaceae). *Proceedings Biological Society of Washington* 99: 160-185.
- WASSHAUSEN, D.C. 1989. New species of *Justicia* (Acanthaceae) from the Planalto of Brazil. *Brittonia* 41(4): 379-384.
- WASSHAUSEN, D.C. 2004. Acanthaceae. Pp. 3-7. In: Smith, N., Mori, S.A., Henderson, A., Stevenson, D.Wm. & Heald, S.V. (eds.). *Flowering plants of the Neotropics*. Princeton University Press: Princeton.
- WASSHAUSEN, D.C. & SMITH, L.B. 1969. Acantáceas. Pp. 1-134. In: Reitz, R. (ed.). *Flora Illustrada Catarinense*. Herbário Barbosa Rodrigues: Itajaí.

Capítulo 1

A linhagem *Tetramerium* (Acanthaceae) sustenta uma diagonal seca no Neogeno, não um Arco Pleistocênico

Capítulo a ser preparado para publicação no periódico Journal of Biogeography

A linhagem *Tetramerium* (Acanthaceae) sustenta uma diagonal seca no Neogeno, não um Arco Pleistocênico

Ana Luiza A. Côrtes^{1*}, Alessandro Rapini¹ & Thomas F. Daniel²

¹Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, BA, Brasil, ² Department of Botany, California Academy of Sciences, San Francisco, CA, USA.

*Correspondência: analuiza.cortes@gmail.com, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Estadual de Feira de Santana, Avenida Transnordestina s/n, Novo Horizonte, 44036-900, Feira de Santana, Bahia, Brasil.

RESUMO

Objetivo A linhagem *Tetramerium* (Acanthaceae) encontra-se amplamente diversificada na região neotropical, com centro de diversidade em habitats áridos da América do Norte. Na América do Sul, apresenta marcada estruturação ecológica, com grupos concentrados em florestas úmidas ou florestas sazonalmente secas. Neste estudo, nós investigamos as relações e limites das linhagens sul-americanas, como base para entender as interações históricas entre florestas secas e úmidas da América do Sul.

Localidade Região neotropical, incluindo a bacia amazônica, a Mata Atlântica e as florestas sazonalmente secas.

Métodos Nós datamos a reconstrução das distribuições ancestrais da linhagem *Tetramerium* com base em quatro regiões de DNA plastidial e uma nuclear. As análises filogenéticas incluíram 104 sequências, abrangendo praticamente todas as espécies sul-americanas da linhagem. Foram realizadas análises de máxima parcimônia, máxima verossimilhança e inferência bayesiana. A datação das divergências filogenéticas foi realizada com uso de relógio molecular relaxado e sua distribuição ancestral obtida com análise de dispersão-vicariância.

Resultados A linhagem *Tetramerium* originou-se no Velho Mundo. No Novo Mundo, ela dispersou-se rapidamente pelo sul da América do Norte, América Central e Amazônia, norte da América do Sul. Entre o final do Mioceno e o início do Pleistoceno a linhagem de florestas secas se dispersou da América do Norte para a América do Sul até alcançar o sudoeste do continente. Essa expansão coincidiu com a segregação das florestas úmidas da Amazônia e da Mata Atlântica e estabeleceu a estruturação geográfica do grupo.

Conclusões principais

Os gêneros sul-americanos da linhagem *Tetramerium* precisam ser redelimitados taxonomicamente. A complementaridade entre os eventos biogeográficos encontrados para o grupo sustentam a hipótese de que os núcleos de florestas secas dispersos pela América do Sul são remanescentes relativamente antigos, isolados provavelmente desde o Pleistoceno Inferior, antes do que o originalmente postulado pela hipótese do Arco Pleistocênico.

Palavras-chave

Amazônia, Arco Pleistocênico, florestas sazonalmente secas, Mata Atlântica, refúgios.

INTRODUÇÃO

A América do Sul abriga os maiores *hotspot* de biodiversidade do mundo (Myers *et al.*, 2000). Seu isolamento geográfico durante a maior parte do Terciário, até o fechamento do Istmo do Panamá no final do Plioceno (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999; Coates *et al.*, 2004), propiciou o surgimento de uma biota singular. A formação de uma ponte terrestre relativamente recente com a América do Norte e o soergimento dos Andes foram eventos geológicos que, associados às mudanças climáticas desde o Neogeno, mas especialmente pronunciadas no Pleistoceno (Zachos *et al.*, 2001), parecem ter afetado significativamente a história da vegetação sul-americana e os padrões de distribuição de suas espécies, resultando numa biota complexa e extremamente diversificada (Antonelli *et al.*, 2009; Rull, 2011; Hughes *et al.*, 2013). Ainda assim, a sequência e a importância relativa desses eventos durante a diversificação das linhagens é discutível e merece atenção.

As florestas úmidas sul-americanas, englobando o domínio amazônico ao norte e o atlântico a leste, encontram-se separadas por um corredor de vegetação mais seca e aberta na porção central da América do Sul, englobando a Caatinga, o Cerrado e o Chaco (e.g., Pennington *et al.*, 2000; Santos *et al.*, 2007; Werneck, 2011). Esses domínios de florestas úmidas teriam sido praticamente contínuos até o Mioceno Médio (Bigarella *et al.*, 1975; Morley, 2000), se segregando em dois blocos principais mais recentemente, com o aumento da aridez que marcou o final do Cenozóico, encontrando-se atualmente interligados por florestas de galeria e brejos florestais (Oliveira-Filho & Ratter, 1995; Oliveira *et al.*, 1999; Costa, 2003; Santos *et al.*, 2007; Batalha-Filho *et al.*, 2013).

As florestas sazonalmente secas, por outro lado, encontram-se disjuntas em vários núcleos regionais: nonordeste do Brasil (Caatinga), ao longo das bacias dos rios Paraguai e Paraná (Misiones), sudoeste da Bolívia e noroeste da Argentina (Subandino), Florestas Chiquitanas na Bolívia, em vales andinos, no Centro-Oeste do Brasil e na costa caribenha da Colômbia e Venezuela, se estendendo pela América Central, ao longo da costa do Pacífico, e pelo México (Prado & Gibbs, 1993; Pennington *et al.*, 2000, 2009; Queiroz, 2006). Tipicamente, as linhagens encontradas nesse bioma são marcadas por alta conservação filogenética de nicho e dispersão limitada entre núcleos, resultando em alta estruturação espacial e diversificação por isolamento geográfico (Pennington *et al.*, 2004, 2006, 2009). Apesar da presença de zonas áridas e semiáridas na América do Sul durante o Terciário, não existem evidências de que elas tivessem formado um corredor e provavelmente estariam ainda mais isoladas do que os núcleos atuais antes do Quaternário (Raven & Axelrod, 1974).

Uma das teorias mais emblemáticas para se explicar a diversificação na região neotropical, especialmente na Amazônia, é a teoria de refúgios pleistocênicos (Haffer, 1969; Pennington *et al.*, 2000). Segundo essa teoria, as florestas úmidas seriam contínuas durante os períodos interglaciais, mas ficariam retraídas a núcleos isolados, formando refúgios de florestas úmidas durante os períodos glaciais mais secos. Nesses refúgios, populações vicariantes tenderiam a divergir, levando à formação de novas espécies. A sucessão de pulsos de diversificação governados por flutuações climáticas durante o Pleistoceno explicaria, portanto, a grande diversidade de espécies encontrada em algumas áreas da Amazônia. De maneira semelhante e complementar, é postulado que as florestas sazonalmente secas da América do Sul constituem refúgios de uma formação mais extensa e contínua no passado, a qual formaria um corredor de vegetação árida e semiárida durante os períodos mais frios e secos do Quaternário, coincidindo com a retração das florestas úmidas (Raven & Axelrod, 1974; Prado & Gibbs, 1993; Pennington *et al.*, 2000).

Nas últimas décadas, a teoria dos refúgios tem sido questionada por estudos com diferentes abordagens. Na realidade, o padrão heterogêneo de diversidade encontrado na Amazônia pode refletir simplesmente um desvio amostral, e os refúgios não seriam necessariamente áreas mais ricas em espécies, mas apenas áreas mais coletadas (Nelson *et al.*, 1993). Dados paleoecológicos (Colinvaux & Oliveira, 2001; Mayle & Power, 2008) sugerem que as florestas úmidas são resilientes a condições climáticas mais secas que as atuais e provavelmente ocuparam a maior parte da Amazônia durante todo o Pleistoceno. Ademais, estudos com filogenias datadas não indicam um aumento considerável nas taxas de especiação durante o Pleistoceno (Hoorn *et al.*, 2010; veja também Rull, 2008, 2011). No tocante às florestas secas, filogenias datadas para linhagens sul-americanas sugerem diversificações por isolamento geográfico, com divergências geralmente anteriores ao Pleistoceno (Pennington *et al.*, 2004), enquanto os estudos com abordagem filogeográfica ainda são elusivos (Caetano *et al.*, 2008) ou contraditórios (Collevatti *et al.*, 2013) quanto a datação dos eventos. Simulações da paleodistribuição do bioma, por sua vez, sugerem que a área de florestas secas na Última Máxima Glacial seria semelhante, ou até mesmo mais restrita, que a atual (Mayle, 2004; Werneck *et al.*, 2011; mas veja Collevatti *et al.*, 2013).

A desmistificação acerca da real importância das flutuações climáticas do Quaternário na formação de novas espécies (e.g., Bennet, 2004) e a detecção de uma preponderância de eventos de diversificação mais antigos na Amazônia (Antonelli *et al.*,

2010; Rull, 2011), e também nas florestas secas (Pennington *et al.*, 2004), levaram alguns autores a enfatizarem a

primazia de eventos geológicos – especialmente a formação dos Andes, no que tange à região neotropical – para explicar os atuais padrões de diversidade (Antonelli *et al.*, 2009; Antonelli & Sanmartín, 2011; Hoorn *et al.*, 2013). No entanto, a diminuição continuada das concentrações de CO₂ na atmosfera ao longo de todo o Terciário (Zachos *et al.*, 2001) parece ter tido um papel fundamental na reestruturação dos biomas neotropicais e pode ter sido o principal responsável pelos padrões de diversificação na América do Sul.

O declínio de CO₂ atmosférico, associado à diminuição da temperatura e umidade e ao aumento na sazonalidade, passou a favorecer grupos de plantas com vias fotossintéticas especializadas (Keeley & Rundell, 2003). O final do Mioceno parece ter alterado o balanço competitivo até então vigente entre algumas linhagens de plantas e marcou a expansão e domínio de grupos de gramíneas C₄ nas regiões tropicais abertas, levando ao estabelecimento das savanas associadas ao fogo (e.g., Cerling *et al.*, 1997; Simon *et al.*, 2009; Edwards *et al.*, 2010), e a diversificação das plantas suculentas, geralmente com fotossíntese CAM (metabolismo do ácido crassuláceo), levando à formação de vários dos desertos atuais (Arakaki *et al.*, 2011). A interação entre esses eventos climáticos e ecológicos reestruturou os biomas neotropicais, permitindo a validação cruzada entre eventos biogeográficos a partir de sua congruência temporal.

Neste estudo, nós reconstruímos a história de uma linhagem de plantas neotropicais ecologicamente estruturada entre florestas úmidas e secas e ausente em savanas, com o objetivo de investigar as relações históricas desses biomas na América do Sul. A filogenia da linhagem *Tetramerium* (Acanthaceae) foi reconstruída a partir de dados plastidiais e nucleares, seus clados foram datados e sua distribuição ancestral estimada. Utilizando clados ecologicamente conservativos de uma única linhagem, esperamos amenizar desvios inerentes a comparações biogeográficas com datações obtidas a partir de amostragens, marcadores moleculares, calibrações e métodos analíticos distintos. Apesar das incertezas intrínsecas a esse tipo de análise, a congruência interna dos nossos resultados e sua concordância temporal e espacial com estudos realizados em vários outros grupos de organismos, com diferentes abordagens, permitiram conclusões relevantes acerca da relação entre florestas secas e úmidas da América do Sul.

A linhagem *Tetramerium*

A linhagem *Tetramerium* pertence à tribo Justiceae (Acanthaceae), compreendendo aproximadamente 170 espécies e 23 gêneros. É um clado de ervas perenes e arbustos, com

ampla diversidade morfológica, possivelmente associada à colonização de diferentes habitats, especialmente os semiáridos, e evolução de síndromes de polinização distintas. A linhagem surgiu no Velho Mundo, se dispersando para o Novo Mundo, onde teria se irradiado em aproximadamente 125 espécies na região neotropical (Daniel *et al.*, 2008). No Novo Mundo, ela compreende três grandes clados: dois praticamente restritos ao sul da América do Norte e América Central, principalmente em ambientes secos, abrangendo em torno de 45% das espécies neotropicais, e outro quase exclusivo à América do Sul, distribuído tanto em ambientes úmidos quanto secos, com poucas espécies alcançando a América Central e o México (Daniel *et al.*, 2008).

O clado sul-americano é composto por quatro gêneros principais: *Pachystachys* Nees, *Schaueria* Nees, *Fittonia* Coem., *Streblacanthus* Kuntze e *Thyrsacanthus* Moric. (*Anisacanthus* da América do Sul) compreendendo aproximadamente 25% das espécies da linhagem. Cada gênero, como tradicionalmente circunscrito, encontra-se praticamente restrito a um único bioma e conta com número relativamente pequeno (< 20) de espécies (Nees, 1847; Wasshausen, 1986; Smick, 2004; Côrtes *et al.*, 2010). *Pachystachys*, *Streblacanthus* e *Fittonia* estão distribuídos nas terras baixas da bacia Amazônica, principalmente na porção oeste, concentrados no Peru e Guiana, *Schaueria* é endêmico da Mata Atlântica, e *Thyrsacanthus* ocorre geralmente em florestas secas, na Caatinga e no sudoeste e norte da América do Sul, além de restingas do Norte e Nordeste do Brasil. Não existem espécies características de savana, mas *T. ramosus* ocorre em florestas secas na interface dos domínios do Cerrado e da Mata Atlântica (Nees, 1847; Wasshausen, 1986; Smick, 2004; Daniel *et al.*, 2008; Côrtes *et al.*, 2010; Côrtes obs. pess.).

Evidências filogenéticas (Daniel *et al.*, 2008) contribuíram para redefinir limites genéricos na linhagem *Tetramerium*, porém nenhuma análise incluiu uma amostragem suficientemente representativa da diversidade do clado sul-americano para avaliar suas afinidades taxonômicas e a evolução ecológica da linhagem *Tetramerium*. Acredita-se que a colonização no sul do México (clado *Mirandea*) tenha precedido à diversificação na América do Sul, mas pouco se conhece sobre a relação entre as principais linhagens sul-americanas.

MATERIAL E MÉTODOS

Amostragem

As coletas foram concentradas na América do Sul, durante os anos de 2009 a 2011 (Brasil – Nordeste: Bahia e Piauí; Sudeste: Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo; Centro-oeste:

Goiás; Sul: Paraná; e Norte: Amazonas e Pará. Peru – Departamentos: Amazonas, Cuzco, Junín, Loreto, Madre de Dios e San Martín. Bolívia – Santa Cruz), amostrando cerca de 30 espécies da linhagem *Tetramerium*. Sequenciamos 31 desses espécimes desidratados em sílica-gel e oito de material herborizado, representando quase a totalidade das espécies sul-americanas conhecidas da linhagem (*Thyrsacanthus* e *Streblacanthus* (100%), *Schaueria* (82%), *Pachystachys* (75%) e *Fittonia albivenis* (Lindl. ex Veitch) Brummitt), além de cinco espécies inéditas: *Pachystachys linearibracteata* e *P. gracilis*, *Schaueria hirta*, *S. pyramidalis* e *S. thyrsoiflora* (A.L.A.Côrtes, T.F.Daniel, A.Rapini, in prep.; Capítulos 2 e 3). As tentativas de sequenciar *Pachystachys coccinea* (Aubl.) Nees, *Schaueria macrophylla* Nees e *S. sulfurea* Nees a partir de material de herbário falharam. Sequências complementares desses gêneros e sequências adicionais representando as linhagens *Tetramerium* (Daniel *et al.*, 2008), Justicioides, Diclipteriinae, Isoglossinae e *Pseuderanthemum* (McDade *et al.*, 2000; Kiel *et al.*, 2006) foram obtidas do GenBank. Esta amostragem teve como objetivos: 1) avaliar o monofiletismo dos gêneros sul-americanos; 2) evitar ramos longos (Rosenberg & Kumar, 2001; Wiens, 2005; Wiens & Tiu, 2012); e 3) avaliar a posição de *Anisacanthus trilobus* Lindau e *Schaueria hirsuta* Nees em relação às Justicioides do Novo Mundo e de *Schaueria malifolia* Nees em relação à linhagem *Pseuderanthemum*. Dessa maneira, foi possível, também, utilizar um fóssil do ramo das Justicioides para calibrar o nó do ramo da linhagem *Tetramerium*. As análises incluíram 104 terminais, incluindo três espécies de Ruellinae como grupo externo (Apêndice 1).

Dados moleculares

O DNA genômico total foi extraído utilizando o método CTAB 2% (Doyle & Doyle, 1987), adaptado para microtubo. Para amostras de herbário (*Justicia gonzalezii*, *J. zopilotensis*, *Carlwrightia sulcata*, *Schaueria azaleiflora*, *S. hirsuta*, *S. malifolia*, *S. parviflora* e *Pachystachys gracilis* sp. inéd.), usamos o kit Qiagen DNeasy. Para a amplificação, selecionamos os marcadores gênicos utilizados por Daniel *et al.* (2008): os espaçadores intergênicos plastidiais *trnT-trnL*, *trnL-trnF* (Taberlet *et al.*, 1991) *etnS-trnG* (Hamilton, 1999), os íntrons plastidiais *trnL* (Taberlet *et al.*, 1991) *erps16* (Oxelman *et al.*, 1997) e a região nuclear: ITS17 e ITS26 (Sun *et al.*, 1994). Adicionalmente, foram selecionados os espaçadores intergênicos *ndhF-rpl32-trnL* e *trnH-psbA* (Shaw *et al.*, 2007; Hamilton, 1999) pois ambos têm se mostrado filogeneticamente informativos no nível de espécie (Shaw *et al.*, 2005, 2007). Para esses dois últimos marcadores, entretanto, foram obtidas sequências apenas

para as amostras coletadas para este estudo. Para amplificar a maioria das regiões, utilizamos 1 µL de DNA total, 1 × tampão, 50 mM MgCl₂, 10 mM dNTP, 0,2 mM de *primer*, 10 ng de BSA, 5U/µL *Taq* DNA polimerase (Phoneutria), completando a solução com água ultrapura até completar 25 µl de volume total para reações de regiões plastidiais e 30 µl para reações de ITS; ao mix de *primers* do ITS foi adicionado também 1,0 M betaína e 2% DMSO. Para a reação com plastídeos, utilizamos o preparado TopTaq (Quiagen) ainda com 0,2 mM de *primer* para cada região e 1 µL de DNA total.

Sequenciamento e alinhamento

Os produtos da PCR foram purificados com PEG20% (Polietileno glicol) e sequenciados utilizando os mesmos *primers* da amplificação, exceto, *trnL*, *trnL-trnF* que foram amplificados usando os *primers* “c” e “f” e sequenciados com “c”, “d”, “e”, “f” (Taberlet *et al.*, 1991); para o ITS, testamos os *primers* ITS17, ITS26 (Sun *et al.*, 1994), ITS4, ITS5, ITS92, ITS75 (White *et al.*, 1990), ITS9 e C26A (Wen & Zimmer, 1996; Daniel *et al.*, 2008); em todos os casos, longas cadeias de G + C limitaram a leitura completa das sequências de alguns táxons, como mencionado por Daniel *et al.* (2008). As sequências foram geradas no sequenciador automático (ABI 3130XL Genetic Analyzer) com Big Dye Terminator Kit (Applied Biosystem), editadas no Pacote Staden (Staden *et al.*, 2003) e alinhadas no Mesquite v. 2.74 (Maddison & Maddison, 2010). Foram obtidas sequências insatisfatórias de alguns marcadores para alguns espécimes (Apêndice 1) e porções do ITS estão faltando para *Pachystachys badiospica* e *Thyrsacanthus microphyllus*. As regiões foram alinhadas visualmente; apenas a matriz de ITS apresentou regiões de alinhamento ambíguo.

Análises filogenéticas

As sequências foram reunidas em três conjuntos de dados: 1) matriz de ITS, com 98 terminais e 866 caracteres; 2) matriz de plastídeo (*trn-L*, *trnL-F*, *trnT-L*, *rps16*, *trnS-G*), com 97 terminais e 4088 caracteres; e 3) matriz combinando dados nucleares e plastidiais, com 104 terminais e 4921 caracteres. Para avaliar a congruência entre as regiões plastidiais e entre o conjunto de plastidiais e nucleares, foi realizado o teste de homogeneidade de partição (*Incongruence length difference*, ILD; Farris *et al.*, 1994) no PAUP v. 4.0b10 (Sworfford, 2000). Os testes foram realizados no PAUP, utilizando busca heurística com 500 replicações, adição aleatória de táxons, usando o algoritmo TBR e salvando 15 árvores por

replicação. A incongruência foi considerada significativa quando $p < 0,01$ (Cunningham, 1997).

Análises de máxima parcimônia (MP), máxima verossimilhança (MV) e inferência bayesiana (IB) foram conduzidas para os três conjuntos de dados. A edição e visualização das árvores foi realizada no programa FigTree v.1.3.1 (Rambaut, 2009).

A análise MP foi realizada no PAUP, utilizando busca heurística com 1.000 replicações, adições aleatórias de táxons, TBR como algoritmo de rearranjo das topologias, armazenando até 15 árvores por replicação. Os caracteres receberam pesos iguais e seus estados foram considerados não ordenados. O suporte dos clados foi estimado através do método de *bootstrap* não paramétrico (MP_BS) realizado no PAUP através de uma busca heurística com 1.000 replicações, a partir de adição simples de táxons, algoritmo TBR, salvando 15 árvores por replicação.

Para a IB, os modelos evolutivos para cada partição *trnL-F*, *trnT-L*, *rps16*, *trnS-G* (GTR+G) e ITS (GTR+I+G) foram selecionados utilizando o MrModeltest v. 2.3 (Nylander, 2008). A análise foi conduzida no programa MrBayes v. 3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003), com duas replicações simultâneas de três cadeias quentes e uma fria, correndo por 5 milhões de gerações com uma árvore salva a cada 1.000 gerações. As árvores anteriores à estabilização dos valores de verossimilhança foram eliminadas (método tradicional de *burn-in*). As árvores restantes foram então usadas para obter a probabilidade posterior (PP) dos clados usando o consenso de maioria no PAUP. A MV foi realizada no programa PhyML v. 3.0 (Guindon *et al.*, 2010; <http://atgc.lirmm.fr/phyml/>) utilizando os modelos previamente selecionados com o Mr. Modeltest v. 2.3.

Topologias alternativas foram testadas utilizando o teste Shimodara-Hasegawa (SH; Shimodara & Hasegawa, 1999) e avaliadas individualmente em relação à árvore da IB com dados combinados. O teste foi conduzido no PAUP, com otimização RELL e 100 replicações.

Datação

A idade dos nós foi estimada com base no conjunto de dados combinados (ITS, *trnL*, *trnL-F*, *trnT-L*, *trnS-G* e *rps16*). Foram utilizados apenas terminais com sequências para todos os marcadores, compondo uma matriz com 47 terminais e 45 táxons, abrangendo as linhagens *Tetramerium* Justicioides. Como não existem fósseis conhecidos da linhagem *Tetramerium*, nós restringimos a idade mínima de divergência entre *Tetramerium* e Justicioides baseado

na primeira evidência de pólen fóssil semelhante àquele encontrado em espécies de *Justicia*, datada para o limite entre o Mioceno Médio e Superior (11.62 Ma; Gemeraad *et al.*, 1968;

Adeigbe *et al.*, 2013). A relação entre as épocas geológicas e idades absolutas seguiu a escala de Cohen *et al.*(2012). A estimativa do tempo de divergência foi obtida com o BEAST v. 1.7.5 (Drummond & Rambaut, 2007), usando relógio molecular relaxado. A análise foi conduzida com modelo de especiação Yule, árvore inicial aleatória, modelo de substituição GTR+G+I sem partições e distribuição lognormal (Mean= 1.9; Stdev=0.5; Offset=11.62, 5% quantile 12.25; 95% quantile 15.44). A cadeia MCMC correu por 50 milhões de gerações, salvando uma árvore a cada 1.000 gerações. Os principais clados da linhagem *Tetramerium* foram predefinidos com basena topologia obtida na IB com amostragem completa. O arquivo log foi analisado no Tracer v. 1.5 para avaliar o tamanho efetivo da amostra para todos os parâmetros ($ESS \geq 200$) e a árvore de máxima credibilidade foi construída no TreeAnnotator v. 1.5.3 após a exclusão dos primeiros 10% de árvores salvas (*burn-in*) (Drummond & Rambaut, 2007).

Reconstrução da distribuição ancestral

A distribuição das espécies foi obtida a partir de coleções de herbários e da literatura (Wasshausen, 1986; Hilsenbeck, 1989; Ezcurra, 1994; Smick, 2004; Côrtes *et al.*, 2010). Os dados georreferenciados foram plotados num mapa de ecorregiões (Olson *et al.*, 2001; disponível em: <http://www.worldwildlife.org/science/data/terreco.cfm>) para a definição de áreas fitogeográficas. Dois biomas foram definidos: (1) Florestas úmidas ou pluviais com dois blocos principais, Amazônico (incluindo florestas Norte e Noroeste da América do Sul) e Atlântico (Costa leste da América do Sul) e (2) Florestas sazonalmente secas com cinco blocos principais definidos como: Florestas secas da América do Norte, florestas secas do norte da América do Sul, Caatinga (Nordeste do Brasil), florestas secas subandinas, Chiquitanas e Misiones (Sudoeste da América do Sul). Ainda representando a distribuição da linhagem *Tetramerium*, foram definidas mais três áreas com base em aspectos geográficos: Velho Mundo, América Central e Antilhas.

Para a reconstrução da distribuição ancestral da linhagem *Tetramerium* na América do Sul foi utilizada a análise estatística de dispersão-vicariância (S-Diva) no RASP v. 2.1 (Yu *et al.*, 2010). Ela calcula a probabilidade das distribuições ancestrais (Ali *et al.*, 2012) e estima os eventos de vicariância, dispersão e extinção para cada nó. Essa reconstrução foi calculada com base na árvore da IB com dados combinados, e em dois cenários alternativos que, apesar das topologias distintas, não foram considerados estatisticamente diferentes pelo teste SH.

Cada reconstrução foi realizada com base nas 7.402 árvores obtidas na IB com o conjunto de dados combinados, limitando a distribuição das espécies até quatro áreas ancestrais. Finalmente, a reconstrução das distribuições ancestrais foi plotada na árvore de consenso de maioria 50% da IB.

RESULTADOS

Análises filogenéticas

O modelo GTR+I+G foi o mais adequado ao ITS. A região foi a mais informativa para a parcimônia, comparada às regiões plastidiais, com 32,7% dos caracteres informativos, porém mostrou a mais alta taxa de homoplasias, indicada pelo baixo índice de consistência e retenção (Tabela 1). As análises de IB, MP e MV sustentaram o monofiletismo da linhagem *Tetramerium* (PP = 100% / BS_MP = 60% / BS_MV = 94%), mas não foram suficientes para recuperar o clado neotropical. Alguns clados foram recuperados por um ou todos os métodos: *Schaueria* (100/94/93), *Henrya* (98/-/88), *Anisacanthus* (-/86/86), *Carlowrightia* (100/84/93), *Tetramerium* (100/98/99) e o clado de *Carlowrightia parviflora* (100/91/94). A MV sustentou algumas relações mais antigas e clados como *Ecbolium* (-/-/78), a linhagem neotropical (-/-/95), *Thyrsacanthus* (56/-/92) e *Mirandea* + *Schaueria parviflora* (-/-/69). Esse método sustentou, ainda, uma única linhagem de florestas secas (*Thyrsacanthus* (*Mirandea* + núcleo da linhagem *Tetramerium*))(-/-/65) (-/-/91), enquanto o clado *Pachystachys* ficou segregado, parte aparecendo como grupo irmão de *Schaueria* (-/-/76) e parte, incluindo as espécies de *Streblacanthus*, como um grupo em relação ao clado da linhagem de florestas secas (Tabela 1; Fig. S1).

O modelo HKY+G foi o mais adequado à região *trnH-psbA* e o GTR+G às demais regiões plastidiais. A maioria das regiões de plastídeo foram igualmente informativas, com *trnL-F* superando as demais, e o nível de homoplasia delas foi relativamente baixo. Os resultados da MP para as regiões plastidiais individualmente são pouco resolvidos, com suporte para poucos clados (Tabela 1). Em contrapartida, as análises combinando as regiões plastidiais resolveram relações entre os principais clados da linhagem *Tetramerium* e sustentam praticamente todos eles com suporte alto a moderado nos três métodos (PP \geq 95% e BS \geq 80%). Essas análises mostram os clados *Pachystachys* e *Thyrsacanthus* como irmãos (97/-/92), formando um clado com o núcleo da linhagem *Tetramerium* (100/59/100). No clado *Thyrsacanthus*, quatro espécies deste gênero aparecem resolvidas na MV (BS = 99%), mas aparecem colapsadas na IB (Tabela 1; Fig. S2).

Tabela 1. Resumo das análises filogenéticas da linhagem *Tetramerium* mostrando as incongruências entre as fontes de dados; os resultados das análises individuais se restringem à máxima parcimônia. Suporte: probabilidade posterior / bootstrap da máxima parcimônia / bootstrap da máxima verossimilhança. No. = número de táxons; Alinh. = comprimento da matriz alinhada; PI = número de caracteres informativos para a parcimônia; L = comprimento da árvore mais parcimoniosa; CI = índice de consistência; RI = índice de retenção.

Região	No.	Alinh.	PI	L	CI	RI	<i>Pachystachys</i>	<i>Schaueria</i>	<i>Thyrsacanthus</i>	<i>(Mirandea</i> (restante))	<i>(Mirandea</i> (<i>Schaueria</i> (+ restante))	<i>(Pachystachys</i> (<i>Thyrsacanthus</i> + Núcleo))	<i>(Thyrsacanthus</i> + Núcleo)	(Núcleo (<i>Thyrsacanthus</i> + <i>Pachystachys</i>))	<i>(Thyrsacanthus</i> + <i>Pachystachys</i>)	<i>(Mirandea</i> (<i>Thyrsacanthus</i> + Núcleo))	<i>(Schaueria</i> + <i>Pachystachys</i>)
<i>tmL-tmL-</i> <i>tmF</i>	68	1086	155	395	0,8	0,9	79	86	95	71	-	-	-	-	-	-	-
<i>tmT-tmL</i>	84	934	112	306	0,86	0,89	-	54	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>rps16</i>	80	1064	135	352	0,8	0,86	50	-	69	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>tmS-tmG</i>	86	1017	147	442	0,81	0,85	77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ITS	98	866	284	1508	0,51	0,66	-/-	1/94/94	56/-/92	-/-	-/-	-/-	51/-/91	-/-	-/-	56/56/-	-/-
Plastídeo	99	5917	652	1796	0,81	0,87	1/96/99	96/-/1	1/97/1	96/-/74	93/67/89	-	-/-	57/-/91	91/-/73	-	-
Combinada	104	6783	936	3341	0,67	0,77	1/1/1	1/1/99	1/99/99	1/91/94	100/-/93	95/-/-	98/-/-	-	-	-	-/-/22

Os três métodos produziram topologias semelhantes com os dados plastidiais e nucleares combinados quando consideradas apenas relações fortemente sustentadas. A IB é a única que recupera com suporte os ramos das relações entre os principais clados da linhagem *Tetramerium*. Nossos resultados confirmam que a linhagem *Tetramerium* é formada por um grado basal composto de espécies do Velho Mundo, de onde teria emergido, com alto suporte, a linhagem neotropical (100/90/96), tendo o clado *Mirandea* como grupo irmão do restante da linhagem. Os gêneros da América do Sul são sustentados em clados distintos. *Schaueria* forma um clado (100/100/99) se *S. azaleiflora*, *S. hirsuta*, *S. humuliflora*, *S. malifolia* e *S. parviflora* forem excluídas e *Justicia paranaensis* e três espécies inéditas incluídas. O gênero, endêmico da Mata Atlântica, é grupo irmão de *Fittonia albivenis*, nativa da Amazônia (99/70/87). Juntos, os dois gêneros aparecem como irmão (100/-/92) do grupo formado pelo clado *Pachystachys* e uma linhagem de florestas secas (clado *Thyrsacanthus* + núcleo da linhagem *Tetramerium*) (94/-/64). O clado *Pachystachys* é sustentado (98/68/96), incluindo *Schaueria azaleiflora* e as espécies de *Streblacanthus* (exceto *S. monospermus*) como um grado basal em relação a *Pachystachys* s.s. O clado *Thyrsacanthus* também é bem sustentado (100/98/99), incluindo uma linhagem do México (*Yeatesia mabryi*, *Mirandea hyssopus*, *Justicia gonzalezii* e *J. zopilotesensis*) inserida na linhagem sul-americana, composta pelas espécies de *Thyrsacanthus*, *Carlowrightia sulcata*, *Justicia angustissima* e *Schaueria humuliflora* (*Anisacanthus trilobus* aparece próxima às espécies de *Harpochilus*, entre as Justiciaoides do Novo Mundo) (Tabela 1; Fig. 1). A relação entre o clado *Pachystachys* e a linhagem de florestas secas é alta a moderadamente sustentada, a depender do método, porém quando incluídas as regiões plastidiais *ndhF-rpl32-trnL* e *trnH-psbA* na análise, o suporte da IB sobe para PP = 97% e 98%, respectivamente (dados não publicados). Essas duas regiões não foram incluídas nas análises deste estudo porque reuniam menos da metade das sequências amostradas e assim poderiam prejudicar a acurácia das análises (Wiens, 2005; Wiens & Tiu, 2012).

Os testes de homogeneidade de partição não indicaram incongruências significativas. Entretanto, conflitos topológicos entre os conjuntos de dados nucleares e plastidiais foram observados em relação a nós internos de *Thyrsacanthus*, *Pachystachys* e *Schaueria*. A árvore de ITS (Fig. S1) geralmente concorda com as afinidades morfológicas, enquanto os dados plastidiais parecem ser fortemente influenciados pela proximidade geográfica das espécies (Fig. S2): (1) *T. ramosissimus* forma um clado com *Justicia angustissima*

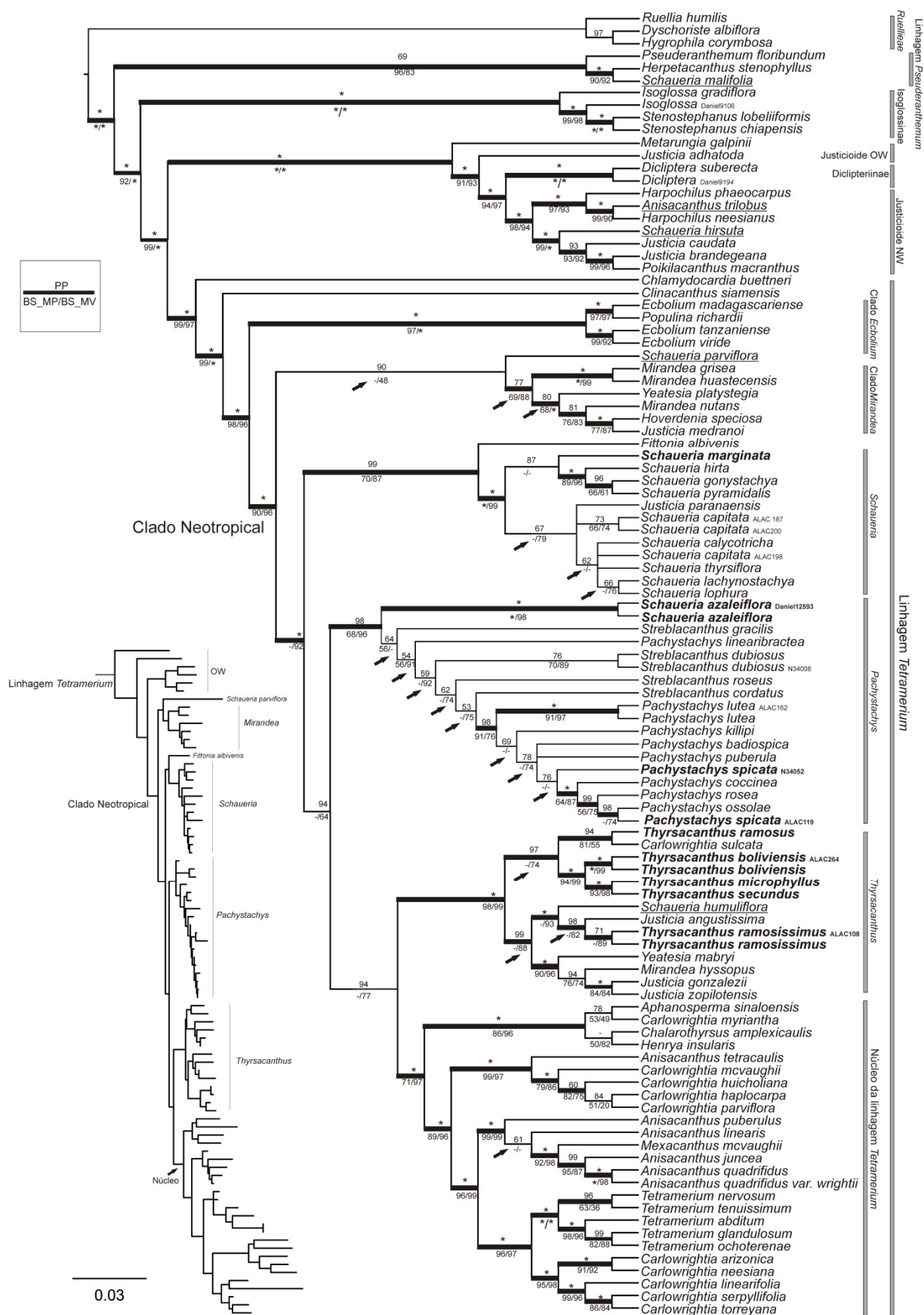


Figura 1. Consenso de maioria derivado da análise bayesiana com dados combinados (*trnL-F*, *trnT-L*, *trnS-G*, *rps16* e ITS) mostrando as relações na linhagem *Tetramerium*, com ênfase para os gêneros sul-americanos *Schaueria*, *Pachystachys* e *Thyrsacanthus*. Os nomes em negrito ressaltam táxons com posição incongruente entre resultados com dados plastidiais e nucleares; e os nomes sublinhados evidenciam os táxons que apareceram fora dos gêneros como tradicionalmente circunscritos. Os valores acima dos ramos indicam a probabilidade posterior (PP) dos clados e abaixo o suporte de *bootstrap* com máxima parcimônia (BS_MP) e máxima verossimilhança (BS_MV), respectivamente; os ramos espessados são sustentados por $PP \geq 95\%$ e $BS \geq 80\%$; * = 100%. As setas denotam clados colapsados no consenso estrito da MP. À esquerda, encontra-se o filograma obtido a partir da análise de máxima verossimilhança para conjunto de dados combinados.

e *Schaueria humuliflora* (97/61/99), as duas primeiras da caatinga da Bahia e a última de florestas decíduas também da Bahia; (2) *T. secundus*, de florestas secas e restingas do Norte da América do Sul, aparece mais relacionada com *T. microphyllus*, da caatinga do Piauí (100/99/99); (3) os dois acessos de *Pachystachys spicata* aparecem separados; e (4) *Schaueria marginata* é posicionada em uma politomia com outras espécies da Bahia (100/71/100). Na topologia a partir dos dados combinados (Fig. 1), as relações internas obtidas com dados plastidiais prevalecem.

Conflitos topológicos também estão presentes nas relações entre os principais clados da linhagem *Tetramerium*. O clado *Pachystachys* é irmão de uma linhagem de florestas secas (*Thyrsacanthus* + núcleo da linhagem *Tetramerium*) nas análises combinadas, porém emerge como grupo irmão de *Thyrsacanthus* com dados plastidiais e não é resolvido apenas com ITS, com parte do clado fracamente relacionado ao clado *Schaueria* na MV. O clado *Mirandea*, por sua vez, aparece numa politomia com o clado *Henrya* e a outra linhagem de florestas secas (*Thyrsacanthus* + núcleo da linhagem *Tetramerium*) com dados nucleares (Tabela 1; Figs. 1 e S1). Segundo o teste SH, a melhor árvore foi recuperada com dados plastidiais e nucleares combinados. Contudo, hipóteses alternativas não foram rejeitadas e cenários alternativos foram considerados para a reconstrução da distribuição ancestral: um dos cenários estabelece uma dicotomia inicial entre linhagens de florestas úmidas (clado *Pachystachys* e clado *Schaueria*) e secas (o clado *Thyrsacanthus* e o núcleo da linhagem *Tetramerium* + o clado *Mirandea*), como obtida com dados de ITS na análise de IB e MV (Fig. 2B); o outro considera *Pachystachys* e *Thyrsacanthus* formando um clado, como obtido com dados plastidiais (Tabela 2; Fig. 2C).

Streblacanthus monospermus aparece divergindo próxima à base da linhagem *Tetramerium*, junto às espécies do Velho Mundo (Daniel *et al.*, 2008). Na árvore de MV, a espécie mostrou ramos longos e aumentou a incongruência entre os conjuntos de dados, tendo sido excluída das análises. *Fittonia albivenis* e *Schaueria parviflora* colapsam numa politomia basal da linhagem *Tetramerium* com ITS, mas *Fittonia albivenis* aparece numa politomia com o clado *Schaueria* com plastídeo e diverge na base daquele clado com dados combinados. Os dados combinados mostram, ainda, *Schaueria parviflora* numa politomia com o clado *Mirandea*. Dessa maneira, estamos mantendo o gênero *Fittonia* e ressaltando o posicionamento ainda incerto de *S. parviflora*.

Tabela 2. Resultado do teste Shimoidara-Hasegawa, comparando hipóteses alternativas com a árvore de consenso de maioria da Inferência Bayesiana; valores de $p \leq 0,05$ indicam que a hipótese alternativa é estatisticamente diferente e deve ser rejeitada.

Hipóteses alternativas		-lnL	-lnL hipótese alternativa	Diferença	p
(<i>Mirandea</i> (Thyrsacanthus+Núcleo da linhagem <i>Tetramerium</i>))	Não rejeita	30530.60362	30541.80358	11.19996	0,21
<i>Pachystachys</i> + <i>Thyrsacanthus</i>	Não rejeita	30530.60362	30538.43570	7.83208	0,22
<i>Schaueria</i> + <i>Pachystachys</i>	Não rejeita	30530.60362	30535.49404	4.89042	0,29
<i>Fittonia</i> + <i>Pachystachys</i>	rejeita	30530.60362	30551.75331	21.14968	0,02
<i>Schaueria</i> (<i>sensu</i> Nees, 1847)	rejeita	30530.60362	31600.32591	1069.7229	0,00
<i>Streblacanthus</i>	rejeita	30530.60362	30577.12348	4651985	0,02
<i>Thyrsacanthus</i> (<i>sensu</i> Côrtes <i>et al.</i> , 2010)	rejeita	30530.60362	30612.08106	81.47744	0,01

Datação

O cronograma da soma dos clados de máxima credibilidade é apresentado na Fig. S3, a média das idades e HPD 95% está resumida na Tabela 3. De acordo com o cronograma obtido a partir da análise do BEAST com restrição dos grandes clados como os resultados da análise combinada da inferência bayesiana, a linhagem *Tetramerium* diversificou-se no Neogeno (nó 1), idade média 9,53 Milhões de anos (Ma). No final do Mioceno, entre 7,43 e 6,36 Ma, a linhagem teria alcançado o Novo Mundo (nó 3), e seus principais clados (*Mirandea*, *Schaueria*, *Pachystachys*, *Thyrsacanthus* e o núcleo da linhagem *Tetramerium*) começaram a se diversificar quase que sincronicamente, provavelmente em meados do Plioceno, entre 3,5 e 3,3 Ma (nós 8–12).

Reconstrução da distribuição ancestral

A linhagem *Tetramerium* originou-se no Velho Mundo (A, nó 1) com um evento de dispersão para o Novo Mundo. A chegada do ancestral na região neotropical e a ordem dos eventos de colonização da América do Norte e América do Sul são incertos (nós 3–6), mostrando inicialmente uma área ancestral expandida na região neotropical. Uma área ancestral na América do Norte (B) é sugerida para o clado de florestas secas (nó 7), o qual se dispersou para a América do Sul, conquistando as regiões semiáridas: Caatinga (H) e florestas secas de Misiones (J). Essas florestas secas então se segregaram e, a partir daí, as linhagens passaram

a se dispersar para áreas vizinhas (nó 13), sendo recorrente a migração da Caatinga para a restinga e floresta decídua (nó 16). Os clados sul-americanos *Schaueria* e *Pachystachys* diversificaram nas respectivas áreas de distribuição atual: *Schaueria* na Mata Atlântica (E, nó 9a), após um evento de vicariância com a linhagem da floresta amazônica representada por *Fittonia* (nó 9), e *Pachystachys* na Floresta Amazônica (F, nó 10a), após um evento de vicariância com uma linhagem de florestas secas do oeste da América do Sul, representada por *Schaueria azaleiflora* (nó 10), espécie que parece estar reclusa a áreas montanhosas mais úmidas (Figs. 2A e S4).

Considerando as reconstruções alternativas, no primeiro cenário (Fig. 2B), o clado *Pachystachys* aparece como irmão do clado *Schaueria*. A sequência de dispersão inicial da linhagem *Tetramerium* no Novo Mundo é incerta, mas existe uma dicotomia marcante (nó 6) entre florestas secas e úmidas. A linhagem de florestas secas (nó 7) teria se irradiado inicialmente na América do Norte com dispersão para a América do Sul no clado *Thyrsacanthus*, enquanto a linhagem de florestas úmidas teria surgido no domínio amazônico, onde o clado *Pachystachys* se irradiou, e de lá teria se dispersado para a floresta atlântica, dando origem ao clado *Schaueria*. No segundo cenário alternativo (Fig. 2C), o clado *Pachystachys* aparece como grupo irmão do clado *Thyrsacanthus*. Nele, a área de distribuição da linhagem *Tetramerium* é igualmente ampla e incerta no início de sua expansão pelo Novo Mundo, indicando uma extinção e três dispersões no nó 6 e doze possíveis áreas ancestrais no nó 7.

