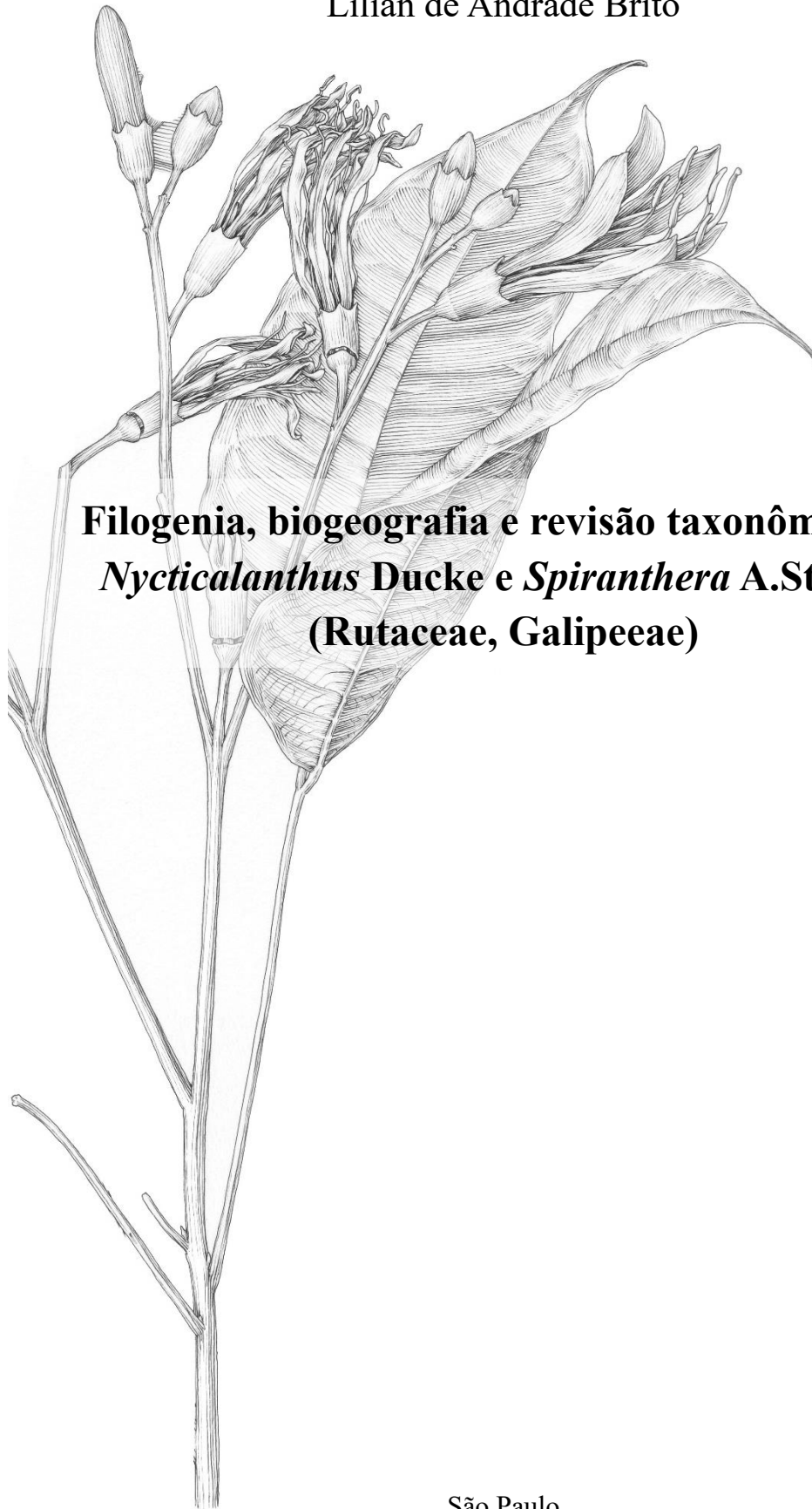


Lilian de Andrade Brito



**Filogenia, biogeografia e revisão taxonômica de
Nycticalanthus Ducke e *Spiranthera* A.St.-Hil.
(Rutaceae, Galipeeae)**

São Paulo

2017

Lilian de Andrade Brito

**Filogenia, biogeografia e revisão taxonômica de
Nycticalanthus Ducke e *Spiranthera* A.St.-Hil.
(Rutaceae, Galipeeae)**

**Phylogeny, biogeography and taxonomic revision of
Nycticalanthus Ducke and *Spiranthera* A.St.-Hil.
(Rutaceae, Galipeeae)**

São Paulo

2017

Lilian de Andrade Brito

**Filogenia, biogeografia e revisão taxonômica de
Nycticalanthus Ducke e *Spiranthera* A.St.-Hil.
(Rutaceae, Galipeeae)**

**Phylogeny, biogeography and taxonomic revision of
Nycticalanthus Ducke and *Spiranthera* A.St.-Hil.
(Rutaceae, Galipeeae)**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São Paulo,
para obtenção do título de Mestre em
Botânica

Orientador: José Rubens Pirani

São Paulo

2017

Ficha Catalográfica

Brito, Lilian de Andrade

Filogenia, biogeografia e revisão taxonômica de *Nicticalanthus* Ducke e *Spiranthera* A.St.-Hil. (Rutaceae, Galipeeae)

Número de páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Botânica.

1. Sapindales. 2. Galipeinae. 3. Diversificação. 4. Sistemática molecular. I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Botânica.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. José Rubens Pirani
Orientador(a)

Dedicatória

À minha família.

Agradecimentos

Ao Dr. José Rubens Pirani, pela orientação, ajuda e suporte sempre que necessário, além estimados ensinamentos sobre este encantador grupo de Rutaceae.

Ao Dr. Pedro Dias, pela oportunidade e confiança em me oferecer este projeto, além da dedicação, ensinamentos, orientação, apoio e paciência, os quais foram imprescindíveis para a minha formação e crescimento acadêmico.

Aos axílios consedidos: CNPq (4 meses de bolsa), FAPESP (9 meses de bolsa) e aos subsídios do Projeto Temático (Sapindales: filogenia e diversificação na região neotropical, FAPESP 2014/18002-2).

À Universidade de São Paulo e ao Instituto de Biociências pelo curso de Pós-graduação.

Ao laboratório de Genômica e Elementos Transponíveis (IB-USP), em especial a Tatiana Corrêa, pelas sequências de DNA e aprendizado laboratorial.

Ao laboratório de anatomia (IB-USP), em especial ao técnico Irvandro, pelas imagens em MEV.

Aos herbários e suas equipes, que atenderam aos meus pedidos de visita e/ou empréstimos: ESA, IAN, INPA, MG, RB, SP, SPF.

Aos artistas Hiroe Sasaki, Marcelo Kubo e Rogério Lupo pelas excelentes ilustrações.

Aos docentes, discente, funcionários, colaboradores e ocasionais visitantes do Laboratório de Biomedicina (EACH) e Laboratório de Sistemática Vegetal (IB-USP), em especial Anna Paula Araujo, Camila Dussan, Caroline Bertocco, Elen Faht, Lucas Paradizo, Marcelo Devecchi, Otávio Marques, Tamylle Ferraz e Thiago Flores, pelas discussões (acadêmicas ou não), apoio em vários momentos e por tornarem minha estadia mais agradável.

A Genise Somner, pela indicação para este trabalho, pelas sugestões/revisão e pelo apoio quando preciso.

Aos incomparáveis amigos Igor Azevedo e Bianca Ferreira, pelas discussões, revisões, conversas e apoio sempre que necessário.

Aos meus pais, Denise e Otávio, e a minha querida irmã Helen, pelo amor e apoio às minhas decisões, que mesmo entendendo pouco do que faço sempre me encorajaram a seguir em frente.

À Thiago, pelo carinho, presença, compreensão e amor infindáveis.

Sumário

Resumo	1
Abstract	2
Introdução Geral	3
Capítulo 1. Filogenia e Biogeografia de <i>Nycticalanthus</i> Ducke e <i>Spiranthera</i> A.St.-Hil. (Galipeinae, Rutaceae).....	8
1.1. Abstract.....	9
1.2. Resumo	10
1.3. Introdução	11
1.4. Material e Métodos	17
1.5. Resultados.....	24
1.6. Discussão	32
1.7. Referências	39
1.9. Anexos	46
Capítulo 2. Revisão taxonômica de <i>Spiranthera</i> A.St.-Hil. (Galipeinae, Rutaceae).....	53
2.1. Resumo	54
2.2. Abstract.....	55
2.3. Introdução	56
2.4. Material e Métodos	56
2.5. Resultados e discussão.....	58
2.6. Referências	103
Considerações finais	113

Índice de Figuras

1.1. Aspectos gerais de <i>Nycticalanthus</i> e <i>Spiranthera</i>	13
1.2. Filogenias obtidas com dados das regiões ETS (A) e trnL-F (B) a partir de inferência Bayesiana (a esquerda, valores de sustentação dos ramos: Probabilidade posterior) e Máxima Verossimilhança (a direita, valores de sustentação dos ramos: Bootstrap).	26
1.3. Filogenia obtida a partir de análise com dados combinados das regiões ETS e trnL-F: A. Comprimento dos ramos na análise Bayesiana; B. Comprimento dos ramos na análise de Máxima Verossimilhança; C. valores de sustentação dos ramos obtidos em análise Bayesiana (valores acima da linha) e de Máxima Verossimilhança (valores abaixo da linha)	27
1.4. Filogenia obtida com análise da região ETS incluindo dados de <i>S. guianensis</i> . Análise feita a partir de inferência Bayesiana (a cima, valores de sustentação dos ramos: Probabilidade posterior) e Máxima Verossimilhança (a baixo, valores de sustentação dos ramos: Bootstrap)	27
1.5. Otimização de caracteres realizada com base na filogenia obtida com dados combinados das regiões de ETS e trnL-F (análise Bayesiana e de Máxima Verossimilhança)	29
1.6. Mapas de distribuição de <i>Nycticalanthus</i> e <i>Spiranthera</i>	31
1.7. Resultado de análise S-DIVA, a partir da filogenia obtida com dados de ETS e trnL-F, para as espécies da subtribo Galipeeae incluídas neste estudo	31
2.1. <i>Spiranthera odoratissima</i> . Primeira ilustração do gênero, reproduzida de Nees & Martius (1823, p. 153, fig. 31), onde foi descrita como <i>Terpnanthus jasminodorus</i>	59
2.2. Flores e fruto de <i>Spiranthera odoratissima</i> : Ilustração reproduzida de Nees & Martius (1823, p. 153, fig. 19-K), descrita como <i>Terpnanthus jasminodorus</i>	59
2.3. <i>Spiranthera odoratissima</i> . Reproduzida de Saint-Hilaire (1824, t. 17)	60
2.4. Flores de <i>Spiranthera odoratissima</i> : Ilustração retirada de Baillon (1872, p. 380, fig. 401-403)	61
2.5. Aspectos gerais de <i>Spiranthera</i>	63

2.6. Mapa mostrando as áreas de distribuição das espécies de <i>Spiranthera</i>	73
2.7. Aspectos de folhas de cinco espécies de <i>Spiranthera</i>	78
2.8. Representação esquemática dos tipos de inflorescência encontrados em <i>Spiranthera</i>	79
2.9. Características florais das espécies de <i>Spiranthera</i>	80
2.10. Frutos e sementes de cinco espécies de <i>Spiranthera</i>	82
2.11. Ramo com inflorescência e detalhes florais de <i>S. speciosa</i>	101

Índice de Tabelas

1.1. Relação e espécies de Rutaceae-Rutoideae utilizadas nas análises moleculares e morfológicas, com posição em dois sistemas de classificação, dados dos espécimes- testemunho (<i>vouchers</i>) depositados no herbário SPF	18
1.2. Relação dos principais espécimes utilizados nas análises morfológicas, contendo: nome do coletor principal, número de coleta, local de coleta e acrônimo do herbário em que está depositada a amostra	19
1.3. Lista dos primers (região, nome e sequência), ciclos de PCR e referências utilizadas neste estudo	21
2.1. Países em que ocorrem as espécies de <i>Spiranthera</i>	72
2.2. Comparação morfológica das características diagnósticas das espécies de <i>Spiranthera</i>	77

Resumo

Os gêneros *Nycticalanthus* (monotípico) e *Spiranthera* (quatro espécies), pertencentes à família Rutaceae, tribo Galipeae, são semelhantes morfológicamente e possuem distribuição restrita à América do Sul. São predominantemente arvoretas ciófilas de florestas úmidas, exceto *Spiranthera odoratissima*, que possui hábito arbustivo savânico e é a espécie de distribuição mais ampla, com a maior variabilidade morfológica. Este estudo teve como objetivo investigar as relações de parentesco entre *Nycticalanthus* e *Spiranthera* e suas espécies, utilizando dados moleculares (região ETS do DNA nuclear e espaçador trnL-F do DNA plastidial), visando entender os processos subjacentes à sua diversificação e biogeografia, além de realizar uma revisão taxonômica do grupo. Baseado na filogenia obtida e nas características morfológicas compartilhadas entre as espécies de ambos os gêneros, muitas delas sinapomórficas, é proposta a sinonimização do gênero monotípico *Nycticalanthus* sob *Spiranthera*. A revisão taxonômica apresentada baseia-se em uma extensa análise morfológica do grupo, incluindo expedições a campo e estudo de espécimes de herbários, elaboração de chave de identificação, descrição e ilustrações das seis espécies reconhecidas, incluindo uma espécie nova de Iquitos, Peru, além de dados de distribuição geográfica, habitats e variabilidade morfológica de cada táxon.

Abstract

The genera *Nycticalanthus* Ducke (monotypic) and *Spiranthera* A.St.-Hil. (four species), belonging to Rutaceae, tribe Galipeae, are morphologically similar and restricted to South America. They are mostly sciophyllous treelets from rainforests, except for *Spiranthera odoratissima*, the most widespread species, which is a shrub inhabiting savannic formations and showing the highest morphological variation. This study investigated the phylogenetic relationships between the two genera, and among their species as well, using molecular data (ETS from the nuclear DNA, and trnL-F spacer from the plastidial DNA), aiming at understanding the processes involved in their diversification and biogeographic history. I also studied the taxonomic circumscription of both genera (all species included) carrying out a taxonomic revision of them. Based on the phylogeny and morphological characteristics shared by the species of both genera (most of them synapomorphies), I have proposed the synonymization of the monotypic genus *Nycticalanthus* under *Spiranthera*. The taxonomic revision is based on extensive morphological analysis of the group, including collecting and observation during field trips, and study of herbarium specimens. I also present identification keys, descriptions and illustrations for all the six species, including a new one from Iquitos, Peru, as well as updated geographic distribution range, habitats, and discussion about the morphological variation of each taxon.

Introdução geral

Os gêneros *Nycticalanthus* Ducke e *Spiranthera* A.St.-Hil. (Rutaceae, tribo Galipeeae, Galipeinae), são tratados na literatura da família como proximamente relacionados, compartilhando um elevado número de caracteres morfológicos e de distribuição (Pirani, 1999; Kubitzki et al. 2011). Até o momento, poucos estudos incluíram esses gêneros, com exceção de *S. odoratissima*, a qual já foi incluída em análises fitoquímicas (e.g. Freitas et al. 2002; Santos et al. 2011; Chaibub et al. 2013; Matos et al. 2014; Vieira et al. 2016), assim como é frequentemente mencionada em levantamentos florísticos (e.g. Kallunki 1995; Albuquerque 1997; Pennington et al. 2004; Pirani 2005, 2009; Pirani et al. 2014; Funk et al. 2007; Bernal et al. 2015; Forzza et al. 2010).

O gênero *Spiranthera* foi descrito por Saint-Hilaire (1823), o qual destacou as folhas trifolioladas e as flores pentâmeras com cálice curto, cupuliforme, dentado, corola hipógina, filete filiforme, antera basifixa, espiraladas após a liberação do pólen, estigma apical pentalobado, disco nectarífero cilíndrico, campanulado, ginóforo cilíndrico, ovário profundamente pentalobado, truncado, pentalocular, apresentando dois óvulos por lóculo. Posteriormente foram descritas mais três espécies para o gênero: *S. guianensis* Sandwith (Sandwith 1928), *S. parviflora* Sandwith (Sandwith 1939), *S. atlantica* Pirani (Pirani 2010). Adicionalmente, no presente trabalho está sendo proposta uma nova espécie, a ser publicada posteriormente (*S. peruviana*, sp. nov. ined. Brito et al. em preparação, veja o Capítulo 2). Por sua vez, o gênero *Nycticalanthus* (monotípico) foi proposto por Ducke (1932) e é caracterizado pelo hábito que varia de arbusto a arvoreta, com folhas alternas, trifolioladas; pelas inflorescências terminais em cimeiras longamente pedunculadas; pelas flores pentâmeras, com cálice tubuloso, com pétalas livres e desiguais, com cinco estames

livres, ascendentes, cujas anteras são oblongo-lineares, pelo disco urceolado, subcupular crenado-ondulado, ginóforo obcônico-alongado; pelo fruto esquizocárpico formado por dois a três folículos, com uma só semente, a qual é oblonga e sub-reniforme.

Embora ambos os gêneros sejam bem semelhantes morfológicamente, as descrições existentes destacam como diferenças marcantes a zigomorfia da corola em botão em *Nycticalanthus*, contrastando com as flores quase actinomorfas com botões retos em *Spiranthera* (Pirani 1999, 2005, 2006, 2010; Kubitzki et al. 2011). Adicionalmente, *Nycticalanthus* possui pólen baculado 4-brevicolporado (vs. pólen equinado 3-porado em *Spiranthera*, Barth 1982; Morton & Kallunki 1993).

As espécies dos gêneros estudados possuem distribuição neotropical, quatro são encontrados na região amazônica, uma na Mata Atlântica e uma única espécie ocorre em áreas savânicas. Essa distribuição em formações fitogeográficas contrastantes suscita questões instigantes que motivaram o presente trabalho, além da necessidade de revisão desses dois gêneros que nunca foram estudados de forma abrangente.

Nesse sentido, este estudo teve como objetivo contribuir para a compreensão da história de diversificação de ambos os gêneros, analisando a filogenia, taxonomia e ocorrência das espécies, visando alcançar um melhor entendimento do grupo e da própria família Rutaceae na região neotropical.

Este estudo está estruturado em duas partes: 1) o primeiro capítulo contém o estudo filogenético e biogeográfico dos dois gêneros, visando verificar a monofilia por meio da inferência das relações de parentesco das espécies com base em dados moleculares (ETS - nDNA e trnL-F - cpDNA), utilizando abordagens probabilísticas (Bayesiana e Máxima Verossimilhança). A partir da filogenia do gênero, foram examinadas hipóteses de evolução de alguns caracteres morfológicos assim como foi feita

a reconstrução da história de diversificação nos diferentes ambientes em que as espécies são encontradas, analisando as possíveis áreas ancestrais de todos os ramos da linhagem.

No segundo capítulo é apresentada uma revisão taxonômica de *Spiranthera* e *Nycticalanthus*, com discussão das suas características morfológicas, sob diversas abordagens, incluindo um levantamento histórico da taxonomia, uma chave de identificação, descrição e ilustrações das seis espécies reconhecidas, incluindo uma espécie nova da região de Iquitos, no Peru. Os novos nomes e novas combinações de taxons aqui mencionados serão publicados em revistas científicas e, conseqüentemente, a presente tese não deve ser considerada como publicação efetiva de nenhum nome.

Referências

- Albuquerque, B. W. P. 1979. Notas adicionais sobre *Spiranthera guianensis* Sandwith (Rutaceae-Cuspariaceae)-Nova para o Brasil. *Acta Amazonica* 9: 641-644.
- Barth, O. M. 1982. Variações polínicas em espécies brasileiras da família Rutaceae. *Boletim do Instituto de Geociências USP* 13: 129-134.
- Bernal, R., Gradstein, S.R. & Celis, M. (eds.). 2015. *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá: Bogotá: Universidas nacional de Colombia. <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>.
- Chaibub, B. A. Oliveira, T. B. Fiuza, T. S. Bara, M. T. F. Tresvenzol, L. M. F. & Paula, J. R. 2013. Composição química do óleo essencial e avaliação da atividade antimicrobiana do óleo essencial, extrato etanólico bruto e frações das folhas de *Spiranthera odoratissima* A. St.-Hil. *Revista Brasileira de Plantas Medicinai*s 15: 225-29.
- Ducke, A. 1932. Neue Gattungen aus der Hylaea Brasiliens. *Notizblatt des Königl. botanischen Gartens und Museums zu Berlin. Berlin-Dahlem* 11: 341-347.
- Forzza, R. C. Baumgratz, J. F. A. Bicudo, C. D. M. Carvalho Júnior, A. A. Costa, A., Costa, D. P. Hopkins, M. Leitman, P. M. Lohmann, L. G. Maia, L. C. Martinelli, G. Menezes, M. Morim, P. Nadruz Coelho, M. A. Peixoto, A. L. Pirani, J. R. Prado, J. Queiroz, L. P. Souza, V. C. Stehmann, J. R. Sylvestre, L. S. Walter, B. M. T. & Zappi D. 2010. *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

- Freitas, C. M. D. J. Guedes, M. L. D. S. & Veloso, E. D. S. 2002. Extração com solvente e fluido supercrítico dos constituintes do caule subterrâneo de *Spiranthera odoratissima* A. St.-Hil.(Rutaceae). *Revista Brasileira de Farmacologia* 12: 19-21.
- Funk, V. A. Berry, P. Alexander, S. Hollowell, T. H. & Kelloff, C. L. 2007. *Checklist of the plants of the Guiana Shield (Venezuela: Amazonas, Bolivar, Delta Amacuro; Guyana, Surinam, French Guiana)*. Washington, DC: National Museum of Natural History.
- Kallunki, J.A. 2005. *Rutaceae*. In Berry, P.E., Yatskievych & Holst, B.K. (eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 9. Pp. 1-39. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Kubitzki, K., Kallunki J. A, Duretto M. & Wilson, P. G. 2011. *Rutaceae*. in: Kubitzki, K. (ed.) *The families and genera of vascular plants vol. 10*. Heidelberg: Springer Verlag, p. 275-257.
- Matos, L. G. Pontes, I. S. Tresvenzol, L. M. F. Paula, J. R. & Costa, E. A. 2004. Analgesic and anti-inflammatory activity of the ethanolic extract from *Spiranthera odoratissima* A.St. Hilaire (Manacá) roots. *Phytotherapy Research* 18(12): 963-966.
- Morton, C. M., and Kallunki, J. A. 1993. Pollen morphology of the subtribe Cuspariinae (Rutaceae). *Brittonia* 45(4): 286-314.
- Pennington, T. D. Reynel, C. & Daza, A. 2004. *Illustrated guide to the trees of Peru*. Kew: David Hunt.
- Pirani, J. R. 1999. *Estudos taxonômicos em Rutaceae: revisão de Helietta e Balfourodendron (Pteleinae), análise cladística de Pteleinae, sinopse de Rutaceae no Brasil*. Tese de Livre-Docência. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Pirani, J. R. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Rutaceae. *Rodriguesia* 56(86): 189-204.
- Pirani, J. R. 2006. Flora de Grão-Mogol, Minas Gerais: Rutaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 24: 69-76.
- Pirani, J. R. 2009. Rutaceae. in: Sobral, M. Costa, D. P. and Kamino, L. H. Y. (eds.) *Plantas da Floresta Atlântica*. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Pirani, J. R. 2010. *Spiranthera atlantica* (Rutaceae, Galipeae), a new species and the first record of the genus for the Brazilian Atlantic Forest. *Novon* 20: 203-206.
- Pirani, J.R., Groppo, M. & Dias, P. 2014. Rutaceae. In Jorgensen, P. M., Nee, M. H. & Beck, S. G. (Eds.). *Catalogo de las plantas vasculares de Bolivia*. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press, 1171-1176.
- Saint-Hilaire, A. F. C. P. 1823. Description des principaus generes nouveaux el des espèces nouvelles de la Flore-du Brèsil, cetés dans le Memoire sur le Gynobase. Bulletin des Sciences, par la Société Philomatique.de Paris:
- Sandwith, N. Y. 1928. New species from British Guiana. *Bulletin of Miscellaneous Information (Royal Botanic Gardens, Kew)* 9: 365-379.

- Sandwith N. Y. 1939. Contributions to the Flora of Tropical America: XLIII. Further Results of Recent Collections. British Guiana. *Bulletin of Miscellaneous Information (Royal Botanic Gardens, Kew)* 10: 545-563.
- Santos, R. A. N. Batista, J. Rosa, S. I. G. Torquato, H. F. Bassi, C. L. Ribeiro, T. A. N. Sousa Jr. P. T. Selhorst, A. M. Bessera, E. S. Fontes, C. J. F. Silva, L. E. & Piuvezam, M. R. 2011. Leishmanicidal effect of *Spiranthera odoratissima* (Rutaceae) and its isolated alkaloid skimmianine occurs by a nitric oxide dependent mechanism. *Parasitology* 138(10): 1224-1233.
- Vieira, R. F. Camillo, J. Coradin, L. 2016. *Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: Plantas para o Futuro: Região Centro-Oeste*. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente. Secretaria de Biodiversidade, MMA.

Capítulo 1

Filogenia e Biogeografia de *Nycticalanthus* Ducke e *Spiranthera* A.St.-Hil.¹

¹ *Manuscrito a ser submetido para *Journal of Systematics and Evolution*, em co-autoria com José Rubens Pirani e Pedro Dias

1.1. Abstract

Nycticalanthus Ducke and *Spiranthera* A.St.Hil. are genera of the family Rutaceae (Galipeinae) that share several morphological characteristics. Together, they have six species (*Nycticalanthus* is monotypic and *Spiranthera* has five species) with known occurrence in the Amazon and Atlantic forests, and cerrado (savannah) as well. In this study, we aimed at understanding the evolutionary and biogeographic histories of both genera under. Bayesian and maximum likelihood approaches, using ETS (nDNA) and trnL-F (cpDNA) spacer. Also, we performed an ancestral area biogeographic analysis. Both molecular regions support the monophyly of both genera, which are sister to each other within the subtribe Galipeinae, tribe Galipeae. Furthermore, there are morphological characters easily associated to the clades. Based on the results, and in order to improve taxonomic informativity by avoiding the recognition of monotypic genera, we propose the new combination of *N. speciosus* under *Spiranthera*. Additionally, we provide distribution maps of the five recognized species: *S. guianensis*, *S. parviflora* and *S. speciosa* are sciophyllous from the Amazon forest, *S. atlantica* is a sciophyllous from the eastern Brazilian Atlantic Forest, and *S. odoratissima* is an heliophyllous savannic shrub. The S-DIVA analysis suggests that the likely ancestral area of the clade *Nycticalanthus/Spiranthera* would be comprised by the Amazonian biogeographic provinces, with further occupation of the Atlantic province followed by a colonization of the Cerrado and Caatinga provinces.

1.2. Resumo

Nycticalanthus Ducke e *Spiranthera* A.St.Hil. são gêneros da família Rutaceae (Galipeinae) que compartilham várias características morfológicas. Conjuntamente, os gêneros possuem seis espécies com ocorrência conhecida nas florestas amazônica e atlântica, assim como no cerrado. Porém, até o momento não foram feitos trabalhos que buscassem compreender sua história evolutiva e de distribuição. Desta forma, este trabalho buscou compreender a filogenia do grupo, a partir de abordagem bayesiana e de máxima verossimilhança, utilizando as regiões ETS (nDNA) e trnL-F (cpDNA). Posteriormente foi realizada uma análise biogeográfica em busca de áreas ancestrais do clado. A filogenia obtida com base em ambas as regiões do DNA (ETS e trnL-F) corroboram a monofilia do grupo como táxons irmãos dentro da subtribo Galipeinae na tribo Galipeae. Adicionalmente, vários caracteres morfológicos podem ser facilmente associados como diagnósticos dos clados e corroboram a proposta de realocação de *N. speciosus* para *Spiranthera*. São apresentados mapas de distribuição das espécies estudadas: *N. speciosus*, *S. guianensis*, *S. parviflora* e *Spiranthera* sp. nov., ciófilas da floresta Amazônica, *S. atlantica*, ciófila da floresta atlântica e *S. odoratissima*, heliófila de formações savânicas. A análise S-DIVA gerou um panorama em que a área ancestral da linhagem *Nycticalanthus* e *Spiranthera* estaria situada nas províncias de floresta amazônica, com uma ocupação posterior da província Atlântica seguida de uma colonização mais recente das províncias do Cerrado e Caatinga.

1.3. Introdução

A família Rutaceae, pertence à ordem Sapindales e possui cerca de 155 gêneros e 1600 espécies com ampla distribuição em regiões tropicais e temperadas do planeta (Kubitzki et al. 2011). Na região Neotropical são encontradas 350 espécies (Kallunki 2004) distribuídas em 48 gêneros (dos quais 32 são nativos do Brasil, Pirani 1999, BFG 2015). Do ponto de vista filogenético, a família representa um grupo monofilético (Chase et al. 1999, Groppo et al. 2008, 2012, Morton & Telmer 2014). Entretanto, com relação à classificação em nível de subfamília, ainda há discussões na literatura (duas subfamílias de acordo com Groppo et al. 2012, três subfamílias de acordo com Kubitzki et al. 2011 e quatro subfamílias de acordo com Morton & Telmer 2014).

Os gêneros *Nycticalanthus* Ducke. e *Spiranthera* A.St-Hil., objetos do presente estudo estão incluídos na subfamília Rutoideae (tribo Galipeeae, subtribo Galipeinae) e possuem distribuição exclusivamente neotropical. Ambos os gêneros exibem atributos comuns das Rutaceae, tais como o hábito lenhoso, as folhas alternas, compostas, com cavidades secretoras oleíferas na lâmina (visíveis como pontuações translúcidas), flores pentâmeras diclamídeas, dialipétalas, isostêmones, com estames livres, disco nectarífero e ovário súpero com carpelos concrecidos apenas parcialmente, biovulados. Seus frutos secos deiscentes ostentam sementes sem endosperma e caracterizam os gêneros como membros da subfamília Rutoideae. Adicionalmente, as sementes com funículo curto, projetadas pelo endocarpo elástico na dispersão, permitem com que esses gêneros sejam incluídos na tribo Galipeeae. Por sua vez, os estames ascendentes com anteras basifixas e não versáteis permitem associar ambos os gêneros à subtribo Galipeinae (Pirani 1999).

No tratamento global mais recente da família, Kubitzki et al. (2011) incluem *Nycticalanthus* e *Spiranthera* no “agrupamento” Angostura, não tendo sido adotadas as tribos e subtribos da classificação tradicional feita por Engler (1931). Isso foi decorrente

da necessidade atual de reformulação das subfamílias e de muitos de seus grupos hierarquicamente inferiores para restaurar a condição de monofilia, com base em estudos recentes de filogenia molecular (Groppo et al. 2008, 2012; Morton & Telmer 2014). Porém cabe ressaltar que os gêneros tradicionalmente alocados em Galipeinae têm emergido consistentemente constituindo uma linhagem bem sustentada, americana, neotropical (veja Groppo et al. 2012).

Dentre as Galipeinae, *Nycticalanthus* e *Spiranthera* podem ser conjuntamente reconhecidos por apresentarem folhas trifolioladas com nervação broquidódroma, flores pentâmeras, dialipétalas, com todos cinco estames férteis e livres entre si, com anteras sem apêndices gineceu sobre um ginóforo conspícuo e frutos com um a cinco mericarpos do tipo folículo, carenados dorsal e ventralmente, unisseminados (Pirani 1999). Em contraste, nos demais gêneros da subtribo Galipeinae predominam flores tubulosas com pétalas parcialmente unidas, tendo alguns estaminódios e apenas dois estames férteis, que podem estar parcialmente unidos e cujas anteras geralmente são providas de apêndices, e ainda raramente com ginóforo presente ou conspícuo (El Ottra et al. 2013; Pirani 1999).

Embora ambos sejam bem semelhantes morfológicamente, geralmente são citadas como diferenças marcantes a zigomorfia da corola em botão em *Nycticalanthus*, contrastando com as flores quase actinomorfas com botões retos em *Spiranthera* (Pirani 1999, 2005, 2006, 2010a; Kubitzki et al. 2011). Adicionalmente, *Nycticalanthus* apresenta pólen baculado 4-brevicolporado e *Spiranthera* possuir pólen equinado 3-porado (Morton & Kallunki 1993; Barth 1982). Deve ser ressaltado que essas ornamentações (báculas ou acúleos) são compartilhadas com apenas dois outros gêneros (*Erythrochiton* e *Angostura*) e contrastam muito com os padrões predominantes nos

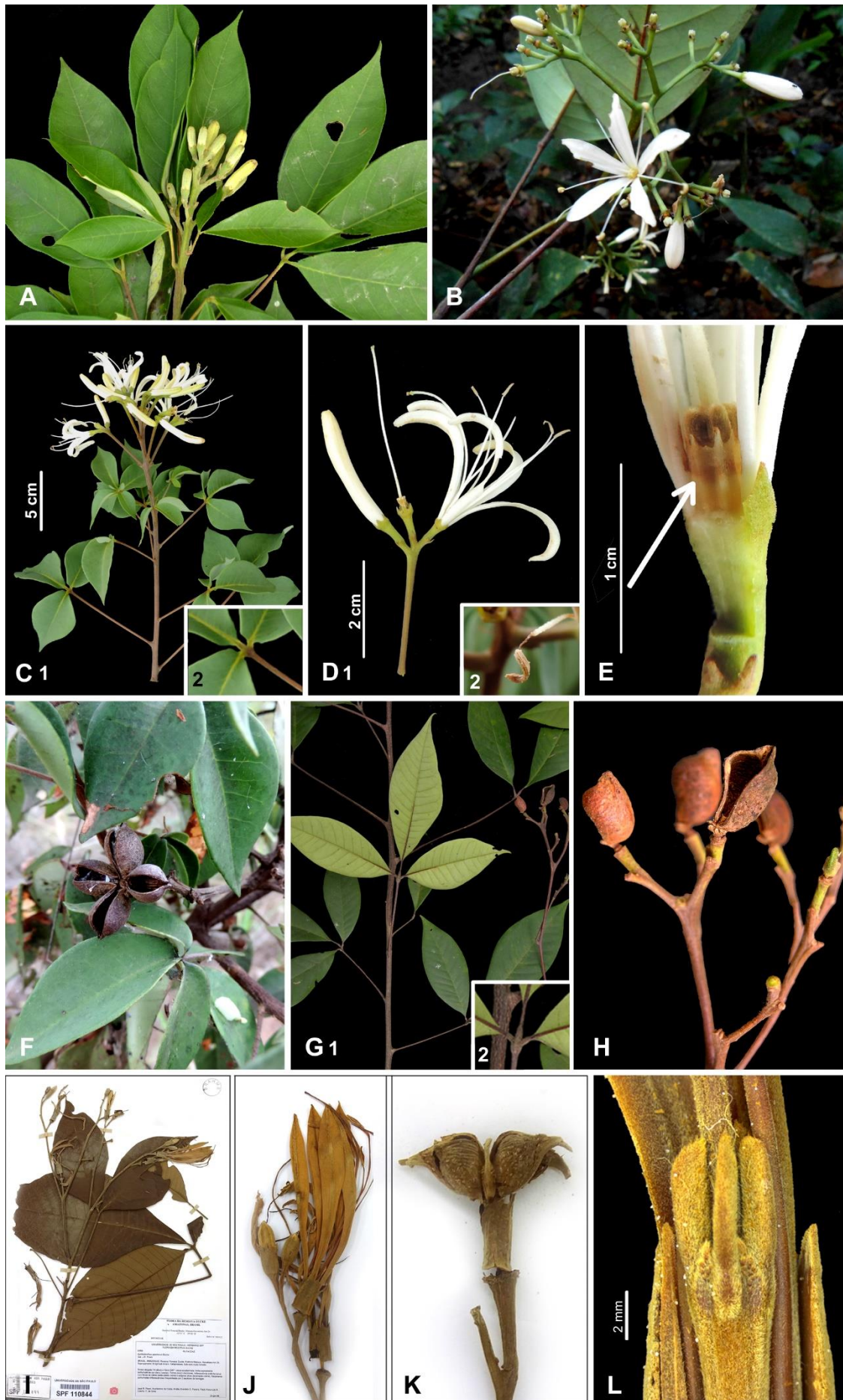


Fig. 1.1 (página anterior). *Spiranthera atlantica* (Folli D.A. 5450): A- Ramo com flores em botão. *S. guianensis* (Pace M.R. 527): B- Ramo com inflorescência portando flores jovens tubulares e flores em antese com pétalas completamente livres entre si, expandidas radialmente. *S. odoratissima* (C, D, E e F; Brito L.A. 11): Ramo portando inflorescência e folhas trifolioladas (C1) com folíolos (sub)sésseis (C2). D- Flores tubulares em botão, mas com pétalas completamente livres entre si na antese (D1), detalhe da antera espiralizada em senescência (D2). E- Ovário com nectário cupular (seta) de margem denteada, circundando o ginóforo. F- Fruto esquizocarpo com quatro mericarpos foliculares. *S. parviflora* (G e H; Dias. P. 248). G- Ramo portando infrutescência e folhas trifolioladas (G1), os folíolos distintamente peciolados (G.2). H- Frutos em que apenas um mericarpo se desenvolveu. *Nycticalanthus speciosus* (I - M; Pirani J.R. 3659): I- Ramo fértil, portando botões e flores antéticas. J- Ramo parcial de inflorescência mostrando flores em antese, cujo cálice se rompe na base, K- Fruto esquizocarpo, evidenciando dois mericarpos e cálice tubular persistente, M- detalhe das apófises pronunciadas no ápice do ovário. Fotos da primeira autora, exceto A. D.A. Folli e B. Marcelo Pace.

pólens das Rutoideae: estriado ou menos frequentemente reticulado (Morton & Kallunki 1993; Kubitzki et al. 2011) (fig. 1.1).

Na literatura há poucos estudos sobre a morfologia, mesmo que parcial, das espécies dos dois gêneros (Barth 1982; Morton and Kallunki 1993; Pirani 1999, 2005, 2006). Com efeito, apenas recentemente grupos neotropicais de Rutaceae têm sido mais bem amostrados em estudos filogenéticos (e.g., Groppo et al. 2008, 2012; Dias et al. 2015; Bruniera 2015). Entretanto, os gêneros aqui estudados ainda não o foram. Dessa forma, as relações filogenéticas de *Nycticalanthus* e *Spiranthera*, assim como suas posições relativas na filogenia das Rutaceae, ainda são desconhecidas.

Em termos geográficos, o gênero *Nycticalanthus* é encontrado no interior de florestas ombrófilas na Amazônia, enquanto *Spiranthera* ocorre tanto nas florestas amazônicas (*S. guianensis* Sandwith e *S. parviflora* Sandwith), como nas formações savânicas do Brasil central e parte da Bolívia (*S. odoratissima* A.St-Hil.) e ainda em floresta ombrófila da costa Atlântica brasileira (*S. atlantica* Pirani) (Pirani 1999, 2009, 2010a,b; Pirani & Groppo 2017).

