



Herison Medeiros de Oliveira

**Sistemática, filogenia e biogeografia de *Thinouia* Triana &  
Planch. (Sapindaceae)**

São Paulo

2022

Herison Medeiros de Oliveira

Sistemática, filogenia e biogeografia de *Thinouia*  
Triana & Planch. (Sapindaceae)

Systematic, phylogeny and biogeography of *Thinouia*  
Triana & Planch. (Sapindaceae)

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

Orientador(a): Rafaela Camostrini Forzza

São Paulo

2022

## Comissão Julgadora:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a.)

---

Prof(a). Dr(a.)

---

Profa. Dra. Rafaela Campostrini Forzza  
Orientadora

São Paulo

2022

Ficha catalográfica elaborada pelo Serviço de Biblioteca do Instituto de Biociências da USP,  
com os dados fornecidos pelo (a) autor (a) no formulário:  
'<https://biblioteca.ib.usp.br/ficha-catalografica/src/ficha.php>'

Medeiros de Oliveira, Herison  
Sistemática, filogenia e biogeografia de  
Thinouia Triana & Planch. (Sapindaceae) / Herison  
Medeiros de Oliveira ; orientadora Rafaela  
Campostrini Forzza -- São Paulo, 2022.  
189 p.

Tese (Doutorado) -- Instituto de Biociências da  
Universidade de São Paulo. Programa de Pós-Graduação  
em Botânica.

1. Lianas. 2. Paullinieae. 3. Sapindoideae. 4.  
Sapindales. 5. Flora Neotropical. I. Campostrini  
Forzza, Rafaela, orient. II. Título.

Bibliotecária responsável pela catalogação:  
Elisabete da Cruz Neves - CRB - 8/6228



Aos meus pais, Ivan (*in memoriam*) e Graça,  
À Inaiara, pelo amor e entrega,  
À Heitor e Flora, pela  
extensão da vida

“Cada sonho que você deixa  
pra trás, é um pedaço do seu  
futuro que deixa de existir.”

Steve Jobs

## Agradecimentos

À Universidade de São Paulo, particularmente ao Instituto de Biociências, por minha formação e disponibilização de toda a infraestrutura utilizada.

A CAPES pelas bolsas concedidas. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

Ao Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, pela disponibilização de toda a infraestrutura utilizada.

Ao Programa REFLORA que me permitiu visitar os herbários estadunidenses, principalmente o Smithsonian Institution.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pela autorização de coleta para as unidades de conservação pesquisadas.

À Prof<sup>a</sup> Dra. Rafaela C. Forzza pela paciência e confiança, pelo apoio e incentivo, pelas correções detalhadas na redação do trabalho, pelo exemplo de profissional, pela amizade e principalmente pela orientação.

Ao Dr. Pedro Acevedo, pela predisposição em colaborar com o trabalho, pela sua dedicação em compartilhar comigo todo o seu precioso conhecimento sobre a família Sapindaceae, por me despertar o interesse em taxonomia e sistemática deste grupo, pelo apoio e amizade.

À Prof<sup>a</sup> Dra. Genise V. Somner, pela predisposição em colaborar com o trabalho, pelo auxílio durante o estudo do gênero *Thinouia* e as colaborações com o gênero *Paullinia*, por me levar ao herbário RBR, pela amizade e pelas valiosas sugestões e críticas.

Ao Prof. José Rubens Pirani, pelas sugestões durante a qualificação do doutorado, ensinamentos de sua disciplina de biogeografia e orientação no estágio supervisionado.

À Prof<sup>a</sup> Dra. Lúcia G. Lohmann, pela predisposição em colaborar com o trabalho, disponibilizando o laboratório de sistemática molecular e toda sua infraestrutura.

Aos curadores dos herbários visitados em especial os herbários CEPEC, HCF, HUEFS, ICN, MBM, MEXU e NY, pela plena disponibilização das coleções e envio de amostras como empréstimo em meio a pandemia do Covid-19.

Aos funcionários do herbário da Universidade Federal do Acre, pelo apoio e disponibilização do acervo e infraestrutura para o desenvolvimento do trabalho.

Ao Dr. Douglas Daly, pelas valiosas sugestões, pelo exemplo de profissional, por me receber no Jardim Botânico de Nova Iorque, por todas as oportunidades e principalmente pelo incentivo e amizade.

Ao pesquisador, professor e amigo Marcos Silveira, fundamental nos meus primeiros passos na Botânica, pelo auxílio nas coletas e apoio do Laboratório de Botânica e Ecologia Vegetal da Universidade Federal do Acre.

À Jennifer Lopez, pela auxílio durante as atividades de laboratório e colaboração com os capítulos 1 e 2.

À Annelise Frazão e Leila Meyer, pela colaboração com o capítulo de biogeografia. Sem vocês eu não teria conseguido. Muito obrigado.

Aos amigos Ricardo Perdiz, Jéssica Navarro, Renato Magri, Eduardo Leal, Marcelo Pace, Tiago Vieira, Juan Narváez, Marco Pellegrini, Rubens Coelho, Mayk Silva, Chirley Silva, Matheus Colli, Daniel Silva, pelo companheirismo, apoio e troca de informações durante a realização deste trabalho.

Ao amigo e biólogo Flávio Obermüller pelo incentivo, pelo exemplo de profissional, pelo companheirismo e principalmente pela amizade.

Aos parataxonomistas Edilson C. Oliveira e Adriano Silva, pela troca de conhecimento e principalmente pelo apoio em campo, pois sem eles o trabalho seria ainda mais árduo. A comunidade da Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema, por sempre me receber de braços abertos e auxiliar nas buscas incansáveis pelas espécies novas ali descobertas, em especial aos amigos Elinio, Noizinha, Nonato, Charles, Novinha e Sr. Nenzinho.

A Ilustradora Maria Alice pela dedicação na confecção das ilustrações das espécies.

À Inaiara, a quem reencontrei no início desse percurso, sempre tão companheira e que trouxe amor e a extensão da vida com Heitor e Flora.

Aos meus pais, Ivan (*in memorian*) e mãe Graça, a minha irmã Ivana, por todo o suporte e amor.

À minha família, exemplo de força, pelo o amor, confiança e admiração que sempre me dedicarão, em especial ao meu avô Manoel Medeiros (*in memorian*), avô Edimilson (*in memorian*) e tio Dan (*in memorian*).

# Índice

Resumo .....	x
Abstract .....	xi
Introdução Geral .....	12
Capítulo 1 - A new species of <i>Thinouia</i> (Paullinieae, Sapindaceae) from the Amazon and its phylogenetic placement.....	20
Capítulo 2 - Taxonomic revision and phylogenetic relationships of <i>Thinouia</i> (Sapindaceae): A Neotropical Genus .....	36
Capítulo 3 - Biogeografia do clado de lianas Neotropical altamente diversificado da família do guaraná (Paullinieae, Sapindaceae).....	117
Considerações finais .....	188

## Resumo

Paullinieae é uma tribo predominantemente Neotropical, com exceção de poucas espécies que ocorrem na região paleotropical do globo. A tribo possui cerca de 475 espécies agrupadas em seis gêneros, *Cadiospermum* L., *Lophostigma* Radlk., *Paullinia* L., *Serjania* Mill., *Thinouia* Triana & Planch. e *Urvillea* Kunth. É caracterizada morfológicamente pelo hábito lianescente e pela presença de estípulas e gavinhas, além de ser corroborada em análises filogenéticas que utilizam caracteres moleculares. Apesar dos avanços, as relações genéricas na tribo ainda não estão completamente esclarecidas, sobretudo no que diz respeito ao posicionamento de *Thinouia* e a sinonimização de *Allosanthus*. Estes gêneros foram revisados pela última vez por Radlkofer em 1931 e necessitam de uma avaliação na circunscrição de seus táxons e sua nomenclatura, além da necessidade de elaborar hipóteses filogenéticas e biogeográficas. Dessa forma, este trabalho tem o objetivo apresentar uma atualização no conhecimento de *Thinouia* e da tribo Paullinieae. A partir de material obtido em expedições botânicas e visita a herbários, uma nova filogenia para a tribo foi produzida para testar o monofiletismo de *Thinouia* e seu posicionamento na tribo. Uma revisão taxonômica para *Thinouia* é apresentada, juntamente com um trabalho biogeográfico para a tribo Paullinieae. A nova filogenia recuperou *Thinouia* como monofilética e corroborou seu posicionamento como grupo irmão de todos os demais gêneros; também confirmou a sinonimização de *Allosanthus* em *Thinouia*. Como resultado da revisão de *Thinouia* 13 espécies são reconhecidas (sendo duas novas), apresentamos uma visão geral da morfologia e distribuição do gênero, descrição das espécies, chave de identificação, ilustrações, avaliações dos status de conservação, comentários ecológicos e nomenclaturais. Para os resultados biogeográficos, identificamos a região ocidental da Amazônia adjacente aos Andes formada por um corredor desde o norte da Colômbia ao norte da Bolívia como centro de diversidade da tribo e identificamos 12 áreas de endemismo. Além disso, identificamos que as variáveis ambientais possuem um grande papel na predição da riqueza de espécies da tribo, especialmente a sazonalidade da temperatura, que se mostrou um importante mecanismo como preditor de riqueza para a tribo.

**Palavras chaves:** Lianas, Flora Neotropical, Paullinieae, Sapindoideae, Sapindales.

## Abstract

The Paullinieae comprise a predominantly Neotropical tribe, with few species in the Palaeotropics. The tribe has about 475 species grouped into six genera: *Cardiospermum* L., *Lophostigma* Radlk., *Paullinia* L., *Serjania* Mill., *Thinouia* Triana & Planch. and *Urvillea* Kunth. It is morphologically characterized by the lianescent habit and the presence of stipules and tendrils; this is corroborated in phylogenetic analyses using molecular characters. Despite recent advances, the generic relationships in the tribe are still not completely clarified, especially regarding the positioning of *Thinouia* and the synonymization of *Allosanthus*. The genus *Thinouia* was last revised by Radlkofer in 1931 and require a re-evaluation of the circumscription of their taxa and their nomenclature, which will make it possible to develop new phylogenetic and biogeographic hypotheses. As part of that undertaking, the current work aims to present an update of the knowledge of *Thinouia* and tribe Paullinieae. From material obtained in botanical expeditions and herbarium studies, a new phylogeny for the tribe was produced to test the monophyly of *Thinouia* and its position in the tribe. A taxonomic revision for *Thinouia* is presented, along with an examination of the biogeography of the Paullinieae tribe. The new phylogeny recovered *Thinouia* as monophyletic and confirmed its position sister to all other genera in the tribe; it also confirmed the synonymization of *Allosanthus* in *Thinouia*. The revision of *Thinouia* recognized 13 species, two of them new; we present an overview of the morphology and distribution of the genus, species descriptions, an identification key, illustrations, conservation status assessments, and ecological and nomenclatural comments. The biogeographic study identified the eastern piedmont of the Andes from northern Colombia to northern Bolivia as the tribe's center of diversity, and we identified 12 areas of endemism. In addition, we determined that environmental variables play a large role in predicting the species richness of the tribe, especially the seasonality of temperature, which proved to be an important mechanism as a predictor of wealth for the tribe.

**Keywords:** Lianas, Neotropical flora, Paullinieae, Sapindoideae, Sapindales

# Introdução Geral

## **Sapindaceae Juss.**

A família Sapindaceae está incluída em Sapindales Juss., uma ordem monofilética que abriga cerca de 6.500 espécies e 475 gêneros distribuídos em nove famílias: Anacardiaceae R.Br., Biebersteiniaceae Schinzl., Burseraceae Kunth, Kirkiaceae Takht., Nitrariaceae Lindl., Meliaceae Juss., Rutaceae Juss., Sapindaceae Juss. e Simaroubaceae DC. (APG IV). As sinapomorfias morfológicas da ordem são: plantas principalmente lenhosas, sílica/sílicadas; folhas frequentemente alternas, imparipinadas; flores frequentemente imperfeitas com disco nectarífero intraestaminal e presença de óleos etéreos e alcaloides (APG IV).

Sapindaceae possui aproximadamente 1.900 espécies, divididas em 144 gêneros (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2017) que se distribuem predominantemente nas regiões tropicais e subtropicais, com alguns gêneros presentes nas regiões temperadas (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2011; Buerki *et al.* 2009). A família possui uma grande diversidade morfológica e seus representantes podem ser reconhecidos pelas seguintes sinapomorfias morfológicas: plantas lenhosas; folíolos subopostos, ráquis com folíolo rudimentar terminal; base do pecíolo avolumada; flores frequentemente pilosas internamente; nectário extraestaminal; estames-8, pilosos; óvulos sésseis; sementes com testa vascularizada, radícula em bolsa formada pela testa; presença de quebraquitol, aminoácidos de ciclopropano e saponinas (Cole *et al.* 2018). A família possui várias espécies importantes economicamente, sobretudo na indústria alimentícia onde podemos destacar *Paullinia cupana* Kunth (guaraná), *Talisia esculenta* (A.St.-Hil., A.Juss. & Cambess.) Radlk. (pitomba), *Acer saccharum* Marshall (xarope de ácer/maple), *Litchi chinensis* Soon (lichia) e *Nephelium lappaceum* L. (rambutã). Destacam-se também outros representantes pelo seu potencial ornamental, como o *Acer palmatum* Thunb. (bordô) e *Sapindus saponaria* L. (sabão de soldado).

Os trabalhos mais abrangentes e mais utilizados até hoje são as obras de Radlkofer (1890, 1895 e 1931-1944), nos quais Sapindaceae é subdividida em duas subfamílias (Sapindoideae e Dodonaeoideae) e 14 tribos. Ao longo dos últimos 25 anos vários estudos propuseram novas classificações e circunscrições para a família. Dentre as mudanças mais significativas destacamos a inclusão de Aceraceae e Hippocastanaceae em Sapindaceae, proposta aceita por diversos autores (Umadevi &



Daniel 1991; Gadek *et al.* 2000; Thorne 2000; Soltis *et al.* 2005; Judd *et al.* 2008; Buerki *et al.* 2009, Acevedo-Rodríguez *et al.* 2011). Mais recentemente, análises filogenéticas sugerem que Aceraceae, Hippocastanaceae e também Xanthoreceae devem ser incluídas em Sapindaceae *s.l.*, subdividindo a família em quatro subfamílias Dodonaeoideae, Hippocastanoideae, Sapindoideae e Xanthoceratoideae (Cole *et al.* 2018).

### **Tribo Paullinieae (Kunth) DC.**

A tribo Paullinieae constitui um dos mais diversos clados de lianas na região Neotropical e pertence a subfamília Sapindoideae (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2017). É um grupo composto por seis gêneros (*Cadiospermum* L., *Lophostigma* Radlk., *Paullinia* L., *Serjania* Mill., *Thinouia* Triana & Planch. e *Urvillea* Kunth) e aproximadamente 475 espécies, representando cerca de 1/3 de toda diversidade de Sapindaceae (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2011). Paullinieae é morfologicamente caracterizada pelo seu hábito lianescente (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2017), característica exclusiva deste clado e encontrada em todos os gêneros, e pode estar associado a alta riqueza de espécies que compõem a tribo (Buerki *et al.* 2013). Além dessas características, os representantes de Paullinieae apresentam estípulas, gavinhas e flores zigomorfas, com exceção de *Thinouia*, que possui flores actinomorfas (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2017).

Paullinieae ocorre predominante na região Neotropical, com exceção de poucas espécies que ocorrem naturalmente na região Paleotropical, ao longo de diferentes habitats e constituem um importante componente ecológico das formações florestais neotropicais (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2011; Gildenhuis *et al.* 2015). Apesar da ampla distribuição de Paullinieae em toda a região Neotropical, assim como observado para outros grupos de plantas (Gentry 1982), há um desbalanço na distribuição do número de espécies por gêneros da tribo (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2011, 2017). Apenas *Paullinia* e *Serjania*, concentram mais de 90% das espécies reconhecidas para a tribo, cerca de 200 e 230 espécies, respectivamente (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2011).

Paullinieae foi descrita por Kunth como uma seção de Sapindaceae (Kunth 1821) para acomodar *Cadiospermum*, *Paullinia*, *Serjania* e *Urvillea*. Candolle (1824) designa Paullinieae como tribo, que foi adotada por Radlkofer (1890) em sua classificação tribal para a família. Os trabalhos mais importantes com Paullinieae foram publicados pelo alemão Ludwig Radlkofer, destacando a monografia de Sapindaceae

(1931-1934) que incluiu os gêneros *Cardiospermum*, *Lophostigma*, *Paullinia*, *Serjania*, *Thinouia* e *Urvillea*. Adicionalmente, dois novos gêneros foram descritos e incluídos na tribo, *Hossayanthus* Hunz. (Hunziker 1978) e *Chimborozoa* H.T.Beck (Beck 1992). Acevedo-Rodríguez (1993), na revisão de *Serjania* seção *Platycoccus*, propôs posicionar *Thinouia* na tribo Cupanieae, próxima do gênero *Allosanthus* Radlk. Este posicionamento foi posteriormente revertido, e *Allosanthus* foi colocado como sinônimo de *Thinouia* (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2011).

Acevedo-Rodríguez *et al.* (2017) conduziram análises filogenéticas com a tribo, utilizando método Sanger com 99 terminais amostrados para o marcador nuclear ITS e o plastidial *trnL*. As principais relações entre os táxons foram recuperadas com suporte alto, destacando-se o gênero *Thinouia* como irmão dos demais gêneros da tribo e uma politomia formada entre *Serjania*, *Paullinia*, *Urvillea* e *Cardiospermum*. Além disso, visando reconhecer apenas grupos monofiléticos e organizar a taxonomia de Paullinieae, foi proposta uma nova circunscrição para os gêneros, com a sinonimização de *Hossayanthus* e *Chimborozoa* em *Serjania*, a circunscrição de *Thinouia* incluindo *Allosanthus*, e combinações de espécies antes tratadas em *Cardiospermum* para *Serjania* e *Urvillea*. Atualmente a tribo Paullinieae é composta por seis gêneros monofiléticos: *Cardiospermum*, *Lophostigma*, *Paullinia*, *Serjania*, *Thinouia* e *Urvillea* (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2017, Jud *et al.* 2021, Steinmann *et al.* 2022).

### ***Thinouia* Triana & Planch.**

*Thinouia* é um gênero relativamente pequeno de lianas, compreendendo 18 táxons distribuídas desde o sul do México ao sudeste do Brasil e Argentina através de uma ampla variedade de habitats, incluindo, savanas, florestas tropicais úmidas da Amazônia, América Central e Floresta Atlântica (Ferrucci & Somner 2008; Acevedo-Rodríguez *et al.* 2011). Destaca-se o sudoeste da Amazônia e a Floresta Atlântica como possíveis centros de diversidade do gênero (Ferrucci & Somner 2008; Acevedo-Rodríguez *et al.* 2011).

O gênero é caracterizado morfológicamente pelo hábito lianescente, caule lenticelado com secção transversal simples ou composta com um cilindro vascular central e um ou mais periféricos. As folhas são alternas e trifolioladas, com estípulas diminutas e decíduas. As inflorescências são tirso umbeliformes ou racemiformes, muitas vezes com um par de gavinhas na base da raque, axilares ou formando uma

sinflorescência frondobracteada na porção distal dos ramos, raramente caulifloras. As flores são actinomorfas, bissexuais e 5-mero. O cálice é cupuliforme e as sépalas são valvadas de tamanhos iguais. A corola possui pétalas obovadas a espatuladas com apêndice petalífero bífido, as vezes marginal. O disco nectarífero é extraestaminal e anelar, anelar-lobado ou mais raramente 5 lobado. Os estames variam de 6-8, e o polén é colporado e estriado. O ovário é tricarpelar, com um óvulo por carpelo, o estilete é alongado e com três estigmas. Os frutos são esquizocárpicos em mericarpos samaróides e as sementes são quase sempre esféricas e sem arilo.

*Thinouia* foi dividido em duas secções, *Thinouia* sect. *Lepidodine* Radlk. (= *T.* sect. *Thinouia*), com uma única espécie, *T. myriantha*, reconhecida por apresentar apêndices petalíferos mais longos que as pétalas; e *T.* sect. *Petalodine* Radlk., caracterizada por apresentar as pétalas mais longas ou iguais aos apêndices petalíferos, contendo o restante das espécies (Radlkofer 1878). Nos últimos 100 anos, não foram desenvolvidos trabalhos que englobassem todas as espécies de *Thinouia* e o tratamento mais completo foi o realizado por Radlkofer (1931) na monografia mundial das Sapindaceae, onde o gênero incluía 11 espécies. Posteriormente, novos táxons foram publicados e rearranjos taxonômicos foram propostos para as espécies de modo fragmentado (Croat 1976; Ferrucci 1991; Acevedo-Rodríguez 1993; Ferrucci & Somner 2008).

Esta tese tem como objetivo um aprofundamento nos estudos de Paullinieae, em especial do gênero *Thinouia*, através de uma nova filogenia para esclarecer as relações do gênero com a tribo e testar o monofiletismo suportado na hipótese filogenética apresentada por Acevedo-Rodríguez *et al.* (2017). Além disso, apresentar uma atualização do conhecimento sistemático de *Thinouia* com base em dados filogenéticos moleculares, providenciando um estudo detalhado da circunscrição das espécies (incluindo novos táxons), suas distribuições e status de conservação. Ainda, objetiva-se apresentar uma abordagem biogeográfica de Paullinieae, identificando os padrões de distribuição, centro de riqueza e áreas de endemismo, assim como avaliar as variáveis ambientais que possam influenciar na distribuição e riqueza da tribo.