Tabela 3. Resultados das idades estimadas para os nós da linhagem *Tetramerium* e o intervalo de 95% de credibilidade; os nós correspondem aos clados da Figs. 2 e S3.

Nó	Idade estimada	
	Média (Ma)	95% HPD (Ma)
1	9,53	4,88-13,26
③	7,43	3,68-11,38
4	6,36	3,06-10,07
5	5,58	2,62-9,13
6	4,98	2,27-8,23
7	4,35	2,02-7,42
8a	2,75	0,39-6,5
9a	3,5	0,98-6,68
10a	3,55	1,32-6,62
11	3,3	1,25-6,16
12	3,41	1,4-6,14
13	2,09	0,49-4,41
14	2,37	0,66-4,78
16	1,37	0,09-3,38
17	1,18	0,06-3,22

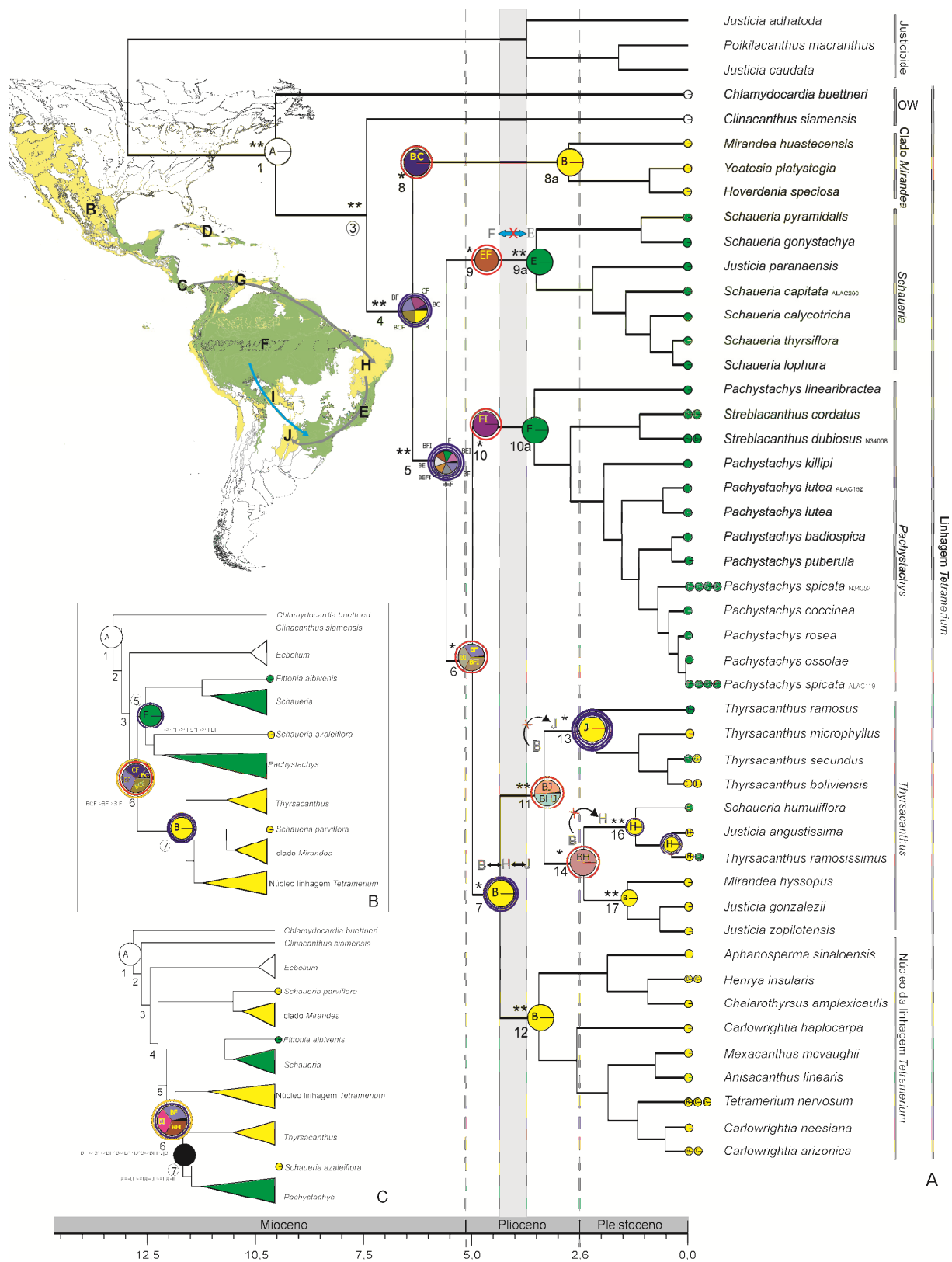


Figura 2. Cronograma (em milhões de anos) baseado nos dados combinados (para os intervalos de confiança das idades, veja a Fig. S3). * indica $PP \geq 90\%$ e ** $PP = 100\%$ na análise com amostragem completa (Fig. 1). À esquerda, estão representadas reconstruções alternativas com base nos resultados obtidos com dados nucleares (B) e plastidiais (C). Os números dos nós correspondem aos principais clados discutidos no texto; as pizzas resumem a reconstrução da distribuição ancestral, com as letras indicando as áreas no mapa: Velho Mundo (A), América do Norte (B), América Central (C), Antilhas (D), Floresta Atlântica (E), Floresta Amazônica (F), florestas secas do norte da América do Sul (G), Caatinga (H), florestas secas subandinas e Chiquitanas (I) e Florestas secas do núcleo Misiones (J); os círculos ao redor das pizzas representam eventos biogeográficos: azul = dispersão; vermelho = vicariância; amarelo = extinção; as setas no mapa e no cronograma indicam rotas de dispersão com o “X” vermelho indicando evento de vicariância; faixa cinza no período do Plioceno marca a expansão das florestas secas separando as florestas úmidas.

DISCUSSÃO

A linhagem *Tetramerium* se originou em áreas secas do Velho Mundo com subsequente dispersão para o Novo Mundo e colonização de regiões áridas na América do Norte e Central e úmidas na América do Sul, o que pode ter ocorrido por longa distância ou pelo Istmo do Panamá, seguido de vicariância. A diversificação da linhagem parece ter sido relativamente recente, desdeo Mioceno Superior. Nossos resultados concordam com os obtidos por Daniel *et al.* (2008), porém mostram três linhagens sul-americanas bem resolvidas e a necessidade de uma nova circunscrição genérica para *Schaueria* (*sensu* Nees, 1847), *Pachystachys* (*sensu* Wasshausen, 1986) e *Thyrsacanthus* (*sensu* Côrtes *et al.*, 2010). Esses clados são morfologicamente distintos e geograficamente estruturados entre biomas de florestas secas e úmidas. Com dados combinados, os clados de florestas úmidas (*Fittonia-Schaueria* e *Pachystachys*) aparecem formando um grado em relação a uma linhagem de florestas secas (clado *Thyrsacanthus* + núcleo da linhagem *Tetramerium*). Uma árvore alternativa com as linhagens de florestas úmidas formando o clado irmão da linhagem de florestas secas (incluindo também o clado *Mirandea*), no entanto, não é estatisticamente diferente e também deve ser considerada (cenário B).

Diversificação recente e incongruências

A falta de resolução filogenética com dados nucleares (ITS) pode ser explicada pela baixa variação dessa região em grupos recentes (Plioceno-Pleistoceno) (Richardson *et al.*, 2001; Erkens *et al.*, 2007; Sun *et al.*, 2012). Essa origem recente explicaria também as incongruências filogenéticas entre marcadores moleculares por fixação incompleta de alelos (*incomplete lineage sorting*), que poderia estar ou não associada à hibridação introgressiva e homoplasias intergênicas (Dorado, 1992; Costa, 2003; Rokas *et al.*, 2003; Small *et al.*, 2004; Palma-Silva *et al.*, 2011; Song *et al.*, 2012).

Hibridação introgressiva é relativamente comum entre genes plastidiais (Rieseberg & Wendel, 1993; Small *et al.*, 2004; Okuyama *et al.*, 2005) e tem sido apontada como uma das causas da estruturação geográfica entre espécies que compartilham genes plastidiais (Kiliunchi *et al.*, 2010; Palma-Silva *et al.*, 2011). As incongruências internas nos clados *Schaueria* e *Thyrsacanthus*, portanto, poderiam ser explicadas por hibridações. Nesses clados, os dados plastidiais apresentaram um padrão geograficamente estruturado para algumas das espécies simpátricas (Figs. 1 e S2). Morfologicamente, no entanto, essas espécies

relacionadas mostram uma forte barreira prezigótica, principalmente no clado *Thyrsacanthus*, com

síndromes de polinização por abelhas, borboletas ou beija-flores. Embora não tenham sido reconhecidos híbridos em populações naturais dessas espécies, eventos antigos de hibridação interespecífica poderiam estar envolvidos na diversificação das linhagens de *Thyrsacanthus* e *Schaueria*, como diagnosticado em outros grupos de plantas (Fehrer *et al.*, 2007; Palma-Silva *et al.*, 2011; Jabaily & Systma, 2013), e até mesmo em Acanthaceae (Tripp *et al.*, 2013).

Incongruências em reconstruções filogenéticas também podem emergir de eventos de divergência praticamente concomitantes (Martins *et al.*, 2009). Nesses casos, a acurácia das análises pode não ser suficiente para recuperar o sinal filogenético e resolver com confiança relações entre algumas linhagens. Essa é possivelmente a principal razão para as incertezas envolvidas na relação entre os principais clados da linhagem *Tetramerium*, dificultando o estabelecimento da sequência de diversificação do grupo durante o Plioceno, quando a linhagem parece ter passado por um período de estruturação ecológica, com formação de clados predominantemente restritos a florestas secas ou úmidas.

Relações filogenéticas dos gêneros sul-americanos

Apesar dos clados da linhagem sul-americana de *Tetramerium* estarem bem sustentados, a relação entre eles ainda é incerta. O clado *Schaueria* + *Fittonia albivenis* parece ter sido o primeiro a divergir na América do Sul. Tanto *Schaueria* quanto *Fittonia* possuem flores com corola pequena, amarela ou branca, potencialmente polinizadas por abelhas, e estão distribuídos disjuntamente entre as florestas atlântica e amazônica, respectivamente. Contudo, *Fittonia* não compartilha brácteas lineares, comuns em *Schaueria* (Nees, 1847; Brummitt, 1978; Daniel *et al.*, 2008; Côrtes, obs. pess.). O clado *Pachystachys* parece ter sido o segundo a divergir na América do Sul. Com irradiação marcada na região ocidental da Amazônia, ele emerge na análise combinada como grupo irmão de uma linhagem de florestas secas composta pelo clado *Thyrsacanthus* e o núcleo da linhagem *Tetramerium*. O clado *Thyrsacanthus* é o terceiro a divergir na América do Sul, compondo, juntamente com o núcleo da linhagem *Tetramerium*, a maior irradiação do grupo, com diversificação em florestas sazonalmente secas nas Américas do Sul, Central e do Norte. Ele apresenta flores nototribicas (androceu e gineceu voltados para o lábio superior da corola), uma simpliomorfia na linhagem, enquanto flores esterotribicas emergem como sinapomorfia do núcleo da linhagem *Tetramerium*, com distribuição principalmente na América do Norte (Daniel *et al.*, 2008).

Relações biogeográficas

A linhagem *Tetramerium* se dispersou uma única vez para o Novo Mundo, no final do Neogeno, entre (11,4-)-7,4 e 6,4(-3,0) Ma. Sua expansão nas Américas deve ter sido rápida e nossas análises não foram suficientes para estabelecer a sequência inicial de colonização do Novo Mundo. Entre o Mioceno e o Plioceno, de (10,0-)-6,4 a 5,6(-2,6) Ma, a linhagem já estaria ocupando a bacia Amazônica, na América do Sul, e as Américas do Norte e Central, possivelmente ocorrendo tanto em ambientes úmidos quanto secos. Em seguida, sua história foi marcada por um período de expansão das florestas secas e segregação das florestas úmidas da Amazônia e da Mata Atlântica, entre (9,1-)-5,0 e 4,3(-2,0) Ma. Esses eventos parecem estar diretamente associados às diminuições globais de temperatura e umidade (Zachos *et al.*, 2001) e, possivelmente, ao fechamento do Istmo do Panamá (Coates & Obando, 1996; Coates *et al.*, 2004; Cody *et al.*, 2010).

As mudanças no final do Neogeno teriam facilitado a ocupação de regiões secas da América do Sul pela linhagem da América do Norte e promovido a vicariância entre as linhagens de florestas úmidas. O clado *Pachystachys* ficou confinado à porção oeste da bacia Amazônica e o clado *Schaueria* à floresta Atlântica, na costa leste da América do Sul. O Cerrado moderno associado ao regime do fogo na região central da América do Sul (Simon *et al.*, 2009; Simon & Pennington, 2012), onde a linhagem *Tetramerium* não ocorre, parece ter representado uma barreira intransponível, fragmentando as florestas secas em dois blocos principais, um a sudoeste da América do Sul e outro no nordeste do Brasil. Apesar dos principais eventos biogeográficos terem acontecido provavelmente ainda no Neogeno, a maioria das espécies atuais da linhagem *Tetramerium* datam do Pleistoceno, como acontece com a maioria dos grupos de plantas (Rull, 2011).

Istmo do Panamá

A dispersão inicial da linhagem *Tetramerium* entre a América do Sul e do Norte parece ter precedido o fechamento completo do Istmo do Panamá no final do Plioceno, como parece ter sido comum em outros grupos de plantas (Cody *et al.*, 2010), e também em animais (Pinto-Sánchez *et al.*, 2012; e referências lá citadas). Após a expansão inicial da linhagem, houve um único evento importante de dispersão intercontinental, quando a linhagem norte-americana invadiu e se diversificou nas zonas semiáridas da América do Sul. Depois deste evento, as migrações pelo Istmo parecem ter ficado restritas a eventos pontuais mais recentes, já durante o Pleistoceno, representados pela dispersão de espécies de ampla distribuição, como

Pachystachys spicata, espécies da Amazônia que alcançaram núcleos de florestas úmidas na América Central, como *Streblacanthus cordatus*, ou ainda espécies da América do Norte que alcançaram zonas secas no norte da América do Sul, como *Tetramerium nervosum*. Uma explicação para a migração limitada entre as Américas do Norte e do Sul, portanto, não parece estar diretamente relacionada à formação completa do Istmo, mas possivelmente à alta conservação filogenética de nicho na linhagem *Tetramerium* e o contraste ecológico entre os dois blocos continentais, que deve ter funcionado como um filtro a migrações intercontinentais, ou ainda pela barreira formada pela fase final de soerguimento dos Andes colombianos, durante o Plioceno (Gregory-Wodzicki, 2000).

Florestas secas

A distribuição disjunta encontrada na linhagem de florestas secas, com grupos geralmente endêmicos de núcleos isolados na América do Sul, mas que se estendem ao norte do México, corrobora padrões biogeográficos também encontrados em outros grupos de plantas (Prado & Gibbs, 1993; Pennington *et al.*, 2000, 2004, 2009; López *et al.*, 2006; Caetano *et al.*, 2008; Werneck, 2011; Werneck *et al.*, 2011; Cardoso *et al.*, 2013). A colonização da Caatinga a partir da América do Norte pode ter acontecido por regiões mais áridas na periferia do domínio Amazônico, no norte da América do Sul. Como evidenciado pela atual distribuição de *Thyrsacanthus secundus*, a linhagem poderia ter se dispersado por sistemas de dunas e também pelas restingas, que teriam se expandido com a diminuição do nível do mar nos períodos mais frios, que chegou a 130 m abaixo do nível atual na Última Máxima Glacial (Lambeck *et al.*, 2002).

O bloco de florestas secas no sudoeste da América do Sul, compreendendo a região de Misiones na bacia do Paraná, dos Chiquitanos na Bolívia e o sopé dos Andes, teria sido alcançado entre o Plioceno e o Pleistoceno. Essa dispersão deve ter sido facilitada pela expansão das florestas secas a partir da Caatinga, no nordeste do Brasil, formando um corredor diagonal de florestas secas entre esses blocos que foi seguido de vicariância entre os dois blocos, provavelmente causada pela expansão das savanas associadas ao regime do fogo, entre 8 e 3 Ma (Cerling *et al.*, 1997; Simon *et al.*, 2009). As linhagens de florestas secas, sensíveis a queimadas (Pennington *et al.*, 2009), teriam então sido eliminadas ou profundamente fragmentadas no planalto central da América do Sul, o que explica a ausência da linhagem *Tetramerium* no Cerrado, mas a presença de representantes do clado

Thyrsacanthus em remanescentes de florestas secas nos limites entre os domínios do Cerrado e da Mata Atlântica.

A vicariância entre as linhagens de florestas secas no bloco sudoeste da América do Sul e na Caatinga é relativamente antiga. Deve ter ocorrido antes do Pleistoceno, como estimado para divergências em outros gêneros de florestas secas (Pennington *et al.*, 2004), ou no início do Pleistoceno, concordando com a idade de coalescência estimada para populações geograficamente isoladas de *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos (Collevatti *et al.*, 2012). Portanto, esses dois blocos de florestas secas não devem representar relictos da Última Máxima Glacial, como proposto pela hipótese do Arco Pleistocênico de florestas secas (Prado & Gibbs, 1993). Nesse sentido, nossos resultados se adequam melhor ao cenário sugerido por Werneck *et al.* (2011), segundo o qual as temperaturas mais baixas e a maior aridez teriam restringido a distribuição das florestas secas nos períodos glaciais e uma eventual continuidade entre elas teria ocorrido no início do Pleistoceno ou mesmo no Terciário.

Florestas úmidas

Nossos dados não sustentam uma única linhagem de florestas úmidas formada pelos clados *Pachystachys* e *Schaueria*, mas essa alternativa (cenário B) não pode ser descartada. A relação entre *Fittonia albivenis* e *Schaueria* sugere uma dispersão da Amazônia para a Mata Atlântica, seguida de vicariância. A segregação entre as linhagens de florestas úmidas, entre o final do Mioceno e o início do Pleistoceno, coincide com a expansão das linhagens de florestas secas, sugerindo a formação de uma diagonal mais árida na América do Sul neste período. Esse corredor, inicialmente composto por florestas secas, mas subsequentemente, também por savanas, teria rompido uma continuidade entre as florestas úmidas na América do Sul. Atualmente, os clados de florestas úmidas da linhagem *Tetramerium* encontram-se concentrados em regiões de maior estabilidade climática e alta riqueza de espécies, consideradas refúgios ecológicos: *Fittoniae* o clado *Pachystachys* na Amazônia ocidental, na base dos Andes, uma região pouco afetada pela redução de umidade nos períodos mais frios do Pleistoceno (Cheng *et al.*, 2013), e o clado *Schaueria* nas porções central e norte da Mata Atlântica, da Bahia ao Rio de Janeiro, menos sujeitas às contrações florestais pleistocênicas (Carnaval & Moritz, 2008).

A disjunção apresentada pelos clados de floresta úmida da linhagem *Tetramerium* concorda com um padrão de vicariância mais antigo, entre as terras baixas da Amazônia

ocidental e a porção central da Mata Atlântica, se estendendo da Bahia ao norte de São Paulo, mas chegando às planícies da Região Sul. Segundo este padrão de divergência, a conexão entre os dois biomas teria ocorrido pela bacia do rio Paraná, ao sul do Cerrado e pelo Mato Grosso, ou pelo Chaco e áreas de savana transicionais no Paraguai e Bolívia, e teria sido interrompida ainda no final do Terciário (Batalha-Filho *et al.*, 2013). Conexões mais recentes entre florestas da Amazônia e da Mata Atlântica, no entanto, permaneceram pelo Cerrado do Brasil Central e pela Caatinga, mesmo que de maneira mais restrita, através de matas ciliares, permitindo o trânsito tanto de plantas (Oliveira-Filho & Ratter, 1995) quanto de animais (Costa, 2003). Essa rede de interligações teria permitido a dispersão mais recente de *Pachystachyspicata*, por exemplo.

Implicações taxonômicas

Clado Schaueria

Tradicionalmente, o gênero incluía aproximadamente 20 espécies (Nees, 1847; Clarke, 1900; Rusby, 1927; Daniel, 1990), porém as análises filogenéticas mostraram que seis de suas espécies estão mais relacionadas a linhagens distintas: *S. azaleiflora* aparece na base do clado *Pachystachys*; *S. hirsuta*, juntamente com as Justicioides do Novo Mundo; *S. humuliflora*, com *Thysacanthus*; *S. malifolia*, com o clado *Pseuderanthemum*; e *Schaueria populiflora*, em Isoglossinae (I. Darbyshire, Kew, com. pess.). *Schaueria parviflora* ficou sem posição definida, mas aparentemente está mais relacionada ao clado *Mirandea* ou ao núcleo da linhagem *Tetramerium* (L. McDade, Racho Santa Ana Botanic Garden, com. pess.) (Fig. 1). De acordo com nossos resultados, *Schaueria* deve compreender 14 espécies de ervas e arbustos, incluindo três espécies inéditas e uma transferida de *Justicia*, *J. paranaensis*. O gênero é marcado pelas brácteas lineares a lanceoladas (1–19 × 0,5–2,5 mm), cálice linear-triangular (1,5–25 × 0,3–1 mm) e corola geralmente branca e pequena (1–2 cm compr.), podendo chegar a 5,5 cm compr. quando amarela. Apresenta flores nototribicas com uma mudança para esternotribica em *S. lophura*. Baseado na forma, coloração e tamanho da corola, suas espécies são polinizadas provavelmente por abelhas ou beija-flores (Nees, 1847; Côrtes, obs. pess.). A linhagem está restrita à Mata Atlântica brasileira, ocorrendo em florestas ombrófilas e semidecíduas, além de restingas, com a maioria das espécies de distribuição restrita, geralmente limitadas às Região Nordeste, Sudeste ou Sul (A.L.A. Côrtes, T.F. Daniel, A. Rapini, in prep.; Capítulo 3).

Clado Pachystachys

Como *Schaueria*, este clado também tem uma predileção por florestas úmidas da América do Sul. Encontra-se geograficamente disjunto daquela linhagem, com suas 18 espécies (A.L.A.Côrtes, T.F.Daniel, A.Rapini, in prep.; Capítulo 2) distribuídas na bacia Amazônica, com centro de diversidade no Peru (Wasshausen, 1986). Espécies de *Streblacanthus* (exceto *Streblacanthus monospermus*, espécie-tipo do gênero) formam um grado basal de onde *Pachystachys s. str.* teriaderivado. *Schaueria azaleiflora* aparece como grupo irmão das demais espécies do clado e é a única ocorrendo nas florestas secas da Bolívia (Wasshausen & Wood, 2004), estando o restante do clado distribuído em zonas úmidas da bacia Amazônica.

Brácteas estreitas ($\leq 1,5$ mm larg.) são características do grado basal da linhagem *Pachystachys* (*Schaueria azaleiflora*, *P. linearibracteata*, *Streblacanthus dubiosus* + *P. gracilis*, *S. roseus* e *S. cordatus*), enquanto brácteas conspicuas (≥ 4 mm larg.) marcam o clado *Pachystachys s. str.*, com uma reversão para brácteas estreitas em *P. badiospica* (ca. 1,5 mm larg.). As flores grandes, com tubo distalmente expandido e corola geralmente vermelha (branca em *P. lutea*), são polinizadas provavelmente por beija-flores, uma condição plesiomórfica do grado basal composto por *S. azaleiflora* e *P. linearibracteata*, enquanto o grado composto pelas espécies de *Streblacanthus* é marcado por flores psicofílicas. Essa diversidade floral indica a ação de polinizadores específicos e sugere mais de uma mudança para polinização por beija-flores (Wasshausen, 1986; Daniel, 1993, 1996; Smick, 2004; Daniel *et al.*, 2008).

Clado Thyrsacanthus

O gênero *Thyrsacanthus* compreende apenas cinco espécies, caracterizadas pelo hábito arbustivo, profusamente ramificado, brácteas inconspícuas, flores com corola vermelha, grande e expandida no tubo, potencialmente polinizadas por beija-flores (Côrtes *et al.*, 2010). A presença de *Justicia angustissima*, *Schaueria humuliflora*, *Carlowrightia sulcata*, *Mirandea hyssopus* e *Yeatesia mabryi* tornam o clado *Thyrsacanthus* bastante heterogêneo por causa das flores nitidamente distintas: corola pequena, branca, roxa ou azul, com tubo estreito em *J. angustissima*, *S. humuliflora* e *Y. mabryi*, e infundibular com limbo bilabiado em *C. sulcata* e *M. hyssopus*, refletindo mais de uma mudança de polinizadores, que parecem variar de lepidópteros e abelhas a beija-flores (Hilsenbeck, 1989; Daniel, 2003; Daniel *et al.*, 2008; Côrtes, obs. pess.). *Justicia gonzalezii* e *J. zopilotensis*, por outro lado, compartilham a morfologia floral e polínica com *Thyrsacanthus* (Henrickson & Hiriart, 1988; Daniel *et al.*,

2008). Elashaviam sido conjuntamente tratadas em *Anisacanthus* (Hagen, 1941), mas foram transferidas para *Justicia* (Henrickson & Hiriart, 1988) por apresentarem flores nototribicas (vs. esternotribicas em *Anisacanthus*). Apesar da morfologia heterogênea, uma deleção de 366 pb nas sequências de *ndhF-rpl32* (dados não publicados) parece representar uma sinapomorfia molecular diagnóstica do clado *Thyrsacanthus*.

O grupo está distribuído em núcleos de florestas sazonalmente secas da América do Sul e do México, uma estruturação filogenética esperada em linhagens associadas a esse tipo de ambiente (Pennington *et al.*, 2004, 2006; Cardoso *et al.*, 2013). Três espécies (*T. ramosissimus*, *T. microphyllus* e *J. angustissima*) são encontradas na Caatinga, o maior e mais isolado núcleo dessas florestas (Pennington *et al.*, 2000; Queiroz, 2006) e *S. humuliflora* nas florestas estacionais decíduas do domínio Atlântico da Bahia. Duas (*T. boliviensis* e *C. sulcata*) estão distribuídas nas florestas secas da Bolívia (núcleo subandino), Chiquitano e núcleo Misiones, enquanto *T. secundus* distribui nas florestas secas do Norte da América do Sul, entrando na floresta Amazônica e em restingas do Norte. A relação com o clado Mexicano (*J. gonzalezii*, *J. zopilotensis*, *Y. mabryi* e *M. hyssopus*) e a posição de *J. zopilotensis* neste clado é confirmada aqui como havia sido sugerido por Daniel *et al.* (2008).

Considerações finais

A linhagem *Tetramerium* não apresenta evidências de uma conexão pelo oeste da América do Sul, mas possivelmente de uma diagonal ligando a Caatinga às florestas secas do bloco sudoeste. A linhagem de florestas secas teria se dispersado da América do Norte pela costa norte da América do Sul até o Nordeste do Brasil e, em seguida, se dispersado até o sudoeste da América do Sul. Esse corredor diagonal de florestas secas teria começado a se fragmentar no Plioceno, com a expansão do Cerrado, sugerindo um isolamento relativamente antigo entre os seus blocos. Eventuais expansões desses fragmentos podem ter acontecido depois disso, como detectado em *Astronium urundeuva* (Alemão) Engl. (e.g., Caetano *et al.*, 2008), mas estudos com populações de *Handroanthus impetiginosus* indicam divergências antigas, no Pleistoceno Inferior, e ausência de uma redução significativa no tamanho populacional da espécie (Collevatti *et al.*, 2012), destoando do esperado para uma distribuição mais ampla dessas florestas num passado recente, como simulado em alguns estudos de modelagem para as florestas secas na Última Máxima Glacial (Collevatti *et al.*, 2012, 2013).

Nossos resultados indicam uma sincronia marcante para os eventos que levaram à estruturação ecológica da linhagem *Tetramerium*, sem qualquer evidência de um arco deflorestas secas na América do Sul durante o Pleistoceno. A coincidência entre a expansão das florestas secas e a vicariância das florestas úmidas da Amazônia e da Mata Atlântica por volta do Plioceno concordam com as idades estimadas para disjunções mais antigas, associadas ao fim do corredor de florestas úmidas ao sul do Cerrado (Batalha-Filho *et al.*, 2013). A subsequente fragmentação dos núcleos de florestas secas é compatível com a cronologia pré-pleistocênica estimada para divergências de gêneros de plantas típicos de florestas secas (Pennington *et al.*, 2004) e concorda com a estimativa para a idade de divergência entre populações de florestas secas que indicam a coalescência de núcleos isolados em escala geográfica para o Pleistoceno Inferior (Collevatti *et al.*, 2012). Nossos resultados também são consonantes com simulações da paleodistribuição das florestas secas na Última Glacial (Mayle, 2004; Werneck *et al.*, 2011) e áreas de estabilidade climática na Mata Atlântica (Moritz & Carnaval, 2008) e na Amazônia (Cheng *et al.*, 2013). A congruência entre eventos biogeográficos e a conciliância entre resultados com diferentes abordagens confere confiabilidade à idade estimada neste trabalho para a vicariância entre os blocos de florestas secas do sudoeste da América do Sul e do nordeste do Brasil, indicando a ausência de uma continuidade entre elas pelo menos desde a metade do Pleistoceno. Esse limite contrasta com um arco de florestas secas durante a Última Máxima Glacial, como postulado pela teoria do Arco Pleistocênico (Prado & Gibbs, 1993) e indicado em alguns modelos de paleodistribuição para a última Glacial baseados em (conjunto de) espécies de ampla distribuição (Collevatti *et al.*, 2012, 2013).

A importância das flutuações climáticas pleistocênicas como fator determinante para a diversificação em diversas formações vegetacionais tem sido questionada e eventos paleogeológicos do Neogeno passaram a receber uma atenção maior para explicar os atuais padrões de diversidade (e.g., Hoorn *et al.*, 2013). Nossos resultados concordam que o Neogeno foi marcante para a reestruturação dos biomas neotropicais, apesar da diversificação da linhagem *Tetramerium* estar concentrada no Pleistoceno. No entanto, a grande ênfase dada recentemente aos eventos geológicos do Mioceno talvez seja apenas um reflexo da atenção acentuada em teorias que delegam às flutuações climáticas do Pleistoceno influência primordial na produção de biodiversidade. O declínio contínuo do CO₂, associado à diminuição da temperatura e da umidade, por outro lado, deve ter excedido a zona de conforto

de algumas linhagens de plantas durante o Mioceno e talvez tenha sido esta a condição mais importante para a recomposição da diversidade em termos globais. Eventos paleogeológicos neste período certamente tiveram uma participação importante na história de várias linhagens sul-americanas, porém eles devem ter tido um alcance bem mais limitado, e foram influentes principalmente no norte do continente, em especial nos Andes e na Amazônia.

AGRADECIMENTOS

Esse estudo é o resultado dos projetos Pronex (FAPESB-PNX0014/2009), Re flora (CAPES e CNPq) e auxPe-PNADB (CAPES) e parte da tese de doutorado de ALAC financiado pela FAPESB e CAPES, o qual foi desenvolvido no PPGBot-UEFS. AR é um pesquisador CNPq (Pq2). Nós agradecemos a Lucinda McDade, Patrícia Luz Ribeiro, Uíara Catharina, Luciano Paganucci de Queiroz, Pedro Fiaschie Cássio van den Berg pela assistência com a metodologia e discussões.

REFERÊNCIAS

- Adeigbe, O.C., Ola-Buraimo, A.O. & Moronhunkola, A.O. (2013) Palynological characterization of the Tertiary offshore Emi-1 Well, Dahomey basin, Southwestern Nigeria. *International Journal of Scientific & Technology Research*, **2**, 58–70.
- Ali, S.S., Yu, Y., Pfoser, M. & Wetschnig W. (2012) Inferences of biogeographical histories within subfamily Hyacinthoideae using S-Diva and Bayesian binary MCMC analysis implemented in RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies). *Annals of Botany*, **109**, 95–107.
- Antonelli, A., & Sanmartín, I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, **60**, 403–414.
- Antonelli, A., Nylander, J.A.A., Person, C. & Sanmartín, I. (2009) Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **24**, 9749–9754.
- Antonelli, A., Quijada-Mascareñas, A., Crawford A.J., Bates, J.M., Velazco, P.M. & Wüster, W. (2010) Molecular studies and phylogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models. *Amazonia landscape and species evolution: a look into the past* (ed. by C. Hoorn and E.P. Wesselingh), pp. 386–404. Wiley-Blackwell, Oxford.

- Arakaki, M., Christin, A.-P., Nyffeler, R., Lendel, A., Eggli, U., Ogburn, R.M., Spriggs, E., Moore, M.J. & Edwards, E.J. (2011) Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 8379–8384.
- Batalha-Filho, H., Fjeldsa, J., Pierre-Henri, F. & Muyaki, C.Y. (2013) Connections between the Atlantic and Amazonia Forest avifaunas represent distinct historical events. *Journal of Ornithology*, **154**, 41–50.
- Bennett, K.D. (2004) Continuing the debate on the role of Quaternary environmental change for macroevolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **359**, 295–303.
- Bigarella, J.J., Andrade-Lima, D. & Riehs, P.J. (1975) Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **47**, 411–464.
- Brummitt, R.K. (1978) Proposal (447) to conserve the name *Fittonia* Coemans over *Adelaster* Lindley ex Veitch (Acanthaceae). *Taxon*, **27**, 307–309.
- Caetano, S., Prado, D., Pennington R.T., Beck, S., Oliveira-Filho, A., Spichiger, R. & Naciri, Y. (2008) The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology*, **17**, 3147–3159.
- Cardoso, D., Queiroz, L.P., Lima, H.C., Suganuma, E., van den Berg, C. & Lavin, M. (2013) A molecular phylogeny of the Vataireoid legumes underscores floral evolvability that is general to many early-branching Papilionoid lineages. *American Journal of Botany*, **100**, 403–421.
- Carnaval, A.C., & Moritz, C. (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, **35**, 1187–1201.
- Cerling, T.E., Harris, J.M., Macfadden, B.J., Leakey, M.G., Quadek, J., Eisenmann, V., & Ehleringer, J.R. (1997) Global vegetation change through the Miocene / Pliocene boundary. *Nature*, **389**, 153–158.
- Cheng, H., Sinha, A., Cruz, F.W., Wang, X., Edwards, R.L., d'Horta, F.M., Ribas, C.C., Vuille, M., Stott, L.D. & Auler, A.S. (2013) Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature Communications*, **4**, DOI: 10.1038/ncomms2415.

- Clarke, C.B. (1900) Acanthaceae. *Flora of Tropical Africa*, vol. 5, part. 2 (ed. by D. Oliver, W.T.T. Dyer and A.W. David), p. 242. L. Reeve, London.
- Coates, A.G. & Obando, J.A. (1996) The geologic evolution of the Central American isthmus. *Evolution and environment in tropical America* (ed. by J.B.C. Jackson, A.F. Budd and A.G. Coates), pp. 21–56. University of Chicago Press, Chicago.
- Coates, A.G., Collins, L.S., Aubry, M.O. & Berggren A.N.D.W.A. (2004) The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *Geological Society of America Bulletin*, **116**, 1327–1344.
- Cody, S., Richardson, J.E., Rull, V., Ellis, C. & Pennington, T. (2010) The great American biotic interchange revisited. *Ecography*, **33**, 326–332.
- Cohen, K.M., Finney, S. & Gibbard, P.L. (2012) *International chronostratigraphic chart*. International Commission on Stratigraphy. August 2012.
- Colinvaux, P.A. & Oliveira, P.E. (2001) Amazon plant diversity and climate through the Cenozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **166**, 51–63.
- Collevatti, R.G., Terribile, L.C., Lima-Ribeiro, M.S., Nabout, J.C., Oliveira, G., Rangel, T.F., Rabelo, S.G. & Diniz-Filho, J.A.F. (2012) A coupled phylogeographical and species distribution modelling approach recovers the demographical history of a Neotropical seasonally dry forest tree species. *Molecular Ecology*, **21**, 5845–5863.
- Collevatti, R.G., Terribile, L.C., Oliveira, G., Lima-Ribeiro, M.S., Nabout, J.C., Rangel, T.F. & Diniz-Filho, J.A.F. (2013) Drawbacks to palaeodistribution modelling: the case of South American Seasonally Dry Forests. *Journal of Biogeography*, **40**, 345–358.
- Côrtes A.L.A., Borges, R.L.B. & Rapini, A. (2010) Reinstatement of *Thyrsacanthus Moric.* (Acanthaceae) and taxonomic novelties in the genus. *Taxon*, **59**, 965–972.
- Costa, L.P. (2003) The historical bridge between the Amazon and the Atlantic forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, **30**, 71–86.
- Cunningham, C.B. (1997) Is incongruence between data partitions a reliable predictor for phylogenetic accuracy? Empirically testing an iterative procedure for choosing among phylogenetic methods. *Systematic Biology*, **46**, 464–478.
- Daniel, T.F. (1990) New and reconsidered Mexican Acanthaceae IV. *Proceedings of the California Academy of Sciences, serie 4*, **46**, 279–287.
- Daniel, T.F. (1993) Taxonomic and geographic notes on Central American Acanthaceae. *Proceedings of the California Academy of Sciences, series 4*, **48**, 119–130.

- Daniel, T.F. (1996) *Sciaphyllum amoenum* (Acanthaceae) is a Peruvian *Streblacanthus*. *Novon*, **6**, 147–149.
- Daniel, T.F. (2003) A new combination in *Mirandea* (Acanthaceae). *Acta Botanica Mexicana*, **62**, 9–13.
- Daniel, T.F., McDade, L.A., Manktelow, M. & Kiel, C.A. (2008) The “*Tetramerium* Lineage” (Acanthaceae: Acanthoideae: Justicieae): delimitation and intra-lineage relationships based on cp and nrITS sequence data. *Systematic Botany*, **33**, 416–436.
- Dorado, O., Rieseberg, L.H. & Arias, D.M. 1992. Chloroplast DNA introgression in southern California sunflowers. *Evolution*, **46**, 566–572.
- Doyle, J.J. & Doyle, J.L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small amounts of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, **19**, 11–15.
- Drummond, A.J. & Rambaut, A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, **7**, 214.
- Edwards, E.J., Osborne, C.P., Strömberg, C.A.E., Smith, S.A. & C4 Grasses Consortium (2010) The origins of C4 grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science. *Science* **328**, 587–591.
- Erkens, R.H.J., Chatrou, L.W., Maas, J.W., van der Niet, T. & Savolainen, V. (2007) A rapid diversification of rainforest trees (*Guatteria*; Annonaceae) following dispersal from Central into South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **44**: 399–411.
- Ezcurra, C. (1994) *Carlowrightia sulcata* (Acanthaceae), una especie de Sudamerica Austral tratada previamente en *Siphonoglossa*. *Novon*, **4**, 221–223.
- Farris, J.S., Källersjö, M., Kluge, A.G. & Bult, C. (1994) Testing significance of incongruence. *Cladistics*, **10**, 315–319.
- Fehrer J., Gemeinholzer, B., Chrtek Jr., J. & Bräutigam, S. (2007) Incongruent plastid and nuclear DNA phylogenies reveal ancient intergeneric hybridization in *Pilosella* hawkweeds (*Hieracium*, Cichorieae, Asteraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **42**, 347–361.
- Germeraad, J.H., Hopping, C.A. & Muller, J. (1968) Palynological of Tertiary sediments from tropical areas. *Review of Paleobotany and Palynology*, **6**, 189–348.
- Gregory-Wodzicki, K. (2000) Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. *Geological Society of America Bulletin*, **112**, 1091–1105.

- Guindon, S., Dufayard J.F., Lefort V., Anisimova M., Hordijk W. & Gascuel O. (2010) New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology*, **59**, 307–321.
- Haffer, J. (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, **165**, 131–137.
- Hagen, S.H. (1941) A revision of the North American species of the genus *Anisacanthus*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **28**, 385–408.
- Hamilton, M.B. (1999) Four primer pairs for the amplification of chloroplast intergenic regions with intraspecific variation. *Molecular Ecology*, **8**, 521–523.
- Henrickson, J. & Hiriart, P. (1988) New species and transfers into *Justicia* (Acanthaceae). *Aliso*, **12**, 45–58.
- Hilsenbeck, R.A. (1989) Taxonomy of *Yeatesia* (Acanthaceae). *Systematic Botany*, **14**, 427–438.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Steege, H. ter, Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkisen, T. & Antonelli, A. (2010) Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, **330**: 927–931.
- Hoorn, C., Mosbrugger, V., Mulch, A., & Antonelli, A. (2013) Biodiversity from mountain building. *Nature Geoscience*, **6**, 154.
- Hughes, C.E., Pennington, R.T. & Antonelli, A. (2013) Neotropical plant evolution: assembling the big picture. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **171**, 1–18.
- Iturralde-Vinent, M.A. & MacPhee, R.D.E. 1999. Palaeogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **238**: 1–95.
- Jabaily, R.S. & Sytsma, K.J. (2013) Historical biogeography and life history evolution of Andean *Puya* (Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, **171**, 201–224.
- Keeley, J.E. & Rundel, P.W. (2003) Evolution of CAM and C₄ carbon-concentrating mechanisms. *International Journal of Plant Sciences*, **164**(3 Suppl.), S55–S77.
- Kiel, C.A., McDade, L.A., Daniel, T.F. & Champluvier, D. (2006) Phylogenetic delimitation of Isoglossinae (Acanthaceae: Justiceae) and relationships among constituent genera. *Taxon*, **55**, 683–694.

- Kiliunchi, R., Jae-Hong, P., Takahashi, H. & Maki, M. (2010) Disjunct distribution of chloroplast DNA haplotypes in the understory perennial *Veratrum album* ssp. *oxysepalum* (Melanthiaceae) in Japan as a result of ancient introgression. *New Phytologist*, **188**, 879–891.
- Lambeck, K., Esat, T.M. & Potter, E.-K. 2002. Links between climate and sea levels for the past three million years. *Nature*, **419**, 199–206.
- López, R.P., Alcázar, D.L. & Macía, M.J. (2006) The arid and dry plant formations of South America and their floristic connections: new data, new interpretation? *Darwiniana*, **44**, 18–31.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2010) *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*, version 2.74. (<http://mesquiteproject.org>). 5 January 2013.
- Martins, F.M., Templeton, A.R., Pavan, A.CO, Kohlbach, B.C. & Morgante, J.S. (2009) Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. *BMC Evolutionary Biology*, **9**, 294–307.
- Mayle, F.E. (2004) Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *Journal of Quaternary Science*, **19**, 713–720.
- Mayle, F.E., & Power, M.J. (2008) Impact of a drier Early-Mid-Holocene climate upon Amazonian forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **363**, 1829–38.
- McDade, L.A., Daniel, T.F., Masta, S.E. & Riley, K.M. (2000) Phylogenetic relationships within the tribe Justicieae (Acanthaceae): evidence from molecular sequences, morphology and cytology. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **87**, 435–458.
- Morley, R.J. (2000) *Origin and evolution of tropical rain forests*. Wiley, Chichester.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–858.
- Nees, CG. (1847) Acanthaceae. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, vol. 11 (ed. by Candolle, A.), pp. 46–519. Victoris Masson, Paris.
- Nelson, B.W., Ferreira, C.A.C, Silva, M.F. & Kawasaki, M.L. (1993) Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature*, **345**, 714–716.
- Nylander, J.A.A. (2008) *MrModeltest* 2.3. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre. Uppsala University, Uppsala.

- Okuyama, Y., Fujii, N., Wakabayashi, M., Kawakita, A., Ito, M., Watanabe, M., Murakami, N. & Kato, M. (2005) Nonuniform convert evolution and chloroplast capture: heterogeneity of observed introgression patterns in three molecular data partition phylogenies of Asian *Mitella* (Saxifragaceae). *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 285–296.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. (1995) A study of the origin of the central Brazilian forests by analysis of plant species distribution. *Edinburgh Journal Botany*, **52**, 141–194.
- Oliveira, P.E., Barreto, A.M.F. & Suguio, K. (1999) Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco river. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **152**, 319–337.
- Olson, D., Dinerstein, E., Wikramanayake, E., Burgess, N., Powell, G., Underwood, E., D'amico, J., Itoua, I., Strand, H., Morrison, J., Loucks, C., Allnutt, T., Ricketts, T., Kura, Y., Lamoreux, J., Wettengel, W., Hedao, P. & Kassem, K. (2001) Terrestrial ecoregions of the world – a new map of life on Earth. *Bioscience*, **51**, 933–938.
- Oxelman, B., Linden, M. & Berglund, D. (1997) Chloroplast *rps16* intron phylogeny of the tribe *Sileneae* (Caryophyllaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **206**, 393–410.
- Palma-Silva, C., Wendt, T., Pinheiro, F., Barbara, T., Fay, M.F., Cozzolino, S. & Lexers, C. (2011) Sympatric bromeliad species (*Pitcairnia* spp.) facilitate tests of mechanisms involved in species cohesion and reproductive isolation in Neotropical lineages. *Molecular Ecology*, **20**, 3185–3201.
- Pennington, R.T., Prado, D.E. & Pendry, C.A. (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, **27**, 261–273.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Prado, D.E., Pendry, C.A., Pell, S.K. & Butterworth, C.A. (2004) Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences*, **359**, 515–537.
- Pennington, R.T., Richardson, J.E. & Lavin, M. (2006) Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytologist*, **172**, 605–616.
- Pennington, R.T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. (2009) Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 437–457.

- Pinto-Sánchez, N.R., Ibáñez, R., Madriñán, S., Sanjur, O.I., Bermingham, E., & Crawford, A.J. (2012) The great american biotic interchange in frogs: multiple and early colonization of Central America by the South American genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **62**, 954–972.
- Prado, D.E. & Gibbs, P.E. (1993) Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **80**, 902–927.
- Queiroz, L.P. 2006. The Brazilian Caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. *Neotropical savannas and dry forests: plant diversity, biogeography and conservation* (ed. by R.T. Pennington, G.P. Lewis, J.A. Ratter), pp. 121–157. CRC Press Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- Rambaut, A. (2009) *FigTree: tree figure drawing tool, version 1.3.1*. (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>). 5 January 2013.
- Rambaut, A. & Drummond A. (2007) *Tracer: a program for analyzing results from Bayesian MCMC programs, version 1.4*. (<http://evolve.-zoo.ox.ac.uk/software>). 5 January 2013.
- Raven, P.H. & Axelrod, D.I. (1974) Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **61**, 539–673.
- Richardson, J.E., Pennington R.T., Pennington, T.D. & Hollingsworth, P.M. (2001) Rapid diversification of a species-rich genus of Neotropical Rain Forest Trees. *Science*, **293**, 2242–2245.
- Rieseberg, L.H. & Wendel, J.F. (1993) Introgression and its consequences in plants. *Hybrid zones and the evolutionary process* (ed. by R. Harrison), pp. 70–109. Oxford University Press, New York.
- Rokas, A., Williams B.L., King, N. & Carroll, S.B. (2003) Genome-scale approaches to resolving incongruence in molecular phylogenies. *Nature*, **425**, 798–804.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P. (2003) MrBayes 3.1.2: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, **19**, 1572–1574.
- Rosenberg, M.S. & Kumar, S. (2001) Incomplete taxon sampling is not a problem for phylogenetic inference. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 10751–10756.
- Rull, V. (2008) Speciation timing and Neotropical biodiversity: the Tertiary-Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular ecology*, **17**, 2722–2729.