No Brasil, as áreas de floresta Atlântica e a Amazônica concentram ca. 72% da diversidade de Rutaceae, com ca. 90 das espécies na região Atlântica e 52 espécies na Amazônia (Pirani 2009, 2010b; Pirani & Groppo 2017). Entretanto, os gêneros em estudo têm diversidade concentrada na Amazônia (*Nycticalanthus* e três das quatro espécies de *Spiranthera*), enquanto que apenas *S. odoratissima* encontra-se amplamente distribuída em fitofisionomias savânicas (Pirani 1999).

A floresta Atlântica é caracterizada como um dos 34 *hotspots* de biodiversidade do mundo (Myers et al. 2000), possuindo cerca de 20 mil espécies de plantas vasculares, sendo 40% endêmicas (Stehmann et al. 2009). Ao longo dos anos, os processos de degradação, iniciados no período da colonização, alteraram sua cobertura original para menos de 11%, distribuída em florestas de baixada, matas interioranas, campos de altitude e faixas litorâneas. Por sua vez, a floresta Amazônica, embora também sofra com a degradação pela ação humana, possui grandes extensões em nove países que abrangem boa parte da Bacia Amazônica. É caracterizada como uma das biotas mais diversas do mundo, acreditando-se que abriga aproximadamente 10% das espécies do planeta, com cerca de 40.000 espécies de angiospermas e outras mais ainda não descobertas (Silva & Garda 2016). Na Amazônia brasileira há registro de 11896 espécies de plantas vasculares, sendo 1900 delas endêmicas do país (BFG 2015).

Entre essas duas grandes regiões florestais tropicais, Atlântica e Amazônica, estende-se a chamada “diagonal seca” (e.g. Oliveira & Ratter 1995), cuja parte central é o domínio do Cerrado, com amplas extensões de formações savânicas (Coutinho 1976, Batalha 2011), limitadas ao nordeste pela Caatinga e a sudeste pelo Chaco (Werneck et al. 2012). O cerrado é a savana tropical mais rica em espécies no mundo, e apesar dos impactos da degradação, ainda possui 356.630 km² de remanescentes de vegetação (o equivalente a 20% da sua área original). Agrupando ca. 10.000 espécies de plantas (ca.

4.400 endêmicas), ele é classificado como um *hotspot* de biodiversidade do planeta (Myers et al. 2000). Segundo BFG (2015), o Cerrado brasileiro possui 12097 espécies de plantas vasculares, sendo 4252 endêmicas do país. Nesse sentido, entender como os grupos de plantas neotropicais se diversificaram nessas áreas continua sendo uma questão instigadora, sobretudo em casos como o de *Nycticalanthus* e *Spiranthera*, que possuem espécies arborescentes nas florestas e uma espécie arbustiva savânica.

Nas últimas décadas, a compreensão da evolução e diversificação de espécies tem avançado sobretudo por meio de análises moleculares. O uso de dados moleculares para a reconstrução da filogenia da família Rutaceae tem fornecido grandes avanços para o esclarecimento das relações taxonômicas entre os grupos que a compõem, além da compreensão da sua história evolutiva e atual distribuição geográfica (Appelhans et al. 2012; Chase et al. 1999; Groppo et al. 2008, 2012, 2017; Salvo et al. 2008; Salvo et al. 2011). Estes estudos moleculares tornaram-se essenciais, inclusive, para evidenciar e permitir a descrição de novas espécies (Dias et al. 2013). Portanto, atualmente é imprescindível o uso de regiões do DNA para realizar inferências filogenéticas. Adicionalmente, em Rutaceae, duas das regiões do DNA que têm sido mais utilizadas em estudos filogenéticos são o ETS (DNA nuclear) e trnL-F (DNA plastidial).

Nesse contexto, se insere este estudo sobre filogenia e biogeografia dos gêneros *Nycticalanthus* e *Spiranthera*, que tem como objetivos principais: **1)** Investigar o seu posicionamento filogenético na subtribo Galipeinae e sua monofilia; **2)** investigar as relações de parentesco entre ambos e entre suas espécies; **3)** buscar possíveis sinapomorfias morfológicas para os grupos evidenciados na filogenia; **4)** reconstruir um panorama de áreas geográficas ancestrais com base na filogenia obtida, visando a compreensão dos processos subjacentes à sua diversificação nas formações vegetacionais (florestais e savânicas) em que ocorrem.

1.4. Materiais e Métodos

1.4.1. Amostragem taxonômica

A partir de expedições de coleta e doações de colaboradores, foram obtidas amostras das cinco espécies de interesse pertencentes aos dois gêneros: *S. atlantica*, *S. guianensis*, *S. parviflora*, *S. odoratissima* e *N. speciosus*. Adicionalmente, como grupos-externos foram selecionados representantes de 10 gêneros do clado americano-tropical de Rutoideae e um gênero do clado Velho Mundo/Oceania (ambos clados definidos em Groppo et al. 2012), relacionados na Tabela 1.1.

1.4.2. Análise morfológica

O estudo morfológico foi baseado em material floral conservado em etanol 70% e na análise de exsicatas selecionadas dos acervos dos herbários IAN, IBGE, INPA, MG, NY, R, RB, SP, SPF e UB (acrônimos segundo Thiers 2016), submetendo as partes reprodutivas de espécimes herborizados à reidratação em água fervente com glicerina. Foram utilizados esteromicroscópio e microscópio de luz Zeiss DSM-970 com equipamento fotográfico acoplado. A análise de flor e pólen foi feita sob microscopia eletrônica de varredura (ME) e foi realizada após desidratação das amostras em série etanólica e ponto crítico, seguida de montagem dos fragmentos sobre *stubs* submetidos a banho de ouro e examinados com microscópio Zeiss DMS-940. A Tabela 1.2 apresenta as amostras selecionadas para análises morfológicas, porém a totalidade de material herborizado examinado dos dois gêneros estudados está apresentada em Brito et al. (in prep., veja o Capítulo 2).

Tabela 1.1. Relação de espécies de Rutaceae utilizadas nas análises moleculares e morfológicas, com posição em dois sistemas de classificação e dados dos espécimes-testemunho (*vouchers*) depositados no herbário SPF.

Classificação		Espécies	Voucher de coleta (SPF)	Procedência *
Engler (1931)	Kubitzki et al. (2011)			
Subfamília	Subfam. Rutoideae	<i>Angostura bracteata</i>	P. Dias 335	Linhares, ES (BR)
Rutoideae	Agrupamento	(Nees & Mart.)		
Tribo	Angostura	Kallunki		
Galipeaceae**		<i>Conchocarpus furcatus</i>	P. Dias 506	Mimoso do Sul, ES (BR)
Subtribo		Kallunki		
Galipeinae**		<i>Galipea jasminiflora</i>	P. Dias 505	Mimoso do Sul, ES (BR)
		(A.St.-Hil.) Engl.		
		<i>Neoraputia paraensis</i>	P. Dias 245	Buriticupu, MA (BR)
		(Ducke) Emmerich ex Kallunki		
		<i>Nycticalanthus speciosus</i> Ducke	C.L. Silva-Luz 89	Manaus, AM (BR)
		<i>Rauia nodosa</i> (Engl.) Kallunki	P. Dias 340	Linhares, ES (BR)
		<i>Spiranthera atlantica</i> Pirani	P. Dias 518	Linhares, ES (BR)
		<i>Spiranthera guianensis</i> Sandwith	B.W.P. Albuquerque 1200	Amazonas, AM (BR)
		<i>Spiranthera odoratissima</i> A.St.-Hil.	P. Dias 305	Ponte Alta do Tocantins, TO (BR)
		<i>Spiranthera parviflora</i> Sandwith	P. Dias 244	Buriticupi, MA (BR)
		<i>Spiranthera sp. nov.</i>	M. Pace 527	Iquitos, LO (PERU)
Subfamília	Subfam. Rutoideae	<i>Esenbeckia almawillia</i>	P. Dias 280	Ladário, MS (BR)
Rutoideae	Agrupamento	Kaastra		
Tribo	Esenbeckia			
Galipeaceae**		<i>Metrodorea maracasana</i> Kaastra	P. Dias 510	Linhares, ES (BR)
Subtribo		<i>Pilocarpus microphyllus</i> Stapf ex Wardlew.	P. Dias 237	Parauapebas, PA (BR)
Pilocarpinae	Subfam. Rutoideae	<i>Pilocarpus jaborandi</i> Holmes	P. Dias 252	Viçosa do Ceará, CE (BR)
				Piracicaba, SP (BR)
Subfamília	Subfam. Rutoideae	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	P. Dias 217	
Toddalioideae	Agrupamento			
Subtribo	Balfourodendron			
Pteleinae				
Subfamília	Subfam. Rutoideae	<i>Hortia brasiliiana</i>	P. Dias 546	Mucugê, BA (BR)
Toddalioideae	Agrupamento	Vand. ex DC.		
Subtribo	Angostura			
Toddaliinae				
Subfamília	Subfam. Rutoideae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam	P. Dias 279	Curumbá, MS (BR)
Rutoideae	Agrupamento Euodia			
Tribo				
Zanthoxyleae				

*Abreviações: Amazonas (AM), Bahia (BA); Brasil (BR), Ceará (CE), Espírito Santo (ES), Loreto (LO), Maranhão (MA), Mato Grosso do Sul (MS), São Paulo (SP), Tocantins (TO), Brasil (BR).

**Adaptado para a validação dos nomes ilegítimos Cuspariaceae e Cusparinae (segundo Kallunki & Pirani 1998).

Tabela 1.2. Relação de espécimes selecionados utilizados nas análises morfológicas, contendo: nome do coletor principal, número de coleta, local de coleta e acrônimo do herbário em que está depositada a amostra.

Espécie	Amostra
<i>Nycticalanthus speciosus</i>	BRASIL. Mello F.C. 2087 (AM); Ducke A. 99 (AM); Ducke A. s/n (AM); Guedes, T. 85 (AM); Pirani J.P. 3659 (AM).
<i>Spiranthera atlantica</i>	BRASIL. Foli, D.A. 5450 (ES); Foli D.A. 4788 (ES); Dias. P. 334 (ES).
<i>Spiranthera guianensis</i>	BRASIL. Monteiro O.P. 671 (AM). GUIANA. Hohenkerk L.S. 853 (Essequibo).
<i>Spiranthera odoratissima</i>	BRASIL. Félix L.P. 8129 (MA); HST 8014 (MA); Norberto F. 188 (MA); França 264 (BA); Violatti 45 (BA); Harley R.M. (BA); Vieira M.G. 627 (RO); Cid. Ferreira 4430 (RO)Vieira 992 (RO); Becker Filho R.M. 744 (MT); Windisch 1965 (MT); Dias P. 224 (MT); Albuquerque L.B. s/n (MS); Walter B.M.T. 298 (GO); Faria J.G. 12 (GO); Fontella J. 1529 (GO); Scariot A.O. 648 (TO); Dias P. 305 (TO); Paula-Souza 4731 (TO); Pirani J.R. 4280 (MG); Dias P. 223 (MG); Alvarenga D. 1017 (MG); BOLÍVIA. Arroyo L. 2621 (Beni, Itenez); Jardim A. 119 (Velasco, Santa Cruz); Guillén 867 (Velasco, Santa Cruz); Quevedo 2487 (Velasco, Santa Cruz).
<i>Spiranthera parviflora</i>	BRASIL. Prance G.T. 10806 (RR); da Silva J.A.C. 1036 (AM); Sperling C.R. 5939 (PA); Prance, G.T. 24741 (PA); Pires J.M. 13211 (PA); Ducke A. 7779 (PA); Rosa N. 2417a (PA); Dias P. 248 (MA); Jangoux J. 987 (MA); Silva JM 14 (MA); Daly D.C. 82 (MA). PERU. Vega S. 9357 (San Martin).
<i>Spiranthera sp. nov.</i>	PERU Pace M.R. 527 (Loretos, Iquitos).

Para as descrições morfológicas foi utilizado o trabalho de Radford et al. (1974), complementada pela literatura específica do grupo estudado (e.g. Kubitzki et al. 2011; Pirani 1999). Para buscar possíveis sinapomorfias morfológicas dos clados obtidos com os dados moleculares, foram mapeados 15 caracteres estruturais sobre a árvore de consenso, usando o Pacote de Reconstrução de Estado Ancestral por Parcimônia. (Maddison & Maddison, 2005) no programa Mesquite v. 3.31 (Maddison & Maddison 2017) inferido por parcimônia.

Para buscar possíveis sinapomorfias morfológicas dos clados obtidos com os dados moleculares, foram mapeados 15 caracteres estruturais sobre a árvore de consenso, usando o Pacote de Reconstrução de Estado Ancestral por Parcimônia (Maddison & Maddison, 2005) no programa Mesquite v. 3.31 (Maddison & Maddison 2017) inferido por parcimônia. A lista de caracteres e estados de caráter com sua descrição e codificação está apresentada no Apêndice 1, e a matriz contendo a distribuição dos estados de cada

caráter em cada espécie consta no Apêndice 2. Todos os caracteres morfológicos foram tratados como não-ordenados e sem atribuição de pesos.

1.4.3. Extração de DNA

As extrações do DNA foram realizadas a partir de fragmentos de folhas com tamanho aproximado de 0.5 a 1.5 cm², conservados anteriormente em sílica-gel com sensor de umidade (Chase & Hills 1991) que foram então triturados com auxílio do disruptor TissueLyser II (QUIAGEN). A obtenção do DNA genômico foi realizada com os kits "DNeasy Plant Minikit" (QIAGEN) e "NucleoSpin Plant II" (Macherey-Nagel) seguindo os procedimentos de acordo com o protocolo do fabricante, com ligeiras modificações. A quantificação do DNA foi feita através de gel de agarose a 1% e a visualização foi feita com auxílio do UVP MultiDoc-ItTM M-16. Os produtos de extração foram então armazenados a -20°C.

1.4.4. Reação de PCR e sequenciamento de DNA

Com base na literatura e em levantamento exaustivo no GenBank, foram selecionadas as duas regiões do DNA mais utilizadas em estudos com Rutaceae: ETS (nDNA) e trnL-F (cpDNA). Para a amplificação, foram utilizados os seguintes iniciadores e ciclos de PCR listados na tabela 1.3. Para a solução de PCR foi adicionado (por amostra) 4.9 µL de água MilliQ, 2 µL de taq Go Buffer (5x), 1 µL de MgCl₂ (25mM), 0.4 µL de mix de dntp (10mM), 1 µL de cada primer (10nM), 2 µL do DNA de extração e 0.2 µL de taq polimerase. Após a amplificação das regiões alvo o produto da reação de PCR foi purificado com o kit de purificação "Wisard® SV Gel and PCR Clean-Up System" (Promega). As amostras foram novamente quantificadas através de Gel de agarose a 1%.

Tabela 1.3: Lista dos iniciadores (região, nome e sequência), ciclos de PCR e referências utilizadas neste estudo.

Região	Nome do primer	Sequência 5' – 3'	Ciclo	Referência
ETS	ETS-18S	GAGCCATTCGCAGTTT CACAG	97°C por 1min	Wright et al. (2001)
ETS	ETS-Myrt 1	CTCCGTGCTGGTGCAT CGAACTGC	40x { 97°C por 10sec 55°C por 30sec 72°C por 20sec 72°C por 7min	Lucas et al. (2007)
trnL-F	trnIF-F	CGAAATCGGTAGACGC TACG	95°C por 5min	Taberlet et al. (1991)
trnL-F	trnIF-R	ATTGAACTGGTGACA CGAG	30x { 95°C por 5sec 61°C por 30min 72°C por 90sec 72°C por 10min	Taberlet et al. (1991)

Os produtos purificados de alta qualidade foram submetidos ao sequenciamento Sanger (Sanger 1977), executado pelo sequenciador automático ABI 3130 DNA Analyzer (Applied BiosystemsTM) no Laboratório de Genômica e Elementos Transponíveis (GATe) (Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo). Na solução de sequenciamento utilizou-se, para cada amostra, 3 µL de água MilliQ, 2 µL de Buffer (5x), 2 µL de primer e 1 µL de BigDye (BigDye V3.1 Cycle - Thermo Fisher Scientific). As soluções foram submetidas ao seguinte ciclo de sequenciamento: 95°C por 90sec, seguido de 35 ciclos de 95°C por 18sec, 55°C por 12sec e 60°C por 4min.

1.4.5. Qualidade das sequências

Todas as sequências obtidas passaram por análise de qualidade, feita com auxílio dos pacotes phred, phrap/cross_match/swat e consed/Autofinish (Ewing & Green 1998; Ewing et al. 1998; Gordon 2004; Gordon et al. 1998, 2001) utilizando valores de qualidade iguais ou superiores a 20. Após a obtenção dos *contigs* de alta qualidade, as sequências de consenso foram exportadas e checadas com auxílio do BLAST (Altschul et al. 1990).

1.4.5. Alinhamento múltiplo de sequências

Inicialmente, as sequências foram alinhadas utilizando o programa ClustalΩ (Sievers et al. 2011) com múltiplas iterações (10 e 100), cada uma com 20 processos independentes. Posteriormente, no caso do trnL-F, foi realizado o alinhamento bidimensional, levando em conta a estrutura secundária do RNA, a partir do programa RNASalsa (Stocsits et al. 2009). Para isso, foram selecionadas sequências no banco de dados do GenBank do gênero *Citrus* L. (Rutaceae) visando guiar a construção das estruturas bidimensionais de RNA das sequências analisadas. As sequências selecionadas foram: *Citrus medica* L. para trnL-F (Voucher: HZAU2004147) e *Citrus cavaleriei* H. Lév. para ETS (Voucher: LT558102.1). A partir destas sequências, foram geradas as estruturas secundárias do RNA pelo programa RNAfold (Lorez et al. 2011), que foi então utilizada para auxiliar o novo alinhamento. Os dados de sequências alinhadas foram utilizados nas análises de filogenia. Todas as novas sequências obtidas neste estudo serão depositadas no GenBank (Apêndice 3).

1.4.6. Análises filogenéticas

As análises filogenéticas foram realizadas sob abordagem bayesiana (e.g., Altekar et al. 2004, Ronquist & Huelsenbeck 2003) e de máxima verossimilhança (Felsenstein 1981) sob uma abordagem de supermatriz (Ren et al. 2009). As análises bayesianas foram executadas com a versão svS paralela do MrBayes (e.g., Ronquist & Huelsenbeck 2003) e as análises de máxima verossimilhança com programa o RAxML (Stamatakis 2006). O suporte dos ramos foi estimado através de procedimentos usuais de probabilidade posterior dos ramos nas análises bayesianas (Huelsenbeck et al. 2002) e de bootstrap não-paramétrico (Felsenstein 1985) nas análises de máxima verossimilhança. Para as análises bayesianas, foi utilizado o modelo evolutivo GTR - General Time Reversible (Tavare

1986), aplicando a taxa de variação da distribuição gama das bases (+ Γ) e considerando a proporção de sítios invariáveis (+I), com quatro rodadas simultâneas, cada uma com quatro Cadeias de Markov (uma aquecida à temperatura de 0.2 e três frias) e 100.000.000 réplicas (totalizando 16 MCMCMC simultâneas). Já para as análises de Máxima Verossimilhança foi usado o programa jModelTest (Posada 2008) para seleção dos modelos para cada região independentemente e 100.000 réplicas de bootstrap não-paramétrico para a estimativa de suporte dos ramos.

Foi realizada a análise dos dados combinados de ambas as regiões. Para que as informações fossem combinadas, foi realizado o Incongruence-Length Difference Test (ILD) (Farris et al. 1994). Adicionalmente, para inferir o posicionamento de *S. guianensis* foi realizada uma análise com “constraint” dos grupos externos (foram mantidas as relações dos mesmos) com base na análise combinada, deixando livres os dados do grupo de interesse (*Spiranthera-Nycticalanthus*). Posteriormente, foram realizadas as análises separadas (bayesiana e máxima verossimilhança) para a região ETS incluindo os dados obtidos para *S. guianensis*.

1.4.7. Análise biogeográfica

Os dados de distribuição geográfica das espécies dos dois gêneros estudados foram compilados da literatura, de registros de herbários e das coletas realizadas ao longo deste trabalho. Os mapas de distribuição foram preparados com o programa QGIS (Quantum GIS Development Team 2017). As áreas de endemismo (AEs) foram nomeadas de acordo com o sistema de Morrone (2014) para a região Neotropical, evidenciando as províncias e domínios de ocorrência das espécies.

As transições no caráter “distribuição” foram estimadas com base na filogenia por meio de parcimônia, utilizando o programa RASP (Yu et al. 2011), no qual foi

implementada a análise Statistical Dispersal-Vicariance Analysis (S-DIVA) (Yu et al. 2010). Nesta análise, foi utilizada a unidade dos domínios com alterações (destacando apenas as províncias em que as espécies ocorrem). Para isso, as áreas foram codificadas nas análises da seguinte forma: **A** - domínio Brasileiro Setentrional² (províncias Guiana de terras baixas, Imeri, Pantepui, Pará e Roraima); **B**- domínio Sul Brasileiro (províncias Madeira, Rondônia e Ucayali); **C** – domínio Amazônico sul-oriental (província Xingu-Tapajós); **D** – domínio Chaquense (províncias Cerrado e Caatinga); **E** – domínio Paraná (províncias Atlântica e Paraná).

1.5. Resultados

1.5.1. Análise filogenética

Os resultados das análises de Máxima Verossimilhança e Bayesiana de cada uma das regiões (ETS e trnL-F) são apresentadas na fig. 1.2. Uma comparação da qualidade dos alinhamentos (feito pelo ClustalΩ e pelo RNASalsa) foi efetuada usando o programa Noisy (Dress et al. 2008), o qual mostra graficamente as regiões variáveis e as conservadas em cada região do DNA amostrada, ficando patente o melhoramento do alinhamento após o uso do RNASalsa (Letsch et al 2010).

A topologias obtidas possuem elevados valores de suporte dos ramos, probabilidade posterior (PP) e de bootstrap (BP), nas análises de ETS (nDNA) e trnL-F (cpDNA), como pode ser observado nos cladogramas (fig. 1.2). O clado

² Morrone (2014) denomina este domínio como “Boreal Brazilian dominion”. Não é correto aplicar o termo “*boreal*” na região Neotropical, por estar reservado a altas latitudes do Hemisfério Norte (opondo-se a “austral” no Hemisfério Sul). Por isso, aqui fazemos a modificação para o termo correto: *setentrional*, referindo-se à porção norte de qualquer área continental de qualquer hemisfério (opondo-se a *meridional*, nas porções ao sul).

(*Nycticalanthus*, *Spiranthera*) aparece com elevado valor de sustentação (PP=1 e BP=100), sendo que *Nycticalanthus* emerge como grupo-irmão de *Spiranthera*. Ambos os táxons aparecem estreitamente relacionados aos representantes amostrados da subtribo Galipeineae (grupo-irmão), seguidos dos demais táxons pertencentes a outras tribos e subtribos da família, confirmando assim o seu posicionamento como membros dessa subtribo.

No caso específico de *S. guianensis*, foi possível obter sequência de alta qualidade apenas para a região ETS, pois havia apenas uma amostra disponível nas coleções e a espécie não foi encontrada durante as expedições de coleta (nos locais onde a espécie havia sido coletada não há mais vegetação nativa). Desta forma, foram realizadas as análises de ETS e trnL-F (individuais e combinadas) sem incluir as sequências desta espécie.

Enquanto ambas as regiões ETS e trnL-F recuperam *S. atlantica* e *S. odoratissima* como espécies-irmãs, há uma discordância na posição relativa das demais espécies do gênero: os dados da região ETS mostram *Spiranthera* sp. nov. como grupo-irmão das demais *Spiranthera*, entretanto com dados da região trnL-F essa posição é ocupada por *S. parviflora*.

O teste ILD sugeriu a combinação dos dados ($p=0.93$), mostrando que os mesmos são significativamente homogêneos. Nesse sentido, a fig. 1.3 apresenta o resultado da análise combinada entre os dados de ETS e trnL-F. Nesse caso, *S. guianensis* emerge como grupo-irmão das demais *Spiranthera*, enquanto *S. odoratissima* e *S. atlantica* compõem o clado mais apical.

As análises que incluíram os dados de *S. guianensis* (ETS) são apresentadas na fig. 1.4 e, como pode ser observado, emergiram os mesmos grupos presentes nas análises anteriores.

Os resultados do mapeamento de alguns atributos morfológicos sobre a análise combinada estão apresentados na fig. 1.5.

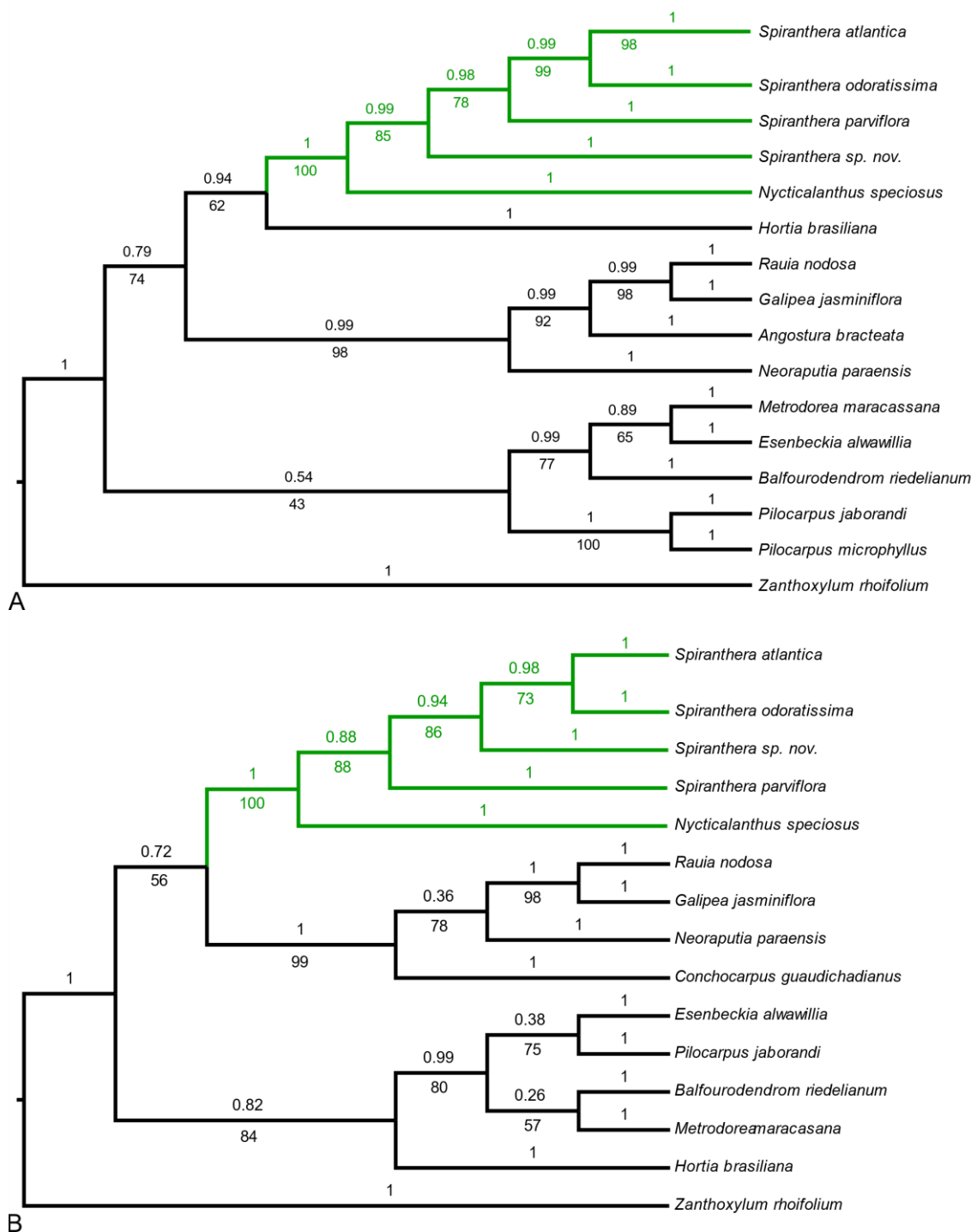


Fig. 1.2. Filogenias obtidas com dados das regiões ETS (A) e trnL-F (B) a partir de inferência Bayesiana (à cima, valores de sustentação dos ramos: Probabilidade posterior) e Máxima Verossimilhança (à baixo, valores de sustentação dos ramos: Bootstrap).

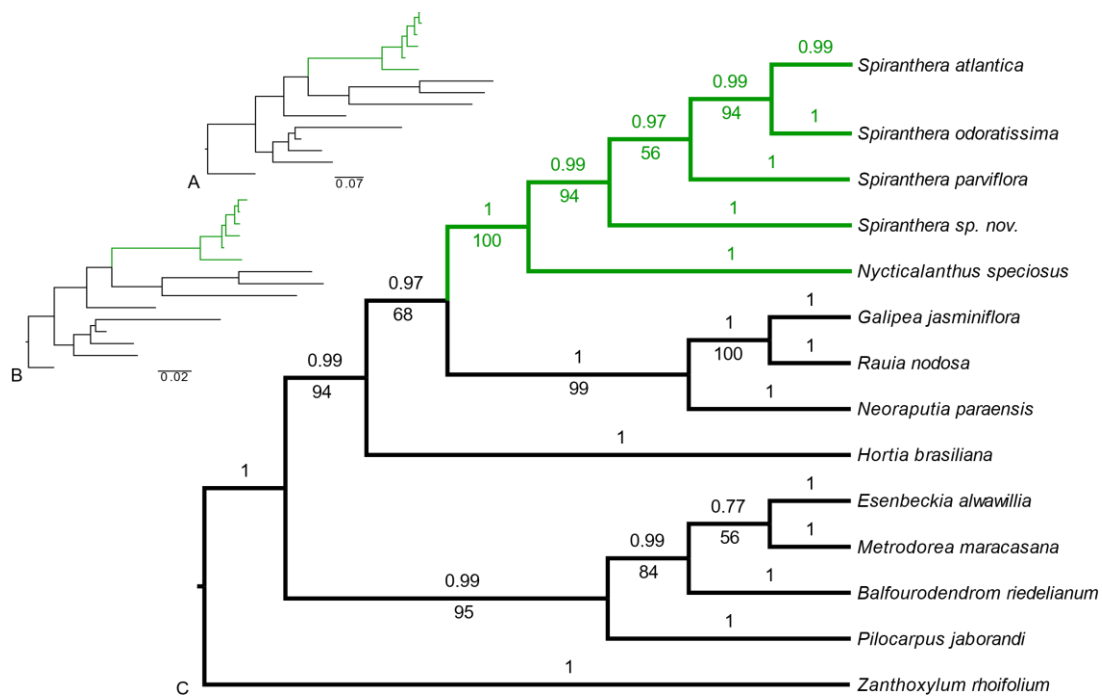


Fig. 1.3. Filogenia obtida a partir de análise com dados combinados das regiões ETS e trnL-F. A. Comprimento dos ramos na análise Bayesiana; B. Comprimento dos ramos na análise de Máxima Verossimilhança; C. valores de sustentação dos ramos obtidos em análise Bayesiana (valores à cima) e de Máxima Verossimilhança (valores à baixo).

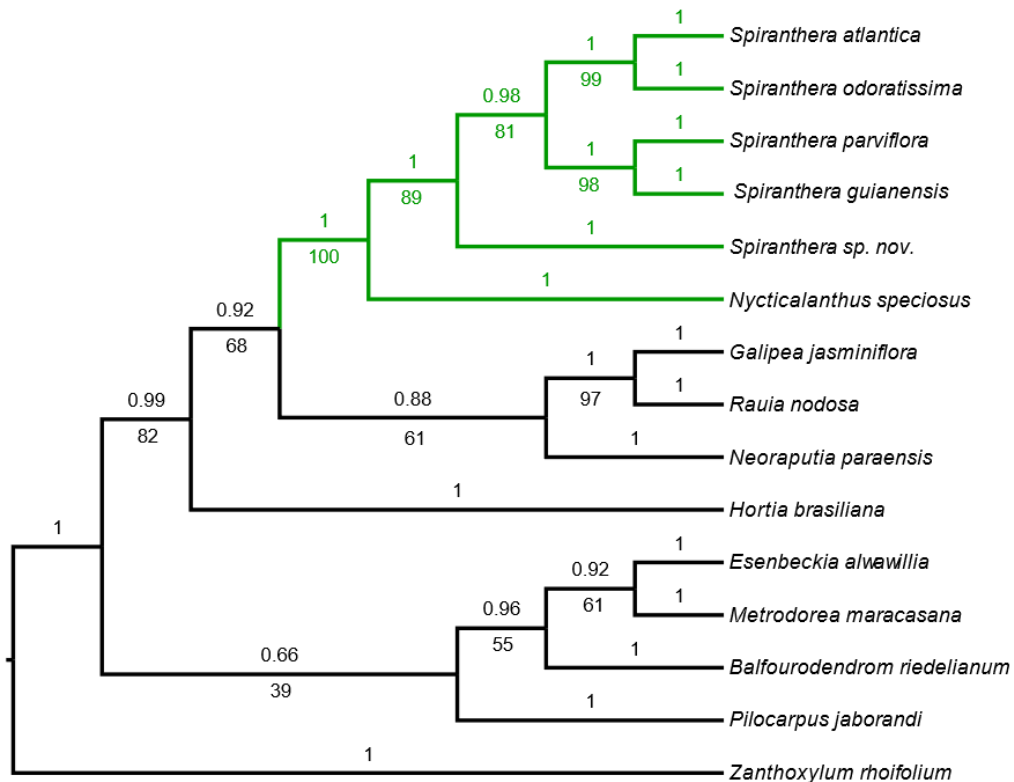


Fig. 1.4. Filogenia obtida com base na região ETS incluindo os dados de *S. guianensis*. Análise feita a partir de inferência Bayesiana (à cima, valores de sustentação dos ramos: Probabilidade posterior) e Máxima Verossimilhança (à baixo, valores de sustentação dos ramos: Bootstrap)

1.5.2. Análise biogeográfica

Foram gerados mapas de distribuição das espécies de *Nycticalanthus* e *Spiranthera* (fig. 1.6). *Nycticalanthus speciosus* é conhecida por poucos registros feitos nos arredores de Manaus, Amazonas, Brasil, situados perto do limite sudoeste da província Roraima, no domínio Brasileiro Setentrional (fig. 1.6B). A espécie foi descrita com base em uma população que existia na Estrada do Aleixo (próximo ao INPA), hoje extinta pela expansão urbana, e atualmente só se conhece uma outra população próxima ao igarapé Aracá, na Reserva Florestal Adolfo Ducke, também em Manaus. Do mesmo modo, *S. atlantica* é encontrada apenas na Reserva da Companhia Vale do Rio Doce S.A. em Linhares, Espírito Santo, Brasil, situada no domínio Paraná, na província Atlântica (fig. 1.6A). *Spiranthera guianensis* (fig. 1.6A) distribui-se em poucas regiões do domínio Brasileiro Setentrional (províncias Guiana de terras baixas, Madeira, Pantepui e Roraima), enquanto que *S. parviflora* (fig. 1.6A) ocorre nos domínios Brasileiro Setentrional, Sul Brasileiro e Amazônico sul-oriental (províncias Imeri, Madeira, Roraima, Pantepui, Ucayali e Xingu-Tapajós).

Spiranthera odoratissima possui a distribuição mais ampla dentre as espécies estudadas (fig. 1.6B), encontrada nas províncias Caatinga e Cerrado (no domínio Chaquense) Floresta do Paraná (no domínio Paraná), Madeira e Rondônia (do domínio Sul-Brasileiro) e na província Xingu-Tapajós (do domínio Sudeste Amazônico). Todavia, deve-se ressaltar que as formações em que esta espécie heliófila se distribui são tipicamente savânicas, sendo todas as suas ocorrências pontuais fora do domínio Chaquense coincidentes ou com as extensões contínuas das formações savânicas penetrando nas margens das províncias adjacentes, ou com áreas abertas de extensão relativamente pequenas encravadas na cobertura majoritariamente florestal das demais províncias. Por este motivo, para viabilizar a análise biogeográfica, consideramos a

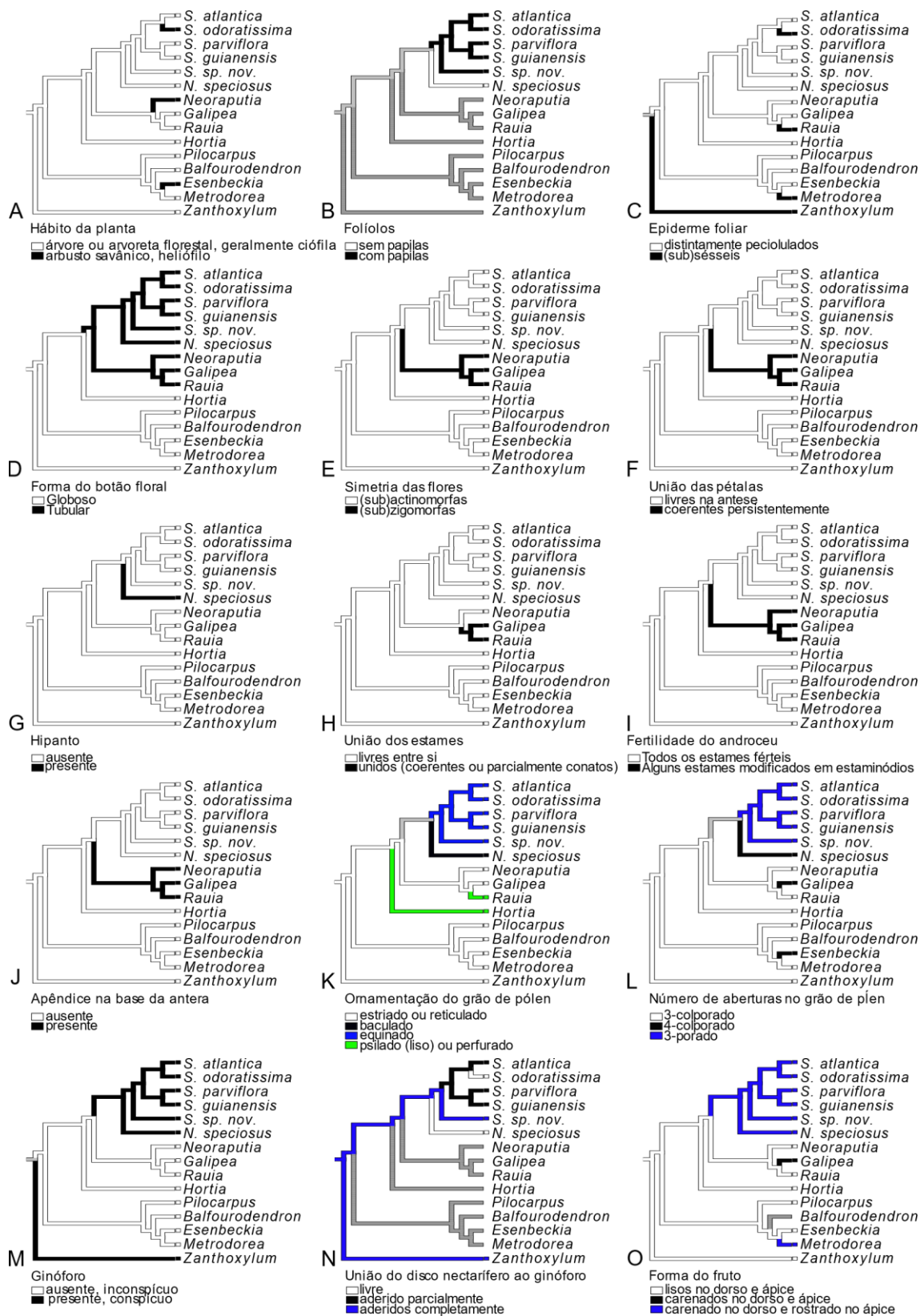


Fig. 1.5 Reconstrução de caracteres ancestrais realizada com base na filogenia obtida com dados combinados das regiões de ETS e trnL-F (análise Bayesiana e de Máxima Verossimilhança).

distribuição dessa espécie centrada no domínio Chaquense (províncias Cerrado e Caatinga). A espécie nova de *Spiranthera* é conhecida até o momento apenas da região da província de Imerí (domínio Brasileiro Setentrional, fig. 1.6A).

