

Eduardo Damasceno Lozano



**Sistemática do complexo *Xyris teres* L.A.
Nilsson (XYRIDACEAE)**

São Paulo

2023

Eduardo Damasceno Lozano

Sistemática do complexo *Xyris teres* L.A.
Nilsson (XYRIDACEAE)

Systematics of the *Xyris teres* L.A. Nilsson
complex (XYRIDACEAE)

Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Doutor em Ciências, na Área de
Botânica.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Takeo Sano
Co-orientador: Dr. Marcelo Fragomeni
Simon

São Paulo

2023

Lozano, Eduardo Damasceno

**Sistemática do complexo *Xyris teres* L.A. Nilsson
(XYRIDACEAE)**

136 páginas

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Botânica.

1. Filogenia 2. Palinologia 3. Taxonomia. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Botânica.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Paulo Takeo Sano (Orientador)

À minha mãe Dirce Damasceno,
sem a qual eu não teria iniciado
minha carreira na biologia.

Agradecimentos

Esse trabalho só foi possível com o apoio e estímulo de todos que estiveram presentes na minha vida nesses últimos anos. Assim agradeço:

Primeiramente agradeço enormemente aos meus orientadores, Paulo Takeo Sano, Cynthia Fernandes Pinto da Luz e Marcelo Fragomeni Simon, que aceitaram me guiar nessa empreitada de estudar essas espécies através de várias abordagens e pontos de vista. Agradeço a cada um pela paciência, amizade e apoio. Sem vocês eu não teria chegado até aqui.

À Maria das Graças Lapa Wanderley, que vem sendo minha mentora e conselheira no mundo das Xyridaceae desde o início da minha jornada.

Às instituições que acolheram essa pesquisa: ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, à Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia e ao Instituto de Botânica. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado (Processo 168086/2017-4).

Pela companhia e auxílio nas expedições de campo agradeço a: Carlos R. Martins, Daniel B. Borges Silva, Eraldo Barboza, Fernanda Kiataqui, Firmino Rodrigues Gomes, Flávia N. Pereira, Genilson Alves, Joel M. Silva, Luara de Luna Jardim, Lucas Dias Sanglade, Mathias E. Engels, Tânia Moura, Sacha Lubow e ao grande amigo Ulisses G. Fernandes.

Em especial a Valéria Leobina, que participou ativamente do capítulo de palinotaxonomia e faleceu durante o andamento do projeto. Sua contribuição foi essencial na minha formação.

À Georgea Caroline Prochman, pelo auxílio com a elaboração dos mapas.

Aos meus familiares, que de uma forma ou outra sempre me apoiaram.

À Bianca Kalinowski Canestraro, minha grande parceira na botânica e na vida! Com você tudo é mais fácil e divertido. Não consigo imaginar como teria sido esse momento da minha vida sem você. Agradeço também a sua família, que me recebeu como um segundo filho, em especial aos meus sogros Cristina e Isidoro e meu avô posticho Paulo.

Muito obrigado!

Índice

RESUMO.....	07
ABSTRACT	08
INTRODUÇÃO GERAL.....	09
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	15
CAPÍTULO 1. <i>XYRIS SERRANA</i> (XYRIDACEAE), A NEW SPECIES ENDEMIC TO THE CAMPOS DE CIMA DA SERRA, SOUTHERN BRAZIL	25
Introduction	26
Materials and methods	26
Results	27
Discussion	28
CAPÍTULO 2. CAN POLLEN MORPHOLOGY BE A TOOL FOR SOLVING SPECIES COMPLEXES IN XYRIDACEAE? A CASE STUDY ON THE <i>XYRIS TERES</i> L.A.NILSSON COMPLEX	35
Introduction	36
Materials and methods	36
Results	38
Discussion	47
CAPÍTULO 3. DESVENDANDO O COMPLEXO <i>XYRIS TERES</i> L.A.NILSSON (XYRIDACEAE), UM GRUPO DE ESPÉCIES AMEAÇADAS DOS CAMPOS NATURAIS DA MATA ATLÂNTICA	

.....

51

Introdução

54

Material e métodos

55

Resultados e discussão

57

DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

137

Resumo

Xyris é um gênero diverso, com cerca de 420 espécies, com distribuição majoritariamente neotropical. Seu centro de diversidade é na América do Sul, onde ainda são encontrados vários complexos de espécies crípticas. Dentre eles, está o complexo *Xyris teres*, que abrange 15 espécies, em sua maioria endêmicas dos campos de altitude do domínio da Mata Atlântica. Com o propósito de elucidar a delimitação das espécies e o monofiletismo do grupo, são apresentados aqui a palinotaxonomia do grupo, a análise filogenética e a revisão taxonômica das espécies do complexo *Xyris teres*. Foram analisadas amostras de pólen de 10 das 16 espécies pertencentes ao complexo por meio de microscopia óptica e eletrônica de varredura. Para a abordagem molecular, o estudo incluiu 33 espécies (74 acessos), onde foram utilizados quatro marcadores: um nuclear (ITS) e três plastidiais (*matK*, *psbA-trnH* e *trnL-trnF*). Para a revisão taxonômica, foram analisados 796 espécimes (considerando 360 registros e suas duplicatas), dos quais 125 (35%) são provenientes de coletas para este estudo. A contribuição sistemática da morfologia do pólen na distinção dessas espécies oferece poucos parâmetros morfológicos. Foram observadas várias sobreposições em caracteres quantitativos e qualitativos neste complexo de espécies, sugerindo que os caracteres palinológicos são constantes em classificações taxonômicas intraespecíficas (isto é, complexos de espécies) de *Xyris*. A análise molecular confirmou o monofiletismo do complexo *Xyris teres*, porém, os marcadores utilizados não permitiram uma boa resolução em níveis interespecíficos. *Xyris veruina* é endêmica de Goiás e não é tradicionalmente tratada como pertencente ao complexo, contudo, esta emergiu em meio às endêmicas da região Sul do Brasil. Quanto à revisão do complexo *Xyris teres*, são apresentadas três novas espécies, chave de identificação, sinônímias, descrições, ilustrações, mapas de distribuição e avaliação do status de conservação. Das 16 espécies em estudo, 15 possuem algum grau de ameaça.