- Rull, V. (2011) Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 508–513.
- Rusby, H.H. (1927) Descriptions of new species of plants collected on the Mulford Biological Exploration of the Amazon Valley, 1921–22. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, **7**, 205–387.
- Santos, A.M.M., Cavalcanti, D.R., Silva, J.M.C. & Tabarelli, M. (2007) Biogeographical relationships among tropical forests in North-Eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, **34**, 437–446.
- Shaw, J., Lickey, E.B., Beck, J.T., Farmer, S.B., Liu, W., Miller, J., Siripun, K.C., Winder, C.T., Schilling, E.E. & Small, R.S. (2005) The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American Journal of Botany*, **92**, 142–166.
- Shaw, J., Lickey, E.B., Beck, J.T., Schilling, E.E. & Small, R.S. (2007) Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American journal of Botany*, **94**, 275–288.
- Shimodaira, H. & Hasegawa, M. (1999) Multiple comparisons of log-likelihoods with applications to phylogenetic inference. *Molecular Biology and Evolution*, **16**, 1114–1116.
- Simon, M. F. & Pennington, T. (2012) Evidence for adaptation to fire regimes in the tropical savannas of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Plant Sciences*, **173**, 711–723.
- Simon, M.F., Grether, R., Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T. & Hughes, C.E. (2009) Recent assembly of the Cerrado, a Neotropical plant diversity hotspot, by *in situ* evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 20359–20364.
- Small, R.L., Cronn, R.C. & Wendel, J.F. (2004). Use of nuclear genes for phylogeny reconstruction in plants. *Australian Systematic Botany*, **17**: 145-170.
- Smick, G.A. (2004) Monograph of *Streblacanthus* Kuntze (Acanthaceae): taxonomy and phylogenetics. M.Sc. thesis. Faculty of San Francisco State University, San Francisco, California, 98 pp.
- Song, S., Liu, L., Edwards, S.V. & Wu, S. (2012) Resolving conflict in eutherian mammal phylogeny using phylogenomics and the multispecies coalescent model. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**, 14942–14947.

- Standen, R., Judge, D.P. & Bonfield, J.K. (2003) Analysing sequences using the Staden Package and EMBOSS. *Introduction to bioinformatics: a theoretical and practical approach*. Human Press In, Totawa.
- Sun, Y., Skinner, D.Z., Liang, G.H. & Hulbert, S.H. (1994) Phylogenetic analysis of *Sorghum* and related taxa using internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA. *Theoretical and Applied Genetics*, **89**: 26–32.
- Sun, Y., Wang, A., Wan, D., Wang, Q. & Liu, J. (2012) Rapid radiation of *Rheum* (Polygonaceae) and parallel evolution of morphological traits. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **63**, 150–158.
- Swofford, D.L. (2000) *PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 4.0b10*. Sinauer, Sunderland.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. & Bouvet, J. (1991) Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology*, **17**, 1105–1109.
- Thiers, B. (2013). *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- Tripp, E.A., Fatimah, T.F., Darbyshire, I. & Mcdade, L.A. 2013. Origin of African *Physacanthus* (Acanthaceae) via wide hybridization. *Plos One*, **8**, e55677.
- Wasshausen, D.C. 1986. The systematic of the genus *Pachystachys* (Acanthaceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **99**, 160–185.
- Wasshausen, D.C. & Wood, J.R.I. (2004) Acanthaceae of Bolivia. *Contributions from the United States National Herbarium* 49. Department of Botany, National Museum of Natural History, Washington, D.C.
- Wen, J. & Zimmer, E.A. (1996) Phylogeny and biogeography of *Panax* L. (the ginseng genus, Araliaceae): inferences from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Molecular phylogenetics and Evolution*, **6**, 167–177.
- Werneck, F.P. (2011) The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews*, **30**, 1630–1648.
- Werneck, F.P., Costa, G.C., Colli, G.R., Prado, D.E., Sites Jr, J.W. (2011) Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modeling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 272–288.

- White, T.J., Bruns, T., Lee, S. & Taylor, J. (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal genes for phylogenetics. *PCR Protocols: a Guide to Methods and Applications* (ed. by M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky and T.J. White), pp. 315–322. Academic press, Orlando.
- Wiens, J.J. (2005) Can incomplete taxa rescue phylogenetic analyses from long-branch attraction? *Systematic Biology*, **54**, 731–742.
- Wiens, J.J. & Tiu, J. (2012) Highly incomplete taxa can rescue phylogenetic analyses from the negative impacts of limited taxon sampling. *PLOS One*, **7**, e42925.
- Yu, Y., Harris, A.J. & He, X. (2010) S-DIVA (statistical dispersal-vicariance analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**, 848–850.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. & Billups, K. (2001) Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, **292**, 686–93.

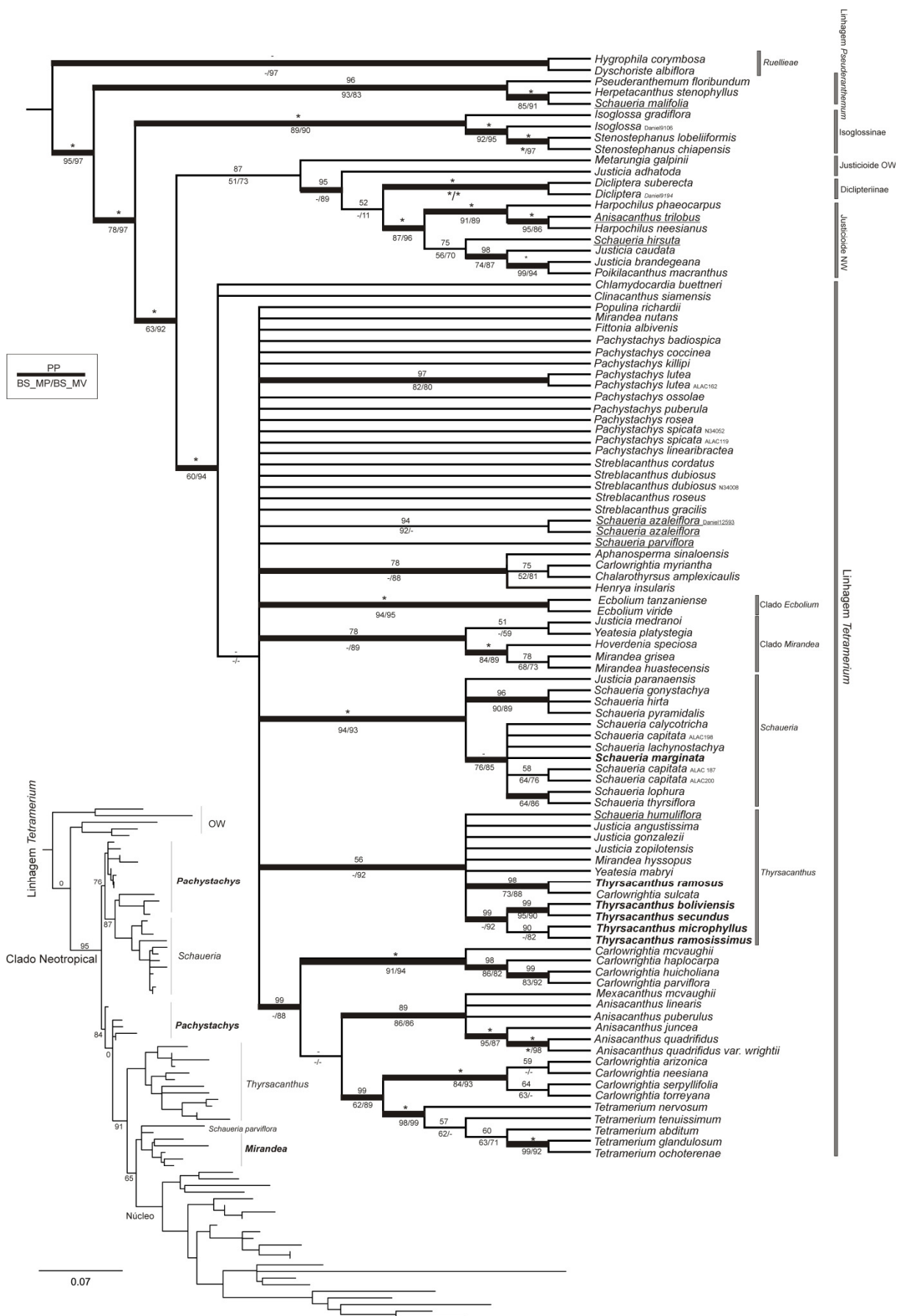


Figura S1. Consenso de maioria derivado da análise bayesiana com ITS mostrando as relações na linhagem *Tetramerium*, com ênfase para os gêneros sul-americanos *Schaueria*, *Pachystachys* e *Thyrsacanthus*. Os nomes em negrito ressaltam táxon com posição incongruente entre os resultados com dados plastidiais e nucleares; e os nomes sublinhados evidenciam os táxons que apareceram fora dos gêneros como tradicionalmente circunscritos. Os valores acima dos ramos indicam a probabilidade posterior (PP) dos clados e abaixo o suporte de *bootstrap* com máxima parcimônia (BS_MP) e máxima verossimilhança (BS_MV), respectivamente; os ramos espessados são sustentados por $PP \geq 95\%$ e $BS \geq 80\%$; * = 100%. As setas denotam clados colapsados no consenso estrito da MP. À esquerda, encontra-se o filograma obtido a partir da análise de máxima verossimilhança; incongruências em relação à árvore da inferência bayesiana estão em negrito.

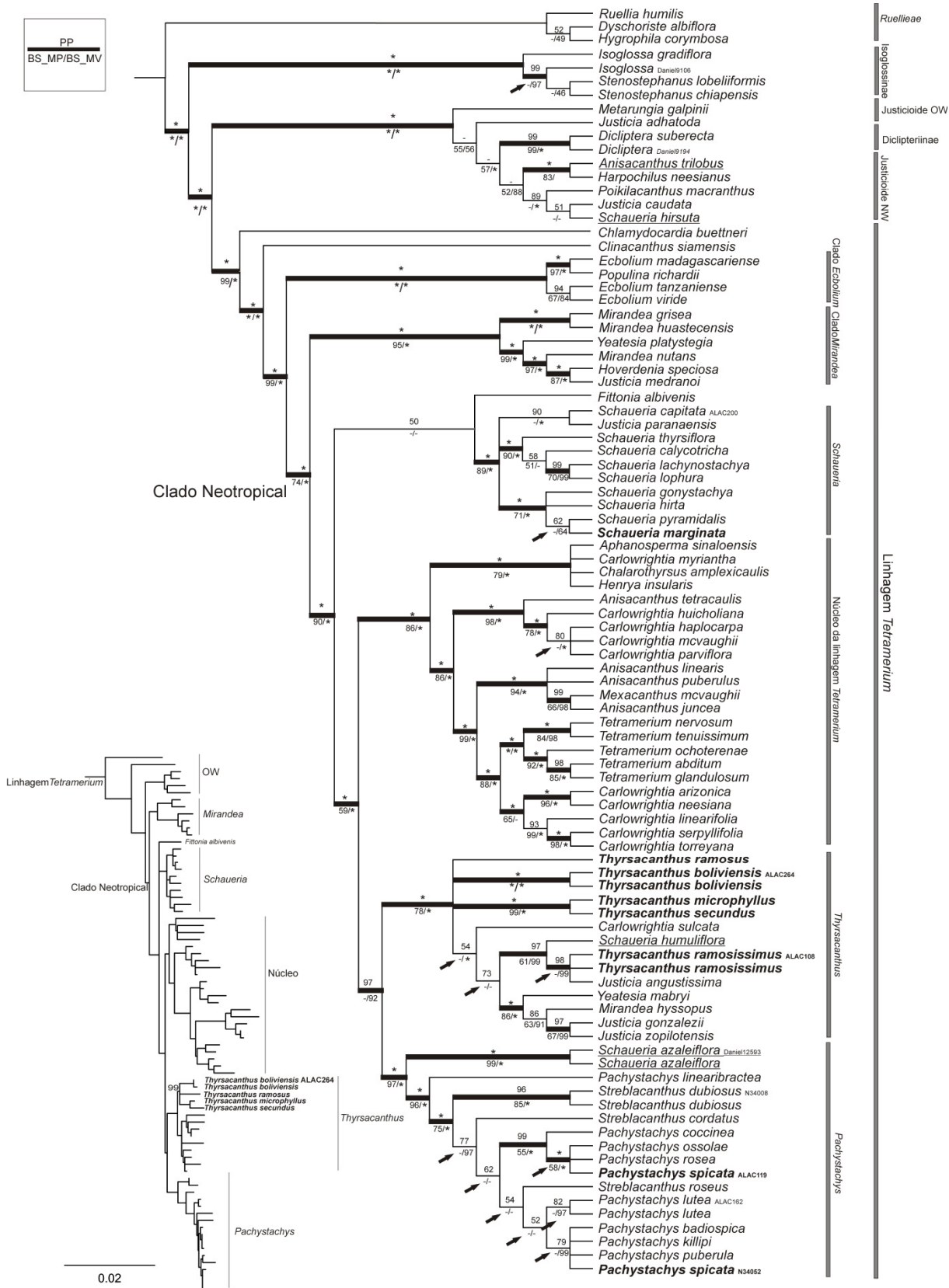


Figura S2. Consenso de maioria derivado da análise bayesiana com dados plastidiais (*trnL-F*, *trnT-L*, *trnS-G*, *rps16*) mostrando as relações na linhagem *Tetramerium*, com ênfase para os gêneros sul-americanos *Schaueria*, *Pachystachys* e *Thyrsacanthus*. Os nomes em negrito ressaltam táxon com posição incongruente entre os resultados com dados plastidiais e nucleares; e os nomes sublinhados evidenciam os táxons que apareceram fora dos gêneros como tradicionalmente circunscritos. Os valores acima dos ramos indicam a probabilidade posterior (PP) dos clados e abaixo o suporte de *bootstrap* com máxima parcimônia (BS_MP) e máxima verossimilhança (BS_ML), respectivamente; os ramos em espessados são sustentados por $PP \geq 95\%$ e $BS \geq 80\%$; * = 100%. As setas denotam clados colapsados no consenso estrito da MP. À esquerda, encontra-se o filograma obtido a partir da análise de máxima verossimilhança; incongruências em relação à árvore da inferência bayesiana estão em negrito.

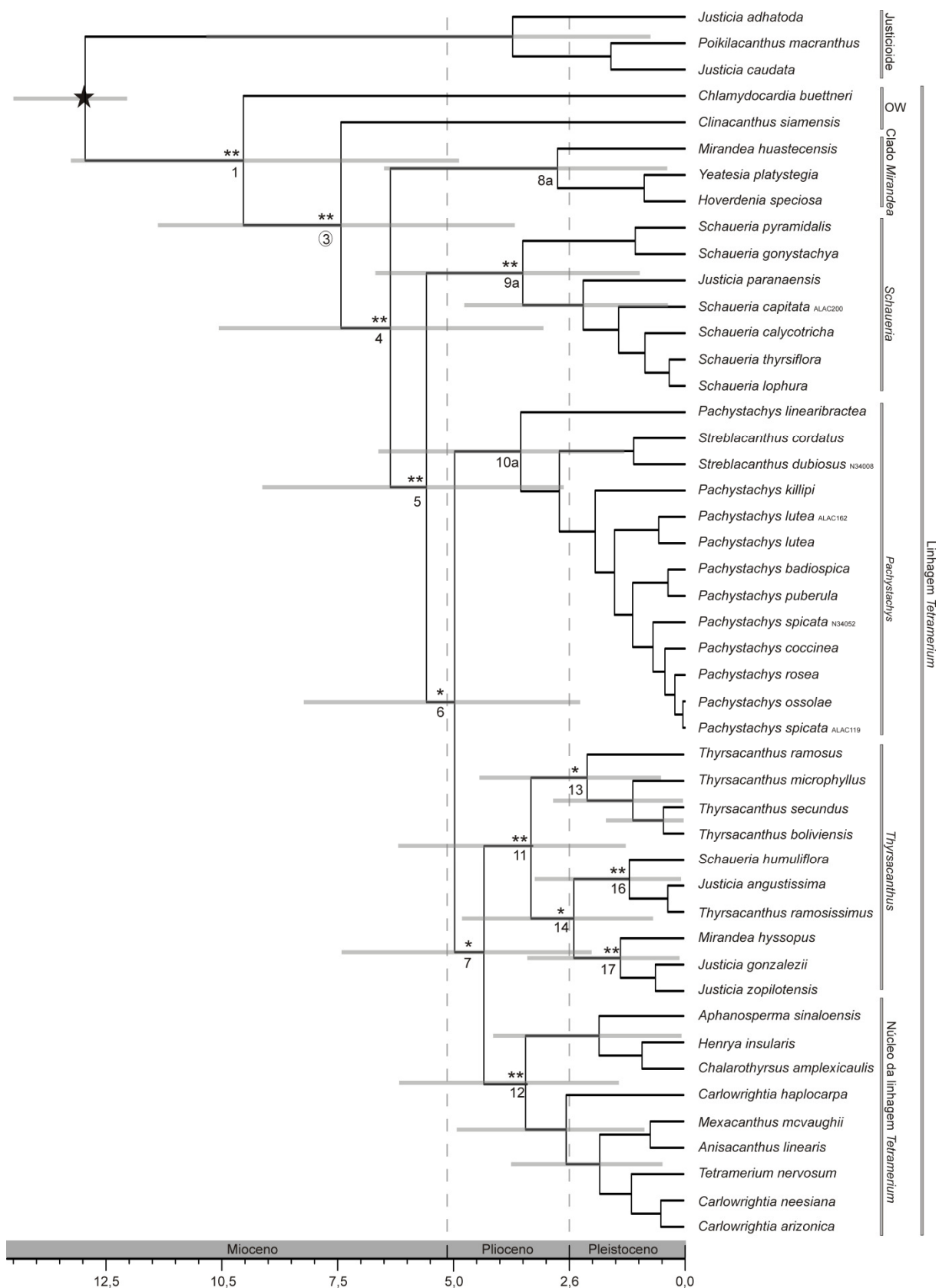


Figura S3. Cronograma (em milhões de anos) com dados combinados (ITS, *trnL-F*, *trnT-L*, *trnS-G*, *rps16*) obtido da análise do BEAST. As barras cinza indicam os intervalos com 95% de credibilidade. * indica $PP \geq 90\%$ e ** $PP = 100\%$ na análise com amostragem completa (Fig. 1); as linhas tracejadas marcam o período de expansão das florestas secas e vicariância das florestas úmidas; e a estrela marca o ponto de calibração. Os períodos geológicos foram baseado em Cohen *et al.* (2012).

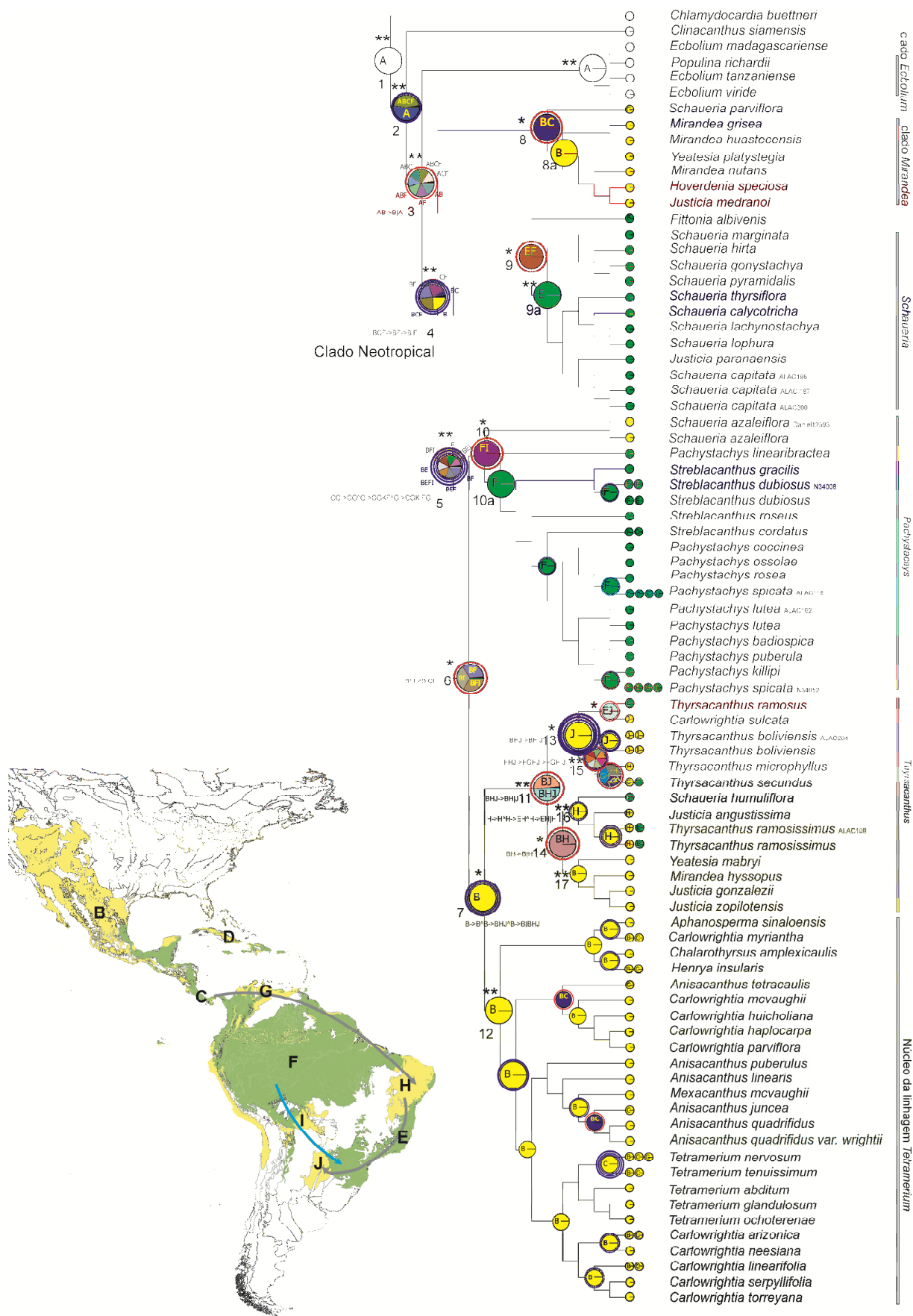


Figura S4. Consenso de maioria da análise de bayesiana mostrando o cenário biogeográfico reconstruído no S-Diva a partir da IB com dados combinados (ITS, *trnL-F*, *trnT-L*, *trnS-G*, *rps16*). As pizzas representam a distribuição da área ancestral; os círculos ao redor das pizzas representam eventos biogeográficos: azul = dispersão; vermelho = vicariância; amarelo = extinção. Os números dos nós correspondem aos principais clados da linhagem *Tetramerium* discutidos no texto; as prováveis sequências de eventos são incluídas próximas a alguns clados. As letras nos nós correspondem às áreas ancestrais determinadas no S-Diva conforme indicadas no mapa: Velho Mundo (A), América do Norte (B), América Central (C), Antilhas (D), Floresta Atlântica (E), Floresta Amazônica (F), florestas secas do norte da América do Sul (G), Caatinga (H), florestas secas subandinas e Chiquitanas (I) e Florestas secas do núcleo Misiones (J).

Apêndice 1. Lista das amostras sequenciadas para este estudo (abreviações dos herbários, conforme Thiers *et al.*, 2013) ou dos acessos no GenBank (McDade *et al.*, 2000; Daniel *et al.*, 2008; Tripp *et al.*, 2013); os travessões indicam sequências não disponíveis.

Espécie	Voucher	<i>rps16</i>	<i>trnL-F</i>	<i>trnT-L</i>	<i>trnS-G</i>	ITS
<i>Anisacanthus junceus</i> Hemsl.	M. Manktelow 720 (UPS)	—	—	EU081110.1	EU0810421	EU0874301
<i>Anisacanthus linearis</i> (S.H.Hagen) Henrickson & E.J. Lott	Louie s.n. (CAS)	EU0874821	EU0875381	EU0811111	EU0810431	EU0874311
<i>Anisacanthus puberulus</i> (Torr.) Henrickson & E.J. Lott	L. McDade 1179 (ARIZ)	—	—	EU0811121	EU0810441	AF2897781
<i>Anisacanthus quadrifidus var wrightii</i> (Torr) Henrickson	M. Manktelow 688 (UPS)	—	—	—	—	EU0874321
<i>Anisacanthus tetracaulis</i> Leonard	Tucker 629 (CAS)	EU0874991	—	EU0811331	EU0810451	EU0874491
<i>Anisacanthus trilobus</i> Lindau	A.L.A. Côrtes <i>et al.</i> 97 (HUEFS)					
<i>Aphanosperma sinaloensis</i> (Leonard & Gentry) T.F. Daniel	T.F. Daniel 4060cv (CAS)	EU0875031	EU0875501	EU0811381	EU0810721	EU0874541
<i>Carlowrightia arizonica</i> A. Gray	Jenkins 8924 (ARIZ)	EU0874851	AF0631231	EU0811151	EU0810481	EU0874341
<i>Carlowrightia haplocarpa</i> B.L. Rob & Greem.	M. Manktelow 715 (UPS)	EU0875001	EU0875481	EU0811341	EU0810671	EU0874501
<i>Carlowrightia huicholiana</i> T.F. Daniel	Bauml & Voss 1896 (CAS)	EU0875011	—	EU0811351	EU0810661	EU0874511
<i>Carlowrightia linearifolia</i> (Torr.) A. Gray	M. Manktelow 722 (UPS)	EU0874881	EU0875421	EU0811191	EU0810501	—
<i>Carlowrightia mcvaughii</i> T.F. Daniel	T.F. Daniel 5262 (CAS)	—	EU0875491	EU0811361	EU0810681	EU0874521
<i>Carlowrightia myriantha</i> (Standl.) Standl.	T.F. Daniel 8267 (CAS)	EU0875041	—	EU0811391	EU0810731	EU0874551
<i>Carlowrightia neesiana</i> (Schauer ex Nees) T.F. Daniel	M. Manktelow 708 (UPS)	EU0874871	EU0875411	EU0811181	EU0810491	EU0874361
<i>Carlowrightia parviflora</i> (Buckley) Wassh.	M. Manktelow 704 (UPS)	EU0875021	—	EU0811371	EU0810691	EU0874531
<i>Carlowrightia serpyllifolia</i> A. Gray	M. Manktelow 694 (UPS)	EU0874891	—	EU0811201	EU0810521	EU0874371
<i>Carlowrightia sulcata</i> (Nees) C. Ezcurra	A. Krapovickas 17381 (CAS)	—	—			
<i>Carlowrightia torreyana</i> Wassh.	M. Manktelow 690 (UPS)	EU0874911	—	EU0811221	EU0810541	EU0874391
<i>Chalarothyrsus amplexicaulis</i> Lindau	T.F. Daniel & Bartolomeu 4842cv (CAS)	EU0875051	AF2897401	EU0811401	EU0810741	AF2897801
<i>Chlamydocardia buettneri</i> Lindau	95-0034-44 (BR)	EU0875351	EU0875691	EU0811741	EU0811071	EU0874801
<i>Clinacanthus siamensis</i> Bremek.	1979-0344 (BR)	EU0875341	EU0875681	EU0811731	EU0811061	EU0874791

Continuação

<i>Dicliptera</i> sp.(Daniel 9194)	T.F. Daniel 9194 (CAS)	—	AF2897231	—	—	AF2897641
<i>Dicliptera suberecta</i> (André) Bremek.	L. McDade 1176 (ARIZ)	—	AF2897221	—	—	AF2897631
<i>Dyschoriste albiflora</i> Lindau	Luwiiika et al. 580 (MO)	KC420528	KC420612	KC118466	KC420586	KC420544
<i>Ecbolium madagascariense</i> Vollesen	T.F. Daniel et al. 10412 (PH)	EU3157901	—	EU0811681	EU0811011	—
<i>Ecbolium tanzaniense</i> Vollesen	Bidgood et al. 567 (CAS)	EU0875301	—	EU0811691	EU0811021	EU0874751
<i>Ecbolium viride</i> (Forssk.) Alston	Friis & Vollesen 5050 (CAS)	EU0875311	—	EU0811701	EU0811031	EU0874761
<i>Fittonia albivenis</i> (Lindl. ex Veitch) Brummitt	A.L.A. Côrtes 235 (HUEFS)					
<i>Harpochilus nessianus</i> Mart. ex Nees	Souza <i>et al.</i> 5413 (CAS)	—	AF2897211	—	—	AF2897621
<i>Harpochilus phaeocarpus</i> Nees	L.P. Queiroz 13899 (HUEFS)	—	—	—	—	ok
<i>Henrya insularis</i> Nees	Jenkins 89-432 (ARIZ)	EU0875071	AF0631251	EU0811421	EU0810711	AF1698431
<i>Herpetacanthus stenophyllus</i> Gómez-Laur. & Grayum	Herrera 3855 (ARIZ)	—	—	—	—	AF2897951
<i>Hoverdenia speciosa</i> Nees	T.F. Daniel & Baker 3739 (CAS)	EU0875191	AF2897381	EU0811571	EU0810891	AF2897771
<i>Hygrophila corymbosa</i> Lindau	897223 (MO)	EU529024	AF063120	EU529090	EU528961	AF169836
<i>Isoglossa grandiflora</i> C.B. Clarke	T.F. Daniel s.n. (CAS)	—	AF289745	DQ3724451	DQ3724901	AF2897881
<i>Isoglossa</i> sp. (Daniel 9106)	T.F. Daniel 9106 (CAS)	—	AF2897461	—	—	AF2897891
<i>Justicia adhatoda</i> L.	Barr 60-393 (ARIZ)	DQ0592141	AF289734	EU0811761	DQ0592961	AF2897731
<i>Justicia angustissima</i> A. Côrtes & Rapini	E. Melo <i>et al.</i> 4642 (HUEFS)					
<i>Justicia betonica</i> L.	T.F. Daniel 9369 (CAS)	—	AF2897311	—	—	AF2897701
<i>Justicia brandegeana</i> Wasmh. & L.B. Sm.	Starr c.32 (ARIZ)	—	—	—	—	AF2897591
<i>Justicia caudata</i> A. Gray	Faivre 64 (ARIZ)	EU5290281	AF0631341	EU5290931	EU5289641	AF1698371
<i>Justicia comata</i> (L.) Lam.	Faivre 59 (ARIZ)	—	—	—	—	AF2897601
<i>Justicia gonzalezii</i> (Greenm.) Henrickson & P. Hiriart	B.Cruz 1093 (CAS)					
<i>Justicia medranoii</i> Henrickson & P. Hiriart	T.F. Daniel & Baker 3742 (CAS)	EU0922551	—	EU0811561	EU0810881	EU0874651

Continuação

<i>Justicia paranaensis</i> (Rizzini) Wassh. & L.B. Sm.	A.L.A. Côrtes <i>et al.</i> 266 (HUEFS)					
<i>Justicia zopilotensis</i> Henrickson & P. Hiriart	T.F. Daniel 5351 (CAS)					
<i>Metarungia galpinii</i> (Baden) Baden	T.F. Daniel 9322 (CAS)	EU5290461	—	EU5289841	—	AF2897761
<i>Mexacanthus mcvaughii</i> T.F. Daniel	Van-devender 94-23 (CAS)	EU0874841	EU0875391	EU0811141	EU0810471	EU0874331
<i>Mirandea grisea</i> Rzed.	T.F. Daniel & Baker 3717 (CAS)	EU0875221	—	EU0811611	EU0810951	AF2897831
<i>Mirandea huastecensis</i> T.F. Daniel	M. Manktelow 706 (UPS)	EU0875231	EU0875601	EU0811621	EU0810961	EU0874691
<i>Mirandea hyssopus</i> (Nees) T.F. Daniel	B. Diaz & Carranza 7498 (CAS)	EU0875121	EU0875551	EU0811471	EU0810941	EU0874591
<i>Mirandea nutans</i> (Nees) T.F. Daniel	Rzedowski 53366 (IEB)	EU0875201	—	EU0811581	EU0810901	EU0874661
<i>Pachystachys badiospica</i> Wassh.	P. Nuñez <i>et al.</i> 34040A (HUEFS)					
<i>Pachystachys coccinea</i> (Aulb.) Nees	Gustafsson 330 (NY)	—	EU0875571	EU0811521	EU0810831	EU0874621
<i>Pachystachys killipii</i> Wassh.	P. Nuñez <i>et al.</i> 34053 (HUEFS)					
<i>Pachystachys lutea</i> Nees	A.L.A. Côrtes <i>et al.</i> 162 (HUEFS)					
<i>Pachystachys lutea</i> Nees	L. McDade 1181 (DUKE)	EU0875161	AF0631281	EU0811511	EU0810821	AF1698441
<i>Pachystachys ossolae</i> Wassh.	P. Nuñez <i>et al.</i> 34023 (HUEFS)					
<i>Pachystachys puberula</i> Wassh.	P. Nuñez <i>et al.</i> 34042 (HUEFS)					
<i>Pachystachys rosea</i> Wassh.	P. Nuñez <i>et al.</i> 34002 (HUEFS)					
<i>Pachystachys linearibracteata</i> sp. inéd.	P. Nuñez <i>et al.</i> 34047 (HUEFS)					
<i>Pachystachys spicata</i> (Ruiz & Pav.) Wassh.	P. Nuñez <i>et al.</i> 34052 (HUEFS)					
<i>Pachystachys spicata</i> (Ruiz & Pav.) Wassh.	A.L.A. Côrtes & A.C. Mota 119 (HUEFS)					
<i>Poikilacanthus macranthus</i> Lindau	Haber 707 (MO)	EU5290541	AF0670661	EU5291211	EU5289941	AF1698381
<i>Populina richardii</i> Baill.	Kerardren 1671 (P)	EU0875321	EU08756611	EU0811711	EU0811041	EU0874771
<i>Pseuderanthemum atropurpureum</i> (W. Bull) Radlk.	-	—	—	—	—	JF3461661
<i>Pseuderanthemum floribundum</i> T.F. Daniel	T.F. Daniel 5381cv (CAS)	—	—	—	DQ3725071	DQ3724791

Continuação

<i>Rhinacanthus gracilis</i> Klotzsch.	T.F. Daniel s.n. (CAS)	EU5290571	—	EU5289951	—	AF2897661
<i>Ruellia humilis</i> Nutt	E. Tripp 14 (PH)	AF482604	AF482604	KC11850	EU431038	—
<i>Schaueria azaleiflora</i> Rusby	J.R.I. Wood 12593 (CAS)		—	—		
<i>Schaueria azaleiflora</i> Rusby	J.R.I. Wood 12593 (CAS)	EU0875151	—	EU0811501	EU0810811	EU0874611
<i>Schaueria calycotricha</i> (Link & Otto) Nees	A.L.A. Côrtes & A.C. Mota 160 (HUEFS)					
<i>Schaueria capitata</i> Nees	A.L.A. Côrtes <i>et al.</i> 200 (HUEFS)					
<i>Schaueria capitata</i> Nees	A.L.A. Côrtes <i>et al.</i> 187 (HUEFS)	—	—	—	—	
<i>Schaueria capitata</i> Nees	A.L.A. Côrtes <i>et al.</i> 198 (HUEFS)	—	—	—	—	
<i>Schaueria gonystachya</i> Nees	A.L.A. Côrtes & R.L.B. Borges 239 (HUEFS)					—
<i>Schaueria gonystachya</i> Nees	A.L.A. Côrtes 237 (HUEFS)	—	—	—	—	
<i>Schaueria hirsuta</i> Nees	M.N.S. Stapf <i>et al.</i> 349 (HUEFS)		—			
<i>Schaueria humuliflora</i> Nees	A.L.A. Côrtes <i>et al.</i> 31 (HUEFS)					
<i>Schaueria lachynostachya</i> Nees	A.L.A. Côrtes & A.C. Mota 147 (HUEFS)					
<i>Schaueria lophura</i> Nees	A.L.A. Côrtes <i>et al.</i> 193 (HUEFS)					
<i>Schaueria malifolia</i> Nees	C.A.L. Oliveira 1917 (GUA)	—	—	—	—	
<i>Schaueria marginata</i> Nees	A.L.A. Côrtes <i>et al.</i> 231 (HUEFS)					
<i>Schaueria parviflora</i> (Leonard) T.F. Daniel	J.I. Calzada 1773 (CAS)	—	—	—	—	
<i>Schaueria thyrsoiflorasp.</i> inéd.	D.M. Braz & A.H.N. Souza 333 (HUEFS)					
<i>Schaueria hirta</i> sp. inéd.	A.L.A. Côrtes & R.L.B. Borges 253 (HUEFS)					
<i>Schaueria pyramidalis</i> sp. inéd.	R.P. Oliveira <i>et al.</i> 747 (HUEFS)					
<i>Stenostephanus chiapensis</i> T.F. Daniel	Breedlove & Burns 72688cv (CAS)	—	AF2897471	DQ3724611	DQ3725061	AF2897921
<i>Stenostephanus lobeliiformis</i> Nees	D. Wasshausen 2350 (US)	—	—	DQ3724601	DQ3725051	DQ3724781
<i>Streblacanthus cordatus</i> Lindau	T.F. Daniel <i>et al.</i> 8203 (CAS)	EU0875171	AF2897421	EU0811531	EU0810841	AF2897841

Continuação

<i>Streblacanthus dubiosus</i> (Lindau) V.M. Baum	P. Nuñez <i>et al.</i> 34008					
<i>Streblacanthus dubiosus</i> (Lindau) V.M. Baum	T.F. Daniel 10174 (CAS)	EU0875181	EU0875581	—	EU0810851	EU0874631
<i>Streblacanthus monospermus</i> Kuntze	T.F. Daniel <i>et al.</i> 6230 (CAS)	—	—	EU081155	EU081087	EU087464
<i>Streblacanthus roseus</i> (Radlk.) B.L. Burt	T.F. Daniel s.n. (CAS)	—	—	EU0811541	EU0810861	AF2897851
<i>Streblacanthus gracilis</i> sp. inéd.	J.M. Silva 4977	—	—	—	—	
<i>Tetramerium abditum</i> (Brandege) T.F. Daniel	Manktelow 727 (UPS)	EU0874921	—	EU0811231	EU0810551	EU0874401
<i>Tetramerium glandulosum</i> Oerst.	Van Devender 93-1457 (ARIZ)	—	EU0875441	EU0811241	EU0810561	EU0874411
<i>Tetramerium nervosum</i> Nees	Jenkins 1154 (ARIZ)	EU0874931	EU0875451(AS)	EU0811261	EU0810591(AS)	AF1698471
<i>Tetramerium ochoterenae</i> (Miranda) T.F. Daniel	Q. Gonzales 3631 (DS)	EU0874941	—	EU0811271	EU0810601	EU0874421
<i>Tetramerium tenuissimum</i> Rose	M. Manktelow 730 (UPS)	EU0874911	—	EU0811301	EU0810631	EU0874431
<i>Thyrsacanthus boliviensis</i> (Nees) A. Côrtes & Rapini	A.L.A. Côrtes <i>et al.</i> 264 (HUEFS)					—
<i>Thyrsacanthus boliviensis</i> (Nees) A.Côrtes & Rapini	Wood & Serrano 14841 (CAS)	EU0875081	EU0875511	EU0811431	EU0810751	EU0874561
<i>Thyrsacanthus microphyllus</i> A.Côrtes	A.L.A. Côrtes & R.L.B. Borges 175A (HUEFS)					
<i>Thyrsacanthus ramosissimus</i> Moric.	Silva 2333(US)	EU0875091	EU0875521	EU0811441	EU0810761	EU0874571
<i>Thyrsacanthus ramosissimus</i> Moric.	A.L.A. Côrtes <i>et al.</i> 108 (HUEFS)			—		—
<i>Thyrsacanthus ramosus</i> (Nees) A. Côrtes & Rapini	G.P. Hamilton 122 (CEN)					
<i>Thyrsacanthus secundus</i> (Leonard) A. Côrtes & Rapini	A.L.A.Côrtes & M.L.S. Carvalho 218 (HUEFS)					
<i>Yeatesia mabryi</i> Hilsenb.	T.F Daniel & Baker 3698 (CAS)	EU0875111	EU0875541	EU0811461	EU0810781	EU0874601
<i>Yeatesia platystegia</i> (Torr.) Hilsenb.	L. McDade 1187 (ARIZ)	EU0875211	EU0875591	EU0811591	EU0810911	EU0874671

Capítulo 2

Recircumscription and two new species of *Pachystachys* (*Tetramerium* lineage: Justiceae: Acanthaceae)

Capítulo submetido para publicação no periódico *Phytotaxa*

Recircumscription and two new species of *Pachystachys* (*Tetramerium* lineage: *Justicieae*: *Acanthaceae*)

ANA LUIZA A. CÔRTEZ¹, THOMAS F. DANIEL² & ALESSANDRO RAPINI¹

¹*Universidade Estadual de Feira de Santana, programa de Pós-graduação em Botânica. Avenida Transnordestina s/n., Novo Horizonte, 44036-900 Feira de Santana, Bahia, Brazil. E-mail: analuiza.cortes@gmail.com*

²*California Academy of Sciences, Department of Botany. 55 Music Concourse Dr., Golden Gate Park, San Francisco, CA 94118, USA.*

Abstract

Phylogenetic studies in Acanthaceae revealed that *Schaueria azaleiflora* and three species of *Streblacanthus* are closely related to the genus *Pachystachys*. In the present study, we propose the enlargement of *Pachystachys* to reflect these relationships. Two new species are described and illustrated, *P. gracilis* from Brazil and *P. linearibracteata* from Peru, and four new combinations are proposed in the genus. A key to identify the 18 species of *Pachystachys s.l.* is also provided.

Key Words: Amazonian forest, endemism, Neotropics, Peru, *Streblacanthus*, taxonomy

Introduction

Advances on Acanthaceae phylogenetics have supported new taxonomic circumscriptions in the family (Scotland & Vollesen 2000, Schwarzbach & McDade 2002, Kiel *et al.* 2006, Daniel *et al.* 2008, McDade *et al.* 2008, Tripp *et al.* 2013) and studies on the ‘*Tetramerium* lineage’ (*sensu* Daniel *et al.* 2008) revealed several non-monophyletic genera: *Anisacanthus* Nees (1842: 307), *Carlowrightia* Gray (1878: 364), *Mirandea* Rzedowski (1959: 80), *Streblacanthus* Kuntze (1891: 497) and *Yeatesia* Small (1896: 410). While some generic relationships are still unresolved, others are clearly supported and can be incorporated in the systematics of the group. For instance, although the type species of *Streblacanthus*, *S. monospermus* Kuntze (1891: 498), diverged near the root of the ‘*Tetramerium* lineage’, the other three species of the genus form a grade towards *Pachystachys* Nees (1847a: 99) (Daniel *et al.* 2008; Fig. 1).

Lindau (1895a) treated *Pachystachys* and *Streblacanthus* in different tribes: *Pachystachys* in Graptophylleae and *Streblacanthus* in Odontonemeae. Species of *Streblacanthus* were described in or transferred to *Pseuderanthemum* Radlkofer (1883: 282) based on superficial similarities (Radlkofer 1883, Guillaumin 1926, Durkee 1978, Daniel 1993). Nevertheless, *Pseuderanthemum* bears two staminodes (absent in *Streblacanthus*), constricted (*vs.* clavate) capsules and chromosome numbers of $n = 21$ (*vs.* $n = 18$). Bremekamp (1965) included both Graptophylleae and Odontonemeae in an enlarged circumscription of Justiceae, but the close relationship between *Streblacanthus* and *Pachystachys* was only detected in phylogenetic studies based on molecular data (McDade *et al.* 2000).

Prior to the 1980’s, studies treating *Pachystachys* and *Streblacanthus* were mainly restricted to descriptions of species (*e.g.*, Ruiz & Pavon 1798, Nees 1847a,b, Kuntze 1891, Lindau 1907, 1912, Rizzini 1947). A revision of *Pachystachys* (Wasshausen 1986) added nine species to the genus that hitherto had only three, and an unpublished revision of *Streblacanthus* (Smick 2004) recognized five species, one new. Both genera are highly ornamental, medium-sized, erect shrubs; their leaves are green, sometimes with white spots or purplish on one side; the inflorescences are long thyse spiciform with narrow or broad leafy or petaloid, green or yellow bracts; the flowers are relatively large and red, pink or white. They can be readily propagated from cuttings, prefer shade and humidity, but can also be grown in open places with filtered light. In nature, they flower from June to November, but some cultivated species, such as *Pachystachys lutea* Nees (1847b: 320) and *P. spicata* (Ruiz & Pavon 1798: 8) Wasshausen (1986: 175), may be evergreen and flower throughout the year.