A análise biogeográfica feita a partir da topologia obtida na filogenia e das áreas de ocorrência das espécies, implementando o S-DIVA (fig. 1.7), indica uma provável área ancestral do clado (*Nycticalanthus*, *Spiranthera*) na região das províncias florestais amazônicas (Imeri, Madeira, Pantepui, Pará, Roraima, Rondônia e Ucayali) (fig. 1.6). A análise aponta três possíveis eventos de dispersão: um referente ao ancestral do clado (*Spiranthera* sp. nov., ((*S. parviflora*, *S. guianensis*), (*S. odoratissima*, *S. atlantica*))), um segundo caso referente ao ancestral do clado ((*S. parviflora*, *S. guianensis*), (*S. odoratissima*, *S. atlantica*)) e um terceiro referente ao clado (*S. parviflora*, *S. guianensis*). Também são destacados dois possíveis eventos vicariantes: no ancestral do clado ((*S. parviflora*, *S. guianensis*), (*S. odoratissima*, *S. atlantica*)) e no ancestral do clado (*S. odoratissima*, *S. atlantica*).

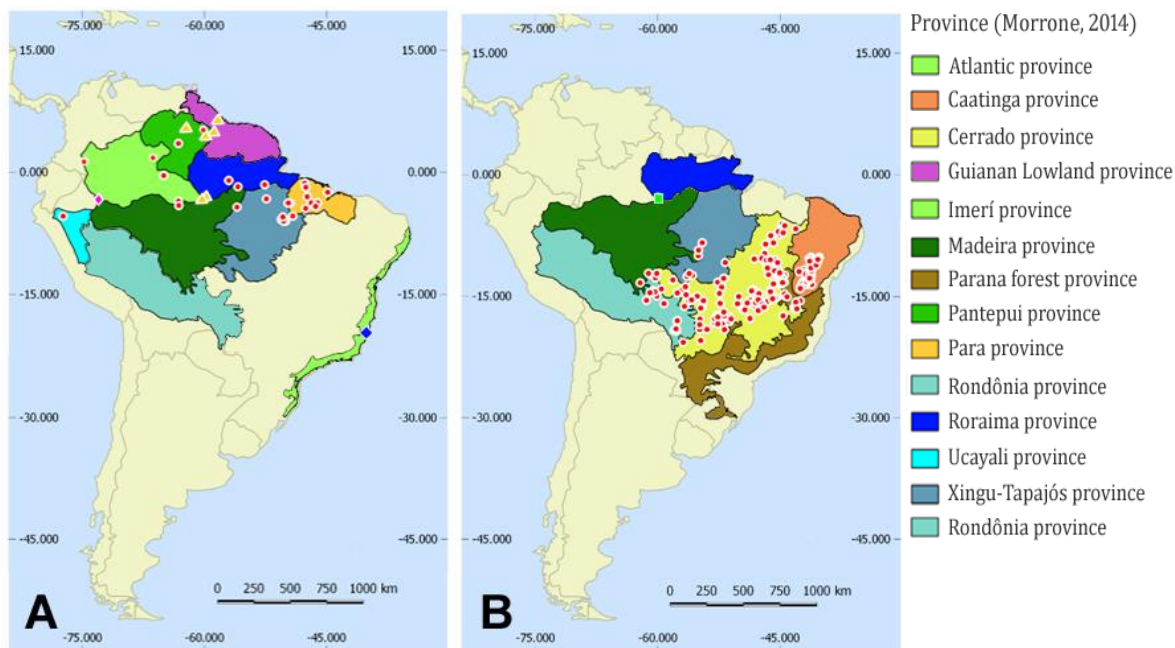


Fig. 1.6. Mapas de distribuição de *Nycticalanthus* e *Spiranthera*. [A] - Distribuição de *S. atlantica* (♦) na província Atlântica; *S. guianensis* (▲) nas províncias Guiana terras baixas, Imeri, Madeira, Roraima e Rondônia; *S. parviflora* (●) nas províncias Pantepui, Imeri, Ucayali, Madeira, Roraima, Xingu-Tapajós e Pará; *Spiranthera sp. nov.* (◆) na província Imeri. [B] - Distribuição de *S. odoratissima* (●) nas províncias Caatinga, Cerrado, Madeira, Paraná, Rondônia e Xingu-Tapajós; *N. speciosus* (■) na província Roraima.

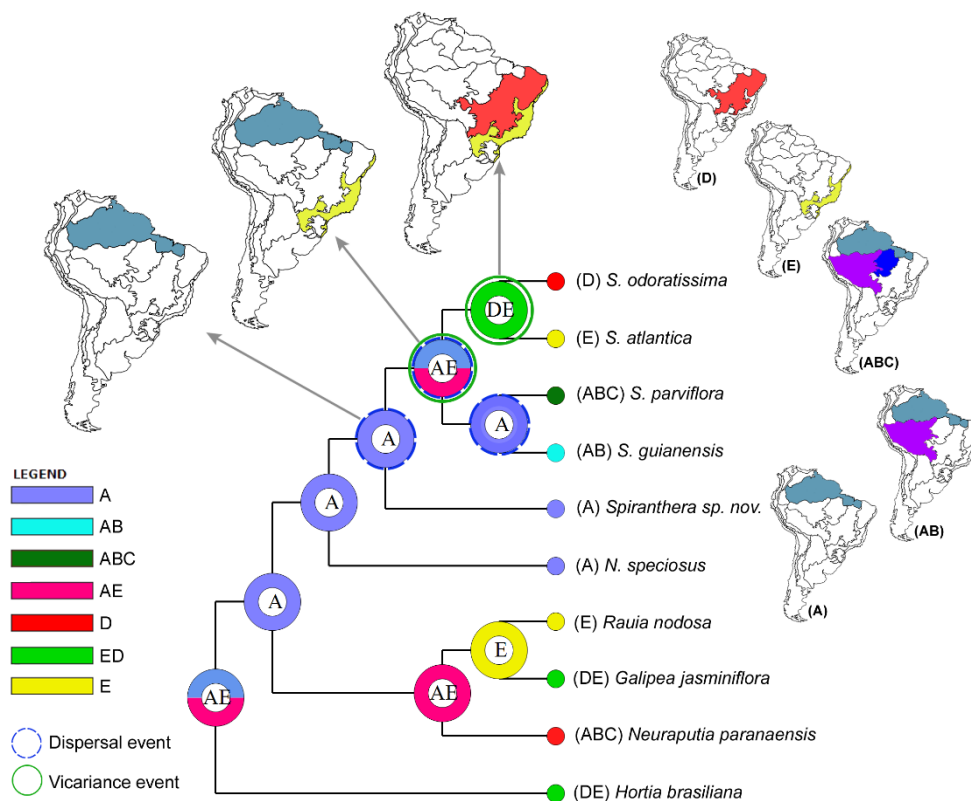


Fig. 1.7. Resultado de análise S-DIVA, a partir da filogenia obtida com dados de ETS e trnL-F, para as espécies da subtribo Galipeae incluídas neste estudo. Domínios biogeográficos representados: A- domínio Brasileiro Setentrional; B- domínio Sul Brasileiro; C- domínio Sudeste Amazônico; D- domínio Chaquense; E- domínio Paraná.

1.6. Discussão

1.6.1. Análises filogenéticas e morfológicas

A filogenia obtida com as regiões ETS e trnL-F corroboram a monofilia do grupo *Nycticalanthus/Spiranthera*, com elevada sustentação dos ramos (PP= 1 e BP= 100). Também se estabelece o posicionamento filogenético desse clado como proximamente relacionado a outros gêneros constituindo a linhagem conhecida como subtribo Galipeinae da tribo Galipeae (e.g. Engler 1931; Pirani 1999; Kubitzki et al. 2011) ou ainda Agrupamento Angostura (Kubitzki et al. 2011). Todos os gêneros de Galipeae amostrados na presente análise também emergem como membros de uma mesma linhagem nos estudos baseados em diferentes marcadores moleculares e em maior amostragem de táxons (porém sem incluir os dois gêneros deste trabalho), realizados por Groppo et al. (2012) e Bruniera et al. (2015).

A relação de parentesco do grupo de estudo com outros gêneros de Galipeinae evidenciada pelos dados moleculares também é corroborada pelas características morfológicas do grupo (fig. 1.5). As Galipeinae possuem características marcantes dentro da família, como a corola tubular construída por meio de diferentes níveis de união dos verticilos (conação, adnação, coerência e aderência – Kallunki & Pirani 1998; El Ottra et al. 2013) e a presença de estaminódios alongados (geralmente apenas dois estames férteis na maioria dos gêneros da subtribo). Na presente análise, esses parecem ser atributos sinapomórficos do clado (*Neoraputia*, (*Galipea*,*Rauia*)), com a manutenção no seu clado-irmão (*Spiranthera*,*Nycticalanthus*) com a sinapomorfia de botões tubulares (sendo geralmente globosos nas demais Rutaceae, fig. 1.5.D) e das condições simplesiomórficas respectivas: cinco estames férteis, livres entre si e sem apêndice na base da antera, corola com formato tubular apenas no estágio de botão, actinomorfas, com as pétalas tornando-se completamente livres na antese e, nas espécies de *Spiranthera*, expandindo-se

radialmente (fig. 1.5.E; 1.5.F; 1.5.H; 1.5.I e 1.5.J). Já a presença de um ginóforo conspicuo sustentando o ovário é provável sinapomorfia do clado *Nycticalanthus/Spiranthera* (fig. 1.5.M). Esse caráter foi sempre destacado na literatura desses dois gêneros (e.g. Engler 1931, Pirani 1999, Kubitzki et al. 2011), pois ele contrasta fortemente com as flores destituídas dessa estrutura na vasta maioria dos membros da família, e mesmo com aquelas poucas dotadas de ginóforo reduzido a inconspicuo (e.g., *Adiscanthus*). Os frutos conspicuamente carenados dorso-apicalmente de *Nycticalanthus* e *Spiranthera* também são atributos marcantes e possível sinapomorfia desse clado, por estarem ausentes nos demais gêneros de Galipeinae (fig. 1.6.15). Porém a presente amostragem taxonômica não permite averiguar adequadamente a evolução desse caráter, que pode ter sofrido evolução homoplástica e constituir um estado homólogo às apófises dorso-apicais dos frutos capsulares de gêneros como *Esenbeckia* e *Metrodorea* (Kaastra 1982; Pirani 1999; Kubitzki et al. 2011).

Entre as características morfológicas exclusivas de *Nycticalanthus*, estão a presença de um hipanto (atributo raro em Rutaceae e nas Sapindales em geral, El Ottra et al. 2013, fig. 1.5.G), com o nectário adnato ao mesmo (fig. 1.5.M). As características exclusivas de *Spiranthera* no contexto de Galipeinae são as flores actinomorfas (fig. 1.5.E) e o pólen equinado 3-porado (fig. 1.6.K e 1.6.L). e a epiderme papilosa na face abaxial das folhas (fig. 1.5.C). Destes caracteres, o pólen porado é provável autapomorfia de *Spiranthera*, uma vez que na maioria das Rutaceae o pólen é colporado (estado simplesiomórfico conservado por *Nycticalanthus*) (ver Morton & Kallunki 1993 e Kubitzki et al. 2011). Por outro lado, o número de aberturas no pólen expressa outra situação: o pólen tripaerturado de *Spiranthera* parece conservar um estado plesiomórfico comum nas Galipeinae e no resto das Rutaceae, enquanto o pólen tetrapaerturado de *Nycticalanthus* seria uma apomorfia, porém homoplástica, com evolução paralela em

muitas espécies de *Conchocarpus* e *Galipea* (Bruniera et al. 2015). A actinomorfia floral (em antese) em *Spiranthera* e *Nycticalanthus* pode constituir manutenção de uma simplesiomorfia, pois (sub)zigomorfia é predominante nas Galipeinae, enquanto os gêneros relacionados a essa subtribo e a maioria das Rutaceae são primariamente actinomorfos (cf. Engler 1931; Pirani 1999; Kubitzki et al. 2011). Quanto à epiderme foliar papilosa em *Spiranthera*, contrasta com a epiderme estriada de *Nycticalanthus*, porém estudos desse caráter nos demais táxons ainda precisam ser executados para permitir adequada análise de sua evolução (fig. 1.5.C).

O clado formado por *S. atlantica* e *S. odoratissima* apresenta ginóforo e disco nectarífero cupular, livres entre si (unidos pela base apenas em flores jovens). Nos grupos estudados, o disco nectarífero pode alcançar (em altura) a base do ovário, formando uma cavidade entre o disco e o ginóforo que pode ter papel importante no acúmulo de néctar e relação com biologia de polinização nessas duas espécies (fig. 1.6.14). Essas parecem ser condições sinapomórficas, uma vez que em *S. guianensis*, o disco nectarífero anular se apresenta completamente adnato ao ginóforo, e em *S. parviflora* ele está parcialmente aderido ao ginóforo (embora livre no ápice).

O hábito arbustivo-heliófilo de *S. odoratissima* emerge nesta análise como apomorfia da espécie (fig. 1.5.A) e a distingue prontamente das demais congêneres, que são arvoretas ciófilas florestais, como a maioria das demais Galipeinae (Pirani 1999, 2010a). Além disso, os folíolos subsésseis a sésseis (fig. 1.5.B) e mais rígidos (subcoriáceos) de *S. odoratissima* são muito distintos dos folíolos conspicuamente peciolulados e cartáceos (estados de caráter plesiomórficos) encontrados em *N. speciosus* e nas *Spiranthera* florestais.

A forte sustentação da relação *Nycticalanthus/Spiranthera*, aqui obtida com evidências moleculares e morfológicas, gera uma questão taxonômica importante,

atinente ao problema lógico de inconsistência do reconhecimento de categorias taxonômicas monotípicas (e.g. Gregg 1954, Platnick 1976). Dessa forma, sugere-se a recombinação de *Nycticalanthus* em *Spiranthera*, com a devida alteração nomenclatural formal (Brito et al. in prep., ver Cap. 2).

1.6.2. Análise biogeográfica

O levantamento e análise dos registros de ocorrência das espécies (fig. 1.6) permitem observar dois casos de endemismo. Na Amazônia encontramos *N. speciosus* (ciófila), restrita a uma população na província Roraima, com poucos registros feitos no decorrer dos anos (coletas pontuais nas décadas de 30, 50, 90 e 2010). Além da população utilizada por Ducke (1932) na descrição original da espécie, hoje destruída por urbanização, só se conhece uma população na Reserva Ducke nos arredores de Manaus. Atualmente a espécie é classificada como criticamente em perigo, pelos critérios da IUCN, considerando que corre um risco alto de extinção na natureza, principalmente devido a expansão da ocupação urbana e expansão rural na região (Martinelli & Moraes 2013). No domínio Paraná, temos *S. atlantica* (ciófila) restrita a uma população conhecida na província Atlântica, sendo a única espécie do gênero a ocorrer nesta província. Os registros de coleta pertencem a mesma população dos espécimes utilizados por Pirani (2010) ao descrever a espécie. Embora *S. atlantica* não apareça listada como ameaçada de extinção, é uma espécie em potencial risco segundo os critérios da IUCN (IUCN 2011), principalmente devido a sua pequena área de ocorrência, poucos registros, expansão da ocupação humana e degradação de habitat. Por sua vez, *S. guianensis* e *S. parviflora* (fig. 1.6A) distribuem-se em poucas regiões dos domínios Brasileiro Setentrional, Sul Brasileiro e Amazônico sul-oriental, ocorrendo simpatriadamente em três províncias na Amazônia. Entretanto, enquanto *S. guianensis* é encontrada nas províncias Guiana e

Rondônia, *S. parviflora* está presente nas províncias Pantepui, Pará, Ucayali e Xingu-Tapajós. Embora os tipos nomenclaturais de ambas as espécies sejam espécimes coletados na Guiana, com escassa descrição dos respectivos locais de coleta, não foram encontrados quaisquer outros registros provenientes desse país. Ambas espécies (assim como *N. speciosus*) aparecem como grupos menos apicais nas filogenias em relação a *S. atlantica* e *S. odoratissima*, o que sugere a possibilidade de uma ocupação antiga da região amazônica por este clado.

O número limitado de espécimes dessas quatro espécies nos acervos de herbários pode ser expressão de uma efetiva raridade (caso de *N. speciosus* e *S. atlântica*, aparentemente microendêmicas), ou de raridade devida a baixa abundância na floresta (caso de *S. guianensis* e *S. parviflora*), aplicando-se aqui conceitos de raridade segundo Rabinowitz et al. (1986). Mas deve-se ponderar também a possibilidade de carência de expedições de coleta em áreas onde ao menos algumas dessas espécies possam ter maior frequência, sobretudo nas regiões mais distantes e de acesso mais difícil (e.g. Nelson et al. 1990). Essa deficiência e estudos taxonômicos na Amazônia devido ao esforço de coleta limitado já foram relatados em levantamentos e estudos anteriores (Martinelli & Moraes 2013; Forzza et al. 2010).

Diferente das demais espécies estudadas, *S. odoratissima* é a única espécie do clado que ocorre em formações de savana (fig. 1.6B), possuindo a distribuição mais ampla dentre as demais (seis províncias). Ela é encontrada em grande parte da diagonal de áreas abertas, que compreende principalmente as províncias Caatinga e Cerrado. Embora existam registros (poucos e pontuais) de sua ocorrência em províncias de formações tipicamente florestais, como Madeira e Xingu-Tapajós, estas foram coletadas em áreas de formação savânica que permeiam o interior destas províncias.

A área ancestral do clado *Spiranthera/Nycticalanthus* estaria localizada nos domínios Brasileiro Setentrional; Brasileiro Meridional e Sudeste Amazônico (conforme evidenciado na análise S-DIVA, fig. 1.7). Esta área ancestral coincide com as regiões ocupadas atualmente pelos táxons *N. speciosus*, *S. guiensis* e *S. parviflora*, que estão mais próximos ao nó basal do clado. Dentre os eventos de especiação evidenciados pela análise, eventos de dispersão gradual (ou *difusão*, segundo Brown & Lomolino 1998) poderiam explicar a expansão na área de ocupação de A para área AE, possivelmente por meio de uma expansão da cobertura florestal viabilizada por alteração paleoclimática. Posteriormente teria ocorrido a ocupação da área DE, inferida na análise para o ancestral comum ao clado (*S. odoratissima*, *S. atlantica*). Entretanto, a análise indica que um evento vicariante (surgimento da *diagonal seca* ou diagonal de áreas abertas) poderia ter sido uma causa provável para a disjunção entre os táxons florestais amazônicos e o ramo da linhagem que passou a ocupar a região E (Atlântica). Um novo evento vicariante ulterior (talvez ligado a condições climáticas e/ou edáficas) poderia ter conduzido à especiação em grupo florestal Atlântico (região E, com *S. atlantica*) e grupo savânico (região D, com *S. odoratissima*). Embora a dispersão acima hipotetizada possa ter ocorrido por difusão gradativa ou expansão territorial, não se pode descartar a possibilidade de evento de dispersão a longa distância. Porém essa segunda hipótese tem pouco respaldo ante o fato de ambos gêneros em estudo serem autocóricos, com as sementes ejetadas a curta distância pelo endocarpo elástico de seus frutos secos. Já a primeira possibilidade é mais consistentemente respaldada pelas evidências que vêm se acumulando nas últimas décadas, de alterações na paleovegetação e paleoclimas pela qual teria passado a América do Sul no Terciário e Quaternário (e.g. Graham 2011).

Assim, as análises filogenética e biogeográfica indicam uma origem mais recente de *S. odoratissima* dentro da linhagem *Nycticalanthus/Spiranthera*, cuja

aquisição de hábito arbustivo pode ter sido viabilizado ou ocorrido associado ao processo de colonização de ambientes abertos savânicos. Nesse processo, outras transições marcantes teriam ocorrido e estão atualmente presentes em *S. odoratissima*: heliofitismo e tolerância a restrição hídrica e ao fogo, folíolos subsésseis a sésseis e mais rígidos (subcoriáceos), bem distintos dos folíolos conspicuamente peciolulados e cartáceos (estados de caráter plesiomórficos encontrados em *N. speciosus* e nas *Spiranthera* florestais). Méio et al. (2003) discutem as grandes limitações de espécies amazônicas e atlânticas a ocuparem regiões de Cerrado, destacando como principais fatores limitantes o clima fortemente sazonal e a presença frequente de fogo nesse domínio. Estudos fenológicos realizados com populações de *S. odoratissima*, em áreas de cerrado submetido a ação de fogo em Goiás, evidenciaram florescimento sincrônico três meses após a queimada, com ritmos fenológicos aparentemente associados aos efeitos da sazonalidade pluviométrica, um padrão característico das espécies (sub)arbustivas de cerrado (Silva & Santos 2008). Assim, essa espécie é uma pirófito, com brotamento efetivo de novos ramos a partir de um sistema caulinar espessado subterrâneo, após queimadas que destruam sua parte aérea. Um padrão similar de linhagens de cerrado evoluindo dentro de gêneros essencialmente florestais tem sido demonstrado em *Metrodorea* (Rutaceae, Dias et al. 2015), assim como em vários outros grupos de angiospermas, tais como Leguminosae (*Andira*, *Lupinus*, *Mimosa*) e Melastomataceae (*Microlicia*) (Simon et al. 2009; Simon & Pennington 2012) e Simaroubaceae (*Homalolepis*) (Devecchi et al. 2017, no prelo). Já membros de Lychnophorinae (Asteraceae; Loeuille et al. 2015) e *Chamaecrista* (Leguminosae; Rando 2016) também colonizaram habitats abertos e secos a partir de ancestrais florestais, porém teriam conquistado principalmente áreas de campo rupestre com menor número de espécies em cerrado.

Conclui-se que as análises aqui realizadas corroboram fortemente a monofilia da linhagem *Nycticalanthus/Spiranthera* e seu posicionamento entre os gêneros correntemente incluídos na subtribo Galipeinae, bem a colonização recente das regiões savânicas (atualmente representada por *S. odoratissima*) provavelmente posterior à ocupação da floresta Atlântica (representada por *S. atlantica*), tendo como área ancestral a região de seis províncias florestais amazônicas (com presença atual de *N. speciosus*, *S. guianensis* e *S. parviflora*). Autores como Simon et al. (2009) e Graham (2011) apontam uma formação relativamente recente do Cerrado, entre 10 e 4 milhões de anos, enquanto que as áreas florestais neotropicais parecem ser bem mais antigas (já desenvolvidas e extensas no Paleoceno- Eoceno) e com muitas linhagens possivelmente precursoras da flora do Cerrado.

1.7. Referências

- Altekar, G. Dwarkadas, S. Huelsenbeck, J. P. and Ronquist, F. 2004. Parallel Metropolis coupled Markov chain Monte Carlo for Bayesian phylogenetic inference. *Bioinformatics* 20: 407–415.
- Altschul, S. F. Gish, W. Miller, W. Myers, E. W. and Lipman, D. J. 1990. Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology* 215: 403-410.
- Appelhans, M. S. Keßler, P. J. A. Smets E.; Razafimandimbison, S. G. and Janssens, S. B. 2012. Age and historical biogeography of the pantropically distributed Spathlioideae (Rutaceae, Sapindales). *Journal of Biogeography* 39: 1235–1250.
- Barth, O. M. 1982. Variações polínicas em espécies brasileiras da família Rutaceae. *Boletim do Instituto de Geociências USP* 13: 129-134.
- Batalha, M. A. 2011. O cerrado não é um bioma. *Biota Neotropica*: 11.
- BFG (Brasil Flora Group) 2015. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085-1113.
- Brown, J. H., & Lomolino, M. V. (1998). *Biogeography*. Sunderland, Massachusetts.
- Bruniera, C. P. Kallunki, J. A. and Groppo, M. 2015. *Almeidea* A.St.-Hil. belongs to *Conchocarpus* J.C.Mikan (Galipeinae, Rutaceae): evidence from morphological and molecular data, with a first analysis of subtribe Galipeinae. *PloS one* 10: e0125650.

- Kaastra, R. C. 1982. Pilocarpiinae (Rutaceae). *Flora Neotropica*, 1-197.
- Chase, M. W. and Hills, H. G. 1991. Silica gel: an ideal material for field preservation of samples for DNA studies. *Taxon* 40: 215–220.
- Chase, M. W. Morton, C. M. and Kallunki, J. A. 1999. Phylogenetic relationship of Rutaceae - Cladistic analysis of the subfamilies using evidence from rbcL and atpB sequence variation. *American Journal of Botany* 86: 1191–1199.
- Coutinho, L. M. 1976. Contribuicao ao conhecimento do papel ecologico das queimadas na floracao de especies de cerrado.; Contributions on the ecological role of the burnings in flowering of some Cerrados species.
- Devecchi, M.F. Thomas W.W. & Pirani J.R.2017. Two new dwarf species of Homalolepis (Simaroubaceae) from the Brazilian Cerrado (Neotropical savanna). *Phytotaxa*. No prelo.
- Dias, P. Udulutsch, R. G. and Pirani, J. R. 2013. A new species of *Metrodorea* (Rutaceae) from Brazil: Morphology, molecular phylogenetics and distribution. *Phytotaxa* 117: 35–41.
- Dias, P. Udulutsch, R. G., and Pirani, J. R. 2015. Molecular phylogeny and biogeography of the South American genus *Metrodorea* (Rutaceae). *Turkish Journal of Botany* 39: 825-834.
- Dress, A. W. Flamm, C. Fritzs, G. Grünewald, S. Kruspe, M. Prohaska, S. J. and Stadler, P. F. 2008. Noisy: identification of problematic columns in multiple sequence alignments. *Algorithms for Molecular Biology* 3: 1-10.
- Ducke, A. 1932. Neue Gattungen aus der Hylaea Brasiliens. Notizblatt des Königl. *Botanischer Garten und Botanisches Museum* 11: 341-347.
- El Ottra, J. H. L. Pirani, J. R. and Endress, P. K. 2013. Fusion within and between whorls of floral organs in Galipeinae (Rutaceae): structural features and evolutionary implications. *Annals of botany* 111: 821-837.
- Engler, A. Rutaceae. In: Engler, A.; Prantl, K.(Ed.) Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 2.ed. Leipzig, 1931. p.187-359.
- Ewing, B. and Green, P. 1998. http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=pubmed&dopt=Abstract&list_uids=9521922 \h. *Genome Research* 8:186-194.
- Ewing, B. Hillier, L. Wendl, M. and Green, P. 1998. Basecalling of automated sequencer traces using phred. I. Accuracy assessment. *Genome Research* 8:175-185.
- Farris, J. S., Kallersjo, M., Kluge, A. G. and Bult, C. 1994. Testing Significance of Incongruence. *Cladistics* 10: 315-319.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution* 17: 368-376.
- Felsenstein, J. 1985 Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791.

- Forzza, R. C., Baumgratz, J. F. A., Bicudo, C. D. M., Carvalho Júnior, A. A., Costa, A., Costa, D. P., Hopkins, M.; Leitman, P. M.; Lohmann, L. G.; Maia, L. C; Martinelli, G.; Menezes, M.; Morim, M. P.; Coelho, M. A N.; Peixoto, A. L.; Pirani, J. R.; Prado, J.; Queiroz, L. P.; Souza, V. C.; Stehmann, J. R.; Sylvestre, L. S.; Walter, B. M. T. & Zappi D. (Org.) 2010. *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro
- Gordon, D. 2004. Viewing and Editing Assembled Sequences Using Consed. in *Current Protocols in Bioinformatics*. 11.2.1-11.2.43. ed. A. D. Baxevanis and D. B. Davison. New York: John Wiley & Co.
- Gordon, D. Abajian C. and Green, P. 1998. Consed: a graphical tool for sequence finishing. *Genome Research* 8: 195-202.
- Gordon, D. Desmarais, C. and Green, P. 2001. Automated finishing with Autofinish. *Genome Research* 11: 614-625.
- Graham, A. 2011. Sequencing new world ecosystems: comparison of the Cretaceous and Cenozoic appearance of habitats with biome-characterizing plant groups. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 98: 524-538.
- Gregg, J. R. 1954. *The language of taxonomy*. The language of taxonomy. Columbia University Press, New York.
- Gropo, M. Kallunki, J. A. Pirani, J. R. and Antonelli, A. 2012. Chilean *Pitavia* more closely related to Oceania and Old World Rutaceae than to Neotropical groups: evidence from two cpDNA non-coding regions, with a new subfamilial classification of the family. *PhytoKeys* 19: 9-29.
- Gropo, M. Pirani, J. R. Salatino, M. L. F. Blanco, S. R. and Kallunki, J. A. 2008. Phylogeny of Rutaceae based on two noncoding regions from cpDNA. *American Journal of Botany*. 95: 985-1005.
- Huelsenbeck, J. P. Larget, B. Miller, R. and Ronquist, F. 2002. Potential applications and pitfalls of bayesian inference of phylogeny. *Systematic Biology* 51: 673–688.
- IUCN. 2011. Standards and Petitions Subcommittee Guidelines for using the IUCN Red List categories and criteria. Version 9.
- Kallunki, J. 2004. Rutaceae. Pp. 333-334 in: ed. Smith, N. Mori, S. A. Henderson, A. Stevenson, D. W. and Heald, S. V. *Flowering plants of the Neotropics*. New Jersey: Princeton University Press.
- Kallunki, J.A. & Pirani, J.R. 1998. Synopses of *Angostura* Roem & Schult. and *Conchocarpus* J.C.Mikan (Rutaceae). *Kew Bulletin* 53: 257-334.
- Kubitzki, K. Kallunki J. A. Duretto M. & Wilson, P. G. 2011. Rutaceae. Pp. 276-356 in: Kubitzki, K. (ed.) *The Families and Genera of Vascular Plants*. Volume 10. Heidelberg: Springer.

- Letsch, H. O.; Kück, P.; Stocsits, R. R. and Misof, B. 2010. The impact of rRNA secondary structure consideration in alignment and tree reconstruction: simulated data and a case study on the phylogeny of hexapods. *Molecular biology and evolution* 27(11): 2507-2521.
- Loeuille, B., Semir, J., Lohmann, L. G., & Pirani, J. R. 2015. A phylogenetic analysis of Lychnophorinae (Asteraceae: Vernoniae) based on molecular and morphological data. *Systematic Botany* 40: 299-315.
- Lorenz, R. Bernhart, S. H. Zu Siederdisen, C. H. Tafer, H., Flamm, C. Stadler, P. F. & Hofacker, I. L. 2011. ViennaRNA package 2.0. *Algorithms for molecular biology* 6: 1-14.
- Lucas, E. J. Harris, S. A. Mazine, F. F. Belsham, S. R. Nic Lughadha, E. M. Telford, A. Gasson, P. E. and Chase, M. W. 2007. Suprageneric phylogenetics of Myrteae, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). *Taxon* 56: 1105-1128.
- Martinelli, G. and Moraes, M. A. 2013. *Livro vermelho da flora do Brasil*. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas do Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2005. Ancestral state reconstruction packages for Mesquite, version 1.0. Disponível em: <<http://mesquiteproject.org>>
- Maddison, W.P., Maddison, D.R., 2017. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.31. Disponível em: <<http://mesquiteproject.org>>.
- Méio, B. B, Freitas, C. V. Jatobá, L. Silva, M. E. Ribeiro, J. F. and Henriques, R. P. 2003. The influence of Amazonian and Atlantic flora in the vegetation of cerrado sensu stricto. *Brazilian Journal of Botany* 26: 437-444.
- Morrone, J.J. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical región. *Zootaxa* 3782: 1-110.
- Morton, C. M., and Kallunki, J. A. 1993. Pollen morphology of the subtribe Cuspariinae (Rutaceae). *Brittonia* 45: 286-314.
- Morton, C. M., & Telmer, C. (2014). New subfamily classification for the Rutaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 99: 620-641.
- Myers, N. Mittermeier, R. A. Mittermeier, C. G. Da Fonseca, G. A. and Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853-858.
- Nelson, B. W., Ferreira, C. A., da Silva, M. F., & Kawasaki, M. L. 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature* 345: 714-716.
- Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52: 141-194.
- Pirani, J. R. 1999. Estudos taxonômicos em Rutaceae: revisão de Helietta e Balfourodendron (Pteleinae), análise cladística de Pteleinae, sinopse de Rutaceae no Brasil. *Tese de Livre-Docência* São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Pirani, J. R. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Rutaceae. *Rodriguésia* 56: 189-204.

- Pirani, J. R. 2006. Flora de Grão-Mogol, Minas Gerais: Rutaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 24: 69-76.
- Pirani, J. R. 2009. Rutaceae. Pp. 461-464 in: Sobral, M. Costa, D. P. and Kamino, L. H. Y. *Plantas da Floresta Atlântica*. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Pirani, J. R. 2010a. *Spiranthera atlantica* (Rutaceae, Galipeae), a new species and the first record of the genus for the Brazilian Atlantic Forest. *Novon* 20: 203-206.
- Pirani, J.R. 2010b. Diversidade e biogeografia de Rutaceae na Amazônia brasileira: o que se conhece e o que falta conhecer. Pp. 79-84 in: Absy, M.L., Matos, F.D.A. & Amaral, I.L. (orgs.) *Diversidade vegetal brasileira: Conhecimento, conservação e uso*. Manaus: Sociedade Botânica do Brasil.
- Pirani, J. R. and Groppo, M. 2017. Rutaceae in: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. [Acess: 10 Apr. 2017]. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB212>>.
- Platnick, N. I. 1976. Are monotypic genera possible? *Systematic Zoology* 25: 198-199.
- Posada, D. 2008. jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular biology and evolution* 25: 1253-1256.
- Quantum GIS Development Team. 2017. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>".
- Rabinowitz, D.; Cairns, S. & Dillon, T. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. Pp 182-204 In: Soulé, M.E. (ed.) *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Radford, A. E.; Dickison, W. E.; Massey, J. R. & Bell, C. R. 1974. *Vascular plant systematics*. New York: Harper & Row.
- Rando, J. G., Zuntini, A. R., Conceição, A. S., van den Berg, C., Pirani, J. R., & de Queiroz, L. P. (2016). Phylogeny of Chamaecrista ser. Coriaceae (Leguminosae) unveils a lineage recently diversified in Brazilian campo rupestre vegetation. *International Journal of Plant Sciences*. 177: 3-17.
- Ren, F. Tanaka, H. and Yang, Z. 2009 A likelihood look at the supermatrix-supertree controversy. *Gene* 441: 119–125.
- Ronquist, F. and Huelsenbeck, J. P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.
- Salvo, G Manafzadeh, S. Ghahremaninejad, F. Tojibaevi, K. Zeltner . L. and Conti, E. 2011. Phylogeny-morfology and biogeography of Haploplyllum (Rutaceae), a species-rich genus of the Irano-Turanian floristic region. *Taxon* 60: 513-527.
- Salvo, G. Baccheta, G. Ghahremaninejad, F. and Conti, E. 2008. Phylogenetic relationship of Ruteae (Rutaceae): New evidence from the chloroplast genome and comparisons with non-molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 736–748.

- Sanger, F. Nicklen, S. and Coulson, A. R. 1977. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 74: 5463-5467.
- Sievers, F. Wilm, A. Dineen, D. Gibson, T. J. Karplus, K. Li, W. Lopes, R. McWilliam, H. Remmert, M. Söding, J. Higgins, D. G. and Thompson, J. D. 2011. Fast, scalable generation of high-quality protein multiple sequence alignments using Clustal Omega. *Molecular Systems Biology* 7: 539- 544.
- Silva, C. S. P. D. and Santos, M. L. D. 2008. Post-fire phenological behavior and breeding biology of the *Spiranthera odoratissima* A.St.-Hil. (Rutaceae). *Biotemas* 21: 29-39.
- Silva, J. M. C. da and Garda, A. A. 2016. Padrões e processos biogeográficos na Amazônia. Pp.207-214. in: Carvalho, E. J. B de & Almeida, E. A. B. *Biogeografia da América do Sul: Análise de tempo, espaço e forma*. São Paulo: Roca.
- 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. de Queiroz, L. P., Skema, C. Pennington, R. T. and 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.
- Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688–2690.
- Stehmann, J. R. Forzza, R. C. Salino, A. Sobral. M. Costa, D. P. da and Kamino, L. H. Y. 2009. *Plantas da Floresta Atlântica*. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Stocsits RR, Letsch H, Hertel J, Misof B, Stadler PF. 2009. Accurate and efficient reconstruction of deep phylogenies from structured RNAs. *Nucleic Acids Research* 37: 6184–6193.
- Taberlet, P.; Gielly, L.; Pautou, G. & Bouvet, J. 1991. Universal primers or amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105–1109.
- Tavaré, S. 1986. Some probabilistic and statistical problems in the analysis of dna sequences. Some mathematical questions in biology - DNA sequence analysis. babilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences* 17: 57–86.
- Thiers, B. 2016. *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/>.
- Werneck, F. P. Costa, G. C. Colli, G. R. Prado, D. E. and Sites Jr. J. W. 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidencegeb. *Global Ecology and Biogeography* 20: 272-288.

- Wright, S. D. Yong, C. G. Wichman, S. R. Dawson, J. W. and Gardner, R. C. 2001. Stepping stones to Hawaii: a trans-equatorial dispersal pathway for *Metrosideros* (Myrtaceae) inferred from nrDNA (ITS+ ETS). *Journal of Biogeography* 28: 769-774.
- Yu, Y. Harris, A. J. and He, X. J. 2011. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies) 2.0 beta. Disponível em: <http://mnh.scu.edu.cn/soft/blog/RASP>. Acesso em 12/03/2015.
- Yu, Y.; Harris, A. J. & He; X. J. 2010. S-DIVA (statistical dispersal-vicariance analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 848-850.