**No capítulo 1** é apresentada uma nova filogenia da tribo Paullinieae, baseada em dados moleculares. Reconhecemos o monofiletismo de *Thinouia*, seu posicionamento como gênero irmão de todos os demais e corroboramos a sinonimização de *Allossanthus*. Uma nova espécie também é descrita, *Thinouia cazumbensis*.

**No capítulo 2** é apresentada a revisão taxonômica e filogenia de *Thinouia*, abrangendo uma visão geral da morfologia e distribuição do gênero, descrição das espécies, chave de identificação, ilustrações, avaliações dos status de conservação, comentários ecológicos e nomenclaturais. Neste capítulo uma nova espécie também é descrita.

**No capítulo 3** é apresentado uma abordagem biogeográfica para Paullinieae, tendo como base um conjunto de dados de 39.347 registros de 435 espécies da tribo. Identificamos os padrões de distribuição, centros de diversidade e áreas de endemismos para a tribo e gêneros. Além disso, identificamos que as variáveis ambientais possuem um grande papel na predição da riqueza de espécies de Paullinieae.

## Referências

- Acevedo-Rodríguez, P. 1993. Systematics of *Serjania* (Sapindaceae). Part 1. A revision of *Serjania* sect. *Platycoccus*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 67: 1–96.
- Acevedo-Rodríguez, P., P. C. van Welzen, F. Adema, and R. W. J. M. van der Ham. 2011. Sapindaceae (357–407) in *The families and genera of vascular plants. Eudicots: Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae*, ed. Kubitzki. Springer, Berlin.
- Acevedo-Rodríguez, P., K. J. Wurdack, M. S. Ferrucci, G. Johnson, P. Dias, R. G. Coelho, G. V. Somner, V. W. Steinmann, E. A. Zimmer, and M. T. Strong. 2017. Generic relationships and classification of tribe Paullinieae (Sapindaceae) with a new concept of supertribe Paullinioidae. *Systematic Botany* 42(1): 96–114.
- Beck, H. T. 1992. *Chimborazoa* (Sapindaceae), a new genus from Ecuador. *Brittonia* 44: 306–311.
- Buerki, S., F. Forest, P. Acevedo-Rodríguez, M. W. Callmander, J. A. A. Nylander, M. Harrington, I. Sanmartín, P. Küpfer, and N. Alvarez. 2009. Plastid and nuclear DNA markers reveal intricate relationship at subfamilial and tribal levels in soapberry family (Sapindaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 238–258.
- Buerki, S., F. Forest, T. Sandler, and N. Alvarez. 2013. The abrupt climate change at the Eocene-Oligocene boundary and the emergence of South-East Asia triggered the spread of sapindaceous lineages. *Annals of Botany* 112: 151–160.
- Candolle, A. P. 1824. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Vol. 1: 601. Paris: Treutel and Würtz.
- Cole, T. C. H., M. S. Ferrucci, and E. E. A. Tolke. 2018. Filogenia de Sapindaceae, Português. Doi: 10.13140/RG.2.2.24946.20162.
- Croat, T. B. 1976. Flora of Panama. Part VI, fascicle 3. Family 108. Sapindaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 419–540.

Ferrucci, M. S. 1991. Sapindaceae. Pp. 1–144 in *Flora del Paraguay*, eds. R. Spichiger and L. Ramella. Conservatoire et Jardin botaniques, Ville de Genève.

Ferrucci, M.S., G. V. Somner. 2008. *Thinouia restingae* (Sapindaceae: Paullineae), una nueva especie de Brasil. *Brittonia* 60(4): 371–376.

Gadek, P. A., D. L. Alpers, M. M. Heslewood and C. J. Quinn. 2000. Relations within Cupressaceae sensu lato: a combined morphological and molecular approach. *American Journal of Botany* 87: 1044-1057.

Gentry, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557–593.

Gildenhuis, E., A. G. Ellis, S. P. Carroll, and J. J. Le Roux. 2015. Combining natal range distributions and phylogeny to resolve biogeographic uncertainties in balloon vines (*Cardiospermum*, Sapindaceae). *Diversity & Distributions* 21: 163–174.

Hunziker, A. T. 1978. Notas críticas sobre Sapindaceas argentinas. III. *Houssayanthus*, genus novum Sapindacearum. *Kurtziana* 11: 7–24.

Jud, N. A., E. A. Sarah, W. N. Chris, L. B. Carolina, and J. G. Chery. 2021. Climbing since the early Miocene: The fossil record of Paullinieae (Sapindaceae). *Plos One* 16(4): e0248369.

Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg and P. F. Stevens. 2008. *Plant Systematics. A Phylogenetic Approach*. Third Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.

Kunth, C. S. 1821. Sapindaceae, pp. 99–135 in *Nova Genera et Species Plantarum* (quarto ed.) vol. 5, eds. A. Humboldt, A. Bonpland, and C. S. Kunth. Paris.

Radlkofer, L. 1890. Conspectus tribum Sapindacearum. *Sitzungsberichte der Mathematisch-Physikalischen Classe der Königl. Bayer Akademie der Wissenschaften zu München* 20: 215–220.

Radlkofer, L. 1895. Sapindaceae. In: A. Engler & K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, III, vol. 5, pp. 277–366. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Radlkofer, L. 1931–1934. Sapindaceae. Pp. 1–1539 in A. Engler, *Das Pflanzenreich IV, 165, Heft 98a–h*. Leipzig: W. Engelmann.

Soltis, D. E., P. S. Soltis, P. K. Endress and M. W. Chase. 2005. *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.

Steinmann, V. W., M. S. Ferrucci, and C. A. Maya-Lastra. 2022. Phylogenetics of *Serjania* (Sapindaceae-Paullinieae), with emphasis on fruit evolution and the description of a new species from Michoacán, Mexico. *Systematics and Biodiversity* 20(1): 1–21.

Thorne, R. F. 2000. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class Angiospermae. *Botanical Review*. 68: 441–647.

Ulmadevi, I. and M, Daniel. 1991. Chemosystematics of the Sapindaceae. *Feddes Repertorium*. 102: 607-612.

## Capítulo 1

### **A new species of *Thinouia* (Paullinieae, Sapindaceae) from the Amazon and its phylogenetic placement**

**Publicado na Phytokeys 165:115-126 (2020)**

<https://doi.org/10.3897/phytokeys.165.57341>



## **A new species of *Thinouia* (Paullinieae, Sapindaceae) from the Amazon and its phylogenetic placement**

**Abstract** – *Thinouia* is a Neotropical genus of lianas with approximately 12 species and is the only genus in tribe Paullinieae with actinomorphic flowers. During a taxonomic revision of the genus and fieldwork in south-western Amazonia, we found a new species that appears similar to *Thinouia trifoliata* (ex *Allosanthus*) because of its racemiform inflorescence. However, before describing the new species, we had to confirm that *Allosanthus* was congeneric with *Thinouia* so we could place the new species in the correct genus. The results of the phylogenetic analysis, based on molecular data (*trnL* intron and ITS sequences), show that *Allosanthus* should be included in *Thinouia*. Thus, the new taxon is described here as *Thinouia cazumbensis* **sp. nov.** The new species is described, illustrated and phylogenetic trees showing relationships within supertribe Paullinioidae and *Thinouia* and the congeneric *Allosanthus* are given.

**Keywords** – *Allosanthus*, Amazonia, Brazil, lianas, neotropical biodiversity, Paullinioidae, Paullinieae, Sapindales, Sapindaceae, taxonomy, *Thinouia*

### **Introduction**

*Thinouia* is a neotropical genus of lianas that includes around 12 species, of which *T. myriantha* Planch. & Triana is widely distributed, including records from Mexico, Central America and northern South America (Ferrucci and Somner 2008; Acevedo-Rodríguez et al. 2011). The remaining species are distributed in Brazil, Bolivia, Paraguay and Peru, except for *T. tomocarpa* Standl. which is restricted to Mexico, Belize and Guatemala. Most *Thinouia* species occur in rainforest; a few species occur in savannah (BFG 2015).

*Thinouia* was proposed by Triana & Planchon (Triana and Planchon 1862). It is characterised by the presence of umbelliform and racemiform thyrses, actinomorphic flowers with marginal or bifid petal appendages, an annular disc and schizocarpic fruits that split into three mericarps, each with a distal wing (Ferrucci and Somner 2008; Acevedo-Rodríguez et al. 2017).

Molecular phylogenetic studies show that *Thinouia* is a monophyletic group in Sapindaceae. In the most recent phylogenetic study, tribe Paullinieae (i.e., *Cardiospermum*, *Lophostigma*, *Paullinia*, *Serjania*, *Thinouia* and *Urvillea*) is a well-supported clade with *Thinouia* sister to the remaining genera (Acevedo-Rodríguez et al. 2017). In the same work, the monospecific genus *Allosanthus* (*A. trifoliatus* Radlk.) was maintained as a synonym of *Thinouia*, based on morphological characters. The only differentiating character (i.e., a racemiform inflorescence) was not considered worthy of generic recognition (Acevedo-Rodríguez et al. 2011, 2017).

During a taxonomic revision of the genus and fieldwork in south-western Amazonia, we found a new species of *Thinouia* that is similar to *Thinouia trifoliata* (Radlk.) Acev.-Rodr. & Ferrucci because of its racemiform inflorescence. Since we now have high-quality DNA material for the taxa previously assigned to *Allosanthus*, we re-analysed the placement of *Allosanthus* within *Thinouia* and further tested the monophyly of *Thinouia s.l.*, which revealed the correct position of the new species.

## Material and Methods

*Plant material* - We collected the new species in Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema in Sena Madureira, Acre, Brazil. The collection was pressed and dried for vouchers, leaves were collected in silica gel for DNA extraction and reproductive structures were fixed in 70% alcohol for morphological analyses, which were performed using a stereomicroscope. The morphological structures were described using the terminology in Radford et al. (1974) and Weberling (1989). The herbarium abbreviations cited in the text follow Thiers (2020, cont. upd.).

*Phylogenetic analysis* – The phylogenetic analysis included the same taxa and molecular markers of Acevedo-Rodríguez et al. (2017), 93 taxa, plastid marker trnL intron and nuclear ribosomal internal transcribed spacer, ITS. Six samples (*Allosanthus sp.*, *Allosanthus trifoliatus*, *Thinouia mucronata*, *T. myriantha*, *T. obliqua* and *Thinouia sp.*), including the new species, were added to the analysis, using the same molecular markers. For these additional taxa, approximately 60 mg of leaf tissue were pulverised with TissueLyzer® (Qiagen, Düesseldorf, Germany) for 3 min at 60 hz. The DNA extraction used the DNA NucleoSpin® Plant II kit (Machery-Nagel, GmbH & Co. KG, Düeren, Germany) following the manufacturer's protocol. Primers and the PCR amplification were identical to Acevedo-Rodríguez et al. (2017). Products were purified

and sequenced by Macrogen (Seoul, South Korea). All sequences, vouchers and GenBank accession numbers are summarised in Appendix 1.

The alignments were performed using MAFFT (Katoh et al. 2002) using the default parameters implemented in Geneious 2020.0.5 (Kearse et al. 2012). Poorly-aligned regions were removed and adjusted manually. We used jModelTest 2.0 (Guindon et al. 2010; Darriba et al. 2012) and the Akaike Information Criterion (AIC) to select the best-fit model of nucleotide substitution for each dataset. The GTR+I+G was selected as the best model for the ITS dataset, whereas the GTR+G was selected as the best model for the trnL dataset. Bayesian Inference (BI) analyses were conducted using MrBayes 3.2.2 (Ronquist et al. 2012) in the online CIPRES Science Gateway interface (Miller et al. 2015) with four Markov Chain Monte Carlo (MCMC) runs using a random starting tree and 10 million generations, with a sampling frequency of one every 1000 generations. We used Tracer 1.7 (Rambaut et al. 2018) to check for convergence of the MCMC and to check for stationarity. We discarded 25% of the trees as burn-in.

Phylogenetic trees were plotted and built inside the R environment (R Core Team 2020), version 3.6.2, using the packages ggplot2 (Wickham et al. 2020), ggtree (Yu et al. 2017; Yu and Lam 2020) and cowplot (Wilke 2019).

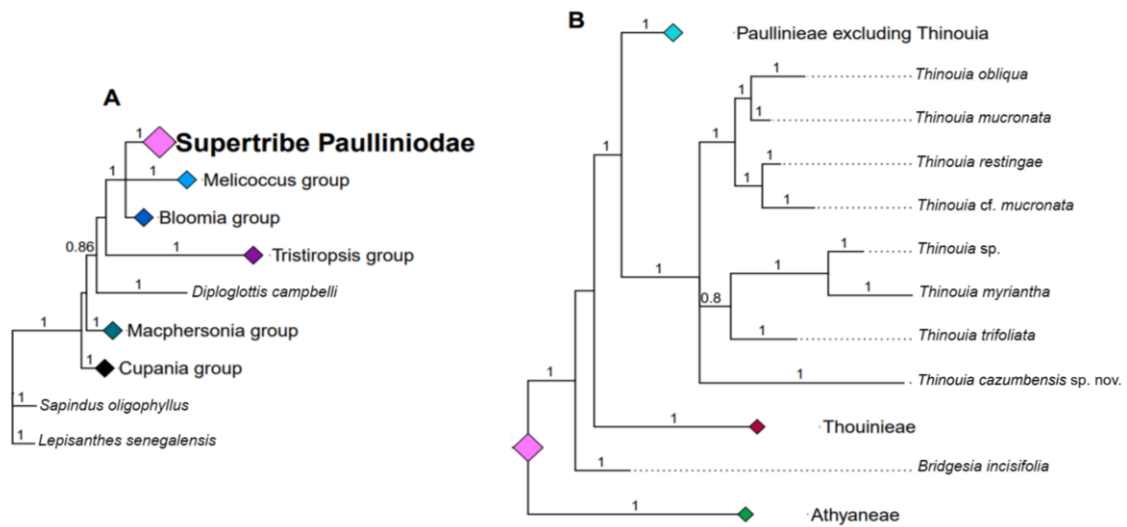
## Results

### Phylogenetic results

The ITS dataset included 99 terminals and 876 bp, the trnL dataset included 99 terminals and 727 bp and the combined dataset included 99 terminals and 1604 bp. Phylogenetic trees from the analyses of the combined dataset showed high posterior probability values (PP > 0.8). Only the topology from the combined analysis is described here (Fig. 1). Separate analyses of each locus did not reveal any strong groupings that would indicate incongruences.

Supertribe Paulliniodae is strongly supported as monophyletic (Fig. 1 A, PP = 1.0). The tribe Paullinieae is also strongly supported as monophyletic (PP = 1.0) and the genus *Thinouia* (including *Allosanthus*) is recovered as the clade, sister to the remaining genera of the tribe Paullinieae (PP = 1.0). *Thinouia* species are grouped in two main clades that are in a polytomy with the new species *Thinouia cazumbensis*. The first clade (PP = 1.0) includes *Thinouia obliqua*, *T. mucronata*, *T. restingae* and *T. cf.*

*mucronata* species. The second one (PP = 0.8) includes *Thinouia* sp., *T. myriantha* and *T. trifoliata* (= *Allosanthus trifoliatus* Radlk.) (Fig. 1).



**Figure 1. A.** Bayesian 50% majority-rule consensus tree from a Bayesian analysis of the combined, two-marker dataset for Paullinioidae and outgroups; **B.** Relationships of *Thinouia* and the congeneric *Allosanthus* [(=*Thinouia trifoliata* (Radlk.) Acev.-Rodr. & Ferrucci)], including the newly-described *Thinouia cazumbensis* sp. nov. Bayesian posterior probability values are indicated above the branches.

## Discussion

The broader relationships that we recovered within supertribe Paullinioidae largely agree with those in Acevedo-Rodríguez et al. (2017). Additionally, with the inclusion of new sequences of *Thinouia* in this study merged with sequence data from Acevedo-Rodríguez et al. (2017), our results recovered the same clades in tribe Paullinieae, where *Thinouia* forms a clade that is the earliest diverging lineage. Therefore, our phylogenetic results reinforce including *Allosanthus* in *Thinouia* as proposed by Acevedo-Rodríguez et al. (2011), based on morphological characters. The only differentiating morphological character (i.e., the racemiform inflorescence) was not considered worthy of generic recognition by Acevedo-Rodríguez et al. (2011, 2017) and the molecular data in the present study corroborate this conclusion. The position of the new species as a member of *Thinouia* is strongly supported albeit its relationship to other species is not fully resolved, perhaps because of our limited sampling of *Thinouia* or because only two markers have been sequenced.

## Taxonomic treatment

### *Thinouia cazumbensis* H.Medeiros, sp. nov.

Figure 2

**Diagnosis.** The new species differs from *Thinouia trifoliata* by the 5-lobed floral disc, fruits with trichomes and basal petal appendages smaller than the petals, versus annular disc, glabrous fruits and marginal petal appendages larger than the petals.

**Type.** Brazil. Acre. Sena Madureira. Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema, Núcleo Cazumbá, castanhal coletivo, floresta ombrófila aberta com bambu, 9°8'30''S, 68°56'23''W, 20 Jul 2018, H. Medeiros, M. Silveira & E.M. Soares 3401 (holotype RB!; isotypes: INPA!, SPF!, UFACPZ!, US!).

**Description.** Tendrilled liana 6-8 m long; stem puberulent, with yellowish to whitish indumentum, lenticellate; cross section simple, cylindrical. Leaves trifoliolate; stipules ca. 2 mm long, hirsute-tomentose, linear triangular to lanceolate; petiole 2–8.5 cm long, canaliculate; petiolules of lateral leaflets 0.2–0.8 cm long; leaflets 7–14 × 3–9 cm, oblong to ovate-rhomboidal, apex acute, mucronate, margins entire to dentate-serrate, with 2–4 teeth reduced to inconspicuous glands, ciliate, base truncate, rounded to obtuse, sometimes cuneate on the distal leaflet, glabrous on both surfaces, domatia sometimes in the axils of abaxial secondary veins. Thyrses axillary, racemiform, ca. 8.5–16 cm long, peduncle 1.1–2.8 cm long, rachis of 7.5–16 cm long; numerous cincinnus, sessile. Flowers ca. 2 mm long, pedicel ca. 0.5 mm long; sepals 5, ca. 1 mm long, fused at the base, lobes ovate, acute, glabrous and with prominent veins on the internal surface, external surface villous; petals 5, ca. 1.5 mm long, obovate, obtuse, clawed, villous on the central part and margins, the rest glabrous; petal appendages rudimentary, bifid, smaller than the petals, basally adnate, villous; nectary disc glabrous, 5-lobed, lobes ca. 1 mm long; staminate flower: stamens 8, 1.5 mm long, filaments villous for more than half of their length, anthers glabrous, pistillode ca. 1.5 mm long; pistillate flower: staminodes ca. 1 mm long, pistil ca. 1.5 mm long, style 0.5 mm long, with 3 stigmas, ovary ca. 1 mm long. Fruits ovate, chartaceous, 5–5.5 × 2–2.3 cm; cocci slightly inflated, 1.2–1.4 × 1.1–1.4 cm, including the ca. 2–3 mm long stipe constricted at junction with wing; epicarp densely strigose (simple trichomes of same length) on cocci, strigose on wings; endocarp glabrous. Seeds trigonous ovoid, ca. 6 × 4 mm, basally attached, glabrous, mature embryo not observed.