Palavras chave: Nova espécie, palinotaxonomia, complexo de espécies, *Xyris* seção *Nematopus*, taxonomia alfa, Poales, espécies endêmicas.

Abstract

Xyris is a diverse genus, with about 420 species with mostly Neotropical distribution. Its center of diversity is in South America where are still found several complexes of cryptic species. Among them, there is the *Xyris teres* complex, which comprises 15 species, most of which are endemic to the high altitude grasslands of the Atlantic Forest domain. Aiming to elucidate the delimitation of the species and the monophyly of the group, are presented here the palynotaxonomy, the phylogenetic analysis and the taxonomic revision of the species of the *Xyris teres* complex. Pollen samples from 10 of the 16 species belonging to the complex were analysed using optical and scanning electron microscopy. For the molecular approach, the study included 33 species (74 accessions), using four molecular markers: one nuclear (ITS) and three plastid (*matK*, *psbA-trnH* and *trnL-trnF*). For the taxonomic revision, 796 specimens were analysed (considering 360 records and their duplicates), of which 125 (35%) were originated from field expeditions during this study. The systematic contribution of pollen morphology in distinguishing these species presents few morphological parameters. Several overlaps in quantitative and qualitative characters were observed in this species complex, suggesting that palynological characters are constant across intraspecific taxonomic classifications (ie, species complexes) of *Xyris*. Molecular analysis confirmed the monophyly of the *Xyris teres* complex; however, the selected markers did not allow a great resolution at interspecific levels. *Xyris veruina* is endemic to Goiás and is not traditionally treated as belonging to the complex; however, it emerged among the endemic species of southern Brazil. As for the taxonomic revision of the *Xyris teres* complex, are presented three new species, na identification key, synonyms, descriptions, illustrations, distribution maps and assessing the conservation status. Of the 16 species studied, 15 have some degree of threat.

Key words: new species, palynotaxonomy, species complex, *Xyris* sect. *Nematopus*, alpha taxonomy, Poales, endemic species.

Introdução Geral

Xyridaceae C. Agardh possui cinco gêneros, com pouco mais de 420 espécies (WANDERLEY & CAMPBELL 2017). *Xyris* Gronov. ex L. é o mais numeroso, abrigando cerca de 400 espécies, o que representa mais de 95% da riqueza da família (WANDERLEY & CAMPBELL 2017; LOZANO *et al.* 2018). As demais espécies encontram-se incluídas em quatro gêneros endêmicos da América do Sul: *Abolboda* (23 spp.), *Achlyphila* Maguire & Wurdack (1 sp.), *Aratitiopea* Steyerm. & P.E. Berry (1 sp.), e *Orectanthe* (2 spp.) (Smith & Downs 1968; Campbell 2005).

A família possui distribuição pantropical, ocorrendo em regiões tropicais a temperadas (KRAL 1998). Sua distribuição é conhecida por meio de floras regionais, na América do Norte (BLOMQUIST 1955; KRAL 1983, 2000), América Central (KRAL & URQUIOLA 1987; URQUIOLA & KRAL 2000), América do Sul (SMITH & DOWNS 1968; KRAL 1988; WANDERLEY *et al.* 2020), África (LOCK 1999; LISOWSKI *et al.* 2001), Ásia (WU & KRAL 2000; PHONSENA *et al.* 2013) e Oceania (CONN & DOUST 1997; MOREL *et al.* 2021).

Xyridaceae compreende plantas herbáceas terrícolas, perenes ou raramente anuais, frequentemente heliófitas, podendo apresentar habito aquático (SMITH & DOWNS 1968; KRAL 1998a). Ocorrem de terrenos úmidos a pantanosos, sendo típicas de fisionomias campestres (SMITH & DOWNS 1968; CAMPBELL 2004; WANDERLEY 2011). A polinização é realizada por abelhas (*Xyris* L. e *Abolboda* Humb. & Bonpl.) e por aves em *Orectanthe* Maguire, com a produção de néctar registrada apenas para *Abolboda* (CAMPBELL 2004; ORIANI & SCATENA 2011).

Os gêneros de Xyridaceae possuem caules geralmente inconspícuos, com entrenós curtos, recobertos pelas bainhas foliares; as folhas são alternas, dísticas ou rosuladas, com bainhas abertas, liguladas ou não, lâminas variando de achatadas a cilíndricas e raramente de seção quadrangular (*Xyris regnellii* L.A. Nilsson) (NILSSON 1892; SMITH & DOWNS 1968; KRAL 1992). A inflorescência em geral ocorre no ápice de um pedúnculo, frequentemente em espiga, raramente panícula (*Abolboda paniculata* e *Achlyphila*) (KRAL 1992). As flores são trímeras, com 2-3 sépalas livres ou concrecidas, que em *Xyris* e *Abolboda* são dimorfas. No caso desses gêneros, são duas sépalas laterais carenadas e uma anterior, que, quando presente, é em geral membranácea, cupuliforme e caduca após a antese. As pétalas podem ser brancas, amarelas, azuis e vermelhas, variando de livres a concrecidas, os estames são

epipétalos, podendo ocorrer um verticilo externo modificado em estaminódios (*Xyris* e algumas espécies de *Abolboda*) (SMITH & DOWNS 1968; KRAL 1992; WANDERLEY 2011). O pólen varia de inaperturado, monosulcado a tri-sulcado, podendo apresentar ou não ornamentações na exina (CAMPBELL 2012). O ovário é súpero, unilocular ou mais raramente tri-locular (espécies de *Xyris* endêmicas da Oceania), com placentação parietal, basal, supra-basal, central-livre ou axial; o estilete é simples e em geral trifido na região apical. Fruto em cápsula loculicida, com sementes geralmente numerosas e pequenas (KRAL 1992; WANDERLEY 2011).