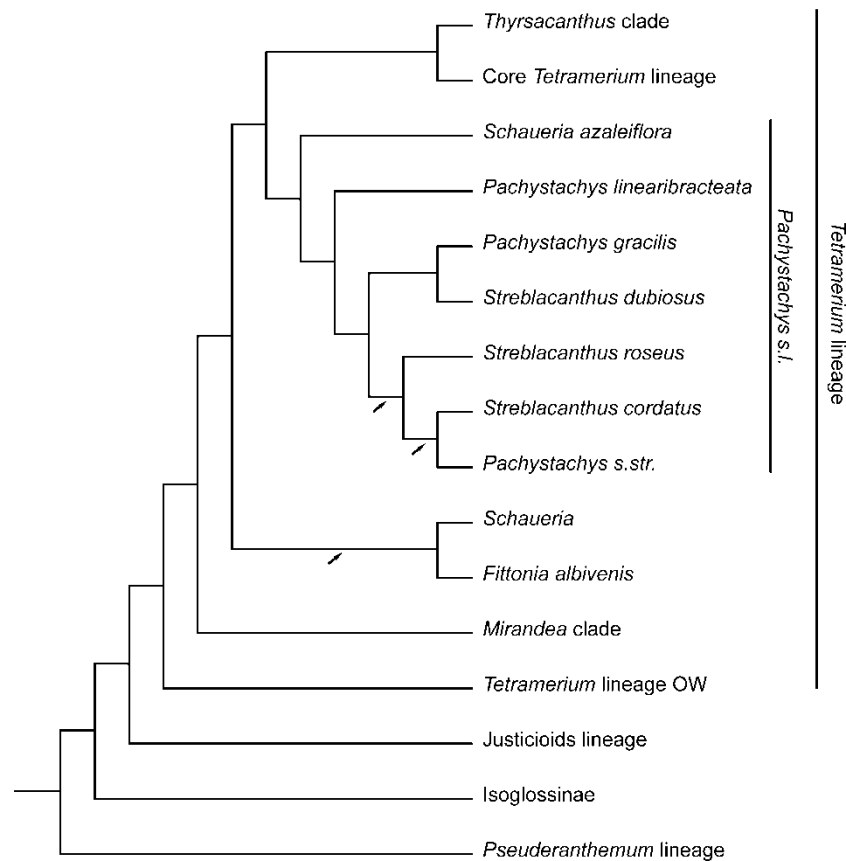


FIGURE 1. Summary cladogram based on phylogenetic analysis of six plastid (*trnL-F*, *trnT-L*, *trnS-G*, *rpS16*, *ndhF-rpl32-trnL*, *trnH-psbA*) and one nuclear (ITS) molecular markers (Côrtes *et al.* in prep.), showing relevant relationships for *Pachystachys* clade in Justicieae. Continuous lines represent well-supported clades; arrows show branches without support.

Pachystachys and *Streblacanthus* differs from each other by floral characters, possibly reflecting different pollination systems (Faegri & Pijl 1979, Endress 1994): *Pachystachys* usually possesses flowers with large red corolla, with the curved tube distally broadened, suggesting hummingbird pollination (Wasshausen 1986), while *Streblacanthus* presents medium-sized flowers with pink to lilac corolla and a erect straight tube, suggesting butterfly pollination (Smick 2004). The two genera have similar habit, leaves and inflorescence types. They are shrubs, 1.5-2.5 m tall, with foliar blades usually large, ovate to elliptic, cordate to truncate or cuneate at the base; they produce long spikes and long-stipitate capsules with a clavate head. In the core group of *Pachystachys*, bracts are usually broad, foliaceous or petaloid, while narrow or small bracts are typical in *Streblacanthus*, but can also be found in some species of *Pachystachys*, namely *P. badiospica* Wasshausen (1986: 168) and *P. linearibracteata* (*sp. nov.*, see below). *Schaueria azaleiflora* Rusby (1927: 365), which also possesses narrow bracts, together with species of *Streblacanthus*, form a grade basal to *Pachystachys* (Fig. 1). These relationships suggest that narrow bracts are plesiomorphic in

Pachystachys s.l., lineage comprising *Schaueria azaleiflora*, species of *Streblacanthus* (excluding *S. monospermus*), *Pachystachys* s. str. and to new species, namely: *P. gracilis* and *P. linearibracteata*.

In Daniel *et al.*'s (2008) analyses, the two sampled species of *Schaueria* Nees (1838: 3) emerged at the base of *Pachystachys* s. str. Nevertheless, a larger sampling of the genus showed that *Schaueria* do form a clade if *S. azaleiflora* is excluded from the genus (Fig. 1). *Pachystachys* s.l. and *Schaueria* are ecologically similar. Both lineages became diverse in South American tropical forests: *Pachystachys* mainly in the Amazon domain and *Schaueria* in the Atlantic domain. *Pachystachys* s. str. and *Streblacanthus* share the same kind of habitat; the lineage they comprise diversified mainly in the western Amazonian lowlands, between western Brazil and the Andes, with the centre of diversity in Peru, where more than 80% of species occurs and 11 are endemic. *Pachystachys* s.l. is distributed between 50 and 1,700 m, with most species found along trails, roads and river borders, usually forming small populations, up to six individuals (Wasshausen 1986, Côrtes, pers. obs.). Three species [*P. incarnata* Wasshausen (1986: 171), *P. longibracteata* Wasshausen (1986: 63) and *P. schunkei* Wasshausen (1986: 166)] are known only by their types and other three [e.g., *P. rosea* Wasshausen (1986: 178), *P. killipii* Wasshausen (1986: 179) and *P. fosteri* Wasshausen (1986: 168)] are known by few collections. They are narrowly distributed (Wasshausen 1986), and León (2006) classified half of the species of *Pachystachys* s. str. as critically endangered.

In the present study, we propose expanding *Pachystachys* to include *Schaueria azaleiflora* and three species of *Streblacanthus*. Based on this new circumscription and on field and herbarium work, two new species of *Pachystachys* are described and four new combinations proposed, totaling 18 species in the genus.

Taxonomic treatment

Pachystachys Nees (1847: 99)

Type:—*Pachystachys riedeliana* Nees [= *Pachystachys spicata* Ruiz & Pavón (1798: 8)].

Herbs and shrubs with cystoliths. **Leaves** opposite, petiolate; blades usually membranous, large. **Inflorescences** terminal and axillary thyrses (pedunculate dichasia and pedicellate flowers) or thyrses spiciform (sessile dichasia and flowers); dichasia decussate, 1–

4-flowered, sessile or pedunculate, subtended by a bract; bracts opposite, conspicuous or inconspicuous, green or yellow, large or narrow; bracteoles 2, small. **Calyx** green, deeply 5-lobed, often acrescent in fruit; corolla red, pink or white, tube cylindrical, narrow or gradually expanded distally into a throat, narrow proximal portion (if distinct) shorter than throat, throat (if present) obconic, limb 2-labiate, upper lip bilobed, recoiled, recurved or incurved, lower lip 3-lobed, lobes recoiled or recurved; stamens 2, exerted from corolla mouth, inserted near the base of its tube, filaments yellow, red or pink, anthers 2-theous, glabrous, yellow, red or pink, thecae parallel, oblong, dehiscing longitudinally, staminodes absent or rudimentary; pollen grains prolate to subprolate, usually 3-colporate, 6-colpate, exine reticulate; style exerted from corolla mouth, yellow, red or pink, stigma bilobate. **Capsules** stipitate, head clavate, retinacula present, septa with retinacula remaining attached to inner wall of mature capsule; seeds 4.

***Pachystachys gracilis* A.L.A. Côrtes, sp. nov.** (Figs. 2A–E and 3A–B)

Pachystachys gracilis is similar to *P. dubiosa*, differing because of the branches with eglandular trichomes c. 0.05 mm long (vs. > 0.05 mm long), leafy blade glabrous (vs. pubescent), inflorescence axis with eglandular trichomes (vs. glandular trichomes), calyx 2.5–2.7 mm long (vs. > 4 mm long), smaller corolla (< 2.3 vs. > 2.4 cm long), and ovate (vs. oblong) upper lip of corolla.

Type:—BRAZIL. Mato Grosso do Sul: Bodoquena, Morraria do Sul, 12 July 2006, *J.M. Silva & E. Barbosa* 4977 (holotype MBM).

Shrubs c. 2 m tall. Young stems quadrate, pubescent with erect eglandular trichomes c. 0.05 mm long. Petiole 3.5–4.5 cm long, quadrate, sulcate, hirtellous like stems; blade 7–14 × 4–7.5 cm, ovate to elliptic, acuminate at apex, rounded to cordate at base, glabrous with eglandular trichomes restricted to veins, margins crenate, scarcely ciliate. Terminal thyse racemiform 11–14 cm long, rachis subquadrate, pubescent with eglandular trichomes 0.1–0.2 mm long; dichasia opposite, 3–5-flowered, sessile; bracts c. 2 × 1.5 mm, broadly triangular, pubescent with antrorse eglandular trichomes c. 0.08 mm long; bracteoles c. 1 × 0.5 mm, triangular, pubescent like bracts; pedicels to 1 mm long, pubescent like bracts. Calyx 2.5–2.7 mm long, 5-lobed; lobes equal, c. 2 × 0.5 mm, triangular, surface pubescent with eglandular trichomes c. 0.08 mm long and slightly glandular sessile. Corolla pink, 2–2.2 cm long, externally and

internally pubescent; tube c. 1.7 cm long, c. 1.5 mm diam. at base, to 1 mm diam. at midpoint, 2–3 × c. 1.5 mm distally at throat; upper lip slightly erect, c. 4 × 1 mm, ovate; lower lip 3-lobed, recurved, lobes to 5 × 3.5 mm, rounded. Stamens 2, inserted near the mouth, to 1.5 cm long, glabrous; thecae c. 1.5 mm long. Pollen grains isopolar, oblate spheroidal to prolate spheroidal, heteroaperturate, 3-colporate, 6-colpate, 2 colpi per mesocolpium, exine reticulate, heterobrochate, membrane of colpi ornamented with microgranules. Style c. 1.75 cm long, glabrous; stigma bilobate. Capsule c. 1.5 cm long, base sterile 7–8 mm long, head clavate, slightly pubescent; seeds 4, 3.5–4 × c. 4 mm, lenticular, not flattened, tuberculate.

Distribution and conservation:—Brazil; known only from two localities, Bodoquena and Corumbá, in Mato Grosso do Sul State. In Bodoquena, the species was collected on limestone outcrops. Data on population size and distribution are poor, making any classification regarding conservation status speculative; therefore, it is more prudent to consider *P. gracilis* among the species with Deficient Data (DD; IUCN 2012).

Etymology:—The epithet *gracilis* refers to the narrow corolla tube.

Phenology:—Flowering and fruiting in June and August.

Notes:—*Pachystachys gracilis* is morphologically similar to *P. cordata* (Nees) A.L.A. Côrtes, *P. dubiosa* (Lindau) A.L.A. Côrtes and *P. velutina* (Bull) A.L.A. Côrtes. These three species were traditionally treated in *Streblacanthus* and are transferred to *Pachystachys* here. In phylogenetic analyses based on molecular data (Fig. 1), they form a grade basal to *Pachystachys s.str.* Together *Pachystachys gracilis* and *P. dubiosa* form a clade. *Pachystachys gracilis* is similar to *P. cordata* and *P. velutina*, mainly because of the indumentum of branches, leaves and inflorescences. It differs from these two species by the short calyx (< 3 vs. > 4 mm long) and usually smaller corolla (2–2.2 vs. 2–5.2 and 2.2–3.5 cm long in *P. cordata* and *P. velutina*, respectively).

Paratype:—BRAZIL. Mato Grosso do Sul: Corumbá, fazenda Campo Dora, Pantanal, vazante do Riozinho, 20 August 1991, A.C. Cervi et al. 3234 (MBM).

***Pachystachys linearibracteata* A.L.A. Côrtes, sp. nov.** (Figs. 2F–J and 3C–D; see also photos 7–9 in Côrtes 2013).

Pachystachys linearibracteata is similar to *P. schunkei* Wasshausen (1996: 166), but differs from it by the inflorescences in thyrses (vs. spikes) and linear (vs. oblanceolate) bracts, 7–9 cm × 1–1.5 mm (vs. 3.5–4 cm × 7–8 mm).

Type:—PERU. San Martin: Tocache, autopista Tocache a Tingo Maria, Cachyaycu de Lopuna, 13–14 km de Tocache, 504 m, 08°14'3"S, 76°24'59"W, 6 September 2010, *P. Nuñez, A.L.A. Côrtes & J. Schunke 34047* (holotype HUEFS, isotype CUZ).

Shrubs c. 1.5 m tall. Young stems quadrate, puberulous with erect eglandular trichomes c. 0.04 mm long. Petiole 2.5–4.5 cm long, puberulous like stems; blades 15–25 × 5–11 cm, elliptic to oblong, acuminate at apex, cordate at base, glabrous or puberulous with eglandular trichomes along midvein c. 0.04 mm long, margins puberulous. Terminal thyse c. 12 cm long, rachis quadrate, sulcate and flattened in the basal portion, densely puberulous with erect eglandular trichomes c. 0.04 mm long; dichasia decussate, 1–3-flowered, sessile; bracts 7–9 cm × 1–1.5 mm, linear, abaxial surface densely puberulous with eglandular and glandular trichomes c. 0.04 mm long and c. 0.1 mm long, adaxial surface puberulous with eglandular trichomes c. 0.04 mm long, rare glandular trichomes c. 0.1 mm long; peduncles of dichasia 2–3 mm long, puberulous like rachis; bracteoles 4–5 cm × 0.5–1 mm, linear, indumentum like bracts; pedicels 0.5–1 mm long, puberulous like peduncles. Calyx 4–4.5 mm long, 5-lobed; lobes equal, 3–3.5 × 0.5–0.6 mm, narrowly triangular, indumentum like bracts. Corolla red with basal portion white, 5–6 cm long, externally puberulous with erect eglandular trichomes c. 0.04 mm long; tube 4.3–4.7 cm long, gradually expanded into a distally throat, narrow proximal portion 1–2 cm × 2–2.5 mm, throat subellipsoid, 3–3.5 cm × 6–8 mm; upper lip c. 1.5 cm × 1.5 mm, recoiled; lower lip 3-lobed, recurved, c. 1.3 cm long, lobes c. 1 cm × 5 mm, central lobe c. 7 mm long. Stamens 2, inserted near base of throat, c. 4 cm long., scabrous; thecae 4–4.5 mm long. Pollen grains isopolar, prolate, spheroidal, heteroaperturate, 3-colporate, 6-colpate, 2 colpi per mesocolpium, exine reticulate, heterobrochate, membrane of colpi and colpi ornamented with microgranules, syncolpate. Style c. 5 cm long, glabrous; stigma bilobate. Capsule not seen.

Distribution, habitat and conservation:—Peru; known only from San Martin and Huánuco, north-central Peru, forming small populations, 1 to 3 individuals, in humid forests. This might suggest that *Pachystachys linearibracteata* is critically endangered, but the species is poorly known yet and it is prudent to consider it in data deficient category (DD; IUCN 2012).

Etymology:—The specific epithet refers to their conspicuous linear bracts, unique in *Pachystachys*.

Phenology:—Flowers in July and October.

Note:—*Pachystachys linearibracteata* is morphologically similar to the species of the genus with broad bracts. It forms a grade with *P. azaleiflora* near the base of *Pachystachys s.l.*, and is easily recognized by the thyrse with long, linear bracts subtending the dichasia.

Paratype:—PERU. Huánuco: Pachitea, Pucallpa, part of Sira Mountains, terra baixa, c. 26 km S to 24 km SSE of Puerto Inca, station between “Panguana” and “Don Victor” house, N of Yuyapichis river, 400 m, 09°37'S, 74°56'W, 14 July 1988, B. Wallnofer 15-14788 (fl.)(US).

***Pachystachys azaleiflora* (Rusby) A.L.A. Côrtes, comb. nov.**

Basionym: *Schaueria azaleiflora* Rusby (1927: 365). Type: BOLIVIA. 1800 m, 23 August 1921, O.E. White 990 (holotype NY, isotypes BKL, K, MICH).

Note:—The distally broadened corolla tube, with erect upper lip and deeply divided, curved lower lip, as well as a distribution in the eastern Andes, are evidences of the close relationship of *Pachystachys azaleiflora* with the other species of the genus. The narrow bracts could suggest a closer relationship with *Schaueria*, but this characteristic is also found in *Pachystachys* (e.g., *P. badiospica*).

***Pachystachys cordata* (Nees) A.L.A. Côrtes, comb. nov.**

Basionym: *Eranthemum cordatum* Nees (1846: 147). *Pseuderanthemum cordatum* (Nees) Radlkofer (1883: 286). *Siphonanthemum cordatum* (Nees) Kuntze (1891: 497). *Streblacanthus cordifolius* Daniel (1993: 124), *nom. superfl.* Type: ECUADOR. Esmeraldas: Atacames, 1842, A. Sinclair s.n. (holotype K000534353, photo CAS).
= *Streblacanthus cordatus* Lindau (1912: 123). Type: PANAMA. Colón: “forests around Porto Bello”, 200 m, 6–8 April 1911, W. Maxon 5793 (lectotype US, designated by Daniel 1993).

Note:—The few species traditionally included in *Streblacanthus* are separated by minor differences. Smick (2004) distinguished *S. roseus* (= *Pachystachys velutina*, below) from *S. cordatus* by the velutinous, abaxially purple leaves and pink corolla in *S. roseus* and the light-green leaves, sometimes with white spots in its center, but never purple abaxially, and the larger, light-pink corolla in *S. cordatus*. Phylogenetic analyses (Smick 2004, Daniel *et al.* 2008, Côrtes *et al.* in prep.) showed the two species forming a grade; and inter-specific hybridization data between F1s of the two species did not produce seeds and their pollen grain

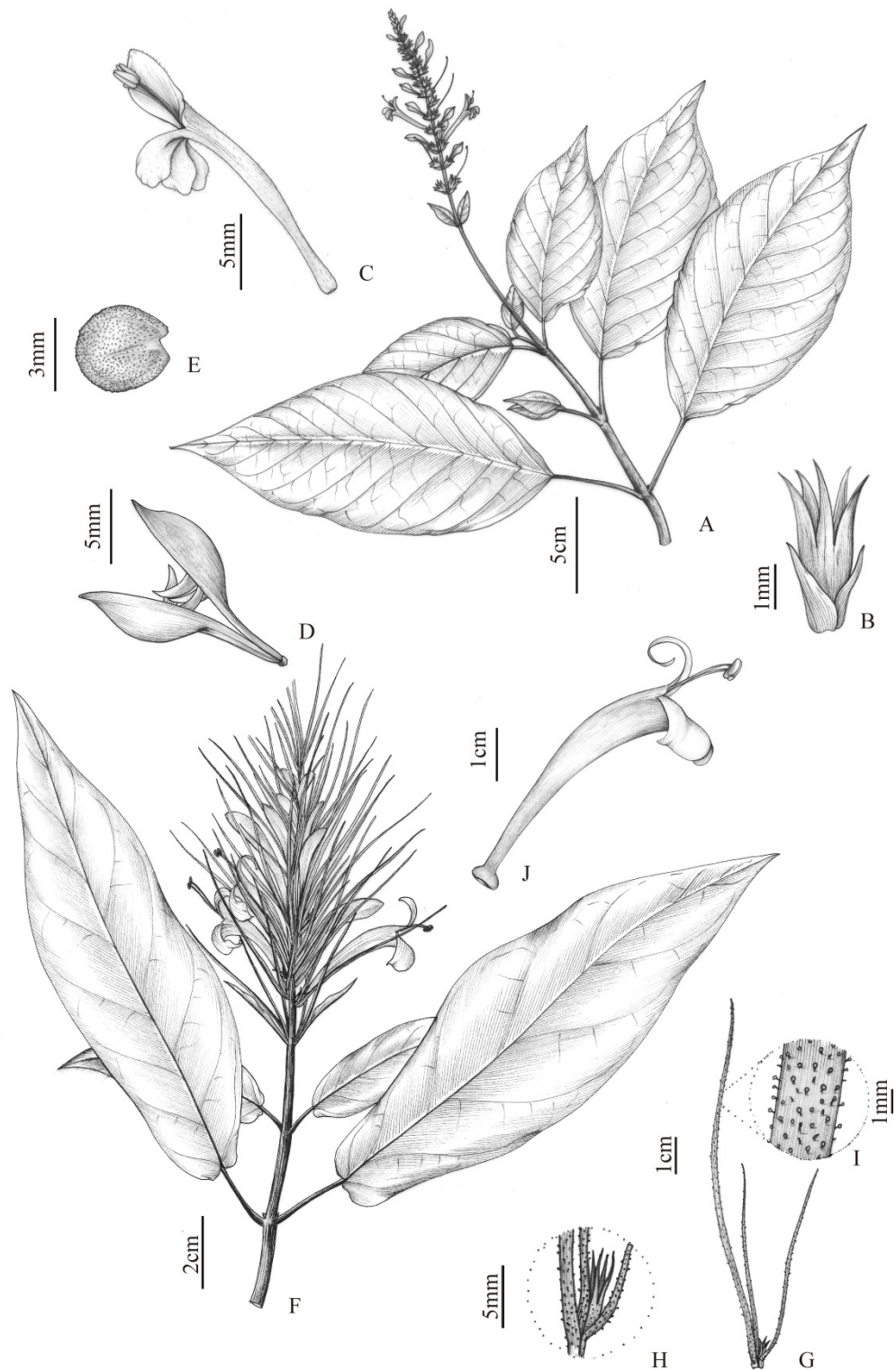


FIGURE 2.A–E. *Pachystachys gracilis*. A. branch with inflorescence; B. bract, bracteole and calyx; C. corolla showing stamens; D. fruit; E. seed. F–J. *P. linearibracteata*. F. branch with inflorescence; G. bract, bracteoles and calyx; H. detail of calyx; I. detail of bract abaxial surface; J. corolla showing stamens. (drawn from the holotypes by Carla Teixeira de Lima).

are possibly not viable (Smick 2004). Therefore, we are keeping them as distinct species despite their morphological similarities.

Pachystachys dubiosa* (Lindau) A.L.A. Côrtes, *comb. nov. (Photos 43–45 in Côrtes 2013).

Basionym: *Odontonema dubiosum* Lindau (1907: 928). *Streblacanthus dubiosus* (Lindau) Baum (1982: 433). Type: PARAGUAY. Guaira: “Prope Villarica in silvis in colle ‘Cerro Pelado’”, January 1905, *E. Hassler* 8573 (lectotype K000534351, isolectotype BM, designated here).

= *Streblacanthus boliviensis* Lindau (1909: 67). Type: BOLIVIA. *s.l.*, *s.d.*, *O. Kuntze s.n.* (holotype B, destroyed, photo MO, NY, F).

***Pachystachys velutina* (Bull) A.L.A. Côrtes, *comb. nov.*, non *P. rosea* Wasshausen(1986: 178)** (Photos 46–47 in Côrtes 2013).

Basionym: *Eranthemum velutinum* Bull (1886: 8) non *E. velutinum* (Lindau 1895b: 5) Boerlage (1899: 661), *hom. post., nom. illeg.* *Pseuderanthemum pseudovelutinum* Guillaumin (1926: 409) non *P. velutinum* Lindau (1895b: 5). Type: *s.l.*, *s.d.*, *s.c.* (holotype unknown; the species was described based on a cultivated plant).

= *Pseuderanthemum roseum* Radlkofer (1883: 286) *nom. subst.* for *Eranthemum roseum* Linden & Fournier (1876: 42), *hom. post., nom. illeg.* (non Brown 1810: 477). *Streblacanthus roseus* (Radlkofer) Burt (1997: 253). Type: Illustr. Hort. 23: tab. 235 (Linden & Fournier 1876) (lectotype designated by Burt & Woods 1958).

= *Sciaphyllum amoenum* Bremekamp (1940: 298). *Streblacanthus amoenus* (Bremekamp) Daniel (1996: 147). Type: INDONESIA. Java: Buitenzorg (= Bogor), 4 July 1922, *Bajhuizen van den Brink Jr. 1402* (holotype U n.v.).

Note:—William Bull was a horticulturist who specialized in orchids (Cribb 2010) and cultivated this species under the name *Aphelandra velutina* (*nom. nud.*; Cultivated in Horto of the W. Bull). He published *Eranthemum velutinum* in the “New Beautiful and Rare Plants”, comprising cultivated plants from Antilles, West Africa, Fuji islands and South America (Bull 1886). In 1926, Guillaumin transferred the species to *Pseuderanthemum*, proposing a new name (*P. pseudovelutinum*), because *P. velutinum* was already occupied. Burt (1997) transferred *Eranthemum roseum* to *Streblacanthus*, including *Eranthemum velutinum* and *Streblacanthus amoenus* in the synonymy (see discussion in Daniel 1996, Burt 1997, Smick 2004). Its description allowed us to confirm this species as distinct from *Streblacanthus*

cordatus because of the olive-green leaves with pallid venation and purple abaxial surface. Phylogenetic results (Fig. 1) demonstrated the need to transfer it to *Pachystachys*. Since the combination *Pachystachys rosea* is already occupied, we use the specific epithet of the earliest legitimate combination available for *Pachystachys*, *P. velutina*.

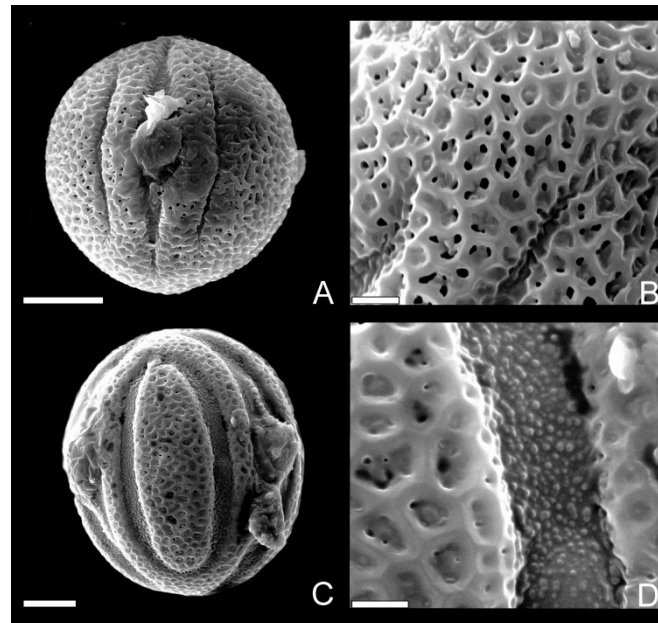


FIGURE 3. SEM pollen micrographs of the two new species of *Pachystachys*. **A–B.** *P. gracilis*: **A.** equatorial view; **B.** detail of exine (*Silva 4977*). **C–D.** *P. linearibracteata*: **C.** equatorial view; **D.** detail of exine (*Nuñez 34047*). Bars: A and C = 10 μm ; B and D = 2 μm .

Key to the species of *Pachystachys s.l.*

1. Thyse spiciform, thyse racemiform or thysses with narrow (0.5–2 mm wide) bracts. ...2
 - Thyse spiciform with broad (4–18 mm wide) bracts ...8
2. Thysses; bracts linear, 7–9 cm long ...*P. linearibracteata*
 - Thyse spiciform or thyse racemiform; bracts triangular or lanceolate to ovate, 1–8 mm long ...3
3. Corolla cream or red with distally broadened tube ...4
 - Corolla pink to lilac with narrow tube ...5
4. Bracts triangular, green, 1.5–2 mm long; bracteoles 1–1.5 mm long; calyx 3–4 mm long; corolla cream, 3.2–3.3 cm long, throat 0.8–1.5 cm long. ... *P. azaleiflora*
 - Bracts lanceolate, reddish-brown, c. 8 mm long; bracteoles c. 6.5 mm long; calyx c. 1.5 cm long; corolla red, c. 5 cm long, throat c. 1.8 cm long ... *P. badiospica*
5. Young branches with flexuose eglandular trichomes 0.5–1.1 mm long; leaves pubescent ...
P. dubiosus
 - Young branches with erect glandular trichomes 0.05–0.1 mm long; leaves glabrescent, with trichomes restricted to venation ...6
6. Calyx 2.5–2.7 mm long ... *P. gracilis*
 - Calyx 4.5–16 mm long ...7
7. Leaves abaxially green, adaxially purple; calyx 4.5–9 mm long; corolla throat 3–8 × 3–4 mm; capsules 1–1.6 cm long ... *P. velutina*
 - Leaves green, with white spots on the centre of adaxial surface; calyx 8–16 mm long; corolla throat 0.5–3 × 1–3 mm; capsules 1.5–2.1 cm long ... *P. cordata*
8. Bracts yellow; corolla white ... *P. lutea*
 - Bracts green or yellowish-green; corolla red or pink ...9
9. Bracts oblanceolate ...10
 - Bracts ovate, elliptic to widely elliptic or lanceolate ...12
10. Leaves elliptic to ovate; bracts 2–2.8 × 0.6–1 cm, purplish-green, apex rounded; bracteoles c. 6 mm long; corolla with upper lip erect ... *P. ossolae*
 - Leaves oblong; bracts 3.5–4 cm × 6–8 mm, green, apex acuminate; bracteoles 2–2.3 cm long; corolla with upper lip recurved ...11
11. Leaves 19–22 × 8–8.5 cm; calyx c. 4.5 mm long; corolla throat c. 6.5 mm long ... *P. schunkei*

-Leaves c. 33 × 11–14.5 cm; calyx c. 6 mm long; corolla throat c. 8 mm long ... *P. fosteri*

12.Calyx 12 mm long ...13

-Calyx 2-9 mm long ...14

13.Bracts greenish-yellow, c. 2 × 1.4 mm; corolla c. 4 cm long, throat c. 6.5 mm long, upper lip c. 1.2 cm × 3.5–4 mm ... *P. incarnata*

-Bracts light-green, c. 1.7 cm × 6–7.5 mm; corolla 6.5–7 cm long, throat c. 1 cm long, upper lip c. 2.2 cm × 7 mm ... *P. killipii*

14.Calyx 2–4.5 mm long ...15

-Calyx 5.5–9 mm long ...17

15.Leaves c. 35 cm long; bracts 3–4.5 × 1.5–1.7 cm; calyx 2–3 mm long ... *P. longibracteata*

-Leaves 10.5–28 cm long; bracts 1.5–2.5 × 0.7–1.8 cm; calyx 3.5–4.5 mm long ...14

16.Bracts widely ovate, 1–1.8 cm wide; calyx 3.5–4 mm long, lanceolate; corolla 3.5–4 cm long, upper lip recurved ... *P. puberula*

-Bracts lanceolate to ovate, 0.7–1.1 cm wide; calyx c. 4.5 mm long, triangular; corolla 5.5–7 cm long, upper lip erect ... *P. spicata*

17.Bracteoles linear, c. 2 × 0.4 mm; calyx c. 9 mm long ... *P. rosea*

17.Bracteoles linear-lanceolate, c. 5 × 0.5 mm; calyx 5.5–6 mm long ... *P. coccinea*

Acknowledgments

Thanks are due to the herbaria BM, BR, CAS, CEPEC, CGE, CUZ, ESA, GUA, INPA, K, M, MBM, MG, NY, OXF, P, R, RB, SP, SPF, UEC, UFG, US, USM and USZ, for loaning material, providing images and assistance during visits; to Fiocruz for using the SEM for pollen micrographs; to Dr. Dieter Wasshausen for general help and for confirming some identifications; to Mario Percy Nuñez Vargas and Daniel Soto for field assistance; to Professor Washington Galiano for assistance and attention to ALAC during her visit to the herbarium CUZ; to ALAC's parents and Maria Luiza Silveira de Carvalho for assistance during field works; to Ricardo Landim, for reviewing the pollen descriptions; and to Jim and Lois White, for logistic support during ALAC's stage in CAS. This study is a result of Pronex - PNX0014/2009 (Fapesb), Re flora (CAPES and CNPq) and auxPe-PNADB (CAPES) projects and part of the ALAC's Ph.D. thesis. AR is a CNPq (Pq2) research fellow.

References

- Baum, V.M. (1982) New species and combinations in *Odontonema* (Acanthaceae). *Brittonia* 34(4): 424–434.
- Boerlage, J.G. (1899) Acanthaceae. In: Boerlage, J.G. (ed.), *Handleiding tot de Kennis der Flora van Nederlandsch Indie*, 2(2). Borkhandel en Drukkerij voorheen E. J. Brill, Leiden, pp. 1–703.
- Bremekamp, C.E.B. (1940) *Sciaphyllum*, genus novum Acanthacearum. *Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais* 37: 293–300.
- Bremekamp, C.E.B. (1965) Delimitation and subdivision of Acanthaceae. *Bulletin of the Botanical Survey of India* 7: 21–30.
- Brown, R. (1810) Acanthaceae. In: Brown, R. (ed.), *Prodromus Florae Novae Hollandiae et Insulae van-Diemen*, 1. Richardi Taylor & Son, London, pp. 472–481.
- Bull, W. (1886) New plants announced for the first time. *Catalogue of New Beautiful and Rare Plants* 225. Willian Bull, London, pp. 1–10.
- Burt, B.L. (1997) Short communications. *Edinburgh Journal of Botany* 54(2): 253–254.
- Burt, B.L. & Woods, P.J.B. (1958) Notes on cultivated Acanthaceae: I. *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh* 22: 319–321.
- Côrtes, A.L.A. (2013) South American species of the *Tetramerium* lineage (Acanthaceae). *Rapid color guide* #509 version 1. Chicago: Field Museum. Available from: <<http://fm2.fieldmuseum.org/plantguides/guideimages.asp?ID=564>>. (accessed: 16 May 2013).
- Cribb, P.J. (2010) Orchid collections and illustrations of Friederich C. Lehmann. *Lankesteriana* 10(2–3): 1–209.
- Cufodontis, G. (1934) Risultati della spedizione biologica Austriaca in Costarica nel 1930. *Archivio Botanico per la Sistematica, Fitogeografia e Genetica e Bolletino dell' Istituto Botanico della R. Università di Modena* 10(1): 25–51.
- Daniel, T.F. (1993) Taxonomic and geographic notes on Central American Acanthaceae. *Proceedings of the California Academy of Sciences, series 4*, 48(5): 119–130.
- Daniel, T.F. (1996) *Sciaphyllum amoenum* (Acanthaceae) is a Peruvian *Streblacanthus*. *Novon* 6: 147–149.

Daniel, T.F. (2001) *Streblacanthus monospermus* (Acanthaceae), a genus and species new to the flora of Mexico. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 23: 139–144.

- Daniel, T.F., McDade, L.A., Manktelow, M. & Kiel, C.A. (2008) The “*Tetramerium* Lineage” (Acanthaceae: Acanthoideae: Justicieae): Delimitation and intra-lineage relationships based on cp and nrITS sequence data. *Systematic Botany* 33(2): 416–436.
- Durkee, L.H. (1978) Acanthaceae. In: *Flora of Panama. Annals of the Missouri Botanical Garden* 65: 155–284.
- Endress P.K. (1994) *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge, 420 pp.
- Ezcurra, C. & Wasshausen, D.C. (1990) *Schaueria azaleaeflora* (Acanthaceae), nueva cita para la Argentina. *Darwiniana* 30(1–4): 283–285.
- Faegri, K. & Pijl, L. van der. (1979) *The Principles of pollination ecology*. Pergamon Press, London, 244 pp.
- Gray, A. (1878) Contributions to the botany of North America. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 13: 361–374.
- Guillaumin, A. (1926) Plantes nouvelles ou critiques des serres du Muséum. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* 32: 409–410.
- IUCN (2012) *The IUCN red list of threatened species. Version 2012.2*. IUCN Red list Unit, Cambridge U.K. Available from: <http://www.iucnredlist.org> (accessed: 17 October 2012).
- Kiel, C.A., McDade, L.A., Daniel, T.F. & Champluvier, D. (2006) Phylogenetic delimitation of Isoglossinae (Acanthaceae: Justicieae) and relationships among constituent genera. *Taxon* 55: 683–694.
- Kuntze, O. (1891) *Revisio generum plantarum*. Vol. 2. A. Felix, Leipzig, pp. 377–1011.
- León, B., Roque, J., Ulloa Ulloa, C., Pitman, N., Jørgensen, P.M. & Cano, A. (2006) El Libro Rojo de las Plantas Endémicas del Perú. *Revista Peruana da Biología* 13(4): 1–971.
- Lindau, G.B. (1895a) Acanthaceae. In: Engler, A. & Prantl, K. (eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 4(3b).Engelmann, Leipzig, pp. 274–354.
- Lindau, G.B. (1895b) Acanthaceae papuanae. In: Engler, A. (ed.), *Botanische Jahrbücher four Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 19(4), Beibl. 48. Engelmann, Leipzig, pp. 1–5.
- Lindau, G. (1900) Acanthaceae. In: Pittier, H. (ed.), *Primitiae Florae Costaricensis*, 2(4). Tipografía Nacional, San José, pp. 306–307.
- Lindau, G. (1907) Acanthacées nouvelles. *Bulletin de l'Herbier Boissier II* 7: 928.

- Lindau, G. (1909) Acanthaceae. In: Fedde, F. (ed.), *Repertorium novarum specierum regni vegetabilis*, 7. Wilmersdoff, Berlin, pp. 1–412.
- Lindau G. (1912) Einige neue Acanthaceen. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis* 11: 123–124.
- Linden, J.J. & Fournier, E. (1876) *Eranthemum roseum*. *L'illustration horticole* 23:1–208.
- McDade, L.A., Daniel, T.F., Masta, S.E. & Riley, K.M. (2000) Phylogenetic relationships within the tribe Justicieae (Acanthaceae): evidence from molecular sequences, morphology and cytology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 87: 435–458.
- McDade, L.A. & Tripp, E.A. (2007) A synopsis of Costa Rica *Ruellia* (Acanthaceae), with descriptions of four new species. *Brittonia* 59: 199–216.
- McDade, L.A., Daniel, T.F. & Kiel, C.A. (2008) Toward a comprehensive understanding of phylogenetic relationships among lineages of Acanthaceae *s.l.* (Lamiales). *American Journal of Botany* 95(9): 1136–1152.
- Nees, C.G. (1838). Signorum durations et culturae defectu plantam sub divo perennare indicator. In: Goeppert, H.R., Schauer, J.K. & Schauer, J.C. (eds.), *Delectus seminum in Horto Botanico Vratislaviensi collectorum*. Postmark, Breslau, pp. 1–3.
- Nees, C.G. (1842) Observationes in Acanthaceas Horti Vratislaviensis. In: Schlechtendal, D.F.L. (ed.). *Linnaea* 16(3): 289–308.
- Nees, C.G. (1846) Acanthaceae. In: Bentham, G. (ed.), *The botany of the voyage of H.M.S. Sulphur*. Smith E. & Co, London, pp. 147–149.
- Nees, C.G. (1847a) Acanthaceae. In: Martius, C.F.P. (ed.), *Flora brasiliensis*, 9. F. Fleischer, Muchen, pp. 1–164.
- Nees, C.G. (1847b) Acanthaceae. In: Candolle, A. (ed.), *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, 11. Victoris Masson, Paris, pp. 46–519.
- Radlkofer, L.A.T. (1883) Ueber den systematischen Werth der Pollenbeschaffenheit bei den Acanthaceen. *Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Classe der k. b. Akademie der Wissenschaften zu München* 13: 256–314.
- Rzedowski, J. (1959) Notas sobre la flora y la vegetación del estado de San Luis Potosi. VIII. Cinco fanerógamas interesantes del sur y centro del estado. *Ciencia (México)* 19: 77–86.
- Rizzini, C.T. (1947) Estudos sobre as Acanthaceae. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro* 8: 1–38, pls. 1–11.

- Ruiz, L.H. & Pavon, J.A. (1798) Classis II. Diandria Monogynia. *Florae Peruvianaee, et Chilensis Prodromus, Sive Novorum Generum Plantrum Peruvianum, et Chilensium Descriptiones et Icones, I.* Typis Grabrielis de Sancha, Madrid, pp. 1–78.
- Rusby, H.H. 1927. Descriptions of new genera and species of plants collected on the Mulford biological exploration of the Amazon valley, 1921–1922. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 7: 205–387.
- Schwarzbach, A.E. & McDade, L.A. (2002) Phylogenetic relationship of the mangrove family Avicenniaceae based on chloroplast and nuclear ribosomal DNA sequences. *Systematic Botany* 27(1): 84–98.
- Scotland, R.W. & Vollesen, K. (2000) Classification of Acanthaceae. *Kew Bulletin* 55: 513–589.
- Small, J.K. (1896) Studies in the botany of south-eastern United States – VII. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 23: 405–410.
- Smick, G.A. (2004). *Monograph of Streblacanthus Kuntze (Acanthaceae): Taxonomy and Phylogenetics*. –Thesis of Msc. Faculty of San Francisco State University, San Francisco, California, 98 pp.
- Tripp, E.A., Daniel, T.F., Fatimah, S. & McDade, L.A. (2013) Phylogenetic relationships within Ruellieae (Acanthaceae) and a revised classification. *International Journal of Plant Sciences* 74(1): 97–137.
- Wasshausen, D.C. (1986) The systematic of the genus *Pachystachys* (Acanthaceae). *Proceedings Biological Society of Washington* 99: 160–185.

Capítulo 3

Taxonomic revision of *Schaueria* (Acanthaceae)

Capítulo submetido para publicação no periódico Botanical Journal of Linnean Society

Taxonomic Revision of *Schaueria* (Acanthaceae)ANA LUIZA A. CÔRTEZ ¹, THOMAS F. DANIEL ² and ALESSANDRO RAPINI¹

¹Universidade Estadual de Feira de Santana, programa de Pós-graduação em Botânica. Avenida Transnordestina s/n, Novo Horizonte, 44036–900 Feira de Santana, Bahia, Brazil – (analuiza.cortes@gmail.com)

²California Academy of Sciences, Department of Botany. 55 Music Concourse Dr., Golden Gate Park, San Francisco, CA94118, USA

Schaueria is a monophyletic genus within the *Tetramerium* lineage (Justicieae, Acanthoideae, Acanthaceae). It is endemic to the Atlantic Forest, predominantly distributed in eastern Brazil. In this treatment, 14 species are recognized in the genus; they occur mainly in semideciduous montane and ombrophylous forests and *restinga*. Three new species are described in *Schaueria* – *S. hirta*, *S. pyramidalis* and *S. thyrsoflora* – and six species are excluded from the genus; two of the latter are transferred to other genera. *Schaueria hirsuta* is a heterotypic synonym of *Justicia ilhensis* (a new combination for *Rhytiglossa ilhensis*) and *S. malifolia* is transferred to *Chamaeranthemum*. The identity of *S. decipiens* is uncertain and this name is treated as unlikely to pertain to *Schaueria*. Most species of *Schaueria* are endangered (42%), critically endangered or vulnerable, and two species are qualified as near threatened because of continuous declining of habitat quality and extention of Atlantic forest. We present descriptions and illustrations for the 14 species of *Schaueria* and a key to identify them. Four new combinations and two new synonyms are proposed, and five lectotypes designated.

ADDITIONAL KEYWORDS: Atlantic Forest, *Justicia*, morphology, semideciduous forest, endangered.

INTRODUCTION

Schaueria Nees (Acanthaceae) is a monophyletic genus endemic to the Brazilian Atlantic Forest, occurring from Rio Grande do Sul to Bahia. The genus is poorly known, except for *S. calycotricha* (Link & Otto) Nees, which is cultivated in many botanical gardens around the world. It represents a small clade within the *Tetramerium* lineage (Acanthoideae: Justicieae), comprising perennial herbs and shrubs, mainly in forests of eastern Brazil. The inflorescences possess green or yellow narrow bracts and yellow or white small flowers. The genus has not been treated comprehensively since Nees (1847a,b), who recognised about 20 species in *Schaueria*, 10 of which are accepted in the present treatment, together with three new species and one new combination for the genus.

Nees (1838) described *Schaueria* based on *Justicia calycotricha* Link & Otto, and considered *J. calytricha* Hook., *J. flavicoma* Lindl. and *J. calycotricha* Hook. as synonyms. Almost 10 years later, Nees (1847a) added 13 species to *Schaueria*, three of them – *S. gonyostachya* (Nees & Mart.) Nees & Mart., *S. maximiliani* Nees and *S. humuliflora* (Nees & Mart.) Nees & Mart. – were also segregated from *Justicia*. Months later, he (Nees 1847b) published two other species: *S. capitata* Nees from Rio Grande do Sul, Brazil, and *S. decipiens* Nees from “Rio Grande”, Mexico. In these treatments, Nees divided *Schaueria* into two groups: one with broad bracts, comprising *S. marginata* Nees, *S. humuliflora*, *S. malifolia* Nees and *S. hirsuta* Nees, and the other with linear-subulate bracts (including the remaining 12 species). He also subdivided this latter group (“Angustibracteata”) into three subgroups on the basis of floral characters: “Calycotrichae,” with sessile flowers, long, setaceous calyx lobes and tubulose corollas with short yellow lips; “Thyrsacanthoideae,” with pedicellate and large flowers, medium to small calyx lobes and tubulose corollas with open lips; and “Lophurae,” with medium to small calyx lobes and infundibuliform white corollas with tube and lips unequal.

Torrey (1859) described *Schaueria parvifolia* Torr. and *S. linearifolia* Torr. from Mexico; both are currently treated in *Carlowrightia* A. Gray, a classification that was confirmed by phylogenetic studies (Daniel *et al.*, 2008). Grisebach (1879) published *S. caduciflora* Griseb. in the Flora of Argentina, but this species was recently transferred to *Thyrsacanthus* Moric. (Côrtes, Borges & Rapini, 2010). Clarke (1900) described *S. populifolia* from Africa, but molecular data (McDade and Darbyshire, pers. comm.) suggest its inclusion in the lineage Isoglossinae–Justicieae, and not in *Tetramerium* lineage. Rusby (1927) described *S. azaleiflora* Rusby from Bolivia, a species that is being transferred to *Pachystachys* Nees

(Côrtes, Daniel & Rapini, in prep.). Finally, Hilsenbeck & Marshall (1983) described *S. calycobracteata* Hilsenb. & D.L. Marshall from Mexico, a species included in the synonymy of *S. parviflora* (Leonard) T.F. Daniel (Daniel, 1990).

Nees (1847b) treated *Schaueria* in the tribe Gendarussae, section “Genuinae part A”, defined by bilocular anthers lacking appendices, together with *Cardiakanthus* Nees & Schauer (= *Carlowrightia*), *Drejera* Nees (= *Thyrsakanthus* p.p.), *Graptophyllum* Nees, *Harpochilus* Nees, *Herpetakanthus* Nees, *Hoverdenia* Nees, *Loxanthus* Nees (= *Phlogakanthus* Nees), *Odontonema* Nees, *Pachystachys* Nees, *Phialakanthus* Benth., *Thyrsakanthus* Moric., besides most genera now treated in *Justicia* L., including *Amphiscopia* Nees, *Cyrthanthera* Nees, *Duvernoia* Nees, *Heinzelia* Nees, *Jacobinia* Nees, *Plagiakanthus* Nees, *Rhytiglossa* Nees and *Sericographis* Nees. The tribe was distinguished by the 4- or 5-lobed calyx, bilabiate corolla, androecium with 4 or 2 stamens, staminodes absent or 2, unilocular (section 1: “Pseudo-Aphelandreae”) or bilocular (section 2: “Genuinae part A and B”) anthers, with parallel to divergent loci, without appendices (part A) or with appendices (part B), and unguiculate capsules, with 4 or rarely many seeds.