*Thinouia cazumbensis* is differentiated from most species of *Thinouia* by the thyrses axillary, racemiform (Figs. 2A and C) and the 5-lobed nectary disc, a character

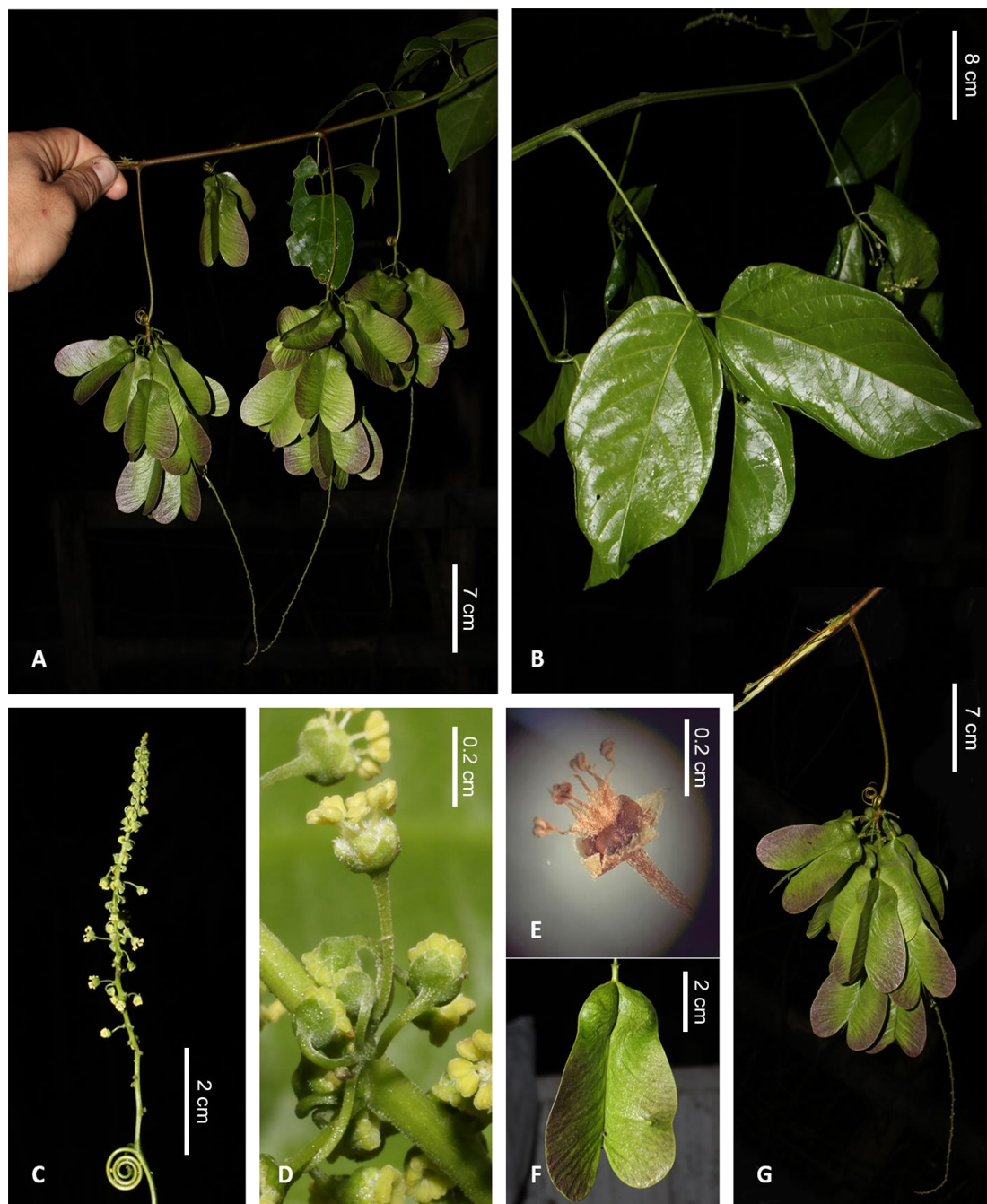
that is unique and for the first time recorded in the genus (Fig. 2E). The lobed nectary disc within *Thinouia* should be further investigated through morpho-anatomical studies to understand how nectaries evolved within the genus.

**Distribution and ecology.** *Thinouia cazumbensis* is known only from the Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema (Fig. 3) where it is an infrequent liana that reaches the canopy of the open rainforest with abundant bamboo (*Guadua* spp.) (Silveira 2005).

**Phenology.** Collected in flower and fruit during July.

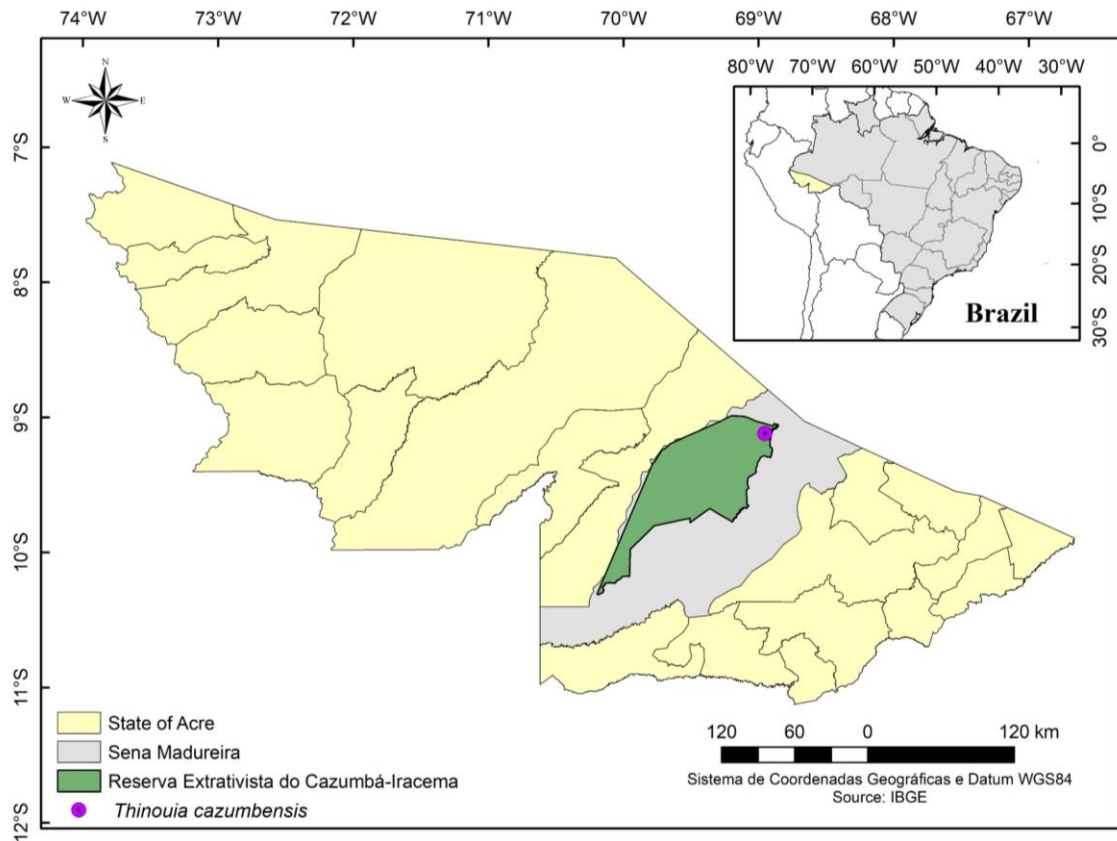
**Etymology.** The epithet *cazumbensis* refers to Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema, where the species was collected. In the 1980s, local rubber tappers and extractivists fought against the area becoming a rural settlement and on 19 September 2002 succeeded in getting the area designated as a conservation unit (ICMBio 2007). Situated in the State of Acre between the municipalities of Sena Madureira and Manoel Urbano, the Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema covers an area of 750,794.70 hectares of the Western Amazon Corridor, one of the seven major ecological corridors proposed for Brazil (Ricardo and Lima 2004).

**Conservation status.** The species is only known from one locality in Acre and is categorised as Data Deficient (DD) according to IUCN (2019). Further field studies are needed to evaluate its conservation status more accurately.



**Figure 2** – *Thinouia cazumbensis*. **A.** Fruiting branch; **B.** Detail of leaf, abaxial view; **C.** Racemiform inflorescence with a pair of basal tendrils; **D.** Detail of inflorescence (cincinnus); **E.** Flower with removed petals showing a 5-lobed nectary disc; **F.** Detail of fruit; **G.** Infructescence. (A–G) from H. Medeiros 3401 (RB). Photos by H. Medeiros.





**Figure 3** – Geographic distribution of *Thinouia cazumbensis*.

## Conclusion

*Thinouia cazumbensis* is supported as a distinct taxon, based on morphological and molecular sequence data. Its position within the genus is still undetermined, highlighting the need for in-depth taxonomic studies on this genus. Ongoing systematics studies, based on molecular and morphological analyses of *Thinouia*, should provide additional insights into the evolution and biogeographic history of this neotropical genus (H. Medeiros et al. in prep.).



## References

Acevedo-Rodríguez P, van Welzen PC, Adema F, van der Ham RWJM (2011) *Sapindaceae*. In: Kubitzki K (Ed) The families and genera of vascular plants. Eudicots: Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae. Berlin: Springer 357-407.

Acevedo-Rodríguez P, Wurdack KJ, Ferrucci MS, Johnson G, Dias P, Coelho RG, Somner GV, Steinmann VW, Zimmer EA, Strong MT (2017) Generic relationships and classification of tribe Paullinieae (Sapindaceae) with a new concept of supertribe Paullinioidae. *Systematic Botany* 42: 96–114. <https://doi.org/10.1600/036364417X694926>

BFG (2015) Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085–1113. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566411>

Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>

Ferrucci MS, Somner GV (2008) *Thinouia restingae* (Sapindaceae: Paullinieae), una nueva especie de Brasil. *Brittonia* 60: 371–376. <https://doi.org/10.1007/s12228-008-9041-0>

Guindon S, Dufayard JF, Lefort V, Anisimova M, Hordijk W, Gascuel O (2010) New algorithms and methods to estimate maximum likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology* 59: 307–321. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syq010>

ICMBio – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (2007) Plano de Manejo da Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema. Sena Madureira. <https://www.icmbio.gov.br/portal/resex-do-cazumba-iracema>

IUCN (2019) Guidelines for using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 14. Standards and Petitions Committee. <https://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> [accessed 14.09.2020]

Katoh K, Misawa K, Kuma KI, Miyata T (2002) MAFFT: A novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research* 30: 3059–3066. <https://doi.org/10.1093/nar/gkf436>

Kearse M, Moir R, Wilson A, Stones-Havas S, Cheung M, Sturrock S, Buxton S, Cooper A, Markowitz S, Duran C, Thierer T (2012) Geneious basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28: 1647–1649. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>

Miller MA, Schwartz T, Pickett BE, et al. (2015) A RESTful API for access to phylogenetic tools via the CIPRES Science Gateway. *Evolutionary Bioinformatics* 11: 43-48. <https://doi.org/10.4137/EBO.S21501>

R Core Team (2020) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

Radford AE, Dickison WC, Massey JR, Bell CR (1974) *Vascular Plant Systematics*. New York: Harper & Row Publishers.

Rambaut A, Drummond AJ, Xie D, Baele G and Suchard MA (2018) Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67: 901-904. [doi:10.1093/sysbio/syy032](https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032)

Ricardo MM, Lima RX (2004) Corredores ecológicos e suas políticas de implementação. In: Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação, 4., Anais. Vol. 2. Seminários. Curitiba: FBPN e Rede Nacional Pró-Unidades de Conservação.

Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>

Silveira M (2005) A floresta aberta com bambu no sudoeste da Amazônia: padrões e processos em múltiplas escalas. Rio Branco, EDUFAC, 1-157.

Thiers B [continuously updated] Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> [accessed 14.09.2020]

Triana MM, Planchon JE (1862) Prodrromus Florae Novo-Granatensis. Annales des sciences naturelles Ser. 4. Botanique 18: 258–381.

Weberling F (1989) Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge, U. K.: Press Syndicate of the University of Cambridge.

Wickham H, Chang W, Henry L, Pedersen TL, Takahashi K, Wilke C, Woo K, Yutani H, Dunnington D (2020) *Ggplot2: Create elegant data visualizations using the grammar of graphics*. <https://CRAN.R-project.org/package=ggplot2>

Wilke CO (2019) *Cowplot: Streamlined plot theme and plot annotations for 'Ggplot2'*. <https://CRAN.R-project.org/package=cowplot>

Yu G, Lam TT (2020) *Ggtree: An R package for visualization of tree and annotation data*. <https://yulab-smu.github.io/treedata-book/>

Yu G, Smith D, Zhu H, Guan Y, Lam TT (2017) Ggtree: An R package for visualization and annotation of phylogenetic trees with their covariates and other associated data. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 28–36. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12628>

**Appendix 1.** Voucher and GenBank information for the taxa included in the phylogenetic analyses. Listed as: taxon, collection, herbarium, place of origin and GenBank accession numbers (ITS, trnL intron). Herbarium acronyms follow Index Herbariorum (Thiers, continuously updated).

*Allophylastrum frutescens* Acev.-Rodr., Lima 812 (K), Brazil, KX584885, KX584982. *Allophylus abyssinicus* (Hochst.) Radlk., Desissa & Binggeli DD-318 (MO), Ethiopia, KX584886, KX584983. *Allophylus africanus* P. Beauv., Balkwill 4206 (MO), South Africa, KX584887, KX584984. *Allophylus arboreus* Choux, Wohlhauser & Stiefle 60072 (MO), Madagascar, KX584888, KX584985. *Allophylus bicruris* Radlk., Barthelat 828 (MO), Mayotte, KX584889, KX584986. *Allophylus bojerianus* (Cambess.) Blume, Ratovoson 961 (MO), Madagascar, KX584890, KX584987. *Allophylus chaunostachys* Gilg, Mwangoko 729 (MO), Tanzania, KX584891, KX584988. *Allophylus chirindensis* Baker f., Hizza 26 (MO), Tanzania, KX584892, KX584989. *Allophylus cominia* Sw., Acevedo-Rodríguez 12216 (US), Mexico, KX584893, KX584990. *Allophylus crassinervis* Radlk., Acevedo-Rodríguez s.n. (no voucher), Puerto Rico, KX584894, KX584991. *Allophylus decipiens* (E. Mey.) Radlk., Phillipson 4194 (MO), South Africa, KX584895, KX584992. *Allophylus gardineri* Summerh., Pignal 1834 (MO), Mayotte, KX584897, KX584994. *Allophylus hirtellus* (Hook. f.) Radlk., Cheek 5059 (?), KX584898, KX584995. *Allophylus pervillei* Blume, Hoffmann 399 (MO), Mayotte, KX584899, KX584996. *Allophylus poungouensis* Pellegr., McPherson 16109 (MO), Gabon, KX584900, KX584997. *Allophylus puberulus* (Cambess.) Radlk., Somner 1069 (US), Brazil, KX584901, KX584998. *Allophylus racemosus* Sw., Acevedo-Rodríguez 12180 (US), Mexico, KX584902, KX584999. *Allophylus rubifolius* (A. Rich.) Engl., Kuchar 23357 (MO), Tanzania, KX584903, KX585000. *Allophylus* sp., Acevedo-Rodríguez 14847 (NY), Brazil, KX584904, KX585001. *Athyana weinmanniifolia* (Griseb.) Radlk., Acevedo-Rodríguez 11166 (US), Bolivia, KX584906, KX585003. *Balsas guerrerensis* Cruz Durán & K. Vega, Vega Flores 1318 (US), Mexico, KX584908, KX585005. *Bridgesia incisifolia* Cambess., Landrum 9824 (NY), Chile, KX584909, KX585006. *Cardiospermum corindum* L., Harder & Bringham 3495 (MO), Zambia, KX584912, KX585007. *Cardiospermum cuchujaquense* Ferrucci & Acev.-Rodr., Van Devender 92-1012 (ARIZ), Mexico, KX584914, KX585008. *Cardiospermum grandiflorum* Sw., ATBP 603 (MO), Uganda, KX584915, KX585009. *Cardiospermum grandiflorum* Sw.,

Gildenhuis H1 (?), Hawaii, KM062277, KM062362. *Cardiospermum heringeri* Ferrucci, Urdampilleta 437 (US), Brazil, KX584917, KX585010. *Cardiospermum urvilleoides* (Radlk.) Ferrucci, Urdampilleta 425 (US), Brazil, KX584922, KX585013. *Chimborazoa lachnocarpa* (Radlk.) H.T. Beck, Wiggins 11060 (US), Ecuador, KX584923, KX585014. *Diatenopteryx sorbifolia* Radlk., Zardini 43371 (MO), Paraguay, EU720534, EU721303. *Dictyoneura obtusa* Blume, Edwards KE142 (JCT), Australia, EU720428, EU721187. *Diploglottis campbellii* Cheel, Chase 2048 (K), Australia, EU720457, EU721224. *Guindilia dissecta* (Covas & Burkart) Hunz., Ferrucci 2928 (CTES), Argentina, KX584926, KX585017. *Guioa villosa* Radlk., McPherson 18040 (MO), New Caledonia, EU720544, EU721314. *Haplocoelum inoploeum* Radlk., Lap 117 (?), FJ514259, FJ514265. *Houssayanthus biternatus* (Weath) Rzed. & Calderón, Catalán & Terán 837 (MO), Mexico, KX584927, KX585018. *Houssayanthus incanus* (Radlk.) Ferrucci, Ferrucci 2710 (CTES), Argentina, KX584928, KX585019. *Jagera javanica* (Blume) Kalkman, Chase 2130 (K), Bogor, EU721236, EU720468. *Lepisanthes senegalensis* (Poir.) Leenh., Callmander 627 (MO), Madagascar, EU720492, U72126. *Lophostigma plumosum* Radlk., Acevedo-Rodríguez 6554 (US), Bolivia, KX584929, KX585020. *Macphersonia gracilis* O. Hoffm., Rabenantoandro 1081 (MO), Madagascar, EU720550, EU721320. *Matayba guianensis* Aubl., Acevedo-Rodríguez 12342 (US), French Guiana, EU720527, EU721294. *Melicoccus lepidopetalus* Radlk., Acevedo-Rodríguez 11128 (US), Bolivia, EU720443, EU721206. *Paullinia clathrata* Radlk., Acevedo-Rodríguez 14305 (US), Peru, KX584930, KX585021. *Paullinia coriacea* Casar., Somner 1070 (RBR), Brazil, KX584931, KX585022. *Paullinia cuneata* Radlk., Acevedo-Rodríguez 14255 (US), Peru, KX584932, KX585023. *Paullinia elegans* Cambess., Acevedo-Rodríguez 14976 (US), Brazil, KX584933, KX585024. *Paullinia hystrix* Radlk., Acevedo-Rodríguez 14417 (US), Peru, KX584934, KX585025. *Paullinia imberbis* Radlk., Schunke Vigo 14928 (US), Peru, KX584935, KX585026. *Paullinia olivacea* Radlk., Schunke Vigo 16002 (US), Peru, KX584936, KX585027. *Paullinia pinnata* L., Acevedo-Rodríguez 11088 (US), French Guiana, KX584937, KX585028. *Paullinia prevostiana* Acev.-Rodr., Acevedo-Rodríguez 11113 (US), French Guiana, KX584938, KX585029. *Paullinia rubiginosa* Cambess., Thomas 12995 (US), Brazil, KX584939, KX585030. *Paullinia spicata* Benth., Acevedo-Rodríguez 12344 (US), French Guiana, KX584941, KX585032. *Paullinia stellata* Radlk., Acevedo-Rodríguez 14958 (US), Brazil, KX584942, KX585033. *Paullinia xestophylla* Radlk., Hoffman 5955 (US), Suriname,

KX584943, KX585034. *Plagioscyphus unijugatus* Capuron, Buerki 145 (NEU), Madagascar, EU720475, EU721245. *Sapindus oligophyllus* Merr. & Chun, How 70627 (US), China, KX584944, KX585035. *Serjania altissima* (Poepp.) Radlk., Acevedo-Rodríguez 14953 (US), Brazil, KX584945, KX585036. *Serjania ampelopsis* Planch. & Lind., Acevedo-Rodríguez 11181 (US), Bolivia, KX584946, KX585037. *Serjania caracasana* (Jacq.) Willd., Acevedo-Rodríguez 15107 (US), Mexico, KX584947, KX585038. *Serjania* cf. *caracasana* (Jacq.) Willd., Acevedo-Rodríguez 3483 (US), Guyana, KX584948, KX585039. *Serjania clematidifolia* Cambess., Somner 1078 (RBR), Brazil, KX584949, KX585040. *Serjania communis* Cambess., Somner 1334 (US), Brazil, KX584950, KX585041. *Serjania cuspidata* Cambess., Somner 1400 (US), Brazil, KX584951, KX585042. *Serjania emarginata* Kunth, Acevedo-Rodríguez 15135 (US), Mexico, KX584954, KX585043. *Serjania erythrocaulis* Acev.-Rodr. & Somner, Acevedo-Rodríguez 3729 (US), Brazil, KX584955, KX585044. *Serjania eucardia* Radlk., Somner 1072 (RBR), Brazil, KX584956, KX585045. *Serjania fuscifolia* Radlk., Somner 1455 (RBR), Brazil, KX584957, KX585046. *Serjania ichthyoctona* Radlk., Somner 1081 (RBR), Brazil, KX584960, KX585048. *Serjania lethalis* St. Hil., Roque 1860 (ALCB), Brazil, KX584961, KX585049. *Serjania lethalis* St. Hil., Somner 1381 (RBR), Brazil, KX584962, KX585050. *Serjania marginata* Casar., Acevedo-Rodríguez 11131 (US), Bolivia, KX584963, KX585051. *Serjania mexicana* (L.) Willd., Acevedo-Rodríguez 12014 (US), Jamaica, KX584965, KX585052. *Serjania mexicana* (L.) Willd., Acevedo-Rodríguez 15080 (US), Mexico, KX584966, KX585053. *Serjania paniculata* Kunth, Acevedo-Rodríguez 15143 (US), Mexico, KX584967, KX585054. *Serjania perulacea* Radlk., Acevedo-Rodríguez 11134 (US), Bolivia, KX584968, KX585055. *Serjania unguiculata* Radlk., Acevedo-Rodríguez 15081 (US), Mexico, KX584969, KX585056. *Serjania yucatanensis* Standl., Acevedo-Rodríguez 12183 (US), Mexico, KX584970, KX585057. *Talisia nervosa* Radlk., Pennington 628 (MO), ~, EU720474, EU721244. *Talisia obovata* A.C. Sm., Lombello 13 (MO), Brazil, EU720485, EU721255. *Thinouia cazumbensis* sp. nov., Medeiros 3401 (RB) Brazil, MT853074, MT847016. *Thinouia mucronata* Radlk., Keller 6919 (US), Argentina, KX584971, KX585058. *Thinouia* cf. *mucronata* Radlk., Medeiros 3800 (RB) Brazil, MT853076, MT847018. *Thinouia myriantha* Radlk., Torke 2024 (HSTM), Brazil, MT853071, MT847013. *Thinouia obliqua* Radlk., Medeiros 3793 (RB) Brazil, MT853075, MT847017. *Thinouia* sp., Medeiros 2193 (RB), Brazil, MT853072, MT847014. *Thinouia restingae* Ferrucci & Somner, Somner 1074 (RBR), Brazil,

KX584972, KX585060. *Thinouia trifoliata* (Radlk.) Acev.-Rodr. & Ferrucci, Medeiros 3331 (RB), Brazil, MT853073, MT847015. *Thouinia acuminata* S. Watson, Liston 633-2, —, EU720478, EU721249. *Thouinia villosa* DC., Hall 825 (US), Mexico, KX584975, KX585062. *Tristiropsis acutangula* Radlk., Chase 1358 (K), Bogor, EU720453, EU721220. *Urvillea chacoensis* Hunz., Acevedo-Rodríguez 11133 (US), Bolivia, KX584976, KX585063. *Urvillea chacoensis* Hunz., Keller 6834 (US), Argentina, KX584977, KX585064. *Urvillea pterocarpa* (Radlk.) Acev.-Rodr. & Ferrucci, Urdampilleta 321 (US), Brazil, KX585012, KX584921. *Urvillea rufescens* Cambess., Somner 1073 (RBR), Brazil, KX584978, KX585065. *Urvillea ulmacea* Kunth, Acevedo-Rodríguez 15145 (US), Mexico, KX584979, KX585066. *Urvillea ulmacea* Kunth, Reyes-García 5585 (MO), Mexico, KX584980, KX585067. *Vouarana guianensis* Aubl., Acevedo-Rodríguez 5031 (US), French Guiana, KX584981, KX585068.