Responsável pela distribuição pantropical da família, *Xyris* é mais diverso nos neotrópicos (KRAL 1998A; CAMPBELL 2004), com a maior parte das espécies ocorrendo na América do Sul (CAMPBELL 2012). No Brasil, o gênero compreende cerca de 190 espécies, o que representa cerca de metade de sua riqueza (WANDERLEY *et al.* 2020). Destas, 73% são endêmicas, o que confirma a grande diversidade do gênero no país (WANDERLEY 2010). Seus principais centros de diversidade são os Tepuis, na divisa da Venezuela com o Brasil, e a Cadeia do Espinhaço, no Brasil (WANDERLEY 2003), local onde estima-se a ocorrência de cerca de 90% dos táxons conhecidos no país (WANDERLEY & SILVA 2009).

Xyris pode ser reconhecido principalmente por possuir inflorescência em espiga, com flores guarnecidas por brácteas no ápice de um longo pedúnculo, em geral maior do que as folhas (WANDERLEY 2003). As principais características das flores são as pétalas amarelas, presença de estaminódios bífidos, amarelos ou vermelhos, e sépalas modificadas, sendo uma cuculiforme, em geral membranácea, que recobre a corola antes da antese, e duas laterais, naviculares, estas muito informativas taxonomicamente.

Para *Xyris*, são reconhecidas três seções: *X. sect. Pomatoxyris* Endl., que é endêmica da Austrália, caracterizada pela placentação axilar; *X. sect. Xyris* Endl., com distribuição pantropical em áreas temperadas, apresentando placentação parietal; e *X. sect. Nematopus* Seub., que é exclusivamente neotropical e se caracteriza pela placentação basal a central (KRAL 1988).

Grande parte dos estudos com o gênero e a família até pouco tempo atrás resumiam-se a tratamentos taxonômicos de floras regionais (BLOMQUIST 1955; STEYERMARK 1984; CONN & DOUST 1997; SMITH & DOWNS 1965, 1968; KRAL 1983, 2000; KRAL & URQUIOLA 1987; WANDERLEY 1981, 1989, 2003, 2011; MOTA 2009;

LOCK 1999; LISOWSKI *ET AL.* 2001; WANDERLEY & SILVA 2009; SILVA & WANDERLEY 2013; GUEDES & WANDERLEY 2015; LOZANO 2018; MOTA *ET AL.* 2015; URQUIOLA & KRAL 2000, WU & KRAL 2000) e estudos anatômicos (CARLQUIST 1960; SMITH & DOWNS 1968, SAJO *et al.* 1995; CAMPBELL & STEVENSON 2005, 2007; OLIVEIRA *et al.* 2015; ORIANI & SCATENA 2012, 2015; NARDI *et al.* 2016). Poucos estudos recentes trataram diretamente de outras abordagens, como fisiologia (ABREU & GARCIA 2005; NARDI *et al.* 2015), palinologia (CAMPBELL 2012; LUZ *et al.* 2015; PHUPHUMIRAT *et al.* 2020), citologia (BENKO-ISEPPON & WANDERLEY 2002) e polinização (ORIANI & SCATENA 2011).

Algumas espécies brasileiras pertencentes ao gênero *Xyris* são comercializadas como sempre-vivas, a partir de extrativismo nos cerrados de Bahia, Goiás e Minas Gerais (GIULIETTI *et al.* 1996). Atualmente, 32 espécies de *Xyris* se encontram no Livro Vermelho da Flora do Brasil (WANDERLEY *et al.*, 2013).

Histórico da família

A história taxonômica da família tem início com a descrição do gênero *Xyris* (LINNAEUS 1753), mas apenas 70 anos após, em 1823, é descrita Xyridaceae como família (AGARDH 1823), abrangendo sete gêneros: *Xyris*, *Abolboda*, *Aphyllanthes* L., *Rapatea* Aubl., *Xerotes* R. Br., *Dasyopogon* R. Br. e *Calectasia* R. Br., porém esta circunscrição da família não perdurou muito, pois Dumortier (1829) segregou os gêneros *Dasyopogon* e *Rapatea* em famílias distintas. Posteriormente, o mesmo ocorreu com os outros gêneros, exceto *Abolboda* e *Xyris*, que permanecem na família até os dias de hoje.

Até o final da década de 1950, estes eram os únicos gêneros pertencentes à família, mas em 1958 foi descrito o gênero *Orectanthe*, por Maguire, baseado em *Abolboda sceptrum* Oliv. (MAGUIRE 1958). Em seguida, foi descoberto, na região do Pico da Neblina, o gênero *Achlyphila* (MAGUIRE & WURDACK 1960). O último gênero a ser descrito foi *Aratitiopea*, baseada em *Navia lopezii* L.B. Sm. (Bromeliaceae), posteriormente transferida para Xyridaceae por apresentar características próximas a *Abolboda*, *Achlyphila* e *Orectanthe*, não se enquadrando em Bromeliaceae, por esta ser caracterizada pela presença de seis estames. Por outro lado, a morfologia do grão de pólen é bem semelhante à de *Abolboda*, assim como outras características florais (STEYEMARK 1984; CAMPBELL 2012).

Xyridaceae pertence à ordem Poales, que abrange cerca de 7% de todas as Angiospermas (GIVNISH *et al.* 2010) e um terço das monocotiledôneas (LINDER & RUDALL 2005). A família compõe o clado das “Xyrids” juntamente com as Eriocaulaceae (BREMER 2002; LINDER & RUDALL 2005; HERTWECK *ET AL.* 2015; APGIV 2016; STEVENS 2021). BOUCHENAK-KHELLADI *et al.* (2014) sugere que a família surgiu entre o fim do período Cretáceo e o início do Cenozóico. Inicialmente, em alguns trabalhos, o gênero *Xyris* surgia como grupo parafilético aos outros gêneros da família (MICHELANGELI *et al.* 2003; DAVIS *et al.* 2004; LINDER & RUDALL 2005). Porém, atualmente a família é considerada monofilética, a partir de trabalhos mais recentes em que esta surge como um grupo natural, a partir de duas áreas de estudo: (I) a partir de dados morfológicos, principalmente por *Aratitiopea* apresentar características análogas aos outros gêneros, compartilhando com *Abolboda* e *Orectanthe* o grão de pólen inaperturado e o androceu em geral com um verticilo e, com *Xyris*, as folhas unifaciais livres e pétalas amarelas (Campbell & Stevenson 2007), e (II) a partir de dados filogenéticos, em que a família é bem sustentada, baseada em uma matriz combinada com rDNA nucleares 18S e 26S, plastídios *atpB*, *matK*, *ndhF* e *rbcL* e sequências de DNA mitocondrial *ATP1* (CHASE *et al.* 2006).