Apêndice 1. Lista de caracteres morfológicos e seus estados usados na reconstrução de estados ancestrais nas espécies estudadas de Rutoideae.

1. Hábito: árvores ou arvoreta florestal, geralmente ciófilo (0); arbusto savânico, heliófilo (1).
2. Foliolos: distintamente peciolulados (0); (sub)sésseis (1).
3. Epiderme foliar: estriada (0); papilosa (1).
4. Forma do botão: globoso (0); tubular (1).
5. Simetria da corola: (sub)actinomorfas (0); (sub)zigomorfas (1).
6. União das pétalas: livres na antese (0); coerentes persistentemente (1).
7. Hipanto: ausente (0); presente (1).
8. Estames: livres entre si (0); unidos entre si (1).
9. Fertilidade do androceu: todos os estames férteis (0); alguns estames modificados em estaminódios (1).
10. Apêndice na base da antera: ausente (0); presente (1).
11. Ornamentação do grão de pólen: estriado ou reticulado (0); baculado (1); equinado (2); psilado (3).
12. Aberturas do grão de pólen: 3-colporado (0); 4-colporada (1); 3-porado (2).
13. Ginóforo: ausente, inconspícuo (0); presente, conspícuo (1).
14. União do disco nectarífero ao ginóforo: livre (0); aderido parcialmente (1); aderido completamente (2).
15. Projeções no fruto: liso no dorso e no ápice (0); carenado no dorso e no ápice (1); carenado no dorso e apiculado no ápice (2).

Apêndice 2. Matriz codificada “-“ = ausência do caráter ou de informações disponíveis. ? = polimórfico).

Espécies↓	Caráter→														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	?
<i>Esenbeckia almavillia</i>	1	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0
<i>Galipea jasminiflora</i>	0	0	-	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	-	1
<i>Hortia brasiliana</i>	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	-	0
<i>Metrodorea maracasana</i>	0	1	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	2
<i>Neoraputia paraensis</i>	1	0	-	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	-	0
<i>Nycticalanthus speciosus</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	2
<i>Pilocarpus jaborandi</i>	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0
<i>Rauia nodosa</i>	0	1	-	1	1	1	0	1	1	1	3	0	0	-	0
<i>Spiranthera atlantica</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	2	1	1	2
<i>Spiranthera guianensis</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	2	1	1	2
<i>Spiranthera odoratissima</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	2	2	1	0	2
<i>Spiranthera parviflora</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	2	1	1	2
<i>Spiranthera peruviana sp. nov.</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	2	1	2	2
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	0	1	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0

Apêndice 3. Sequências de DNA obtidas das regiões ETS e trnL-F para as espécies utilizadas nos estudos de filogenia molecular que serão depositadas no GenBank.

Região trnL-F:

>Balfourodendromriedelianum217

CAATTCAGAGAAACCCAGGAATAAAAATGGGAAATC
CTGAGCCAAATCCTCTTTTCCAAGAACAAGAAAGGCT
TCAGAAAAGCGAAAAAGGGGGATAGGTGCAGAGACTC
AATGGAAGCTGTTCTAACAAATGGAGGTGACTGCCTTT
TTTGGTAAAGAAAAAAGTAAATGAATCCTTCTATCG
AATATCAAAAATCCATAAGGGATGAAGGATAAGGGTAT
ATAGACTATGTATACGCAATGAAAACTATCTCAAAAA
GACAACCGAATCCTTATTTCTTTTATGAAAAAGAAAA
GAATTGTATGAATCGATTCTAAGTTGAAGAAAGAATC
GAATATTCATTGCTCAAATCATTCACTCCATCCCCGTAG
TCTGATCAATCTTTCTTTGACTTTTGAAGAATTGATT
AATCGGACGAGAAATAAGATAGAGTCCCATTTACATG
TCAACATCAATACGGGCAACAATGAAATTTATTGTA
AGGAAAATCCGTCGACTTTAGATTAGAAATCGTGAGGG
TTCAAGTCCCTCTATCCCCACCCCCAAAAAGGCCATT
GACTCCCTAACCATTTCTCCTACCTCTGCTTTTTTTGT
TAGTGGTTCAAAAATTCGGTAGGTTTCTCATCTATCTAC
TCTTTTCCATTACAAAAGGATTGGGCATAATCTTTTT
CTATTAGCCCAAGTCGTTTGGTATATACGATAGGCGTAG
AAATGAACACCTTTGAGCAAGGAATCCCATTTGAATG
ATTCCAATCCATATTATTGCTCATACTGAACTTACAA
AGTATTTTTTTGAAGATTCAGGAAATGAAATCCCCTC
CCAAGACTTTTAATACTTTTTTTCTTTTTTAATTGACATA
GACCCTAAGTCATCTAGTAAGATGAGGATGGTGTGTCG
GAAATGGTGGGA

>Angosturabracteata335

AGTGATAACTTTCAAATTCAGAGAAACCCAGGAATTA
AAATGGGCTATCTGAGCCAAATCCTCTTTTCCAAGAA
CAAGCAAGGGTTTCAGAAAAGGAAAAAGGGGATAGG
TGCAGAGACTCAAAGGAAGCTGTTCTAACAAATGGAG
TTGACTGCCTTTTTTGGCAAAGAAAAAGAAAGTAAA
ATGAATCCTTCTATCGAATATCGAACTCCATAAAGGAT
GAAGCTAAGGGTCTTAGACTATGTATACAAATGAA
AAATATCTCAAAAACGACAACCCAAATCCTTATTTCTTT
TTATGAAATTATGAAAAAGAAAAGAATTGTTATGAATC
GATTCTAAGTTGAAGAAAGAATCGAATATTCATTGCTC
AAATCTACTACTACCTCATAGTCTGATCAATCTTTT
CTTTTGAAGAACTGATTAATCGGACGAGAATAAAGATA
GAGTCCCATCTACATGTCAATATCAATACGGGCAACA
ATGAAATTTATAGTAAAAGGAAAATCCGTCGACTTTCG
AAATCGTGAGGGTTCAAGTCCCTCTATCCCCACCCCC
AAAA

>Neoraputiaparaensis245

ATTCAGAGAAACCCAGGAATAAAAATGGGCAATCCT
GAGCCAAATCCTCTTTTCCAAGAACAAACAAGGGTTC
AGAAAAGCGAAAAAGGGGATAGGTGCAGAGACTCAA
AGGAAGCTGTTCTAACAAATGGAGTTGACTGCCTTTTT
TGGCAAAGAAAAAGAAAGTCAAATGAATCCTTCTAT
CGAATATCGAACTCCATAAAGGATAAAGGCTAAGGGT
CTATAGACTATGTATACACAATGAAAACTATCTCAAAA
ACGACAACCCAAATCCTTATTTCTTTTATGAAATTATGA
AAAAGAAAAGAATTGTTATGAATCGATTCTAAGTTGAA
GAAAGAATCGACTATTCTATTGCTCAAATCATTCACTCC
ATCTCCATAGTCTGATCAATCTCTTTTGAAGAACTA
ATTAATCGGACGAGAATAAAGATAGAGTCCCATTTCTAC
ATGTCATATCAATACGGGCAACAATGAAATTATAGTAA
AAGGAAAATCCGTCGACTTTTCAAATCGTGAGGGTTC
AAGTCCCTCTATCCCCACCCCCAAAAAGGCCATTGAC
TCCCTAACCATTTCTCCTACCCTCTCCTTTTTTTIATG
GTCCCAAATTCGGTAGGTTTCTCATCTATCTACTCTTT
TCCATTTCCAAAAGGATCTGGGCATAATTTTTTCTCTT
ATCCCAAGTCGTGTGGTATACACGATAGGCGTAGAAAT
GAACACTTTTGTAGCAAGGAATCCCATTCGAATGATTC
CCAATCCATATTATTGCTCATACTGAACTTACAAAGTA

TTCTTTTTGAAGATTCAAGAAATGAAATCCCCTCCCA
AGACTTTTAAATCTTTTTTTTTCTTTTTTAAATTGACATA
GGCCCAAGTCATCTAGTAAGATGAGGATGGTGGTCCG
AAA

>Metrodoreamaracasana510

CCGACCATTCCGACACACCATCCTCATCTACTAGATG
ACTTGTGGTCTATGTC AATTAAGAAAAAGAAAAAAGT
ATTAAGTCTTGGGAGGGGAATTCATTCTTGAATC
TTCAAAAAGAAGACTTTGTAAGTTTCAGTAGGAGCAA
TAATATGGATTGGGAATCATTCAAATGGGGATTCTTGC
TCAAAGGTGTTCAATTTACGCCTATCGTATATACCACA
CGACTTGTGCTAAGAGAAAAAATATGCCCAAATCCT
TTTGGAAATGAAAAAGAGTAGGATAGATGAGAAACCT
ACCGAATTTGAACCACTAACAAAAAAGGAGAGGGT
AGGAGAAATGGTTAGGGAGTCAATGGGCCTTTTTGGG
GGTGGGGATAGGGGACTTGAACCCCTCACGATTTCTAA
AGTCGACGGATTTCTCTTTACTATAAAATTCATTGTTG
CCCGTATTGATATTGACATGTAGAATGGGACTCTATCTT
TATTCTCGTCCGATTAATCAATCTTCAAAAAGTCAAAAAG
AAAAGATTGATCAGACTATGGGGATGGAGTGAATGATT
TGAGCAATGAATATTCGATTCTTTCTTCAACTATAATC
GATTCATAACAATCTTTTCTTTTTTCAAAAAAGAAATA
AGGATTCCGGTTGTCATTTTGGAGATGTTTTTCAATTGCG
TATACATAGTCTATATACCCTTATCCTTATCCCTTATG
AGTTTCGATATTGATAGAAGGATTCATTTCTTTT
TATTTACAAAAAAGGCAGTCACTCCATTTGTTAGAA
CAGCTTCCATTGAGTCTCTGCACCTATCCCCCTTTTTCG
CTTTCTGAACCCTTGTTTGTCTTGGAAAAAGAGGATT
TGGCTCAGGATTGCCCATTTTTAATTCCTGGGTTTCTCT
GAATTTGAAAAGGTATCGCTTAGTAG

>Hortiabrasiliana546

CTGAGCCAAATCCTCTTTTCAAAAAACAACAAGGGT
TCAGAAAGCGAAAAAGGGGATAGGTGCAGAGACTC
AATGGAAGCTGTTCTAACAAATGGAGTTGACTGCCTTT
TTTGGTAAAAGAAAAAGAAAGTAAATGAATCCTTCT
ATCGAATATCGAACTCCATAAAGGATGAAGGATAAGG
GTATATAGACTATGTATACGCAATGAAAACTATCTCAA
AAATGACAAACCGAATCCTTATTTCTTTTTTCTATA
AAGAAAAAGAAAAGAATTGTTATGAATCGATTCTAAGT
TGAAGAAAGAATCGAATATTCATTGCTCAAATCATTCA
TTCCATCTCCATAGTCCGATCAATCTTTTCTTTTGA
CTTGAAGAATTGATTAATCGGACGAGAATAAAGATAG
TCCCATTCTACATGTCAATATCAATACGGGCAACAATGA
AATTTATAGTAAAAGGAAAATCCGTCGACTTTAGAAAT
CGTGAGGGTTCAAGTCCCTCTATCCCCACCCCCAAAA
GGCCATTGACTCCCTAACCATTTCTCCTACCCTCTCCC
TTTTTTTGTAGTGGTTCAAAATTCGGTAGGTTTCTCAT
CTATCTACTCTTTTCCATTTCCAAAAGAATCTGGGAAT
CCTTTTTTCTCTTCTTATCACAGTGGTATATACGATA
GGCGTAGAAATGAACACCTTTGAGCAAGGAATCCCCA
TTTGAATGATTCCCAATCCATATTATTGCTCATACTGAA
ACTTACAAAAGTATTCTTTTTGAAGATTCAAGAAATGAA
ATTCCTCCCAAGACTTTGAATACTTTTTTTCTTTTT
AATTG

>Galipeajasminiflora505

CCTACTAAGTGATAACTTTCAAATTCAGAGAAACCCAG
GAATTAATAATGGGCAATCCTGAGCCAAATCCTTTTT
CCAAGAACAACAAGGGTTCAAAAAGCGAAACAGAG
GGATAGGTGCAGAGACTCAAAGGAAGCTGTTCTAACA
AATGGAGTTGACTGCCTTTTTTGGTAAAAGAAAAAGA
AAGTCAAATGAACCTTCTATAGAACTCCATAAAGGA
TGAAGGATAAGGGTTCGATAGACTATGTATACCAATGA
AAAATCTCTCAAAAACGACAACCCAAATCCTTATTTCT
TTTTATGAAATTATGAAAAAGAAAAGAATTGTTATGAA
TCGATTCTAAGTTGAAGAAAGAATCGAATATTCATTG

TCAAATCATTCACTCCATTTCCATAGTCTGATCAAGCTT
 TTCTTTTCACTTTTGAAGAACTGATTAATCGGATGAGA
 ATAAAGATAGAGTCCCATTCTACATGTCAATATCAATAC
 GGGCAACAATGAAATTTATAGTAAAAGGAAAATCCGTC
 GACTTTCGAAATCGTGAGGGTTCAAGTCCCTCTATCCC
 CACCCCAAAAAGTCCCATTGACTCCCTAACCAATTTCT
 CCTACCCTCTCTTTTTTTTTTAGTGATTCCAAATCCGGT
 AGGTTTCTCATCTACTCTTTTCCATTTCCAAAAG
 GATCTGGGCATAATTTTTTCTTATACAAGTCGTGT
 GGTATACACGATAGGCGTAGAAATGAACACCTTTGAGC
 AAGGAATCCCCATTTGAATGATTCCCAATCCATATTCAT
 ATTATTGCTCATCTGAAACTTACAAAAGTATTCTTTTTG
 AAGATTCAAGAAATGAGATTCCCCTCTTAATACTT
 TTTTTTCTTTTTAATTGACATAGACCCTAAATCATCTA
 GTAAGATGAGGATGGCGTGTGCGAAATGGTCGGGA

>Esenbeckiaalwawillia280

AACCTACTAAGTGATACCTTTCAAATTCAGAGAAACCC
 AGGAATTAATAATGGGCAATCCTGAGCCAAATCCTCTT
 TTCCAAGAACAACAAGGGTTCAGAAAGCGAAAAAG
 GGGGATAGGTCAGAGAACTCAATGGAAGCTGTTCTAA
 CAAATGGAGGTGACTGCCTTTTTGGTAAAGAAAAA
 AGAAAAAAGAAATGAATCCTTCTATCGAATAT
 CGAAACTCCATAAGGGATAAAGGATAAGGGTATATAGA
 CTATGATACGCAATGAACTATCTCAAAAATGAAA
 CCGAACCTTATTTCTTTTTAAGAAATAGAAAAGAATTG
 TTATGAATCGATTCTAAGTTGAAGAAAGAATCGAATATT
 CATTGCTCAAAATCATTACTCCATCCCCATAGTCTGATC
 AATCTTTCTTTTGAATTTGAAGAATTTATTAAGCGGA
 CGAGAATAAAGATAGAGTCCCATTTACATGTCAATATC
 AATACGGGCAACAATGAAATTTATAGTAAAAGGAAAAT
 CCGTCGACTTTAGAAATCGTGAGGGTTC AAGTCCCTCT
 ATCCCCACCCCAAAAAGGCCATTGACTCCCTAACC
 TTTCTCTACCCTCTCTTTTTAAGATATTCTTTTTGAAG
 ATTCAAGAAATGAAATCCCCTCCCAAGACTTTTAATA
 CTTTTTCTTTTTAATTGACATAGACCACAAGTCATCT
 AGTAAGATGAGGATGGTGTGTCGGAATGGTCGGGAT
 AG

>Conchocarpusfurcatus506

ACCATCCTCATCTTACTAGATGACTTAGGGCCTATGTCA
 ATTAATAAAGAAAGGATTAAGTCTTTGGGAGGGGA
 ATTTCAATTTCTTAATCTCAAAAAGCAAACTTTGTAAG
 TTTCAGTATGAGCAATAATATGGATTGGGAATCATTCAA
 ATGGGGATTCTTGTCTAAAGGGTTCATTCTACGCC
 TATCGGGTATACCACAGACTTTGGGATAAGAGAAAAA
 ATATGCCAGATCCTTTGGAAATGAAAAAGAGTAGG
 ATAGATGAGAACTTACCAAAATTTGGAACCAATAAAA
 AAAAAAGGAGAGGGGAGGAGAAATGGTTAGGGAGTCA
 ATGGGCCTTTTGGGGGTGGGGATAGAGGGACTTGAA
 CCCTCACGATTTGAAAGTCGACGGATTTTCTTTTAC
 TATAACTTTCATTGTGTCGCCGATTGATTTGACATGTAG
 AATGGGACTCTATCTTTATTCTCGTCCGATTAATCAGTT
 CTTCAAAAGTCAAAAAGAAAAGATTGATCAGACTATGG
 AGATGGAGTGAATGATTTGAGCAATGAATATTCGATCT
 TTCTTCAACTTAGAATCGATTCATAACAATCTTTTCT
 TTTTCATAATCTCATAAAAAGAAATAAGGATTGGGTTGT
 CGTTTTTGAGATAGTTTTTCATTGTGTATACATAGTCTAT
 AGACCCCTATCCTTATCCTTTATGGAGTTTCGATATTC
 GATAGAAGGATTCATTTTACTTTCTTTTTTATTTACAAA
 AAAAAAGGAGTCAACCCCAATTTGTTAGAACAGCTTCTT
 TGAGTCTCTGCACCTATCCCCCTTTTCGCTTTCTGAAC
 CTTTGTGTTGTTCTTGGAAAAGAGGATTTGGCTCAG
 GCATTGCCATTTTAATCTCGGGTTTCTCTGAATTTG
 AAAGTTATCACTTAGTAGGT

>Nycticalanthusspeciosus527

TACTAAGTGATAACTTTCAAATTCAGAGAAACCCAGGA
 ATTAATAATGGGCAATCCTGAGCCAAATCCTCTTTTCC
 AAGAACAACAAGGGTTCAGAAAAGCGAAAACGAAAAAG
 GGGGATAGGTGCAGAGACTCAAAGGAAGCTGTTCTA
 ACAAAATGGAGTTGACTGCTTTTTTGGTAAAGAAAAA
 AGAAAGTAAAAAGAATCCTTATCGAATATCGAAACT
 CCAATAAGGATGAAGGATAAGGTTATATAGACTATGTAT
 ACGCAATGAAAAAATATCTCAAAAATGACAACCGAAT
 CCTTATTTCTTTTTAAGAAAAAGAAAAGAAATGTTATG
 AATCGATTCTAAGTTGAAGAAAAGAAATCGAATATTCATT
 GCTCAAAATCACTCCCATCTCCATAGTCTGATCAATC
 TTTCTTTTTTACTTTTTGAAGAACTGATTAATCGGACGAG

AATAAAGATAGAGTCCCATTCTACATGTCAATATCAATA
 CGGGCAACAATGAAATTTATAGTAAAAGGAAAATTCGT
 CCGACTTTAGAAAATCGTGAGGGTTCAAGTCCCTCTATCC
 CCACCCCAAAAAGGCCCATTTGGCTCCCTAACCAATTT
 TCCTACCCTCTCCCTTTTTTTGTTAGTGGTTCAAAAAT
 GGTAGGTTTCTCATCTATCTTATTTTCCATTTCCAAA
 AGGATCTGGGCATAATTTTTTCTTATCACAAAGTCGT
 GTGGTATATACGATAGGCGTAGAAATGAACACCTTTGA
 GCAAGGAATCCCATTGAAATGATCCCAATCCATATTA
 TTGCTCAIACGAAACTTACAAAGTATTCTTTTTGAAG
 ATTCACGAAATGAAATCCCCTGCCTTAATACTTTTTT
 TCTTTCTTTTTTTATTTTT

>Sparviflora244

GAGCCAAATCCTCTTTTCCAAGAACAACAAGGGTTC
 AGAAAGCGAAACGAAAGGGGGGATAGGTGCAGAGA
 CTCAAAGGAAGCTGTTCTAACAAAATGGAGTTGACTGC
 CTTTTTTTTTGGTAAAAAAGTAAAAAGA
 ATCCTTCTATCGAATATCGAAACTCCATAAAGGATGAA
 GGATAAGGTTATATAGACTATGTATACGCAATGAAAAA
 TATCTCAAAAATGACACCGAATCCTTATTTCTTTTTT
 GAAAAAGAAAAGAATTGTTATGAATCGATTCTAAGTTG
 AAGAAAAGAATCGAATATTCATTGCTCAAATCATTACC
 CCATCTCCATAGTCTGATCAATCTTTTCTTTTTTACTTTT
 CAGAACTGATTAATCGGACGAGATAAAGATAGAGTTC
 CCATTTACATGTCAATATCAATACGGGCAACAATGAA
 ATTTATAGTAAAAGGAAAATCCGTCGACTTTAGAAAATC
 GTGAGGGTTCAAGTCCCTCTATCCCCACCCCAAAA
 GGCCATTGACTCCCTAACCAATTTCTCCTCCCTCC
 TTTTTTGTAGTGGTTCAAAATTTTGTAGGTTTCTCAT
 CTATCTATCTTTTTCCATTTCCAAATAGGATCTGGGCAT
 AATCTTTTTCTTATCACAAAGTCGTGTGGTATATACGA
 TAGGCGTAGAAATGAACACTTTTGTAGCAAGGAATCCC
 CATTGAAATGATTCCAAATCCATATTATGCTCATACTGA
 AACTTACAAAAGTATTCTTTTTGAAGATTACGAAATGA
 AATCCCCTC

>Sguianesis527

AAAGAAAAAAGTATTAAGGGAGGGGAATTTCAATTT
 CGTGAATCTTCAAAAAGAATACTTTGTAAGTTTCAGTA
 TGAGCAATAATATGGATTGGGAATCATTCAAATGGGGA
 TTCTTGTCTCAAAGGTGTTCAATTTCTACGCCTATCGTAT
 ATACCACAGACTTTGTGATAAAGAAAGATTATGCC
 CAGATCCTTTTGGAAATGGAAGAATAGGATAGATGA
 GAAACCTACCAAATTTGAACCACTAACAAAAAAGG
 GAGAGGGTAGGAGAAATGGTTAGGGAGTCAATGGGCC
 TTTTTGGGGTGGGGATAGAGGACTTGAACCCCTCAC
 GATTTCTAAAGTCGACGGATTTTCTTTTACTATAAAT
 TCATTGTTGCCCGTATTGATATTGACATGTAGAATGGGA
 CTCTATCTTATCTCGTCCGATTAATCAGTTCTTCAAA
 AGTAAAAAGAAAAGATTGATCAGACTATGGAGATGGG
 GTGAATGATTTGAGCAATGAATATTCGATTTTCTTCA
 ACTTAGAATCGATTCAACAATTTCTTTTCTTTTTCATA
 AAAAGAAATAAGGATTCGGTTGTCAATTTTGAGATATTT
 TTTCAATGGGATACATAGTCTATATAACCTTATCTTCA
 TCCTTTATGGAGTTTCGATATCATAGAGAAATCTTTT
 TTTACTTTCTTTTTTCTTTTACCAAAAAGGCAGTCAACT
 CCATTTGTAGAACAGCTTCTTTGAGTCTCTGCACCT
 ATCCCCCTTTCTGTTCTGCTTTCTGAACCCCTTTTTTGT
 TCTTGGAAAAGAGGATTTGGTTCAGGAGTGGCCATTT
 GAATTCCTGGGTTTCTCTGAATTTGAAAAGTTATCACTTA

G

>Satlantica518

GAGCCAAATCCTCTTTTCCAAGAACAACAAGGGTTC
 AGAAAGCGAAACGAAAGGGGGGATAGGTGCAGAGA
 CTCAAAGGAAGCTGTTCTAACAAAATGGAGTTGACTGC
 CTTTTTTGGTAAAGAAAAAAGAAAAGTAAAAAGAATCC
 TTCTATCGAATATCGAAACTCCATAAAGGATGAAGGAT
 AAGGTTATATAGACTATGTATACGCAATGAAAAAATC
 TCAAAAATGACAACCGAATCCTTATTTCTTTTTTATGAAA
 AAGAAAAGAATGTTATGAATCGAATCTAAGTTGAAGA
 AAGAAATCGAATATTCATTGCTCAAATCATTACCCCATC
 TCCATAGTCTGTACAATCTTTTCTTTTACTTTTGAAGA
 ACTGATTAATCGGACGAGAAATAAAGATAGAGTCCCAT
 CTACATGTCAATATCAATACGGGCAACAATGAAATTTAT
 AGTAAAAGGAAAATCCGTCGACTTTAGAAAATCGTGAG
 GGTCAAGTCCCTCTATCCCACCCCAAAAAGGACC
 ATTGACTCCCTAACCAATTTCTTCTACCCTGCCCTTTTT

TTGTTAGTGGTTCAAAATTTGGTAGCTTTATCATCTATC
TTATCTTTTTCCATTTCCAAAAGGATCTGGGCATAATCT
TTTTCTTTATCAAAAGTCGTGGTATATACGATAGGC
GTAGAAATGAACACCTTTGAGCAAGGAATCCCCATTTG
AATGATTTCCCAATCCATATTATTGCTCATACTGAACTT
ACAAAATGATTTTTTTGAAGATTCACGAAATGAAATTC
CCCTCCCTTAAGACTTTTTTTTTCTTTCTTTTTTGATT
TT

>Rauianodosa340

TACTAAGTGATAACTTTCAAATTCAGAGAAAACCCAAGA
ATTAATAATGGGCAATCCTGAGCCAAATCCTCATTTTC
CAAGAACAACAAAGGGTTCAGAAAGCGAAAAAGAGG
GATAGGTGCAGAGACTCAAAGGAAGCTGTTCTAACAA
ATGGAGTTGACTCCCTTTTTGGTAAAGAAAAAAGAA
AGTAAAATGAACCTTCTATCGAATATCGAACTCCATA
AAGGATGAAGGATAAAGGGTCGATAGACTATGTATACCC
AATGAAAACTATCTCAAAAACGACAACCCAACCCCTT
ATTTCTTTTTATGAAATATGAAAAAGAAAAGAATTGTT
ATGAATCAATTTAAGTTGAAGAAAGAATCGAATATTC
ATTGCTCAAACATACACTCCATCTCCATAGTCTGATCA
AGCTTTTTCTTTAACTTTTGAAGAACTGATTAATCGGAC
GAGAATAAAGATAGAGTTCCATTCTACATGTCAATATCA
ATAGGGCAACAATGAAATTTATAGTAAAAGGAAAAATCC
GTCGATTTTCGAAATCGTAGGGTTCAAGTCCCTCTAT
CCCCACCCCAAAAAGTCCCATTTGACTCCCTAACCCCTT
TCTCCTACCCCTCTCCCTTTTTTTTTTAGTGATTCCAAATTC
GGTAGGTTCTCATCTATCTACTGTTTCCATTTCCAA
AAGG

>Pilocarpusjoborandi252

CTACTAAGTGATAACTTTCAAATTCAGAGAAAACCCAGG
AATTAATAATGGGCAATCCTGAGCCAAATCCTCTTTTC
CAAGAACAACAAAGGGTTCAGAAAGCGAAAAACGGGG
GATAGGTGCAGAGACTCAAAGGAAGCTGTTCTAACAA
ATGGAGGTGACTGCCTTTTTTTGGTAAAGAAAAAAGAA
AGTAAAATGAATCCTTCTATCGAATATCGAACTCCATA
AGGGATGAAGGATAAGGGTATATAGACTATGTATACGG
TATACGCAATGAAAAACTATCTCAAAAATGACAATCTT
TTTTATGAAAAAGAAAAGAATTGTTAGGAATCGATTCTA
ATTTGAAGAAAGAATCGAATATTCATTGCTCAAACTATT
CACTCCATCCCCATAGTCTGATCAATCTTTTTCTTTGAC
TTTTGAAGAACTGATTAATCGGACGAGAATAAAGATAG
AGTCCCATTCTACATGTCAATATCAATACGGGCAACAAT
GAAATTTATAGTAAAAGGAAAATCCGTCGACTTTAGAA
ATCGTGAGGGTTCAAGTCCCTCTATCCCCACCCCAAAA
AAGGCCATTGACTCCCTAACCATTTCTCCGACCCTCT
CCTTTTTTTGTTAGTGGTTCAAAATTCGGTAGGTTTCTC
ATCTATCCTACGCTTTTCCATTTCCAAAAGGGTCTGGGC
ATAATTTTTTCTCTTATCACAAAGTCGTGTGGTATATACG
ATAGGCGTAGAAATGAACACTTTTGGAGCAAGGAATCCC
CATTGAAATGATCCCAATCCATATTATTGCTCATACTGA
AACTTACAAAGTATTCTTTTTGAAGATTCAAGAAATGA
AATCCCTCTCCAAGACTTTTTTTTTCTTTTTTAATTG
ACATAGACCACAAGTCACTAGTAAGATGAGGATGGTG
TGTCGGAAATGGTCGGGAT

>Pilocarpusmicrophyllus237

CTCATACTAAAACCTTACAAAAGTATGTCTTTTTGAAGATT
CAAGAAATGAAATTTCTCTCCCAAGACTTTTTTTTTTCT

TTTTTAATTGACATAAACCTAAACCCTCTTGTAAACAATA
AGAAGGGGGGGCGGAAAAGGCCGGGATAGCTCAACT
GGGAGAACAACAAAAGAATGAAAATCCCCCGGGCCCCCGT
TCCAAAAAAGGGATGAAGGATAAGGGTATATAGACTAT
GTATACGGTATACGCAATGAAAACTATCTCAAAAATG
ACAATCTTTTTATGAAAAAGAAAAGAATTGTTAGGAAT
CGATTGCAATTTGAAGAAAGAATCGAATATTCATTGCT
CAAACCTATTCCTCCATCCCCATAGTCTGATCAATCTTT
TCTTTTACTTTTGAAGAAGTGAATATCGGACGAGAA
TAAAGATAGAGTCCCATTCTACATGTCAATATCAATACG
GGCAACAATGAAATTTATAGTAAAAGGAAAAATCCGTCG
AATTTAGAAAATCATGAGGGTTCAAGTCCCTCTATCCCC
ACCCCAAAAAGGCCCATTTGACTCCCTAACCATTTCTC
CGACCCTCTCCTTTTTTTGTTAGTGGTCAAAAATTCGGT
AGGTTTATCATCTATCTACGCTTTTCCATTTCCAAAAG
GGTCTGGGCATAATTTTTTTCTTTTATCACAA

>Sodoratissima305

AATGGGGATTCTTGTCTCAAAGGTGTTCATTTCTACGC
CTATCGAATATACCACACGACTTGTGATAAAAAAAAAA
AATTTAGCCCAAATCCTTTTGGAAATGGAAAAAATAG
GATAGATGAGAAAGCTACCAAAATTTGAACCACTAACAA
AAAAAAGGGAGAGGGTAGGAGAAATGGTTAGGGAGT
CAATGGGCCTTTTTGGGGGTGGGGATAGAGGGACTTG
AACCTCAGATTTCTAAAGTCAGCGAATTTCTTTTAA
CTATAAATTTCAATTGTTGCCGATTGATATTGACATGTA
GAATGGGACTCTATCTTTATCTCGTCCGATTAATCAGT
TCTTCAAAAAGTAAAAGAAAAGATTGATCAGACTATG
GAGATGGGGTGAATGATTGAGCAATGAATATTCGATT
CTTTCTTCAACTTAGAATCGATTACAAATTTCTTTTC
TTTTTCATAAAAAGAAAATAAGGATTCGGTTGTCATTTTT
GAGATATTTTTTCAATTGCGTATACATAGTCTATATAACCT
TATCCTTATCCTTTATGGAGTTTCGATATTTCGATAGAA
GGATCTTTTTTACTTTCTTTTTCTTTTACCAAAAAAGGC
AGTCAACTCCATTTGTTAGAACAGCTTCCCTTTGAGTCT
CTGCACCTATCCCCCTTTTTCGTTTCGCTTTCTGAACC
CTTTTTGTTCTTGGAAAAGAGGATTTGGCTC

>Zanthoxylumrhiofolium279

CTAAGTGATAACTTTCAAATTCAGAGAAAACCCAGGAAT
TAAAAATGGGCAATCCTGAGCCAAATCTTTTTCCAA
GAACAACAAGGGTTCAGAAAGTGA AAAAGGGAGAT
AGGTGCAGAGACTCAATGGAAGTTGTTCTAACAAATG
GAGTTGACTGCCTCTTTTTGGTAAAGAAAAAAGAAAAG
TAAAATGAATCCTTCTATCGAATATCGAACTCCATAAA
GGATGAAGGATAAGGGTATATAGACTATGTATACGCAAT
GAAAAACTATCTCAAAAATGACAACCGAATCTTTATTT
CTTTTTATGAAAAAGAAAAGAATTGTTATGAATCGATT
CTAAGTTGAAGAAAGAATCGAATATTCATTGCTCAAAAT
CATTACCCCATCTCCATAGTCTGATCAATCTTTTCTTTT
GACTTTTGAAGAACTGATTAATCGGACGAGAATAAAG
ATAGAGTCCCATTCTACATGTCAATATCAATACGGGCAA
CAATGAAATTTATAGTAAAAGGAAAAATCCGTCGACTTT
AGAAATCGTGAGGGTTCAAGTCCCTCTATCCCACCCC
CAAAAAGGCCATTGACTCCCTAACCATTTCTCTTACC
CTCCCTTTTTTTTTGTTAGTGGTCAAAAATTCGGTAGGT
TTCTCATCTATCTACTCTTTTTCCATTTCCAAAAGGATC
TGGGCATAATTTTTTCTCTTATCACAAAGTTGTGTGGTA
TATACGATAGGCGTAGAAATGAACACCTTTGA

Região ETS:

>Angosturabracteata335

TCCGTGCTGGTGCATCGAACTGCAGGCCCCCCACCCG
 CTTC AATGTTGCCATCGATCGTGGATCTCGCATCGTGGG
 TGCATTCGATGTCTGTGTTGCCACCGGTTGGTGTGG
 AATTCGATGGTTTCGGTGTCTGATCCGCCTCTCTAT
 GTTAGGGAGTGGGCTGGATGCGAGGCAAGCTCCGTGT
 CCCC GGCGCGCACAGTGCCTTTGTGCCTGGCCGTCAC
 GGGTCATAGAGCTACGCCTGTCTCTCGGATGCGGAAT
 GTTGGCTTGTGGGTGTGACGCTCGTTATAAGACCCATT
 GTCCTTATTAGGAACGACCGCCTCGTCTGTCTCGATC
 CCTCACCCCTTCTTTGGCCCCGTGCGGGGGGTATAGT
 CCGGAGTGGCGCCTTCAGGGGCTTGGTGTGCGGAAAG
 GAAAGCTACCTGGTTGATCTGCCAGTAGTCATATGCT
 TGCTCAAAGATTAAGCCATGCACGTGTAAGTATGAAC
 TAATTCAGACTGTGAAACTGCGAATGGCTC

>Balfouriodendromriedelianum217

CAGGGCGCTCCATCCGCTTACGTCTTGGCCCAAGCGCAG
 CTCTTGCCTTGC GGGTGCGTACGGIATCCTGTGTGCTT
 ACCACGGAAGGGAATTCGATGGTTTTGGTGCCTCAT
 CCACCTTGTGCCCTTCAGGGGTGCGGGGTGGACGGAAG
 GCGGGCTCTGTGTTCCCGCGGTGCTCAGCGCATCGAC
 GCTTGGCCGCTGTGGCCATGGGGTCTCAGCCCGTGTCT
 CTCGGATGCGGAATGTTACGTGTGGGCGTGAGGTTCTCG
 GCCTGTGCTCGTCAACGATACAGCATGTTCCCTTGAC
 ATGAACGACCGCTGCGCCCGCTTACCGACCGACCG
 AGTCACCTTAGGGCGACTCCACCCGGGCGGCTCATGC
 GGGCGTTGGCGTCAAGAGGAATGCTACCTGGTTGAT
 CCTGCCAGTAGTCATATGCTTGTCTCAAAGATTAAGCC
 ATGCATGTGTAATGAACATAATTCAGACTGTGAAAC
 TG

>Esenbeckiaalwawillia280

CCTGCCTAGTGGTTGCGGTTCTGTTGGCCCGGTCGTTG
 CCAAGTGAACGCAAGGAAATTCGATGGTTTTGGTGCCT
 TGGCGTGGGTCGTCAGTCTCCGTGACTGTGCATCGAAC
 TGCGGGCGTCCATCCGCTTACAGTCTTCCCCATGTGC
 AGTCTTGCCTTGGGGTGCCTACGGTATCCTGTGTTG
 CTTACCCACGAAAGGAATTCGATGGTTTTGGTGCCT
 CATCCGCCATGCGCCCTTCGGGGTGC GGGGTGGAAAGC
 GAGGCGGGCTCTGTGTTCCCGTGTGTGCCATAGCGCAT
 GGACGCTTGGCCGCTGTGGCCATGGGGTCTCCGCC
 GTGCTCTCGGATGCGGAATGTTACGCGTGGGCGTAG
 GTCTCGACCTCGGTTCTGCAAGCTATGTGCATTGTCC
 CTTGACATGAACGACTGTCTGCTCTGACCCGAT
 CGGCCGAGCCCCCTTGGCGGGGCTCTGGACGGGCGGC
 TCATCGGGCGTGGCGTCAATAGGAATGCTACCTGG
 TTGATCTCGCAGTAGTCATATGCTTGTCTCAAAGATTA
 AGCC

>Galipeajasminiflora505

AGTTTACAGTCTGAATTAAGTTCATACTTAGACGTGCAT
 GGCTTAATCTTTGAGACAAGCATATGACTACTGGCAGG
 ATCAACCAGGTAGCATTCCTCTTCGACGCGGACGCCCG
 TAAGAGCCGCCAGCCCCGTTCCAGATCCACGCAAG
 CGATCGGACAACGGGGATGAGTCTTAAGACGGCGGA
 GCGGTCGTCGCTGCTCAAGGACAAATGCGTCTTAGAA
 CGGGAGTACACCCGCAAGCTACCATTCGCGATCCAA
 GAGTACGGGAAAACCCCGCGGGCCGTGACGTCCCG
 GCGCAACAGCACCGAGAGCGCCAGGAACACGGAGCA
 TGCCCTCGCTCCGCCCATCCCTGAATGGGTGTGAGG
 CGAATCGGGACACAAAACCGTCTATTTCCATCCCAAT
 GGGTAAGCAACACAGGACACCGAACACGCCCGCGAG
 GCAAAGACCCCTTGTCTGGGGACACTGAAGCGGGAG
 GGGGCTCGAGTTCGATGCA