## Capítulo 2

### **Taxonomic revision and phylogenetic relationships of *Thinouia* (Sapindaceae): A Neotropical Genus**

**Para ser submetido a Systematic Botany**



**Abstract**—A taxonomic revision of *Thinouia* (Sapindaceae) is presented, including typifications, and descriptions for all accepted species. Phylogenetic analyses based on molecular data confirm that the genus is monophyletic and includes two main clades with *T. cazumbensis* sister of the other species of the genus. Thirteen species of *Thinouia* are accepted including a new species from the Amazon. The genus is distributed in Continental Tropical America, its highest diversity is found in South America, and its species can be distinguished by morphological details of leaves, indumenta, inflorescences, flowers, and fruits. We present a full review of the morphological and geographical distribution of the genus, along with an identification key, and provide distribution maps, conservation risk assessments, illustrations, and comments on the ecology and taxonomy for all species, gathered from the literature and fieldwork.

**Keywords**— Lianas, Neotropical flora, Paullinieae, Sapindoideae, Sapindales

## INTRODUCTION

*Thinouia* was described by Triana and Planchon (1862) based on *Thinouia myriantha* Triana & Planch., who in the same work transferred *Thouinia scandens* Cambess. (1824) to *Thinouia*. The genus wasn't immediately recognized by contemporaries of Triana & Planchon, e.g., Bentham & Hooker (1867), Baillon (1874), until Radlkofer [1829–1927], the acclaimed specialist of Sapindaceae, published a new species and a synopsis of the genus in 1878, where he recognized seven species. In his treatment of Sapindaceae for Martius' *Flora Brasiliensis* (1893), Radlkofer monographed *Thinouia* recognizing 11 species. In his posthumous publication of Sapindaceae for Engler's *Das Pflanzenreich* (1931–1934) his treatment of *Thinouia* was published verbatim from his treatment of *Flora Brasiliensis*.

Radlkofer (1878) organized the genus in two sections. *Thinouia* sect. *Lepidodine* (= sect. *Thinouia*), with a single species, *T. myriantha*, was characterized by the presence of a petaloid appendage that is longer than the petals; *Thinouia* sect. *Petalodine*, with five species, characterized by a petaloid appendage that is smaller than the petals. *Thinouia obliqua* wasn't classified in this scheme because the flowers of this species were unknown at the time. In 1890, recognizing the affinity of *Thinouia* to other genera of climbing Sapindaceae, Radlkofer placed *Thinouia* in a monotypic subtribe

(Thinouieae) within tribe Paullinieae, which in turn was placed in his series Eusapindaceae (= subfam. Sapindoideae). In his monograph (1893) he presented a brief taxonomic history of the genus and recognized the following 11 species: *Thinouia compressa* Radlk., *T. coriacea* Radlk., *T. mucronata* Radlk., *T. myriantha* Triana & Planch., *T. obliqua* Radlk., *T. paraguayensis* (Britton) Radlk., *T. repanda* Radlk., *T. sepium* S.Moore, *T. scandens* (Cambess.) Triana & Planch., *T. ternata* Radlk., and *T. ventricosa* Radlk.

Following Radlkofer's work, few changes have taken place in the taxonomy of the genus. Based on the striking morphology of the fruits, Standley (1936) described *Thinouia tomocarpa* from British Honduras (=Belize), a discovery that expanded the known distribution of the genus outside South America. In 1976, Croat recorded *T. myriantha* from Panama while placing *T. tomocarpa* as a synonym of this species. Ferrucci (1991), in her treatment of Sapindaceae for Flora de Paraguay, recorded for the first time the distribution of *T. compressa* and *T. mucronata* to Paraguay and synonymized *T. repanda* under *T. mucronata* and *T. sepium* under *T. paraguayensis*.

While revising *Serjania* sect. *Platycoccus*, Acevedo-Rodríguez (1993), and based on a morphological-based cladistic analysis, proposed *Thinouia* as a member of tribe Cupanieae, in the vicinity of *Allosanthus* Radlk. This placement was later reverted, and *Allosanthus* was placed in the synonymy of *Thinouia* (Acevedo-Rodríguez et al. 2011), a decision that is supported by recent molecular-based studies (Acevedo-Rodríguez et al. 2017, Medeiros et al. 2020). In 2008, Ferrucci & Somner described *Thinouia restingae* a species endemic to SE Brazil, which they placed in section *Petalodine*. They also presented a key to the species of *Thinouia* occurring in Brazil. In 2020, *T. cazumbensis* H.Medeiros was described from the state of Acre, Brazil (Medeiros et al. 2020).

After extensive fieldwork, herbarium consultation, and molecular phylogenetic studies (Acevedo-Rodríguez et al. 2017; Medeiros et al. 2020), we present an updated taxonomic revision of *Thinouia* based on novel molecular phylogenetic data. Since the last taxonomic revision of the genus (Radlkofer 1931), almost 100 years ago, new species have been described, more information regard distribution, morphology and ecology have been gathered and the phylogenetic relationship among the species has been analyzed. In this revision, we provide morphological descriptions for all taxa, along with an identification key, illustrations, distribution maps, conservation risk assessments, and comments on their ecology, nomenclature and taxonomy.

## MATERIALS AND METHODS

**Taxonomy**—Morphological descriptions and phenology of species are based on fieldwork observations gathered by the senior author, and on the study of herbarium specimens deposited at the following herbaria: ALCB, BHCB, CEPEC, CVRD, ESA, F, FUEL, GH, HCF, HSTM, HUEFS, IAN, ICN, INPA, F, K, NY, MBM, MBML, MEDEL, MEXU, MG, MICH, MO, P, QCNE, R, RB, RBR, RON, SP, SPF, U, UB, UFACPZ, UPCB, USM, US, and VIES (according to Thiers 2021, continuously updated). Our analyses included the samples deposited in the Laboratory of Botany and Plant Ecology of the Federal University of Acre (LABEV). The indumenta terminology follows Beentje (2010), leaf and fruits terminology follow Radford et al. (1974), leaf venation terminology follow Ellis et al. (2009), inflorescence terminology follow Werbeling (1965). The species concept follows the evolutionary species concept of de Queiroz (2007) and considered isolated evolutionary lineages diagnosed by morphological characters as separate species.

Maps were elaborated using ArcGIS 10.5 software (ESRI 2016), geographical coordinates were obtained from herbaria specimens, and shapfiles were obtained from Americas Base Map (Bettler et al. 2004) and WWF (2022). For each species one representative specimen per municipality is presented. An Index to Numbered Collections Studied is included in Appendix I.

The conservation status for each species was evaluated according to criteria adopted by International Union Conservation of Nature (IUCN 2022), with the extent of occurrence and area of occupancy calculated through Kew's GeoCAT tool (available at: [www.geocat.kew.org/](http://www.geocat.kew.org/)) for *T. tomocarpa* and *T. silveirae*. The others species the extent of occurrence and area of occupancy calculated in collaboration with the CNCFlora (available at: [www.cncflora.jbrj.gov.br](http://www.cncflora.jbrj.gov.br)), adopting extent of occurrence (EOO) for the weedy species, and area of occupancy (AOO), based on 2 km cell width, for the remaining species. To calculate EOO and AOO, we excluded collections which could not be properly georeferenced.

**Phylogenetic reconstruction**—The phylogenetic analysis included the same markers of Acevedo-Rodríguez et al. (2017) and Medeiros et al. (2020), plastid marker trnL intron and nuclear ribosomal internal transcribed spacer, ITS. The Genomic DNA was extracted using DNA NucleoSpin Plant II kit (Machery-Nagel, GmbH & Co. KG, Dueren, Germany) following the manufacturer's protocol. Approximately 60 mg of leaf

tissue that were pulverized with TissueLyzer (Qiagen, Duesseldorf, Germany) for 3 min at 60 hz. PCR amplification used the Primers and the protocols described in Acevedo-Rodríguez et al. (2017). PCR products were purified and sequenced by Macrogen (Seoul, South Korea). All sequences, vouchers and GenBank accession numbers are summarized in Appendix II.

The alignments were performed using Muscle (Edgar 2004) using the default parameters implemented in Geneious software (Kearse et al. 2012). Poorly aligned region were removed and adjusted manually. We used jModelTest 2.0 (Guindon et al. 2010; Darriba et al. 2012) and the Akaike information criterion (AIC) to select the best-fit model of nucleotide substitution for each dataset. The GTR+I+G was selected as the best model for the ITS dataset, whereas the HKY+G was selected as the best model for the trnL dataset. Bayesian Inference (BI) analyses were conducted using MrBayes 3.2.2 (Ronquist et al. 2012) in the online CIPRES Science Gateway interface (Miller et al. 2010) with four Markov chain Monte Carlo (MCMC) runs using a random starting tree and 10 million generations, with a sampling frequency of one every 1000<sup>th</sup> generations. We used Tracer 1.7 (Rambaut et al. 2018) to check for convergence of the MCMC and to check for stationarity. We discarded 25% of the trees as burn-in.

Additionally, the petals appendage has been an important character for the infrageneric classification, and therefore a simple ancestral character state reconstruction of appendage size of petal type (longer than the petals vs. small or equal than the petals) was performed with Mesquite v. 3.61 (Maddison & Maddison 2019) based on two complementary approaches, parsimony ancestral states, and likelihood ancestral states. For the likelihood ancestral states method, the current probability model was selected.

## RESULTS

***Distribution and ecology***—*Thinouia* is a relatively small genus of Neotropical lianas comprising 13 species distributed from southern Mexico to southern Brazil and Argentina, across a wide variety of habitats, including savannahs, evergreen and rainforests in the Amazon, Central America, and Brazilian Atlantic Forest (Fig. 1). The occurrence of *Thinouia* in Central America and Guiana shield is almost entirely due to two species widely distributed (*T. trifoliolata* and *T. myriantha*) and in the southern Mexico with only one species (*T. tomocarpa*). The Amazon region and the Brazilian

Atlantic Forest are major centers of diversity for the genus with four and eight species, respectively. Furthermore, some species also occur in cerrado vegetation, in gallery or seasonally dry forest.

**Morphology**— LIFE FORM, STEM MORPHOLOGY AND MACROANATOMY—All species of *Thinouia* are tendrilled lianas that often reach the canopy of the forest. However, in the absence of phorophytes, some species may grow as arching shrubs.

Stems are woody, reaching up to 10 cm in diam. and 15 m in length in some species (e.g., *T. scandens*). These can be cylindrical (Fig. 2A) or lobed (Fig. 2B), simple or compound. Simple stems contain a single vascular cylinder (Fig. 2A) while compound stems have a central vascular cylinder surrounded by 1–5(7–8) neoformed, peripheral vascular cylinders (Fig. 2B). While many species have simple stems when young and compound when mature (e.g., *Thinouia obliqua*), several species (i.e., *T. cazumbensis*, *T. compressa*, *T. myriantha*, *T. paraguayensis*, *T. silveirae* & *T. trifoliolata*) have been documented as only having simple stems, even when mature. *Thinouia* may be confused with woody species in the closely related genera *Paullinia* or *Serjania* but may be told apart from these by the presence of neoformed cortical vascular cylinders, which seldom are found in the latter two genera but common in many species of *Thinouia*.

STIPULES, LEAVES, TRICHOMES AND INDUMENT—The shape of stipules seems to be a conserved character as all species show minute, triangular or deltate stipules.

Leaves in all species are trifoliolate (Fig. 2C), with the terminal leaflet consistently different from the lateral ones. Leaflets are elliptic to obovate, acute, decurrent, subcuneate, truncate, obtuse, or rounded at the base, and acute, acuminate, rounded, emarginated or obtuse and frequently mucronate at the apex.

Indument is variable, both regarding type (simple, arachnoid or capitate) and density (glabrous to tomentose) of trichomes. Indument variation in the endocarp is of great utility in distinguishing the different species.

INFLORESCENCES AND FLOWERS—Inflorescence in *Thinouia* is umbelliform (Fig. 2E) or racemiform (Fig. 2D) thyrses, often bearing tendrils (Fig. 2F), they are axillary and simple or terminal and forming a thyrsoid synflorescence, in addition, *T. trifoliolata* may be cauliflorous (Fig. 2D); flowers are grouped in cincinni (Fig. 2G).

*Thinouia* flowers are actinomorphic (Fig. 2I) and do not show much variation across species, with the exception of *T. obliqua* where the number of stamens is 6–7 (instead of 8 like in the others species). Flower size typically range between 2 to 5 mm

long. Sepals are variable in terms of pubescence and shape, but normally they are abaxially pubescent and adaxially glabrous.

The corolla contains five free petals, mostly spatulate and less frequently lanceolate, deltoid or obdeltoid. Petals are accompanied by a petaloid appendage that is either adnate to their adaxial basal surface or are a prolongation of the petal's margins. The appendages are appressed against the filamentous in a way that seems to restrict access to the nectary disc, they are bilaterally symmetrical sometimes branched distally, the size is variable in size, being smaller or slightly to significantly longer than the petals.

The androecium is composed of 8 stamens (6–7 in *T. obliqua*) always united at the base, and of equal length. They are usually white or cream and 1.5 to 4.8 mm long (from the base of the united filaments to the anther apex). The anthers are yellow, small (ca. 0.5 mm long), ellipsoid, dorsifixed, introrse, and open by longitudinal slits, they are glabrous, glandular or villous (Fig. 2I). Pollen grains are isopolar, obtusely triangular in polar view and subspherical in equatorial view, tricolporate, with elongated colpi nearly reaching the poles, and striate. The gynoecium is superior, syncarpic and tricarpellate; ovary in most species is pubescent and the style is usually longer than the three, papillose stigmata (Fig. 2H); ovules are solitary with axial placentation.

FRUITS, SEED AND EMBRYO—The fruit in *Thinouia* is a schizocarp, that splits into three mericarps, each with a distal wing and a proximal locule where the seed is located (Fig. 3). Young and full-grown fruits are often greenish or reddish rose, turning straw-colored when mature (Fig. 3F). Size of mericarps varies from 3 to 7.5 cm in length, but there is little variation in shape between species (Fig. 3). The locule is consistently inflated but flattened in *T. compressa* (Fig. 3B), the wing could be continuous and marginal to the locule or in some species borne around the apical portion of the locule. Pericarp glabrous or glabrescent, less often puberulous to pubescent. Endocarp glabrous or pubescent. Seed trigonous-ellipsoid or lenticular-ellipsoid, exarillate, with a small hilum (Acevedo-Rodríguez et al. 2017). Embryo consistently ovoid, showing folded cotyledons.  $2n = 28$  (Urdampilleta et al. 2008).

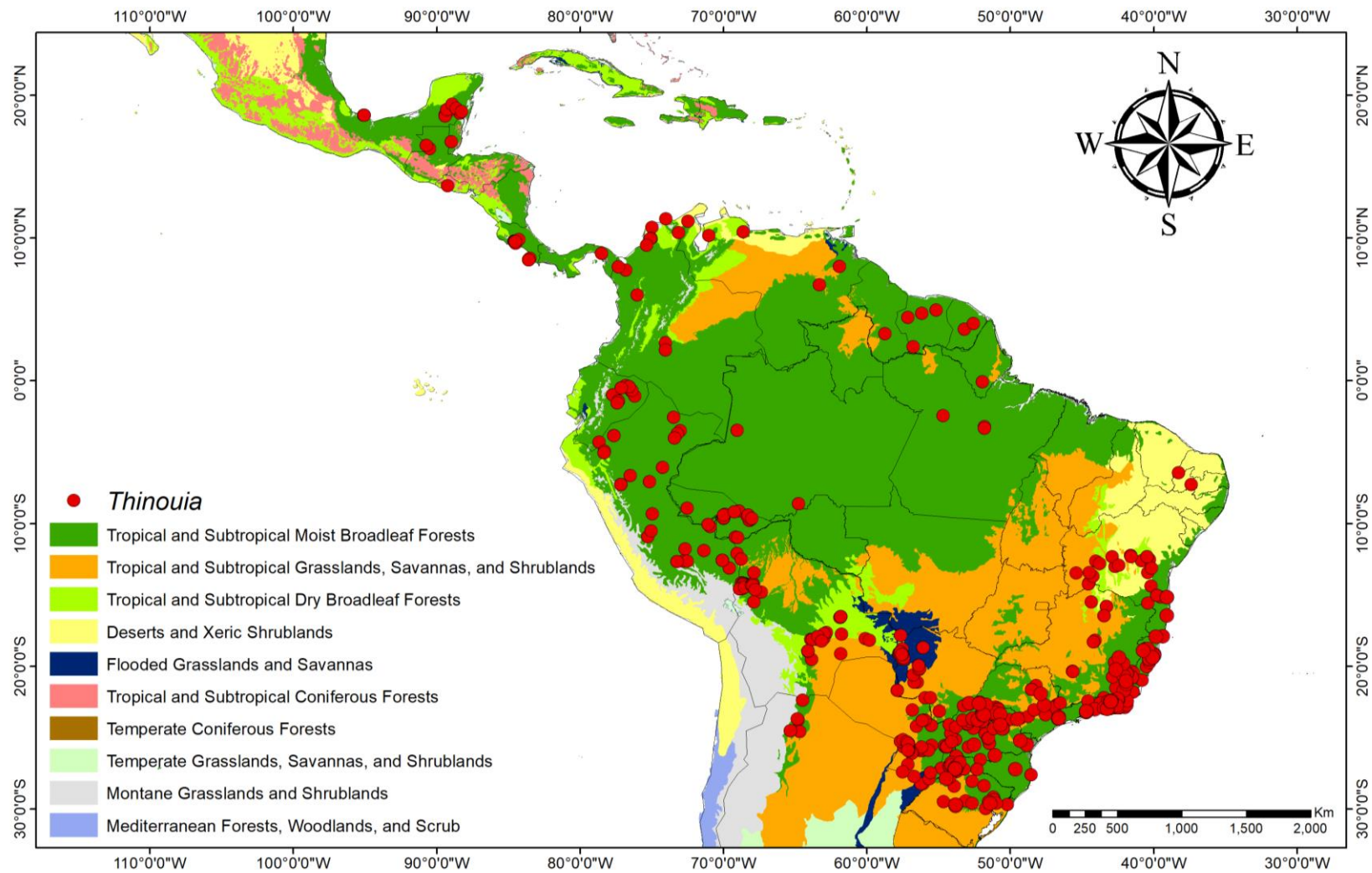


Fig. 1. – *Thinouia* distribution along biomes in the Neotropics. (Olson et al. 2001; WWF 2022).