Em 2014, Nara F. O. Mota finalizou sua tese de doutorado com a primeira filogenia da família, incluindo os gêneros *Abolboda* e *Xyris* e suas três seções. Este trabalho aponta tanto para o monofiletismo da família, quanto do gênero *Xyris* (dados não publicados).

Estudos das Xyridaceae brasileiras.

Os estudos das Xyridaceae brasileiras iniciaram com Kunth (1843), em descrições de espécimes coletados especialmente pelo botânico alemão Friedrich Sellow. Deste trabalho resultaram 14 espécies novas de *Xyris* para o Brasil. Pouco mais de uma década depois, foi publicada a “Flora Brasiliensis” sob a coordenação de Martius (SEUBERT 1855), constituindo a primeira compilação da família para o país, que, naquele momento,, contava com 31 espécies descritas. No mesmo ano Steudel (1855), em estudo das gramíneas e grupos afins, descreveu 50 espécies de *Xyris* americanas, das quais 31 eram brasileiras, aumentando o número de espécies no país para 62. Porém, o principal trabalho com a família no século XIX foi o de Nilsson

(1892), que analisou todas as espécies conhecidas na época, contemplando 109 espécies de *Xyris* e sete de *Abolboda* para o Brasil.

No fim do século XIX e início do século XX, Gustaf Malme realizou vários trabalhos envolvendo as Xyridaceae da América do Sul, o que contribuiu para o avanço do conhecimento das espécies brasileiras (MALME 1896, 1898, 1901, 1906, 1908, 1909, 1913a, 1913b, 1925a, 1925b, 1929, 1930, 1933).

Apenas por volta da metade do século XX é que surgem os primeiros trabalhos especificamente com as Xyridaceae brasileiras, realizados por Lyman B. Smith em parceria com Robert Downs (SMITH & DOWNS 1954, 1957, 1958, 1959a, 1959b, 1960, 1965, 1966) em que foram descritas varias espécies novas para ciência. Dos mesmos pesquisadores é a autoria do volume das Xyridaceae da Flora Ilustrada Catarinense (SMITH & DOWNS 1965), que é o primeiro trabalho de flora regional da família no Brasil, trabalho este que serviu de base para o que viria ser o mais importante tratado taxonômico das Xyridaceae brasileiras, o volume da família na Flora Brasílica (SMITH & DOWNS 1968). Neste trabalho foi realizado um tratamento taxonômico contemplando as 135 espécies conhecidas na época para o Brasil, representando os gêneros *Xyris*, *Abolboda*, *Orectanthe* e *Achlyphila*.

No início da década de 1980, Robert Kral, em continuidade aos trabalhos de Lyman B. Smith (KRAL & SMITH 1980, 1982), deu início a seus estudos das Xyridaceae brasileiras, principalmente com as espécies da região norte e países limítrofes (KRAL 1988, 1992, 1998b). Paralelamente, a pesquisadora Maria das Graças Lapa Wanderley, do Instituto de Botânica de São Paulo, a primeira brasileira a trabalhar com Xyridaceae, dá início a seus estudos com a família através da Flora Fanerogâmica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (WANDERLEY 1981). A partir de então, estes pesquisadores iniciaram a uma parceria por meio da descrições de novas espécies (KRAL & WANDERLEY 1988a, 1988b, 1992), e um trabalho com flora regional no país, especificamente no Pico das Almas, no estado da Bahia (KRAL & WANDERLEY 1995).

Após o início dessa parceria, Maria das Graças Lapa Wanderley realizou vários trabalhos visando à realização da Flora do Brasil, principalmente com floras regionais nos estados de Minas Gerais (WANDERLEY & CERATI 1987A; WANDERLEY & COSTA-SILVA 2009; WANDERLEY 2011), Goiás (WANDERLEY 1989), São Paulo (WANDERLEY 2003; WANDERLEY & COSTA-SILVA 2001), Bahia (SILVA & WANDERLEY 2013) e Paraná (LOZANO *et.al* 2018); bem como com a descrição de novas espécies

(WANDERLEY 1983, 1986, 2010; WANDERLEY & CERATI 1987B; WANDERLEY & GUEDES 2011; MOTA & WANDERLEY 2013A, 2013B; WANDERLEY & MOTA 2015; LOZANO *et al.* 2016; WANDERLEY & CAMPBELL 2017). Atualmente, é a principal especialista da família na América do Sul, trabalhando não somente com a taxonomia do grupo, mas também em áreas afins, como anatomia (WANDERLEY & CERATI 1986) palinologia (LUZ *et al.* 2015) e citogenética (Iseppon & Wanderley 2002), além de formar novos especialistas na família (SILVA & WANDERLEY 2013; GUEDES & WANDERLEY 2015; MOTA *et al.* 2015; LOZANO *et al.* 2018), com o intuito de melhorar o conhecimento das Xyridaceae na flora brasileira.

Já no século XXI, Lisa Campbell (New York Botanical Garden) deu início a estudos morfológicos na família, com os gêneros *Aratitiopea* (CAMPBELL & STEVENSON 2005, 2007) e *Abolboda* (CAMPBELL 2005). Estes trabalhos servem de base para elucidação dos limites morfológicos da família e suas relações intragenéricas.