>Hortiabrasiliansa546

GATCTCCGTGCTGGTGCATCGAACTGCCGGCGCCCCGT
 CCGCTTACGTTTACCCAGGCGCGGGTGC CGCCCTGC
 GGGTGCATACGGTGTCTGTGTTGCTTACCCACGGTTG
 TGGAAATCGACGGTCTCGGTGTGCCATCCGCTTGGC
 CCCTTTGGGGTGC GGGGCGGACGTGAGGCGGGCTCCG
 TGTTCGCGACGTGCCGGCTATTGACGCTCGGCCGTGC
 TGGCCATGGGGTCTCGGCCGTGCTCTCGGATGCGGA
 ACCTGCGGTGTGGCGTGGGGCTCGGCCCTCGTCCG
 CCAAGCTGCACGCAATTGCTCCGACGCGAACGACA
 GCCGCGCCGCTCTGATGACCGACCGAGGCCCTGC
 GCGGGGCGTGGGACGGCGGGTGTGCGGGCGTGGG
 CATCGATAGGAATGCTACCTGGTTGATCTGCTCAGT
 AGTCATATG

>Metrodoreamaracasana510

CTGCCTGGTGCATCGAACTGCAGGCCCTCCATTGCT
 TCAGTCTTGCCCCAAGCGCAGCTCTTGCCTTGC GGGTG
 CGTACGGTATCCTGTGTTGCTTACCCACGGAAAGGAAT
 TCGATGGTTTTGGTGCCTCATCCGCCTTGC GGCCCTC
 GGGGTGCGGGGTGGACGCGAGGGCGGGCTCTGTGTTCC
 CGGCGTGTCAAGCGCATCGCGCTTGGCCGCTGCGGC
 CCATGGGGTCTCAGCCCGTGTCTCGGATGCGGAATGT
 TACGCGTGGGCGTGAGGTCTCGGCCCTCGATTGCTCCAA
 GCTAAAACGCATTGTCCCTTGACATGAACGACTGCTGT
 GCCCGTCTTGACCGACCGACCGAGCCCCCTGGCGGG
 ACTCCGGGCGGGCGGCTCATGCGGAGCCGCGCGCGA
 AGAGGAATGCTACCTGGTTGATCCTGCCAGTAGTCATA
 TGCTTGTCTCAAAGATTA

>Neoraputiaparaensis245

GCCCCAGCGTGGCTCTATCTCGCGGGTGCATTAGGT
 GTCCTGTGTTGCTTACCCCTGGTGTGGAATTTGATGG
 TTTTGGTGTCCCAATTTGCCTTGTCCCTTGC GGGGCGT
 GGGGACAGCGGAGGCGTGTCCGTGTTCTAGCGTG
 ACCAGTGCATTAGCGCTTGGCCGTTATGCGGAGGGAG
 ACTCTGCCAGTCTTAAAGGATGCGGAATGTTTTGCTT
 GTGGGTGTGACGCCATTTAAGATGATCTGTCCCTT
 GACGCGAATGACTGCCTCGTCCGTCAGACTGCCTATC
 TACTTCTGTCCTTACACAAGGTTTCGGGAGGGAGG
 GCATCTTTCGGGGCTTGTGCTCAAAGAGGAAGGCT
 ACCTGGTTGATCCTGCCAGTAGTCATATG

>Nycticalanthusspeciosus527

CTCCGTGCTGGTGCATCGAACTGCCGGCCCCCTCCTC
 TTCAGTTTTGCCCGAGGGCGGGTCTCGCTCGCGGG
 CGCGTACGGTATCCTGTGTTGCCCTACCCACTGTTGTGG
 AATTTGACGGTCTCGGTGCTCGGATCCGCCTTGC GGCC
 AGAGTGGGCGTGGGGCGGACCGGAGGCGTGTCCCGT
 GTTCCCGAAGTGC CGGCGCGTCAAGACCGCCCGCT
 CCGTGGCCATCGGGGATCTGCCCGTGTCTCGGATG
 CGGAATGCCGGTTCGGGGCGGGGGCTCGGCCTT
 GGGCCCCGCGATTACGCGTGTCCCTTGACTCGAACG
 ACCGTGCGGCCGCTCTGCGGGGCTCCCGTGGCGTG
 CGGGCGTGGCGTGGGATAGGAGTGCTACCTGGTTGAT
 CCTGCCAGTAGTCATATGCTTGTCTCAAAGATTAAGCC
 ATGCATGTGTAAGTATGAACATAATTCAGACTGTGAAAC
 TGCAATGGCTC

>Pilocarpusmicrophyllus237

TGCATCGAACTGCAGGCGTCCATCCGCTTACGTCTGA
 CCCC AAGCGCAGCACTTGCCTTGC GGGTGCGTACGGT
 ATCTGTGTTGCTTACCCACGGATGGGAATTCGATGGT
 TTTGGTCCCTCATCCGCCCTGTCGCCCTCGGGTGC
 GGGCGGACGCGAGGACGGCCCCGTGTTCCCGGCGTGC
 CCTGCGCTTGGCGCTTGGCCGCCGCGGCCATGGGG
 TCTCAGCCCGTGTCTCGGATGCGGAACGTTACGTGTG
 GCGGTGAGGTCTCGGCCCTCGTTCGTCCAAGCTACAC
 GCATTGTCCCTTACGCTGAACGACTGTTGCGCCCGTCT
 TGAGCGAGCAGCGAGGCCCCGATCCGGGGCTCCGGG
 TGTGCTGCTCATGCGGGCGTGGGCGTGGAGAGGAAT
 GCTACCTGGTTGATCTGCCAGTAGTCATATGCTTGTCT
 CAAAGATTAAGCCATGCATGTGTAAGTATGAACATAAT
 CAGACTGTGAAACTGCGAATGGCTC

>Pilocarpusjaborandi252

GAGCCATTCGAGTTCACAGTCTGAATTAAGTTCATAC
 TTACACATGCATGGCTTAATCTTTGAGACAAGCATATGA
 CTACTGGCAGGATCAACCAGGTAGCATTCCTCTCCGAC
 GCCGACGCCCGCATGAGCAGCACAGCCGGAGCCCTG
 ATCGGGCCTCGGCTGCTCGCTCAAGACGGGCGCAGC
 AGTCGTTACGTC AAGGGACAATGCGTGTAGCTTGGGA
 CGAACCGAGGCCGAGACCTCACGCCACACGTAACGT
 TCCGATCCGAGAGCACGGGTGAGACCCCATGGGCC
 CGGGCGGCAAGCGCAACGCGCAAGGACCGCCGGG
 AACACGGGGCTGCTCGCGTCCGCCCGCACCCCGA
 GGGGACAGGGCGGATGAGGGCACAGAACCATCGA
 ATTCCCATCCGTGGGTAAGCAACACAGGATACCGTACG
 CACCCGCAAGGCAAGTGTGCGCTTGGGGTACAGACTG
 AAGCGGATGGAGCGCCTGCAGTTCGATGCACAGCAC
 GGAGATC

>Rauianodosa340

GCATCGAACTGCCGACCCCCCTCCCGCTTACGTTGCTC
 CCGAGTGGGGTCTCGACTCGTGGGGCTGTTCCGGTGT
 CCTGTGTTGCTTACCCGATGTTATGGAACAGACGGTT

TTGGTGTCTGATTGCTCGCTCCCTTTTGGGGAGTG
GGGGGACTAGAGGCATGCTCCGTGTTCCCGGCGCGC
TTGGCGCGGTTGCGCCCTGCGCTGCGGCCATGGGG
TCTCTGCCCCTCTCGGATGCGGAATGTTGCTTGTG
GGCTTGACGCCGTTTCAAGACGGATTGTCCTTGACG
CGAACGATCGCTCGCCCTGTAAGACTGGATCCCTTC
TTCTTGGTCCCCCTGTGGGTCTCCAGGAAGGGGGG
GTGGCGGCTTTACGGGCGTGGCATCGAAGAGGAAT
GCTACCTGGTTGATCTGCCAGTAGTCATATGCTTGTCT
CAAAGATTAAGCCATGCAC

>Sguianensis527

GAGCCATTTCAGTTTACAGTCTGAATTAGTTCATAC
TTACACATGCATGGCTTAATCTTTGAGACAAGCATATGA
CTACTGGCAGGATCAACCAGGTAGCACTCTATCCGAC
GCCGACGCCCGACGGCAGGGGAAGCCCGGCAGAGA
CGGGCGCGGGTTCGTTGAGTCAAGGGACGTTGCGT
CATGCGCGGGCGCTCCGAGGGCGAGGCCCCCGCCCG
CAACCAGCATTCGCATCCGAGAGCACGGGCAGATGC
CCCGATGGGCCGCGGAGGCCGAGCGTCTTCGACGCGC
CGGCACGCCGGGAACACGGAGCACGCCCTTAGTCCGC
CCCGCGCCCGAGAGTGGGCGCAAGGCGGAACCGAA
CACCGAGACAGTGAATTCCCAACCGTGGGTAAGCA
ACACAGGATAACCGTACACGCCCGCGAGGGCGAGACCCG
CGCTCGGGGCAACACTGAAGAGGAGGGGGGCGGCA
GTTTCGATGCA

>Satlantica518

ATCTCCGTGCTGGTGCATCGAACTGCCGGCCCCCTCC
TCTTCAGTGTGCCCCGAGCGCGGGTCTCGCTCGCGG
GCGCGTACGGTATCCTGTGTTGCTTACCCACGGTTGGG
GAATTCGACTGTCCCGGTGTTCCGGTCCGCCTTGCGCC
CTCCTTGGGGCGCGGGGCGGACTGCAGGCGTGCTCC
GTGTTCCCGGGTGC CGGCGCGTCAAGACGCTCGGC
CTCCGCGGCCATCGGGCATCCGCCCGTGTCTCGGA
TGCGGAATGCTGGTTGCGGGCGGGGGCCTCGCCCTC
GGAGCGCCCGCATGACGCAACGTCCCTTGACTCGA
ACGACCGCCCGCGCCGTCTTGCCGGGTACCCGTGC
CGTGCGGGGTCGGCGTGGATGGGAGTGCTACCTGG
TTGATCTGCCAGTAGTCATATGCTTGTCTCAAAGATTA
AGCCATGCATGTGTAAGTATGAACATAATTCAGACTGTG
AAACTGCGAATGGCTCA

>Sodoratissima305

GAGCCATTTCAGTTTACAGTCTGAATTAGTTCATAC
TTACACATGCATGGCTTAATCTTTGAGACAAGCATATGA

CTACTGGCAGGATCAACCAGGTAGCACTCTATCCGAC
GCCGACGCCCGCACGGCACGGGAAGCCCGGCAGAGA
CGGGCGCGGGTTCGTTTCGAGTCAAGGGACTTTGCGT
CATGCGCGGGCGCTCCGAGGGCGAGGCCCCCGCCCG
CAACCAGCATTCGCATCCGAGAGCACGGGCGGATGC
CCCGATGGGCCGCGGAGGGCCGAGCGTCTTCGACGCGC
CGGCACCCCGGGAACACGGAGCACGCCCTGCAGTCCGC
CCCGCGCCCGAGAGGAGGGCGCAAGGCGGAACCGAA
CACCGGGACAGTGAATTCCCAACCGTGGGTAAGCA
ACACAGGATAACCGTACGCGCCCGCGAGGGCGAGACCCG
CGTTCGGGGCAACACTGAAGAGGAGGGGGGCGGCA
GTTTCGATGCACCAGCACGGAG

>Sparviflora244

CTCCGTGCTGGTGCATCGAACTGCCGGCCCCCTCCTC
TTCAGTGTGCCCCGAGCGGGTCTCGCTCGCGGG
CGCGAAACGGTATCCTGTGTTGCTTACCCACGGTTGGG
GAATTCGACTGTCTCGGTGTTCCGGTCCGCCTTGCGCC
CTCTTCTGGGGCGCGGGGCGGACTACAGGCGTGCTCC
GTGTTCCCGGTGTGCCGGCGCGTCAAGACGCTCGGC
CTCCGCGCCCATCGGGGTATCTGCCCGTGTCTCGGA
TGCGGAATGCTGGTTGCGGGCGGGGGCCTCGCCCTC
GGAGCGCCCGCATGACGCAACGTCCCTTGACTCGA
ACGACCGCCCGCGCCGTCTTGC CGGGTTCCTCGTGC
GTGCGGGGTCGGCGTGGATAGGAGTGCTACCTGG
TTGATCTGCCAGTAGTCATATGCTTGTCTCAAAGATTA
AGCCATGCATGTGTAAGTATGAACATAATTCAGACTGTG
AAACTGCGAATGGCTC

>Zanthoxylumrhoifolium279

CACAGTGTGAATTAGTTCATACTTACACATGCATGGCTT
AATCTATGAGACAAGCATATGACTACTGGCAGGATCAA
CCAGGTAGCATTCTTTCCGATGCCAGCACCCGCATGA
GCCGCCCTCCAGAGCCCCGCGATGGGGATGCGGTGCG
GTCGATCAAGACGGGCGCGACAGTTCGTTTCATGTCGAG
GGACAAAGCGTGCAGCTTGGACGAGCAGGGGCCGAG
ACCCACGCCACGCACACACAAAGCATTCCGCAACC
GAGAGCACGGGCCAAGACCCCGGGGCCACAACGGC
CGAGCACAAATGCGCTCGGCACGACGGGAACACGGA
GCCTGCCTCATGTCCGCCCCACACCCCAAGGGCACA
AAGCGGAAGGGGACCAAAACCATCGAATTCCTTTT
CGCGGGCAAGCAACACAGGATACTTCGAGCACCCGCA
AGCTAAGAGCTGCGCTTGGGGCAAGATTGAAGCGGA
TGGAGCGTACGAGTTCGATGCACCAGCACGGAGAGC
TCA

Capítulo 2

Revisão taxonômica de *Spiranthera* A.St.-Hil.³

³ *Manuscrito a ser submetido para *Journal of Systematics and Evolution*, em co-autoria com José Rubens Pirani e Pedro Dias

2.1. Abstract

The genera *Nycticalanthus* and *Spiranthera* (Rutaceae, Galipeeae) share many morphological characteristics and thus are treated in the literature as closely related groups. A recent phylogeny of the group, based on molecular data (ETS and trnL-F regions), reveals that both are monophyletic and sister to each other, forming together a clade which is sister to the other members of the subtribe Galipeinae. Based on the phylogenetic and morphological evidence, the synonymization of the monotypic genus *Nycticalanthus* under *Spiranthera* is here proposed. This taxonomic revision presents an extensive morphological analysis of the group, based on data from field work and from herbaria, an identification key, descriptions and illustrations of the six species recognized, including a new species from Iquitos, Peru, as well as data on the geographic distribution, habitats and variability of the taxa.

2.2. Resumo

Os gêneros *Nycticalanthus* e *Spiranthera* compartilham muitas características morfológicas e por isso são tratados na literatura como grupos proximamente relacionados. A recente filogenia do grupo, baseada em dados moleculares (regiões ETS e trnL-F), revela que cada gênero é monofilético e, juntos, formam um clado que é grupo-irmão dos demais representantes da subtribo Galipeinae incluídos na análise. Baseado na filogenia e nas características morfológicas compartilhadas entre as espécies de ambos os gêneros, é proposta a sinonimização do gênero monotípico *Nycticalanthus* sob *Spiranthera*. A presente revisão taxonômica baseia-se em uma extensa análise morfológica do grupo, incluindo expedições a campo e estudo de espécimes de herbários, e contém chave de identificação, descrição e ilustrações das seis espécies reconhecidas, incluindo uma espécie nova de Iquitos, Peru, além de dados de distribuição geográfica, habitats e variabilidade de cada táxon.

2.3. Introdução

A subtribo Galipeinae (tribo Galipeae) é composta por táxons exclusivamente neotropicais, apresentando cerca de 130 espécies distribuídas em 26 gêneros. Diversos estudos já foram desenvolvidos buscando aprimorar o conhecimento filogenético e taxonômico dos grupos que a compõem (e.g. Pirani 1999; Groppo et al. 2008, 2012, 2017; Kubitzki et al. 2011; Bruniera et al. 2011, 2015). Dentre os táxons de Galipeinae, encontram-se os gêneros sul-americanos *Spiranthera* A.St.-Hil. e *Nycticalanthus* Ducke, que compartilham muitas características morfológicas contrastantes com os demais gêneros da subtribo, notadamente as flores actinomorfas na antese, com pétalas livres e anteras exapendiculadas. Ambos são proximamente relacionados segundo uma recente filogenia do grupo, baseada em dados moleculares (regiões ETS e trnL-F; Brito et al. *em preparação*, ver Capítulo 1). Até o momento não existe um trabalho abrangente sobre a taxonomia desses dois gêneros, embora algumas de suas espécies sejam tratadas de maneira sintética em diversos estudos sobre a família, como levantamentos florísticos e listas de espécies (e.g. Albuquerque 1997; Pennington et al. 2004; Kallunki, J.A. 2005; Pirani 2005, 2009a; Funk et al. 2007; Forzza et al. 2010; Pirani et al. 2014; Bernal et al. 2015). Nesse contexto, o presente trabalho tem como objetivo prover uma revisão taxonômica de *Spiranthera* e *Nycticalanthus*, visando a contribuir para o melhor conhecimento do grupo e da família Rutaceae na flora neotropical.

2.4. Material e métodos

Para coleta de amostras e observações de populações naturais, foram realizadas expedições no período de 13/07 - 05/08/2015 e 15/03 - 04/02/2017 cobrindo diversas regiões de dez estados brasileiros. Foram priorizadas áreas onde havia registros de

ocorrência das espécies do grupo focal e explorando novas áreas: Ceará, Espírito Santo, Bahia, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Pará, Piauí e Tocantins. Nestas expedições, foi possível coletar amostras de *S. odoratissima* e *S. parviflora* e visitar herbários de interesse.

Para os estudos morfológicos, foram examinados espécimes das principais coleções nacionais que possuem materiais dos grupos focais: CVRD, IAN, IBGE, INPA, MG, R, RB, SP, SPF e UB, e também parcialmente dos seguintes acervos internacionais: BFZ, COAH, CPUN, K, MO, PORT, NY (acrônimos segundo Thiers 2016). Além de consultas presenciais aos herbários e solicitações de empréstimos de espécimes, também foram analisadas fotografias de amostras disponíveis em herbários virtuais: CRIA, COAH e C. V. Starr Virtual Herbarium, Kew Herbarium Catalogue, Neotropical Herbarium Specimens (Field Museum) e REFLORA. Todos os espécimes analisados foram organizados em um banco de dados contendo as descrições de hábito, caracteres morfológicos vegetativos e reprodutivos, habitat, fenologia e proveniência.

Adicionalmente, foi confeccionado um banco de imagem contendo fotos de todas as exsiccatas examinadas para consultas futuras, além da análise e registro fotográfico de características morfológicas micro e macroscópicas de materiais selecionados utilizando estereomicroscópio e microscópio de luz (Zeiss DSM-970). Para imagens de microscopia eletrônica de varredura (MEV) foi realizada a desidratação das amostras em série etanólica e ponto crítico, seguida de montagem dos fragmentos sobre stubs submetidos a banho de ouro e examinados com microscópio Zeiss DMS-940.

Na descrição morfológica, foi adotada a literatura especializada para indumento e superfície (Payne, 1978), formas tridimensionais (Radford et al. 1986), demais características foliares (Hickey 1973), venação (Ellis et al. 2009), flores e inflorescências (Weberling 1989), entre outros para características gerais do corpo vegetal (Harris &

Harris 2001), e para a classificação de vegetação (Veloso et al. 1991; adicionalmente Rolim et al. 2016). Para as medições de partes reprodutivas de espécimes herborizados foi feita a reidratação em água quente e glicerina.

2.5. Resultados e discussão

Histórico taxonômico e morfologia geral

O gênero *Spiranthera* foi estabelecido por Saint-Hilaire (1823) baseando-se em um espécime de *S. odoratissima* A.St.-Hil., coletada em região de cerrado em Minas Gerais. Também em 1823 foi descrito o gênero *Terpnanthus* Nees & Mart., com a espécie *T. jasminodorus* Nees & Mart., baseado em um espécime do cerrado da Chapada do Paranã em Goiás. Essa obra traz a primeira ilustração do gênero, destacando um ramo florido e detalhes de flor e fruto (fig. 2.1 e 2.2). Porém, pela grande semelhança morfológica com *S. odoratissima*, Engler (1897) sinonimizou *Terpnanthus* em *Spiranthera*. A obra de Saint-Hilaire foi publicada em setembro de 1823, porém o mês de publicação da obra de Nees & Martius não foi definido, mesmo após consultas ao Franz Stafleu, ao Hunt Institute of Botanical Documentation, à Library of the Linnaean Society of London, e à Library of the Royal Botanic Gardens Kew. Como a proposta de Engler (1874) tem sido adotada desde então, é também acatada neste trabalho.

A segunda ilustração do gênero foi provida por Saint-Hilaire (1824) (fig. 2.3), na qual está evidenciada a característica da qual derivou o nome do gênero: as anteras que em antese se retorcem dorsalmente em forma de "C" acentuado até se espiralizarem por completo. Esta espiralização chegou a ser ilustrada como uma torção lateral, torcendo-se em direção ao ápice da antera (fig. 2.4, Baillon 1872), porém essa segunda condição não foi encontrada durante as análises aqui desenvolvidas.



Fig. 2.1: *Spiranthera odoratissima*. Primeira ilustração do gênero, reproduzida de Nees & Martius (1823, p. 153, fig. 31), onde foi descrita como *Terpnanthus jasminodorus*.

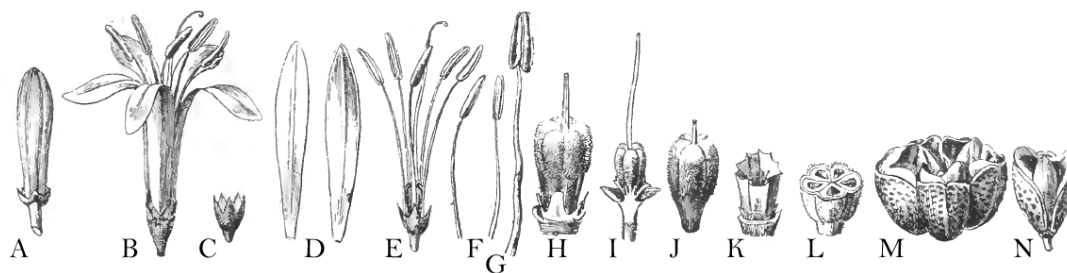


Fig. 2.2: Flores e fruto de *Spiranthera odoratissima*: Ilustração reproduzida de Nees & Martius (1823, p. 153, fig. 19-K), descrita como *Terpnanthus jasminodorus*. A. Botão; B. Flor em antese; C. Cálice; D. Pétalas; E. Flor sem corola; F. Estames imaturos; G. Estames maduros; H. Gineceu sobre ginóforo, evidenciando o disco nectarífero; I. Gineceu com disco nectarífero retirado; J. Ovário; K. Disco nectarífero denteado; L. Corte transversal do ovário, expondo os cinco lóculos; M. Fruto maduro, com cinco mericarpos em deiscência; N. Mericarpo isolado, com deiscência ventral expondo o endocarpo elástico.



Fig. 2.3: *Spiranthera odoratissima*. Reproduzida de Saint-Hilaire (1824, t. 17). A. pétalas; B. estame; C. vista lateral da antera; D vista frontal da antera; E. gineceu: 1. cálice, 2. disco, 3. ovário, 4. estilete; F e G. detalhe do gineceu, 1. cálice, 2. disco, 3. ovário; H. corte longitudinal de carpelo, evidenciando os dois óvulos sobrepostos (1).

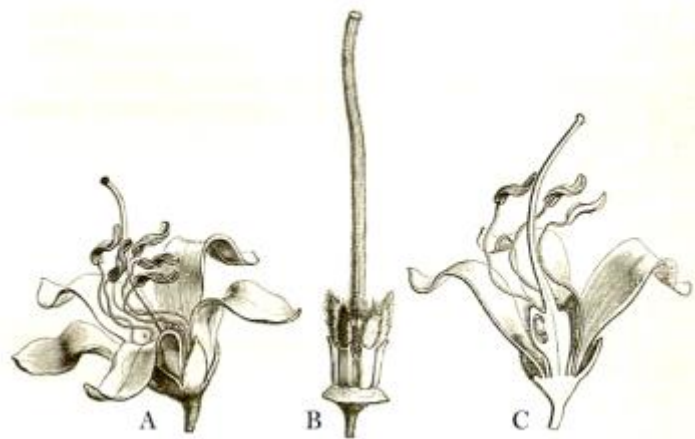


Fig.2.4: Flores de *Spiranthera odoratissima*: Ilustração retirada de Baillon (1872, p. 380, fig. 401-403). A. Flor em antese, evidenciando as anteras retorcidas; B. Flor sem o perianto e o androceu, expondo o gineceu e o disco intraestaminal alongado e denteado; C. corte transversal da flor, expondo o ginóforo na base do ovário.

Ao descrever o gênero, Saint-Hilaire (1823) destacou suas folhas trifolioladas e as flores pentâmeras com cálice curto, cupuliforme, dentado, corola hipógina, estames alternos às pétalas, com filete filiforme e antera basifixa, bilocular, espiraladas após a liberação do pólen, estigma apical pentalobado, disco nectarífero cilíndrico, campanulado, ginóforo cilíndrico, ovário profundamente pentalobado, truncado, pentalocular, apresentando dois óvulos por lóculo (fig. 2.5). Na realidade, a maioria desses caracteres ocorre amplamente entre os gêneros da subtribo Galipeinae, com exceção do androceu com cinco estames férteis (presença de estaminódios é muito comum na subtribo), dotados de filete exapendiculado e da antera desprovida de apêndice basal e espiralizada, além do disco campanulado e do ginóforo bastante alongado (e.g. El Ottra et al. 2013; Pirani 1999; Kubitzki et al. 2011).

Três homônimos genéricos foram publicados posteriormente: *Spiranthera* Hooker (1836), logo transferido para *Campylanthera* em Pittosporaceae; *Spiranthera* Bojer & Desjardins (1836), atualmente um sinônimo de *Merremia* Dennst. & Endl. (Convolvulaceae); e *Spiranthera* Rafinesque (1838), atualmente sinônimo de *Eustrephus* R.Br. (Asparagaceae). Os dois últimos homônimos estão citados por Govaerts (2011),

enquanto o primeiro consta em www.tropicos.org, em International Plant Names Index (www.ipni.org) e em *The Plant List* (<http://www.theplantlist.org>).

Na primeira metade do século XX, duas novas espécies de *Spiranthera* foram descritas por Sandwith (1928, 1939): *S. guianensis* Sandwith e *S. parviflora* Sandwith, com base em espécimes coletados na região amazônica da Guiana e Venezuela, porém sem registro de fruto para *S. guianensis*. Este foi o primeiro registro do gênero para regiões florestais, anteriormente conhecido apenas do cerrado (*S. odoratissima*).

Sandwith (1928) reportou que *S. guianensis* teria morfologia muito similar a *S. odoratissima*, distinguindo-se dela pelo hábito arborescente, dimensões da folha (pecíolo, peciólulo e lâmina foliar maiores) e aspecto do disco intraestaminal. Após ca. 50 anos sua descrição foi completada por Albuquerque (1979), que apresentou a descrição dos frutos e a primeira ilustração da espécie, além de constituir seu primeiro registro no Brasil (Amazonas). Embora Sandwith (1928) mencionasse o comprimento dos estames ultrapassando o do pistilo, Albuquerque (1979) afirmou que nos materiais coletados no Brasil isto não se observava e que poderia ser uma variação regional, o que está de acordo com as análises da presente revisão.

Spiranthera parviflora foi descrita por Sandwith (1939), com base em espécimes da Guiana e Venezuela. O autor destacou que, da mesma forma que *S. guianensis*, essa espécie compartilha numerosas características comuns ao gênero, porém contrastando pelas flores pequenas, disco intraestaminal não denteado e anteras pilosas (característica não encontrada até então no gênero). Além disso, ele ressalta um aparente revestimento distinto na face abaxial dos folíolos ("bloom-like appearance"), sem maiores detalhes. Em análise de microscopia eletrônica de varredura, constata-se agora que esse atributo refere-se à epiderme revestida por papilas na face adaxial dos folíolos, característica comum nas espécies do gênero (fig. 2.5C-D).

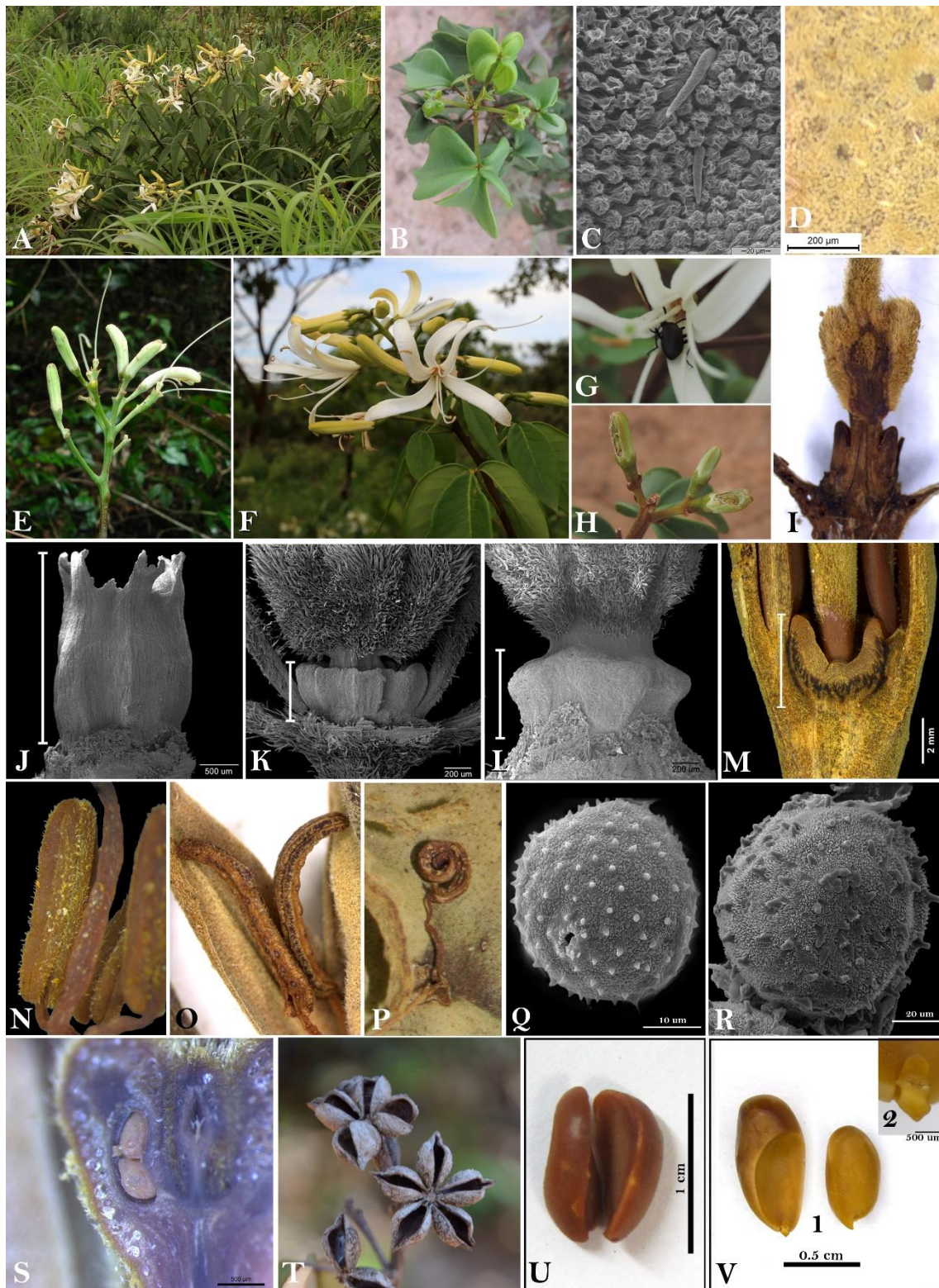


Fig. 2.5 (página anterior): Aspectos gerais de *Spiranthera*. A-D, F-H, J, O, Q, S-T, V: *S. odoratissima*; E,I: *S. atlantica*. K,N: *S. parviflora*; L: *S. peruviana*; M,R: *S. speciosa*; P,U: *S. guianensis*. A. Hábito arbustivo em área de cerrado; B. Ramo com folhas alternas trifolioladas, os folíolos deflexos; C. epiderme com papilas (vista em MEV) da face abaxial de folíolo; D. epiderme com papilas (vista em microscópio óptico) da face abaxial de folíolo, aparência descrita por Sandwith (1939) como " bloom-like appearance "; E. inflorescência tirso, com botões curvos; F. Flores em antese e em botão; G. inseto pilhador em flor; H. botões comumente predados por insetos pilhadores; I. corte de gineceu (corola retirada) evidenciando o ovário sobre ginóforo, envolto por disco nectarífero, com gibas no ápice dos carpelos, estes livres na região central (unidos apenas no ápice e base dos carpelos); J-M. discos nectaríferos (indicados pela barra): cupular denteado (J), anular lobado a ondulado (K), anular lobado (L) e anular truncado a ondulado (M); N. antera pilosa; O. antera glabra; P. antera recurvada dorsalmente em antese; Q. pólen equinado; R. pólen baculado; S. corte em ovário, evidenciando os dois óvulos superpostos; T. frutos maduros, esquizocarpo com deiscência ventral, unidos apenas pela base dos mericarpos; U, V. embrião com cotilédones iguais (U) ou desiguais (V1), e detalhe do eixo epicótilo-hipocótilo-radicular reto (V2). (A-B,F-H: Brito, L.A. 09; C-D: Kral R. 75883; E,I: *Foli D.A.* 5450; J,O: *Faria J.G.* 12; K,N: *Vega, I.S.* 9357; L: *Pace, M.R.* 527; M: *Pirani, J.R.* 3659; P,U: *Monteiro O.P.* 671; Q: *Alvarenga D.* 586; R: *Pirani, J.P.* 3659; S: *Santos, M.L.O.* 13; V: *Walter, B.M.T.* 268).

Bamps & Robyns (1984) descreveram *S. leopoldiana* Bamps & A. Robyns, com base em espécimes coletados na região da Bolívia ocidental, semelhante a *S. odoratissima*, inclusive no hábito arbustivo savânico. Pirani (2010, 2014) propôs a sinonimização deste binômio sob *S. odoratissima*, posição aqui acatada (ver discussão nessa espécie).

Pirani (2010) descreveu *S. atlantica* Pirani, o primeiro registro do gênero na Mata Atlântica. Embora compartilhe algumas características vegetativas (hábito e morfologia foliar) com as espécies amazônicas, suas características florais (densidade de flores por inflorescência e medidas dos verticilos florais) se assemelham à morfologia de *S. odoratissima*. Pirani (2010) a distingue de *S. guianensis* pelo comprimento de pecíolo, peciólulo e lâmina foliar, menor número de nervuras secundárias, nervura mediana canaliculada (vs. plana), menor número de flores por inflorescência, filetes glabros (vs. pilosos na base), disco intraestaminal truncado (vs. denteado), fruto com apófise curva (região basal do estilete remanescente) e superfície rugosa (vs. estriada).

Kubitzki et al. (2011) apresentam breve caracterização do gênero na monografia mais recente da família Rutaceae, porém mencionam algumas características que não estão de acordo com as análises do presente estudo. Foram elas: presença frequente de prefloração quincuncial, carpelos ventralmente conatos, e embrião curvo. Os espécimes aqui analisados apresentaram consistentemente prefloração imbricada, ovário com conação apenas na base e no ápice dos carpelos, com a região ventral mediana livre, e embrião reto.

Por sua vez, *Nycticalanthus* foi proposto por Ducke (1932), com base em apenas uma espécie: *N. speciosus* Ducke. O nome do gênero faz alusão a sua antese noturna, pela sua etimologia: "*Nycticalanthus* = *Flor bonita da noite*". Foi caracterizado pelo hábito de arbusto a arvoreta, com folhas alternas, trifolioladas; pelas inflorescências em panículas terminais de cimeiras longamente pedunculadas (na verdade um tirsoide); pelas flores pentâmeras, com cálice tubuloso, pétalas livres e desiguais, cinco estames livres, ascendentes, anteras oblongo-lineares, disco urceolado, crenado-ondulado subcupular, estigma curtamente capitado, ovário dividido em cinco lóculos com dois óvulos em cada lóculo e com ginóforo obcônico-alongado; pelo fruto esquizocarpo formado por dois a três folículos, com uma só semente, oblonga, sub-reniforme (Ducke 1932). A caracterização do gênero foi reafirmada em trabalhos de florística e estudos taxonômicos da família Rutaceae (Engler 1897; Albuquerque 1979; Kubitzki et al. 2011; Pirani 1999; 2005). Algumas contradições encontradas em Kubitzki et al. (2011) não foram reconhecidas no presente estudo por não estarem de acordo com o resultado das análises, como carpelos conatos ventralmente (vs. ovário com conação apenas na base e no ápice dos carpelos, com a região ventral mediana livre) e estigma capitado (vs. estigma 5-lobado com projeções piramidais em cada lobo).

O conhecimento acurado sobre aspectos diversos da morfologia desses dois gêneros foi incrementando com o tempo. Embora alguns autores como Ducke (1932), Albuquerque (1976) e Pennington et al. (2004) tenham descrito as inflorescências de *Nycticalanthus* (*S. speciosa*) e das demais *Spiranthera* como panículas, trata-se na realidade de inflorescências tírsicas, segundo analisado por autores como Pirani (1999, 2005), Kallunki (2005) e Kubitzki et al. (2011). No presente trabalho, é documentada a ocorrência de tirsos determinados (tirsoides) e cimoides, geralmente com ramificações laterais dicasiais ou menos frequentemente monocasiais, sendo a tipologia e variações em cada espécie abordadas com mais detalhe no tratamento taxonômico.

Embora Ducke (1932) tenha destacado que *Nycticalanthus* seria distinto de *Spiranthera* pelas flores zigomorfas, anteras basifixas e disco nectarífero com margem simples ondulada-crenada, o presente estudo revelou que estas não são características exclusivas do táxon. Anteras basifixas são encontradas em todas as espécies de *Spiranthera*, a curvatura em botão também pode ser observada em flores de *S. atlantica* e *S. odoratissima*, assim como a margem ondulada-crenada do nectário também está presente em *S. parviflora*. É possível que a inconsistência na distinção entre os gêneros feita por Ducke (1932) se deva ao fato de ele ter conhecimento apenas de *S. odoratissima* no momento da descrição de *Nycticalanthus*, uma vez que fez referência apenas à monografia de Engler (1931), sem mencionar as espécies descritas por Sandwith (1928, 1939). A ampliação das espécies conhecidas no grupo e de suas variações morfológicas tornaram mais evidentes as várias características compartilhadas entre ambos gêneros.