Bentham (1876) recognized *Harpochilus*, *Hoverdenia* and *Schaueria* together with *Anisakanthus* Nees, *Himantochilus* T. Anderson ex Benth. (= *Anisotes* Nees), *Fittonia* Coem., *Ptyssiglottis* T. Anderson, *Sphinctakanthus* Benth. and *Ecbolium* Kuntze in the tribe Justiciaeae, subtribe “Eujusticiae”, and category: 2 stamens with bilocular anthers, parallel loci lacking appendices and without staminodes. The other genera treated by Nees in Gendarussae were treated by Bentham elsewhere in his “Eujusticiae” or other five subtribes. In *Schaueria*, he listed only eight of Nees’ Brazilian species, and highlighted the significant difference between *S. parvifolia* and *S. linearifolia* (*Carlowrightia*) when compared to the other species of the genus.

In Lindau’s (1895) treatment of Acanthaceae, *Schaueria* was treated in the tribe Odontonemeae, subtribe Odontoneminae (Acanthoideae, Imbricatae). The tribe was characterised by narrow and short bracts and bracteoles, (2)4- or 5-lobed calyx, 2(4) stamens, staminodes absent or 2, anthers fused at different or at the same high, and pollen grains of “Spangpollen” type (3-aperturate, 3-pseudoaperturate). His delimitation of Odontoneminae was similar to those of Nees (1847b) and Bentham (1876), but its composition was largely different, mainly because of the exclusion of several genera currently treated under *Justicia* and inclusion of *Calycakanthus* K. Sch., *Angkalanthus* Balf., *Streblakanthus* Kuntze and

Ecbolium. Bremekamp (1965) included this tribe and five other tribes of Lindau in his Justicieae.

Molecular phylogenetics (McDade *et al.*, 2000, 2005; McDade, Daniel & Kiel 2008; Kiel *et al.*, 2006; Daniel *et al.*, 2008) clarified several taxonomic divergences in Acanthaceae, showing *Schaueria* and related genera emerging within the *Tetramerium* lineage of Justicieae (McDade *et al.*, 2000; Daniel *et al.*, 2008). This lineage shares symplesiomorphic characteristics of the tribe Justicieae: 3-colporate, 6-pseudocolpate pollen grains with reticulate exine, androecium with 2 stamens and no staminodes, bilocular anthers with parallel thecae that lack appendages, and a chromosome number of $n = 18$ (although this number is not known for the entire lineage).

In the phylogenetic analysis (Daniel *et al.* 2008), *Schaueria* appears to form a basal grade of a clade including *Pachystachys* and *Streblacanthus*, forming together the likely sister group of a broad clade with *Thyrsacanthus* plus a Mexican clade (*Justicia gonzalezii* Greenm (Henrickson & Hiriart), *Yeatesia mabryi* Hilsenb. and *Mirandea hyssopus* (Nees) T.F. Daniel). Phylogenetic analyses (Côrtes, Daniel & Rapini, in prep.; Fig. 1) confirmed *Schaueria* as monophyletic, within the *Tetramerium* lineage, providing that *S. azaleiflora*, *S. hirsuta*, *S. humuliflora*, *S. malifolia* and *S. parviflora* are excluded from the genus. This work presents the taxonomic revision of *Schaueria* under this new circumscription and indicated the conservation status of each.

MATERIAL AND METHODS

The revision presented here is based on literature, analysis of approximately 280 specimens from herbaria (including types and images), field observation and phylogenetic results published and in preparation. Herbarium material was consulted at B, BM, BR, CAS, CEN, CEPEC, CGE, CUZ, CVRD, ESA, G, GOET, GUA, HUEFS, INPA, K, M, MBM, MBML, MG, NY, OXF, P, R, RB, SP, SPF, UB, UC, UEC, UFG, US, USM, USZ and W (Thiers 2013). Field studies in South America, mainly Brazil and Bolivia, were undertaken between 2009 and 2011; voucher specimens from fieldwork are deposited at HUEFS.

The species are arranged according to their affinities. Measurements, colours and other details are based mostly on herbarium specimens, but also on living plants and field observation. Measurements refer to mature structures Pollen grains, calyx indumentum and seed surfaces were analysed with Scanning Electron Microscopy (SEM); pollen grains,

portions of calyces, and seeds were mounted directly on stubs and covered with gold to be analysed with SEM LEO 1430 VP - Carl Zeiss. The pollen and seed terminology follows Punt *et al.* (2007) whereas that of trichomes follows Payne (1978), the others structures follows Radford *et al.* (1974). Species conservation status is based on IUCN (2012) criteria.

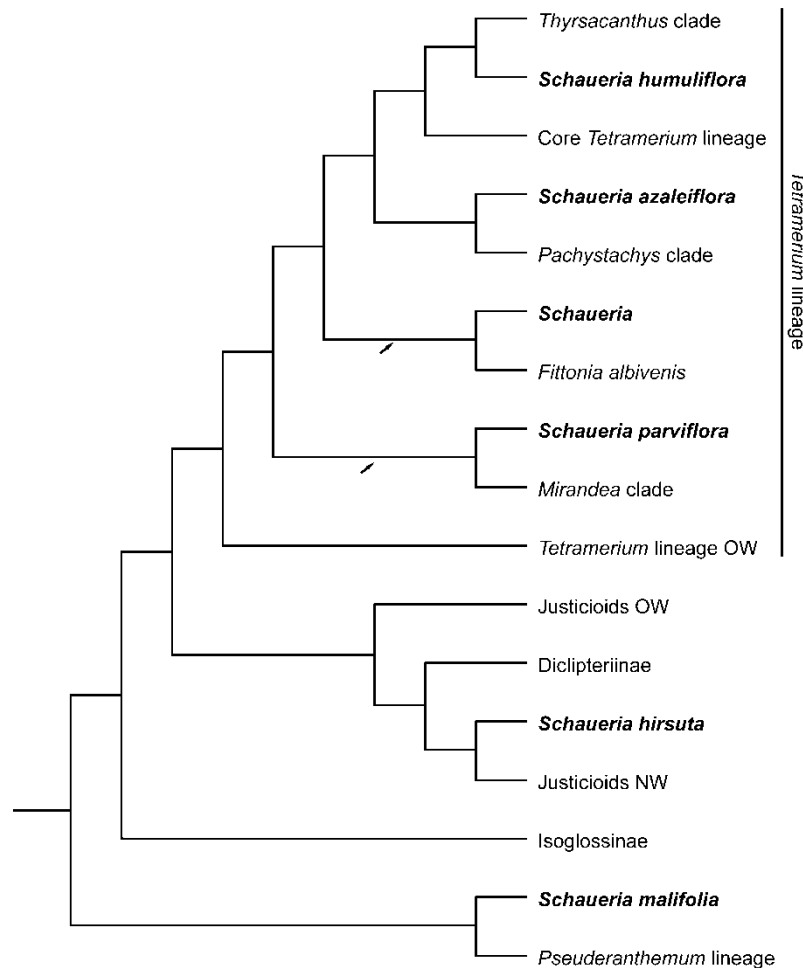


Figure 1. Summary cladogram based on phylogenetic analysis with six plastid (*trnL-F*, *trnT-L*, *trnS-G*, *rpS16*, *ndhF-rpl32-trnL*, *trnH-psbA*) and one nuclear (ITS) DNA regions (Côrtes *et al.*, in prep.), showing the position of *Schaueria* species in Justicieae. All branches are supported by $\geq 95\%$ (PP) except for those indicated with an arrow ($\leq 95\%$ PP); names in bold are those discussed in the text.

RESULTS

The 14 species of *Schaueria* are distributed in Atlantic Forest of Brazil (Fig. 2), a floristic domain characterized by high levels of endemism and remarkable habitat loss (Myers *et al.*, 2000; Martins, 2011), comprising several vegetation types, according to the altitudinal

gradient and climate, mostly governed by the distance from the sea (Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Ribeiro *et al.*, 2009).

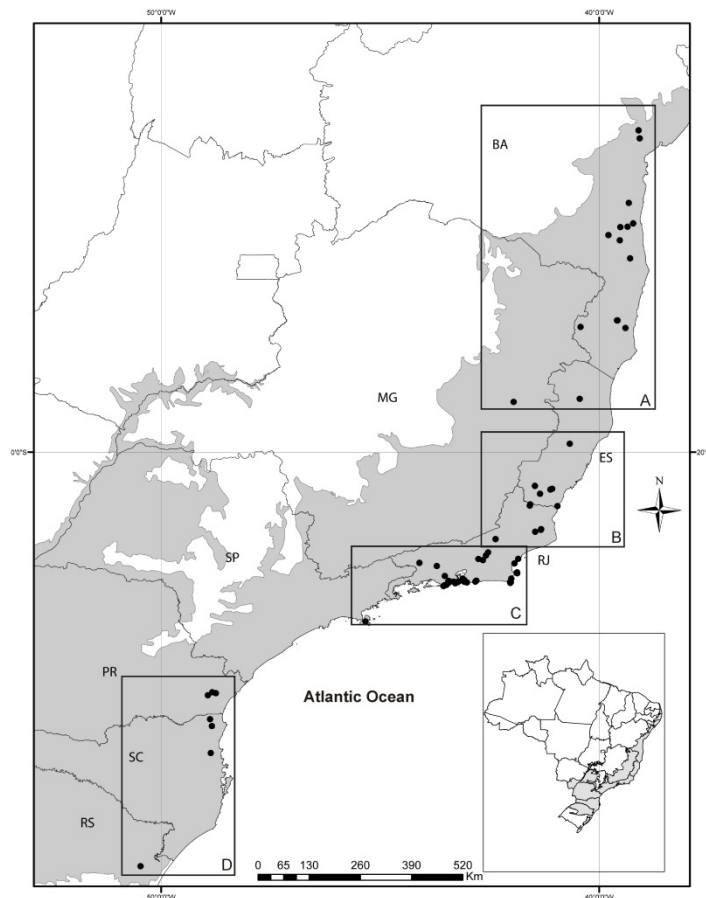


Figure 2. Map of eastern of Brazil showing delimitation of Atlantic forest in gray (Oliveira-Filho & Fontes 2000), the solid circles is the geographic distribution of the species of *Schaueria* and the boxes A–D is the delimitation of the areas in the figure 3.

Schaueria occur in dense ombrophylous forests, semideciduous forests and *restingas*, between 80 and 700 m, with species mostly concentrated in Rio de Janeiro and Bahia states, having the southernmost limits in Rio Grande do Sul (*S. capitata*), Santa Catarina and Paraná (*S. paranaensis*) (Fig. 3D). Most species are narrowly distributed; only *S. capitata* is widely distributed (Fig. 3). *Schaueria marginata*, *S. gonatistachya*, *S. hirta* (*sp. nov.*), *S. pyramidalis* (*sp. nov.*) and *S. maximiliani* occur in Bahia, but the range of *S. hirta* extends to northern Espírito Santo (Fig. 3A). The other species of *Schaueria* occur mainly in Rio de Janeiro and southern Espírito Santo: *S. lachynostachya*, *S. littoralis* (including *S. lophura* and *S. virginea*),

S. macrophylla and *S. calytricha*, but the range of *S. littoralis* extends as far south as São Paulo, with one syntype of *S. lophura* collected in Porto Seguro, Bahia (Fig. 3B–C).

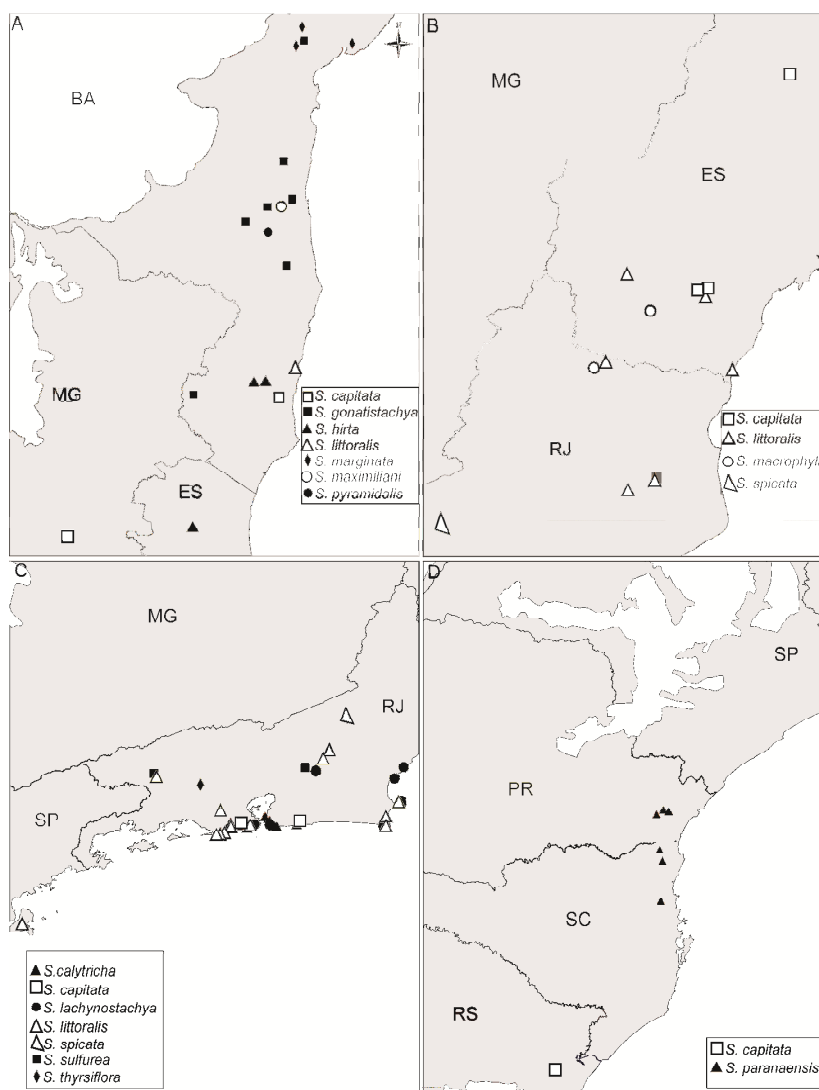


Figure 3. Geographic distribution of *Schaueria* species.

Schaueria usually has thyrses terminal and axillary inflorescences. The basic unit of the inflorescence is a dichasium composed of a main axis and two lateral ones, with bracts and bracteoles below the flower. In most species, the dichasia have 3 to 7 flowers, but they can be reduced to a single one in some species. Dichasia may be pedunculate with pedicellate flowers (thyrses), sessile with pedicellate flowers (thyrses racemiforms) or sessile with sessile flowers (thyrses spiciforms). The hypothesis of dichasia reduced to a single flower in Acanthaceae has been confirmed in *Ruellia speciosa* Mart. ex Nees, which can produce both solitary flowers and flowers in dichasia (Tripp, 2010), and in species of *Herpetacanthus* Nees ex Moric, which may present a transition between spike and thyrses, with dichasia appearing only at some nodes (Indriunas, 2011 unpublished).

In *Schaueria*, the flowers are essentially bilabiate. The corolla tube is usually cylindrical or expands gradually towards the mouth in some species. The upper lip is shortly bilobed or entire, recoiled, recurved, incurved or straight; the lower lip is 3-lobed, recoiled, recurved or straight. Most species have short corolla, 1–2 cm long, which are white or rarely yellow, but in three species (*S. calytricha*, *S. pyramidalis* and *S. sulfurea*), it is larger (4–4.5 cm long) and yellow. The flowers are nototribic or sternotribic. The nototribic flowers are the most common in *Schaueria*, as in most of Asteridae. They have dorsal style and anthers and deposit pollen grains on the visitor's back. Sternotribic flowers are found only in *S. littoralis*. They have ventral style and anthers and deposit pollen grains on the visitor's ventral side (Willmer, 1953). Sternotribic flowers were considered a possible synapomorphy of the *Tetramerium* lineage core group (Daniel *et al.*, 2008) because they had not been detected in other clades.

Schaueria shows considerable variation in the type of indumentum present in inflorescences, including bracts, bracteoles and calyces. In most species, inflorescence surfaces are hispidulous to sparsely hispidulous with antrorse eglandular, unicellular trichomes 0.06–0.3 mm long. These trichomes may have smooth wall or wall with protuberance (Fig. 4B–L). Sessile or shortly stalked glandular trichomes with a multicellular head are common on the adaxial surface of calyx whereas stalked glandular multicellular trichomes are common on calyx margins of some species (Fig. 4). *Schaueria lachynostachya* is easily recognised by the ciliate calyx, with eglandular, flexuous trichomes that may reach approximately 1–1.2 mm long and are composed of 7 or 8 cells (Fig. 4C). *Schaueria capitata* bears stalked glandular trichomes 1–1.5 mm long on bracts, bracteoles and calyx (Fig. 4E–F), and *S. sulfurea* bears strigose indumentum, with smooth, appressed eglandular trichomes (Fig. 4G–H). The presence of stalked glandular trichomes on calyx surface may vary in *S. calytricha* and *S. littoralis*; these species were originally described as lacking these trichomes. However, some specimens of each can also have stalked glandular trichomes *c.* 0.5 mm long (rare in *S. calytricha*) (Fig. 4A–L; Fig. 5).

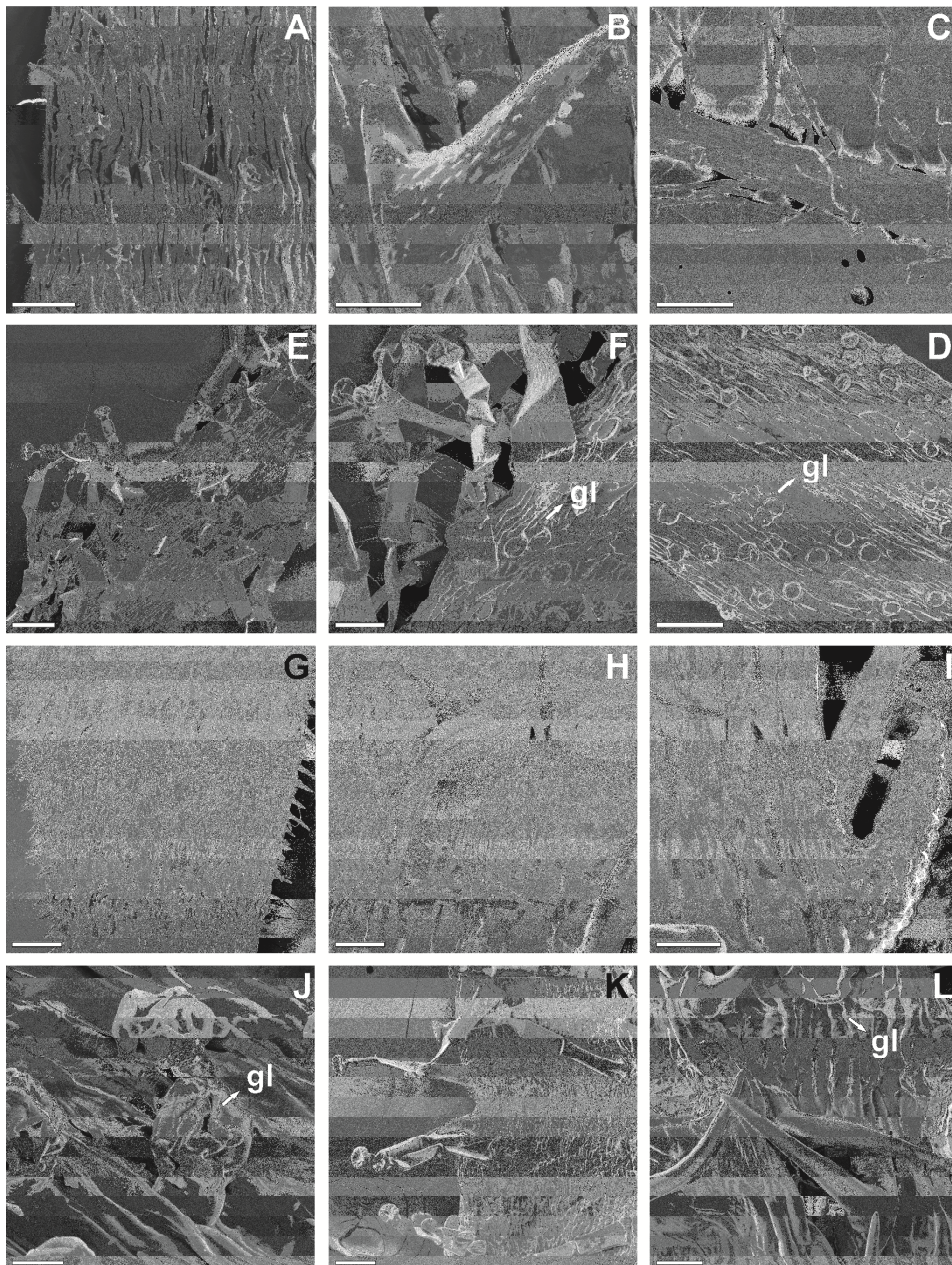


Figure 4. SEM micrographs of indumentum and trichomes of calyces in *Schaueria*. A–B, *S. calytricha* (Santos 391): A, slightly hispidulous adaxial surface, composed of antrorse trichomes; B, eglandular trichome with protuberances. C, *S. lachynostachya* (Côrtes 154): adaxial surface showing margin densely ciliate with long eglandular trichomes. D, *S. littoralis* (Côrtes 193): adaxial surface showing sessile glandular trichomes. E–F, *S. capitata* (Côrtes 200): E, stalked glandular trichome abaxial surface; F, slightly hispidulous adaxial surface, composed of antrorse, trichomes and sessile glandular trichomes, and stalked glandular trichomes on margin. G–H, *S. sulfurea* (Frigoletto 20): G, strigose adaxial surface; H, smooth eglandular trichome. I, *S. hirta* (Forzza 5104): adaxial surface showing margin with antrorse trichomes with protuberances. J, *S. pyramidalis* (Oliveira 747): adaxial surface with short stalked glandular trichomes. K–L, *S. marginata* (Côrtes 231): K, abaxial surface showing stalked glandular trichomes on margin; L, adaxial surface showing antrorse and retrorse smooth eglandular trichomes. Bars: A, F = 50 μm ; B, H–J = 10 μm ; C = 500 μm ; D, E, G, K = 100 μm ; L = 20 μm ; gl = glands.

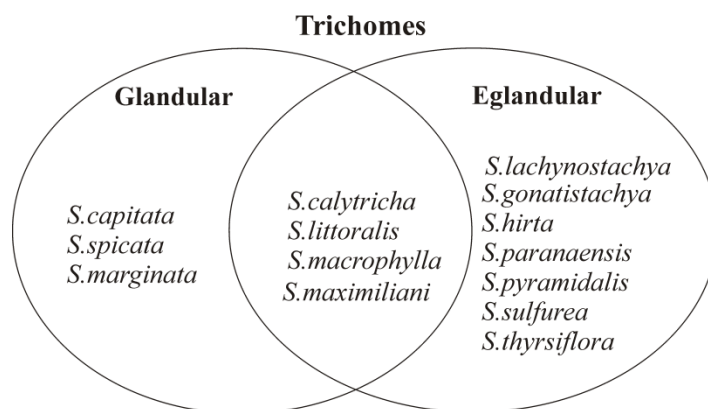


Figure 5. Diagram showing distribution of calyx trichomes types in *Schaueria*.

Pollen grains in *Schaueria* are typical of the *Tetramerium* lineage and other members of Justicieae. They are homogenous, being isopolar, 3-colporate, 6-colpate (only 3-colporate in *S. sulfurea*). Their form varies from prolate to subprolate (polar axis larger than equatorial one). The wall ornamentation (exine) is usually reticulate and heterobrochate (Fig. 6A–H; L–R), except in *S. sulfurea*, in which the exine is gemmate with some pollen grains also microreticulate (Fig. 6I–K). The membrane of the colpi is usually covered with microverrucae or rugulae (*S. gonatistachya*). Syncolpate, syncolporate and parasyncolporate pollen grains, may be rarely found (e.g., 6N). Pollen grains with different types of sculptural features, such as in *S. sulfurea*, can also be found in species of the *Mirandea* Rzed.clade and in other lineages of Acanthaceae (Daniel, 1998; Daniel *et al.*, 2008). The 2-colporate pollen grains with reticulate exine and 7–9 areoles per colpi observed in *S. hirsuta* (Fig. 6S–T; Daniel, 1998) confirm the position of this species among the New World Justicioids rather than in the *Tetramerium* lineage.

Most seeds in *Schaueria* are lenticular, except those of *S. paranaensis*, which are obovoid and not compressed. The seed base is notched where it is inserted on the septum of the capsule. They are 2.5–7 mm wide, usually white when immature becoming brown when mature. The most important seed character is surface ornamentation (Fig. 7A–V; Fig. 8). The surface is reticulate to slightly reticulate (*S. marginata*; Fig. 7U–V) and reticulate with sinuous walls and reduced lumina (*S. paranaensis*; Fig. 7J–K). Walls of reticulum (muri) can be granulate or not (Fig. 7K, R and T). In some species, there are papillae in the axils of the muri (Fig. 7E, T e V). Seeds are usually tuberculate (Fig. 7A–Q, T); tubercles may be present or not on the border of seeds (Fig. 7A–V).

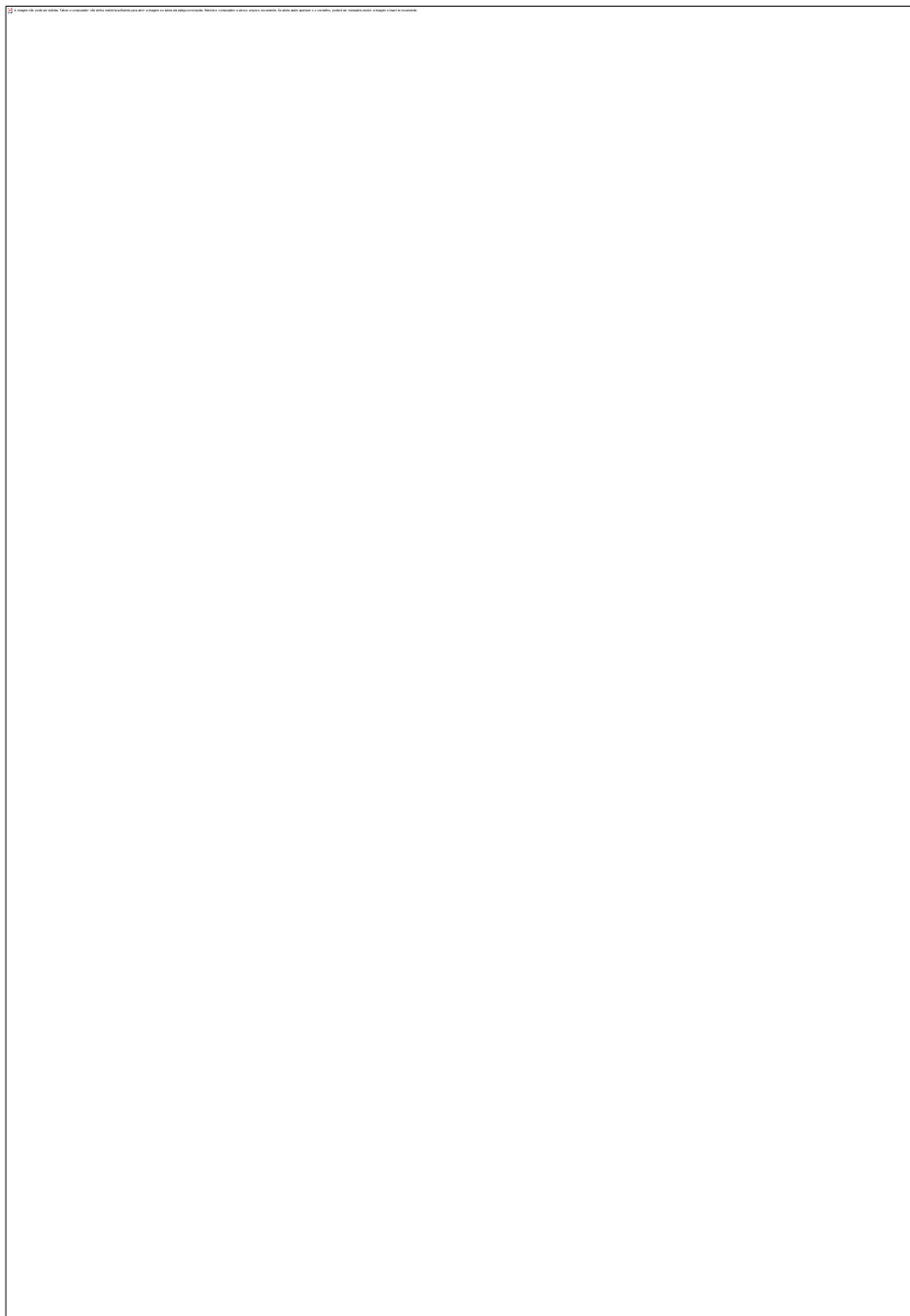


Figure 6. SEM micrographs of pollen grains of *Schaueria* (including *Schaueria hirsuta* = *Justicia ilhensis*). A, *S. calytricha* (Santos 391): equatorial view. B–C, *S. lachynostachya* (Côrtes 154): equatorial and polar views. D, *S. littoralis* (Côrtes 193): equatorial view. E, *S. macrophylla* (Brade 19899): equatorial view. F, *S. capitata* (Côrtes 200): equatorial view. G, *S. paranaensis* (Côrtes 266): equatorial view. H, *S. spicata* (Schott 4723): equatorial view. I–K, *S. sulfurea* (Frigoletto 20): I–J, equatorial and polar views; K, detail of exine sculpture. L, *S. thyrsiflora* (Braz 333): equatorial view. M–N, *S. gonatistachya* (Côrtes 239): equatorial and polar views. O, *S. hirta* (Amorim 6814): equatorial view. P–Q, *S. marginata* (Côrtes 231): equatorial and polar views. R, *S. pyramidalis* (Oliveira 747): equatorial view. S–T, *J. ilhensis* (Stapf 349): equatorial and polar views. Bars = 10 μm , except G, J, Q (= 5 μm) and K (= 2 μm).

TAXONOMIC TREATMENT

SCHAUERIA NEES, Del. Sem. Hort. Vraclav.: 3. 1838, *nom. cons.* Type: *S. calycotricha* (Link & Otto) Nees (*Justicia calycotricha* Link & Otto). [= *Schaueria calytricha* (Hook.) A.L.A.Côrtes] *nonSchauera* Nees (1836; Lauraceae) *nom. rejic., nonSchaueria* Hassk (1842). *Hom. post., nom. illeg.*

= *Flavicomma* Raf., Fl. Tellur. 5: 63. 1838. Type: *Flavicomma capitata* Raf. (*Justicia flavicomma* Lindl.).

Erect perennial herbs to shrubs with cystoliths and often with conspicuously multicellular trichomes; trichomes usually white and concentrated in 2 decussate lines along internodes. **Leaves** opposite, petiolate; blades usually membranaceous, margin repand. **Inflorescences** terminal and axillary thyrses (pedunculate dichasia and pedicellate flowers), thyrses spiciform (sessile dichasia and flowers) or thyrses racemiform (sessile dichasia and pedicellate flowers); dichasia decussate, 1–5-flowered, sessile or pedunculate, subtended by a bract; bracts opposite, green or yellow, relatively short, narrow, usually linear-triangular or triangular, margin entire; bracteoles 2, sessile or pedicellate. **Calyx** green or yellow, deeply 5-lobed, often acrescent in fruit, lobes equal to unequal in length; corolla nototribic, rarely sternotribic, yellow or white, tube cylindrical or gradually expanded distally into a throat, narrow proximal portion (if distinct) shorter than throat, throat (if present) obconic, limb 2-labiate, upper lip bilobed or entire, recoiled, recurved, incurved or straight, lower lip 3-lobed, lobes straight, recoiled or recurved; stamens 2, exerted from corolla mouth, inserted near the base of corolla or at base of the throat, filaments white, generally hispidulous, anthers 2-theous, glabrous, white, thecae parallel or slightly oblique, oblong, dehiscent longitudinally, staminodes absent; pollen grains prolate to subprolate, usually 3-colporate, 6-colpate, exine reticulate; style exerted from corolla mouth, white, stigma bilobate. **Capsules** stipitate, head clavate, retinacula present, septa with retinacula remaining attached to inner wall of mature capsule; seeds 4, lenticular-obovoid, brown when mature, usually reticulate, tuberculate, margin with tubercles present or absent.

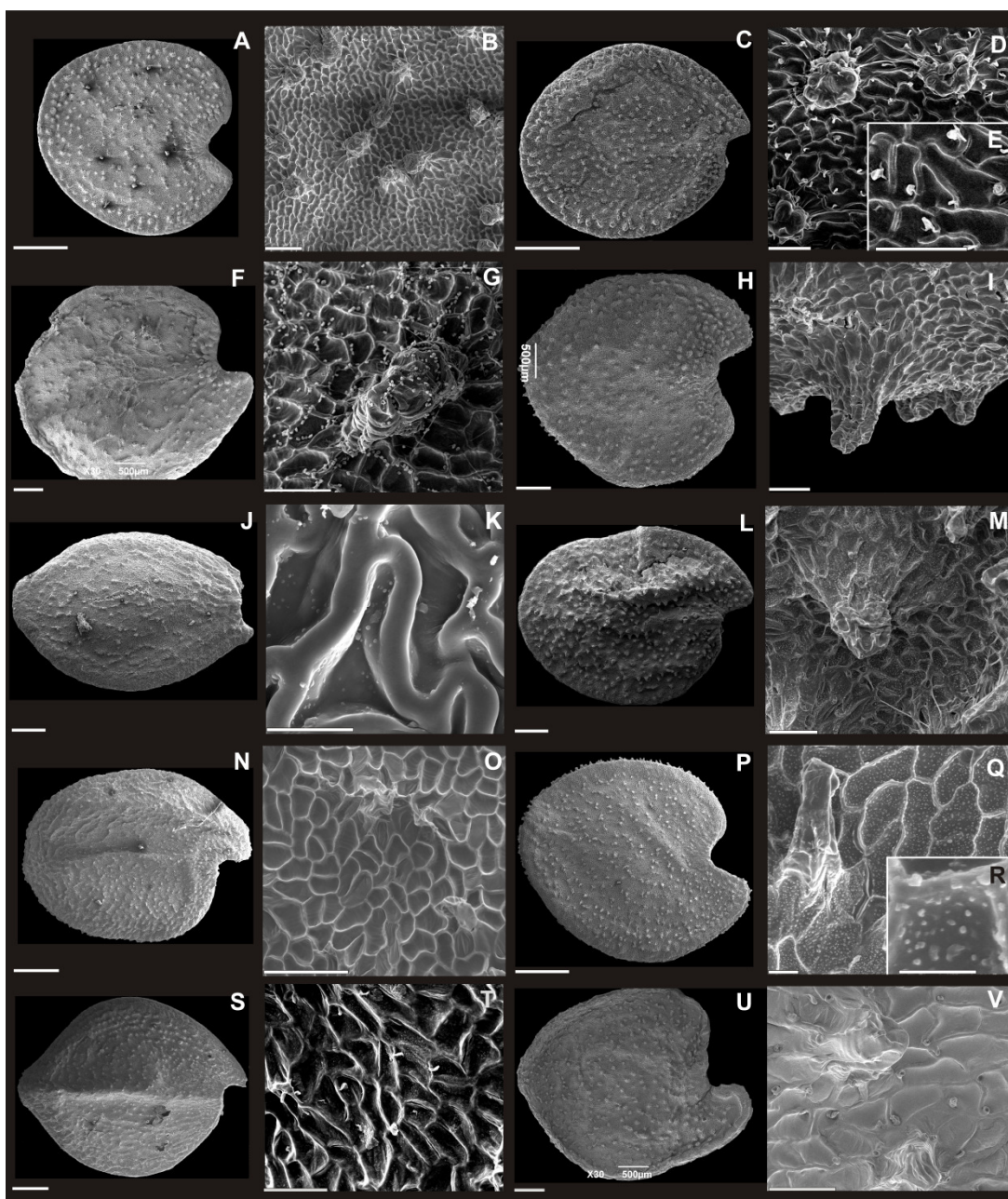


Figure 7. SEM micrographs of seed of species of *Schaueria*; coat sculpture and detail of surface: A–B, *S. calytricha* (Côrtes 160): A, lenticular seed; B, surface reticulate and tuberculate; C–E, *S. lachynostachya* (Côrtes 154): C, lenticular seed; D, surface reticulate and tuberculate; E, detail os surface with papillae in axils of muri; F–G, *S. littoralis* (Carauta 4932): F, lenticular seed; G, surface reticulate and tuberculate; H–I, *S. capitata* (Côrtes 187): H, lenticular seed; I, surface reticulate and tubercules on margin; J–K, *S. paranaensis* (Falkenberg 4472): J, obovoid; K, surface reticulate with sinuous muri and reduced lumina, reticulum and muri granulate; L–M, *S. thyrsoflora* (Braz 333): L, lenticular seed; M, surface reticulate and tuberculate; N–O, *S. gonatistachya* (Kameyama 67): N, lenticular seed; O, surface reticulate and tuberculate; P–R, *S. hirta* (Forzza 5104): P, lenticular seed; Q, surface reticulate and tuberculate; R, granules on reticulum; S–T, *S. pyramidalis* (Fiaschi 1094): S, lenticular seed; T, surface reticulate with papillae in axils of muri; U–V, *S. marginata* (Côrtes 231): U, lenticular seed; V, surface slightly reticulate with papillae in axils of muri and tuberculate. Bars: A, C, N, P, S = 1 mm, B = 100 µm; D, E, G, I, M, O, Q, T, V = 50 µm; F, H, J, L, R, U = 500 µm; E, K = 10 µm.

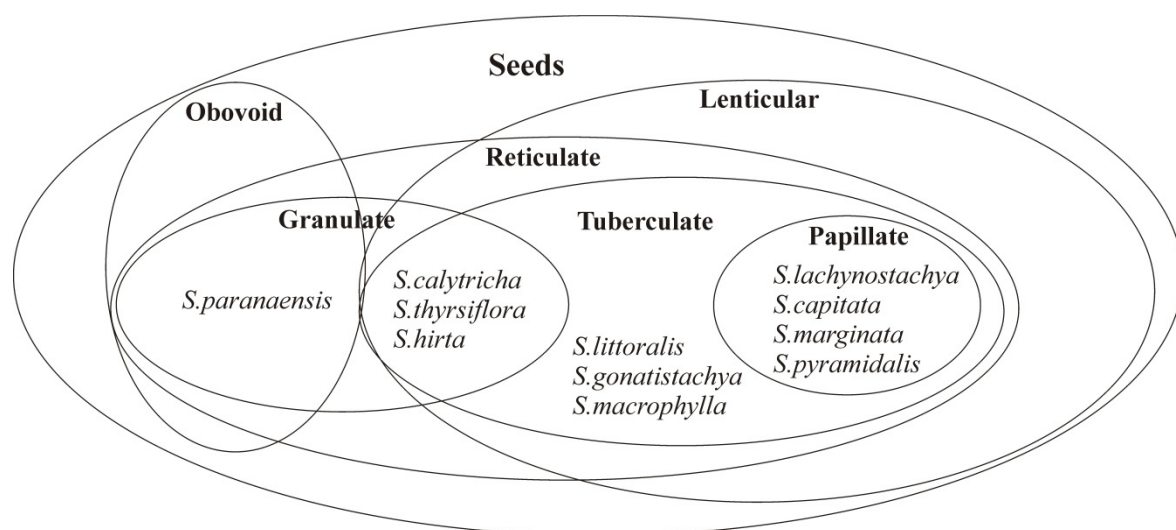


Figure 8.Diagram showing the distribution of the seed shapes and sculpture types in *Schaueria*.

KEY TO THE SPECIES OF *SCHAUERIA*

1. Inflorescences thyrses (peduncles and pedicels present)
 2. Bracts 7–11 mm long; calyx 1.1–2.2 cm long; corolla with upper lip recoiled
1. *S. calytricha*
 - 2'. Bracts 1–2 mm long; calyx 3–7 mm long; corolla with upper lip incurved.
 3. Subshrubs; calyx 3–4 mm long; corolla yellow, 4–4.5 cm long
8. *S. sulfurea*
 - 3'. Herbs; calyx 6–7 mm long; corolla white, c. 1 cm long
9. *S. thysiflora*
- 1'. Inflorescences thyrses spiciforms or racemiforms.
 4. Inflorescence with both sessile dichasia and flowers; dichasia 1-flowered
 5. Corolla yellow, 3.8–5 cm long, tube expanded into a throat; filaments of stamens muricate.....13. *S. pyramidalis*
 - 5'. Corolla white, 1.1–1.2 cm long, tube not expanded into a throat; filaments of stamens glabrous or hispidulous.
 6. Herbs; young stems hirsute with trichomes 1–1.7 mm long; leaf blade hirsute, with eglandular trichomes 1–1.7 mm long, margin hirsute–ciliate with trichomes 1–1.7 mm long.....12. *S. hirta*
 - 6'. Subshrubs or shrubs; young stems glabrous or pubescent with trichomes 0.2–0.3 mm long; leaf blade glabrous or pubescent with eglandular

- trichomes 0.3–0.4 mm long, margin glabrous or strigose–pubescent with trichomes 0.08–0.3 mm long.
7. Bracts 1.5–2 mm long; calyx 1.5–2 mm long; corolla tube 6–7.5 mm long.....10. *S. gonatistachya*
- 7'. Bracts 2–5 mm long; calyx 7–8 mm long; corolla tube 4–6 mm long.
8. Young stems scarcely pubescent; leaf blade pubescent; inflorescence rachis with stalked glandular trichomes c. 0.5 mm long; bracts lanceolate, c. 5 mm long; corolla internally glabrous; staminal filaments glabrous.....7. *S. spicata*
- 8'. Young stems glabrous; leaf blade glabrous; inflorescence rachis without stalked glandular trichomes; bracts triangular, 2–3.5 mm long; corolla internally hispidulous; staminal filaments hispidulous up to the middle.....6. *S. paranaensis*
- 4'. Inflorescence with sessile dichasia and pedicellate flowers; dichasia 1–7-flowered.
9. Dichasia 3–7-flowered; bracts 8–19 mm long; calyx 1–2.5 cm long; corolla with upper lip slightly incurved.....4. *S. macrophylla*
- 9'. Dichasia 1–3-flowered; bracts 2–7 mm long; calyx 0.4–1.5 cm long; corolla with upper lip recurved or straight.
10. Young stems glabrous or hispidulous with trichomes mostly 0.1–0.3 mm long, not concentrated in 2 lines; inflorescences with lax dichasia; bracts 2–3.5 mm long.
11. Young stems striate, glabrous; calyx triangular; flowers sternotribic3. *S. littoralis*
- 11'. Young stems not striate, hispidulous; calyx linear–triangular; flowers nototribic.....11. *S. maximiliani*
- 10'. Young stems pubescent–hirsute with trichomes mostly 0.3–0.5 mm long, concentrated in 2 lines; inflorescences with congested dichasia; bracts 3–7 mm long.
12. Leaf margin ciliate with flexuose trichomes c. 0.4 mm long (or rarely with appressed trichomes c. 0.08 mm long); calyx margin with eglandular trichomes 1–1.2 mm long; corolla with upper lip recurved,2. *S. lachynostachya*

- 12'. Leaf margin glabrous or with erect or appressed eglandular trichomes 0.07–0.08 mm long; calyx margin with glandular trichomes 0.7–1.5 mm long; corolla with upper lip straight.
13. Bracts 3–5.5 × 1–1.5 mm; corolla externally glabrous, internally with eglandular trichomes restricted to the middle portion of tube; stamens 5–5.5 mm long.....5. *S. capitata*
- 13'. Bracts 5–7 × 2–2.5 mm; corolla externally puberulous from the mouth to the apex of lobes, internally puberulous on tube with glandular and glandular trichomes; stamens *c.* 7 mm long.....14. *S. marginata*

1. *SCHAUERIA CALYTRICHA* (HOOK.) A.L.A.CÔRTEZ, *COMB.NOV. Justicia calytricha* Hook., Exot. Fl. 3(34): t. 212. 1826. *Type*: cultivated in Botanical Garden of Liverpool, *s.d.*, *s.c.* (lectotype: illustration in Exot. Fl. 3(34): t. 212. 1826, designated here). (Figs. 3C; 4A–B; 5; 6A; 7A–B; 8; 9A–E; see also photos 23 and 24 in Côrtes, 2013).
- = *Justicia calycotricha* Link & Otto, Icon. Pl. Select.9: 113, t. 53. 1826. *Schaueria calycotricha* (Link & Otto) Nees, Del. Sem. Hort. Vraisl.: 3. 1838. *Type*: Brazil. Rio de Janeiro: 1823, *Beyrich s.n.* (holotype: B destroyed; lectotype: illustration in Icon. Pl. Select.9: 113, t. 53. 1826, designated here).
- = *Justicia flavicoma* Lindl., Bot. Reg. 12: t. 1027. 1827. *Flavicoma capitata* Raf., Fl. Tellur. 5: 63. 1838. *Schaueria flavicoma* (Lindl.) N.E.Br., Gard. Chron. n.s. 19: 14. 1883. *Type*: cultivated in Kent, England (lectotype: illustration in Bot. Reg. 12: t. 1027. 1827, designated here).
- = *Justicia calycotricha* Hook., Bot. Mag. 55 (n.s.v. 2): t. 2816. 1828, *nom. illeg.* (*hom. post., non Justicia calycotricha* Link & Otto). *Flavicoma paniculata* Raf., Fl. Tellur. 5: 63. 1838. *nom. superf.* *Type*: Brazil. *s.l., s.d., s.c.* (lectotype: illustration in Bot. Mag. 55 (n.s.v. 2): t. 2816. 1828, designated here).