O complexo *Xyris teres*

Da perspectiva taxonômica, segundo Wanderley (2003) e Lozano (2018), *X. teres* e táxons afins (Tab. 1) formam um complexo de espécies com muitas sobreposições de caracteres morfológicos, além de apresentarem uma grande plasticidade morfológica. Portanto, com o intuito de delimitar efetivamente seus táxons, era necessária a revisão desse complexo de espécies. Suas principais características morfológicas são: folhas com lâminas achatadas, cilíndricas a filiformes, e bainhas paleáceas a castanho-avermelhadas bem demarcadas pela presença de lígula conspícua; brácteas com mácula sempre presente; sépalas laterais livres; e placentação central central-livre. No total, são 20 o número de táxons desse complexo.

O complexo é, em sua grande maioria, composto por espécies endêmicas dos campos de altitude da Mata Atlântica. Tais características conferem singularidade ao grupo, sobretudo se considerarmos que a maioria das espécies neotropicais do gênero se encontra associada ao domínio savânico, em especial, do Cerrado. Dessa forma, os resultados aqui obtidos contribuirão para o avanço do conhecimento taxonômico e evolutivo do gênero *Xyris*, além de propiciar subsídios para medidas de conservação das espécies estudadas.

Tabela 1. Listagem das espécies que serão estudadas. As espécies com (*) constituem sinônimos.

Clado D – grupo <i>X. teres</i>	Materiais tipos	Ocorrência
<i>Xyris castanea</i> Klotzsch ex Seub.*	?	?
<i>Xyris dissitifolia</i> Kral & Wand.	MBM, S, US	PR
<i>Xyris dusenii</i> Malme	B, NY, S, US	PR, SC
<i>Xyris filifolia</i> L.A.Nilsson	S, US	DF, GO, MG, RJ, SP
<i>Xyris lucida</i> Malme	B, HBR	PR, SC
<i>Xyris neglecta</i> L.A.Nilsson	B	PR, SC, SP
<i>Xyris neglecta</i> var. <i>scabridula</i> Malme*	?	SC
<i>Xyris paulensis</i> Malme	S, SP	SP
<i>Xyris piraquarae</i> L.B.Sm. & Downs	MBM, PACA, US	PR
<i>Xyris regnellii</i> L.A.Nilsson	S	MG, MT, PR, RS, SC, SP
<i>Xyris reitzii</i> L.B.Sm. & Downs*	HBR, R, US	SC
<i>Xyris rigida</i> Kunth	B	PR
<i>Xyris rigida</i> var. <i>subneglecta</i> Malme*	?	PR
<i>Xyris serrana</i> E.D.Lozano & Wand.	MBM, FLOR, ICN, RB, SPF	SC
<i>Xyris subvacillans</i> Malme*	B, S	SP
<i>Xyris teres</i> L.A.Nilsson	KEW, P, US	MG, PR, RJ, RS, SC, SP
<i>Xyris vacillans</i> Malme	S, SP	SP
<i>Xyris veruina</i> Malme	B, BR, K, P, S	GO
<i>Xyris wawrae</i> Heimerl	W	RJ, SP
<i>Xyris</i> sp.1		SP, MG
<i>Xyris</i> sp.2		RS, SC

Referências Bibliográficas

Abreu MEP & Garcia QS (2005) Efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de quatro espécies de *Xyris* L. (Xyridaceae) ocorrentes na Serra do Cipó, MG, Brasil. *Acta bot. bras.*, 19(1): 149-154.

- APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181: 1–20.
- Benko-Iseppon AM & Wanderley MGL (2002) Citogenetic studies on Brazilian *Xyris* species (Xyridaceae). *Botanical Journal of The Linnean Society*, 138: 245-252.
- Blomquist HL (1955) The genus *Xyris* L. in North Carolina. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 71: 35-46.
- Bouchenak-Khelladi Y, Muasya AM & Linder HP (2014) A revised evolutionary history of Poales: origins and diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 175: 4–16.
- Bremer K (2002) Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). *Evolution*, 56(7): 1374–1387.
- Campbell LM (2004) Xyridaceae. In: Smith N *et al.*, eds. *Flowering Plants of the Neotropics*. Princeton University Press, p. 492–493.
- Campbell LM (2005) Contributions towards a monograph of Xyridaceae: A revised nomenclature of *Abolboda*. *Harvard Papers in Botany*, 10(2): 137-145.
- Campbell LM (2012) Pollen Morphology of Xyridaceae (Poales) and its Systematic Potential. *The Botanical Review*, 78: 428–439.
- Campbell LM & Stevenson DW (2005) Vegetative anatomy of *Aratitiopea lopezii* (Xyridaceae). *Acta Bot. Venez.*, 28(2): 395-408.
- Campbell LM & Stevenson DW (2007) Inflorescence Architecture and Floral Morphology of *Aratitiopea lopezii* (Xyridaceae). *Aliso*, 23: 227–233.
- Carlquist S (1960) Anatomy of Guayana Xyridaceae: *Abolboda*, *Orectanthe*, and *Achlyphila*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 10: 65–117.
- Chase MW, Fay MF, Devey DS, Maurin O, Rønsted N, Davies TJ, Pillon Y, Petersen G, Seberg O, Tamura MN, Asmussen CB, Hilu K, Borsch T, Davis JI, Stevenson, DW, Pires JC, Givnish TJ, Sytsma KJ, McPeherson MA, Graham SW & Rai HS (2006) Multigene analyses of monocot relationships: a summary. *Aliso*, 22: 63–75.
- Conn BJ & Doust ANL (1997) - *Xyris* L. Section *Pomatoxyris* Endl. (Xyridaceae) in Australia. *Australian Systematic Botany*, 10: 189-248.
- Davis JI, Stevenson DW, Petersen G, Seberg O, Campbell LM, Freudenstein JV, Goldman DH, Hardy CR, Michelangeli FA, Simmons MP, Specht CD,