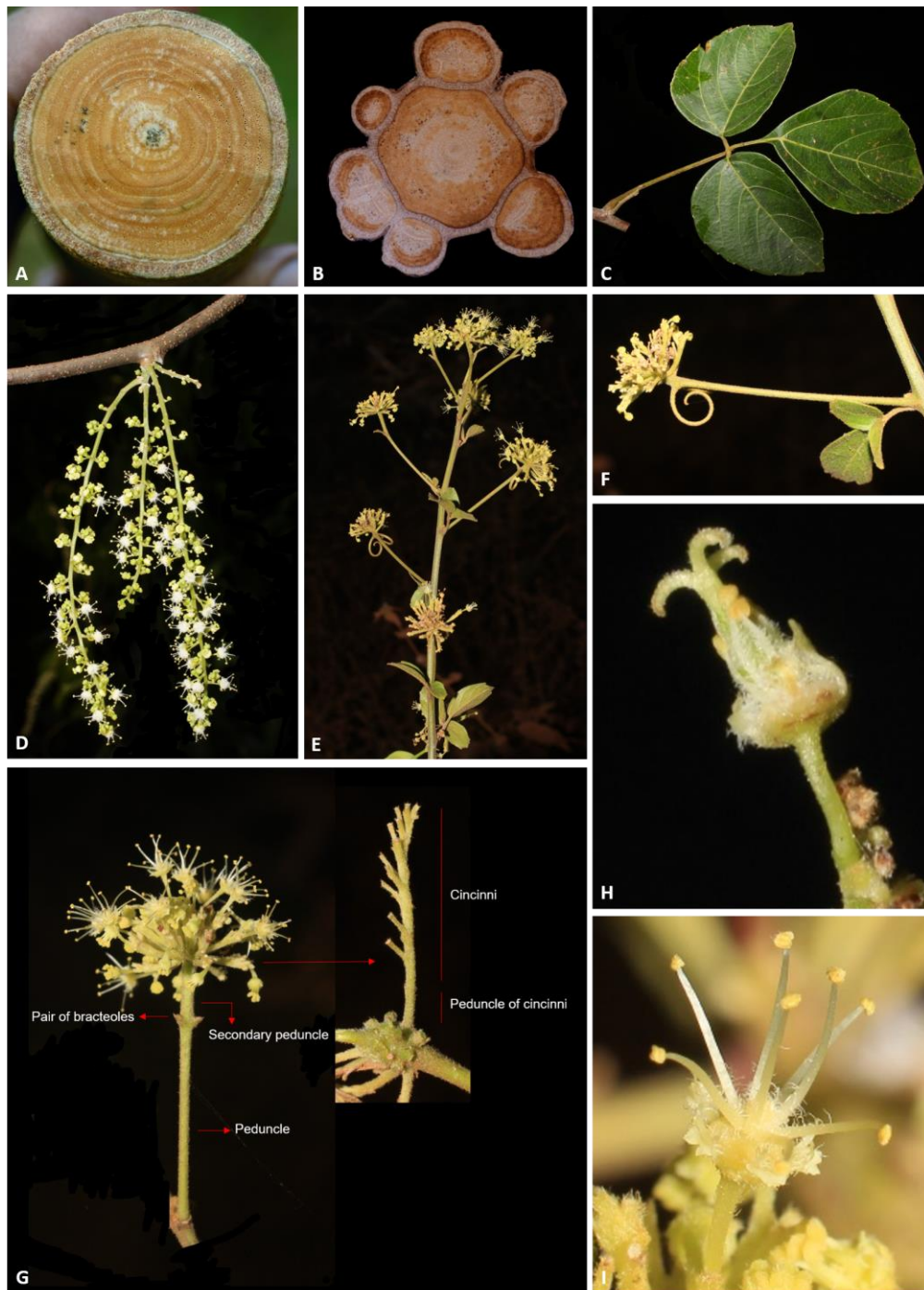


Fig. 2. A. Cylindrical simple stem in *T. paraguayensis*. B. Lobed, composed stem with a central vascular cylinder and six neoformed peripheral ones in *T. scandens*. C. Trifoliolate leaf of *T. obliqua*. D. Cauliflorous inflorescence in *T. trifoliolata*. E. Axillary and solitary, and terminal frondobracteate synflorescence in *T. silveirae*. F. Umbelliform, long-peduncled thyrse with tendrils in *T. silveirae*. G. Diagram of an umbelliform inflorescence with terminology. H. Pistillate flower. I. Staminate flower. [Acevedo-Rodríguez 16750 (A), 3701 (B); Medeiros 3832 (C), 3331 (D), 4496 (E, F, G, I), 4464 (H); photos: A–B by P. Acevedo-Rodríguez, C–I by H. Medeiros].



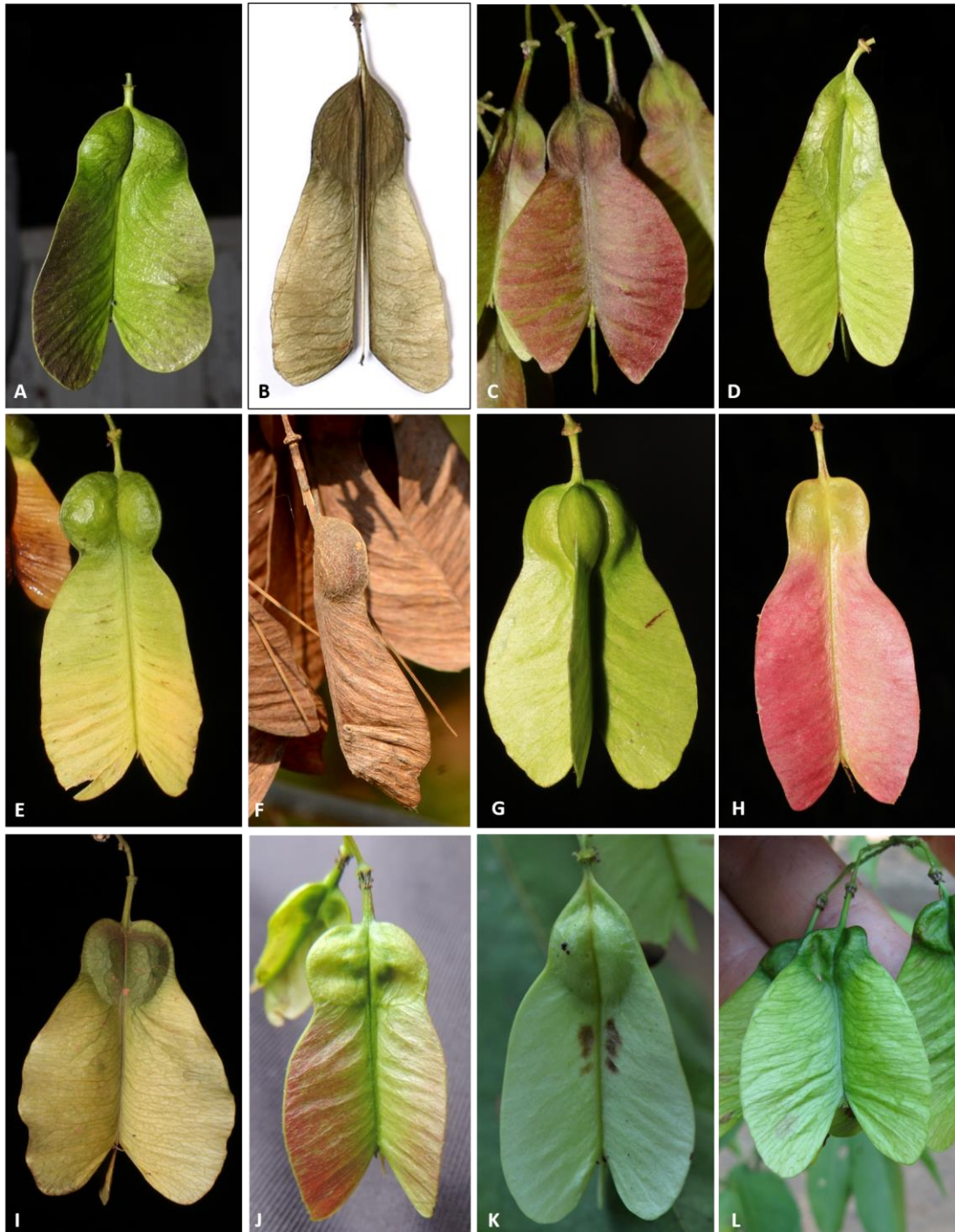


Fig. 3 – Color and shapes of schizocarps in *Thinouia*. A. *T. cazumbensis*. B. *T. compressa*. C. *T. mucronata*. D. *T. myriantha*. E. *T. obliqua*. F. *T. paraguayensis*. G. *T. restingae*. H. *T. scandens*. I. *T. silveirae*. J. *T. ternata*. K. *T. trifoliolata*. L. *T. ventricosa*. [Acevedo-Rodríguez 16750 (F), 17159 (K); Cálío 70 (B); Daneu 746 (J); Ferrucci s.n. (L); Figueira 927 (C); Medeiros 3401 (A), 3330 (D), 3832 (E), 4453 (G), 4473 (H), 2191 (I); photos: F, K by P. Acevedo-Rodríguez; J by L. Daneu; L by M. S. Ferrucci; C by M. Figueira; A, B, D, E, G, H, I by H. Medeiros].

**Phylogenetic relationships**—The ITS dataset included 31 terminals and 781 bp; the trnL dataset included 31 terminals and 616 bp; and the combined dataset included 31 terminals and 1398 bp. Only the topology from combined analysis is described here (Fig. 4). Our combined 31-tip DNA analyses show strong support (PP=1.0). Separate analyses of each locus did not reveal any strong groupings that would indicate incongruences.

The monophyly of *Thinouia* was strongly supported by BI analyses and recovered as a sister-group to the other genera tribe Paullinieae (PP=1.0) (Fig. 4). Nine species are represented by more than one accession. In all instances, the species form a single monophyletic lineage. *Thinouia cazumbensis* was recovered as sister to a clade containing the remaining species of the genus and with a high posterior probability (PP=0.8). Inside this group, there were two clades, which are here called Clade I and Clade II. Clade I is strongly supported (PP=1) and includes *T. tomocarpa* as sister to *T. myriantha* and the new species *T. silveirae*. Clade II has a strong support (PP=1), and contains two subclades, the first subclade included *T. obliqua*, successively followed by *T. ternata*, and *T. paraguayensis* + *T. mucronata*. The second subclade included *T. scandens* as sister to a group formed by *T. trifoliolata*, *T. restingae*, *T. compressa*, and *T. ventricosa* (PP=1).

The results of the appendage type reconstruction based on MP and ML were largely consistent, and the MP analysis is displayed (Fig. 5). They revealed that appendage small or equal than of the petals represent the ancestral state of *Thinouia*. The size of appendages, the trait that differentiates *T. sect. Lepidodine* from *sect. Petalodine* according to Radlkofer (1878), appears to have evolved just one time.

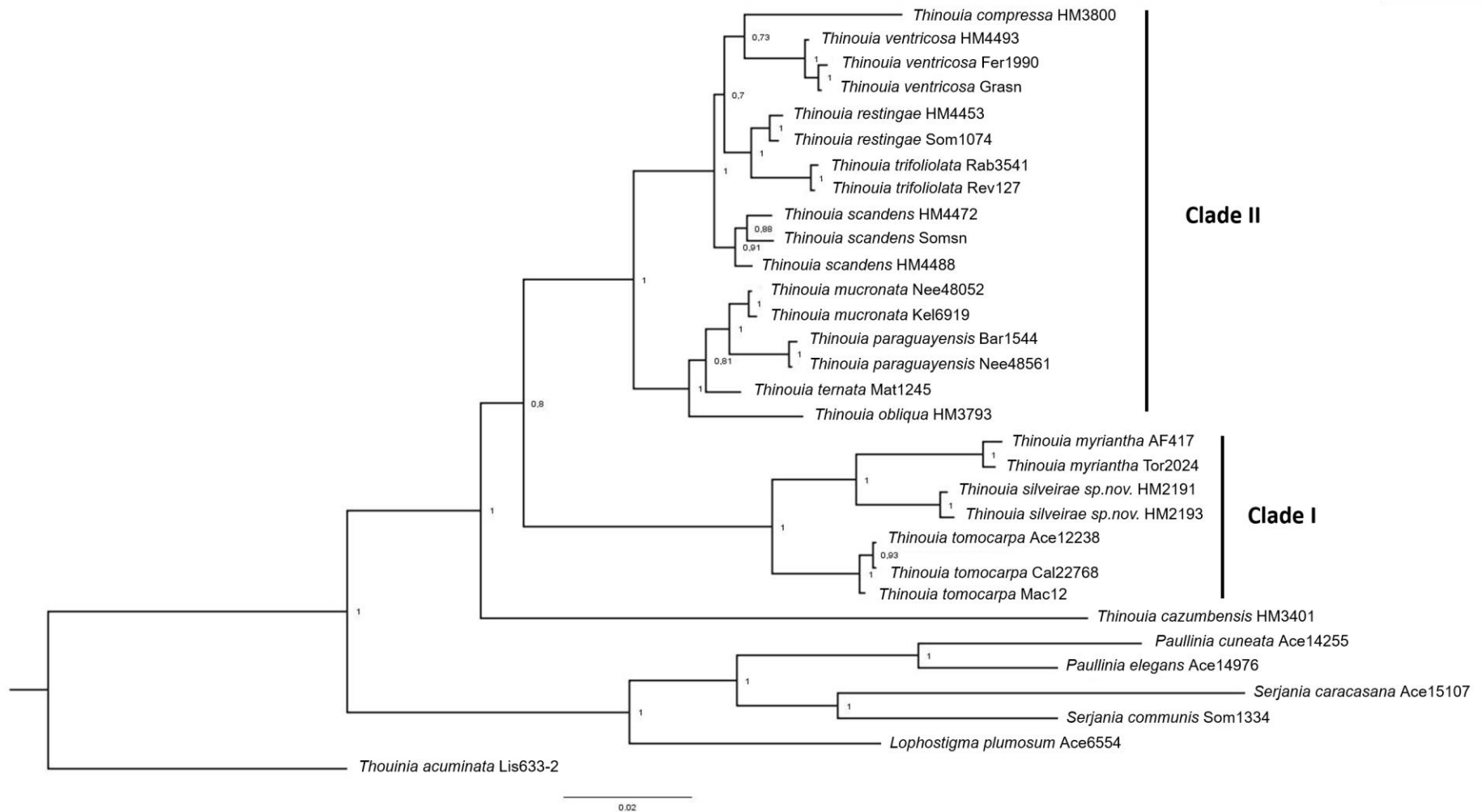


Fig. 4. Maximum clade credibility tree from a Bayesian analysis of the combined, two-marker dataset for *Thinouia* and outgroups. Bayesian posterior probability values are indicated above the branches.

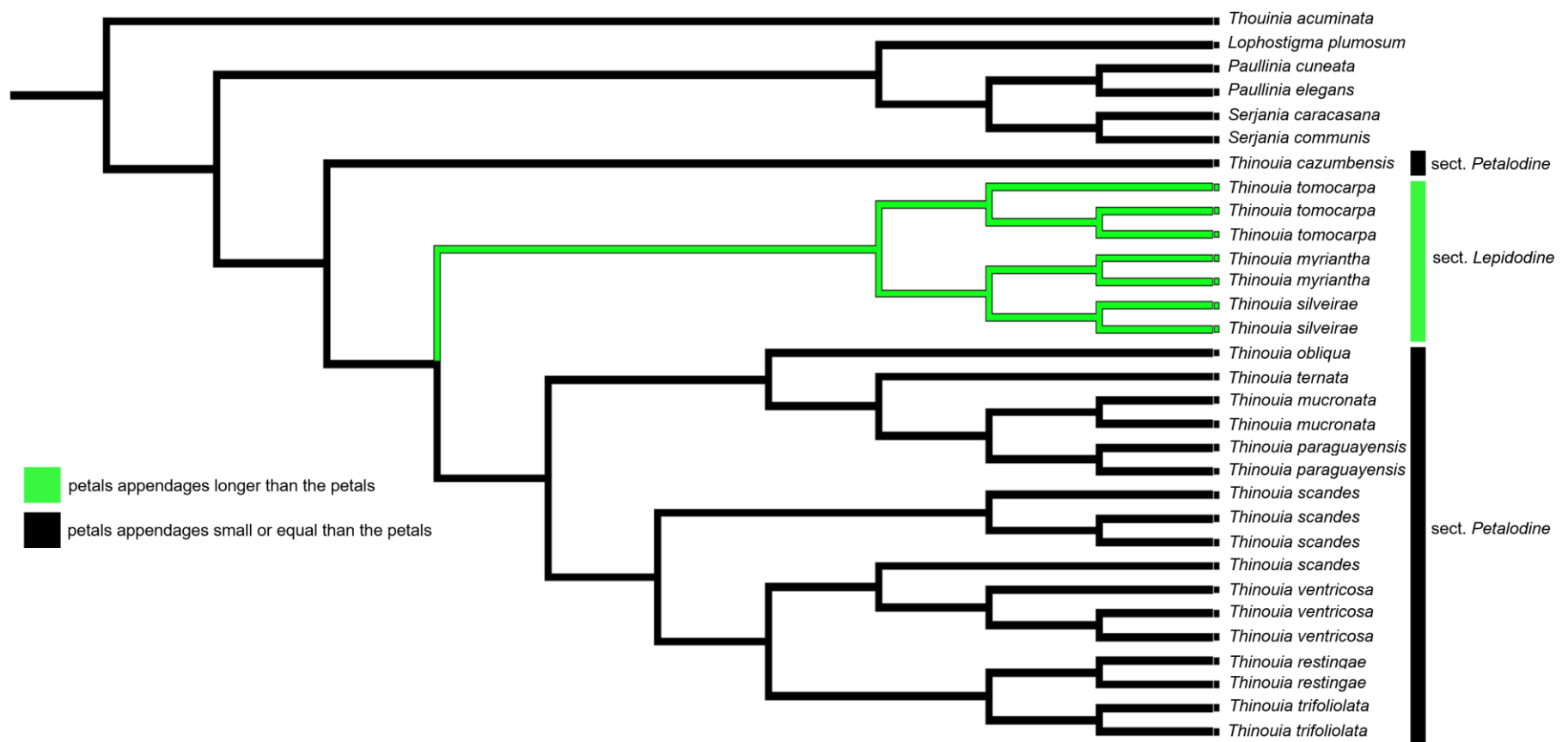


Fig. 5. Maximum parsimony ancestral state reconstruction using Mesquite v.3.70. Ancestral states are shown as the colors of the branches (see legend).

TAXONOMIC TREATMENT

*Thinouia* Triana & Planchon, Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 4, 18: 368. 1862. TYPE: *Thinouia myriantha* Triana & Planchon.

*Allosanthus* Radlkofer in A. Engler., Pflanzenr. IV. 165. (Heft 98): 1157. 1933. TYPE: *Allosanthus trifoliolatus* Radlk.

Lianas or seldom shrubs with arched branches; climbing with the aid of a pair of circinate tendrils that are basal to the floriferous part of the inflorescence and homologous to a cincinnus. Stems terete or lobed, lenticellate; cross sections in branches and young stems simple, i.e., with single vascular cylinders, some species developing a compound stem where 1–5(7–8) vascular cylinders are formed within the cortex, these becoming wider as the stem grows wider. Stipules minute, deltate to lanceolate, early deciduous. Leaves alternate, trifoliolate; petioles and petiolules unwinged. Inflorescences of umbelliform or racemiform thyrses, often bearing a pair of tendrils at the base of the rachis, axillary or forming a frondobracteate synflorescence on distal portion of branches, rarely cauliflorous; with flowers grouped in cincinni; pedicels articulate. Flowers actinomorphic; calyx cup-shaped, sepals 5, valvate, of equal size; petals 5, obovate to spatulate, with a pair of short, marginal appendages, smaller or equal than the petals or longer than the petals; disc annular or rarely 5-lobed; stamens 6–8, filaments of unequal lengths, anthers dorsifixed; pollen isopolar, obtusely triangular in polar view, subspherical in equatorial view, tricolporate, with elongated colpi nearly reaching the poles, striate; ovary 3-carpellate, ovules are solitary with axial placentation; style elongated with 3 stigmatic branches, papillose. Fruit schizocarpic, splitting into 3 mericarps, each with a distal wing, coccus inflated or rarely flattened; seed trigonous ellipsoid, or lenticular-ellipsoid, exarillate, with a small hilum.

KEY TO THE SPECIES OF *THINOUIA*

1. Inflorescence racemiform.
  2. Epicarp glabrous; endocarp sparsely ferruginous pubescent, with simple, capitate and arachnoid trichomes; nectary disc annular-lobed; petal appendages 0.8–1 mm long .....12. *T. trifoliolata*
  - 2'. Epicarp strigose; endocarp glabrous; nectary disc 5-lobed; petal appendages rudimentary, < 0.5 mm long .....1. *T. cazumbensis*
- 1'. Inflorescence umbelliform.

- 3. Petal appendages longer than petals.
  - 4. Fruit with cocci inflated with flattened base; epicarp pubescent in the cocci, puberulous or pilose in the wing; endocarp densely villous, with capitate trichomes. ....9. *T. silveirae*
  - 4'. Fruits with cocci slightly flattened, sometimes the side flat; epicarp sparsely pubescent; endocarp glabrous or rarely sparsely pilose, with capitate trichomes.
    - 5. Stamens with filament villous throughout. From Belize, southern Mexico, El Salvador and Honduras. ....11. *T. tomocarpa*
    - 5'. Stamens with filament villous on the lower half. Costa Rica to Amazon basin. ....4. *T. myriantha*
- 3'. Petal appendages smaller or equal to petals.
  - 7. Fruits with cocci flattened .....2. *T. compressa*
  - 7'. Fruits with cocci inflated.
    - 8. Endocarp with arachnoid trichomes.
      - 9. Leaflets with entire margins, secondary veins framework brochidodromous, without domatia .....7. *T. restingae*
      - 9'. Leaflets with entire to serrate margins, secondary vein framework semicraspedodromous, with domatia .....13. *T. ventricosa*
    - 8'. Endocarp with capitate trichomes.
      - 10. Petals appendages distally lobed; stamens 6–7 .....5. *T. obliqua*
      - 10'. Petals appendages distally entire; stamens 8.
        - 11. Fruits > 4.5 cm long .....8. *T. scandens*
        - 11'. Fruits < 4.5 cm long.
          - 12. Secondary vein framework semi-craspedodromous; lateral leaflet decurrent at base .....3. *T. mucronata*
          - 12'. Secondary vein framework craspedodromous; lateral leaflet truncate or rounded at base.
            - 13. Fruits with 2.5 cm wide; epicarp glabrous; terminal leaflet widely elliptic, obtrullate or ovate. SE & NE Brazil .....10. *T. ternata*
            - 13'. Fruits with 1.3-2.3 cm wide; epicarp glabrous or subglabrous with sparse, simple trichomes on the locule and ventral side of the wing. Western Brazil, Bolivia and Paraguay .....6. *T. paraguayensis*

1. *Thinouia cazumbensis* H.Medeiros, Phytokeys 165: 115–126. 2020. Type: BRAZIL, Acre. Sena Madureira. Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema, Núcleo Cazumbá, castanhal coletivo, floresta ombrófila aberta com bambu, 20 July 2018, *H. Medeiros et al.* 3401 (holotype: RB!, isotypes: INPA!, SPF!, UFACPZ!, US!).