Shrubs 0.8–1.5 m tall; young stems subquadrate, glabrous or hirsute with retrorse eglandular trichomes 0.2–0.5 mm long concentrated in 2 lines. **Petiole** 1–8.5 cm long, quadrate, sulcate, hirsute like stems; blade 8–18.5 × 2.7–8 cm, ovate to lanceolate or rarely oblong, cuneate to cordate or rarely rounded at base, acute to attenuate at apex, membranaceous, surfaces glabrous or with antrorse eglandular trichomes (usually restricted to major veins, at least on adaxial surface) 0.1–0.5 mm long, margin repand with appressed eglandular trichomes 0.08–0.2 mm long. **Thyrses** terminal, 5–9 cm long, rachis quadrate, puberulous to pilose with flexuous eglandular trichomes 0.2–0.3 mm long, rarely with glandular trichomes 0.5–0.7 mm long; dichasia 3–5-flowered, peduncles 3–7 mm long, puberulous with flexuous eglandular trichomes 0.08–0.15 mm long; bracts yellow, 7–11 × c. 1 mm, linear–triangular, adaxially hispidulous usually with antrorse eglandular trichomes 0.06–0.07 mm long, margin with eglandular trichomes, rarely with glandular trichomes 0.5–0.7 mm long; secondary peduncles c. 3 mm long; bracteoles yellow, 8–10 × 0.5–0.7 mm, linear–triangular, indumentumlike that of bracts; pedicels 1–3.5 cm long, puberulous like peduncles. **Calyx** yellow, 1.1–2.2 cm long, lobes equal in length, 1–2.1 cm × 0.5–1 mm, linear–triangular, hispidulous with antrorsely erect eglandular and sessile glandular trichomes usually only on the adaxial surface, trichomes with protuberances, margins rarely with flexuous glandular trichomes c. 0.5 mm long; corolla yellow, 3.5–4.5 cm long, externally glabrous or hispidulous with erect eglandular trichomes on veins, internally pubescent with flexuous eglandular trichomes 0.2–0.3 mm long, tube 2.4–3.5 cm long, distally expanded into a throat, narrow proximal portion 8–10 × 1.5–2 mm, throat obconic, 1.8–2 cm × 5–6 mm, upper lip recoiled, 8–12 × 2.5–3 mm, lip shortly bilobate, lower lip 7–12 × 1.8–2.5 mm, lobes equal, 6.5–11.5 mm long, recoiled; stamens 3.9–4 cm long, equal, inserted up to 8 mm distal to base of corolla tube, filaments hispidulous with antrorse eglandular trichomes 0.05–0.06 mm long, thecae 2.1–3 mm long; pollen grains heteroaperturate, 3-colporate, 6-colpate, 2 colpi per mesocolpium, exine reticulate, heterobrochate, membrane of colpi microverrucate; style c. 3 cm long, glabrous or hispidulous with antrorse eglandular trichomes 0.05–0.06 mm long. **Capsules** 1.2–1.5 cm long, stipe 6–7 mm long, glabrous; seeds c. 3.2 mm wide, lenticular, reticulate with microgranules when immature, tuberculate, margin without tubercles.

Distribution and habitat: Southeastern Brazil (Rio de Janeiro state); plants occur in ombrophylous forest, at elevations from 150 to 700 m.

IUCN Red List category: *Schaueria calytricha* is known by 46 collections corresponding to ten locations, with approximately 200 mature individuals per observed subpopulation, and extent of occurrence approximately 419 km². We did not find the species in Cabo Frio and Arraial do Cabo; in addition, the areas where the species is found in the city of Rio de Janeiro and vicinity are touristic and suffer high anthropic pressures, suggesting a declining of estimated area of occurrence and quality of habitat. Therefore, the conservation status of this species should be considered as Endangered, B1ab(i, iii). In spite of that, the species is protected in the Serra da Tiririca State Park (Niterói, Rio de Janeiro state) and is cultivated in many botanical gardens around the world.

Phenology: Flowering and fruiting throughout the year, usually from July to October.

Notes: *Schaueria calytricha* is characterised by pedunculate dichasia, linear-triangular bracts, bracteoles and calyx, calyx 1.1–2.2 cm long, and yellow corolla, 3.5–4.5 cm long, with recoiled lobes.

Nees (1838) described *Schaueria* based on *Justicia calycotricha* Link & Otto, indicating three synonyms: *J. calytricha* Hook., *J. flavicoma* Lindl. and *J. calycotricha* Hook. *Justicia calycotricha* was described by Link & Otto (1826) based on a specimen collected in Rio de Janeiro, Brazil, by Beyrich and cultivated in Berlin, Germany. In the same year, Hooker (1826) published *J. calytricha* based on a specimen cultivated in the Liverpool Botanical Garden, received from Otto, in 1825. Also, in 1827, Lindley described *J. flavicoma* based on plants from Mr. Thomas Carey Palmer's collection, cultivated in Kent, United Kingdom, from seeds collected in Brazil. He noted the similarity between this species and *J. calytricha*, but considered the presence of glandular trichomes on inflorescences and lanceolate leaves with short petioles sufficient to recognise another species.

Not satisfied with the treatment of Lindley, Hooker (1828) described *Justicia calycotricha* based on the same specimen used by Lindley; he also recognized *Justicia calycotricha* Link, *J. calytricha* Hook. and *J. flavicoma* Lindl. as synonyms. According to him, the size and form of leaves, including petiole length, are regular variations and the "curious" indumentum only seen with microscopy can be easily missed. Trying to solve the disagreement between Hooker and Lindley regarding the concept of this species, Brown (1883) presented a brief background distinguishing the two species. In addition to those attributes used to separate them, he also maintained their difference on the fact that Nees

(1847a) erroneously included *Gardner 239* (identical to *Justicia flavicoma*) in *Schaueria virginea* Nees (= *S. littoralis*), a different species. In this work, therefore, Brown recognised two species and transferred *J. flavicoma* to *Schaueria*. Rafinesque (1838), on the other hand, described a new genus, *Flavicoma*, to which *J. flavicoma* and *J. calycotricha* were transferred, receiving new names: *F. capitata* and *F. paniculata*, respectively. Rickett & Stafleu (1960) treated *Flavicoma* in the synonymy of *Schaueria*.

Most specimens representing these taxa have ovate leaves and lack stalked glandular trichomes. Only *Douglas s.n.* (K), *Gardner 839* (BM, CGE, K, NY, OX, P) and *Vianna 2067* (GUA) have characteristics (i.e., lanceolate leaves and glandular trichomes on the calyx) that would conform to Brown concept of *S. flavicoma*. However, in the same locality, typical specimens of *S. calytricha* can also be found, suggesting that these differences represent intraspecific variations.

Justiciacalytricha Hook. and *J. calycotricha* Link & Otto (*non* Hook.) were published in the same year. *Justiciacalytricha* was published in May, but the date of publication of *J. calycotricha* is uncertain. In spite of that, knowing that the eighth issue of *Icones Plantarum Selectarum...* was published between January and July (Stafleu & Cowan, 1981), the ninth issue of this work, where *J. calycotricha* appeared, was most likely published after May. Consequently, *J. calytricha* has priority over *J. calycotricha*, and the former epithet is correct, thus the new combination *S. calytrichais* proposed here.

Since none of the specimens upon which these names were based have been located, the colourful illustrations published with original descriptions are designated as lectotypes.

Selected specimens: BRAZIL. *s.loc.*, *s.d.*, *F. Sellow 219* (B destroyed, photo F 8775!); *s.loc.*, *D. Douglas s.n.* (K!); *s.loc.*, 23.ix.1902, *s.c.* (P 04391245!); Rio de Janeiro: *s.loc.*, 1816–1821, *A. Saint-Hilaire 25* (P 02901576!); *s.loc.*, *s.d.*, *G. Gardner 457* (P 02901572!); Arraial do Cabo, 12.i.2000, *C. Farney 3970* (RB); Cabo Frio, *s.d.*, *M.A.P. Wied-Neuwied s.n.* (BR 2562175); Maricá, 15 km da ponte sobre o Rio Roncador, 4 km da estrada Amaral Peixoto e a 100 m da Lagoa de Maricá, 11.x.1988, fl., fr., *J. Fontella et al. 2607* (RB); Niterói, Itaipuaçu, Parque Estadual da Serra da Tiririca, Morro das Andorinhas, 22°58'S, 43°02'W, 40 m, 3.vi.2009, fl., fr., *A.L.A. Côrtes & A.C. Mota 160* (HUEFS); *ib.*, Pedra da Itacoatiara, 27.viii.1995, bt., fl., *M.G. Santos 391* (HUEFS, RB); Rio de Janeiro, Serra dos Órgãos, 1838, bt., fl., *G. Gardner 839* (BM, CGE, K, NY, OX, P); *ib.*, Pedra da Gávea, caminho das Furnas, 300–

500 m, 19.ix.1971, bt., fl., *J.P.P. Carauta et al. 1402* (GUA, HUEFS, NY, RB, US);
Jacarepaguá,

Parque Estadual da Pedra Branca, estrada Pau da Fome, 29.viii.1977, fl., fr., *I.A. Rodrigues et al.* 113 (RB); *ib.*, Represa do Camorim, 30.vi.1980, bt., fl., *D. Araujo* 3868 (GUA); Cultivated – ENGLAND. London, *Laszlo Csiba* 15897 (K); Cambridge, horto horticultural Society–HHS (now Royal Horticultural Society – RHS), 1845, *G. Lindleys.n.* (CGE); Kew, 25.v.2003, *G.V. Nash* 9634 (NY); Oxford, *Cutia Lindle* 1828 (OX); USA. 10.iii.1985, *N. Taylor* 9634 (NY); New York: Bronx, New York Botanical Garden, 14.iv.2011, *M. Nee*, 57842 (NY).

2. *SCHAUERIA LACHYNOSTACHYA* NEES in Martius, Fl. Bras. 9: 105. 1847. *Type*: Brazil. Rio de Janeiro: s.l., 1815, *M.A.P. Wied-Neuwied s.n.* (lectotype: GZU 000251417!; isolectotypes BR 8097736! BR 8098580 *ex herb.* Mart.! designated by Moraes *et al.*, in press) (Figs. 3C; 4C; 5; 6B–C; 8; 7C–E; 9F–I; see also photos 32 and 33 in Côrtes, 2013).

Subshrubs 0.3–1.5 m tall; young stems terete, pubescent–hirsute with retrorse to antrorse eglandular trichomes *c.* 0.5 mm long, trichomes concentrated in 2 lines. **Petiole** 1–2.5 cm long, quadrate, sulcate, pubescent like stems; blade 3–7.5 × 1.3–3.5 cm, elliptic to ovate to oblong, acute to cuneate, rarely truncate at base, acute to attenuate at apex, membranaceous, surfaces glabrous except for trichomes on major veins (these antrorse eglandular trichomes *c.* 0.4 mm long and sessile glandular trichomes abaxially), margin repand, ciliate with flexuous eglandular trichomes *c.* 0.4 mm long, and rarely with appressed trichomes *c.* 0.08 mm long. **Thyrse racemiforms**, terminal and axillary, 2–3 cm long, rachis cylindrical, densely hirsute with erect eglandular trichomes, *c.* 0.2 mm long and antrorse eglandular trichomes 0.3–0.5 mm long, or rarely with trichomes concentrated in 2 lines; dichasia congested, 1–3-flowered, sessile; bracts green, 5–7 × *c.* 1 mm, triangular, hispidulous with antrorse eglandular trichomes 0.08–0.1 mm long with protuberances, sessile glandular trichomes also present, margin ciliate with flexuous eglandular trichomes 1–1.2 mm long (trichomes rarely absent); bracteoles green, 4–5 × 0.4–0.6 mm, triangular, hispidulous like that of bracts; pedicels *c.* 0.5 mm long, hirsutellous with erect eglandular trichomes to 0.08 mm long. **Calyx** green, 0.6–1.5 cm long, lobes unequal, 0.5–1.4 cm × *c.* 0.6 mm, linear–triangular, hispidulous, margin ciliate like that of bracts; corolla white, 1.5–2 cm long, externally glabrous, internally puberulous, trichomes restricted to half closer of lobes, tube 8–13 mm long, cylindrical, mouth 2.5–3 mm diam., upper lip recurved at apex, 4–8 × 1.5–2 mm, lobes shortly bilobate, lower lip 4–8 × 1.5–2 mm, lobes equal, recurved; stamens 6–8 mm long, equal, inserted up to *c.* 5 mm distal

to the base of corolla tube, filaments hispidulous with erect eglandular trichomes *c.* 0.08 mm long, thecae 1.5–2.5 mm long; pollen grains prolate, subcircular, heteroaperturate, 3-colporate, 6-colpate, 2 colpi per mesocolpium, exine reticulate, heterobrochate, membrane of colpi microverrucate; style *c.* 1.2 mm long, hispidulous with antrorse eglandular trichomes *c.* 0.08 mm long (rarely glabrous). **Capsules** 1.1–1.2 cm long, stipe *c.* 5 mm long, glabrous; seeds *c.* 4 mm wide, lenticular, reticulate, when immature with papillae in axils of muri, tuberculate, tubercles absent on margin.

Distribution and habitat: Southeastern Brazil (Rio de Janeiro state); ombrophylous forest and restingas, from 40 to 200 m.

IUCN Red List category: *Schaueria lachynostachya* is known by 22 collections distributed mostly from restingas, with eight small locations with approximately 20 mature individuals per observed subpopulation, and extent of occurrence approximately 5,698 km². Its area of occurrence is being threatened by human activities and the number of mature individuals estimated is continuously declining. Together, these data qualify the species as Vulnerable, B1ab(iii).

Phenology: Flowering from April to October; fruiting from May to June.

Notes: Nees (1847a) compared *Schaueria lachynostachya* to *S. lophura* and *S. virginea* (both = *S. littoralis*), and distinguished the former species by the leaves with acute (*vs.* obtuse to subcordate) bases, and long eglandular trichomes (*vs.* hispidulous) on bracts, bracteoles and calyx (Fig. 3C). In addition, its dichasia are congested (*vs.* lax), and the corolla is nototribic (*vs.* sternotribic), with the upper lip shortly bilobed (*vs.* entire). The ciliate leaves and the long eglandular trichomes on the bracts, bracteoles and calyx are important features for recognizing *S. lachynostachya*. Molecular data confirmed the close relationship between *S. lachynostachya* and *S. littoralis*, and place *S. calytrich* as basal to them (Côrtes *et al.*, in prep.).

Selected specimens: BRAZIL. *s.loc.*, F. Sellow 15 (B, photo, F 8777!); *s.loc.*, F. Sellow *s.n.* (BM); *s.loc.*, H.W. Schott 4743 (K, W); Rio de Janeiro: *s.loc.*, 1886, bt., Lehnvoelses. *n.* (US 14915); *ib.*, Armação de Búzios, Centro da Cidade próximo ao Bradesco, mata do estacionamento privativo, 22°45'S, 41°53'W, 46 m, 1.vi.2009, A.L.A. Côrtes & A.C. Mota 159

(HUEFS); Arraial do Cabo, Pontal do Atalaia, próximo à casa 48 S, 22°58'S, 42°1'W, 92 m, 1.vi.2009, bt., fl., fr., A.L.A. Côrtes & A.C. Mota 154 (HUEFS); Cabo Frio, Gabel Cape, 6.viii.1953, F. Segadas-Vianna et al. s.n. (US 677); Niterói, praia de Piratininga, 27.x.1963, bt., fl., L.F. Pabst s.n. (US, HB 28125); Rio das Ostras, Balneário das Garças, estrada para apraia, 22°26'S 41°51'W, 85 m, 31.v.2009, bt., fl., fr., A.L.A. Côrtes & A.C. Mota 147 (HUEFS); Rio de Janeiro, monte corcovado, M.A.P. Wied-Neuwied s.n. (BR).

3. *SCHAUERIA LITTORALIS* (VELL.) A.L.A.CÔRTEES, *COMB. NOV.* (“*litoralis*”). *Veronica litoralis* Vell., Fl. Flumin.: 10. 1829; Fl. Flumin. Icon. 1.: t. 24. 1831. *Type*: Brazil. “sylvis maritimus regnii Praedii Sanctae Crucis prope litus, ad locus arenosa habitat” s.d., s.c. (Neotype: Brazil. Rio de Janeiro: Bom Jesus de Itabapoana: Rodovia entre distrito de Carabuçu e vila mutum, Jorge de Assis farm, Mata do Macaco, 21°11'25"S, 41°33'87"W, 4.x.2009, bt., fl., fr., A.L.A. Côrtes, A.F.P. Machado, F. Moreira & G. Siqueira 193 (HUEFS), designated here). (Figs. 3A–C; 4D; 5; 6D; 7F–G; 8; 10A–F; see also photos 34–36 in Côrtes, 2013).

= *Schaueria virginea* Nees in Martius, Fl. Bras. 9: 104. 1847. *Type*: Brazil. Rio de Janeiro: Cabo Frio, ix.1815, M.A.P. Wied-Neuwied s.n. (lectotype: BR 8098948 (Klaenze nr. 105); isolectotype: GZU 251416, designated by Moraes et al., in press).

= *Schaueria lophura* Nees & Mart. in Martius, Fl. Bras. 9: 104. 1847. *Type*: Brazil. Rio de Janeiro: Cabo Frio, viii.1815, M.A.P. Wied-Neuwied s.n. (lectotype: BR 8096937; isolectotypes: BR 8058744, GZU 251420, designated by Moraes et al., in press). **Syn. nov.**

Shrubs 0.2–1.3 m tall; young stems terete, striate, glabrous, rare scarcely pubescent with antrorse, flexuous eglandular trichomes *c.* 0.3 mm long. **Petiole** 1.5–6 cm long, quadrate, sulcate, glabrous or pubescent like stems; blade 4.5–15 × 1.9–6 cm, elliptic to oblong or rarely ovate, cuneate to irregular or rarely rounded at base, acute to acuminate at apex, membranous, surface glabrous or with scarce eglandular trichomes, restricted to major veins and sessile glandular trichomes abaxially, margin repand with antrorse appressed eglandular trichomes *c.* 0.1 mm long. **Thyraxes racemiforms**, terminal and axillary, 2.5–17 cm long, rachis quadrate, pubescent like stems, with trichomes concentrated in 2 lines; dichasia lax, 1–3-flowered, sessile; bracts green, 2–3.5 × 0.7–1 mm, triangular, glabrous or hispidulous with antrorse eglandular trichomes *c.* 0.05 mm long or only abaxially, and scarce

sessile glandular trichomes adaxially, margin with erect trichomes 0.2–0.25 mm long or stalked

glandular trichomes *c.* 0.5 mm long; bracteoles green, 2–2.5 × 0.5–0.7 mm, triangular, indumentum like that of bracts; pedicels to 0.5 mm long, with appressed glandular trichomes *c.* 0.05 mm long. **Calyx** green, 4–11 mm long, lobes equal, 3.5–10 × 0.5–0.6 mm, triangular, indumentum like that of bracts; corolla white, sternotribic, 0.8–2 cm long, externally glabrous, internally pubescent on tube with antrorse glandular trichomes 0.2–0.3 mm long, tube 4–8.5 mm long, cylindrical, mouth 1.5–2.5 mm diam., upper lip recurved at apex, 5–13 × 2.5–3 mm, lobes entire, lower lip 5–12 × 2–3.5 mm, lobes equal, recurved; stamens 0.7–1.5 mm long, equal, inserted up to 2–4 mm distal to base of corolla tube, filaments hispidulous up to middle with glandular trichomes *c.* 0.2 mm long, thecae (0.15–) 1.5–3 mm long; pollen grains subprolate, subcircular, heteroaperturate, 3-colporate, 6-colpate, 2 colpi per mesocolpium, exine reticulate, heterobrochate, membrane of colpi microverrucate; style 5.5–20 mm long, hispidulous like that of filaments. **Capsules** 7–17 mm long, stipe 2.5–10 mm long, glabrous; seeds 3–4 mm wide, lenticular, reticulate when immature, tuberculate, tubercles absent on margin.

Distribution and habitat: Southeastern Brazil (from Bahia to São Paulo); most often in submontane semideciduous forests and *restingas*. In Bahia, it is known only by one of the syntypes of *S. lophura*.

IUCN Red List category: *Schaueria littoralis* is known by 44 collections corresponding to 22 locations with approximately 100 mature individuals in the only observed subpopulation. However, excluding the isolated population from Bahia, which was registered only 150 years ago, its extent of occurrence is 47,046 km², mainly in *restingas* of Rio de Janeiro and Espírito Santo, but also in semideciduous forest, which is progressively losing their area, restricting the species range and the quality of its habitat. These data qualify the species as Near Threatened.

Phenology: Flowering from June to January; fruiting in February, August, October and November.

Common name: Erva-maria.

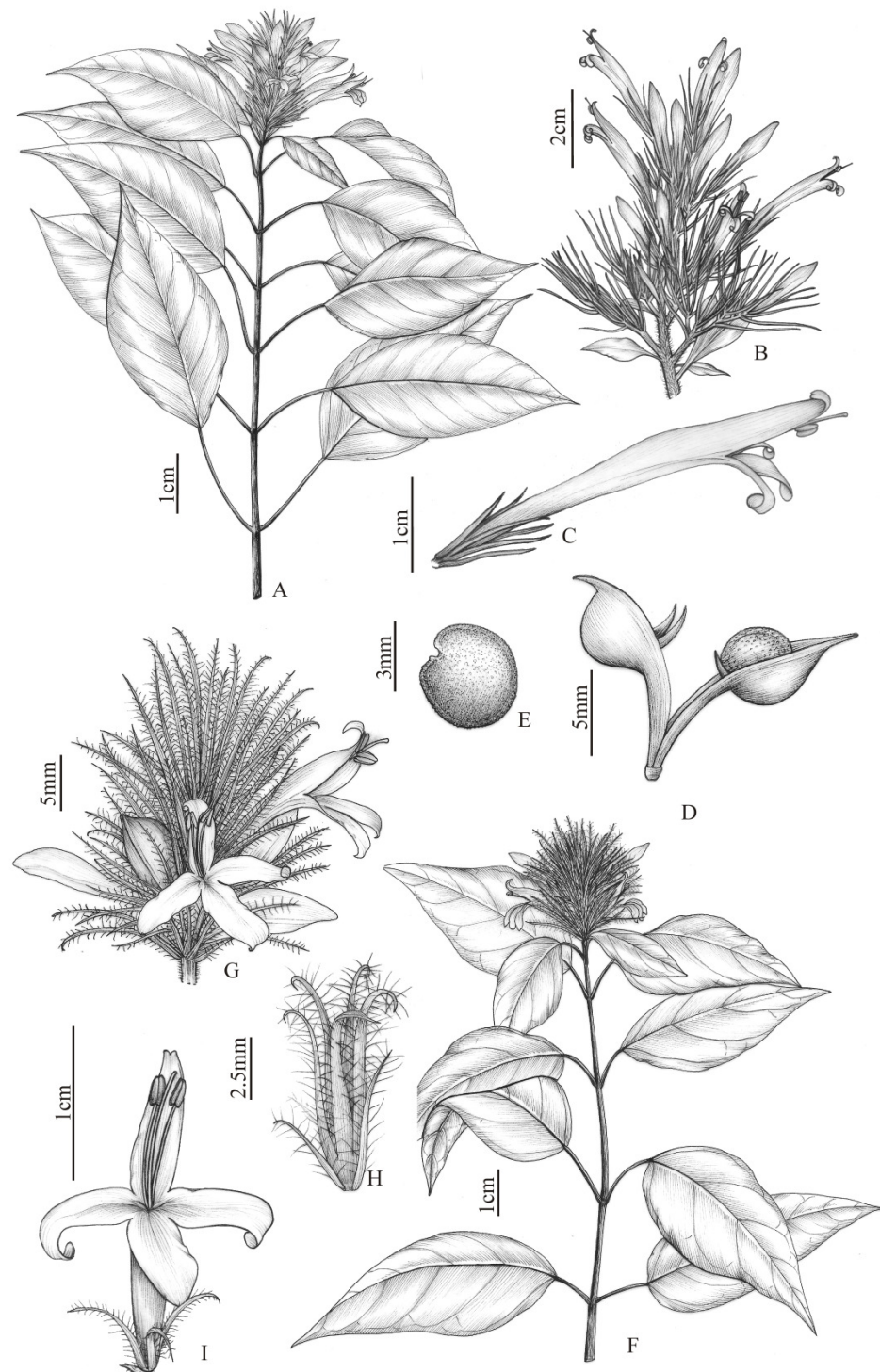


Figure 9.A–E, *S. calytricha*: A, branch with inflorescence; B, inflorescence; C, bracteoles and flower; D, fruit with seeds; E, seed (drawn from *Côrtes 160*); F–I, *S. lachynostachya*: F, branch with inflorescence; G, inflorescence; H, bract, bracteole and calyx; I, flower (drawn from *Côrtes 154*). Drawing by Carla Lima.

Notes: Although the material used by Vellozo in *Flora Fluminensis* was expected to be at herbaria in Paris or Lisboa (Carauta, 1973; Stafleu & Cowan, 1986), the specimens have never been found after Napoleonic troops invaded Portugal, in 1808, and they were taken to France (Lima, 1995). In spite of that, the diagnosis and illustration of *Veronica litoralis* show the four-lobed corolla and the exserted stamens, two characteristics that most likely induced Vellozo to place this species in *Veronica* L. Nevertheless, the loculicidal capsule confirms this species in Acanthaceae. Nees (1847b, in addenda) synonymised *Veronica litoralis* under *Schaueria virginea*, which is confirmed by their morphological similarities and the occurrence of *S. virginea* in the vicinity of Santa Cruz in the state of Rio de Janeiro, where the type of *V. litoralis* was collected. Because *Veronica litoralis* has priority over *S. virginea*, the former epithet must be used, thus *Schaueria littoralis*. Here, we designate an eotype because the holotype was lost and the illustration of Vellozo did not represent the species to serve as lectotype (McNeill *et al.*, 2012: Art. 9.14).

Schaueria lophura and *S. virginea* were described in the same work (Nees, 1847a). Nees considered the former species most likely a variety of the latter one, distinguishing them only by the size of leaves, calyx and corolla, which are smaller in *S. lophura*. Study of types and additional specimens revealed that this variation reflects only interpopulational differences. Therefore, we treat *Schaueria lophura* and *S. virginea* as synonyms.

Selected specimens: BRAZIL. *s.loc.*, viii.1815, *M.A.P. Wied-Neuwied s.n.* (BR 805874); *s.loc.*, *F. Sellow s.n.* (BM, CGE, K529415, K59411, K59412); Bahia: Porto Seguro, ix.1834, *M.A.P. Wied-Neuwied s.n.* (BR ex herb. Mart.); Minas Gerais: *s.loc.*, *s.d.*, *G. Gardner 5136* (isotype BM, CGE, K 000529413, K000529415 ex herb. Hooker, INPA); Espírito Santo: Alegre, Distrito de Reeve, 6.xii.1924, fr., *J. Vidal 39* (R); Presidente Kennedy, Praia de Neves, a beira da estrada para Presidente Kennedy, 17.x.2008, fl., *D. Araujo 11106* (GUA); Rio de Janeiro: Armação dos Búzios, Rancho Dez, 2.x.1996, fl., *D. Araujo et al. 10476* (GUA); Arraial do Cabo, Pontal do Atalaia, 26.ix.2002, *C.A.L. Oliveira et al. 2060* (GUA); Bom Jesus de Itabapoana, próximo ao Distrito de Carabuçu, fazenda Jorge de Assis, Mata do Macaco, 21°11'25"S, 41°33'87"W, 89 m, 4.x.2009, bt., fl., fr., *A.L.A. Côrtes et al. 193* (HUEFS); Cabo Frio, Morro o lado do canal de Cabo Frio, 1.xi.1966, bt., fl., *D. Sucre 1168* (HUEFS, RB); Campos dos Goytacazes, distrito de Ibitioca, fazenda Pedra Negra, 9.x.1993, fr., *J.M.A. Braga s.n.* (RB 323157); Nova Friburgo, caminho para o Morro da Cruz, 10.vi.1978, bt., fl., *F. Oliveira 424* (GUA); Rio de Janeiro, Corcovado à Paineiras, 24.vi.1863,

A. Glaziou 222 (P 2901558); Estrada de Guaratiba-Grumari, 23.vii.1968, bt., *D. Sucre* 3297 (HUEFS); Rio de Janeiro, Vertente NW da Serra da Piaba, 40–80 m, 17.vii.1970, bt., fl., *D. Sucre* 7058 (HUEFS, RB); Campo Grande, Maciço de Gericino, Serra do Mendonça, Vale do Rio Guandu, 7.xi.1994, fl., *J.P.P. Carauta et al. 6951* (GUA); Volta Redonda, Santa Cecília, Reserva Florestal da Companhia Siderúrgica Nacional, Reserva da Cicutá, 6.xi.1984, fr., *J.P.P. Carauta et al. 4932* (GUA, US); São Paulo: São Paulo, Ilha de Alcatrazes, x.1920, fl., fr., *H. Luederwaldt et al. s.n.* (SP 14699).

4. *SCHAUERIA MACROPHYLLA* POHL EX NEES in Martius, Fl. Bras. 9: 105. 1847. *Type*: Brazil.

“Serra do Macaco, prov. Goyazanae” *J.B.E. Pohl 4736* (lectotype: W 33652!; isolectotype: W 33653!, W 33654!, GZU 251414!). (Fig. 3B; 5; 6E; 8; 10G–J).

Subshrubs. 1 m tall; young stems quadrate, glabrous. **Petiole** 1.5–3.5 mm long, quadrate, sulcate, glabrous; blade 17–26.5 × 5–7 cm, elliptic, acute at base, acute to attenuate at apex, chartaceous or membranous, surfaces glabrous or hispidulous with erect eglandular trichomes *c.* 0.1 mm long, margin crenate, glabrous or with appressed eglandular trichomes *c.* 0.1 mm long. **Thyrses racemiforms**, terminal, 13–21 cm long, rachis quadrate, puberulous with antrorse and retrorse eglandular trichomes *c.* 0.3 mm long; dichasia 3–7-flowered, sessile; bracts green, 8–19 × *c.* 1 mm, linear–triangular, surfaces hispidulous with antrorse eglandular trichomes *c.* 0.08 mm long, and sessile glandular trichomes adaxially, margin with erect trichomes; bracteoles green, 6–11 × 0.4–0.6 mm, linear–triangular, hispidulous like the bracts; pedicels 1–2 mm long, hispidulous. **Calyx** green, 1–2.5 cm long, lobes equal, 9–24 × *c.* 0.5 mm, linear, hispidulous with antrorse eglandular trichomes 0.08–0.1 mm long with protuberances, sessile glandular trichomes also present adaxially, margin hispidulous and with scarce stalked glandular trichomes in the apex to 0.5 mm long; corolla white, 1–2.4 cm long, externally scarcely pubescent, internally pubescent at stamens insertion with antrorse eglandular trichomes *c.* 0.2 mm long, tube 0.6–1.5 mm long, cylindrical, mouth 1.5–3 mm diam., upper lip slightly incurved, 4–11 × 1.5–4 mm, lobes shortly bilobate, lower lip 4–9 × *c.* 1.5 mm, lobes *c.* 7 mm long, apex involute; stamens 8–14 mm long, equal, inserted up to 7–8 mm distal to base of corolla tube, filaments hispidulous with antrorse eglandular trichomes *c.* 0.1 mm long, thecae 2–3 mm long; pollen grains prolate, heteroaperturate, 3-colporate, 6-colpate, 2 colpi per mesocolpium, exine reticulate, heterobrochate, membrane of colpi microverrucate; style 9–18 mm long, glabrous. **Capsules** 1.7–2 mm long; stipe 1–1.1 mm

long, glabrous; seeds 4–4.5 mm wide, lenticular, surfaces tuberculate when immature, tubercles absent on margin.

Distribution and habitat: Southeastern Brazil (Rio de Janeiro and Espírito Santo states); semideciduous forest.

IUCN Red List category: *Schaueria macrophylla* is known only by three collections from two locations. Excluding Goiás from its distribution (see note below), its extent of occurrence is approximately 193km², with declining of habitat quality, which qualify this species as Endangered, B1ab(iii).

Phenology: Flowering in September; fruiting in May.

Notes: In herbaria, *Schaueria macrophylla* can be confused with *S. littoralis* because they share the same habitat and can occur in close proximity. However, *S. macrophylla* has larger leaves (> 16 cm long) with crenate margins and congested (vs. lax) inflorescences, most often with larger bracts and calyx (> 8 mm and > 9 mm long, respectively), the corolla upper lip is bilobed, apparently incurved (vs. upper lip entire and recurved), and the stamens are protected by the upper lip (vs. exposed).

The label on the type of *S. macrophylla* indicates its occurrence in Goiás city, Serra do Macaco, an area predominantly covered by savanna. However, recent collections of this species come only from semideciduous forests in Espírito Santo and Rio de Janeiro. The lack of recent collections in central Brazil and the apparent preference of this species for forests put in question its occurrence in Goiás. Amongst Pohl's collections, we designated as the lectotype of *Schaueria macrophylla* the specimen at his herbarium (W) identified by Nees' own hand and with complete morphological structures and label information.

Specimens examined: BRAZIL. Espírito Santo: Cachoeiro do Itapemirim, fazenda Santo Antonio da Pedra Branca, 25.v.1949, fr., A.C. Brade 19899 (HUEFS, RB); Rio de Janeiro: Bom Jesus de Itabapoana: Distrito Carabuçu, Vila Mutum, fazenda Boa Esperança, 11.ix.1982, bt., fr., A.A. Santos et al. 94 (GUA); *ib.*, 12.ix.1982, bt., fl., J.P.P. Carauta et al. 4389 (GUA).

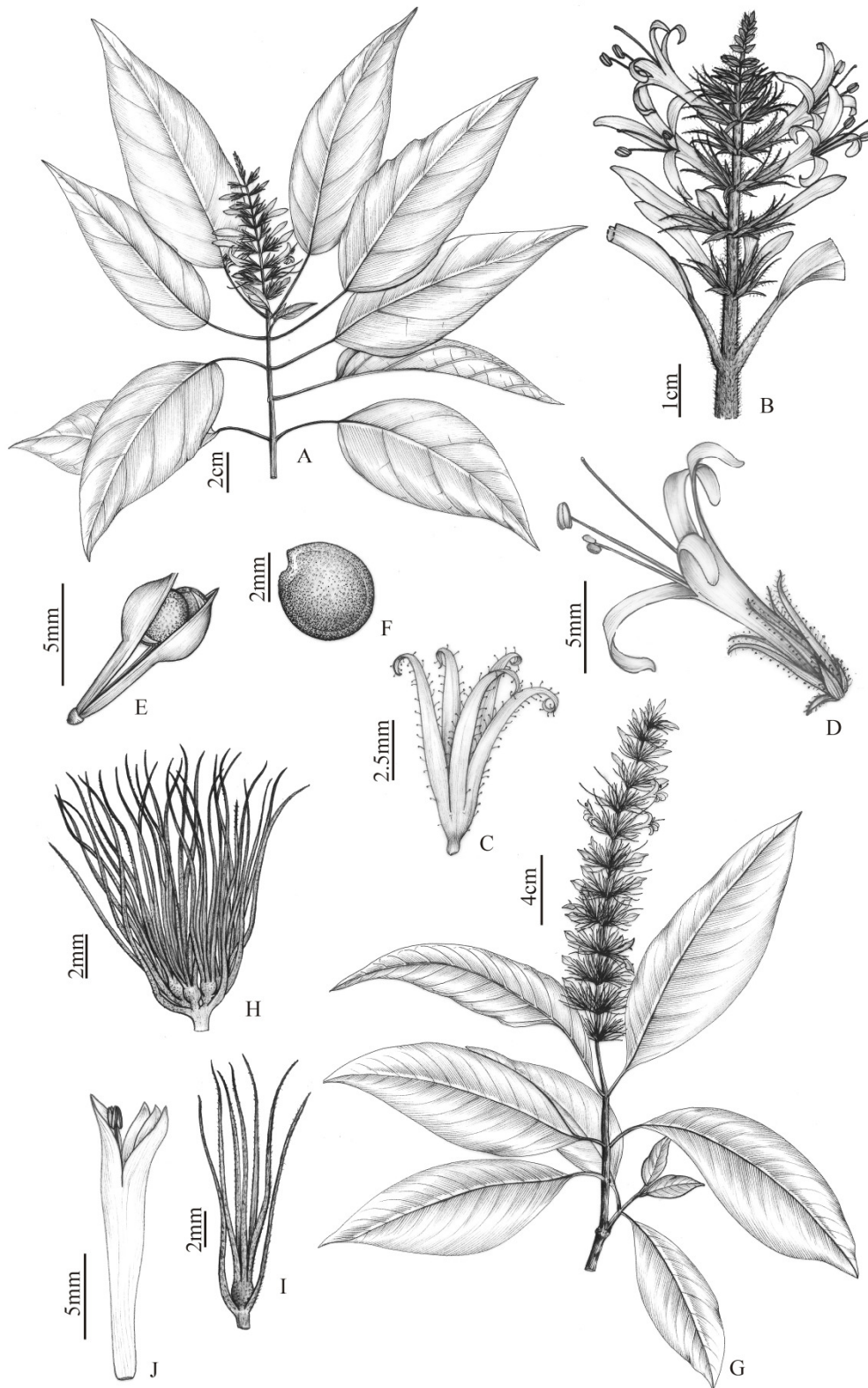


Figure 10.A–F, *S. littoralis*: A, branch with inflorescence; B, inflorescence; C, calyx; D, flower with bract and bracteoles; E, fruit with seeds; F, seed (drawn from A–D: *Côrtes 193*; E–F: *Araujo 10476*). G–J, *S. macrophylla*: G, branch with inflorescence; H, dicasium with bracteoles and calyces; I, bracteoles and calyx; J, corolla and stamens (drawn from *Carauta 4389*). Drawings by Carla Lima.

5. *SCHAUERIA CAPITATA* NEES, Prodr.11: 316. 1847. *Type*: Brazil. “In montosis prov. Rio Grande”, s.d., *J. Tweedie s.n.* (holotype: K 529417!; isotype: GZU 251421! fragment). (Figs. 3A–D; 4E–F; 5; 6F; 7H–I; 8; 11A–D; see also photos 25 to 27 in Côrtes, 2013).

Subshrubs 0.30–1 m tall; young stems terete, hirsute, retrorse to antrorse eglandular trichomes 0.3–0.5 mm long, trichomes concentrated in 2 lines. **Petiole** 0.9–3.2 cm long, quadrate, sulcate, pubescent like stems; blade 3.7–18 × 2.7–7.7 cm, ovate to elliptic, cuneate to obtuse, rarely truncate at base, obtuse to attenuate at apex, membranous, surfaces glabrous except for trichomes on major veins (these antrorse eglandular trichomes 0.2–0.3 mm long and sessile glandular trichomes adaxially), margin repand to crenate, with appressed eglandular trichomes 0.07–0.08 mm long. **Thyrse racemiforms**, terminal and axillary, 2.5–7.5 cm long, rachis quadrate, hispidulous with antrorse and erect eglandular and glandular trichomes 0.06–0.3 mm long and trichomes concentrated in 2 lines; dichasia congested, 1–3-flowered, sessile; bracts green, 3–5.5 × 1–1.5 mm, triangular, surfaces glabrous or hispidulous with antrorse glandular trichomes 0.08–0.1 mm long, margin with 0.1–0.2 mm long or with stalked glandular trichomes 0.3–1 mm long; bracteoles green, 2–5 × 0.6–0.7 mm, triangular, indumentum like that of bracts; pedicels 0.5–0.7 mm long, glabrous or hispidulous with eglandular trichomes 0.06–0.07 mm long. **Calyx** green, 6.5–13 mm long, lobes unequal, 6–12 × 0.5–0.7 mm, linear–triangular, surfaces hispidulous with antrorse eglandular trichomes 0.08–0.1 mm long and sessile glandular trichomes or with stalked glandular trichomes 0.4–1.5 mm long only abaxially, margin ciliate with glandular trichomes, 0.4–1.5 mm long (rarely with eglandular trichomes); corolla white or yellow, 1.2–2 cm long, externally glabrous and eglandular trichomes restricted to veins, internally with eglandular trichomes restricted to half closer of base, 0.1–0.2 mm long, tube 0.8–1.5 cm long, cylindrical, mouth 2–3 mm diam., upper lip straight, 4.5–5 × c. 2 mm, lobes shortly bilobate, lower lip 3.8–5 × 1.5–2 mm, lobes 3–4 mm long, straight; stamens 5–5.5 mm long, equal, rarely unequal, inserted up to 5.5–6 mm distal to base of corolla tube, filaments hispidulous with erect eglandular trichomes c. 0.1 mm long, thecae 1.5–2 mm long; pollen grains prolate, heteroaperturate, 3-colporate, 6-colpate, 2 colpi per mesocolpium, exine reticulate, heterobrochate, membrane of colpi microverrucate; style 0.8–1.5 mm long, glabrous or hispidulous with erect eglandular trichomes c. 0.1 mm long. **Capsule** c. 1.3 cm long, stipe c. 5 mm long, glabrous, rarely puberulous with flexuous eglandular trichomes c. 1 mm long; seeds c. 2.5 mm wide,

lenticular, when immature with papillae in the axils of muri, tuberculate, with tubercles on margin.

Distribution and habitat: Eastern Brazil; Bahia to Rio de Janeiro, also known in Rio Grande do Sul, but only by the type collection; mainly in submontane semideciduous forests, at elevations from 50 to 200 m, usually along trails and borders of cocoa plantations, but also in shrubby *restingas* of Rio de Janeiro.

IUCN Red List category: *Schaueria capitata* is known by 18 collections corresponding to 12 locations with approximately 30 mature individuals per observed subpopulation. Excluding Rio Grande do Sul, where no specimen was collected after the type, its extent of occurrence is 72,666 km². Furthermore, its habitat is continuously threatened because of cocoa plantations and anthropic activities in a large part of its range. Therefore, the species must be treated as Near Threatened.

Phenology: Flowering in June and from September to February; fruiting in April and from October to January.

Notes: Nees (1847b) considered *Schaueria capitata* close to *S. calytricha*, distinguishing it essentially by smaller calyx lobes. However, other characters also help to differentiate them, such as the thyrses racemiforms in *S. capitata* (vs. thyrses in *S. calytricha*), smaller (6–12 × 0.5–0.7 vs. 10–21 × 0.5–1 mm) and unequal (vs. equal) calyx lobes, white or yellow (vs. only yellow) and smaller (1.2–2 vs. 3.5–4.5 cm long) corolla. In herbaria, it is more often confused with *S. lachynostachya*, from which it can be distinguished mainly by the glandular trichomes 0.4–1.5 mm long on the margin of calyx (vs. eglandular trichomes 1–1.2 mm long in *S. lachynostachya*), apex of upper lip and lobes of lower lobes straight (vs. recurved) and stamens 5–5.5 mm long (vs. 6–8 mm long).

The presence of eglandular trichomes and smaller flowers (1.2 vs. 2 cm long) in some specimens are not sufficient for recognising separate species; furthermore, molecular data do not contradict their proximity, placing these accessions together (*A.L.A. Côrtes et al. 187, 198 and 200*), though with low support.

Selected specimens: BRAZIL. *s.loc.*, *N.T. Lund s.n.* (BM); Bahia: Prado, Km 21 da rodovia Itamaraju-Prado, 17°09'41"S, 39°23'57"W, 19.vi.1996, bt., fl., *R. Mello-Silva et al. 1170* (SPF); Espírito Santo: Cachoeiro do Itapemirim, Morro Grande, floresta remanescente no lado sul da estrada para Jerônimo Monteiro (BR-242), 2 km NW da junção com estrada para Muqui (BR-393), 22.ii.1994, fl., fr., *J. Kallunki et al. 602* (NY, SPF); *ib.*, Pedra do Itabira, 20°50'S, 41°04'W, 6.x.2009, bt., fl., fr., *A.L.A. Côrtes et al. 200* (HUEFS); Muqui, Retiro, fazenda Sabiá, Sr. Constantino, 20°56'S, 41°21'W, 6.x.2010, bt., fl., fr., *A.L.A. Côrtes et al. 198* (HUEFS); Santa Teresa, Pedra da Onça, propriedade do Sr. Antônio Rocon, 6.i.2000, bt., *V. Demuner & E. Bausen 472* (MBML, RB); *ib.*, São José de Petrópolis, E.A.S.T. mata da escola agrícola, 19°48'15"S, 40°40'22"W, 2.x.2009, bt., fl., fr., *A.L.A. Côrtes et al. 187* (HUEFS); Minas Gerais: Governador Valadares, estrada para Bugre, 12.ix.1943, bt., *M. Magalhães s.n.* (RB, US131664); Rio de Janeiro:Campos, x.1939, bt., *A. Sampaio 8629* (R); Maricá, APA, 29.xi.1984, bt., fr., *D. Araujo & M.C.A. Pereira 6463* (GUA).

6. *SCHAUERIA PARANAENSIS* (RIZZ.) A.L.A.CÔRTEES, *COMB. NOV. Duvernoia paranaensis* Rizz., *Dusenia* 3: 192. 1952. *Justicia paranaensis* (Rizz.) Wassh. & L.B.Sm., *Fl. Illustr. Catarin.* 1, Fasc. Acan.: 122. 1969. *Type:* Brazil. Paraná: Morretes: Estação Marumbi, 1.ix.1946, *G.Hatschbach 359* (holotype: RB!; isotype: MBM!). (Figs. 3D; 5; 6G; 7J–K; 8; 11E–H; see also photos 39 to 41 in Côrtes, 2013).

Shrubs 1.5–1.7 m tall; young stems quadrate, glabrous. **Petiole** 1–1.5 cm long, quadrate, sulcate, glabrous; blade 9.5–15.5 × 3.2–5 cm, elliptic, acute to obtuse at base, acuminate to falcate at apex, membranaceous, glabrous, margin repand, glabrous. **Thyrses spiciforms**, terminal and axillary, 3.5–7 cm long, rachis quadrate, strigose with antrorse eglandular trichomes 0.08–0.1 mm long; dichasia 1-flowered, sessile; bracts green, 2–3.5 × 0.5–1 mm, triangular, surfaces hispidulous with antrorse eglandular trichomes *c.* 0.05 mm long with protuberance, sessile glandular trichomes also present axially, margin with erect trichomes; bracteoles green, 2–5 × 0.8–1 mm, triangular, indumentum like bracts. **Flowers** sessile, calyx green, *c.* 7 mm long, lobes unequal, 5–6 × *c.* 1 mm, triangular, indumentum like bracts; corolla white, *c.* 1.1 cm long, externally puberulous, internally hispidulous at stamens insertion and near the mouth and on lobes with erect eglandular trichomes *c.* 0.3 mm long, tube 4–5 mm long, cylindrical, not expanded into a throat, mouth *c.* 2.1 mm diam., upper lip incurved, *c.* 7 × 1.5 mm, lower lip 5–6 × *c.* 2 mm, lobes equal, *c.* 5 mm long, recurved;

stamens *c.* 8 mm long, equal, inserted up to 3 mm distal to base of corolla tube, filaments hispidulous up to the middle with erect eglandular trichomes *c.* 0.3 mm long, thecae 2–2.5 mm long; pollen grains prolate, heteroaperturate, 3-colporate, 6-colpate, 2 colpi per mesocolpium, exine reticulate, heterobrochate, membrane of colpi microverrucate; style *c.* 8 mm long, glabrous. **Capsules** 1.2–1.4 cm long, stipe 5–6 mm long, glabrous; seeds *c.* 3.5 mm wide, obovoid, reticulate with sinuous muri and reduced lumina when immature, reticulum and muri granulate, tubercles absent on margin.