- Vergara-Silva F & Gandolfo MA (2004) A phylogeny of the monocots, as inferred from *rbcL* and *atpA* sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values. *Systematic Botany*, 29: 467–510.
- Dumortier BCJ (1829) *Analyse des Familles de Plantes*. 104p.
- Givnish TJ, Ames MS, McNeal JR, McKain MR, Steele PR, Depamphilis CW, Graham SW, Pires JC, Stevenson DW, Zomlefer WB, Briggs BG, Duvall MR, Moore MJ, Heaney JM, Soltis DE, Soltis PS, Thiele K & Leebens-Mack JH (2010) Assembling the tree of the monocotyledons: Plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 97: 584 – 616.
- 3.
- Giulietti AM, Wanderley MGL, Longhi-Wagner HM, Pirani JR & Parra LR (1996) Estudos em “semprevivas”: taxonomia com ênfase nas espécies de Minas Gerais, Brasil. *Acta Bot. Brasil.*, 10: 329-376.
- Guedes JS & Wanderley MGL (2015) Xyridaceae na Serra do Cabral, Estado de Minas Gerais, Brasil. *Hoehnea*, 42(2): 367-397.
- Hertweck KL, Kinney MS, Stuart SA, Maurin O, Mathews S, Chase MW, Gandolfo MA & Pires JC (2015) Phylogenetics, divergence times and diversification from three genomic partitions in monocots. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 178: 375–393.
- Iseppon AMB; Wanderley MGL (2002) Citogenetic studies on Brazilian *Xyris* species (Xyridaceae). *Botanical Journal of The Linnean Society*, 138: 245-252.
- Kral R (1983) The Xyridaceae in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum*, 64: 421-429.
- Kral R (1988) The genus *Xyris* (Xyridaceae) in Venezuela and contiguous Northern South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 522-722.
- Kral R (1992) A treatment of American Xyridaceae exclusive of *Xyris*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 79: 819-885.
- Kral R (1998a) Xyridaceae. In: Kubitzki K (ed.). *The families and genera of vascular plants*. Vol. 4. Flowering plants, monocotyledons, Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). Springer Verlag, Berlin. pp. 461-469.
- Kral R (1998b) Supplemental notes on New World *Xyris* (Xyridaceae). *Novon*, 8: 388-398.

- Kral R (2000) Xyridaceae. In: Flora Of North America Editorial Committee, Eds., *Flora of North America North of Mexico* 22. Oxford University Press, New York. pp. 154–167.
- Kral R & Smith LB (1980) Xyridaceae Brasiliae I. *Bradea*, 3(9): 57-64.
- Kral R & Smith LB (1982) Xyridaceae Brasiliae II. *Bradea*, 3(34) 273-298.
- Kral R & Urquiola AJC (1987) Two Cuban Novelties in *Xyris*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74(3): 661-664.
- Kral R & Wanderley MGL (1988a) Ten novelties in *Xyris* (Xyridaceae) from the Planalto of Brazil. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 352-372.
- Kral R & Wanderley MGL (1988b) Two New *Xyris* (Xyridaceae) from the Amazon Basin of Brazil. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74: 912-916.
- Kral R & Wanderley MGL (1992) Five new taxa of *Xyris* L. Xyridaceae. *Kew Bull.*, 48(3): 577-588.
- Kral R & Wanderley MGL (1995) Xyridaceae. In Stannard, B. L. (eds.) *Flora of Pico das Almas, Chapada da Diamantina, Bahia, Brazil*, pp. 781-802.
- Kunth CS (1843) *Enumeratio Plantarum*. Stutgard, J.G. Collae, 4: 1-29.
- Linder HP & Rudall PJ (2005) Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 107-124.
- Linnaeus CV (1753) *Species Plantarum* 1: 42.
- Lisowski S, Brylska B & Wiland-Szymanska J (2001) Xyridaceae. In: *Flore D'Afrique Centrale (Congo-Kinshasa-Rwanda-Burundi)*. Spermatophytes. Jardin Botanique National de Belgique. Brussels. pp. 1-119.
- Lock JM (1999) A synopsis of *Xyris*, Xyridaceae in south-central Africa. *Kew Bulletin*, 54(2): 301-326.
- Lozano ED, Smidt EC & Wanderley MGL (2016) A new species of *Xyris* (Xyridaceae) from Brazil. *Phytotaxa*, 245(1): 084–088.
- Lozano ED, Smidt EC & Wanderley MGL (2018) Estudos taxonômicos das Xyridaceae no estado do Paraná, Brasil. *Rodriguésia*, 69(4): 1737-1769.
- Luz CFP, Santos VL, Guedes JS, Silva-Cobra GO & Wanderley MGL (2015) Pollen morphology of some Brazilian *Xyris* Gronov. ex L. (Xyridaceae) species. *Braz. J. Bot.*, 38(4): 937–950.
- Malme GO (1896) Die Xyridaceen der Ersten Regnell'schen Expedition. *Bih. K. Svenska VetenskAkad. Handl.*, 26: 1-18.