Tendrilled liana, 6–8 m long; stem puberulent, with yellowish to whitish indumentum, lenticellate; cross section simple, cylindrical. Leaves trifoliolate; stipules ca. 2 mm long, hirsute-tomentose, linear triangular to lanceolate; petiole 2–8.5 cm long, canaliculate; terminal petiolule 1.2–1.7 cm long, tomentose, lateral petiolules 0.2–0.8 cm long; terminal leaflet 12–13 × 6.5–7.5 cm, oblong, apex acute, mucronate, base truncate or rounded to obtuse; lateral leaflet 9.5–11.5 × 4.8–5.7 cm, oblong or ovate-rhomboidal, apex acute, mucronate, base truncate or rounded; margins entire to dentate-serrate, with 2–4 teeth reduced to inconspicuous glands, ciliate; secondary vein framework eucamptodromous but distally craspedodromous, 7–8 pairs, subalternate or alternate, spacing irregular, sometimes with domatia on abaxial side of secondary vein axils, intersecondaries presents; tertiary vein fabric reticulate; surface glabrous on both sides. Thyrses axillary, racemiform, 8.5–16 cm long, peduncle 1.1–2.8 cm long, rachis of 7.5–16 cm long; cincinnus numerous, sessile. Flowers ca. 2 mm long, pedicel ca. 0.5 mm long; sepals ca. 1 mm long, connate at the base, lobes ovate, acute, glabrous and with prominent veins on the adaxial surface, abaxial surface villous; petals ca. 1.5 mm long, obovate, obtuse, not-clawed, glabrous on the central part and villous on the margins; petal appendages rudimentary ca. 0.3 mm long, bifid, smaller than the petals, adnate to the central portion of petal, villous; nectary disc glabrous, 5-lobed, lobes ca. 1 mm long; staminate flower: stamens 8, ca. 1.5 mm long, filaments villous for more than half of their length, anthers glabrous, pistillode ca. 1.5 mm long; pistillate flower: staminodes ca. 1 mm long, pistil ca. 1.5 mm long, style villous and ovary glabrescent. Fruits ovate, chartaceous, 5–5.5 × 2–2.3 cm; cocci slightly inflated, 1.2–1.4 × 1.1–1.4 cm, constricted at junction with wing; epicarp densely strigose, with simples and capitate trichomes on cocci, strigose on wings; endocarp glabrous; stipe 2–3 mm long. Seeds trigonous-ovoid, ca. 6 × 4 mm, basally attached, glabrous, mature embryo not observed. Figure 6.



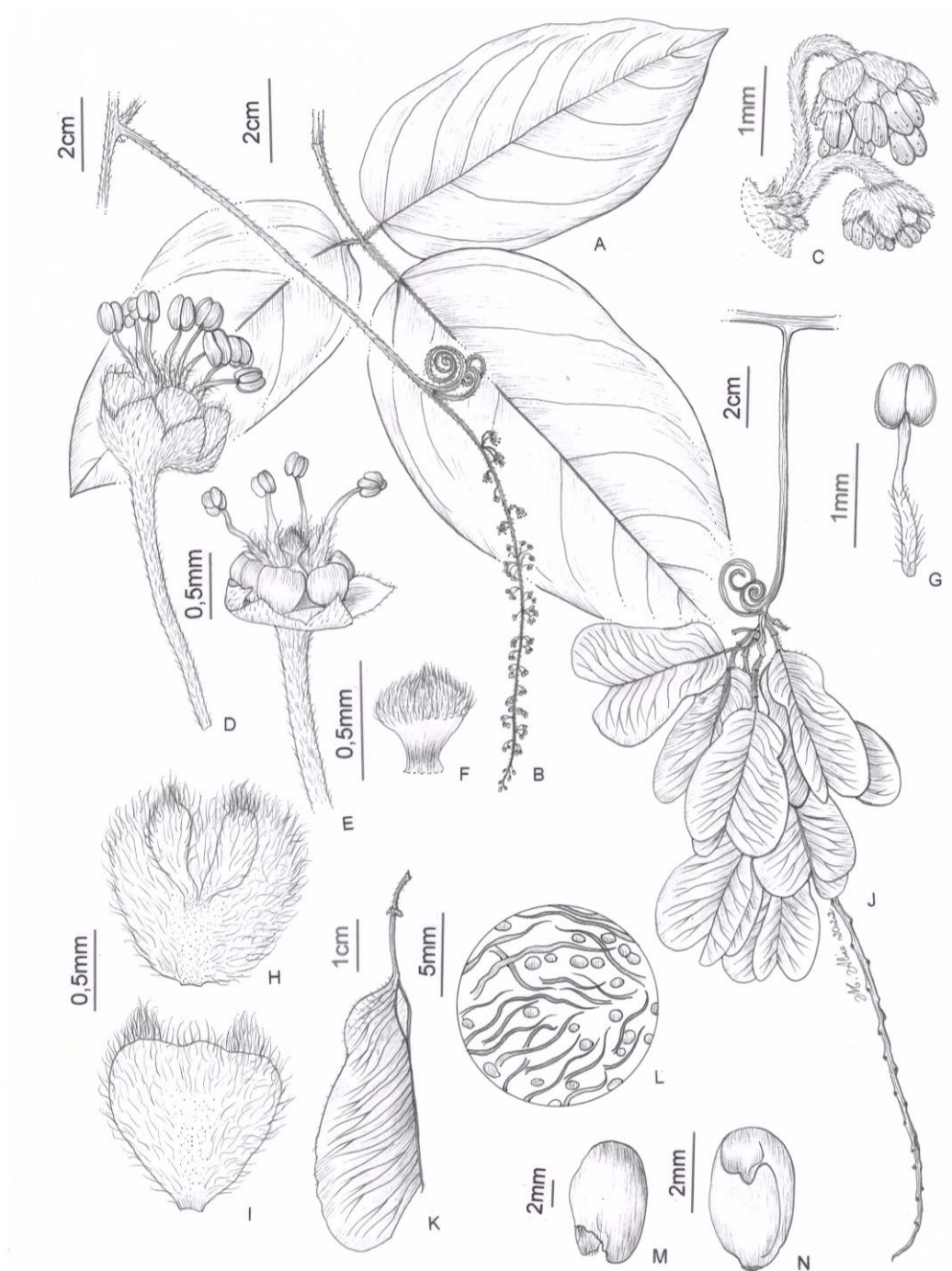


Fig. 6. *Thinouia cazumbensis* H.Medeiros: A. Leaf. B. Inflorescence racemiform with tendrils. C. Portion of cincinni. D. Lateral view of staminate flower. E. Lateral view of staminate flower with petals removed showing a 5-lobed nectary disc. F. Pistillode. G. Lateral view of stamen. H. Petal with minute appendages, frontal view. I. Petal in dorsal view. J. Inflorescence. K. Mericarp. L. Epicarp densely strigose and glandular trichomes. M. Seed. N. Embryo. (A–N: Drawn from *Medeiros 3401*). Illustration by Maria Alice.



**Distribution, Habitat and Phenology**—*Thinouia cazumbensis* is known only from the state of Acre, Brazil, from Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests, occurs in the Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema where it is an infrequent liana that reaches the canopy of the open ombrophilous forest with abundant bamboo (*Guadua* spp.) (Fig. 13A). Collected in flower and fruit during July.

**Notes**—*Thinouia cazumbensis* is differentiated from most species of *Thinouia* by the racemiform thyrses (Fig. 6B) and the 5-lobed nectary disc, a character recorded for the first time in the genus (Fig. 6E).

**Conservation Status**—The species is known from a single locality in Acre and is categorized as Data Deficient (DD) according to IUCN (2019). Further field studies are needed to evaluate its conservation status more accurately.

2. *Thinouia compressa* Radlk., Sitzungsber. Math.-Phys. Cl. Konigl. Bayer. Akad. Wiss. München 8: 282. 1878. Type: BRAZIL. [Rio de Janeiro?] Cantagallo, Jul 1832, *L. Ridel 513* (lectotype, here designated: US! [US00169545], isolectotypes: AAH!, LE [not seen], NY [NY5169]).

*Thinouia coriacea* Britton, Bulletin of the Torrey Botanical Club 16: 191. 1889. Type: BOLIVIA. Guanai, May 1886, *H. H. Rusby 550* (lectotype, here designated: NY! [NY00387407], isolectotype: GH [GH10593] [image!], MICH [MICH1115486] [image!], NY! [NY00387406] ex Herbarium Canbyanum).

Tendrilled liana; stem cylindrical, striate, puberulous, with ferruginous, rounded or elliptic lenticel; cross-section simple in young and mature. Leaves trifoliolate; stipules ca. 0.8 mm long, triangular, tomentose; petiole 2–3 cm long, terete, pubescent; terminal petiolule 0.2–0.5 cm, canaliculate, lateral petiolules 0.2–0.3 cm long; terminal leaflet 3.7–5.5 × 2.3–3.7 cm, ovate-rhomboid, symmetrical or asymmetrical, apex obtuse or acuminate, mucronate, base decurrent; lateral leaflet 3–4.8 × 2.2–3 cm, ovate, asymmetrical, apex obtuse or acuminate, mucronate, base subcuneate to obtuse; margins serrate or dentate-serrate, subrevolute, with (3)6–8 teeth reduced to inconspicuous glands; secondary vein framework semicraspedodromous or craspedodromous, secondary veins 4–5 pairs, subalternate or opposite, spacing irregular, with domatia on the abaxial side of secondary vein axils; intersecondaries presents or absents; tertiary vein fabric irregular reticulate; adaxial surface glabrous or puberulous, abaxial surface puberulous or pubescent. Thyrses axillary or terminal, umbelliform, 1.7–4 cm long,

peduncle 0.7–2.4 cm long, secondary peduncle subsessile or 0.2–0.5 cm long; cincinnus numerous, peduncle of cincinnus 2–3.5 mm long, tomentose. Flower 2.5–4.5 mm long, pedicel 1–2 mm long, pilose or tomentose; sepals 1–1.25 mm long, connate at base, deltate, abaxially pilose, adaxially glabrous; petals 5, 1–2.5 mm long, spatulate, distally orbiculate, erose, clawed, adaxially glabrous with glands; petal appendages rudimentary, bifid, smaller than the petals, ca. 0.5 mm long, villous; nectary disc glabrous, annular; staminate flower: stamens 8, ca. 2.5 mm long, filaments villous on lower half, anthers pilose to glabrous, pistillode ca. 0.6 mm long, villous at the apex; pistillate flower: staminode ca. 1.7 mm long, villous more than half of their length, pistil 3 mm long, villous. Fruits 3–5 × 2.2–2.3(2.7) cm, stipe 5–8 mm long, pedicels 3–5 cm long; cocci flattened, slightly constricted at junction with wing; epicarp glabrous or with sparse simple trichomes; endocarp with capitate, ferruginous trichomes; capitate trichomes with uniseriate stalk and multicellular terminal cells. Seed elliptic, 6–7.5 × 3.8–4.4 mm, basally attached, glabrous. Figure 7.

***Distribution, Habitat and Phenology***—*Thinouia compressa* is known from Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests; Tropical and Subtropical Dry Broadleaf Forests; Tropical and Subtropical Grassland, Savannas, and Shrublands; and Deserts and Xeric shrublands in Bolivia, Brazil, and Paraguay, along streams, roadside thickets, semi-deciduous forests, and caatinga vegetation in Brazil (Bahia, Ceará and Pernambuco), (Fig. 13A). Flowering from February to August, and fruiting from March to August.

***Notes***—*Thinouia compressa* is easily distinguished from other species of *Thinouia* by its fruits with flattened cocci (*vs.* cocci inflated). *Thinouia compressa* is vegetative and floral characters similar to those of *T. paraguayensis*. However, *T. compressa* differs by the leaflets that are adaxially glabrous or puberulous and petals distally orbiculate (*vs.* puberulous, pubescent-tomentose only along the veins and petals distally obovate).

***Conservation Status***—*Thinouia compressa* possesses a wide distribution from northeast Brazil to Paraguay and Bolivia within an EOO of 3,207,299.55 km<sup>2</sup> and an AOO of 140.00 km<sup>2</sup>. This species occurs along the dry tropical forest, and the major threat affecting this species is to convert forest areas to agricultural land (largescale plantations), and urban expansion. Despite this, the EOO values and the number of threat situations extrapolate the thresholds for the inclusion of the species in a threat

category. Added to this, there are no data on population declines for the application of other criteria. Thus, it should be regarded as Least Concern (LC).

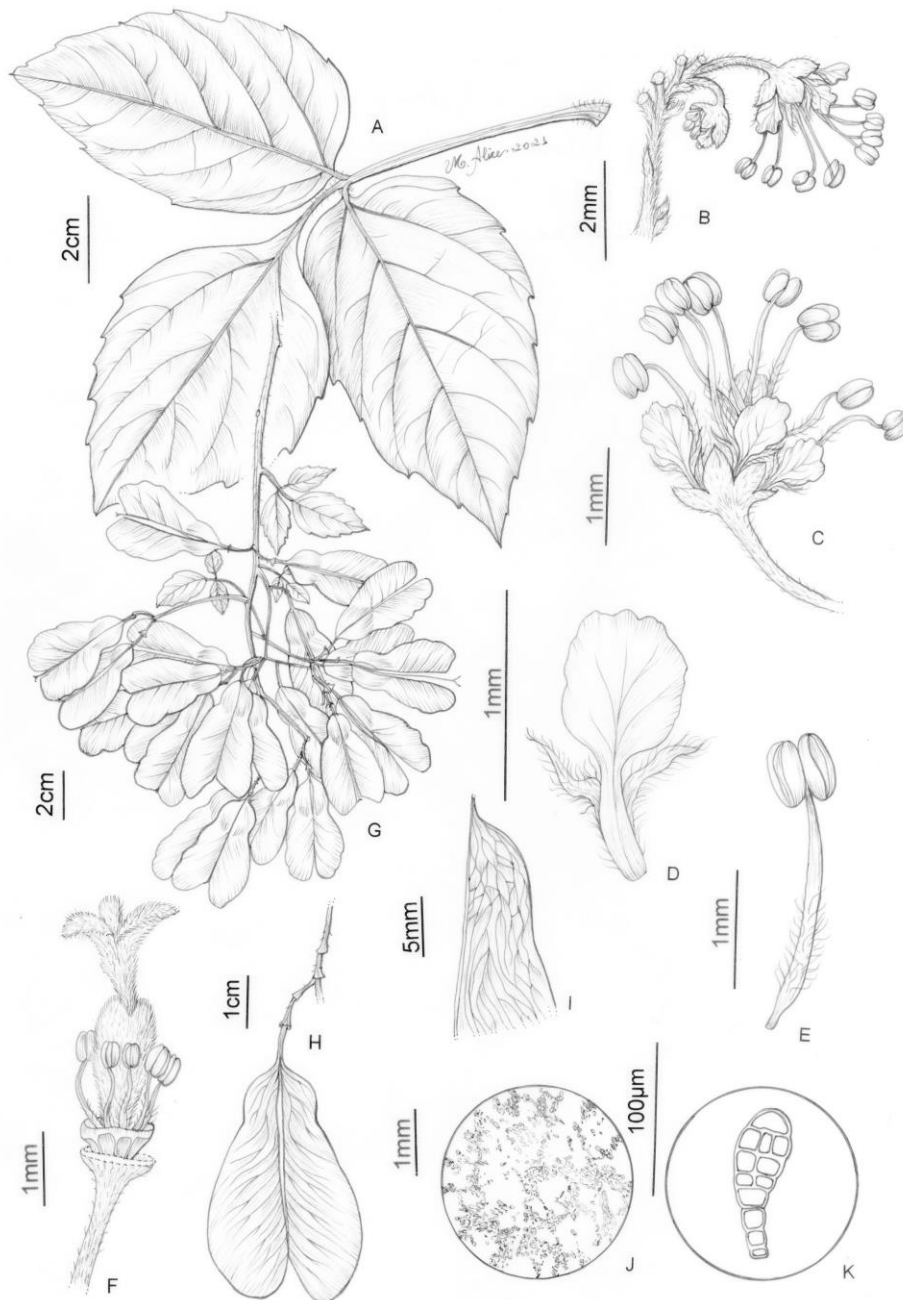


Fig. 7. – *Thinouia compressa* Radlk.: A. Leaf. B. Portion of inflorescence, displaying a cincinnus. C. Lateral view of staminate flower. D. Petal with bifid appendage, dorsal view. E. Lateral view of stamen. F. Pistillate flower with perianth removed showing gynoecium, staminodes and nectary disc. G. Infructescence. H. Fruit. I. Detail of fruit showing locule. J. Detail of endocarp. K. Capitulate trichome with uniseriate stalk and multicellular terminal cells in endocarp. (A, G–K: Drawn from *França 4971*; B–F: Drawn from *Hatschbach 67777*). Illustration by Maria Alice.

**Additional Specimens Examined** —**Bolivia.** —LA PAZ: Franz Tamayo. 2 km W de la Hacienda Ubito [14°22'S, 68°29'W], 850 m, 13 Jul 1993, *M. Kessler* 3983 (LPB, US). —**Brazil.** —BAHIA: Brejolândia. 5 km to the North of Tabocas, 1 Mar 1980, *R. Harley et al.* 21997 (CEPEC, SPF); Correntina. Distrito de São Manoel do Norte [13°26'5"S, 44°29'38"W], 479 m, 8 Apr 2005, *E. B. Miranda et al.* 706 (HUEFS); Coribe. [13°35'10"S, 44°19'12"W], 545 m, 10 Apr 2007, *L. P. de Queiroz et al.* 12715 (RB); Espigão Mestre. 3 km S of Cocos, 14 Mar 1972, *W. R. Anderson et al.* 36945 (F, MO, U, UB); Ibiquera. Gruta da Lapinha, [12°27'51"S, 40°58'47"W], 610–710 m, 1 Jan 2004, *F. França et al.* 4971 (RB); Iraquara. Gruta da Lapa Doce, 19 Mar 2019, *H. Medeiros & I. G. Sousa* 3800 (RB, SPF, UFACPZ); Oliveira dos Brejinhos. Canabrava, 16 Mar 1998, *G. Hatschbach et al.* 67777 (BHCB, HCF, MBM, RB, UB, UFACPZ); Macaúbas. Estrada para Canatiba, 600–800 m, 20 Apr 1996, *G. Hatschbach et al.* 65076 (CEPEC, MBM); Machado Portello. 19–23 Jun 1915, *J. N. Rose et al.* 19992 (US). —CEARÁ: Crato, 1910, *A. Löfgren* 625 (R); Serra de Saturité, 24 Aug 1908, *A. Ducke s.n.* (INPA 12613, UB). —MATO GROSSO DO SUL: Bonito. Projeto Guaicurus, 14 Mar 2003, *G. Hatschbach et al.* 74746 (HUEFS, MBM, MEXU, SPF). —ESPÍRITO SANTO: Alegre. São João do Norte, 25 Jun 2008, *L. Kollmann* 11067 (CEPEC). —MINAS GERAIS: Caratinga. Fazenda Macedônia/Cenibra-Ipaba, 21 Aug 1991, *J. R. Stehmann & M. E. Soares s.n.* (MBM 227949); Januária. 13 km by road W of Januária, 19 Apr 1973, *W. R. Anderson et al.* 9187 (F, UB); Leopoldina. Domingos Pisoni, 30 Mai 1936, *M. Barreto* 7558 (BHCB, F, R); Marliéria. Parque Estadual do Rio Doce, 28 May 2001, *J. R. Stehmann* 2959 (ESA); Santo Hipólito. 5 km de Santo Hipólito em direção à Monjolos, 14 Aug 1998, *A. Rapini* 628 (SPF); São João del Rei. Serra do Lenheiro, 17 Jun 1996, *R. J. V. Alves* 4981 (R); Tombos. Fazenda Anttilhas, 30 May 1941, *J. E. Oliveira* 387 (UB). —PERNAMBUCO: Entre Salgueiro, Cedro e Jardim, 17 May 1971, *E. P. Heringer* 725 (R, RB, UB). —RIO DE JANEIRO: Barra Mansa. Fazenda Boa Esperança [22°29'28"S 44°16'7"W], 650 m, 8 Mai 2013, *M. G. Bovini et al.* 3824 (CTES, RB, UFAPZ, US); Santa Maria Madalena. 16 km antes do portal de Santa Maria Madalena, 17 Jun 2004, *M. F. A. Calió et al.* 70 (CTES, K, NY, MBM, RB, SPF). —**Paraguay.** —PRIMAVERA. High woodland, 27 Jul 1956, *A. Woolston* 840 (US). —GUAIRA: Cordillera de Ybytyruzú [25°55'S, 56°15'W], 28 May 1989, *E. Zardini & R. Velásquez* 12165 (MO, US); Road to Polilla [25°55'S, 56°10'W], 800 m, 23 Jul 1989, *E. Zardini & R. Velásquez* 13669 (MO, US). —PARAGUARI: Acahay Massif. Easternmost Peak [25°52'S, 57°08'W], 13 Jan 1992, *E. Zardini & P. Aquino* 29700 (MO, US). —SAN

PEDRO: Línea Caragatay, 2 Oct 1987, *E. Zardini & C. Benítez* 3333 (MO, US); Yaguarete Forest [23°47'54"S, 56°08'59"W], 152 m, *E. Zardini & L. Guerrero* 48472 (MO, P, US); Colonia Primavera, 17 Jul 1956, *A. Woolston* 664 (P).