Distribution and habitat: South Brazil (Paraná and Santa Catarina states); in montane and submontane dense ombrophylous forest.

IUCN Red List category: *Schaueria paranaensis* is known by 12 collections corresponding to seven locations, with approximately 20 mature individuals per observed subpopulation, and extent of occurrence 525 km². Most collections are from the Pico do Marumbi State Park, where it is protected, but the data available qualify it as Endangered, B1ab(iii).

Phenology: Flowering and fruiting in February and from September to October.

Notes: DNA sequences (Côrtes *et al.*, in prep.) and pollen grain characters show that *Schaueria paranaensis* is more related to *Schaueria* than to *Justicia*. In contrast to the other species of the genus, it has obovoidreticulate seeds, with sinuous muri and reduced lumina, lacking tubercles, and the corolla lobes are extremely incurved. It is similar to *S. spicata*, differing by the absence of glandular pedicellate trichomes on inflorescences, smaller (2–3.5 × 0.5–1 mm *vs.* *c.* 5 × 2 mm), triangular (*vs.* lanceolate) bracts, and internally hispidulous (*vs.* glabrous) at stamens insertion, mouth and corolla lobes.

Selected specimens: BRAZIL. Paraná: Morretes, Cadeado, 14.ix.1966, bt., fl., *G. Hatschbach & O. Guimarães 14717* (K, MBM, US); *ib.*, rio Bromado, 17.ix.1979, bt., fl., *G. Hatschbach & A.E. Kasper 42495* (MBM); *ib.*, taquaral, 23.xi.1984, bt., fl., *R. Kummrow & G. Hatschbach 2539* (MBM); *ib.*, Parque Estadual Estação Marumbi, trilha Cemitério dos Grampos, rio Taquaral, 25°26'14"S, 48°55'8"W, 469 m, 4.x.2010, bt., fl., *A.L.A. Côrtes & R.L.B. Borges 266* (HUEFS); Santa Catarina: Monte Crista: Garuva, São Francisco do Sul, 2.ix.1960, bt., fl., *R. Reitz & R.M. Klein 9813* (US); Parque Botânico Morro do Baú,

18.ix.1965, fl., fr., *R. Reitz* 6768 (MBM, US); Joinville, Reserva CELESC, usina Pirai,
17.x.1987, bt., fl., fr., *D.B. Falkenberg* 4472 (MBM).

7. *SCHAUERIA SPICATA* (VELL.) A.L.A.CÔRTEZ, *COMB.NOV.Dianthera spicata* Vell., Fl. Flumin.:
12. 1829; Fl. Flumin.Icon. 1: t. 28. 1831. *Type*: Brazil. “habitats sylvis maritimis prope
Taguayenses Alpes”, s.d., s.c. (lectotype: illustration Fl. Flumin. Icon. 1: t. 28. 1831,
designated here). (Figs. 3C; 5; 6H).

= *Schaueria schottii* Pohl ex Nees in Martius, Fl. Bras. 9: 107. 1847. *Type*: Brazil. “in sylvis
inter Paraiba et Canta Gallo, circa Aldeam do Pedro et in Serra d’Estrella, prov.
Sebastianopolitanae”, *H.W. Schott* 4723 (Diarium n. Pohl 1893) (lectotype: W4561!,
designated here; isolectotypes: GZU 250353!, fragment from GZU in US 1105501!, K
529407!).

Subshrubs; young stems terete, scarcely pubescent with antrorse–retorse eglandular
trichomes 0.2–0.3 mm long. **Petiole** 1–1.5 cm long, quadrate, sulcate, pubescent like stems;
blade 9–11 × 2.5–3.5 cm, elliptic, acute to attenuate at base, attenuate to falcate at apex,
membranaceous, surfaces glabrous except for trichomes on major veins (these antrorse,
flexuous eglandular trichomes 0.3–0.4 mm long), margin repand, strigose to pubescent, with
antrorse appressed and flexuous eglandular trichomes 0.08–0.3 mm long. **Thyrse**
spiciforms, terminal, *c.* 11 cm long, rachis quadrate, pubescent with flexuous eglandular
trichomes 0.2–0.3 mm long and stalked glandular trichomes *c.* 0.5 mm long; dichasia 1-
flowered, sessile; bracts to 5 × 2 mm, lanceolate, pilose with stalked glandular trichomes *c.* 0.5
mm long, margin ciliate with stalked glandular trichomes 0.5–0.6 mm long; bracteoles *c.* 4 ×
1 mm, lanceolate, indumentum like bracts. **Flowers** sessile; calyx 7.5–8 mm long, lobes
unequal, 6.5–7 × *c.* 0.7 mm, narrowly triangular, glabrous, margin ciliate with stalked
glandular trichomes 0.5–0.6 mm long; corolla *c.* 1.2 cm long, externally pilose with antrorse
eglandular trichomes 0.4–0.5 mm long, internally glabrous, tube *c.* 6 mm long, cylindrical,
mouth *c.* 4.5 mm long, upper lip slightly incurved (in protologue), lobes shortly bilobate, *c.* 6
× 3 mm, lower lip *c.* 6 × 2 mm, lobes equal, *c.* 5 mm long; stamens *c.* 5 mm long, filaments
glabrous, thecae *c.* 2.5 mm long; pollen grains heteroaperturate, 3-colporate, 6-colpate, 2 colpi
per mesocolpium, exine reticulate, heterobrochate, membranes of colpi and colpi
microverrucate; style *c.* 8 mm long, glabrous. **Capsules** not seen.



Figure 11.A–D, *S. capitata*: A, branch with inflorescence; B, inflorescence; C, bract, bracteoles and calyx; D, flower, showing stamens (drawn from *Côrtes 200*). E–H, *S. paranaensis*: E, branch with inflorescence; F, inflorescences; G, bract, bracteoles and calyx; H, corolla, showing stamens (drawn from E: *Falkenberg 4472*; F–H: *Côrtes 266*). Drawings by Carla Lima.

Distribution and habitat: Southeastern Brazil (Rio de Janeiro state); in submontane semideciduous forest;

IUCN Red List category: *Schaueria spicata* is known only by three old collections, one of them without indication of locality. Based on information of one location and with estimated loss of habitat quality in Rio de Janeiro, the species should be considered as Critically Endangered, B1ab(iii, iv).

Notes: *Schaueria spicata* can be recognised by the long inflorescences covered by stalked glandular trichomes, lanceolate bracts *c.* 5 × 2 mm, corolla *c.* 1.2 cm long, with short tube and upper lip incurved, and glabrous filaments.

Nees (1847b, in addenda) included *Dianthera spicata* under the synonymy of *Schaueria schottii*. However, *D. spicata* was published first, having priority over *S. schottii*, hence the combination *Schaueria spicata* proposed here. The material of Vellozo have been lost since Napoleon took them to France (Carauta, 1973; Stafleu & Cowan, 1986). Due to the lack of voucher collection, we designate the illustration in his work as lectotype of *Dianthera spicata*. The specimen Schott 4723, deposited at W, is chosen as lectotype of *S. schottii*.

Specimens examined: BRAZIL. *s.loc., s.d.*, W.J. Burchell 2538 (K). Rio de Janeiro: “in sylvis inter Paraiba et Canta Gallo, circa Aldeam do Pedro et in Serra d’Estrella”, *s.d.*, H.W. Schott 4723 (W).

8. *SCHAUERIA SULFUREA* POHL EX NEES in Martius, Fl. Bras. 9: 104. 1847. *Type:* Brazil. “in Serra Grande”, H.W. Schott 4741 (lectotype: W0033649!, designated here; isolectotype: GZU2501419! fragment) (Figs. 3C; 4G–H; 5; 6I–K; 12A–B).

Subshrubs *c.* 1 m tall; young stems terete, hirsute with erect glandular trichomes 0.4–0.5 mm long, trichomes concentrated in 2 lines. **Petiole** 1–3.5 cm long, quadrate, sulcate, hirsute like stems; blade 6.5–16 × 2.5–4.7 cm, lanceolate to elliptic, obtuse at base, attenuate at apex, membranaceous, surfaces sparsely hirsute with antrorse glandular trichomes 0.4–0.7 mm long and sessile glandular trichomes only abaxially, margin repand with erect glandular trichomes 0.3–0.5 mm long. **Thyraxes** terminal and axillary, 9–14 cm long, rachis cylindrical, hispidulous with erect glandular trichomes *c.* 0.08 mm long; dichasia 1–3-flowered,

peduncles *c.* 2 mm long, hispidulous like rachis; bracts 1.5–2 × *c.* 0.5 mm, triangular, abaxially strigose with appressed eglandular trichomes *c.* 0.2 mm long, adaxially strigose with appressed eglandular trichomes *c.* 0.08 mm long, these trichomes with protuberances, margin equal; secondary peduncles 1.5–2 mm long; bracteoles *c.* 1.5 × 0.4 mm, triangular, indumentum like that of bracts; pedicels 1–2.5 mm long, hispidulous like rachis. **Calyx** 3–4 mm long, lobes equal, 2–3.5 × *c.* 0.6 mm, triangular, strigose like bracts; corolla yellow, 4–4.5 cm long, externally and internally hirsute–hirtellous with erect eglandular trichomes 0.1–0.4 mm long generally on veins, tube 2.2–3 cm long, gradually expanded into a throat, narrow at proximal portion to 5 × 1–1.5 mm diam., throat obconic, *c.* 2.5 cm × 6–7 mm, upper lip incurved, 1.3–1.7 cm × 3–4 mm, entire, lower lip 1.1–1.2 × *c.* 2 mm, lobes equal, 1–1.1 cm long; stamens *c.* 4 cm long, inserted near the throat, 1–3 mm up, filaments hispidulous up to middle with erect eglandular trichomes *c.* 0.08 mm long, thecae 2–3 mm long; pollen grains subprolate, circular, 3-colporate, exine microreticulate and gemmate, membrane of colpi microverrucate; style *c.* 4 cm long, hispidulous with scarce eglandular trichomes *c.* 0.08 mm long. **Capsules** not seen.

Distribution and habitat: Southeastern Brazil (Rio de Janeiro state); in submontane semideciduous forest, at 380 m elevation.

IUCN Red List category: *Schaueria sulfurea* is known from eight collections, with recent collections known only from Cicuta Florestal Reserve, between Barra Mansa and Volta Redonda cities. Five years ago, the access to the reserve was restricted by the Companhia Siderúrgica Nacional and new collections have been forbidden. Based on the extent of occurrence approximately 332 km² and the declining number of locations, the species should be considered as Endangered, B1ab(iv).

Phenology: Flowering from January to April.

Notes: *Schaueria sulfurea* is similar to *S. calytricha* by the thyrses and yellow corollas 4–4.5 cm long; but, in *S. sulfurea*, the upper lip of the corolla is incurved whereas in *S. calytricha*, it is recoiled. In addition, the bracts and calyx are smaller in *S. sulfurea* (bracts 1.5–2 × *c.* 0.5 vs. 7–10 × *c.* 1 mm and calyx 3–4 vs. 11–22 mm long). *Schaueria sulfurea* differs from the other species of the genus by the 3-colporate pollen grains, with microreticulate and gemmate exine

(Fig. 6I–K), and smooth, appressed trichomes on calyx (Fig. 4G–H). Furthermore, this is the only species of *Schaueria* with plants that have been reported as malodorous (*Carauta et al.* 6021, *in sched.*).

Pollen of *Schaueria sulfurea* is similar to that found in some species of the *Mirandea* clade: *Yeatesia viridiflora* Small (3-colporate, with reticulate–gemmate exine), *Mirandeahuastecensis* T.F. Daniel (foveolate–gemmate) and *Mirandea grisea* Rzed. (subrugulate–gemmate) (Hilsenbeck, 1989; Daniel, 1978, 1998; Daniel *et al.*, 2008). Pollen grain can be a conservative marker in Acanthaceae and has been used as an important taxonomic character in the classification of the family. However, because the species has yet to be included in phylogenetic analyses and other morphological affinities between *S. sulfurea* and *Mirandea* clade are not evident, we maintain the current generic status for this species.

Nees (1847a) cited two collections from Rio de Janeiro in the original description of *S. sulfurea*, *Schott 4741* and *Pohl 5011*, both illustrated by Pohl (illustrations at W). The choice of “sulfurea” for the epithet of this name suggests Nees’ preference for the collection of Schott, which is designated here as the lectotype of this name (McNeill *et al.*, 2012: Art. 9A.3). The original orthography “sulfurea”, instead of “sulphurea” (adopted later by Nees; Nees 1847b), was maintained.

Selected specimens: BRAZIL. *s.loc.*, 1816–1821, A. *Saint-Hilaire 14* (P); *s.loc.*, 1816–1821, A. *Saint-Hilaire 2474* (P); Rio Janeiro: “In sylvis fluvium Pirahi”, iii.1818, *J.E.B. Pohl 5011* (W0033650); Rio de Janeiro–São Paulo, ii.1861, *J. Weir 17* (CGE, K, US); Volta Redonda, Reserva Florestal da Cicuta, 23.iii.1988, *M.F. Frigoletto & C.D. Catete 20* (GUA, US).

9. *SCHAUERIA THYRSIFLORA* A.L.A.CÔRTEZ, *SP. NOV.* Type: Brazil. Rio de Janeiro: Paracambi: Parque Natural Municipal do Curió, 25.x.2010, *D.M. Braz & A.H.N. Souza 333* (holotype: HUEFS; isotype: RBR). (Figs. 3C; 5; 6L; 7L–M; 8; 12C–G; see also photo 42 in Côrtes, 2013).

Diagnosis: *Schaueria thyrsoflora* is closely related to *S. calytricha*, differing from that species by the hispidulous rachis with erect eglandular trichomes 0.05–0.06 mm long, trichomes concentrated in 2 lines (*vs.* puberulous to pilose rachis with flexuous eglandular trichomes 0.2–0.3 mm long, trichomes not concentrated in 2 lines), dichasia 1–3-flowered (*vs.* 3–5-flowered), smaller, triangular bracts (1–1.5 mm long) (*vs.* 7–11 mm long and linear–

triangular), smaller (*c.* 1 vs. 3.5–4.5 cm long) white (*vs.* yellow) corolla, with cylindrical tube (*vs.* tube distally expanded into a throat) and upper lip slightly incurved (*vs.* recoiled).

Herbs; young stems quadrate, hirsute with erect eglandular trichomes *c.* 0.3 mm long, trichomes concentrated in 2 lines. **Petiole** 2.7–3.7 cm long, sulcate, hirsute like stems; blade 9.5–12.5 × 3.5–4.5 cm, ovate to elliptic or oblong, acuminate at apex, blunt at base, glabrous, margin repand, strigose with antrorse appressed eglandular trichomes *c.* 0.1 mm long. **Thyrses** terminal, *c.* 4.5 mm long, rachis quadrate, sulcate, hispidulous with erect eglandular trichomes 0.05–0.06 mm long, trichomes concentrated in 2 lines; dichasia 1–3-flowered, peduncles 2–4 mm long, hispidulous like rachis; bracts 1–1.5 × *c.* 0.5 mm, triangular, adaxially hispidulous with antrorse eglandular trichomes *c.* 0.1 mm long, trichomes with protuberances, abaxially glabrous; secondary peduncles 2–4 mm long, hispidulous like rachis; bracteoles 1–1.2 × *c.* 0.3 mm, triangular, indumentumlike that of bracts; pedicels *c.* 1 mm long, hispidulous like rachis. **Calyx** 6–7 mm long, lobes equal, 5–6 × *c.* 0.4 mm, linear-triangular, adaxially hispidulous with antrorse eglandular trichomes *c.* 0.1 mm long with protuberances, sessile glandular trichomes also present abaxially. Corolla white, *c.* 1 cm long, externally glabrous, tube *c.* 6 mm long, cylindrical, mouth *c.* 2 mm diam., upper lip incurved, *c.* 4.5 × 1 mm, entire, lower lip *c.* 4.5 × 1 mm, lobes equal, *c.* 3.5 mm long, recurved; stamens *c.* 7 mm long, glabrous, thecae *c.* 1.5 mm long; pollen grains prolate, heteroaperturate, 3-colporate, 6-colpate, 2 colpi per mesocolpium, rarely syncolporate and syncolpate, exine reticulate, heterobrochate, membrane of colpi and colpi microverrucate; style *c.* 8 mm long, glabrous. **Capsules** 1–1.2 cm long, stipe *c.* 0.5 mm long, glabrous; seeds *c.* 2.5 mm wide, lenticular, reticulate when immature, tuberculate, with tubercles on margin.

Distribution and habitat: Southeastern Brazil; Rio de Janeiro state, Paracambi, Curió Municipal Natural Park, between Engenheiro Paulo de Frontin and Mendes cities; in semideciduous forest.

IUCN Red List category: *Schaueria thyrsiflora* is known only from Curió Municipal Natural Park and should be qualified as Vulnerable, D2.

Phenology: Flowering and fruiting in October.

Etymology: The epithet is a reference to the thyrses that characterize the species.

Notes: *Schaueria thyrsiflora*, *S. calytricha*, and *S. sulfurea* are the only species with flowers borne in thyrses. *Schaueria thyrsiflora* differs from the other two by the herbaceous habit and lax, green inflorescences. The corolla color (white) and size (*c.* 1 cm long) of this species show more similarity to those of *S. marginata*, *S. gonatistachya* and *S. hirta*.

10. *SCHAUERIA GONATISTACHYA* (NEES & MART.) NEES & MART. in Martius, Fl. Bras. 9: 106. 1847. *Justicia gonatistachya* Nees & Mart. in Roemer & Schultes, Mant. 1: 248a. 1822. *Justicia gonystachya* Nees & Mart. in Wied-Neuwied, Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 11: 52. 1823. Type: Brazil. Bahia: “Ad. Viam Felisbertiam,” i. 1817, M.A.P. Wied-Neuwied *s.n.* (lectotype: GZU250357, designated by Moraes *et al.*, in press; isolectotypes: BR 5849376, BR 5849703; Paratype: GZU251410! (fragment). (Figs. 3A; 5; 6M–N; 7N–O; 8; 13A–D; see also photos 28 and 29 in Côrtes, 2013).

Subshrubs 0.3–2 m tall; young stems terete, glabrous. **Petiole** 1–1.5 mm long, quadrate, sulcate, glabrous; blade 11.5–21.5(–25) × 4–7.5(–8) cm, elliptic to lanceolate, acute to decurrent at base, rarely long decurrent, attenuate at apex, membranaceous, glabrous, margin repand, glabrous. **Thyrses spiciforms**, terminal and axillary, 3.5–15 cm long, rachis cylindrical, glabrous or scarcely hispidulous with antrorse eglandular trichomes *c.* 0.06 mm long; dichasia 1-flowered, sessile; bracts green, 1.5–2 × *c.* 0.7 mm, triangular, glabrous to scarcely hispidulous with antrorse eglandular trichomes 0.06–0.08 mm long, these trichomes with protuberances, margin equal; bracteoles green, 1–1.5 × *c.* 0.3 mm, triangular, indumentum like that of bracts. **Flowers** sessile; calyx green, 1.5–2 mm long, lobes unequal, 0.9–1.5 × *c.* 0.3 mm, triangular, glabrous to scarcely hispidulous with antrorse eglandular trichomes 0.06–0.08 mm long, these trichomes with protuberances, adaxially sessile glandular trichomes are present, margin like bracts; corolla white, 1–1.2 cm long, externally glabrous, internally puberulous with eglandular trichomes restricted to the tube *c.* 0.2 mm long, tube 6–7.5 mm long, cylindrical, tube not expanded into a throat, mouth 1.5–2 mm diam., upper lip straight, 3–4 × 1–1.3 mm, lobes shortly bilobate, lower lip 2.8–4 × 1–1.3 mm, lobes equal, 2.7–3.5 mm long, straight; stamens *c.* 4 mm long, equal, inserted up to *c.* 4 mm distal to base of corolla tube, filaments hispidulous with antrorse eglandular trichomes *c.* 0.06 mm long, thecae *c.* 1.5 mm long, slightly oblique; pollen grains subprolate, heteroaperturate, 3-

colporate, 6-colpate, 2 colpi per mesocolpium, rarely syncolpate and parasyncolporate, exine reticulate, heterobrochate, membrane of colpi microverrucate and rugulate, membrane of colpi rugulate; style *c.* 9 mm long, glabrous. **Capsules** *c.* 1 cm long, stipe *c.* 2.5 mm long, glabrous; seeds *c.* 3 mm wide, lenticular, reticulate when immature, tuberculate, with tubercles on margin.

Distribution and habitat: Northeast of Brazil; Bahia state, São Felipe in the reconcave region (geographic region located around of *Baía de Todos os Santos*, extending from the coast to the interior of the state, including cities surrounding the Bay) to southern Bahia; in relicts of ombrophyllous forest, usually along trails and border of cocoa plantations.

IUCN Red List category: *Schaueria gonatistachya* is known by 18 collections corresponding to five locations, with approximately 30 mature individuals per observed subpopulation; however, most specimens came from only one locality (Ilhéus, CEPEC – Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira). Its extent of occurrence is 17,654 km² and the quality of habitat is declining because of the maintenance of cocoa plantations. Based on these data, the species should be qualified as Vulnerable, B1ab(iii).

Phenology: Flowering and fruiting throughout the year.

Notes: *Schaueria gonatistachya* is easily recognised by the long inflorescences with flowers diagonally arranged, calyx lobes 0.9–1.5 mm long, and nectariferous disc, which is evident after corolla falls.

Originally, Nees & Martius (in Roemer & Schultes, 1822) used “*gonatistachya*”, soon changing it to “*gonystachya*” (Nees & Martius, 1823). When Nees (1847a) transferred the species to *Schaueria*, he changed the epithet to “*gonyostachya*”, a variant also used in the *Prodromus* (Nees, 1847b). Both variants highlight the inflorescences with flowers diagonally arranged, but the original orthography should be retained (McNeill *et al.* 2012: Art. 60.1).

Selected specimens: BRAZIL. *s.loc.*, *F. Sellow s.n.* (K); Bahia: Ilhéus, Km 22 da rodovia Ilhéus/Itabuna (BR-145), CEPLAC, quadra D, 14°46'191"S, 39°13'171"W, 106m, 31.iii.2010, bt., fl., fr., *A.L.A. Côrtes 237* (HUEFS); Itabuna, rodovia BA-263, entre Itabuna e

Ibicaraí, fazenda São José 2, próxima ao arraial 41, 14°51'S, 39°31'W, 195 m, 2.iv.1987, bt., fl., fr., *A.L.A. Côrtes & R.L.B. Borges 239* (HUEFS); Mascote, Rod. BR-101, próximo ao trevo de Mascote, 11.x.1998, fl., fr., *G. Hatschbach et al. 68413* (INPA, MBM, US); São Felipe, Serra da Copioba, 17.v.1993, bt., fl., fr., *C. Kameyama et al. 67* (HUEFS, SPF, US); Ubaitaba, 8 km de Ubaitaba para Maraú, 15.iv.1965, bt., fl., fr., *M. Magalhães 19540* (US).

II. SCHAUERIA MAXIMILIANI NEES in Martius, Fl. Bras.9: 106. 1847. *Type*: Brazil. Bahia: “Ad viam Felisbertiam”, x.1816, *M.A.P. Wied-Neuwied s.n.* (lectotype: GZU 251413, designated by Moraes *et al.*, in press; isolectotypes: BR 6951450, BR 6951405, GZU 251415 (fragment), W 4604 – F Neg. 32725) (Fig. 3A).

= *Justicianitida* auct. non Jacq., Nees & Mart. in Wied-Neuwied, Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 11:56. 1823. *Justicia nitida* Nees & Mart. in Martius, Fl. Bras. 9: 106.1847, *hom.post.andpro syn.*

Subshrubs; young stems terete, hispidulous with antrorse eglandular trichomes *c.* 0.1 mm long. **Petiolesc.** 1 cm long, sulcate, hispidulous like stem; blade *c.* 10 × 2.4 cm, lanceolate, acute at base, acuminate to slightly falcate at apex, glabrous or scarcely strigose (restricted to major veins) with appressed eglandular trichomes *c.* 0.2 mm long, sessile glandular trichomes also present, margin repand, scarcely ciliate. **Thyrse racemiforms**, terminal, rachis quadrate, hispidulous with antrorse eglandular trichomes *c.* 0.1 mm long (when fruiting); dichasia lax, 1–3-flowered, sessile; bracts 2.5–3 × *c.* 0.6 mm, linear–triangular, glabrous, margin ciliate with flexuous eglandular trichomes *c.* 0.3 mm long; bracteoles *c.* 2.5 × 0.5 mm, linear–triangular, trichomes like that of bracts; pedicels *c.* 2 mm long, hispidulous like stems. **Calyx** *c.* 7 mm long, lobes equal, *c.* 6 × 0.6 mm, linear–triangular, adaxially strigose with appressed eglandular trichomes 0.2–0.3 mm long, abaxially glabrous, margin ciliate, flexuous eglandular trichomes *c.* 0.3 mm long; corolla not seen. **Capsulesc.** 1.3 cm long, stipe *c.* 5 mm long, glabrous; seeds *c.* 4 mm wide, lenticular, tuberculate when immature, with tubercles on margin.

Distribution and habitat: Northeast of Brazil; Bahia state. In the original description, it was referred to the Atlantic coast (“*Dryas*”; Martius’ classification), probably in ombrophylous forest.

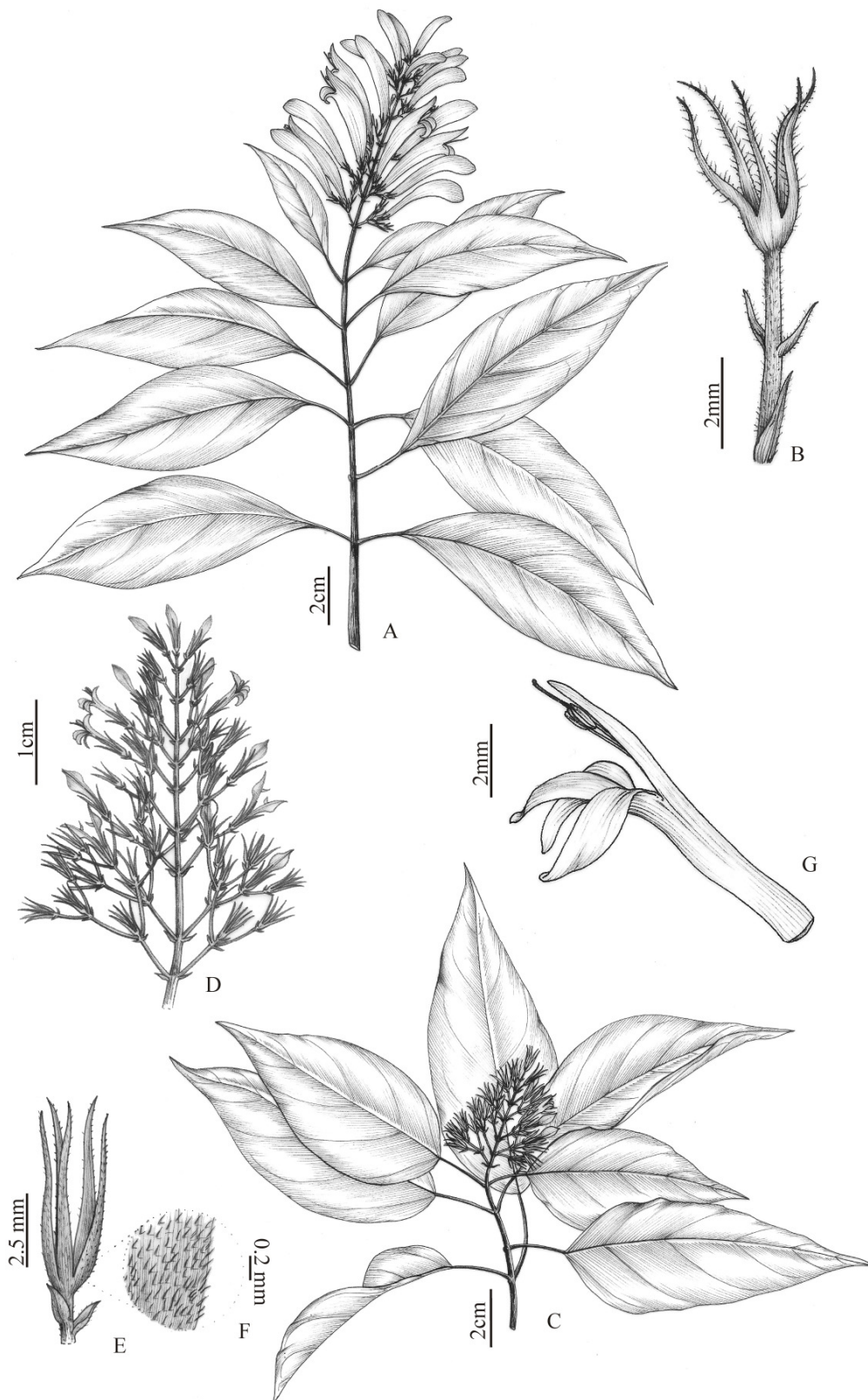


Figure 12.A–B, *S. sulfurea*: A, branch with inflorescence; B, bract, bracteoles and calyx (drawn from Frigoletto 20). C–G, *S. thyrsoiflora*: C, branch with inflorescence; D, inflorescence; E, bract, bracteole and calyx; F, detail of calyx abaxial surface; G, corolla with stamens and style (drawn from holotype Braz 333). Drawings by Carla Lima.

IUCN Red List category: *Schaueria maximiliani* is known only by the type, collected more than 150 years ago, in an area strongly disturbed by human activities, such as cocoa plantations. The species could be considered extinct, but based on the single collection in a currently disturbed area, it should be treated as Critically Endangered, B1ab(iii).

Phenology: Fruiting in December.

Notes: The description above is based on a fragment in fruit at US, but the original description of the species also includes information of corolla: white, c. 11.25 mm long, with emarginate upper lip. Although the species was not included in phylogenetic analyses, it is most likely closely related to species distributed mainly in Bahia. *Schaueria maximiliani* differs from *S. gonatistachya*, *S. hirta*, and *S. pyramidalis* by the thyrses racemiforms, 1–3-flowered, inflorescences with lax flowers (vs. thyrses spiciforms, 1-flowered, inflorescence congested), and from *S. marginata* by the smaller calyx (c. 7 mm vs. 10–13 mm long).

Schaueria maximiliani was collected in via Felisbertia, currently São Pedro de Alcântara (Moraes, 2009). Nees & Martius (1823) identified it as *Justicia nitida* Jacq., a species originally described from Martinique. Realising the error, Nees (1847a) described *Schaueria maximiliani*. However, by trying to exclude Jacquin's species from the synonymy of *S. maximiliani* (“*excl. syn.*”), he inadvertently cited the taxon described in Nees & Martius (1823) as “*Justicia nitida* N. et M.” rather than *Justicia nitida* Jacq. Like that, the name *Justicia nitida* was misapplied in Nees & Martius (1823), and Nees (1847a) inadvertently published a posterior homonym by considering Nees & Martius authors of the species described in Nees & Martius (1823).

12. *SCHAUERIA HIRTA* A.L.A. CÔRTEZ, *SP. NOV.* Type: Brazil. Bahia: Itamaraju: Serra do Pescoço, 16°59'14"S, 39°34'40"W, 128 m, 4.iv.2010, bt., fr., A.L.A. Côrtes & R.L.B. Borges 253 (holotype: HUEFS) (Figs. 3A; 4I; 5; 6O; 7P–R; 8; 13E–L; see also photos 30 and 31 in Côrtes, 2013).

Diagnosis: *Schaueria hirta* is similar to *S. gonatistachya*, but with stems and leaves hirsute with eglandular trichomes 1–1.7 mm long (vs. glabrous) and longer calyx (c. 3.5 mm vs. < 3 mm long).

Herbs perennial, *c.* 40 cm alt; young stems subcylindrical, hirsute with erect eglandular trichomes, 1–1.7 mm long, trichomes concentrated in 2 lines. **Petioles** 0.3–1 cm long, hirsute with erect eglandular trichomes, 1–1.7 mm long; blade 10–14 × 3.5–6 cm, lanceolate to elliptic, cuneate to acute at base, acuminate at apex, hirsute with erect eglandular trichomes 1–1.7 mm long, margin repand, ciliate, with the same trichomes. **Thyrses spiciforms**, terminal and axillary, 7.5–9.5 mm long, rachis subcylindrical, glabrous or sparsely hispidulous with erect eglandular trichomes *c.* 0.2 mm long; dichasia 1-flowered, sessile; bract *c.* 1.5 × 1 mm, triangular, scarcely hispidulous with antrorse eglandular trichomes, these trichomes with protuberances, abaxially *c.* 0.06 mm long, adaxially *c.* 0.3 mm long, with sessile glandular trichomes; bracteoles *c.* 1.5 × 0.5 mm, lanceolate, indumentum like that of bracts. **Flowers** sessile; calyx *c.* 3.5 mm long, lobes *c.* 3 × 0.5 mm, triangular, indumentum like that of bracts; corolla white, *c.* 1.2 cm long, externally glabrous, tube *c.* 8.5 mm long, cylindrical, mouth *c.* 2.5 mm diam., upper lip straight, *c.* 3.5 mm long, bilobate, lower lip, *c.* 3.5 × 1.5 mm, lobes equal, straight; stamens *c.* 1 cm long, filaments glabrous, thecae *c.* 1.5 mm long; pollen grains subprolate, heteroaperturate, 3-colporate, 6-colpate, 2 colpi per mesocolpium, exine reticulate, heterobrochate, membrane of colpi and colpi microverrucate; style *c.* 1 cm long, glabrous. **Capsules** *c.* 1.1 cm long, glabrous, stipe *c.* 6 mm long; seeds 3–4 mm wide, lenticular, reticulate when immature, with granules in the reticulum and muri, tuberculate, with tubercles on margin.

Distribution and habitat: Eastern Brazil; Bahia and Espírito Santo states; in semideciduous forest, to 300 m. In Bahia, it is common in cocoa plantations.

IUCN Red List category: *Schaueria hirta* is only known by three collections, two of them from southern Bahia and one from northern Espírito Santo, with extent of occurrence approximately 1,700 km², and declining extent and quality of habitat because of the continuous maintenance of cocoa plantation. Based on this, the species should be treated as Endangered, B1ab(iii).

Phenology: Flowering and fruiting in February and April.

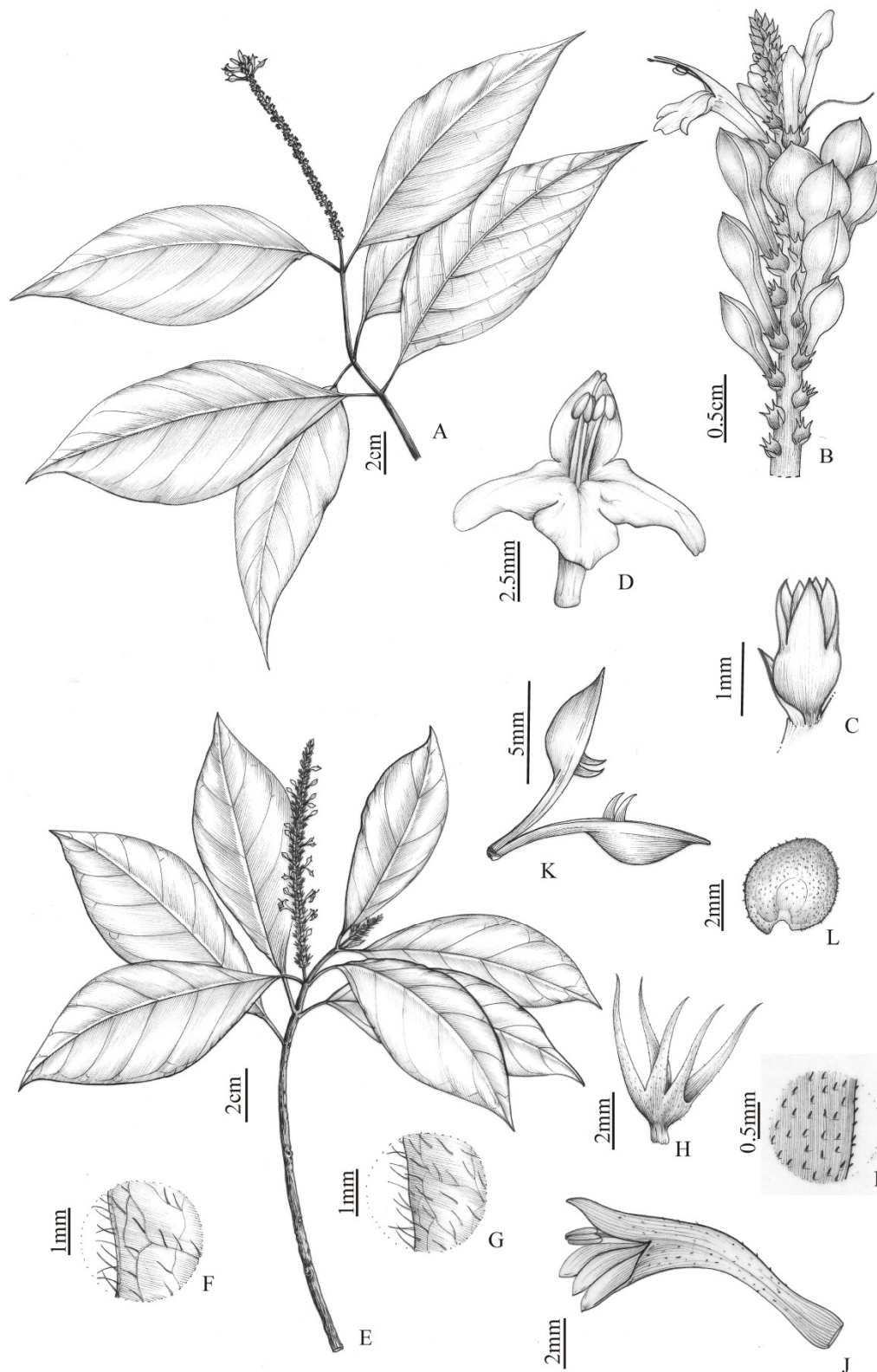


Figure 13.A–D, *S. gonatistachya*: A, branch with inflorescence; B, inflorescence; C, bracteole and calyx; D, corolla with stamens and style (drawn from *Côrtes 237*). E–L, *S. hirta*: E, branch with inflorescences; F, details of leaf abaxial surface; G, details of leaf abaxial surface; H, calyx; I, detail of calyx abaxial surface; J, corolla and stamens; K, fruit; L, seed (drawn from of holotype *Amorim 6814*). Drawings by Carla Lima

Etymology: The specific epithet refers to the hirsute indumentum that covers most parts of the plant.

Notes: Although morphologically similar to *Schaueria gonatistachya*, *S. hirta* can be easily recognised by the hisute indumentum on foliar blades, branches and inflorescence rachis, longer calyx *c.* 3.5 mm (*vs.* < 3 mm long in *S. gonatistachya*), seeds with granules in the reticulum and muri (*vs.* granules absent).

Paratypes: BRAZIL. Bahia: Itamaraju, Morro do Pescoço, 15 km da entrada da cidade, 16°59'20"S, 39°35'27"W, 11.ii.2007, bt., fl., A.M. Amorim *et al.* 6814 (CEPEC); Espírito Santo: Nova Venécia, APA Pedra do Elefante, Serra de Baixo, 18°46'37"S, 40°26'38"W, 313 m, 19.ii.2008, bt., fl., fr., R.C. Forzza *et al.* 5104 (CEPEC, MBML, RB).

13. *SCHAUERIA PYRAMIDALIS* A.L.A.CÔRTEZ, *SP. NOV.* *Type*: Brazil. Bahia: Jussari: RPPN Serra do Teimoso, entrada 7,5 km da rodovia Jussari-Palmira, 15°10'S, 39°35'W, 1.ix.2001, bt., fl., R.P. Oliveira, F.R. Nonato, J.G.C. Sobrinho, E. Bebert & L. Bebert 747 (holotype: HUEFS). (Figs. 3A; 4J; 5; 6R; 7S–T; 8; 14A–C).

Diagnosis: *Schaueria pyramidalis* is closely related to *S. gonatistachya*, but with larger flowers and fruits: calyx 6–7 × *c.* 1 mm (*vs.* 2–3 × *c.* 0.3 mm), yellow (*vs.* white) corolla (3.8–5 *vs.* 1–1.2 cm long), internally muricate (*vs.* puberulous), and capsules *c.* 2 cm (*vs.* *c.* 1 cm) long.

Subshrubs 1.5–1.8 m tall; young stems terete, glabrous to glabrescent, sometimes with sessile glands. **Petiole** 1–3.5 cm long, quadrate, glabrous; blade 8–17 × 2.6–6 cm, oblong to elliptic, acute to oblique at base, acuminate at apex (rarely slightly falcate), glabrous (rarely with eglandular trichomes restricted to the veins), sessile glandular trichomes present axially, margin repand, glabrate. **Thyrse spiciforms**, terminal and axillary, 8–17 cm long, rachis cylindrical, puberulous with flexuous eglandular trichomes 0.1–0.2 mm long; dichasia 1-flowered, sessile; bracts 1.7–2.7 × 1–1.5 mm, largely triangular, glabrous, margin with erect eglandular trichomes, *c.* 0.08 mm long; bracteoles 1.5–2.5 × 0.7–1 mm, narrowly triangular, glabrous, indumentumlike that of bracts. **Flowers** sessile; calyx 6–7 mm long,

lobes unequal, 3.5–5.5 × *c.* 1 mm, narrowly triangular, adaxial surface slightly hispidulous with antrorse

eglandular trichomes *c.* 0.08 mm long with protuberances, sessile to short stalked glandular trichomes also present, margin with erect trichomes; corolla yellow, 3.8–5 cm long, externally glabrous, internally muricate with erect eglandular trichomes *c.* 0.05 mm long restricted to the tube, tube 2.5–3 cm long, distally expanded into a throat, narrow proximal portion, *c.* 1 cm × 2 mm, throat obconic, *c.* 2 cm × 5 mm, upper lip straight, 1.1–1.7 cm × *c.* 2 mm, lobes shortly bilobate, lower lip 0.9–1.7 cm long, lobes unequal, 1–1.6 cm × 0.15–0.2 mm; stamens 3–4 cm long, inserted up to 6–8 mm base of the throat, filaments muricate, *c.* 0.05 mm long, thecae *c.* 3 mm long; pollen grains prolate, circular, heteroaperturate, 3-colporate, 6-colpate, 2-colpi per mesocolpi, exine reticulate, heterobrochate, membrane of colpi verrucate and microverrucate; style 3.5–4 mm long, glabrous. **Capsules** *c.* 2 cm long, stipe 1.1–1.2 cm long, glabrous; seeds 5–5.5 mm wide, lenticular, reticulate with microgranules when immature with papillae in axils of reticulum, tuberculate, except on margin.

Distribution and habitat: Northeast of Brazil; southern Bahia; in submontane semideciduous forest on granitic soil (Amorim *et al.*, 2005), near cocoa plantations, at elevations from 300 to 450 m.

IUCN Red List category: *Schaueria pyramidalis* is known only from the Serra do Teimoso Permanent Protected Reserve, in Jussari, Bahia, and can be considered Critically Endangered because of the declining quality of habitat and restricted occurrence, B1ab(iii).

Phenology: Flowering and fruiting from July to February.

Etymology: the epithet refers to the pyramidal form of inflorescences.

Notes: The placement of *Schaueria pyramidalis* in the genus is supported by phylogenetic analyses (Côrtes *et al.*, in prep.). It is closely related to *S. gonatistachya*, *S. marginata*, and *S. hirta*, which are also mostly distributed in Bahia, but with the latter species also occurring in northern Espírito Santo. However, it can be distinguished from the three species of Bahia by the yellow, larger and internally muricate corolla (> 3.5 cm long) whereas the other species possess white, smaller (< 2 cm long) and internally puberulous corolla.

Paratypes: BRAZIL. Bahia: Jussari, RPPN Serra do Teimoso, entrada 7,5 km da rodovia Jussari-Palmira, 15°09'29"S, 39°31'43"W, 300-450 m, 4.ii.1998, fl., *J.G. Jardim et al. 1511* (CEPEC); *ib.*, 17.ii.1998, bt., fl., *O. Harvey et al. 30* (CEPEC, NY); *ib.*, 20.vii.1998, bt., fl., *J.L. Paixão et al. 67* (CEPEC, NY, US); *ib.*, 8 xi.1998, bt., *A.M. Amorim et al. 2589* (CEPEC, NY); *ib.*, 8.viii.2001, bt., fr., *J.G. Jardim et al. 3728* (CEPEC, NY); *ib.*, 20.ix.2002, fl., fr., *P. Fiaschi & S.C. Sant'Ana 1094* (CEPEC); *ib.*, 17.ix.2004, bt., fr., *A.M. Amorim et al. 4263* (CEPEC, NY); *ib.*, 15.xii.2004, bt., fl., *R.N. Querino & M. Pinheiro 84* (CEPEC).

14. *SCHAUERIA MARGINATA* NEES in Martius, Fl. Bras.9: 102.1847. *Type*: Brazil. "In sylvis Soteropolin", s.d., *C.F.P. Martius s.n.* (holotype: M, photo F 20503!; isotype: GZU 251424! fragment). (Figs. 3A; 4K-L; 5; 6P-Q; 7U-V; 8; 14D-G; see also photos 37 and 38 in Côrtes, 2013).