- Malme GO (1898) Xyridaceae Brasiliensis, Praecipue Goyazensis a Glaziou Lectae. *Bih. K. Svenska VetenskAkad. Handl.*, 24(3): 1-20.
- Malme GO (1901) Beitrage zur Xyridaceen – Flora Sudamerikas. *Bih. K. Svenska Vetensk Akad. Handl.*, 26: 1-18.
- Malme GO (1906) Xyrides austro-americanae novae, quas descripsit Gust. O. A.n Malme. In: Fedde F. *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis*, pp. 111-113.
- Malme GO (1908) Xyrides austro-americanae novae. II, quas descripsit Gust. O. A.n Malme. In: Fedde F. *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis*, pp. 101-103.
- Malme GO (1909) Une nouvelle Xyridacée du Brésil. *Bulletin de la Société Botanique de Genève*, pp. 182-183.
- Malme GO (1913a) Die amerikanischen spezies der gattung *Xyris* L., untergattung Euxyris (Endlicher). *Arkiv för Botanik*, 13(8): 1-32.
- Malme GO (1913b) *Xyris* L. Untergattung Nematopus (Seubert). Entwurf einer Gliederung. *Arkiv för Botanik*, 13(3): 1-103.
- Malme GO (1925a) Xyridaceae In: Pilger R. *Plantae Luetzelburgianae brasilienses VI. Notizblatt des Königl. botanischen Gartens und Museums zu Berlin*, 9(85): 399-402.
- Malme GO (1925b) Xyridologische Beiträge. *Arkiv för Botanik*, 19(13): 1-8.
- Malme GO (1929) Xyridaceae brasiliensis Hilarianae. *Arkiv för Botanik*, 22(15): 1-9.
- Malme GO (1930) Xyridaceae. In: Engler, A. & Prantl, K. *Die naturliche Pflanzenfamilien*. 2^a ed. Leipzig: Wilhelm Engelmann, pp. 1-15.
- Malme GO (1933) Beitrage zur Kenntnis Der Sudamerikanischen Xyridazeen. *Arkiv för Botanik*, 25(12): 1-18.
- Maguire BM (1958) Xyridaceae. In: The botany of Guayana Highland, Part III. *Mem. New York Bot. Gard.*, 10(1): 1-156.
- Maguire BM & Wurdack JJ (1960) Xyridaceae. In: The botany of Guayana Highland – Part IV. *Mem. New York Bot. Gard.*, 10(2): 1–37.
- Michelangeli FA, Davis JI & Stevenson DW (2003) Phylogenetic relationships among Poaceae and related families as inferred from morphology, inversion in the plastid genome, and sequence data from the mitochondrial and plastid genomes. *Amer. J. Bot.*, 90: 93–106.

- Morel J, Le Moguédec G & Munzinger J (2021) Multivariate morphometric analysis supported by an anatomical approach to assess species delimitation in *Xyris* (Xyridaceae) in New Caledonia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, XX: 1–14.
- Mota NFO (2009) *A Família Xyridaceae C. Agarth no Parque Estadual do Rio Preto, São Gonçalo do Rio Preto, Minas Gerais, Brasil*. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Minas Gerais. 159 f.
- Mota NFO (2014) *Filogenia e diversidade de Xyridaceae Neotropicais, com ênfase no gênero Xyris*. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Minas Gerais. 159 f.
- Mota NFO, Campbell LM, Viana PV & Wanderley MGL (2015) Xyridaceae of Viruá National Park, Roraima state, Brazil. *Rodriguésia*, 66(2): 523-553.
- Mota NFO & Wanderley MGL (2013a) Three new species of *Xyris* (Xyridaceae) from Diamantina Plateau in Brazil, Minas Gerais. *Brittonia* 66(1): 42–50.
- Mota NFO & Wanderley MGL (2013b) *Xyris riopretensis* (Xyridaceae), uma nova espécie para Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia*, 64(3): 255-260.
- Nardi KO, Scatena VL & Oriani A (2015) Development of ovule, fruit and seed of *Xyris* (Xyridaceae, Poales) and taxonomic considerations. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177: 619–628.
- Nardi KO, Oriani A & Scatena VL (2016) Seed micromorphology and its taxonomic significance to *Xyris* (Xyridaceae, Poales). *Braz. J. Bot.*, 39: 721-727.
- Nilsson A (1892) Studie über die Xyrideen. *K. Svenska Vetensk. Akad. Handl.*, 24(14): 1-72.
- Oliveira FMG, Scatena VL & Oriani A (2015) Anatomy of vegetative organs and inflorescence axis of *Orectanthe sceptrum* (Xyridaceae–Poales). *Journal of the Torrey Botanical Society*, 142(3): 258–268.
- Oriani A & Scatena VL (2011) Reproductive biology of *Abolboda pulchella* and *A. poarchon* (Xyridaceae: Poales). *Annals of Botany*, 107(4): 611–619.
- Oriani A & Scatena VL (2012) Floral Anatomy of Xyrids (Poales) Contributions to Their Reproductive Biology, Taxonomy, and Phylogeny. *Int. J. Plant Sci.*, 173 (7): 767–779.

- Oriani A & Scatena VL (2015) Anther wall development, microsporogenesis, and microgametogenesis in *Abolboda* and *Orectanthe*: contributions to the embryology of Xyridaceae (Poales). *Int. J. Plant Sci.*, 176 (4): 324–332.
- Phonsena P, Chantaranonthai P & Meesawat A (2013) Revision of *Xyris* L. (Xyridaceae) in Thailand. *Thai For. Bull. (Bot.)*, 41: 102–139.
- Phuphumirat W, Trongdechakraiwut T, Leeratiwong C, Phonsena P, Ferguson DK & Zetter R (2020) A linear polyad: a distinctive pollen dispersal unit in *Xyris complanata* (Xyridaceae). *Grana*, 59(1): 1-12.
- Sajo MG, Wanderley MGL & Carvalho LM (1995) Caracterização anatômica foliar para 14 espécies de *Xyris* L. (Xyridaceae) da Serra do Cipó, MG, Brasil. *Acta bot. Bras*, 9(1): 101-114.
- Seubert M (1855) Xyridae. In: Martius CFP (ed.) *Flora Brasiliensis*. Typographia Regila, Monarchii, 3(1): 23-35.
- Silva GO & Wanderley MGL (2013) A família Xyridaceae no município de Mucugê, BA, Brasil. *Hoehnea* 40(1): 51-76.
- Smith LB & Downs RJ (1954) Xyridaceae from Brazil. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 44(10): 311-313.
- Smith LB & Downs RJ (1957) Xyridáceas Brasileiras do Herbário do Museu Nacional. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi*, 17: 1-19.
- Smith LB & Downs RJ (1958) Xyridáceas Brasileiras do Herbário do Instituto Agrônômico do Norte. *Boletim Técnico do Instituto Agronomico do Norte*, 36: 87-97.
- Smith LB & Downs RJ (1959a) The Machris brazilian expedition botany: Phanerogamae, Amaranthaceae and other families. *Contributions in Science, Museum of Natural History, Los Angeles*, 30: 13-15.
- Smith LB & Downs RJ (1959b) Xyridáceas do herbário do Museu Paraense Emílio Goeldi. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi*, 2: 1-9.
- Smith LB & Downs RJ (1960) Xyridaceae from Brazil – II. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 73: 245-260.
- Smith LB & Downs RJ (1965) Xyridáceas. In: Reitz PR (ed.) *Flora Ilustrada Catarinense*. Herbário "Barbosa Rodrigues", Itajaí, pp. 1-53.
- Smith LB & Downs RJ (1966) Xiridáceas novas ou críticas do Brasil. *Arquivos de Botânica do Estado de São Paulo*, 4(2): 25-32.