3. *Thinouia mucronata* Radlk., Sitzungsber. Math.-Phys. Cl. Konigl. Bayer. Akad. Wiss. München 8: 282. 1878. Type: BRAZIL. São Paulo, Campinas, 1875, *H. Mosén* 3953 (lectotype: S [S17-1112] [image!], isolectotype: P [P06695515] [image!], S [S17-1101] [image!], S [S17-1104] [image!]. Lectotype designated by Massing & Miotto (2020): Phytotaxa 428 (2): 160.

*Thinouia repanda* Radlk. in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3 (5): 308. 1895. Type: PARAGUAY. Yaguaron, February 1877, *B. Balansa* 2488 (lectotype: P [P04795732] [image!], isolectotype: K [K000634087] [image!], P [P04795732] [image!]), G [G00008258] [image!]. Lectotype designated by Ferrucci (2021): Bol. Soc. Argent. Bot. 56 (3): 389–402.

Tendrilled liana; stem puberulous or glabrescent, lenticels ferruginous, rounded or elliptic; cross section simple. Leaves trifoliolate; stipules minute, ca. 0.5 mm long, pubescent, triangular; petiole 1–5.5 cm long, canaliculate or sometimes semiterete, glabrous or puberulous; terminal petiolules sessile or 0.2–0.3 cm long, lateral petiolules sessile or ca. 0.2 cm long; terminal leaflet 3–9.7 × 1.5–5 cm, ovate or oblong, asymmetrical apex acute to obtuse, mucronate, base decurrent; lateral leaflet 3–7.7 × 1–4.3 cm, ovate or oblong, asymmetrical, apex angle acute or obtuse, mucronate, base decurrent; margins subentire to repand-serrate, with 2–5(8–12) teeth reduced to inconspicuous glands, glabrous or ciliate, revolute; secondary vein framework semi-craspedodromous, secondaries 3–5 pairs, spacing irregular, domatia present, intersecondaries presents; tertiary vein fabric reticulate alternate-percurrent; surface on the both sides glabrous, puberulous on the veins or sparsely pubescent. Thyrses axillary or terminal, umbrelliform, 2.5–7.8 long, peduncle 1.5–6.5 cm long, secondary peduncle sessile or 0.1–0.5 cm long, cincinnus numerous, peduncle of cincinnus 2.5–4 mm long. Flower ca. 3–5 mm long, pedicel 2–2.5 mm, glabrous or puberulous; sepals 0.5–0.8 mm long, connate at the base, deltoid, abaxially puberulous and adaxially villous; petals 1.5–1.7 mm long, spatulate, erose, clawed, abaxially glabrous and adaxially villous; petal appendages ca. 1 mm long, bifid, villous; nectary disc glabrous, annular; staminate flower: stamens 8, 2.5–3.5 mm long, filaments villous on lower half, anthers 0.4–0.5 mm long, glabrous; pistillode <0.5 mm long, villous; pistillate flower: staminodes ca.

1.5 mm long, with same indument as stamens, pistil 0.5–1 mm long, villous. Fruits chartaceous, 2.2–3.8 × 1.5–2.6 cm, stipe (4)5–8 mm long, pedicels 5–6(7) mm long; cocci inflated, slightly constricted at junction with wing; epicarp glabrous, sometimes puberulous on the cocci, rarely tomentose on stipe and base of fruits; endocarp villous with simple and capitate trichomes; capitate trichome with uniseriate stalk and unicellular or multicellular terminal cells. Seed 5–6 × 3–4 mm, ellipsoid. Figure 8.

**Distribution and Habitat**—*Thinouia mucronata* is known from Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests; Tropical and Subtropical Dry Broadleaf Forest; Tropical and Subtropical Grassland, Savannas and Shrublands; and Desert and Xeric Shrublands in northern Argentina, southern Bolivia, SE Brazil, and Paraguay (Fig. 13B), along cerrado, chaco, gallery, ombrophilous dense, semi-deciduous and deciduous forests. Flowering from December to March and fruiting from December to August.

**Notes**—This species is strongly supported as sister to *T. paraguayensis* (Fig. 4). They both have simple stems, leaflets with mucronate apex, flowers 3–5 mm long, chartaceous fruits, with slightly inflated cocci, and evident constriction at junction of cocci with the wing. However, *T. mucronata* is differentiated by the semi-craspedodromous secondary vein framework, 3–5 pairs of secondary veins, where basal secondary veins form an acute angle with the midvein, (vs. craspedodromous and 4–5(6) pairs of secondaries, basal secondary veins form an obtuse angle with the midvein).

**Conservation Status**—*Thinouia mucronata* possesses a wide EOO of 3,328,158.18 km<sup>2</sup> and an AOO of 320.00 km<sup>2</sup>, with more than 10 known locations. The EOO values and the number of threat situations extrapolate the thresholds for the inclusion of the species in a threat category. Added to this, there are no data on population declines for the application of other criteria. Thus, it should be regarded as Least Concern (LC).

**Additional Specimens Examined** —**Argentina.** —JUJUY: El Carmen. Abra de Santa Laura, 14 Feb 1972, *A. L. Cabrera et al.* 22085 (F); General San Martín. Parque Nacional Calilegua, 18 Apr 1998, *R. Vanni et al.* 4179 (CTES, F, US); Ledesma. Parque Nacional Calilegua [23°41'48"S, 64°52'00"W], 1107 m, 30 Aug 2012, *J. P. Coulleri et al.* 384 (CTES, NY, RB, UFACPZ, US). —MISIONES: Apóstoles. Ayo. Chimiray y ruta 40, 9 Feb 1993, *S. G. Tressens et al.* 4409 (CTES, US); Cainquás. Ruta 14 km 252, 26 Jan 1950, *E. Schwindt* 3087 (US); Candelaria. Loreto, 2 Feb 1948, *J. E. Montes* 100B (US); Guaraní. Predio Guaraní [26°54'-59'S, 54°12'-18'W], 27 Apr 1999, *S. Tressens et al.* 6164 (CTES, MBM); Iguazú. Acceso al Parque Nacional Iguazú, 23 Feb 2001, *R. Vanni et al.* 4518 (CTES, ESA, F, MEXU, US); Montecarlo. Colonia Guatambú, 25 Feb 2001, *H. Keller* 622 (CTES, MEXU); Santa Ana, 11 Jan 1913, *Rodríguez* 715 (F). —SALTA: La Caldera. El Ucumar, ruta 9, 12 Mar 1982, *A. Schinini* 22301 (CTES, F, ICN). —**Bolivia.** —CHUSQUISACA: Sud Cinti. Tayecto Las Abras-Cañón Verde [21°06'37"S, 64°14'25"W], 903–1031 m, 6 Feb 2006, *R. Lozano & J. Peñaranda* 2128 (HSB, MO, US); Tomina. Las Casas [19°19'11"S, 64°06'12"W], 1280 m, 18 Apr 2005, *J. Gutiérrez et al.* 1200 (HSB, MO). —SANTA CRUZ: Andrés Ibáñez. 10 km E of Cotoca [17°44'S, 62°54'W], 350 m, 27 Jul 1994, *M. Nee* 45374 (NY, US); Cordillera. 2.5 km W of railroad and 3.5 km W of the Santa Cruz-Abapó [18°10.64'S, 63°12.79'W], 570 m, 24 May 2005, *M. Nee* 53120 (NY, US); Florida. 14.2 km NE of Achira Camping [18°08'S 63°48'W], 1800 m, 17 Jan 1998, *M. Nee* 48052 (MEXU, NY, US). —TARIJA: Arce. 29.2 km S of Emboroza-Sidras road on road to Bermejo, 21 Apr 1983, *J. C. Solomon* 9966 (US); O'Connor. Abra de la Cuesta de San Simón [21°25'S, 64°5'W], 30 Apr 1983, *A. Krapovickas et al.* 39043 (F). —**Brazil.** —BAHIA: Boa Nova. Fazenda Cotermaia [14°22'25"S 40°11'15"W], 8 Mar 2003, *P. Fiaschi et al.* 1395 (CEPEC, NY, SPF); Maracás. 13-22 km ao S de Maracás, 27 Apr 1978, *S. A. Mori et al.* 10061 (CEPEC, MO, NY, RB); Planaltino. Ca. 6km W de Nova Itarana [13°6'51"S 40°9'47"W], 790 m, 14 May 2001, *F. França et al.* 3507 (CEPEC, HUEFS). —MATO GROSSO DO SUL: Amambai. Rio Iguatemi, 13 Feb 1983, *G. Hatschbach* 46203 (INPA, MBM, MG, MO, NY); Antônio João. Fazenda Cervo, 11 Jun 2006, *E. Barbosa & J. M. Silva* 1448 (HUEFS, MBM, MG, RB); Ponta Porã. Fazenda Itamarati, 9 Mar 2004, *G. Hatschbach et al.* 76943 (MBM, RB). —MINAS GERAIS: Whitout locality, s.d., *M. Claussen* 521 (P). —PARANÁ: Arapongas. Campinho, 29 Jan 1997, *V. F. Kinupp* 217 (FUEL, MBM); Bom Sucesso. [23°42'52"S, 51°49'00"W], 460 m, *M. Proença* 82 (ICN); Campo Mourão. RPPN Ana Tramujas [24°14'57"S, 52°24'15"W], 667 m, 9 Jun

2009, *E. L. Siqueira et al.* 204 (HCF, MBM); Céu Azul. Parque Nacional do Iguaçu, [25°08'18.8"S, 53°49'40.3"W], 674 m, 18 Jun 2015, *M. G. Caxambu et al.* 6559 (HCF); Cianorte. Estrada Cambuci, 12 Feb 2013, *Rosado* 371 (HCF, HUEM); Diamante do Norte. Estação Ecológica do Caiuá, 24 Feb 2006, *D. N. M. Zeiden* 34 (HUEM, RB); Doutor Camargo. Rio Ivai, 16 May 1969, *G. Hatschbach et al.* 21527 (MBM); Entre Rios do Oeste. Linha Divisa [24°43'51.2"S, 54°09'54.3"W], 229 m, 29 Jan 2015, *E. L. Siqueira et al.* 1385 (MBM); Fênix. RPPN Vila Rica [23°52'17"S, 51°57'41"W], 16 May 2014, *M. G. Caxambu et al.* 5215 (MBM); Figueira. Fazenda São Pedro, 26 Apr 2001, *O. C. Pavão s.n.* (FUEL, RB 422905); Foz do Iguaçu. Parque Nacional do Iguaçu, [25°39'24.5"S, 54°26'14.9"W], 203 m, 4 Jun 2015, *M. G. Caxambu et al.* 6486 (HCF); Goioerê. RPPN Moreira Sales [24°04'10"S, 53°01'52"W], 27 Mar 2017, *E. L. Siqueira et al.* 2162 (HCF); Guaira. Parque Nacional de Sete Quedas, 21 Mar 1982, *M. Kirizawa et al.* 756 (SP); Guarapuava. Estrada para Campo Mourão km 7, 6 Feb 1969, *G. Hatschbach* 21007 (MBM, NY); Iporã. Fazenda Doralice, 24 Apr 2003, *J. D. Urdampilleta* 148 (FUEL, HCF); Jaboti. Água Branca, 18 Mar 1994, *G. Hatschbach et al.* 60563 (MBM, MEXU, MO); Londrina. Fazenda Ramses-Distrito de São Luiz, 12 Mar 2003, *J. D. Urdampilleta et al.* 118 (FUEL, HCF); Mamboré. Fazenda São Domingos, 16 May 1967, *J. Lindeman & H. Haas* 5325 (MBM, RB); Maringá. [23°21'15.50"S 51°49'42.70"W], 517 m, 16 Jan 2013, *M. Proença* 89 (ICN); Medianeira. Estrada para Santa Helena km 10, 8 Feb 1969, *G. Hatschbach* 21077 (MBM, SP); Moreira Sales. Fazenda Moreira, 24 Mar 2007, *J. P. Marques s.n.* (HCF 5351, MBM); Palotina. Parque Estadual de São Camilo, 20 Jan 2011, *C. Kozera & A. L. Cardozo* 3770 (MBM); Pitanga. 19 Feb 2005, *A. E. Bianek* 229 (HCF, MBM); Planalto. Estrada de terra próximo ao Rio Capanema [25°46'39.4"S, 53°37'15.3"W], s.d., *C. D. N. Rodriguea et al.* 133 (ESA); Porto Rico. Mata ciliar do Rio Paraná-próx. A B.A.P. UEM, 15 Jan 1987, *L. H. Soares-Silva et al.* 26 (FUEL, RBR); Primeiro de Maio. Mata Santa Rosa-Distrito de Ibiaci, 11 May 1998, *E. M. Francisco s.n.* (FUEL, MBM 338060, RBR); Rolândia. Córrego dos Carangueijos, 24 Jan 1997, *V. F. Kinnup s.n.* (FUEL 27790, R); São Jorge do Oeste. Rio Iguaçu-Salto Osório, 10 Jun 1968, *G. Hatschbach & O. Guimarães* 19360 (MBM, NY); Sertaneja. Fazenda Tangará, 21 May 1999, *E. M. Francisco s.n.* (FUEL, MBM 338061); Telêmaco Borba. Dec 2011, *R. A. Bonaldi* 506 (MBM); Tuneiras do Oeste. Fazenda Água do Índio, 22 Jan 2004, *A. E. Bianek* 172 (HCF); Turvo. Propriedade da família Rickli [25°04'08.3"S, 51°35'11.1"W], 1104 m, 27 Feb 2009, *M. G. Caxambu et al.* 2524 (HCF, MBM);



Ubiratã. Sítio Invicta [24°22'03.5"S, 51°11'51.2"W], 409 m, 9 Jan 2009, *E. S. Sekine et al.* 97 (HCF, MBM); Umuarama. Serra Dourada, 19 Jan 1967, *G. Hatschbach* 15753 (MBM). —RIO DE JANEIRO: Cabo Frio. Estação Radiogoniométrica de Campos Novos [22°42'31"S, 42°00'27"W], 12 Jun 2009, *G. V. Somner et al.* 1354 (RBR); Miguel Pereira. Sítio Xapuri, 12 Jan 2006, *A. L. Menescal* 103 (RB, UFAPZ); Paraty. Estrada do Cabral, 19 Apr 1994, *R. Marquete* 1692 (RB, UFAPZ); São Pedro da Aldeia. Ilha dos Macacos [22°43'21"S, 42°06'57"W], 14 Apr 2019, *F. M. Bastos & L. F. F. Neves* F5 (RB). —RIO GRANDE DO SUL: Arroio do Tigre. Barragem de Itaúba, 19 Apr 1978, *A. Lise* 5860 (F); Caxias do Sul. Caravágio, 27 Jan 1999, *A. Kegler et al.* 153 (US); Giruá. Granja Sodol, 20 Dec 1966, *K. Hagelund* 4947 (ICN); Ibarama. 11 Feb 2013, *M. Proença* 123 (ICN); Iraí. Ladera con selva frente al Balneario Oswaldo Cruz, 29 Jan 1992, *A. Krapovickas & C. L. Cristóbal* 44016 (CTES, MBM); Jaboticaba. IFN-Conglomerado 752-2-10-37, 24 May 2013, *R. Maihack s.n.* (RB 613850); Jaguari. Rio Jaguari, 5 Jan 2011, *J. Durigon & P. P. A. Ferreira* 456 (ICN); Linha Nova. Roseiral [29°28'05"S, 51°15'46"W], 1 Feb 2018, *A. A. Massing* 125 (ICN); Maquiné. 6 Jun 2013, *M. Proença* 115 (ICN); Pontão. Projeto de Assentamento Encruzilhada Natalino III e IV, 30 Aug 2008, *M. Grings* 346 (ICN); Nova Petrópolis. [29°20'15"S 51°09'03"W], 3 Apr 2018, *A. A. Massing* 224 (ICN); Santa Maria. BR-158 [29°41'55"S, 53°47'21"W], 20 Feb 2019, *M. Figueira et al.* 927 (RB, SMDDB); Santa Rosa. 8 Jul 1965, *K. Hagelund* 3678 (ICN); São Jeronimo. Faz. Do Conde, capão 17 May 1982, *M. L. Abruzzi* 655 (F); Tenente Portela. Parque Estadual do Turvo, Mar 1982, *R. Bueno et al. s.n.* (ICN 2808). Três de Maio. Feb 1967, *K. Hagelund* 5243 (ICN); Tupanciretã. Projeto de Assentamento Tarumã, 7 Feb 2008, *M. Grings* 1272 (ICN); Vale do Sol. Linha XV de Novembro, 27 Feb 1993, *J. A. Jarenkow* 2343 (MBM, PEL). —SANTA CATARINA: Aberlado Luz. Comunidade da Grama [26°33'01"S, 52°06'32"W], 110 m, 14 Apr 2009, *A. Stival-Santos* 588 (HCF); Belmonte. [26°53'40.5"S 53°39'16.6"W], 17 Mar 2011, *J. Durigon* 607 (ICN); Florianópolis. Cachoeira do Bom Jesus, 6 May 1970, *R. M. Klein* 8690 (MBM, PEL); Itapiranga. Rio Piperiguaçu, 26 Dec 1973, *Karhs & Schenkel s.n.* (ICN 2810); Seara. Nova Teutônia, 11 Jan 1944, *F. Glaumaum* 289 (RB). —SÃO PAULO: Campinas. 30 Jan 1995, *J. Campos Novaes* 3202 (SP); Coronel Macedo. Bairro dos Costas [23°39'48"S, 49°20'32"W], 24 Jan 1996, *V. C. Souza et al.* 10426 (BHCB, ESA); Guariba. Acesso da estrada SP 255 para Guariba, 11 Mar 1991, *I. Cordeiro et al.* 834 (SP); Piracicaba. Mata da Pedreira ESALQ/USP, 20 Apr 1985, *E. L. M. Catharino* 288 (ESA, MBM, SP); Monte Alegre.

Amparo, 7 Apr 1943, *M. Kuhlmann 610* (S); Socorro. Entre Saltinho - Monte Sião, 9 May 1995, *J. Y. Tamashiro et al. 1015* (ESA, SP, SPF); Teodoro Sampaio. Parque Estadual do Morro do Diabo, 23 Jun 1994, *J. A. Pastore et al. 514* (SP, SPF). — **Paraguay.** —CANENDIYÚ: Mbaracayu Natural Reserve [24°07'59"S, 55°31'41"W], 10 Jun 1998, *E. M. Zardini & I. Chaparro 48588* (MEXU, MO). —CONCEPCIÓN: Estancia Primavera [26°26'29"S, 57°30'38"W], 28 Jun 2002, *E. Zardini & L. Guerrero 59086* (FACEN, MO, US). —GUAIRÁ: Colonia Independencia. Camino a San Gervasio [25°40'S, 56°12'W], 25 Mar 1993, *A. Schinini et al. 27933* (CTES, MBM, US). —ITAPÚA: Ruta 1. 65 km de Encarnación, 17 Aug 1980, *S. Ferrucci 161* (CTES, F, NY, US). —MISIONES: San Ignacio. Rutal, 5 km de San Ignacio, 30 Mar 1981, *S. Ferrucci & A. Schinini 179* (CTES, F, MBM). —PARAGUARI: Parque Nacional Ybycui [26°00'S 56°50'W], 13 Jan 1983, *W. Hahn et al. 1072* (MO, NY); Acahay Massif. Easternmost Peak [25°52'S, 57°08'W], *E. Zardini & T. Tilleria 29772* (MO, PY, US). —SAN PEDRO: Yaguareté forest [23°46'16"S, 55°59'37"W], 20 Jun 1995, *E. Zardini et al. 42893* (MO, PY, US); San Estanislao. Estancia La Manina, 13 Feb 1975, *T. M. Pedersen 11042* (MBM).