As diferenças efetivas entre *Nycticalanthus* e *Spiranthera* consistem principalmente em *Nycticalanthus* possuir folhas com epiderme estriada (vs. papilosa), cálice tubuloso (vs. curto e profundamente dentado), presença de hipanto (vs. ausente) e disco nectarífero aderido a ele (vs. aderido ou não ao ginóforo), nervura mediana mais

evidente na pétala prolongando-se até além do ápice curtamente apiculado (vs. pouco evidente na pétala não chegando ao ápice arredondado), lobos do estigma com formato piramidal (vs. esferoidais) e grão de pólen 4-brevicolporado baculado (vs. 3-porado equinado; fig. 2.5Q-R).

Por outro lado, as características compartilhadas por ambos os gêneros são numerosas, podendo-se destacar o porte arborescente (arbustivo apenas em *S. odoratissima*), casca com lenticelas esparsas, folhas alternas trifolioladas longamente pecioladas, lâmina foliar obovado-elíptica, com ápice agudo-atenuado, base atenuada, margens inteiras, venação broquidódroma com a nervura mediana proeminente na face abaxial da folha, inflorescência um tirsoide terminal ereto, com raque cilíndrica pubescente, brácteas e bractéolas lineares e por vezes com brácteas folhosas. As flores de ambos os gêneros possuem cálice actinomorfo gamossépalo com cinco lobos, corola de prefloração imbricada, tubulosa em botão porém com as cinco pétalas liberadas e afastando-se umas das outras após a antese, cinco estames alternipétalos e livres, com filetes desprovidos de apêndices, antera basifixada com as tecas bem expandidas de cada lado do conectivo, antera exapendiculada tanto na base como no ápice, e ginóforo cilíndrico. O ovário é formado por cinco carpelos unidos na base e pelo estilete, com cinco ângulos acentuados na região dorsal e com presença de giba que varia de muito a pouco saliente no ápice dos carpelos, dois óvulos sobrepostos por carpelo, placentação centro-axial, estigma pentalobado. O fruto é um esquizocarpo, com cinco mericarpos foliculares (por vezes nem todos se desenvolvem), cada um portando uma semente oblonga subreniforme.

Nesse contexto de algumas diferenças e muitas semelhanças entre os dois táxons em foco, é importante considerar o problema lógico que um táxon monotípico traz para a classificação lineana (“paradoxo de Gregg” - Gregg 1954) e que motiva a decisão de unir

ambos gêneros. A presente hipótese filogenética (Brito et al. em preparação, ver Capítulo 1) mostra com sustentação robusta que *N. speciosus* é o grupo-irmão do clado formado pelas espécies de *Spiranthera*, ou seja, ambos provavelmente compartilham um ancestral comum exclusivo. Por essas duas razões (paradoxo de Gregg e monofilia do grupo *Nycticalanthus-Spiranthera*), verifica-se que é mais informativo em termos taxonômicos tratar *N. speciosus* como membro da linhagem *Spiranthera*, e não mais como um gênero distinto. Mantendo-se o reconhecimento de *Nycticalanthus* como táxon monotípico não contribui com qualquer acréscimo de informatividade ao sistema de classificação genérica de Rutaceae, uma vez que nessa definição a descrição do gênero é idêntica à de sua única espécie. Manter táxons monotípicos geralmente equivale a adotar subjetivamente a opinião pessoal de um autor que decidiu sobre quais características seriam suficientemente importantes para definir o grau de distinção de um táxon em relação aos demais relacionados (e.g. Backlund & Bremer 1998; Nelson 1973; Platnick 1976; Rana & Ranade 2009). Em suma, com base no número elevado de caracteres compartilhados (muitos deles prováveis sinapomorfias), na ocorrência simpátrida, e na monofilia evidenciada na topologia filogenética agora disponível (Brito et al. em preparação, ver Capítulo 1) é proposta aqui a sinonimização de *Nycticalanthus* sob *Spiranthera*, e a devida combinação nominal é provida no corpo deste trabalho.

Poucos foram os trabalhos que trataram de incluir espécies dos gêneros *Spiranthera* e *Nycticalanthus*, especialmente as espécies florestais. *Spiranthera odoratissima* (heliófila de Cerrado) exhibe a maior variação morfológica do gênero e tem sido a mais bem estudada dentre os demais representantes do táxon, sob várias abordagens.

Anatomia: Os escassos dados disponíveis sobre anatomia floral de *Spiranthera* foram providos com a análise de *S. odoratissima* por El Ottra (2014), que encontrou células taníferas, células secretoras (mucilagem) e cavidades secretoras por todos os órgãos da flor. Também foi observada a presença de estômatos (solitários ou em grupos) no disco nectarífero e tricomas glandulares multicelulares nos carpelos. As sépalas possuem as margens fundidas, enquanto que as pétalas se apresentam completamente livres em antese (diferentemente das demais espécies da subtribo Galipeinae à qual pertencem), apresentando prefloração imbricada, condição também observada nas demais espécies do gênero. O disco nectarífero começa a se desenvolver ocupando parte dos espaços livres entre as pétalas e o gineceu, apenas após todos os órgãos florais já estarem formados. Os carpelos são anacrostílicos, apocárpicos, unidos posgenitalmente pelo estilete. Os cinco pequenos lobos estigmáticos possuem a camada externa unicelular com papilas que apresentam cobertura de uma secreção (não especificada) em estado avançado de maturação. O ginóforo se alonga tardiamente na maturação dos botões.

Pólen: Barth (1982), em estudo palinológico das espécies brasileiras de Rutaceae, descreve brevemente as características polínicas para *Nycticalanthus* e *Spiranthera*. Posteriormente estas características são corroboradas e mais detalhadas no trabalho de Morton & Kallunki (1993), que descrevem as principais características polínicas dos gêneros da tribo, destacando-se que em *Nycticalanthus* o pólen é 4-brevicolporado, baculado, enquanto em *Spiranthera odoratissima* ele é 3-porado, equinado (fig. 2.5Q-R).

Biologia floral: *Spiranthera odoratissima* é xenógama e autocompatível, com flores alvas e aromáticas de antese crepuscular (entre 16hs e 18hs), oferecendo néctar e pólen como atrativo a polinizadores (Silva & Santos 2008). Os mesmos autores reportaram

muitos insetos pilhadores como abelhas, moscas, formigas e vespas, porém nenhum atuou como potencial polinizador, alimentando-se apenas de verticilos florais, pólen e néctar, sem tocar os órgãos reprodutivos da flor (fig. 2.5G-H).

Interações biológicas: Experimentos revelaram ação inseticida de *Spiranthera odoratissima* sobre formigas cortadeiras (*Atta sexdens*), além de ação fungicida sobre os fungos *Leucoagaricus gongylophorus*, comumente encontrado nos ninhos dessas formigas (Terezan et al. 2010). Estas relações interativas precisam de mais estudos para compreensão de sua dinâmica na natureza.

Fenologia: Vieira et al. (2016) reportam floração praticamente ao longo do ano todo em *S. odoratissima*. Silva & Santos (2008) analisaram o comportamento fenotípico dessa espécie após eventos de queimada, constatando que ocorria floração três meses após a queima. Este comportamento é comum em espécies savânicas, onde o fogo natural atua como um controle de espécies e muitas vezes estimula a floração e a quebra de dormência em sementes, além de favorecer o enriquecimento de nutrientes disponíveis no solo com o depósito das cinzas (Coutinho 1982; Pausas et al. 2004; Simon et al. 2009; Tunes et al. 2017).

Química: Trabalhos relacionados a fitoquímica de espécies do cerrado abordam *S. odoratissima*, sendo mencionada a presença de alcaloides, amido, antocianinas, antraquinonas, cumarinas, fenóis, flavonoides, hidrocarbonetos, limonóides, saponinas, taninos e triterpenos/esteróis, que podem ser extraídos principalmente de suas folhas e raízes, sendo parte destes compostos encontrados comumente em outras espécies da família Rutaceae (Freitas et al. 2002; Santos et al. 2011; Chaibub et al. 2013; Matos et al.

2014; Vieira et al. 2016). Recentemente um novo alcaloide (*atlanticol 1*) foi isolado de *S. atlantica*, registrado pela primeira vez no gênero *Spiranthera* (Cunha e Vieira 2016). Os compostos extraídos de *S. odoratissima* possuem atividade analgésica, anti-inflamatória, anticonceptiva (por contrações no abdômen), antiulcerogênica, anti-hiperlipidêmica, antimicrobiana e antidepressiva (Matos et al. 2004; Barbosa et al. 2012; Galdino et al. 2012; Chaibub et al. 2013; Estrela 2016; Oliveira 2016), além de apresentarem resultado inibitório contra: *Leishmania amazonensis*, *Leishmania chagasi*, *Cryptococcus gattii*, *Plasmodium falciparum*, *Trypanosoma cruzi*, *Candida krusei* e *Candida parapsilosis* (Antos et al 2011; Albernaz 2012). Embora essa planta possua propriedades farmacológicas comprovadas por meio de testes e experimentações científicas, não há produção de fármacos industriais até o momento. No entanto, há registro na medicina popular do uso de folhas e raízes de manacá (*S. odoratissima*) na confecção de remédios caseiros, utilizados para o tratamento de afecções estomacais, renais, hepáticas, depurativo, dores de cabeça ou musculares e estimulante do apetite (Moraes et al. 2005; Silva et al. 2010).

Usos: Devido principalmente às suas características reprodutivas (floração ao longo de quase todos os meses do ano, flores alvas e aromáticas com produção de néctar), *S. odoratissima* é recomendada como uma planta nativa com potencial econômico ornamental (Vieira et al. 2016), sendo também utilizada por algumas comunidades dos estados em que ocorrem, como Goiás e Mato Grosso, pelas suas propriedades medicinais, ornamentais, aromática e (menos frequente) apícolas (Moraes et al. 2005; Silva et al. 2010; Souza et al. 2015).

Distribuição Geográfica: As espécies de *Spiranthera* são exclusivamente neotropicais, possuindo registros de ocorrência no Brasil, Bolívia, Colômbia, Guiana e Peru (tabela 2.1 e fig. 2.6). O Brasil é o único país onde são encontradas todas as espécies do grupo, documentadas em diversos estudos de flora (Pirani 1999, 2005, 2009; Pirani et al. 2003, 2014; Pennington et al. 2004; Kallunki, J.A. 2005; Funk et al. 2007; Roveratti-Santos 2008; Forzza et al. 2010 Conceição & Santos 2014; Ribeiro 2015; Bernal et al. 2015), tendo como centro de diversidade a região norte (amazônica), onde ocorrem quatro das seis espécies conhecidas. Entretanto, a espécie com área de ocorrência mais ampla (*S. odoratissima*) encontra-se distribuída pelas formações savânicas da diagonal de áreas abertas da América do Sul, que compreende em especial o cerrado brasileiro.

Tabela 2.1: Países em que ocorrem as espécies de *Spiranthera*.

Táxons	Brasil	Bolívia	Colômbia	Guiana	Peru	Venezuela
<i>S. atlantica</i>	x					
<i>S. guianensis</i>	x			x		
<i>S. odoratissima</i>	x	x				
<i>S. parviflora</i>	x		x	x	x	x
<i>S. peruviana</i>					x	
<i>S. speciosus</i>	x					

Filogenia: Embora seja um pequeno grupo dentre as Galipeinae, *Spiranthera* e *Nycticalanthus* destacam-se por representar o grupo vivente que divergiu primeiramente dentro da subtribo segundo a filogenia (Groppo et al. 2017; Brito et al. *em preparação*, ver Capítulo 1), apresentando características bem distintas da maioria dos gêneros da subtribo (e.g. flores actinomorfas em antese, corola dialipétala em antese, ausência de estaminódios, filetes e anteras exapendiculados). Esta filogenia apresenta a topologia (*N. speciosus* (*S. peruviana* (*S. parviflora* (*S. atlantica*, *S. odoratissima*)). O estudo recente

abordando a filogenia da tribo Galipeeae feito por Groppo et al. (2017), baseado em duas regiões plastidiais e duas nucleares, incluiu apenas três espécies de *Spiranthera*, e indica o posicionamento de *Nycticalanthus* como grupo-irmão de *S. atlantica*, e este sendo clado irmão de *S. odoratissima*.

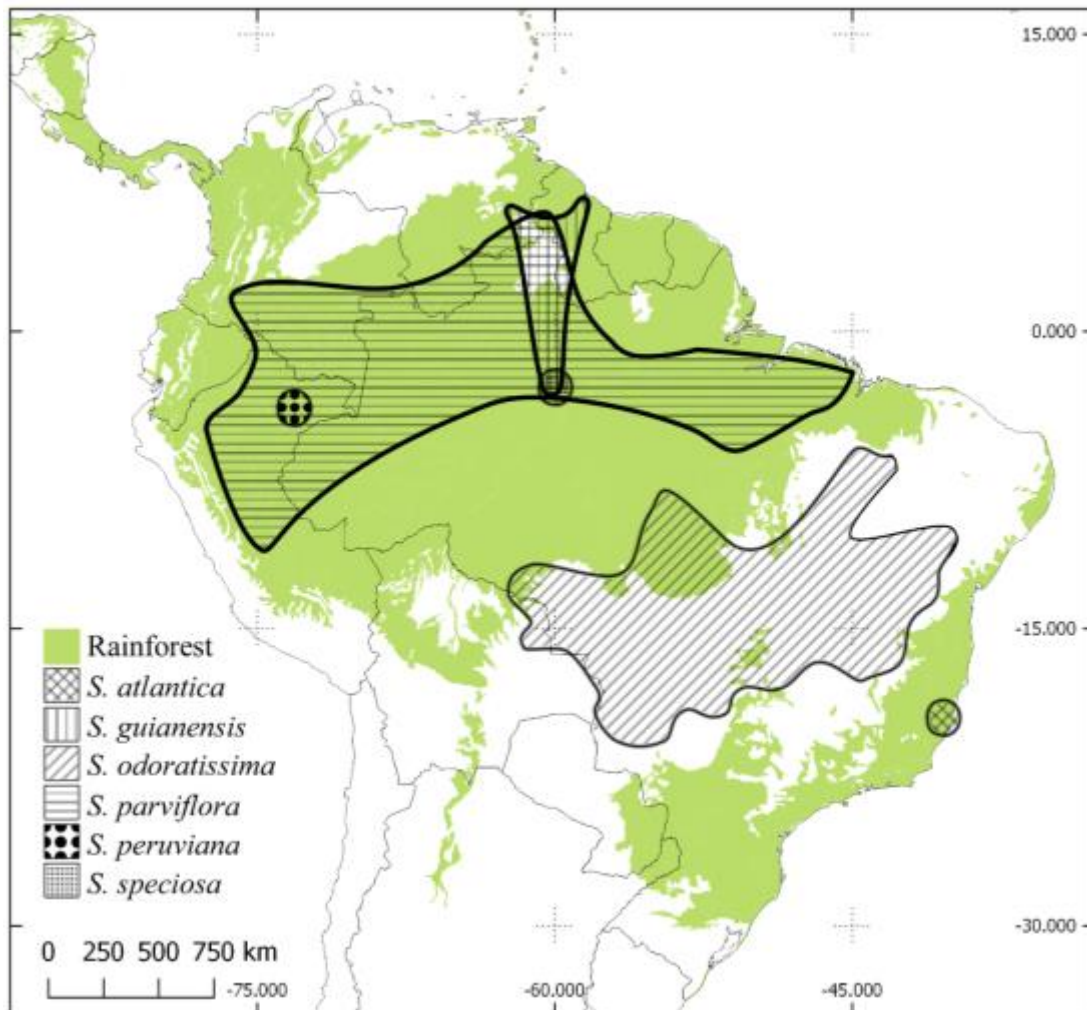


Fig. 2.6: Mapa mostrando as áreas de distribuição das espécies de *Spiranthera*.

Ao analisar o levantamento de trabalhos que incluíram *Nycticalanthus* e *Spiranthera*, notamos predomínio de dados sobre *S. odoratissima*; as demais espécies do gênero (em especial *S. guianensis*, *S. parviflora* e *S. speciosa*) não foram incluídas em quaisquer outros estudos de ecologia, etnobotânica, fitoquímica ou fenologia como mencionados para *S. odoratissima*. A centralização de pesquisas nessa espécie pode ser explicada pelo fato de ser aquela de mais fácil acesso, por serem arbustos geralmente

baixos, ocorrendo em áreas abertas, frequentemente em beira de estradas e rodovias, em contraste com suas congêneres florestais amazônicas e atlântica. Acrescente-se a isso o fato de o gênero possuir duas espécies de distribuição restrita (*S. atlantica* e *S. guianensis*) e três com poucos registros de coleta (*S. atlantica*, *S. guianensis* e *S. speciosa*). A região amazônica historicamente possui um menor registro de coletas tanto de flora quanto de fauna, explicado pela dificuldade de acesso, com uma maior concentração de excursões de coleta ocorrendo perto de córregos de rios, estradas e trilhas, o que abrange uma porção muito pequena de toda a área florestada.

Tratamento Taxonômico

Spiranthera A.St.-Hil., Bull. Sci. Soc. Philom. Paris sér. 3, 10: 130. 1823. Tipo: *S. odoratissima* A.St.-Hil.

Terpnanthus Nees & Mart., Nov. Act. nat. cur. 11: 152, 177, tabs. 19-K, 31. 1823. Tipo: *T. jasminodorus* Nees & Mart.; *Trepnanthus* Steud., Nom. Bot. ed. 2, 2: 698. 1841, orth. mut.

Nycticalanthus Ducke, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 11: 341. 1932. Tipo: *N. speciosus* Ducke, **syn. nov.**

Árvores ou arbustos, ramos glabros a pubescentes. Indumento de tricomas simples, gemas jovens densamente seríceas, tricomas adpressos. **Folhas** alternas, 3-folioladas, pecioladas, pecíolo cilíndrico a semicilíndrico; folíolos subsésseis a peciolulados, venação broquidódroma (raramente eubroquidódroma), lâmina elíptica a obovada (ovada em *S. odoratissima*), margem inteira e revoluta, textura cartácea, com pontuações translúcidas (cavidades glandulares oleíferas), base frequentemente decurrente na metade admedial dos folíolos laterais, epiderme adaxial lisa e abaxial papilosa ou estriada (*S. speciosa*). **Inflorescência** terminal, ereta, um tirsoide ou um cimoide, pauci a

multirramoso, por vezes corimbiforme, longo-pedunculado, geralmente com ramificação proximal dicasial e paracládios distais dicasiais a monocasiais, bracteoso (brácteas lineares) ou por vezes frondoso (brácteas folhosas expandidas). **Flores** 5-meras, bissexuadas, diclamídeas, vistosas de cor creme a alvas, aromáticas, com glândulas esféricas numerosas e evidentes em todas as estruturas, pediceladas; cálice cupular a tubular 5-dentado; corola alva, actinomorfa (raramente zigomorfa devido à curvatura no estágio de botão), tubular no botão, dialipétala em antese; pétalas lineares, de tamanho desigual, eretas a deflexas, denso-pubescentes em ambas as faces (tricomas tortuosos), ápice arredondado (raramente com apículo formado por projeção da nervura em *S. speciosa*), prefloração imbricada (helicoidal irregular); estames 5, inseridos na base do disco intraestaminal, livres, alternipétalos, exsertos, filetes lineares; anteras oblongo-lineares, basifixas, filete inserido em uma câmara na base da antera, espiraladas em antese ou apenas torcidas dorsalmente; grãos de pólen 3-porados ou 4-brevicolporados, oblato-esferoidais, exina equinada podendo possuir báculos; hipanto raramente presente (*S. speciosa*); disco intraestaminal com margem inteira, ondulada a denteada, não cobrindo o ovário; ovário 5-carpelar, profundamente 5-lobado nos flancos e no ápice (giba), carpelos conatos na base e pelo estilete, livres na região central (cavidade densamente serícea), assentados sobre ginóforo colunar, densamente seríceos; dois óvulos por carpelo, superpostos, placentação marginal; estilete longo, filiforme, anacrostílico, exserto, maior ou igual ao comprimento dos estames, torcido espiraladamente em antese; estigma capitado 5-lobado (lobos arredondados ou piramidais). **Fruto** esquizocarpo composto de 1-5 mericarpos foliculares, unidos apenas na base, deiscentes na sutura ventral, conchiformes, com apófise no ápice dorsal, com remanescente vestigial do estilete na porção apical-ventral (pouco a muito evidente), pericarpo externamente liso a transversalmente estriado, rugoso a equinado/muricado (*S. parviflora*); endocarpo

elástico amarelo, quando seco torcido e subdividido em dois, ejetando mecanicamente a semente por autocoria. **Semente** 1 por mericarpo, oblonga, envolta pelo endocarpo; testa coriácea, lisa, escura e lustrosa, tégmen membranáceo, translúcido revestindo internamente o envoltório; embrião curto (ca. 0.1 cm compr.), basal, reto, com 2 cotilédones amplos, simétricos a assimétricos e auriculados na base.

Distribuição - Gênero neotropical com cinco espécies descritas anteriormente e adicionalmente uma inédita aqui descrita, todas sul-americanas: quatro amazônicas (*S. guianensis*, *S. parviflora*, *S. speciosa* e *S. peruviana*), uma centrada no Planalto Central Brasileiro até a Bolívia (*S. odoratissima*) e uma da Mata Atlântica do Sudeste Brasileiro (*S. atlantica*).

As principais características diagnósticas das espécies são apresentadas na tabela 2.2. Algumas destas características, detalhadas nas descrições de cada espécie, assim como aspectos gerais das plantas no ambiente natural, estão ilustradas nas fig. 2.5, 2.7, 2.8, 2.9, 2.10 e 2.11.

Tabela 2.2: Comparação morfológica das características diagnósticas das espécies de *Spiranthera*.

Características	<i>S. atlantica</i>	<i>S. guianensis</i>	<i>S. odoratissima</i>	<i>S. parviflora</i>	<i>S. peruviana, sp. nov. ined.</i>	<i>S. speciosa</i>
Distribuição (domínio fitogeográfico)	Mata Atlântica	Amazônia	Cerrado	Amazônia	Amazônia	Amazônia
Hábito	arbóreo	arbóreo	arbustivo	arbóreo	arbóreo	arbóreo
Comprimento do pecíolo (cm)	4.4–9.5	5–9.4(18.4)	3–9.8	3.4–15	14–18	4–24
Comprimento do pecíolulo lateral (cm)	0.2–1.1	0.2–0.9	0–0.2	0.3–1.2	0.5–1.3	1.5–4
Forma da lâmina do folíolo	estrito-elíptico	estrito-elíptico a obovado	ovado a estreito-elíptico	estrito-elíptico a obovadas	largo-elíptico	estrito-elíptico a obovado
Base do folíolo	atenuada	atenuada	atenuada ou cordada	atenuada	atenuada	atenuada
Numero de nervuras secundárias em cada lado da nervura mediana	8–15	10–14	8–13	9–18	10–11	10–24
Nervura na face adaxial	canaliculada	plana	plana	plana	plana	plana
Paracládios distais da inflorescência	dicasiais (raramente monocasiais)	dicasiais (raramente monocasiais)	dicasiais (raramente monocasiais)	dicasiais (raramente monocasiais)	dicasiais (raramente monocasiais)	monocasiais helicoidais
Ângulo da ramificação do eixo principal da inflorescência	agudo	agudo	agudo	agudo	obtuso	agudo
Número de flores por inflorescência	13–26	70–90	9–25	(38) 75–220	20–42	15–26
Comprimento do cálice (cm)	0.2–0.2	0.2–0.3	0.2–0.5	0.1–0.15	0.1–0.15	1.39–1.41
Comprimento das pétalas (cm)	1.9–2.2	(3.5) 4.5–5.5	2.8–4.5	0.8–1.5	1.7–1.8	4.7–9.2
Largura das pétalas (cm)	ca. 0.4	ca. 0.3	0.3–0.4	0.1–0.2	0.3–0.5	0.6–0.8
Adnação do nectário	parcialmente adnato ao ginóforo	parcialmente adnato ao ginóforo	livre	parcialmente adnato ao ginóforo	completamente adnato ao ginóforo	parcialmente adnato ao hipanto
Comprimento do ginóforo (cm)	0.2–0.3	0.4–0.5	0.2–0.5	ca. 0.15	0.1	1.5–1.7
Margem do disco intraestaminal	ondulada	truncada-denteada	denteada	ondulada	lobada	ondulada
Ápice do ovário	pouco apiculado	pouco apiculado	pouco apiculado	pouco apiculado	pouco apiculado	fortemente apiculado
Superfície do pericarpo	rugosa	estriada–rugosa	lisa–estriada–rugosa	estriada–murcada	não observado	estriada
Cotilédones	não observados	iguais	desiguais	desiguais	não observados	desiguais

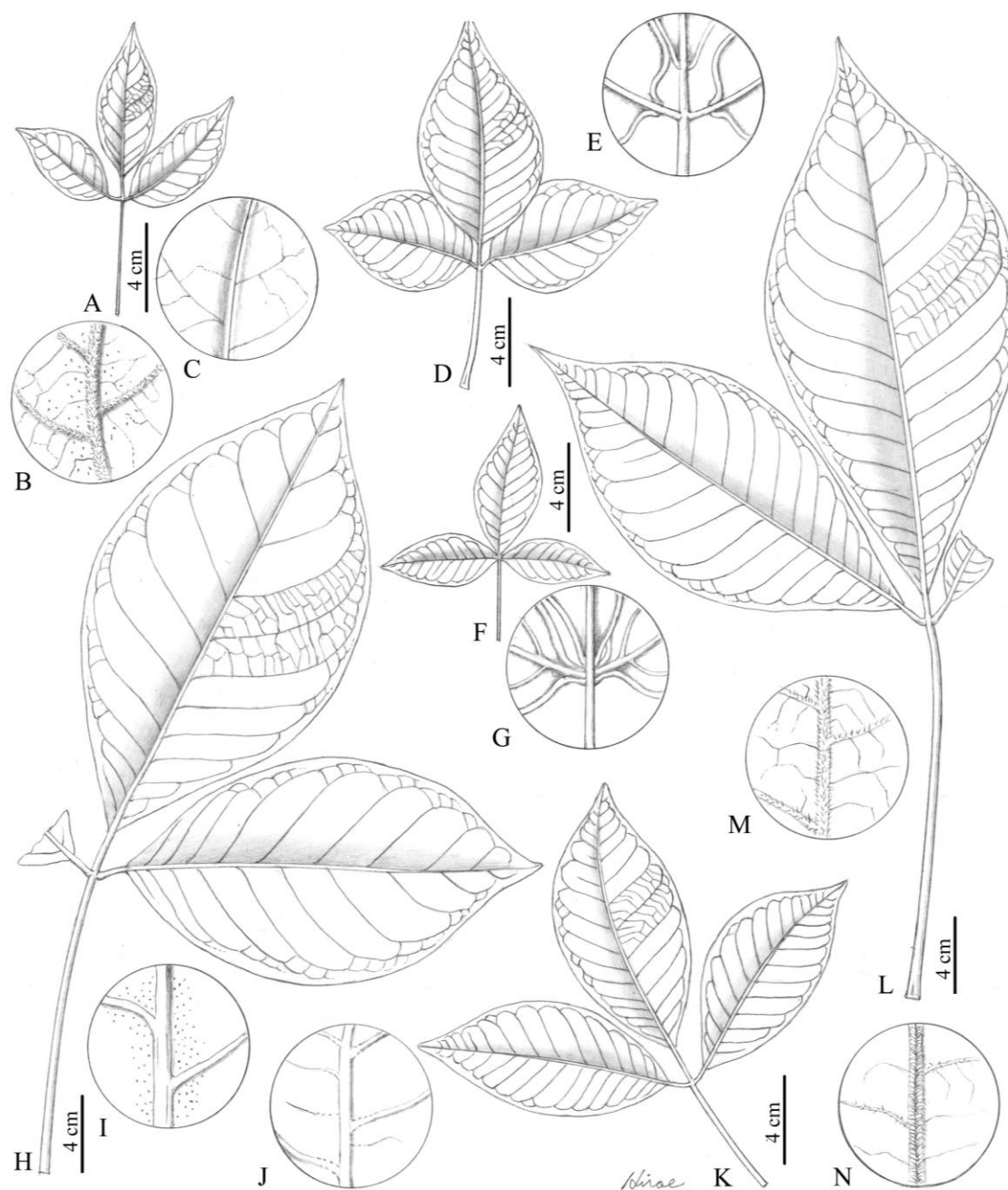


Fig. 2.7: Aspectos de folhas de cinco espécies de *Spiranthera*. A-C-*S. atlantica*: A. Folha, B. pilosidade da nervura na face abaxial, C. nervura mediana canaliculada glabra na face adaxial; D-G-*S. odoratissima*: D. folha com folíolos laterais subsésseis, E. detalhe de folíolos laterais subsésseis; F. folha com todos folíolos sésseis; G. detalhe de folíolos sésseis; H-J-*Spiranthera peruviana*, sp. nov. ined.: H. folha, I. nervura mediana glabra na face abaxial; J. nervura mediana glabra na face adaxial; K-*S. parviflora*: folha; L-N-*S. speciosa*: L. folha; M. detalhe da nervura mediana pilosa na face abaxial, N. detalhe da nervura mediana pilosa na face adaxial. (A-C: D.A. Foli 4788; D-E: Dias, P.D. 224; F-G: Taxonomy Class of UnB 1050; H-J: Pace M.R. 527; K: Dias, P. 244; L-N: Silva-Luz, C.L. 89)

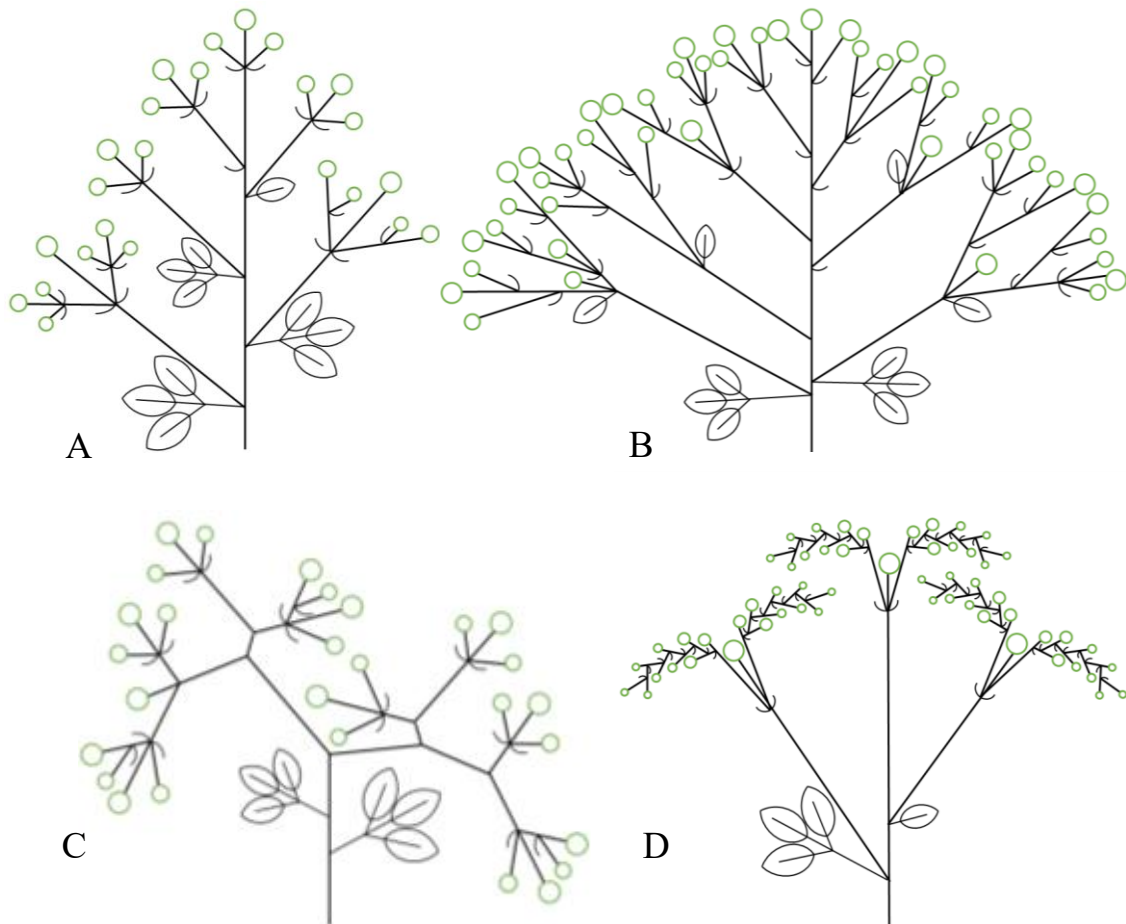


Fig. 2.8: Representação esquemática dos tipos de inflorescência encontrados em *Spiranthera*. A. *S. atlantica* e *S. odoratissima*. tirsoide paucifloro, com paracládios de primeira e segunda ordem dicasiais (paracládios de segunda ordem podendo apresentar padrão monocasial); B. *S. guianensis* e *S. parviflora*. trisoide multifloro, corimboso; C. *S. peruviana*. cimoide com bifurcações divaricadas (ângulos agudos), laxas, com paracládios de primeira ordem monocasiais e ocasionalmente dicasiais. D. *S. speciosa*. tirsoide longo-pedunculado com paracládios portando uma flor apical flanqueada por apenas dois monocásios helicoidais.

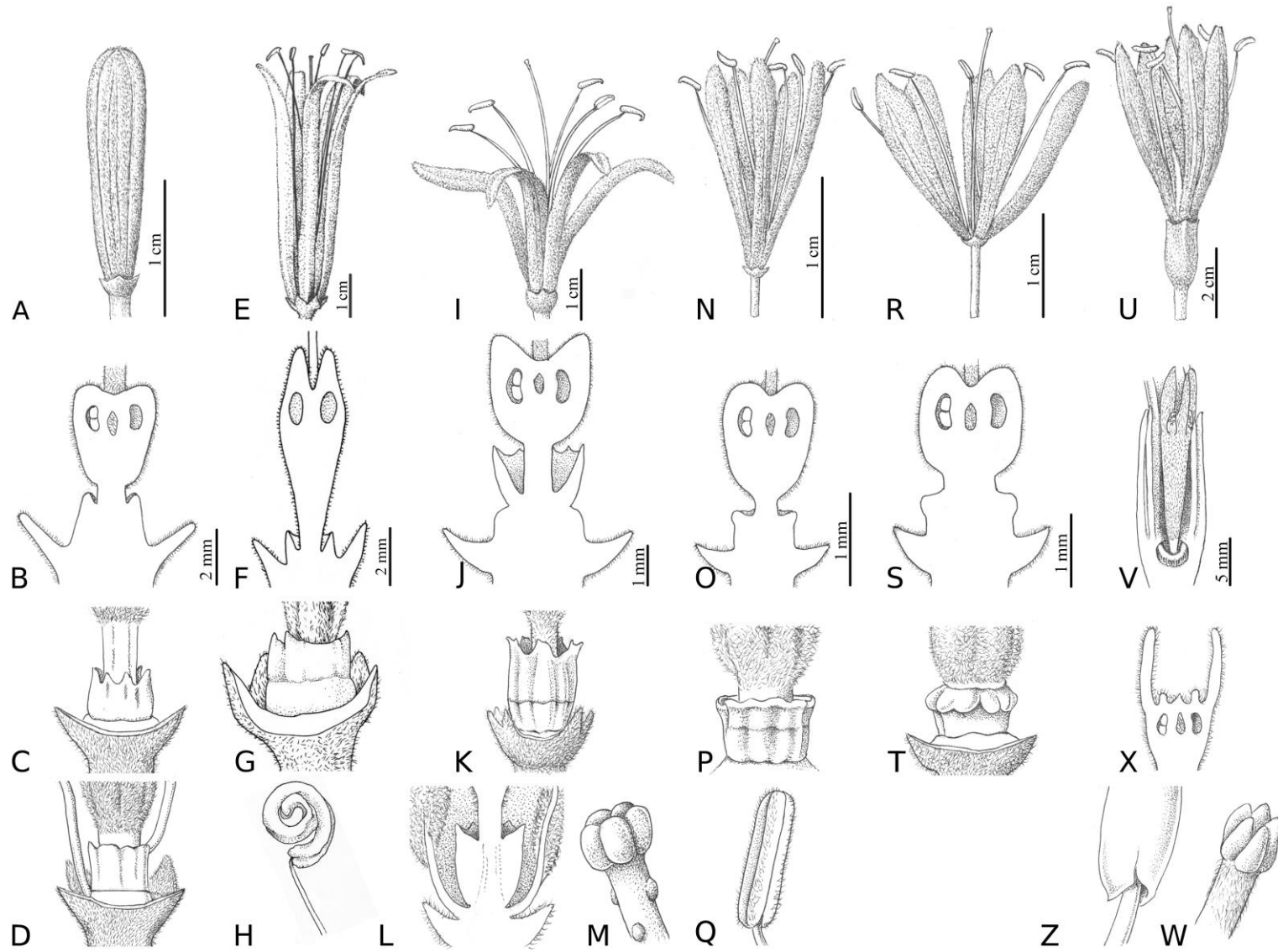


Fig. 2.9: Características florais das espécies de *Spiranthera*. A-D. *S. atlantica*; E-H *S. guianensis*; I-M. *S. odoratissima*; N-Q. *S. parviflora*; R-T *S. peruviana*, sp. nov. ined.; U-W. *S. speciosa*. A, E, I, N, R e U: flores (em antese exceto A em botão); B, F, J, O, S e V: corte longitudinal da base da flor, mostrando o disco intrastaminal, o ginóforo e o gineceu; C, G, K, P, T e X, detalhes do nectário (C seco no fruto, D. no botão, demais em flor antética; em L está evidenciada a adnação parcial temporária com o ginóforo); M. estigma com lobos arredondados; Q. detalhe da antera pilosa na região próxima à rima; Z. filete inserido em reentrância da base da antera; W. estigma com lobos apiculados. (A-D: *D.A. Foli* 4788, SPF; E-H: *Monteiro O.P.* 671, INPA; I-J: *Alvarenga D.* 586, SPF; K+M: *Faria, J.G.* 12, SPF; L: *Ganev, W.* 2573, SPF; N-Q: *Sperling, C.R.* 5939, SPF; R-T: *Pace M.R.* 527, SPF; U-W: *Pirani, J.P.* 3658, SPF)

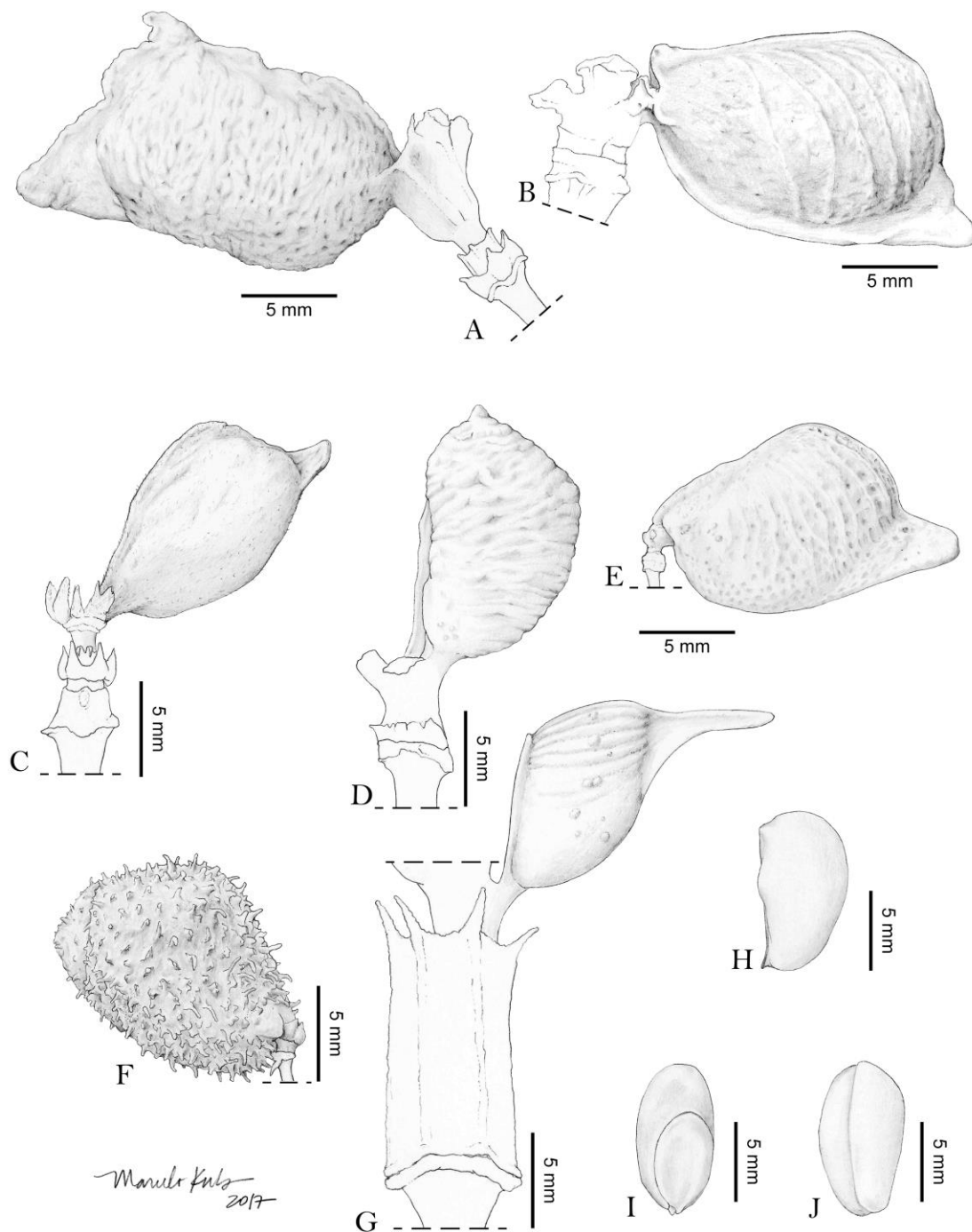


Fig. 2.10: Frutos e sementes de cinco espécies de *Spiranthera*. A. fruto com um mericarpo de *S. atlantica*; B. fruto estriado de *S. guianensis*; C-D. frutos com um mericarpo de *S. odoratissima*; E-F. frutos com um mericarpo, estriado ou muricado, de *S. parviflora*; G. fruto com um mericarpo de *S. speciosa*; H. semente de *S. odoratissima*; I. embrião com cotilédones desiguais de *S. odoratissima*; J. embrião com cotilédones iguais de *S. guianensis* (A: Foli D.A. 4788 SPF; B: Albuquerque B.W.P. 1200 INPA; C: Ganev 3576, SPF; D: Paiva 19, SPF; E: Coêlho 98; F: Kuhlmann 186 ; G: Silva-Luz, C.L. 89; H-I:Walter 286).