- Smith LB & Downs RJ (1968) Xyridaceae. In: Hoehne FC & Teixeira AR (eds.) *Flora Brasílica*, 9 (2) fasc. 12: 1-214.
- Steudel EG (1855) *Synopsis Plantarum Glumacearum*. Stuttgart: s.c.p., 2: 283-290.
- Stevens PF (2021) *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]." will do. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Acesso em: Março de 2021.
- Steyermark JA (1984) Flora of the Venezuelan Guayana-I. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 297-340.
- Urquiola AJC & Kral R (2000) Xyridaceae. In: Greuter W (ed.), *Flora de la República de Cuba*. Serie A. Koeltz Scientific Books, Königstein, Germany. 5(10): 1–27.
- Wanderley MGL (1981) Flora Fanerogâmica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo – Brasil) – Xyridaceae. *Hoehnea* 9: 121-123.
- Wanderley MGL (1983) *Xyris* da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil: duas novas espécies. *Revista Brasileira de Botânica*, 6: 11-14.
- Wanderley MGL (1986) Estudos em Xyridaceae 3. *Xyris paradisiaca* Wanderley uma nova espécie do Brasil. *Hoehnea*, 13: 31-33.
- Wanderley MGL (1989) Xyridaceae. In: Rizzo JA (ed.) *Flora do Estado de Goiás*. Cegraf/UFG, Goiânia. 11: 1-81.
- Wanderley MGL (2003) Xyridaceae. In: Wanderley MGL, Shepherd GJ, Giuliatti AM, Melhem TSA, Giuliatti AM & Kirizawa M (eds.) *Flora fanerogâmica do estado de São Paulo*. FAPESP, Rima. São Paulo, 3 pp. 333-348.
- Wanderley MGL (2010) Cinco novas espécies de *Xyris* (Xyridaceae) da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia*, 61(1): 083-094.
- Wanderley MGL (2011) Flora da serra do cipó, Minas Gerais: Xyridaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 29(1): 69-134.
- Wanderley MGL & Campbell LM (2017) *Xyris irwinii* (Xyridaceae), a new cerrado species from Goiás, Brazil. *Brittonia*, 70: 5–69.
- Wanderley MGL & Cerati TM (1986) Anatomia da folha e do escapo floral de duas novas espécies de *Xyris* (Xyridaceae) *X. dardanoi* Wanderley e *Xyris tortilis* Wanderley. *Revista Brasileira de Botânica*, 9: 1-6.
- Wanderley MGL & Cerati TM (1987a) Xyridaceae In: Giuliatti AM *et al.* Flora da Serra do Cipó, MG: Caracterização e Listagem das espécies. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 9: 136-138.

- Wanderley MGL & Cerati TM (1987b) Studies in Xyridaceae II. Two new species of *Xyris* from Brazil. *Brittonia*, 39: 298-301.
- Wanderley MGL & Costa-Silva MB (2001) Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso, São Paulo: Xyridaceae. *Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso, Brasil*. 7(5): 27-31.
- Wanderley MGL & Costa-Silva MB (2009) Flora de Grão Mogol, Minas Gerais: Xyridaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 27: 137-147.
- Wanderley MGL & Guedes JS (2011) *Xyris atrospicata* sp nov., *Xyris pirapamae* sp nov. e *Xyris shepherdiana* sp nov. In: WANDERLEY, M.G.L. Flora da Serra do Cipó, Minas gerais: Xyridaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 29: 127-130.
- Wanderley MGL, Lozano ED, Mota NFO, Silva-Cobra GO & Guedes JS (2020) Xyridaceae In: *Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB252>>. Acesso em: 26 fev. 2021
- Wanderley MGL & Mota NFO (2015) Three new species of *Xyris* (Xyridaceae) from the Espinhaço Range, Brazil. *Phytotaxa* 204 (3): 213–222.
- Wanderley MGL, Silva GO, Guedes JS, Valente ASM, Fernandez EP, Monteiro NP, Borges RAX (2013) Xyridaceae In: Martinelli G & Moraes MA (Orgs.) *Livro vermelho da flora do Brasil*, pp. 1027-1036.
- Wu G & Kral R (2000) Xyridaceae. In: *Flora of China*, 24: 4–6.

Discussão Geral e Conclusões

Os resultados apresentados nessa tese trazem luz à delimitação das espécies pertencentes ao complexo *Xyris teres*. Embora os resultados não tenham indicado a relevância de caracteres palinológicos na separação de espécies de um mesmo complexo em Xyridaceae, essa abordagem foi testada pela primeira vez. Durante a coleta de dados para a filogenia, foram sequenciados pela primeira vez o DNA de sete espécies de *Xyris*. A análise molecular confirmou o monofiletismo do complexo *Xyris teres*, porém, os marcadores utilizados não permitiram uma boa resolução em níveis interespecíficos. A partir dos estudos taxonômicos com o complexo *Xyris teres*, foi possível a descoberta de três novas espécies. Somado a isso, houve a elucidação da circunscrição de espécies de difícil delimitação. Com a identificação de todas as amostras conhecidas para essas espécies, também foi possível inferir seus graus de ameaça de extinção, o que levou à constatação de que, das 16 espécies estudadas, 15 possuem algum grau de ameaça.