Subshrubs 30–80 cm tall; young stems quadrate, hirsute with antrorse eglandular trichomes *c.* 0.4 mm long, trichomes concentrated in 2 lines. **Petiole** 1–2.5 mm long, quadrate, sulcate, hispidulous with erect eglandular trichomes *c.* 0.08 mm long; blade 10–21.5 × 2–4.5 cm, lanceolate, attenuate at base, acute to acuminate at apex, chartaceous, glabrous or hispidulous with erect eglandular trichomes *c.* 0.1 mm long and *c.* 0.08 mm long mostly on the major veins and margin, margin repand. **Thyrse** **racemiforms**, terminal, 2.5–5.5 cm long, rachis quadrate, hispidulous with erect eglandular trichomes *c.* 0.3 mm long and glandular to 0.5 mm long; dichasia congested, 1- or 2-flowered, sessile; bracts green, 5–7 × 2–2.5 mm, oblong, hispidulous with erect eglandular trichome *c.* 0.3 mm long and stalked glandular trichomes, sessile glandular trichomes present adaxially; bracteoles green, 4–6 × *c.* 1 mm, triangular, hispidulous like that of bracts; pedicels *c.* 1 mm long, hispidulous with erect eglandular trichomes, *c.* 0.2 mm long. **Calyx** green, 1–1.3 cm long, lobes unequal, 8–12 × *c.* 1 mm, triangular, surfaces hispidulous with erect eglandular trichomes to 0.3 mm long, stalked glandular trichomes *c.* 0.7 mm long, sessile glandular trichomes present, margin ciliate with stalked glandular trichomes *c.* 0.7 mm long; corolla white, *c.* 1.7 cm long, externally puberulous with glandular trichomes (from the mouth to the apex of lobes), internally puberulous with eglandular and glandular trichomes on tube, tube *c.* 1.1 cm long, cylindrical, mouth *c.* 2.5 mm wide, upper lip straight, *c.* 5.5 × 2.5 mm, lip shortly bilobate, lower lip *c.* 5.5 × 2.5 mm, lobesequal, straight; stamens *c.* 7 mm long, inserted up to 8 mm from the base of

corolla tube, filaments hispidulous with erect eglandular trichomes *c.* 0.08 mm long, thecae *c.* 1.5 mm long; pollen grains prolate, subtriangular, heteroaperturate, 3-colporate, 6-colpate, 2 colpi per mesocolpium, exine reticulate, heterobrochate, membrane of colpi microverrucate; style *c.* 1.2 cm long, glabrous. **Capsules** *c.* 1 mm long, stipe *c.* 4 mm long, glabrous; seeds *c.* 3.5 mm wide, lenticular, slightly reticulate when immature, with papillae in axils of reticulum, with tubercles on margin.

Distribution and habitat: Northeast of Brazil; Bahia state, Cruz das Almas and São Felipe, two cities enclosed in the reconcave region (geographic region located around of *Baía de Todos os Santos*, extending from coast to interior the state, including cities surrounding the Bay); in relicts of ombrophylous forest, at elevations from 100 to 200 m.

IUCN Red List category: *Schaueria marginata* is known by five collections corresponding to three locations, with approximately 50 mature individuals per observed subpopulations, extent of occurrence 1,247 km² and declining area extent and quality of habitat, which qualify the species as Endangered, B1ab(iii).

Phenology: Flowering in November, March and May; fruiting in March and October.

Notes: *Schaueria marginata* is phylogenetically close to the species from Bahia, emerging basally to the clade composed by *S. gonatistachya*, *S. pyramidalis*, and *S. hirta* (Côrtes *et al.*, in prep.). However, it can be easily distinguished from these three species by the chartaceous (*vs.* membranous) leaf blades, with deccurent (*vs.* acute) base, larger (5–7 × 2–2.5 mm *vs.* 1.5–3 × 0.7–1.5 mm) oblong (*vs.* triangular to widely triangular) bracts, larger calyx lobes (> 7 *vs.* < 6 mm long), with stalked glandular trichomes (*vs.* stalked glandular trichomes absent). The corollas are similar to those of *S. gonatistachya* and *S. hirta*, but larger (*c.* 1.7 cm long *vs.* 1–1.2 cm long), whereas in *S. pyramidalis* the corolla is larger (3.8–5 mm long) and yellow.

Specimens examined: BRAZIL. Bahia: Cruz das Almas, Mata do EBDA, 12.xi.1983, bt., J.C.A. Lima *et al.* 219 (MBM, HRB, HUEFS); *ib.*, 17.v.1993, bt., C. Kameyama, G.L. Esteves 65 (HUEFS, SPF); *ib.*, 12°39'S, 39°6'W, 259 m, 27.iii.2010, fl., fr., A.L.A. Côrtes *et al.* 231 (HUEFS); São Felipe, Serra da Copioba, x.1950, fr., G. Pinto 588 (IAC).

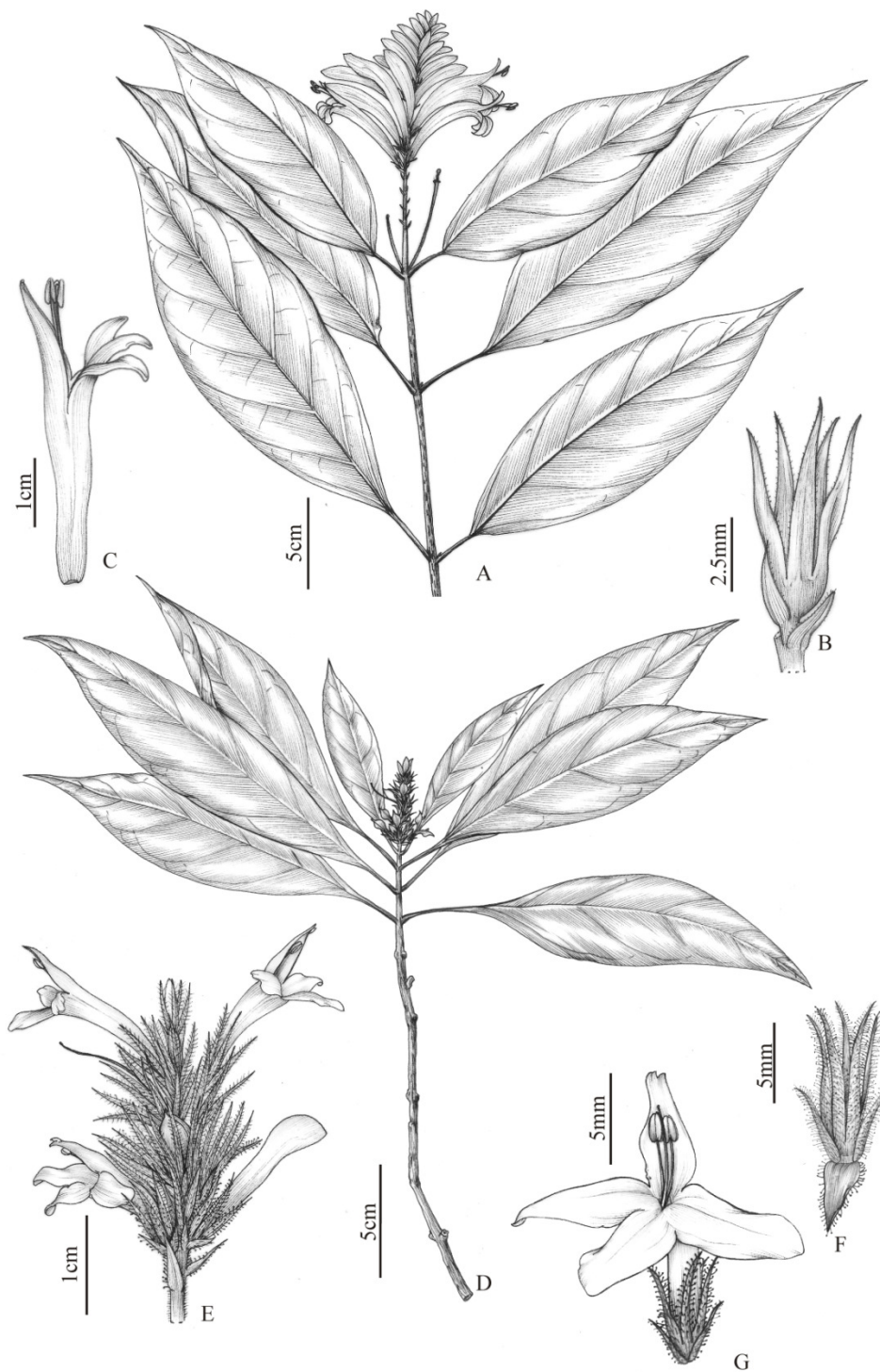


Figure 14.A–C, *S. pyramidalis*: A, branch with inflorescence; B, bract, bracteole and calyx; C, corolla, showing stamens (drawn from holotype, *Oliveira 747*). D–G, *S. marginata*: D, branch with inflorescence; E, inflorescence; F, bract, bracteoles and calyx; G, bracteoles, calyx and corolla, showing stamens and style (drawn from *Côrtes 231*). Drawings by Carla Lima.

EXCLUDED AND DUBIOUS SPECIES

Phylogenetic analyses based on DNA sequences (Fig. 1; Côrtes *et al.*, in prep., Darbyshire pers. comm.) revealed that six species traditionally treated in *Schaueria* – *S. azaleiflora*, *S. hirsuta*, *S. humuliflora*, *S. malifolia*, *S. parviflora*, and *S. populiflora* – are more closely related to other lineages of *Justicieae* or to other genera in the *Tetramerium* lineage. One species of *Fittonia* [*F. albivenis* (Lindl. ex Veitch) Brummitt] is sister to *Schaueria* and could be included in this genus. Because *Fittonia*, with its variegated leaves, is widely known in horticulture (Brummitt, 1978), possible taxonomic changes are deferred until the generic status of its species can be firmly established based on both morphological and molecular data.

EXCLUDED HERE

1. *SCHAUERIA AZALEIFLORA* RUSBY, Mem. New York Bot. Gard. 7: 365. 1927. *Type*: Bolivia. 1800 m, 23.viii.1921, *O.E. White 990* (holotype NY!; isotypes BKL!, K!, MICH!).

Notes: *Schaueria azaleiflora* is strongly supported as the sister-group of *Pachystachys l.* and is being transferred to that genus (Côrtes *et al.*, in prep.).

2. *JUSTICIA ILHENSIS* (MORIC. EX NEES) A.L.A. CÔRTEES, *COMB. NOV. Rhytiglossa ilhensis* Moric. ex Nees in Martius, Fl. Bras. 9: 122. 1847. *Ecbolium ilhense* (Moric. ex Nees) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 980. 1891. *Type*: Brazil. Bahia: “prope oppidum Ilheos”, *J.S. Blanchet s.n.* (holotype: G 236398!).

= *Schaueria hirsuta* Nees in Martius, Fl. Bras. 9: 103. 1847. *Type*: Brazil. Bahia: “prope Soteropolin”, 1840, *J.S. Blanchet 3131* (holotype: G 308098!; isotype: GZU 250356!), **syn. nov.** (Figs. 6S–T)

Notes: Examining specimens of *Schaueria hirsuta* and *Rhytiglossa ilhensis*, we realised that characteristics such as chartaceous and oblong leaves and chartaceous bracts and calyx in *S. hirsuta* (vs. elliptic, membranous leaves and membranous bracts and calyx in *Rhytiglossa ilhensis*) are insufficient to separate them. Furthermore, molecular data and macro- and micromorphological studies – presence of rugulae, displaced thecae and 2-colporate pollen grains with reticulate exine, membrane of colpi rugulate and 7–9 pairs of areolae per colpi – confirm its transference to *Justicia*. The two names were published simultaneously, but

because the specific epithet “hirsute” is already occupied in *Justicia*, *J. ilhensis* should be the correct name for the species in this genus.

Specimens examined: BRAZIL. Bahia: Amargosa, Serra do Timbó, barragem do Timbó. Área de estudos do projeto Timbó/Centro Sapucaia, 13°4'57"S, 39°39'15"W, 697 m, 29.i.2007, D.B.O.S. Cardoso, J.S. Souza & Manuel “Cheira-Cheira” 1716 (HUEFS); Ilhéus, estrada Una-São José da Vitória Km 18, 15°12'56"S, 39°10'32"W, 23.x.2004, M.N.S. Stapf *et al.* 349 (HUEFS).

3. *SCHAUERIA HUMULIFLORA* (NEES & MART.) NEES & MART. in Martius, Fl. Bras. 9: 102. 1847. *Justicia humuliflora* Nees & Mart., Nov. Act. Ac. Nat. Cur. 11(1): 53. 1823. *Type*: Brazil. “In sylvis ad Rio Belmont et prope Ilheos in via Felisbertia”, M.A.P. Wied-Neuwied *s.n.* (holotype: BR!).

Notes: *Schaueria humuliflora* is more closely related to *Thyrsacanthus* (Fig. 1). It is morphologically distinct from the other species of that clade by the larger, broad bracts and small white corolla (vs. narrow bracts and large red corolla). Additional attention should be given to this species in further studies on *Thyrsacanthus*.

4. *CHAMAERANTHEMUM MALIFOLIUS* (NEES) A.L.A. CÔRTEZ, *COMB. NOV.* *Schaueria malifolia* Nees in Martius, Fl. Bras. 9: 103. 1847. *Type*: Brazil. “Ad. Rio de Janeiro, Septembri”, J.H. Langsdorff *s.n.* (holotype: B, destroyed; lectotype: GZU 250355!, designated here).

Notes: Herbs with ovate leaves, basally truncate and with the major veins white, inflorescences consisting of 1-flowered dichasia arranged in thyrses spiciforms with rachis hirsute, bracts lanceolate and the flowers with 4 fertile stamens (2 bithecous and 2 unithecous). Originally described in *Schaueria*, this species is more similar to *Chamaeranthemum* Nees, in the *Pseuderanthemum* lineage (McDade *et al.*, 2000). *Chamaeranthemum* comprises seven species, distributed in Central America and Brazil, and can be distinguished from *Pseuderanthemum* species by the androecium with 2 bithecous and 2 unithecous (vs. 2 fertile stamens and 2 staminodes in *Pseuderanthemum*) (Nees, 1847a).

Specimen examined: BRAZIL. Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, Barra da Tijuca, Morro do Focinho do Cavalo, vertente sul, 100–175 m, 1.x.2001, C.A.L. Oliveira 1917 (GUA).

5. *SCHAUERIA PARVIFLORA* (LEONARD) T.F.DANIEL, Proc. California Acad. Sci. 46(12): 286. 1990. *Streblacanthus parviflorus* Leonard, J. Wash. Acad. Sci. 31: 103. 1941. *Type*: Guatemala. Izabal: Escoba, a cross bay (West) from Puerto Barrios, 3.v.1939, P. Standley 72949 (holotype: F!).
- = *Schaueria calycobracteata* Hilsenb. & D.L.Marshall, Brittonia 35: 362. 1983. *Type*: Mexico. Veracruz: Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, 22.vii. 1978, D.L. Marshall 1 (holotype: US!; isotypes: MEXU, TEX, US!).

Notes: Although the position of *Schaueria parviflora* is not resolved, its placement in *Schaueria* is contradicted by molecular phylogenetic data. The species appears to be closely related to the *Mirandea* clade or to the core *Tetramerium* lineage, both of which, like *S. parviflora*, are predominantly distributed in North and Central America (Côrtes *et al.*, in prep. and McDade's unpublished data).

6. *SCHAUERIA POPULIFOLIA* C.B.CLARKE, Fl. Trop. Afr. [Oliver *et al.*] 5(2): 242. 1900. *Syntypes*: Camaroon, Fernando Po, 1862. *G. Mann* 1426 (K5419169, K419170); Bipinde, 1896, *G. Zenker* 1205 (BM).

Notes: Unpublished molecular data by McDade (Ian Darbyshire 2012, pers. comm.) show that *S. populifolia* is more closely related to the Isoglossinae lineage.

Excluded by others

7. *CARLOWRIGHTIA LINEARIFOLIA* (TORR.) A.GRAY, Proc. Amer. Acad. Arts 13: 364. 1878, *non* *C. linearifolia* Lindau (1897). *Schaueria linearifolia* Torr., Rep. U.S. Mex. Bound., Bot. [Emory]: 123. 1859. *Type*: "Collected in expedition from Western Texas to El Paso, New Mexico" v-x.1849, *C. Wright* 436 (lectotype: US!, designed by Daniel 1981; isolectotypes: GH, 2 sheets, PH, TEX).

8. *CARLOWRIGHTIA TORREYANA* WASSH., *Phytologia* 12: 427. 1965, non *C. parvifolia* T.S.Brandege. *Schaueria parvifolia* Torr., Rep. U.S. Mex. Bound., Bot. [Emory] 122. 1859. *Type*: “Coll. N. Mex.” 1851-52, *C. Wright 1460* (lectotype: NY!, designated by Daniel 1981; isoelectotypes: GH-2 sheets, MO, NY)

9. *PSEUDERANTHEMUM PANICULATUM* (NEES) V.M. BAUM, *Brittonia* 34(4): 433. 1982. *Schaueria paniculata* Nees in Martius, Fl. Bras. 9: 106. 1847. *Odontonema paniculatum* Lindau in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. IV(3b): 335. 1895. *Type*: Brazil. “in Brasilia, loco incerto”, *F. Sellows.n* (holotype: B destroyed, photo F 8771!, NY).

10. *THYRSACANTHUS BOLIVIENSIS* (NEES) A.L.A.CÔRTEZ & RAPINI, *Taxon* 59(3): 967. 2010. ≡ *Drejera boliviensis* Nees in Candolle, Prodr. 11: 334. 1847. *Jacobinia boliviensis* (Nees) Woodrow, Gard. India. 5: 415. 1889. *Anisacanthus boliviensis* (Nees) Wassh., *Novon* 2: 149. 1992. *Type*: Bolivia. A.C.V.M.D. *Orbigny 786* (lectotype: G; isoelectotype: GZU, designated by Wasshausen, 1992).

= *Schaueria caduciflora* Griseb., *Symb. Fl. Argent.*: 261. 1879. *Anisacanthus caduciflorus* (Griseb.) Ariza, Bol. Soc. Argent. Bot. 22: 255. 1983. *Type*: Argentina. Gran Chaco: Laguna del Palmar, *P.G. Lorentz & G.H.E.W. Hieronymus 554* (holotype: GOET).

Dubious Species

11. *SCHAUERIA DECIPIENS* NEES in DC., Prodr. 11: 316. 1847. *Type*: In protologue “Supra Rio Grande Regno Mexico” s.d., *C. GEhrenberg s.n.* (holotype: B, destroyed; isotype: GZU fragment).

Notes: Nees (1847b) compared *Schaueria decipens* with *Justicia pectoralis*, which is widely distributed in Neotropics and, according to him, presents flowers and fruits similar to those in *Schaueria*. The corolla of *S. decipiens* is extremely short compared to the other species of the genus and Hilsenbeck & Marshall (1983) believed that it most likely belongs to *Carlownrightia*, which also bears small flowers. Unfortunately, from the type, there are only two fragments at GZU, which are insufficient to confirm or reject its placement in *Schaueria*.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the herbaria BM, BR, CAS, CEN, CEPEC, CGE, CUZ, CVRD, ESA, G, GOET, GUA, HUEFS, INPA, K, M, MBM, MBML, MG, NY, OXF, P, R, RB, SP, SPF, UB, UC, UEC, UFG, US, USM, USZ and W for loans, images and assistance during visits. We also thank Armin Löckher (W), for valuable information about the collections by Schott and Pohl; Deborah Bell (US) for permission to examine pollen grains from the type of *Schaueria schottii*; Pedro Moraes for images of several type-collections and also for discussions; Denise Braz for the new collection and images of *Schaueria thyrsiflora*; Fiocruz for the use of SEM to analyse pollen grains, seed and trichomes; Aline Mota, Fabrício Moreira and Anderson Machado for helping during field work; Ricardo Landim for assistance during field work and help with pollen grain description; and Jim and Lois White for logistic support for ALAC in California. We are grateful to CNPq and CAPES for supporting Reflora and auxPe-PNADB projects and Fapesb for supporting PNX0014/2009 project; CAPES for Ph.D. fellowship (PDSE) for ALAC and CNPq for research fellowship to AR.

REFERENCES

- Amorim AM, Jardim JG, Clifton BC, Fiaschi P, Thomas WW, Carvalho AMV. 2005.** The vascular plants of a forest fragment in Southern Bahia, Brazil. *Sida* **21**(3): 1727–1752.
- Bentham G. 1876.** Acanthaceae. In: Bentham G, Hooker JD (eds.). Pp. 1060–1122. *Genera plantarum*, 2(2). London: Reeve and Co.
- Bremekamp CEB. 1965.** Delimitation and subdivision of Acanthaceae. *Bulletin of the Botanical Survey of India* **7**: 21–30.
- Brown NE. 1883.** *Schaueria flavicoma*. In: Curtis H (ed.). Pp. 1–36. *Gardeners' chronicle*, 19(1). London: Bradbury, Agnew & Co, Printers, Whitefriars.
- Brummitt RK. 1978.** Proposal (447) to conserve the name 8069 *Fittonia* Coemans over *Adelaster* Lindley ex Veitch (Acanthaceae). *Taxon* **27**(2/3): 307–309.
- Carauta JPP. 1973.** The text of Vellozo's Flora Fluminensis and its effective date of publication. *Taxon* **22**(2/3): 281–284.
- Clarke CB. 1900.** Acanthaceae. In: Oliver D, Dyer WTT, David AW (eds.). Pp. 242. *Flora of Tropical Africa*, 5(2). London: L. Reeve.
- Côrtes ALA, Borges RLB, Rapini A. 2010.** Reinstatement of *Thyrsacanthus Moric.* (Acanthaceae) and novelties in the genus. *Taxon* **59**(3): 965–972.

- Côrtes ALA. 2013.** South American species of the *Tetramerium* lineage (Acanthaceae). *Rapid color guide* #509 version 1. Chicago: FieldMuseum. Available from: <<http://fm2.fieldmuseum.org/plantguides/guideimages.asp?ID=564>>. (accessed: 15 April 2013).
- Daniel TF. 1978.** A new *Mirandea* (Acanthaceae) from Nuevo León, Mexico. *Systematic Botany* **3**(4): 428–433.
- Daniel TF. 1981.** Lectotypification of Torrey's species of *Schaueria* (Acanthaceae). *Taxon* **30** (1): 48–51.
- Daniel TF. 1990.** New and reconsidered Mexican Acanthaceae IV. *Proceedings of the California Academy of Sciences, ser.* **446**(12): 279–287.
- Daniel TF. 1998.** Pollen morphology of Mexican Acanthaceae: diversity and systematic significance. *Proceedings of the California Academy of Sciences, ser.* **450**(8): 217–256.
- Daniel TF, McDade LA, Manktelow M, Kiel CA. 2008.** The “*Tetramerium* Lineage” (Acanthaceae: Acanthoideae: Justiceae): Delimitation and intra-lineage relationships based on cp and nrITS sequence data. *Systematic Botany* **33**:416–436.
- Grisebach A. 1879.** Symbolae ad floram argentinam. *Abhandlingen der königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen* **24**(1): 1–345.
- Hilsenbeck RA. 1989.** Taxonomy of *Yeatesia* (Acanthaceae). *Systematic Botany* **14**(3):427–438.
- Hilsenbeck RA, Marshall DL. 1983.** *Schaueria calycobracteae* (Acanthaceae), a new species from Veracruz, Mexico. *Brittonia* **35**(4): 362–366.
- Hooker WJ. 1826.** Yellow flowered *Justicia*. In: Hooker WJ (ed.). Pp. 151–232. *Exotic flora*, 3. Edinburg: Willian Blackwood.
- Hooker WJ. 1828.** Yellow flowered *Justicia*. In: Curtis S (ed.). *Botanical Magazine* 2791–2875.
- Indriunas A. 2011.** *Revisão Taxonômica de Herpetacanthus Nees (Acanthaceae)*. Unpublished M.Sc. dissertation, Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo.
- IUCN 2012.** *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2*. IUCN Red list Unit, Cambridge U.K. Available from: <<http://www.iucnredlist.org>>. (accessed: 17 October 2012).

- Kiel CA, McDade LA, Daniel TF, Champluvier D. 2006.** Phylogenetic delimitation of Isoglossinae (Acanthaceae: Justicieae) and relationships among constituent genera. *Taxon***55**: 683–694.
- Lima HC. 1995.** Leguminosas da Flora Fluminensis – J.M.C. Vellozo – Lista atualizada das espécies arbóreas. *Acta Botanica Brasilica***9**(1): 123–146.
- Lindau G. 1895.** Acanthaceae. In: Engler HGA, Prantl KAE (eds.). Pp. 274–354. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*,4(3b).Leipzig: Engelmann.
- Lindley, J.1836.** *An introduction to the natural system of botany*. London: Longman, Rees, Orme, Brown, Green & Longman.
- Link JHF, Otto CF. 1826.***Justicia calycotricha*. In: Link JHF, Otto CF (eds.). Pp. 1–127, tab. 1–60. *Icones Plantarum Selectarum Horti Regii Botanici Berolinensis*,9. Berlin: Botanischer Garten.
- Martins FM. 2011.** Historical biogeography of Brazilian Atlantic forest and the Carnaval-Moritz model of Pelistocene refugia: what do phylogeographical studies tell us? *Biological Journal of the Linnean Society* **104**: 499–509.
- McDade LA, Daniel TF, Masta SE, Riley KM. 2000.** Phylogenetic relationships within the tribe Justicieae (Acanthaceae): evidence from molecular sequences, morphology and cytology. *Annals of the Missouri Botanical Garden***87**: 435–458.
- McDade LA, Daniel TF, Kiel CA, Vollesen K. 2005.** Phylogenetic relationships among Acantheae (Acanthaceae): major lineages present contrasting patterns of molecular evolution and morphological differentiation. *Systematic Botany***30**: 834–862.
- McDade LA, Daniel TF, Kiel CA. 2008.**Toward a comprehensive understanding of phylogenetic relationships among lineages of Acanthaceae *s.l.* (Lamiales).*American Journal of Botany* **95**: 1136–1152.
- McNeill J, Barrie FR, Buck WR, Demoulin V, Greuter W, Hawksworth DL, Herendeen PS, Knapp S, Marhold K, Prado J, Prud’Homme Van Reine WF, Smith G, Wuersema JH, Turland NJ. eds. 2012.**International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants(Melbourne Code). Regnum Vegetabile 154. Germany: Koeltz Scientific Books.
- Moraes PLR. 2009.** The Brazilian Herbarium of Maximilian Prince of Wied. *Neodiversity***4**: 6–51.

- Moraes, PLR, Robbrecht E, De Smedt S, Dressler S, Heinrichs J, Reiner-Drehwald MH, Drescher A, Scharfetter A, Frödén P, Esser H-J, Gallagher C, Guglielmone L, Rainer H. 2013.** Catalogue of Brazilian plants collected by Prince Maximilian of Wied. *Scripta Botanica Belgica* **49** (in press).
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J. 2000.** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853–858.
- Nees CG. 1838.** Acanthaceae. In: Goeppert HR, Schauer JK, Schauer JC (eds.). Pp. 1–3. *Delectus Seminum in Horto Botanico Vratislaviensi Collectorum*. Breslau: Postmark.
- Nees CG. 1847a.** Acanthaceae. In: Martius CFP (ed.). Pp. 1–164. *Flora brasiliensis*, 9. München: F. Fleischer.
- Nees CG. 1847b.** Acanthaceae. In: Candolle A (ed.). Pp. 46–519. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, 11. Paris: Victoris Masson.
- Nees CG, Martius CFP. 1823.** Beitrag zur Flora Brasiliens. In: Wied-NeuwiedMAP (ed.). *Nova Acta Physico-Medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum* **11**: 50–66
- Oliveira-Filho AT, Fontes MAL. 2000.** Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* **32**: 793–810.
- Payne WW. 1978.** A glossary of plant hair terminology. *Brittonia* **30**(2): 239–255.
- Punt W, Hoen PP, Blackmore S, Nilsson S, Le Thomas A. 2007.** Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology* **143**: 1–81.
- Radford AE, Dickson WC, Massey JR, Bell CR 1974.** *Vascular plant systematics*. New York: Harper & Row.
- Rafinesque CS. 1838.** Dicotyles. In: Rafinesque CS (ed.). Pp. 54–59. *Flora telluriana*, 5. Philadelphia: printed by the author.
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM. 2009.** The Brazilian Atlantic forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* **142**: 1141–1153.
- Rickett HW, Stafleu FA. 1960.** Nomina generic conservanda et rejicienda spermatophytorum v (Continued). *Taxon* **9**(4): 111–124.
- Roemer JJ, Schultes JA. 1822.** Systematis vegetabilium. Pp. 1–386. *Mantissa*, 1(2). Stuttgartiae: Sumtibus J.G.Cottae.

- Rusby HH. 1927.** Descriptions of new species of plants collected on the Mulford Biological Exploration of the Amazon Valley, 1921–22. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 7: 205–387.
- Stafleu FA, Cowan RS. 1981.** *Taxonomic literature, 3. Regnum Vegetabile 105*. Utrecht: Bohn, Scheltema & Holkema.
- Stafleu FA, Cowan RS. 1986.** *Taxonomic literature, 6. Regnum Vegetabile 105*. Utrecht: Bohn, Scheltema & Holkema.
- Thiers B. 2013.** *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <<http://sweetgum.nybg.org/ih/>>. (accessed: 15 September 2013).
- Torrey J. 1859.** Botany of the boundary. *Report on the United States and Mexican Boundary Survey* 2: 122–123.
- Tripp EA. 2010.** Taxonomic revision of *Ruellia* section *Chiropterophila* (Acanthaceae): a lineage of rare and endemic species from Mexico. *Systematic Botany* 35(3): 629–661.
- Vellozo JMC. 1831 (1827).** Acanthaceae. Tab. 1–153. In: *Flora fluminensis icones, 1*. Parisiis: ex off. lithogr. Senefelder.
- Willmer P. 1953.** *Pollination and floral ecology*. Oxford: Princeton University Press.

SPECIMENS EXAMINED

Alcântara, I.H. 123 (3); Amorim, A.M. 4263 (13), 6814 (12); Andreatta, R. 479 (1); Araujo, D. 3168, 3239, 3738, 3868 (1), 4840, 6463 (5), 9408 (1), 9430 (2), 10476, 11106 (3); Belém, R.P. 897 (10); Berardi, H.Z. 15 (1); Bianchini, R.S. 259 (2); Brade, A.C. 14974 (2), 19899 (4); Braga, J.M.A. 1823 (2), s.n. (3); Braz, D.333 (9); Burchell, W.J. 2538 (7); Carauta, J.P.P. 1402 (1), 4389 (4), 5053 (3), 6021 (8), 6948 (3); Carvalho, A.M. 273 (10); Casari, M.B. 116, 355 (1); Côrtes, A.L.A. 152–154, 159 (2), 160 (1), 187 (5), 193 (3), 198, 200 (5), 231 (14), 237, 239 (10), 243 (12), 266 (6); Costa, E. 195 (3); Croat, T.B. 53725 (1); Lindle, C. 1828 (1); Demuner, V. 472 (5); Douglas, D. s.n. (1); Duarte, A.P. 5041 (5); Dziewa, A. 122 (6); Emygdio, L. 1479, 45098 (5); Falkenberg, D.B. 4472 (6); Farney, C. 3870, 4126, 4477 (1); Ferreira, V.F. 3949 (1); Fiaschi, P.1094 (13); Flores, D. 97 (3); Fontana, A.P. 203 (5); Fontella, J. 2607 (1); Forzza, R.C. 5104 (12); Frazão, A. s.n. (1), s.n. (2); Freire, C.V. 379 (5); Frigoletto, M.F. 20 (8); Gardner, G. 457, 839 (1), 5136 (3); Glaziou, A. 222 (3); Hage, J.L. 508, 600, 962, 2133, 2212 (10); Harvey, O. 30 (13); Hatschbach, G. 359, 14697, 14717, 42495 (6), 68412 (10); Jardim, J.G. 1511, 3728 (13); Kallunki, J. 602 (5); Kameyama, C. 65 (14), 67 (10); Klaenze 105, 106 (3); Kummrow, R. 2539 (6); Labiak, P.H.E. 1904 (6); Csiba, K. 15897 (1); Leão, A.S. 128 (1); Lehnvoelse s.n.(US14915) (2); Lima, J.C.A. 219 (14); Lindley, G. s.n. (1); Lira, C.M.S. 169, 246 (1); Lohmann, L. 10783 (5); Luederwaldt, H. s.n.(SP14699) (3); Lund, N.T. s.n. (5); Lutz, B. 646 (3); Maas, P.J.M. 6977 (10), 8414 (1); Magalhães, M. 2527 (5), 19540 (10), s.n. (5); Martius, C.F.P. s.n. (F20503)(14); Mello-Silva, R. 1170 (5); Miers, J. 3739 (1); Miranda, F.E. 7 (1); Nash, G.V. 9634 (1); Oliveira, F. 424 (3); Oliveira, C.A.L. 1508, 2060 (3); Oliveira, R.P. 747 (13); Pabst, L.F. s.n.(US, HB28125) (2); Paixão, J.L. 67 (13); Pereira, E. 4041, 7192 (3); Pineschi, R.B. 31 (3); Pinto, G. 588 (14); Pohl, J.B.E. 5011 (8); Profice, S.R. 11 (1); Querino, R.N. 84 (13); Reitz, R. 6768, 9813 (6); Ribeiro, R. 231, 293 (3), 680, 2135 (1); Rizzini, C.M. 166, 24877(3); Rodrigues, I.A. 113 (1); Rosa, M., 73 (3), 52205 (5), s.n.(GUA 23304) (3); Saint-Hilaire, A. 14 (8), 25 (1), 2474, 2774 (8); Sampaio, A. 8529 (3), 8629 (5); Santos, A.A. 94 (4); Santos, M.C.F. 81 (3), 230 (1); Santos, M.G. 391 (1); Santos, T.S. 3409 (10); Schott, H.W. 4723 (7), 4741 (8), 4743 (2); Segadas-Vianna, F. s.n. (US 677), (US1392) (2); Sellow, F. 15 (2), 152 (10), 157 (2), 219 (1), 225 (2), 279, 560 (10), s.n. (2), s.n.(K529415) (3), s.n. (10); Sergio, L. 282 (3); Smith, L.B. 6545 (2); Sobral, M. 5468 (10); Sucre, D. 1168 (2), 1168, 3297, 7058 (3); Taylor, N. 9634 (1); Trice, V.G. 49 (1); Tweedie, J. s.n. (K 529417) (5); Vianna, M.C. 1526 (1), 1666 (3), 2094 (1), 2632 (2); Vidal, J. 39 (3); Weir, J. 17 (8); Wied-Neuwied, M.A.P. s.n.(BR

2562175) (1); s.n. (BR8058744), s.n.(BR 8096937), s.n. (BR 8096975) (3); s.n. (GZU250357) (10); s.n. (GZU 251413) (11).

Capítulo 4

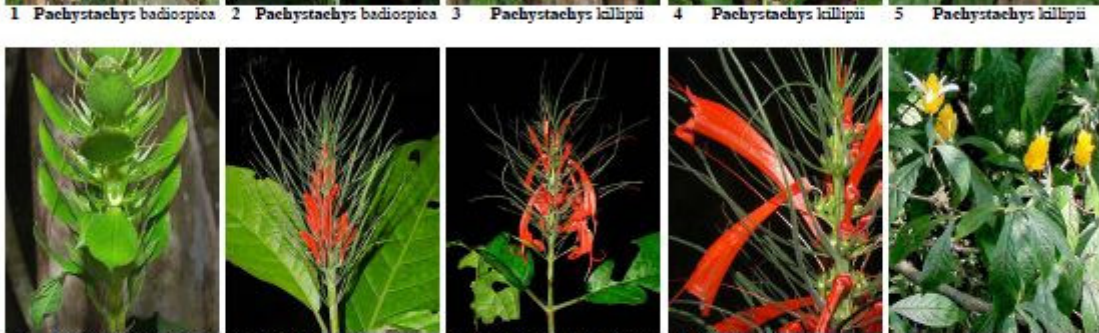
South American species of the *Tetramerium* lineage (Acanthaceae)

Capítulo publicado no Rapid Color Guides (The Field Museum)

South American species of the *TETRAMERIUM* lineage (Acanthaceae)

Ana Luiza Andrade Côrtes -- Depto de Botânica da Universidade Estadual de Feira de Santana

Photos by Ana Luiza Andrade Côrtes, except where indicated. Produced by: Heike Beitz, Robin Foster, Juliana Pinheiro, T. Wachter; support from Cosette Keller, Hyacinthman Fund & Mellon Foundation. © Ana Luiza Andrade Côrtes (analuzina.cortes@gmail.com). Research support from CAPES, Proimex and HerbFlora. Thanks to Mário Percy Nunes Vargas (CUIZ) for field assistance. © RCOO, The Field Museum, Chicago, IL 60605 USA. [http://fieldmuseum.org/IDbooks] [irc@fieldmuseum.org] Rapid Color Guide # 409 version 1 04/2013



16 *Pachystachys puberula* 17 *Pachystachys puberula* 18 *Pachystachys rosea* 19 *Pachystachys rosea* 20 *Pachystachys spicata*

South American species of the *TETRAMERIUM* lineage (Acanthaceae)

Ana Luiza Andrade Cortes -- Depto de Botânica da Universidade Estadual de Feira de Santana

Photos by Ana Luiza Andrade Cortes, except where indicated. Produced by Heike Betz, Robin Foster, Juliana Philipp, T. Wachtler, support from Cornie Keller, Hyndman Fund & Mellon Foundation.
 © Ana Luiza Andrade Cortes (analuzia.cortes@gmail.com). Research support from CAPES, Pronex and Reflora. Thanks to Mario Percy Náter Vargas (CUZ) for field assistance.
 © ECCU, The Field Museum, Chicago, IL 60605 USA. (<http://fieldmuseum.org/IDtools/>) (mc@fieldmuseum.org) Rapid Color Guide # 509 version 1 04/2013



21 *Pachystachys spicata* 22 *Pachystachys spicata* 23 *Schaueria calytricha*
 Syn.: *Schaueria calytricha* 24 *Schaueria calytricha*
 Syn.: *Schaueria calytricha* 25 *Schaueria capitata*



26 *Schaueria capitata* 27 *Schaueria capitata* 28 *Schaueria gonystachya* 29 *Schaueria gonystachya* 30 *Schaueria hirta*
 [sp. nov. ined.]



31 *Schaueria hirta*
 [sp. nov. ined.] 32 *Schaueria lachnostachya* 33 *Schaueria lachnostachya* 34 *Schaueria litoralis*
 Syn.: *Schaueria litoralis* 35 *Schaueria litoralis*
 Syn.: *Schaueria litoralis*



36 *Schaueria litoralis*
 Syn.: *Schaueria litoralis* 37 *Schaueria marginata* 38 *Schaueria marginata* 39 *Schaueria paranaensis*
 Syn.: *Justicia paranaensis* 40 *Schaueria paranaensis*
 Syn.: *Justicia paranaensis*

South American species of the *TETRAMERIUM* lineage (Acanthaceae)

Ana Luiza Andrade Cortes -- Depto de Botânica da Universidade Estadual de Feira de Santana

Photos by Ana Luiza Andrade Cortes, except where indicated. Produced by: Heike Beitz, Robin Foster, Juliana Philipp, T. Wachter; support from Connie Keller, Hyndman Fund & Mellon Foundation.
 © Ana Luiza Andrade Cortes [analuzia.cortes@gmail.com]. Research support from CAPES, Pronex and Reillon. Thanks to Mario Percy Nafex Vargas (CUZ) for field assistance.
 © ECCO, The Field Museum, Chicago, IL 60605 USA. [http://fieldmuseum.org/ILtools] [irc@fieldmuseum.org] Rapid Color Guide # 509 version 1 04/2013



41 *Schaueria paranaensis*
Syn.: *Justicia paranaensis*



42 *Schaueria thyrsiflora*
[sp. nov. ined.]
foto: Denise Brax



43 *Streblacanthus dubiosus*



44 *Streblacanthus dubiosus*



45 *Streblacanthus dubiosus*



46 *Streblacanthus roseus*
foto: R. Foster



47 *Streblacanthus roseus*
[sp. nov. ined.]
foto: R. Foster



48 *Thysacanthus bolivienus*



49 *Thysacanthus microphyllus*



50 *Thysacanthus microphyllus*



51 *Thysacanthus microphyllus*



52 *Thysacanthus microphyllus*



53 *Thysacanthus ramosissimus*



54 *Thysacanthus ramosissimus*

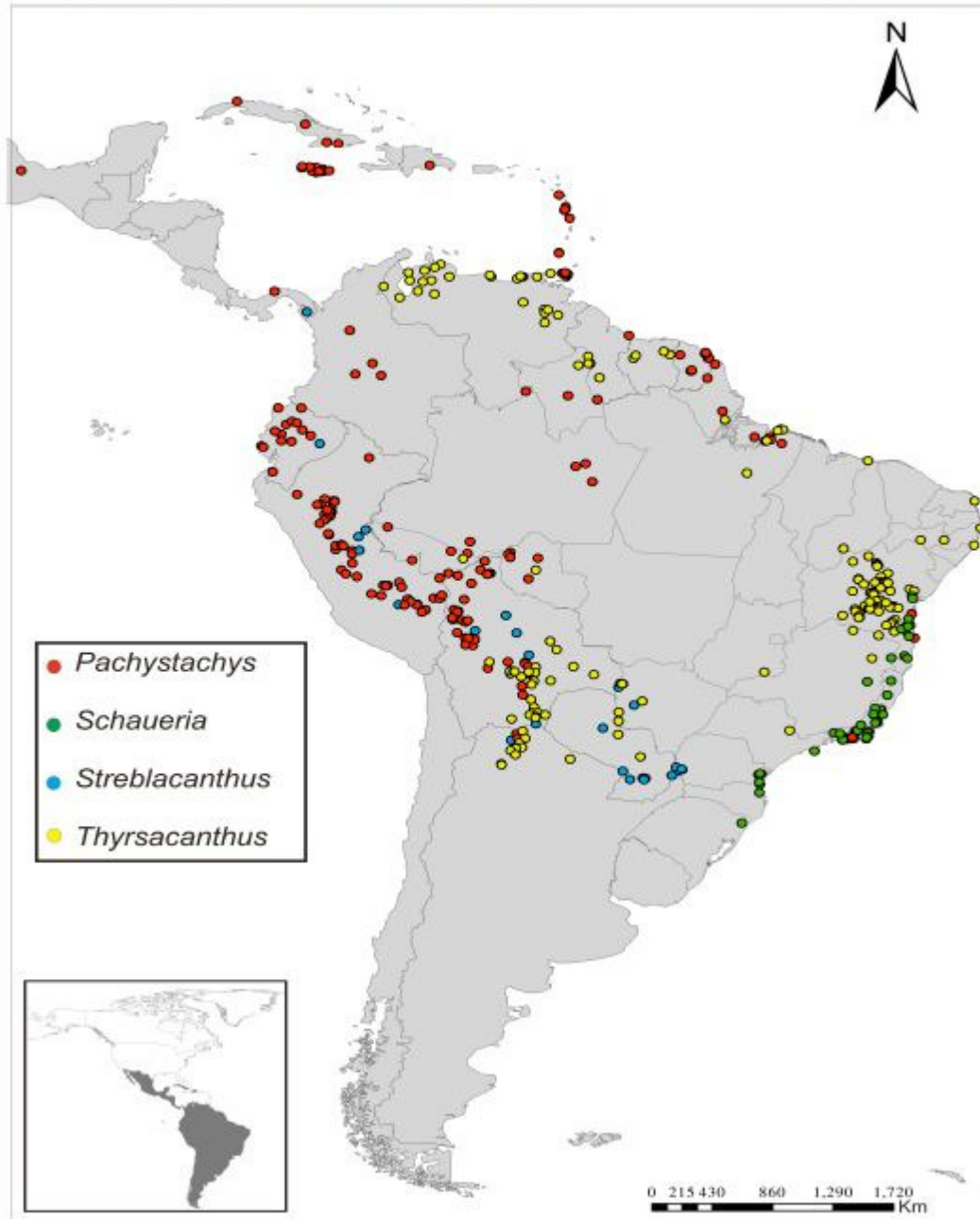


55 *Thysacanthus secundus*

South American species of the *TETRAMERIUM* lineage (Acanthaceae)

Ana Luiza Andrade Côrtes -- Depto de Botânica da Universidade Estadual de Feira de Santana

Photos by Ana Luiza Andrade Côrtes, except where indicated. Produced by Heike Betz, R. Foster, Juliana Philipp, T. Wachter; support from Cornie Kellner, Hyndman Fund & Mellon Foundation
 © Ana Luiza Andrade Côrtes [analuzia.cortes@gmail.com]. Research support from CAPES, Proxex and Re flora. Thanks to Márcio Percy Nafiez Vargas (CLUZ) for field assistance
 © ECCO, The Field Museum, Chicago, IL 60605 USA. [http://fieldmuseum.org/IDtools] [mc@fieldmuseum.org] **Rapid Color Guide # 509** version 1 04/2013



Considerações finais

A reavaliação da hipótese filogenética com amostragem expandida dos gêneros sul-americanos, juntamente com a filogenia datada e a reconstrução ancestral da linhagem *Tetramerium* contribuíram para a definição dos limites genéricos e para o conhecimento de um provável período que pode ter culminado na expansão das florestas secas e isolamento das linhagens das florestas Amazônica e Atlântica. Nossos dados apontam para uma congruência entre esses eventos biogeográficos entre o Mioceno e o Plioceno e indicam uma subsequente fragmentação das florestas secas ainda no Pleistoceno Inferior, contrastando com a hipótese de um arco de florestas secas na Última Máxima Glacial, como proposto pela hipótese de Arco do Pleistoceno. As mudanças climáticas no final do Neogeno como diminuição da temperatura e umidade, parecem ter tido um papel fundamental na reorganização dos biomas neotropicais, culminando com a diversificação das linhagens no Pleistoceno.

As relações entre os principais clados da linhagem *Tetramerium* não foram resolvidas, mas a inclusão de mais regiões, como *tnrL-rpl32-ndhf* e *trnH-psbA*, testadas neste estudo, poderão ajudar nesse aspecto. Todavia, os clados recuperados em nossas análises permitiram redelimitar alguns dos gêneros sul-americanos desta linhagem como:

1. *Schaueria* passou a incluir 14 espécies (vs. 17 spp.) endêmicas da Mata Atlântica. Três novas espécies são descritas, quatro novas combinações, dois sinônimos, cinco lectótipos propostos e seis espécies foram excluídas.
2. *Pachystachys* passou a englobar as espécies de *Streblacanthus* (exceto *S. monospermus*) e *Schaueria azaleiflora*, que formam um grado em relação à *Pachystachys*.str. Duas novas espécies foram descritas e quatro combinações propostas no gênero, que passou a incluir 18 espécies distribuídas principalmente na bacia Amazônica, a maioria endêmica do Peru.
3. *Thyrsacanthus* não é monofilético como tradicionalmente circunscrito. Ele deve incluir um clado mexicano (*Justicia gonzalezii*, *Justicia zopilotensis*, *Yeatesia mabryi*, *Mirandea hyssopus*), *Justicia angustissima*, *Schaueriahumuliflora* e *Carlowrightia sulcata*. Suas espécies estão distribuídas de maneira disjunta nas florestas sazonalmente secas da

4. América do Sul e México. *Anisacanthustrilobus*, tradicionalmente relacionado às espécies desse gênero, mostrou-se mais relacionada a *Harpochilus*, confirmando a morfologia polínica semelhante à encontrada na linhagem Justicioides.