CHAVE PARA IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES.

1. Cálice tubuloso, mais de 1,3 cm; pétalas conspicuamente apiculadas; hipanto evidente adnato ao disco intraestaminal; epiderme da face abaxial dos folíolos estriada, sem papilas*S. speciosa*
1. Cálice curto tubuloso, até 0,5 cm; pétalas não apiculadas no ápice; hipanto indistinto; epiderme da face abaxial dos folíolos conspicuamente papilosa.
 2. Arbustos heliófilos, savânicos; folíolos laterais (sub)sésseis, lâmina com base obtusa a subcordada *S. odoratissima*
 2. Árvores ou arvoretas, ciófilas, amazônicas ou atlântica; folíolos laterais distintamente peciolulados, lâmina com base atenuada.
 3. Folíolos com nervura principal canaliculada na face adaxial; base do pecíolo e peciólulo sem espessamento estriado; corola 1,9-2,2 cm compr.; planta endêmica da Mata Atlântica *S. atlantica*
 3. Folíolos com nervura principal plana na face adaxial; espessamento estriado na base do pecíolo e peciólulo; corola menor que 1,9 cm ou maior que 3,5 cm compr.; plantas amazônicas.
 4. Flores maiores que 3,5 cm compr.; anteras glabras; disco intraestaminal cupular*S. guianensis*
 4. Flores menores que 2 cm compr.; anteras pilosas na região da deiscência (rima); disco intraestaminal anular.
 5. Folíolos terminais largo-elípticos (mais de 11 cm larg.); flores ca. 1.5 cm compr.; pétalas recurvadas, deflexas; disco intraestaminal completamente adnato ao ginóforo; eixo principal da inflorescência com ramificação com ângulos obtusos *S. peruviana, sp. nov. ined.*
 5. Folíolos terminais estreito-elípticos (3,4-9 cm larg.); flores ca. 1 cm compr.; pétalas ascendentes; disco intraestaminal parcialmente adnato ao ginóforo (porção 1/3 a 1/4 superior do disco livre); eixo principal da inflorescência com ramificação com ângulos agudos*S. parviflora*

1. *Spiranthera atlantica* Pirani, Novon 20: 203, fig. 1. 2010.

Tipo: Brasil. Espírito Santo: Linhares, Reserva Nat. CVRD, Estrada Louro, km 0,3, 12 Jan. 2007 (fl.), D. A. Folli 5450 (holótipo, SPF 000201763; isótipos, CVRD, RB, NY).

Figuras: 2.5E-I; 2.7A-C; 2.8A; 2.9A-D; 2.10A.

Árvores 5-12 m alt., ramos glabrescentes, com lenticelas esparsas,. **Folhas** com pecíolo cilíndrico, 4,4-9,5 cm compr., glabrescente, sem espessamentos na base do pecíolo e peciólulos; peciólulos semicilíndricos, o terminal 0,3-1,5 cm compr., os laterais 0,2-1,1 cm compr., pubescentes; lâminas estreito elípticas (proporção 2:1), a terminal 8,3-16,2 cm compr. e 3,8-7,5 cm larg., as laterais 7,2-12,8 cm compr. e 3-6,4 cm larg., base atenuada ou às vezes levemente decurrente na metade admedial em folíolos laterais, ápice agudo-acuminado, com tricomas curtos esparsos (mais densos nas nervuras) em ambas as faces, glabrescentes, epiderme com papilas na face abaxial; venação broquidódroma, nervura mediana proeminente na face abaxial e canaliculada na adaxial (mais evidente na porção medial-distal do folíolo), nervuras secundárias em cada lado da nervura mediana 8-11 em folíolos laterais, 14-15 em folíolos terminais, arqueadas levemente em direção ao ápice. **Inflorescência** um tirsoide, portando ramificações proximais dicotômicas em ângulos agudos e paracládios distais (segunda e terceira ordem) apresentando padrão de ramificação dicasial ou às vezes paracládios distais em padrão monocasial, com 13-26 flores por inflorescência; raque cilíndrica, 0,5-2 mm compr., puberulenta; brácteas e bractéolas lineares, densamente seríceas, brácteas folhosas 5,5-6 cm compr., bractéolas lineares ca. 0,2 cm compr. **Flores** (análise em botão): pedicelo cilíndrico, 0,3-0,5 cm, tomentoso; cálice 0,2-0,3 cm compr. e 0,15-0,2 cm larg., seríceo, corola actinomorfa (podendo apresentar zigomorfia por curvatura do botão); pétalas eretas a deflexas em

antese, oblongas, ápice arredondado, densamente seríceas em ambas as faces, 1,9-2,2 cm compr., ca. 0,4 cm larg.; estames glabros; filetes 0,8-1,3 cm, antera ca. 0,7 cm, sem espiralização em botões; grãos de pólen 3-porados, equinados, esferoidais; disco intraestaminal cupular, com margem ondulada, ca. 0,1 cm alt., glabro, aderido parcialmente ao ginóforo em botão, livre e persistente no fruto; ginóforo cilíndrico, ca. 0,2-0,3 cm compr.; ovário seríceo, 0,3-0,35 cm compr., curtas projeções gibosas no ápice de cada carpelo; estilete pubescente, ca. 0,14 cm compr.; estigma com lobos arredondados, glabro. **Fruto** com 1-4 (5) mericarpos foliculares, 1,2-1,8 cm compr., 3,7-4 cm larg., sustentados pelo ginóforo espessado ca. 0,5 cm compr., apófises no ápice dorsal dos mericarpos ca. 0,5 cm alt., superfície rugosa, puberulento-glabrescente, tricomas curtos; sementes não analisadas.

Distribuição, habitat e fenologia: *Spiranthera atlantica* é endêmica de Mata Atlântica, possuindo ocorrência conhecida apenas da região costeira do Espírito Santo (Brasil), região de Linhares. Ocorre em matas de tabuleiro. Foi coletada com flores em janeiro e com frutos em março.

Comentários: A espécie se distingue das demais congêneres principalmente pela presença da nervura mediana canaliculada (vs. plana nas demais espécies), pelo disco intraestaminal alongado, com margem truncada-ondulada e aderido parcialmente ao ginóforo no botão (fig. 2.9, vs. curto e aderido totalmente ao ginóforo em *S. parviflora* e *S. peruviana*; ou livre e denteado em *S. odoratissima* e *S. guianensis*) tornando-se denteado e livre do ginóforo quando em fruto, além da presença de giba dorsal proeminente e curva do estilete no ápice ventral do folículo no fruto e frutos rugosos (fig. 2.10A).

Material examinado: **BRASIL.** Espírito Santo: Linhares Reserva Natural Vale, Estrada Louro, 07-VI-2010 (fl.), *D.A. Foli 5450* (CVRD, RB, SPF); idem, 24-III-2004 (fr.), *D.A.*

Foli 4788 (CVRD, SPF); Linhares, Reserva da CVRD, 19°05'58,6" S - 40°02'51,9" W, elev. 48 m, *P. Dias 334* (SPF).

Iconografia: Pirani (2010 - fig. 1).

2. *Spiranthera guianensis* Sandwith, Kew Bull. 9: 368. 1928.

Tipo: Guiana. Essequibo River, creek Werri-werai-kuru, 16-XII-1922 (fl), *Hohenkerk 853* (holótipo K 000531037, fotos INPA, NY).

Figuras: 2.5U; 2.8B; 2.9E-H; 2.10B.

Árvores 7-10 m alt.; ramos glabros, com lenticelas; gemas jovens densamente seríceas (tricomos longos e adpressos). **Folhas:** pecíolo cilíndrico, 5-9,4(18,4) cm compr., glabro, com espessamento estriado na base do pecíolo e peciólulos; peciólulos cilíndricos, o terminal 0,5-1,5 mm compr., os laterais 0,2-0,9 cm compr., glabros; lâmina estreito elíptica (proporção 2:1) a obovada, a terminal (9,9) 14,2-17,5 (21,1) cm compr. e 4,6-11,6 cm larg., as laterais 7,1-18,2 cm compr. e 4-6,4 (10,4) cm larg., base atenuada, ápice agudo, cartácea, glabra; venação broquidódroma ou por vezes eubroquidódroma na região mediana, nervura mediana proeminente na face abaxial e plana na adaxial, nervuras secundárias 10-14 em cada lado da nervura mediana, arqueadas levemente em direção ao ápice, epiderme adaxial papilosa e abaxial lisa. **Inflorescência** um tirsoide, corimboso, com ramificações proximais dicotômicas (ângulos agudos) e paracládios de primeira e segunda ordem apresentando padrão de ramificação dicasial (por vezes, paracládios distais podem apresentar padrão monocasial), com 70-90 flores por inflorescência; raque cilíndrica, ca. 1,4 cm compr., puberulenta; brácteas e bractéolas lineares, 0,15-0,4 cm compr., seríceas. **Flores:** pedicelo cilíndrico, 0,5-0,6 cm, puberulento; cálice tomentoso, ca. 0,2-0,3 cm compr.; corola actinomorfa (podendo apresentar zigomorfia por curvatura do botão), pétalas deflexas em antese, lineares, ápice arredondado, (3,5)4,5-5,5 cm

compr., ca. 0,3 cm larg.; filetes pubescentes a glabrescentes, a densidade de tricomas reduzindo gradativamente em direção ao ápice glabro, 5-5,2 cm compr.; anteras ca. 0,5-0,65 cm compr., recurvadas a espiralizadas dorsalmente em antese, glabras, grãos de pólen não analisados; disco intraestaminal cupular, aderido parcialmente ao ginóforo (ca. 1/5 apical livre), margem ondulada a denteada, curto, 0,2 cm compr.; ginóforo cilíndrico, 0,4-0,5 cm compr., glabro; ovário ca. 0,3 cm alt., densamente seríceo (tricomas longos e adpressos), com projeções curtas (giba) na porção superior de cada carpelo; estilete seríceo (tricomas menos densos na porção apical), 4,5-6,2 cm comp.; estigma com lobos arredondados, glabro. **Fruto** com 1-4(5) mericarpos foliculares 1,3-1,5 cm compr., ca. 1 cm larg., sustentados pelo ginóforo de ca. 0,6 cm compr., com apófises no ápice dorsal de cada mericarpo; ca. 0,4 cm compr., glabrescentes, com estrias longitudinais na porção média-apical e rugosa na porção basal; semente 0,9-1,1 cm compr., 0,5 cm larg.; embrião ca. 0,1 cm compr., cotilédones assimétricos.

Nome vulgar na Venezuela: quina amarilla, quina negra (Pennington 2004).

Distribuição e habitat e fenologia: Tem distribuição na Guiana, Guiana Francesa, Venezuela e norte do Brasil (Amazonas), onde parece mais frequente na região de Itacoatiara, a nordeste de Manaus. Habita interior de matas úmidas de terra firme, geralmente próximo a igarapés. Foi coletada com flores em abril e junho; com frutos em setembro.

Comentários: *Spiranthera guianensis* produz as maiores flores do gênero, juntamente com *S. speciosa*, esbranquiçadas e muito fragrantas. Distingue-se das congêneres pelas folhas longo-pediceladas e flores longas (semelhantes a *S. odoratissima*), nectário truncado-denteado parcialmente aderido ao ginóforo (assim como encontrado em *S. parviflora*), frutos estriados e cotilédones simétricos (vs. cotilédones assimétricos). Sua

descrição original foi complementada e ilustrada pela primeira vez com materiais do Brasil por Albuquerque (1979).

Material examinado: **BRASIL.** Amazonas: Estrada Manaus-Itacoatiara, km 118, ramal do Procópio (Deram), 17-IX-1976 (fr.), *B.W.P. Albuquerque 1200* (INPA); idem, Rio Preto da Eva, IV-1976 (fl.), *O.P. Monteiro & L. Ramos 671* (INPA); idem, ramal à esquerda até a margem do igarapé, 15-VI-1977 (fl.), *P. Lisboa 982* (INPA). **GUIANA.** Essequibo Weri-werai-kuru creek, Essequibo R., 16-X-1922 (fl.), *L.S. Hohenkerk 853* (K-foto); 1-6 km W of Kamarany (Mazarumi R), 18-VIII-1977 (fl.), *P.J. Maas et al. 2538* (NY). **GUIANA FRANCESA.** 93 km Bartica-Potaro Road, 1-VII-1942, *D.B. Fanshawe F765* (NY); Uper Mazarumi River Bassin, Mt. Ayangoanna, below talus of cliffs along NE side, 3-VIII-1960 (fl.), *S.S. Tillett et al. 45014* (NY); Clump-wallaba forst on lataide, Pong river, along trail to Ayanganna, 19-VIII-1960 (fl.), *S.S. Tillett et al. 45900* (NY). **VENEZUELA.** Bolívar: Sierra de Lema, Cabeceras de Rio Chicanán, 80 km (em linha reta) al sudoeste de El Dorado, 6°5'N62°W, VIII-1961 (fl.), *J.A. Steyermark et al. 89658* (NY); Entre el pueblo de "El Dorado" y el caserío del km 88 a lo largo de los trochaos que conducem a les miras "La Lira" u "Corazon de Jesús", 9-IX-1966 (fl.), *C. Blanco 600* (NY).

Iconografia: Albuquerque (1979 - fig. 1); Kallunki, J.A. (2005 - fig. 27).

3. *Spiranthera odoratissima* A.St.-Hil., Bull. Sci. Soc. Philom. Paris sér. 3, 10: 130. setembro 1823.

Tipo: Brasil, Minas Gerais, "campis altis prope praedium Sobradinho, haud longe a finibus provinciae Goyas", V.1817 (fl.), *A. Saint Hilaire s.n.* (holótipo P 000000578719).

Terpnanthus jasminodorus Nees & Mart., Nov. Act. nat. cur. 11: 177, t. 21. 1823. Tipo: Brasil, Goiás, "in Chapada de Paranan", (fl.), *Martius Obs. 1777* (Holótipo M 0089057).

Spiranthera odoratissima var. *grandiflora* Engl. in Mart., Fl. bras. 12(2): 88. 1874.

Tipo: Brasil. Goiás, “ad Serra de Cristais, prop. Retiro”, X (fl.), *J.B.E. Pohl 5018* (holótipo W, n.v., isótipo NY 0092913).

Figuras: 2.1; 2.2; 2.3; 2.4; 2.5A-D, F-H, J, O, Q, S-T, V; 2.7D-G; 2.8A; 2.9I-M; 2.10C-D.

Arbustos 0,5-2 m alt.; ramos glabrescentes a glabros, com lenticelas esparsas; gemas jovens densamente seríceas (tricomas longos e adpressos). **Folhas:** pecíolo cilíndrico, 3-9,8 cm compr., pubérulo a glabrescente, sem espessamentos na base do pecíolo e peciólulos; peciólulos semicilíndricos, o terminal 0,1-0,5 cm compr., os laterais sésseis a subsésseis, glabrescentes a glabros; lâminas ovadas a estreito elípticas (proporção 2:1), a terminal 5,3-10,5 cm compr., 2,8-6,3 cm larg., as laterais 3,5-8,8 cm compr. e 2-6,1 cm larg., base obtusa-cordada a aguda-atenuada, ápice agudo-atenuado, glabras ou raramente com tricomas esparsos na face abaxial e nas nervuras mas glabrescentes, cartáceas; venação broquidódroma, nervura mediana proeminente na face abaxial, plana na adaxial; nervuras secundárias em cada lado da nervura mediana 9-13 em folíolos terminais e 8-12 em laterais, arqueadas levemente em direção ao ápice, epiderme abaxial papilosa.

Inflorescência um tirsoide, portando ramificações proximais dicotômicas em ângulos agudos e paracládios distais (segunda e terceira ordem) apresentando padrão de ramificação dicasial ou às vezes paracládios distais em padrão monocasial, bracteoso (brácteas lineares) ou por vezes frondoso (brácteas folhosas expandidas), com ca. 9-25 flores por inflorescência; raque cilíndrica, 2,7-6 cm comp., glabrescente; brácteas folhosas 1,5-7,8 cm compr., glabrescentes; brácteas e bractéolas lineares 0,1-1,2 cm compr., seríceas. **Flores:** pedicelo cilíndrico, 0,3-1,8 mm, puberulento; cálice tomentoso, 0,2-0,5 cm compr.; corola 2,8-4,5 cm compr., 0,3-0,4 cm larg., actinomorfa (podendo

apresentar zigomorfia por curvatura do botão), pétalas oblongas, deflexas em antese, ápice arredondado; estames glabros, filetes 2,9-4,5 cm, anteras 0,5-1,3 cm compr., recurvadas a espiralizadas dorsalmente em antese; grãos de pólen 3-porados, equinados, esferoidais; disco intrastaminal cupular com projeções na margem superior próximo ao ovário (denteada), 0,2-0,4 cm alt., glabro ou raramente pubescente no ápice, aderido apenas pela base ao receptáculo e livre do ginóforo em antese (em botão ainda apresenta-se ca. 50% aderido ao ginóforo); ginóforo cilíndrico, alongado, 0,2-0,5 cm compr., glabro; ovário 0,2-0,3 cm compr., ca. 0,3 cm larg., densamente seríceo (tricomas longos e adpressos), com intumescência no ápice dorsal de cada carpelo (giba); estilete pubescente, 3,2-4,7 cm, estigma com lobos arredondados, glabro. **Fruto** com 1-4(5) mericarpos foliculares, 1,2-1,4 cm compr. e 0,8-1,2 cm larg., pulverulentos (tricomas curtos) a glabros quando maduros, superfície lisa a rugosa ou raramente com estrias transversais, sustentados pelo ginóforo de 0,3-0,4 cm compr., apófises no ápice dorsal de cada mericarpo; **semente** ca. 0,9 cm comp., 0,5 cm larg., superfície lisa; embrião ca. 0,2 cm compr., cotilédones assimétricos.

Nome vulgar: manacá (Mato Grosso, *Philcox et al.* 3323).

Distribuição: Única espécie arbustiva heliófila do gênero, *Spiranthera odoratissima* está distribuída pelos cerrados e campos do Brasil Central (Rondônia, Mato Grosso, Pará, Maranhão, Piauí, Goiás, Distrito Federal, Bahia e Minas Gerais) e da Bolívia (Prov. Velasco, Dept. Santa Cruz), entre 400 e 1200 m de altitude. Pode ser encontrada com flores e/ou frutos em todos os meses do ano.

Comentários: A espécie exibe a mais ampla distribuição e variabilidade morfológica no gênero e forma populações numerosas em muitas das regiões savânicas onde é encontrada, sendo frequentemente incluída nas listas florísticas de áreas de cerrado (e.g.

Rizzini 1962; Castro et al. 1999; Filgueiras 2002; Pirani et al. 2003, 2014; Roveratti-Santos 2008; Conceição e Rodrigues 2014; Ribeiro 2015). Caracteriza-se principalmente pelo seu hábito arbustivo (vs. arbóreo a arvoretas nas demais espécies), folíolos subsésseis a sésseis, com base frequentemente cordada e disco intraestaminal bem desenvolvido, completamente livre do ginóforo na flor madura e margem denteada, glabra a pilosa. A distinção de *S. odoratissima* var. *grandiflora* Engl. não se sustenta à luz do exame de numerosos espécimes da ampla área de distribuição da espécie, exibindo muita gradação na variabilidade da maioria dos atributos vegetativos e florais, conforme mencionado em trabalhos anteriores (Pirani 2014). Bamps e Robyns (1984) descreveram *S. leopoldiana* Bamps & A. Robyns, destacando-a como uma espécie distinta de *S. odoratissima* por apresentar pontuações profundas no limbo foliar (vc. planas), sépalas 3,5-4,5 mm (vs. 1,5-2,5 mm), disco 3,5-4,5 mm (vs. 2-3 mm) e densamente piloso nos dentes da margem do disco. Pirani (2010, 2014) propôs a sinonimização deste binômio sob *S. odoratissima*. O presente estudo está de acordo com esta sinonimização, pois as características distintas apontadas por Bamps e Robyns (1984) são encontradas em espécimes com o padrão geral de *S. odoratissima*, inclusive em registros de coleta no território do Brasil central. Em termos de conservação, a espécie foi mapeada pelo CNCFlora (2017) e categorizada como “sem pressão por uso específico”.

Material selecionado: **BOLÍVIA.** Beni: Iténez, Parque Nacional Noel Kempff Mercado, Serrania San Simon, sobre la meseta, 13°37'09"S 62°03'32"W, alt. 550 m, 13-VII-2003 (fl.), *L. Arroyo et al.* 2621 (BFZ, SPF). Santa Cruz: Velasco, Parque Nacional Noel Kempff M., campamento viejo "Los Fierros", 3-4 km N del camino entre Los Fierros y el aserradero Tarbo, 14°35'04"S 60°50'26"W, alt. 300, 15-VIII-1993 (fl.), *M. Saldidas et al.* 3016 (BFZ, SPF). Velasco, Parque Nacional Noel Kempff M., 40 km al norte de Santa Rosa de la Roca, 15°52'00"S 61°26'00"W, alt. 350 m, 15-X-1993 (fl.), *T. Killeen et al.*

5496 (BFZ, SPF); Velasco, Parque Nacional Noel Kempff, M. Los Fierros, Pampa húmeda arriba en la serranía de Caparich, 14°33'30"S 60°45'41"W, alt. 500 m, 11-XI-1993 (fr.), *A. Jardim et al. 119* (BFZ, SPF). **BRASIL.** Bahia: Abaíra/Piatã, Malhada da Areia, 13°15'S-41°47'W, alt. 1000-1300 m, 13-III-1992 (fl.), *B.L. Stannard et al. H51905* (BHCB, G, MBM, NY, SP, SPF); São Desidério, estrada Inhaumas para São Desidério, 12°41'41"S 44°42'13"W, alt. 800 m, 13-X-2005 (fr.), *L.P. Queiroz et al. 11035* (SPF); Campo Formoso, Tulutiba, Socotó, 10°24'2"S 40°15'5"W, alt. 845 m, 17-II-2006 (fl.), *F. França* (SPF). Distrito Federal: Córrego Capão da Erva, 15°45'S 47°43'W, alt. 1000 m, 10-XI-1981 (fl.), *M.L.O. Santos 13* (SPF); Centro Olímpico - UnB, 15°53'S 47°52'W, alt. 1100 m, 4-X-1993 (fl.), *Taxonomy Class of UnB 1050* (SPF); JBB-Área entre a Escola e a estrada que dá acesso a Almeida, 15°52'00"S 47°51'00"W alt. 1025-1150 m, 2003 (fr.), *V.F.Paiva et al. 127* (SPF). Goiás: Ao lado da estrada em direção a Unaí, a 24 km do centro de Brasília e a 7 km da Escola Fazendária, 31-I-1978 (fl.), *J. Fontella 1529* (RB, SPF); Capadão do Céu, Parque Nacional das Emas, cerrado, 21 km do portão Jacuba, 11-X-2006 (fl.), *J. Paula-Souza et al. 8355* (SPF). Mato Grosso: Cuiabá, Chapada dos Guimarães, cerrado do alto da cachoeira Véu de Noiva, do Rio Coxipozinho, 15°30'S 55°45'W, 21-X-1985 (fr.), *J.R. Pirani et al. 1340* (SPF); Rondonópolis, Chapada dos Guimarães, rodovia BR-163/364, sentido Rondonópolis-Cuiabá, 21.5 km de Rondonópolis, 16°19'9,3"S 54°45'9,4"W, alt. 270 m, 13-XI-2005 (fr.), *P. Dias et al. 223* (G, RB, SPF); idem, (fl.), *P. Dias et al. 224* (G, RB, SPF). Mato Grosso do Sul: Campo Grande, Rod. Campo Grande - Três Lagoas, 12-VI-1984 (fr.), *L.B. Albuquerque s.n.* (CGMS, SPF). Minas Gerais: Formoso, Parque Nacional Grande Sertão Veredas, estrada para fazenda Mato Grande, veredas ao lado direito do Rio Preto, 15°19'19"S 45°50'54"W, alt. 730 m, 19-X-1997 (fl.), *D. Alvarenga et al. 1017* (IBGE, SPF); Rio Pardo de Minas, estrada Serranópolis-Rio Prado, trecho da Serra Geral: Serra de Poções (nome local) ou

Serra Deus me Livre (na Folha Geomapas), 15°58'06"S 42°49'09"W, alt. 860 m, 13-V-1998 (fr.), *J.R. Pirani et al. 4305* (SPF); Grão-Mogol, BBR-251, Campo de plantio de Eucaliptos abandonados, em regeneração, em frente ao restaurante Serra Azul, 21-XII-2009 (fl.), *R.F. Almeida et al. 363* (G, SPF). Pará: Gleba Curuaé, 8°45'D 54°45'W, VII-2005 (fl.), *M. Sobral et al. 9718* (BHCB, SPF). Tocantins: Dianópolis, Ponto 404(1), 11°33'35"S 46°28'48"W alt. 670 m, 24-IX-2003 (fr.), *A.O. Scariot et al. 648* (SPF); BA225, ca. 12.5 km do cruzamento com a BR135, sentido Mateiros, próx. ao km 503 da PA, margem da estrada a direita, 30-III-2017 (fl.), *L.A. Brito 10* (SPF); *idem*, (fr.), *L.A. Brito 12* (SPF).

Iconografia: Saint-Hilaire (1824 - Tab. XVII); Nees & Martius (1823, tab. 19-K e . 31); Baillon (1872). Engler (1874, tab. 14); Silva & Santos (2008, fig. 2).

4. *Spiranthera parviflora* Sandwith, Kew Bull. [1939]: 548. 1939.

Tipo: Guiana, 9-X-1937 (fl.), *Beddington 23* (holótipo K 000380355, foto NY).

Figuras: 2.5K-N; 2.7K; 2.8B; 2.9N-Q; 2.10E-F.

Árvores 3-15 mm alt.; ramos puberulentos a glabrescentes, com lenticelas esparsas; gemas jovens densamente seríceas (tricomos longos e adpressos). **Folhas:** pecíolo cilíndrico, 3,4-15 cm compr., com ou sem espessamento estriado na base do pecíolo e peciólulos, puberulento-glabrescente; peciólulos cilíndricos, o terminal 0,3-3,1 cm compr., os laterais 0,3-1,2 cm compr., puberulentos; lâminas estreito elípticas (proporção 2:1 a 3:1) a obovadas, a terminal 7,5-18,5 cm compr. e 3,4-9 cm larg., as laterais 5,3-16,3 cm compr. e 3-8,8 cm larg., base atenuada (ou levemente decurrente na metade admedial em folíolos laterais), ápice agudo ou atenuado, cartácea, glabrescente, com tricomas curtos e esparsos apenas na face abaxial e concentrados nas nervuras, epiderme papilosa na face abaxial; venação broquidódroma, nervura mediana proeminente na face abaxial e plana

na adaxial; nervuras secundárias 10-18 de cada lado da nervura mediana no folíolo terminal e 9-13 nos laterais, arqueadas levemente em direção ao ápice. **Inflorescência** um tirsoide, corimboso, com ramificações proximais dicotômicas (ângulos agudos) e paracládios de primeira e segunda ordem apresentando padrão de ramificação dicasial (por vezes, paracládios distais podem apresentar padrão monocasial), com (38) 75-220 flores por inflorescência; raque cilíndrica, 3-13,7 cm compr., pubescente, com tricomas curtos; brácteas e bractéolas lineares, ca. 1 cm comp., densamente seríceas; brácteas folhosas 2,1-2,8 cm compr., glabrescentes. **Flores:** pedicelo cilíndrico, 1,5-6 cm, tomentoso; cálice tomentoso, 0,1-0,15 cm compr.; corola actinomorfa; pétalas ascendentes, oblongas, 0,8-1,5 cm compr., 0,1-0,2 cm larg., ápice arredondado; estames glabros ou com poucos tricomas na base mas glabrescentes; filetes 0,7-1,4 cm, anteras 0,2-0,35 cm compr., com tricomas próximos à rima, recurvadas a espiralizadas dorsalmente em antese; grãos de pólen 3-porados, equinados, esferoidais; disco intraestaminal anular, 0,05-0,15 cm alt., glabro, aderido parcialmente ao ginóforo, com pequena projeção livre (ca. 25% do seu comprimento total); ginóforo cilíndrico, alongado, ca. 0,15 cm compr.; ovário 0,15-0,2 cm compr., 0,15 cm larg., densamente seríceos, com pequenas intumescências (gibas) no ápice de cada carpelo; estilete 0,8-1,9 cm, glabro, estigma com lobos arredondados, glabro; **Fruto** com 1-4(5) mericarpos foliculares (geralmente apenas 1 amadurece), sustentados pelo ginóforo ca. 0,1 cm, mericarpos 0,8-1,6 cm compr. e 0,8-1,5 cm larg., estriados ou raramente muricados a equinados, glabrescentes; com apófises no ápice dorsal de cada mericarpo; **Sementes** 0,9-1,2 cm compr., lisas, embrião ca. 0,1 cm, com cotilédones assimétricos.

Nome vulgar: ingá-da-mata (Maranhão, *A. Klon 256*); "pariguanilla" no Peru; "mamuri bali" na Guiana.

Distribuição, habitat e fenologia: *Spiranthera parviflora* distribui-se na Guiana, Venezuela, Colômbia, Peru e norte do Brasil (Amazonas, Pará - estado onde é mais comum - e Maranhão). Habita matas de terra firme úmidas e às vezes florestas secundárias. Pode ser encontrada com flores e/ou frutos em todos os meses do ano.

Comentários: Espécie muito distinta no gênero pelas flores pequenas, ca. 1,5 cm, e assim como as demais do gênero, alvas e muito perfumadas. Também difere das congêneres pelo disco intraestaminal anular aderido parcialmente ao ginóforo, com pequena porção apical livre (ca. 25% do comprimento total) e margem ondulada a lobada, pelas anteras pilosas próximo à rima, além da superfície dos frutos que varia de rugosa, muricada a equinada.

Material selecionado: **BRASIL.** Amazonas: Manaus, Estrada Manaus-Itacoara, km 64, Mata de terra firme, 15-II-1971 (fr.), *L.F. Coelho 98* (SPF); Santa Isabel do Rio Negro, estrada do Piçarreiro, 20-XI-2003 (fl.), *C.A. Freitas 1036* (SPF). Pará: Rodovia Belém-Brasília, km 94, 4-IX-1959 (fl., fr.), *M. Kuhlmann et al. 186* (SP, SPF); Vicinity of Paragominas, Belém-Brasília, km 161, 13-VIII-1964 (fl.), *G.T. Prance & N.T. Silva 58704* (INPA, NY); BR 230 - Transamazon Highway, branch road north off km 20 of Transamazon Altamira-Itaituba, 31-X-1977 (fl., fr.), *G.T. Prance et al 24741* (INPA, NY). Maranhão: Alzilândia, Rio Pindaré, 3°45'S 46°05'W, 29-V-1979 (fr.), *J. Jangoux & R.P. Bahia 984* (MG, NY); Fagunda CVB, near km 130, of BR 222, 80 km fora Santa Luzia, on highway to Açailândia, 04°20'S 46°05'W, 24-X-1980 (fr.), *D.C. Daly et al 748* (INPA); 45 km of Itauna, on road to Pinheiros, 2°27'S 44°50'W, 18-X-1980 (fr.), *D.C. Daly et al. 682* (NY). **COLOMBIA.** Caquetá: vereda. Itarca, reserva natural Itarca, bosque a orilla de quebrada, las Lajas Naturales (La Montañita), 30-X-2010 (fl.), *Cárdenas D. et al. 40935* (COAH-Foto). **GUIANA.** Camp D. On hill top., 9-X-1937 (fl.), *Beddington 23* (K-Foto). **PERU.** Pasco Prov. 15-VI-1986, *W. Pariona et al. 66* (MO, INPA). San Martín,

Prov. Rioja, Dist. Pardo Miguel, 5°38'S 77°37'W, 16-VI-1998 (fl.), *I. Sánchez Vega et al* 9357 (CPUN, SPF). Prov. Rígia, 05°38'S 77°37'W, 16-VI-1998 (fl.), *Z. L et al.* 9357 (NY).
VENEZUELA: Amazonia, Rio Metacumi, 21-I-1990 (fr.), *B. Stergis et al.* 14060 (PORT, NY).

Iconografia: Pennington et al. (2004, fig.417).

5. *Spiranthera peruviana* L.A.Brito & Pirani, *sp nov. ined.*

Tipo: Peru. Loreto: Iquitos Reserva Allpahuayo Mishana. Entrando na reserva a partir do km 31 da carretera Iquitos-Nauta. Coletada nas parcelas do doutorado do Dr. Ricardo Zárate feitas em 2000, 18-IX-2014, fl., *M.R. Pace* 527 (holótipo SPF; isótipo RB).

Figuras: 2.5L; 2.7H-J; 2.8C; 2.9R-T.

Diagnose: Distinct from all other congeners by the wide elliptic leaves, with a striate thickening at the base of the petiole and petiolules; inflorescence a lax, few-flowered cymoid (a modified thyrsoid), with angular acute bifurcations, and flowers with a lobed disc which is completely adnate to the gynophore.

Árvores ca. 2,5 m alt.; ramos glabrescentes, com lenticelas esparsas, gemas jovens densamente seríceas (tricomias longos e adpressos). **Folhas:** pecíolo semicilíndrico, 14-18 cm compr., glabrescente, com espessamento estriado na base do pecíolo e peciólulos; peciólulos cilíndricos, o terminal 1,2-1,6 cm compr., os laterais 0,5-1,3 cm compr., puberulentos com poucos tricomas (curtos e esparsos); lâminas largo elípticas (proporção 1,5:1), terminal 19,3-23,7 cm compr. e 11,3-14,1 cm larg., a lateral 14,1-22 cm compr. e 8,6-11,9 cm larg., base atenuada, ápice agudo, cartácea, glabra; venação broquidódroma ou às vezes eubroquidódroma na região mediana, nervura mediana proeminente na superfície abaxial e plana na adaxial, nervuras secundárias 10-11 em cada lado da nervura mediana, arqueadas levemente em direção ao ápice, epiderme adaxial papilosa e abaxial

lisa. **Inflorescência** um cimóide (tirsoide muito modificado), com ramificações predominantemente divaricadas (laxas e expandidas para os lados), ramificações proximais dicotômicas (ângulos obtusos) e paracládios distais (segunda e terceira ordens) apresentando padrão de ramificação dicásial (por vezes, paracládios distais apresentam padrão monocásial), com 20-42 flores; raque cilíndrica, ca. 8 cm compr., puberulenta; brácteas e bractéolas lineares, 0,1-0,2 cm compr., seríceas; pedicelo cilíndrico, 0,4-0,8 cm, puberulento. **Flores:** cálice tomentoso, 0,1-0,15 cm compr.; corola actinomorfa, pétalas deflexas em antes, 1,8-1,9 cm compr., 0,3-0,5 cm larg., oblongas, nervura mediana evidente, ápice arredondado; estames com poucos tricomas esparsos na base do filete, glabrescentes; filetes 1,3-1,5 cm compr.; anteras ca. 0,3 cm compr., com raros tricomas próximos à rima (decíduos na antese); grãos de pólen 3-porados, equinados, esferoidais; disco intraestaminal anular, aderido completamente ao ginóforo, 0,1 cm compr.; ginóforo envolto completamente pelo nectário; ginóforo cilíndrico, 0,1 cm compr., glabro; ovário ca. 0,2 cm alt., densamente seríceo (tricomas longos e adpressos), com pequenas projeções (giba) no ápice dorsal de cada carpelo; estilete pubescente, 1,7 cm compr.; estigma 5-lobado, lobos arredondados, glabro. **Frutos e sementes** não analisados.

Distribuição, habitat e fenologia: Espécie conhecida apenas do espécime-tipo, coletado em Loreto, Iquitos na Amazônia peruana. Habita a mata de terra firme. Coletada com flores em setembro, ainda não possui registros de frutos.

Comentários: *Spiranthera peruviana* possui folhas longo-pecioladas semelhantes às de *S. guianensis*, porém contrasta com esta por possuir folíolos elípticos largos (1,5:1, respectivamente compr. e larg.). Suas flores se aproximam em tamanho às de *S. parviflora*, porém suas pétalas são maiores com 1,8-1,9 cm (vs. 0,8-1,5 cm), mais largas com 0,3-0,5 cm (vs. 0,1-0,2 cm) e deflexas em antese (vs. eretas), além de possuírem

disco intraestaminal completamente unido ao ginóforo (vs. livre na porção distal). Sua inflorescência pauciflora e com ângulos obtusos diverge da inflorescência de *S. parviflora* e *S. guianensis*, laxa e com ângulos agudos das ramificações do eixo principal.

6. *Spiranthera speciosa* (Ducke) L.A.Brito, P.Dias & Pirani, comb. nov.

Nycticalanthus speciosus Ducke, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 11: 341. 1932.

Tipo: Brasil. Amazonas, Manaus, II.1930 (fl, fr), *A. Ducke s.n.* (holótipo RB 23550; isótipos R, B destruído - fotos F, SPF).

Figuras: 2.5M-R; 2.7L-N; 2.8D; 2.9U-W; 2.10G; 2.11.

Árvores ca. 7 m alt.; ramos pubescentes, com lenticelas esparsas; gemas jovens densamente seríceas (tricomos longos e adpressos). **Folhas:** pecíolo semicilíndrico, 4-24 cm compr., pubescente, com espessamento estriado na base do pecíolo e peciólulos; peciólulos semicilíndricos, o terminal 3-9 cm compr., os laterais 1,5-4 cm compr., puberulentos; lâminas estreito elípticas (proporção 2:1) a obovadas, a terminal 8-31 cm compr. e 5,1-12 cm larg., as laterais 15,3-31 cm compr. e 10,3-13,2 cm larg. (com base levemente decurrente na metade admedial), base atenuada, ápice agudo-atenuado, cartácea, pubescente com tricomas esparsos na lâmina e densos nas nervuras, mais frequentes na face abaxial; venação broquidódroma, nervura mediana proeminente na superfície abaxial e plana na adaxial, nervuras laterais subparalelas, salientes, 10-24 em cada lado da nervura mediana, arqueadas levemente em direção ao ápice, epiderme adaxial estriada e abaxial lisa. **Inflorescência** um tirsoide, os internós bem alongados, com paracládios dicasiais, portando uma flor apical flanqueada por apenas dois monocásios helicoidais, com 15-26 flores; raque cilíndrica, 5,6-10 cm compr., pubescente; brácteas e bractéolas lineares, 2,1-4 mm compr., seríceas; pedicelo cilíndrico,

0.8-1.9 cm, tomentoso. **Flores:** cálice tomentoso, tubuloso, 1,39-1,41 cm compr., 0,6-0,8 cm; corola actinomorfa (podendo apresentar zigomorfia por curvatura do botão), pétalas oblongas, deflexas em antese, 4,7-9,2 cm compr., 0,5-0,7 cm larg.; nervura mediana evidente, prolongando-se até o ápice curto-apiculado; estames glabros, filetes 6,5-8 cm compr.; anteras basifixas, retas a recurvadas dorsalmente em antese, ca. 0.9 cm compr.; grãos de pólen 4-brevicolporados, suboblato, exina baculada; disco intrastaminal anular, ca. 0,35 cm alt., glabro, aderido parcialmente ao hipanto, com pequena projeção acima do nível do hipanto (ca. 0,7 mm); ginóforo cilíndrico, 1,5-1,7 cm compr., seríceo (porém glabro na base); carpelos 5, ca. 0,7 cm alt., densamente seríceos (tricomas longos e adpressos), possuindo longas apófises no ápice dorsal de cada carpelo, ca. 0,5 cm; estilete ca. 7 mm compr., estigma 5-lobado, lobos piramidais, glabro. **Fruto** com 1-4(5) mericarpos foliculares (geralmente apenas 1 amadurece), sustentados pelo ginóforo espessado, ca. 1,3 cm compr., cálice tubular persistente ao redor do ginóforo (livre do receptáculo), folículos 1,5-1,7 cm compr. e ca. 0,8 cm larg., tomentosos (tricomas densos e curtos), com apófises dorso-apicais, ca. 0,9 cm compr. que se voltam ca. 90° dorsalmente na maturação dos frutos; **Semente** oblonga, dorsalmente carenada, 1 por mericarpo, embrião plano-convexo e cotilédones assimétricos (descrição de semente e embrião segundo Ducke 1932, Kubitzki 2011 e Pirani 2005).

Distribuição, habitat e fenologia: Endêmica da Amazônia Central, sendo conhecida apenas da região de Manaus (Reserva Florestal Adolpho Ducke). Ocorre em Mata de terra firme e campinarana. Floresce de outubro a fevereiro, e foi coletada com frutos imaturos em fevereiro.

Comentários: Segundo Pirani (1999, 2005), é espécie notável pelas grandes folhas associadas a uma inflorescência terminal laxa com longas flores alvas de antese noturna.

O cálice é decíduo na base, bem como a corola e o androceu, porém permanece, mesmo que livre, no fruto seco. Destaca-se ainda o longo ginóforo, que se espessa com a maturação dos frutos (maior que as demais espécies congêneres), a presença de hipanto (não encontrado nas demais congêneres), pelas longas apófises no ápice de cada carpelo que ao longo da maturação do fruto se voltam dorsalmente (ca. 90°, fig. 2.10F). A espécie foi incluída no livro de Plantas Raras do Brasil (Pirani 2009b).

Material examinado: BRASIL. Amazonas: Manaus, estrada do Aleixo, 4-II-1930, fl., *A. Ducke s.n.* (MG, INPA, RB); idem, 2-XII-1935 (fl.), *A. Ducke 99* (IAN, INPA, MG, RB); idem, 31-XII-1948 (fl.), *T. Guedes 85* (IAN, INPA); idem, km 7 da estrada do Aleixo, 6-X-1955 (fl.), *F. Melo 328* (IAN, INPA); idem, estrada do Aleixo, 6-X-1955 (fl.), *W. Rodrigues MG022749*. (MG); próximo ao acampamento Acará, 23-I-1996 (fl.), *J.R. Pirani et al. 3659* (INPA, K, NY, SPF); idem, Reserva Florestal Ducke, Rodovia Manaus-Itacoatiara, km 26, Igarapé do Acará, trilha sede-igarapé, primeira trilha a esquerda logo após o igarapé. 02°57'05,5"S, 59°57'28,4"W, 1-IX-2010 (fr.), *C.L. Silva-Luz. 89* (SPF).
Iconografia: Pirani (1999 fig. 34; 2005, fig.1 W-Z);

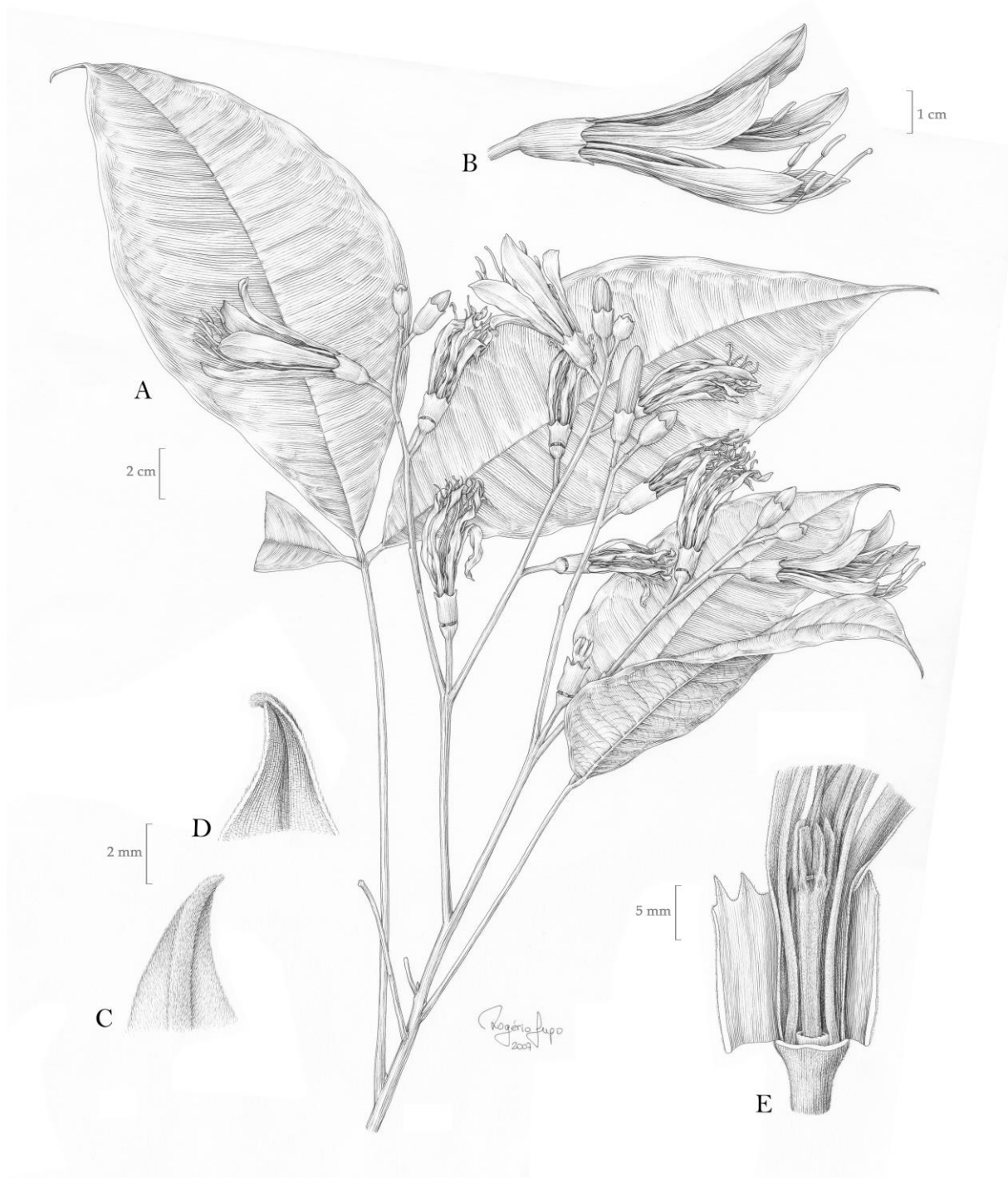


Fig. 2.11: *Spiranthera speciosa*. A. Ramo com inflorescência; B. flor na antese; C, D. detalhe do ápice da pétala, vistas dorsal e ventral; E. corte longitudinal da base da flor, com o cálice rebatido e a corola seccionada, evidenciando internamente o ovário sobre longo ginóforo, disco intraestaminal curto junto ao receptáculo e as bases dos filetes. (Pirani 3659)

2.6. Referências

- Albuquerque, B. W. P. 1979. Notas adicionais sobre *Spiranthera guianensis* Sandwith (Rutaceae-Cuspariaceae) - Nova para o Brasil. *Acta Amazonica*. 9(4): 641-644.
- Backlund, A. & Bremer, K. 1998. To be or not to be. Principles of classification and monotypic plant families. *Taxon*. 47(2): 391-400.
- Baillon, H.E. 1972. *Histoire des plantes* vol. 4. Paris: Librairie Hachette.
- Bamps, P. & Robyns A. 1984. *Spiranthera leopoldiana*, Rutacée nouvelle de Bolivie. *Bulletin du Jardin botanique National de Belgique / Bulletin van de Nationale Plantentuin van België*. 54(3/4): 483-485.
- Barbosa, D. Nascimento, M. V. Lino, R. C., Magalhães, M. R. Florentino, I. F. Honório, T. C. Galdino, P. M. Bara, M. T. F. Paula, J. R. & Costa, E. A. 2012. Mechanism involved in the anti-inflammatory effect of *Spiranthera odoratissima* (Manacá). *Revista Brasileira de Farmacognosia*. 22(1): 137-143.
- Barth, O. M. 1982. Variações polínicas em espécies brasileiras da família Rutaceae. *Boletim do Instituto de Geociências USP* 13(43): 129-134.
- Bernal, R., S.R. Gradstein & M. Celis (eds.). 2015. *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá: Bogotá: Universidad nacional de Colombia. <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>.
- Bojer, W. 1837. *Hortus Mauritianus*. Aimé Mamarot et Compagnie, Mauritius. Utrecht: Imprimerie d'Aimé Mamarot et Compagnie.
- Bruniera, C. P. da Silva C. I., & Groppo, M. 2011. A new species of *Almeidea* (Galipeinae, Galipeeae, Rutaceae) from Eastern Brazil. *Brittonia*. 63(2): 281-285.
- Bruniera, C. P. Kallunki, J. A. & Groppo, M. 2015. *Almeidea* A.St.-Hil. belongs to *Conchocarpus* J.C.Mikan (Galipeinae, Rutaceae): evidence from morphological and molecular data, with a first analysis of subtribe Galipeinae. *PloS one*. 10(5): e0125650.
- Chaibub, B. A. Oliveira, T. B. Fiuza, T. S. Bara, M. T. F. Tresvenzol, L. M. F. & Paula, J. R. 2013. Composição química do óleo essencial e avaliação da atividade antimicrobiana do óleo essencial, extrato etanólico bruto e frações das folhas de *Spiranthera odoratissima* A. St.-Hil. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais*. 15(2): 225-29.
- Conceição, G. M. & dos Santos Rodrigues, M. 2014. Diversidade florística das diferentes fisionomias de cerrado do Parque Estadual do Mirador, Maranhão, Brasil. *Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities research medium*. 5(1): 139-156.
- Coutinho, L. M. 1982. *Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado*. in: B. J. Huntley & B.H. Walker (eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Berlin: Springer-Verlag.

- Ducke, A. 1932. Neue Gattungen aus der Hylaea Brasiliens. Notizblatt des Königl. botanischen Gartens und Museums zu Berlin. *Berlin-Dahlem: Botanischer Garten und Botanisches Museum*. 11(105): 341-347.
- El Ottra, J. H. L. 2014. *Estrutura floral de Galipeinae (Rutaceae) e suas implicações na sistemática, evolução e biologia do grupo*. Doctoral dissertation: Universidade de São Paulo.
- El Ottra, J. H. L. Pirani, J. R. & Endress, P. K. 2013. Fusion within and between whorls of floral organs in Galipeinae (Rutaceae): structural features and evolutionary implications. *Annals of botany*. 111(5): 821-837.
- Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, L.J., Johnsn, K.R., Mitchell, J.D., Wilf, P. & Wing, S.L. 2009. *Manual of leaf architecture*. New York: New York Botanical Garden.
- Engler, H. G. A. M. 1897. *Rutaceae*. in Engler, A. & Prantl, K. (eds.) Die Natürlichen Pflanzenfamilien vol. 3. Leipzig: W. Engelmann.
- Engler, H. G. A. M. 1874. *Rutaceae*. In C.F.P. Martius & A.W. Eichler (eds.). Flora brasiliensis. Fried. Fleischer. vol. XII, pars. II, tab. 14-39 Lipsiae.
- Estrela, F. N. 2016. *Atividades antiulcerogênica e antimicrobiana da espécie Spiranthera odoratissima A. St. Hil. (Rutaceae)*. Tese de Doutorado: Universidade de Uberlândia (Faculdade de Medicina).
- Forzza, R. C. Baumgratz, J. F. A. Bicudo, C. D. M. Carvalho Júnior, A. A. Costa, A., Costa, D. P. Hopkins, M. Leitman, P. M. Lohmann, L. G. Maia, L. C. Martinelli, G. Menezes, M. Morim, P. Nadruz Coelho, M. A. Peixoto, A. L. Pirani, J. R. Prado, J. Queiroz, L. P. Souza, V. C. Stehmann, J. R. Sylvestre, L. S. Walter, B. M. T. & Zappi D. 2010. *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia-Capítulo em livro técnico: INFOTECA-E.
- Freitas, C. M. D. J. Guedes, M. L. D. S. & Veloso, E. D. S. 2002. Extração com solvente e fluido supercrítico dos constituintes do caule subterrâneo de *Spiranthera odoratissima* A. St.-Hil.(Rutaceae). *Revista Brasileira de Farmacologia*. 12: 19-21.
- Funk, V. A. Berry, P. Alexander, S. Hollowell, T. H. & Kelloff, C. L. 2007. *Checklist of the plants of the Guiana Shield (Venezuela: Amazonas, Bolivar, Delta Amacuro; Guyana, Surinam, French Guiana)*. Washington, DC: National Museum of Natural History.
- Galdino, P. M. Nascimento, M. V. M. Florentino, I. F. Lino, R. C. Fajemiroye, J. O. Chaibub, B. A. Paula, J.R. Lima, T. C. M. & Costa, E. A. 2012. The anxiolytic-like effect of an essential oil derived from *Spiranthera odoratissima* A. St. Hil. leaves and its major component, β -caryophyllene, in male mice. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry*. 38(2): 276-284.
- Govaerts, R. H. A. 2011. *World checklist of selected plant families published update. Facilitated by the Trustees of the Royal Botanic Gardens*. Kew: Published on the Internet; <http://wesp.science.kew.org> Retrieved 5 October 2017.

- Gregg, J.R. 1954. *The language of taxonomy*. New York: Columbia University Press.
- Gropo, M. G. Bruniera, C. P. Ferreira, P. F. Ferreira, C. Pirani, J. R. & Kallunki, J. A. 2017. *Phylogeny and delimitation of Galipeeae (Rutaceae, Sapindales) based on molecular data: insights on the evolution of zygomorphic flowers and staminodes*. Shenzhen: Poster in XIX International Botanical Congress.
- Gropo, M. Kallunki, J. A. Pirani, J. R. & Antonelli, A. 2012. Chilean Pitavia more closely related to Oceania and Old World Rutaceae than to Neotropical groups: evidence from two cpDNA non-coding regions, with a new subfamilial classification of the family. *PhytoKeys*. 19: 9-29.
- Gropo, M. Pirani, J. R. Salatino, M. L. F. Blanco, S. R. & Kallunki, J. A. 2008. Phylogeny of Rutaceae based on two noncoding regions from cpDNA. *American Journal of Botany*. 95(8): 985-1005.
- Harris, J. G. & Harris, M. W. 2001. *Plant Identification Terminology*. Spring Lake Publishing, Spring Lake, Utah.
- Hickey, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American journal of botany*. 60(1): 17-33.
- Hooker, W.J. 1836. *The Botanical Magazine* 63. London: Curtis S.
- Kallunki, J.A. 2005. *Rutaceae*. In Steyermark, J. A. Berry, P. E. Yatskievych, K. & Holst, B. K (eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 9. St. Louis: Missouri Botanical Garden. 1-39
- Kubitzki, K. Kallunki J. A. Duretto M. & Wilson, P. G. 2011. *Rutaceae*. in: Kubitzki, K. (ed.) *The Families and Genera of Vascular Plants* vol. 10. Heidelberg: Springer.
- Matos, L. G. Fiuza, T. S. Tresvenzol, L. M. F. Rezende, M. H. Bara, M. T. F. Silveira, E. N. Costa, E. A. & Paula, J. R. 2014. Pharmacognostic study of the leaves and roots of *Spiranthera odoratissima* A. St.-Hil.(Rutaceae). *Revista Brasileira de Plantas Medicinai*s. 16(3): 574-584.
- Matos, L. G. Pontes, I. S. Tresvenzol, L. M. F. Paula, J. R. & Costa, E. A. 2004. Analgesic and anti-inflammatory activity of the ethanolic extract from *Spiranthera odoratissima* A. St. Hillaire (Manacá) roots. *Phytotherapy Research*. 18(12): 963-966.
- Morais, I. C. 2005. Levantamento sobre plantas medicinais comercializadas em Goiânia: abordagem popular (raizeiros) e abordagem científica (levantamento bibliográfico). *Revista Eletrônica de Farmácia*. 2(2): 13-16.
- Morton, C. M., and Kallunki, J. A. 1993. Pollen morphology of the subtribe Cuspariinae (Rutaceae). *Brittonia* 45(4): 286-314.
- Nelson, G. 1973. Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Systematic zoology*. 22(4): 344-359.

- Oliveira, D. R. D. 2016. *Avaliação da atividade tipo antidepressiva do óleo essencial das folhas de *Spiranthera odoratissima* A. St.-Hil. e de seu componente majoritário, β -cariofileno*. Dissertação de Mestrado: Universidade Federal de Goiás, Faculdade de Farmácia.
- Pausas, J. G. Bradstock, R. A. Keith, D. A. & Keeley, J. E. 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*. 85(4):1085–1100.
- Payne, W. W. 1978. A glossary of plant hair terminology. *Brittonia*. 30(2): 239-255.
- Pennington, T. D. Reynel, C. & Daza, A. 2004. *Illustrated guide to the trees of Peru*. UK: David Hunt.
- Pirani, J. R. 1999. *Estudos taxonômicos em Rutaceae: revisão de *Helietta* e *Balfourodendron* (*Pteleinae*), análise cladística de *Pteleinae*, sinopse de *Rutaceae* no Brasil*. Tese de Livre-Docência. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Pirani, J. R. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Rutaceae. *Rodriguésia*. 56(86): 189-204.
- Pirani, J. R. 2009a. *Rutaceae*. in: Sobral, M. Costa, D. P. and Kamino, L. H. Y. *Plantas da Floresta Atlântica*. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Pirani, J.R. 2009b. *Rutaceae*. In Giuliatti, A.M., Rapini, A., Andrade, M.J.G., Queiroz, L.P. & Silva, J.M.C. (orgs.) *Plantas raras do Brasil*. Belo Horizonte: Conservação Internacional. Pp. 358-361.
- Pirani, J. R. 2010. *Spiranthera atlantica* (Rutaceae, Galipeae), a new species and the first record of the genus for the Brazilian Atlantic Forest. *Novon*. 20: 203-206.
- Pirani, J. R. de Mello-Silva, R. & Giuliatti, A. M. 2003. Flora de Grão-Mogol, Minas Gerais, Brasil. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*. 21: 1-24.
- Pirani, J.R., Groppo, M. & Dias, P. 2014. *Rutaceae*. In *Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia*. Missouri Botanical Garden, Saint Louis. <http://tropicos.org/docs/BoliviaCat/Rutaceae.pdf>
- Platnick, N. I. 1976. Are monotypic genera possible? *Systematic Zoology*. 25:198-199.
- Radford, A. E.; Dickison, W. E.; Massey, J. R. & Bell, C. R. 1986. *Fundamentals of plant systematics*. New York: Harper & Row.
- Rafinesque, C. S. 1836. *Flora Telluriana* vol. 4. Philadelphia: C.S. Rafinesque.
- Rana, T. S., & Ranade, S. A. 2009. The enigma of monotypic taxa and their taxonomic implications. *Current science*. 96(2): 219-229.
- Ribeiro, C. C. 2015. *As Galipeinae (Galipeae, Rutaceae) no estado da Bahia, Brasil*. Doctoral dissertation: Universidade de São Paulo.
- Rolim, S. G. Menezes, L. F. T. Srbeek-Araujo, A. C. 2016. *Floresta Atlântica de Tabuleiro: diversidade e endemismos na Reserva Natural Vale*. Linhares: Editora Rona.
- Roveratti-Santos, J. 2008. *Flora vascular do cerrado sensu stricto do Parque Nacional de Brasília, Distrito Federal, Brasil e chave de identificação das espécies*. Dissertação: Instituto de Biologia da Universidade de Brasília.

- Saint-Hilaire, A. 1823. Description des principaux genres nouveaux et des espèces nouvelles de la Flore du Brésil, cités dans le Mémoire sur le Gynobase. *Bulletin des Sciences, par la Société Philomatique* 1823: 130.
- Saint-Hilaire, A. 1824. *Histoire des plantes les plus remarquables du Brésil et du Paraguay: comprenant leur description, et des dissertations sur leurs rapports, leurs usages* vol. 1. Paris: Chez A. Belin.
- Sandwith N. Y. 1939. Contributions to the Flora of Tropical America: XLIII. Further Results of Recent Collections. British Guiana. *Bulletin of Miscellaneous Information (Royal Botanic Gardens, Kew)*. 10: 545-563.
- Sandwith, N. Y. 1928. New Species from British Guiana. *Bulletin of Miscellaneous Information (Royal Botanic Gardens, Kew)*. 9: 365-379.
- Santos, M. L. & da Silva, C. S. P. 2008. Post-fire phenological behavior and breeding biology of the *Spiranthera odoratissima* A. St.-Hil. (Rutaceae). *Biotemas*. 21(1): 29-39.
- Santos, R. A. N. Batista, J. Rosa, S. I. G. Torquato, H. F. Bassi, C. L. Ribeiro, T. A. N. Sousa Jr. P. T. Selhorst, A. M. Bessera, E. S. Fontes, C. J. F. Silva, L. E. & Piuvezam, M. R. 2011. Leishmanicidal effect of *Spiranthera odoratissima* (Rutaceae) and its isolated alkaloid skimmianine occurs by a nitric oxide dependent mechanism. *Parasitology*. 138(10): 1224-1233.
- Silva, M. A. B. D. Melo, L. V. L. Ribeiro, R. V. Souza, J. P. M. D. Lima, J. C. S. Martins, D. T. D. O. & Silva, R. M. D. 2010. Levantamento etnobotânico de plantas utilizadas como anti-hiperlipidêmicas e anorexígenas pela população de Nova Xavantina-MT, Brasil. *Revista Brasileira de Farmacologia*. 20(4): 549-562.
- Simon, M. F. Grether, R. de 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(48): 20359-20364.
- Souza, L. F. 2015. Flora das microrregiões Quirinópolis e Sudoeste Goiano, com potencial econômico (Goiás, Brasil). *Acta Biológica Paranaense*. 44(1-4): 109-127.
- Terezan, A. P. Rossi, R. A. Almeida, R. N. Freitas, T. G., Fernandes J. B., Silva, M. F. G. F. Vieira, P. C. Bueno, O. C. Pagnocca F. C. & Pirani, J. R. 2010. Activities of extracts and compounds from *Spiranthera odoratissima* St. Hil. (Rutaceae) in leaf-cutting ants and their symbiotic fungus. *Journal of the Brazilian Chemical Society*. 21(5): 882-886.
- Thiers, B. [continuously updated]. in: Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponível em <<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>>. Acesso em 20 agosto 2017.

- Tunes, P., Alves, V. N. Valentin-Silva, A. Batalha, M. A. & Guimarães, E. 2017. Does fire affect the temporal pattern of trophic resource supply to pollinators and seed-dispersing frugivores in a Brazilian savanna community? *Plant Ecology*. 218(3): 345-357.
- Veloso, H. P. Rangel Filho, A. L. R. R. Lima, J, C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.
- Vieira, R. F. Camillo, J. Coradin, L. 2016. *Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: Plantas para o Futuro: Região Centro-Oeste*. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente. Secretaria de Biodiversidade, MMA.
- Weberling, F. 1992. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge: Cambridge University Press.

Lista de nomes aceitos e rejeitados

Nycticalanthus Ducke = ***Spiranthera*** A.St.-Hil.

N. speciosus Ducke ≡ ***S. speciosa*** (Ducke) L.A. Brito & Pirani

Spiranthera A.St.-Hil.

Spiranthera Bojer ex Desjardins = ***Merremia*** Dennst. ex Endl. (Convolvulaceae)

Spiranthera Raf. = ***Eustrephus*** R.Br. (Asparagaceae)

S. atlantica Pirani

S. fraseri Hook. ≡ ***Campylanthera fraseri*** (Hook.) Hook. (Pittosporaceae)

S. guianensis Sandwith

S. leopoldiana Bamps & A.Robyns = ***S. odoratissima*** A.St.-Hil.

S. odoratissima A.St.-Hil.

S. odoratissima var. *grandiflora* Engl. = ***S. odoratissima*** A.St.-Hil.

S. parviflora Sandwith

S. peruviana L.A. Brito & Pirani

S. speciosa (Ducke) L.A. Brito & Pirani

Terpnanthus Nees & Mart. = ***Spiranthera*** A.St.-Hil.

Trepnanthus Steud. = ***Spiranthera*** A.St.-Hil.

T. jasminodorus Nees & Mart. = *S. odoratissima* A.St.-Hil.

Lista numérica das espécies de *Spiranthera* A.St.-Hil.

1. *S. atlantica* Pirani
2. *S. guianensis* Sandwith
3. *S. odoratissima* A.St.-Hil.
4. *S. parviflora* A.St.-Hil.
5. *S. peruviana* L.A. Brito & Pirani
6. *S. speciosa* (Ducke) L.A. Brito & Pirani

Lista de exsiccatas

Albuquerque, B.W.P. 1200 (2); *Albuquerque, L.B.* s.n. SPF00074449 (3); *Allem, A.* 403 (3); *Almeida, R.F.* 363 (3); *Alvarenga, D.* 586, 1017 (3); *Alves, R.J.V.* 4106 (3); *Amaral, D.L.* 101 (3); *Amaral, I.L.* 1002 (3); *Amorim, A.M.* 590, 9204, 9477 (3); *Anderson, W.R.* 36425 (3); *Arroyo, L.* 2621 (3); *Assis, J.S.* 59 (3); *Azevedo, M.L.M.* 472, 776 (3);

Barbosa Passos, F. 35 (3); *Batalha, M.A.* 2073, 2191, 3390, 3879 (3); *Becker Filho, R.M.* 744 (3); *Beddington* 23 (4); *Benson, W.W.* 5666, 92143 (3); *Berçot, A.C.S.* 39 (3); *Berg, C.C.* 628 (4); *Bernardi, A.L.* 2650, 6650 (4); *Bery, C.C.* 628 (4); *Blanco, C.* 600 (2); *Brade* 15463 (3); *Brito, L.A.* 8 (4), 9, 10, 11, 12 (3); *Brochado, A.L.* 37 (3); *Boom, B.* 8123 (4);

Carvalho, A.M. 1827 (3); *Cavalcante, P.* 2118 (4); *Cid Ferreira, C.A.* 9706, 1920, 12197, 9706 (4), 4430 (3); *Coêlho, L.F.* 98 (4); *Cordeiro, M.R.* 1293 (3); *Cormier, J.* 13 (3); *Costa, L.V.* s.n. SPF00136346 (3); *Croat* 18750 (4);

Daly, D.C. 1236, 682, 748 (4); *de Araújo, A.P.* 273 (3); *de Lima, H. C.* 978 (3);
Delprete, P.G. 10160 (3); *Dias P.* 223, 224 (3), 244, 248 (4), 305 (3), 334 (1);
Duarte, A. P. 9365-A, 9512 (3); *Dubs, B.* 1906 (3); *Ducke, A.* 23550, 99 (6);

Eiten, G. 8677 (3);

Fanshawe, D.B. F765 (2); *Faria, J.G.* 12 (3); *Farinaccio, M.A.* 471 (3); *Félix, L.P.*
 8129 (3); *Ferreira, C.A.C.* 4430 (3); *Folli D.A.* 4788 (1), 5450 (1); *Fonseca, M.L.*
 2828, 2876, 3446, 3696, 4002, 4146 (3); *Fonseca, M.R.* 1276 (3); *Fontella, J.P.*
 1529 (3); *Fraga, C.N.* 2732 (3); *França* 264 (3); *França, F.* 5412 (3); *Freitas, I.S.*
 8 (3);

Ganev, W. 138, 2044, 2505, 2572, 2769, 3105, 3576 (3); *Gonçalves, L.M.C.* 157
 (3); *Grandi, T.S.M.* 409 (3); *Guedes, M.L.* PCD4804 (3); *Guedes, T.* 85 (6); *Guillén,*
R. 867 (3); *Guimarães, E.F.* 1795 (3); *Guimarães, J.G.* 196 (3);

Harley, R.M. 18650, 21775, 22945, 24288, 27191 (3); *Heringer, E.P.* s.n RB114852
 (3); *Hohenkerk, L.S.* 853 (2);

Irwin, H.S. 10621, 14705, 7842 , 23085 (3);

Jangoux, J. 967, 984 (4); *Jaramillo, N.* 1166 (4); *Jardim, A.* 119 (3); *Jesus, N.G.*
 817 (3); *Juchum, F.* 85 (3);

Killeen 5496 (3); *Kirkbride Jr., J.H.* 5510, 2863, 5510; *Kral, R.* 75883 (3); *Klon, A.*
 262, 256 (4); *Kuhlmann, M.* 186 (4);

Lemes, J.M. 4113 (3); *Lima, H.C.* 217 (3); *Lima, J.P.S.* 115 (3); *Lisboa, P.* 982 (2),
 1225 (4); *Lützelburg* 1842 (3);

Maas, P.J. 2538 (2); *Macêdo, M.* 3410 (3); *Marquete, R.* 2551, 3140 (3); *Martinelli, G.* 3622 (3); *Mauryc, C.* 252 (3); *Melo, F.* 328 (6); *Mendonça, R.C.* 3343, 5114, 5312 (3); *Miranda, A.G.* 12 (3); *Miranda, A.M.* 260 (3); *Monteiro, O.P.* 671 (2); *Mori, S.* A. s.n. RB250851 (3);

Nadruz, M. 2961, 3025 (3); *Nobrega, M.G.* 1023 (3);

Oldenburger, F.H.F. 1822, 1835, 1873 (3); *Oliveira, R.P.* 136 (3);

Pace, M.R. 527 (5); *Paiva, V.F.* 19 (3); *Pariona, W.* 66 (4); *Paula-Souza, J.* 4731, 8355, 9289 (3); *Pereira, E.* 4744 (3); *Philcox, D.* 3076, 3323 (3); *Pietrobon-Silva, M.R.* 3745 (3); *Pirani, J.R.* 1340 (3), 3659 (6), 4280, 4305, 4778, 5366, CFCR2013, CFCR2169 (3); *Pires, J.M.* 13211 (4), 17117 (3); *Plowman, T.* 13691 (4); *Prance, G.T.* 10806, 15361 (4), 18931, 19166, 19316, 24863 (3), 24741, 58704 (4);

Queiroz, L.P. 11035, 3360 (3); *Quevedo* 2487 (3);

Ramos, J. 65 (3); *Rezende, J.M.* 162 (3); *Rizzo, J.A.* 1173, 2641, 2725, 4937, 5819, 7337 (3); *Rodrigues, I.A.* 296 (3); *Rodrigues, W.* s.n. MG022749 (6); *Rodrigues, W.A.* 9413 (3); *Rosa, N.A.* 2417A (4);

Saddi, N. 3315 (3); *Saldias, M.* 3016 (3); *Sano, P.T.* CFCR14822 (3); *Santos, J.U.M.* 380 (3); *Santos, M.L.O.* 13 (3); *Santos, M.R.* 248 (4); *Sárchevic, Z.* 9357 (4); *Scariot, A.O.* 648 (3); *Schiavini, I.* 349 (3); *Schwacke, H.* 4518 (3); *Silva, A.S.* 12 (4); *Silva, A.S.L. da* 323 (3); *Silva, G.P.* 1999, 2308 (3); *Silva, L.A.M.* 63 (3); *Silva, M.A.* 268 (3); *Silva, M.F.F. da* 170, 1352 (4); *Silva, M.G.* 3151, 3151 (4), 4407 (3), 5475, 5476 (4); *Silva, N.T.* 4913 (4); *Silva-Luz, C.L.* 89 (6); *Skorupa, L.A.* 176 (3); *Sobral, M.* 9718 (3); *Souza Silva, S.* 399 (3); *Souza, V.C.* 16323, 18001, 20362,

25876 (3); *Sperling, C.R.* 5939 (4); *Stannard, B.* H51905, PCD4986 (3); *Stergis, B.* 14060 (4); *Steyermark, J.A.* 89658 (2);

Tameirão Neto, E. 2491 (3); *Taxonomy class of Universidade de Brasilia* 1021, 1050, 1123 (3); *Tillett, S.S.* 45014, 45900 (2);

Vale, G.D. 392 (3); *Vega, I.S.* 9357 (4); *Vieira, M.G.* 627, 645, 992 (3); *Vieira, R.F.;* 1934, 2533 (3); *Violatti, L.G.* 45, 230 (3);

Walter, B.M.T. 268, 498 (3); *Windisch* 1965 (3).

Considerações finais

Este estudo sobre os gêneros *Nycticalanthus* e *Spiranthera* compreendeu uma análise filogenética baseada em dados moleculares (apresentada no Capítulo 1) e uma revisão taxonômica (Capítulo 2). Adicionalmente, este trabalho envolveu extensa análise morfológica expedições de coleta e consulta às principais coleções.

As evidências filogenéticas advindas do Capítulo 1 foram imprescindíveis para o entendimento da história biogeográfica do grupo, incluindo sua provável origem em ambiente florestal e posterior conquista da formação savânica. Esse processo de ocupação do habitat aberto provavelmente envolveu algumas transições morfológicas notáveis, como aquisição do hábito arbustivo e resistência a queimadas. Adicionalmente, os resultados filogenéticos foram a base para as decisões taxonômicas do capítulo 2 (sobretudo a recombinação de *Nycticalanthus speciosus* em *Spiranthera*)

Algumas características estruturais do grupo necessitam de novos espécimes para análise e permanecem desconhecidos em sua descrição, como os frutos e/ou sementes de *S. guianensis* e *S. peruviana*, ou flores antéticas de *S. atlantica*. O gênero *Spiranthera* ainda carece de estudos fenológicos, anatômicos, químicos e cariológicos de várias espécies, especialmente das florestais (*S. atlantica*, *S. guianensis*, *S. parviflora*, *S. speciosa* e *S. peruviana*). Contudo, foi alcançada uma importante atualização taxonômica de um grupo que carecia de estudo abrangente, a qual poderá auxiliar em trabalhos futuros de florística, sistemática, biogeografia, conservação e ecologia, enriquecendo também o conhecimento da família Rutaceae e da flora neotropical.