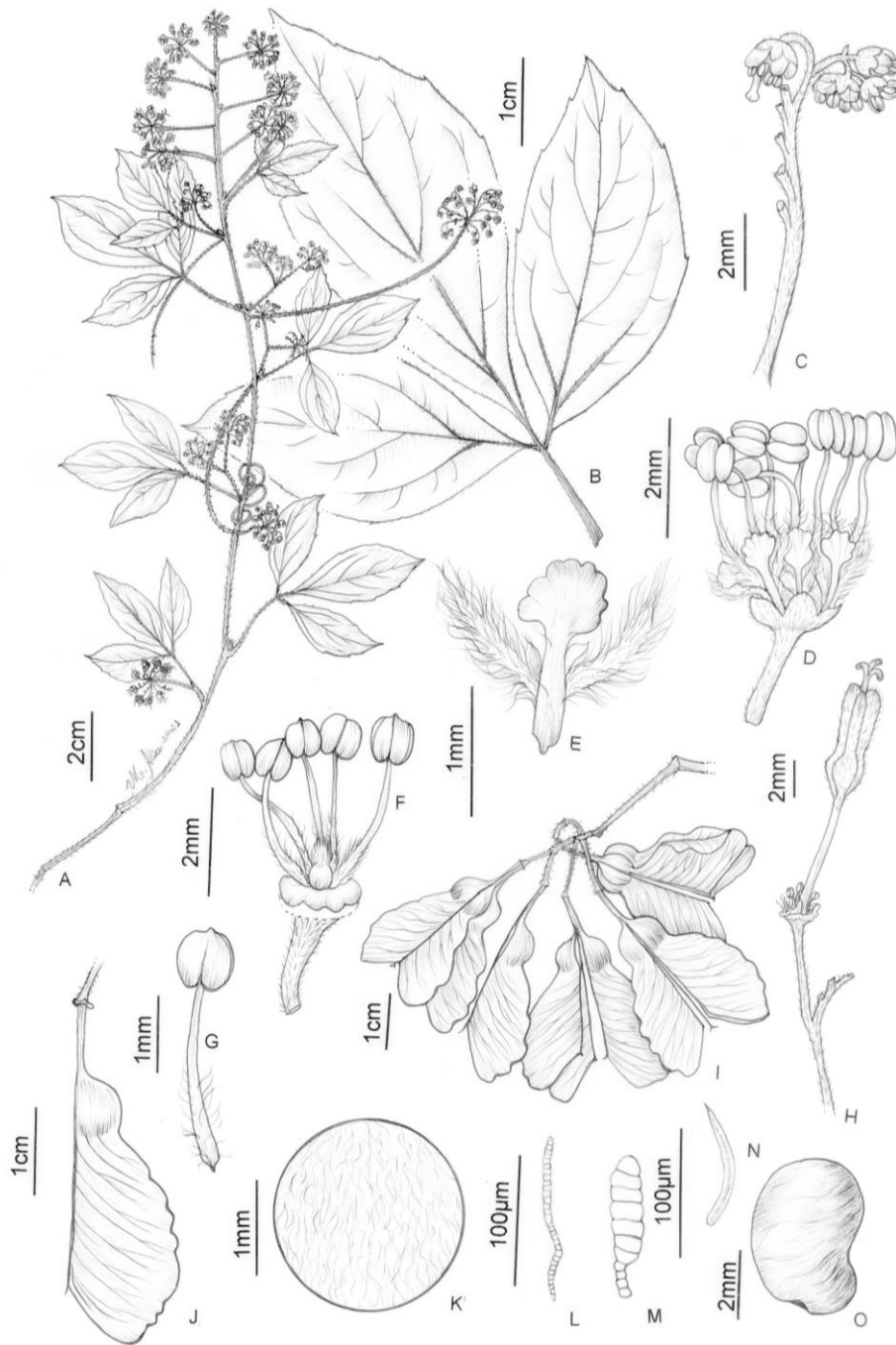


Fig. 8. – *Thinouia mucronata* Radlk. A. Distal portion of flowering branch. B. Leaf showing leaflet venation. C. Cincinnus. D. Lateral view of staminate flower. E. Petal with bifid appendage, dorsal view. F. Staminate flower with perianth removed showing nectary disc. G. Lateral view of stamen. H. Pistillate flower with showing the developed gynoeceum. I. Infructescence. J. Mericarp. K. Detail of endocarp. L and M. Capitulate trichomes with uniseriate stalk and unicellular terminal cells in endocarp. N. Simple trichome in endocarp. O. Seed. (A, C–G: Drawn from *Bianek* 229; B: Drawn from *Caxambu* 5215; H: Drawn from *Kozera* 3718; I–O: Drawn from *Caxambu* 6486). Illustration by Maria Alice.

4. *Thinouia myriantha* Triana & Planch., Ann. Sci. Bot. Ser. 4, 18: 369. 1862. Type: COLOMBIA. Prov. de Bogotá, Tocaima, Limba, alt. 450 m, May 1857, *J. Triana s.n.* (lectotype, here designated: MPU [2 sheets] [MPU010893, MPU010892] [image!]).

Trentrilled liana 10–15 m; stem 10–12 cm diam., terete, puberulous and ferruginous, lenticels rounded or elliptic and ferruginous; cross section simple. Leaves trifoliolate; stipule minute, ca. 0.4 mm long, tomentose; petiole 1.8–6 cm long, terete, striate, pubescent, puberulous to glabrescent; terminal petiolule 1–4 cm long, lateral petiolules 0.3–1.5 cm long; terminal leaflet 6.5–17.5(22) × 3.5–10.5(11.3) cm, elliptic-ovate, apex acute or obtuse, long-apiculate, base truncate, obtuse or rounded; lateral leaflet 5.5–15.5(17) × 2–8.9(9.5) cm, ovate, asymmetrical, apex obtuse or acute, the shape acuminate without drip tip, base truncate or rounded, rarely cordate; margins entire to repando-serrate (rarely serrate), with (2)4–8 teeth per side, reduced to inconspicuous glands; secondary veins framework eucamptodromous or mixed semicraspedodromous at the apex, secondary veins (4)5–6 pairs, subalternate or alternate, spacing irregular, with domatia on abaxial side of axils; intersecondaries present; tertiary vein fabric sinuous to mixed alternate percurrent; surface glabrous on both sides, sometimes with sparsely trichomes along veins. Thyrses axillary or terminal, umbelliform, 1.5–10 cm long, peduncle 1–8.6 cm long, secondary peduncle 0.1–1.8 cm long; cincinnus numerous, peduncle of cincinnus 0.4–0.5 cm long, tomentose. Flower 1–2.5 mm long, pedicel 0.8–3 mm long, pubescent or tomentose; sepals 0.5–1 mm long, oblong-ovate, abaxially villous or sparsely villous and adaxially glabrous; petals 0.4–0.8 mm long, lanceolate to obdeltoid, not-clawed, villous; petal appendages 0.7–1.5 mm long, longer than the petals, bifid, villous; nectary disc annular, glabrous; staminate flowers: stamens 8, 2–3 mm long, filaments villous on lower half, anthers glabrous to sparsely villous, pistillode ca. 0.5 mm long, villous; pistillate flower: staminodes 8, ca. 1.5 mm long, with same indument as stamens; pistil ca. 4.5 mm long, ovary tomentose, stigma and styles tomentose. Fruits chartaceous, 2–5.4 × 1–3.2 cm, stipe 2–5.1 mm long, pedicels 1.6–3.5 mm long; cocci slightly flattened, sometimes somewhat laterally compressed, not constricted at junction with wing; epicarp sparsely pubescent, endocarp with simple unicellular, multicellular and ferruginous trichomes. Seed 6–7.2 × 3.2 mm, elliptic, flat. Figure 9, 10.

**Distribution and Habitat**—*Thinouia myriantha* is a species widely distributed from Costa Rica to South America around the Amazon basin (i.e., peri-Amazonian distribution sensu de Granville 1992), known from Tropical and Subtropical Moist

Broadleaf Forests in Costa Rica, Panama, Colombia, Venezuela, the Guianas, Ecuador, Peru, Bolivia, and Brazil (Fig. 13C). Flowering from November to February, and fruiting from December to August.

**Notes**—According to our phylogenetic analyses, *Thinouia myriantha* is sister to *T. silveirae* (see comments in *T. silveirae*), where both species form a clade that is sister to *T. tomocarpa*. These species together form a clade that is characterized by the presence of 1) petal appendages that are longer than the petal, 2) fruit cocci that are slightly flattened, 3) cross section of stem simple, and 4) leaflets in size and shape. The species in this clade however, are differentiated by the distribution of hairs on the stamens. *Thinouia myriantha* is distinguished by the filaments that are villous only on lower half, white in *T. tomocarpa* the stamens are villous from the base to the connective (see comments in *T. tomocarpa*). The currently recognized *T. myriantha* has an ample distribution with a substantial morphological variation, and possibly include more than one species. The resolution of this issue requires the analysis of additional data to fully understand if there is congruence between phylogenies results and morphological variations.

**Conservation Status**—*Thinouia myriantha* possesses a wide EOO of 5,040,364.60 km<sup>2</sup> and AOO of 168.00 km<sup>2</sup>, with more than 10 threat situations and records in conservation units. The EOO values and the number of threat situations extrapolate the threshold for the inclusion of the species in a threat category. Furthermore, several conservation units protect the species. Thus, *T. myriantha* was considered as Least Concern (LC).

**Additional Specimens Examined** —**Bolivia**. —LA PAZ: Abel Iturralde. Parque Nacional Madidi [14°12'40"S, 67°56'34"W], 535 m, 19 May 2001, *M. J. Macía et al.* 4542 (US); Sud Yungas. Sapecho ca. 5m E del Rio Beni, 28 Mar 1986, *St. G. Beck* 13309 (US). —**Brazil**. —ACRE: Bujari. Rio Antimary, 12 Dec 2016, *A. Frazão et al.* 417 (SPF, UFACPZ); Marechal Thaumaturgo. Rio Bagé, 5 Dec 2000, *D. C. Daly et al.* 10444 (NY, UFACPZ, US); Rio Branco. Área de Proteção Ambiental Lago do Amapá, 20 Nov 2017, *H. Medeiros et al.* 3788 (RB, SPF, UFACPZ); Sena Madureira. Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema [9°9'29"S, 68°59'23"W], 4 Dec 2019, *H. Medeiros et al.* 4300 (NY, RB, SPF, UFACPZ, US). —AMAZONAS: São Paulo de Olivença. Camatian, 23 Jan 1949, *R. L. Fróes* 23958 (IAN, UB). —PARÁ: Belterra. Flona do Tapajós, 7 Feb 2017, *B. M. Torke et al.* 2024 (HSTM, RB, UFAPZ); Parauapebas. Serra

dos Carajás, 10 Jan 1995, *I. A. Rodrigues 1632* (IAN); Santarém. Floresta Nacional do Tapajós, 29 Apr 2010, *E. A. P. Nascimento 33* (IAN); Vitória do Xingu. [3°18'30"S, 51°47'52"W], 7 Jan 2015, *A. C. Gonçalves PSACF\_EX04702* (RB, UFACPZ). — RONDÔNIA: Porto Velho. Parque Nacional do Mapinguari, 13 Dec 2013, *A.L.P. Silveira et al. 500* (INPA, RB, RON). —**Colombia**: —ATLÁNTICO: Cerca a Usiacurí, 2 Jan 1949, *J. A. Molina et al. 19At075* (COL, US); Barranquilla and vicinity, Dec 1934, *Bro. Elias 1266* (F-2, MEDEL, US). —BOLIVAR: Loma de los Colorados near San Juan de Nepomuceno, 31 Dec 1992, *A. H. Gentry et al. 78457* (U, US); Cartagena. Cerro de la Popa, 4 Feb 1962, *C. Saraiva & D. Johnson 42* (COL). —MAGDALENA: Delta of Magdalena river, 28 May 1935, *A. Dugand 872* (F); Roadside 10 km north of Codazzi, 23 Nov 1943, *O. Haught 3867* (COL, RB, US); Along stream near La Paz, 12 Jan 1944, *O. Haught 3962* (COL, MO, US); Barro Blanco, 29 Nov 1945, *O. Haught 4746* (COL, F, MEDEL, NY, US); Santa Marta. Agua Dulce Road, 2 Jan 1898, *H. H. Smith 882* (F, MO, NY, U, US). —META: Sierra de La Macarena, Rio Guapaya, 21 Jan 1950, *W. R. Philipson et al. 2197* (COL, MEDEL, US). —**Costa Rica**. —PUNTANERAS: Parque Nacional Corcovado Sirena Trail [8°25'N, 83°35'W], 6 Jan 1989, *C. Kernan 867* (F, MEXU, MO, US). —SAN JOSE: Carara National Park [9°45'N, 84°32'W], 3 Apr 1993, *A. H. Gentry et al. 79370* (MO). —**Ecuador**. —NAPO: Tiputini Biodiversity Station, 18 Mar 1998, *R. J. Burnham et al. 1671* (F, QCNE, US); La Joya de los Sachas. Comunidad Indillama [00°25'S, 76°36'W], 250 m, 14–28 Jan 1994, *A. Grijalva et al. 450* (QCNE, MO, US); Orellana. Via a los Pozos Gacela [00°30'S, 77°08'W], 250 m, 8 Aug 1993, *W. Palacios 11034* (QCNE, US). —**French Guiana**. Haut Camopi Bauin Oyapock, 1 Feb 1949, *E. A. De La Rue s.n. P0669512* (P); Aratai River, 1–2 km downstream [04°00'N 52°35'W], 22 Feb 2003, *P. Acevedo-Rodgz. et al. 12359* (NY, US). —**Guatemala**. Izabal bet Virginia & Lago Izabal, 50-100 m, 4 Apr 1940, *J. A. Steyermark 38774* (F). —**Guyana**. Kanuku Mts., Rapununi R., Crabwood Cr. [03°10'N, 59°24'W], 100 m, 3 Jul 1995, *M. J. Jansen-Jacobs et al. 4314* (F, MO, P, U, US). —U. TAKUTU-U. ESSEQUIBO: TRewa River 0–5 km N of confluence of Rewa & Kwitaro Rivers [3°17'N, 58°45'W], 90 m, 26 Feb 1997, *D. Clarke 3964* (U, US). —**Panama**: —PANAMÁ: Barro Colorado Is., Zetek, 26 Feb 1971, *R. Foster 2204* (F); Serrania de Majé [8°55'N, 78°31'W], 300 m, 28 Jan 1984, *H. W. Churchill & G. Nevers 4441* (MO). —**Peru**: —CUZCO: Cuzco. Camisea, Campamento San Martín-C, [11°47'08"S, 72°41'57"W], 467 m, 15 Jan 1997, *P. Acevedo-Rodríguez et al. 8788* (USM); La Convención. Distrito Echarate, Chahuares [12°39'11"S, 72°31'59"W], 805 m, *I.*

*Huamantupa* & *L. Carrión* 9075 (MO). —LORETO: Manu. Puerto Maldonado, Los Amigos Biological Station, 24 Nov 2003, *A. Maceda et al.* 1097 (US); Maynas. Iquitos, Estación Experimental del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana, 24 Aug 1990, *R. Vásquez et al.* 14290 (MO, US); Requena. Jenaro Herrera, 26 Feb 2010, *R. Zárate* 14005 (USM). —MADRE DE DIOS: Cocha Cashu Station, 350 m, 26 Nov 1980, *R. B. Foster* 5905 (F, NY); Tambopata Tourist Camp [12°50'S, 69°17'W] 260 m, *A. H. Gentry & R. Ortiz* 78338 (MO); Trail from CICRA to Cocha Lobos [12°34.166'S 74°06.024'], 9 Aug 2003, *P. Acevedo-Rodgz. et al.* 14262 (NY, US). —SAN MARTIN: Fundo Pampahermosa (Huicte), 10 Jun 1964, *J. Schunke-Vigo* 6533 (F, USM). —UCAYALI: Upper Ucayali, Mashea, s.d., *G. Tessmann* 3314 (NY). —**Suriname**: —WHITOUT PROV.: Wilhelmina-Gebergte, 5 Jun 1926, *B. W.* 6988 (U), Tapanahoni R., 11 Feb 1937, *H. E. Rombous* 669 (MO, U); Expeditie near het Wilhelminagebergte, 5 Jun 1926, *H. Uttien* 6988 (IAN). —BROKOPONDO: Brownsberg, Mazarontop, 23 Nov 2003, *T. T. van Andel et al.* 4485 (U, US). —SIPALIWINI: Sipaliwini Region, Voltzberg Nature Reserve [4°44'N, 56°11'W], 100 m, *B. Hoffman et al.* 5308 (US); In montibus Bakhuis inter flum. Kabalebo et Coppename Sinistruim, 30 Dec 1964, *P. A. Florschütz & P. J. Maas* 2577 (U). —**Venezuela**: —DELTA AMACURO: Rio Grande 37 km, este Noreste de El Palmar, 320 m, 10 Feb 1964, *J. A. Steyermark* 93135 (F, NY, P, U, US, VEN); El Palmar-Raudal trail 2–6 km SW of Rio Ganame, 22 Nov 1955, *J. J. Wurdack & J. V. Monachino* 38715 (US). —ZULIA: Alrededores de La Represa Burro Negro, 12 Feb 1980, *G. S. Bunting* 8744 (NY). —YARACUY: Los Cañizos, plains of the Yaracuy river, 50 m, Jan 1920, *H. Pittier* 8758 (NY, US).

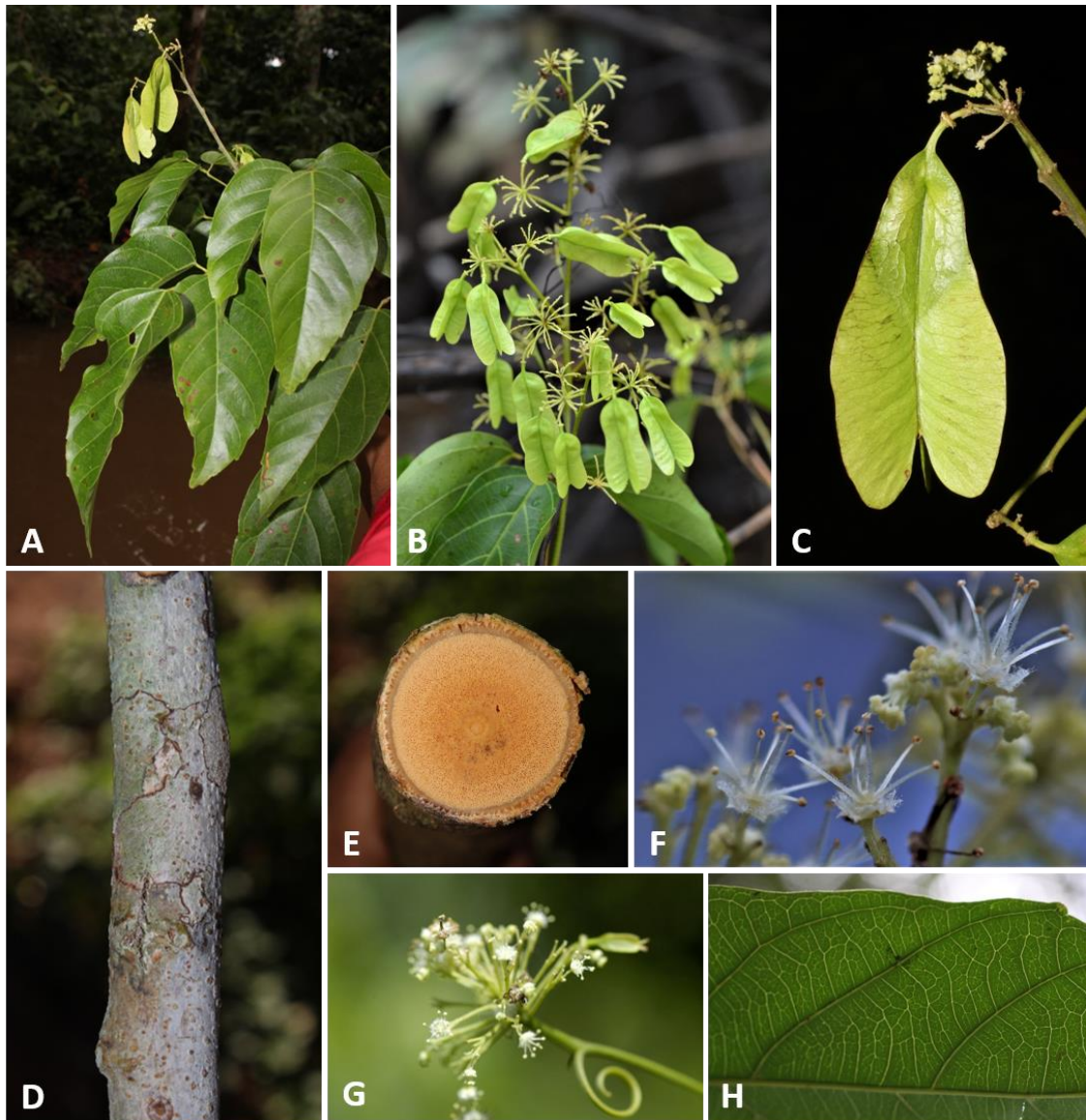


Fig. 9. – *Thinouia myriantha* Triana & Planch.: A. Fertile branch. B. Fruiting branch. C. Immature fruits. D. Cylindrical stem. E. Cross section of the simple stem. F. Staminate flower. G. Detail of inflorescence. H. Detail of the margin and secondary veins. [Acevedo-Rodríguez 17136 (B), 17128 (F), 14262 (G); Medeiros 3330 (A, C–E and H); photos: A, C, D, E, and H by H. Medeiros; B and F–G by P. Acevedo-Rodríguez].



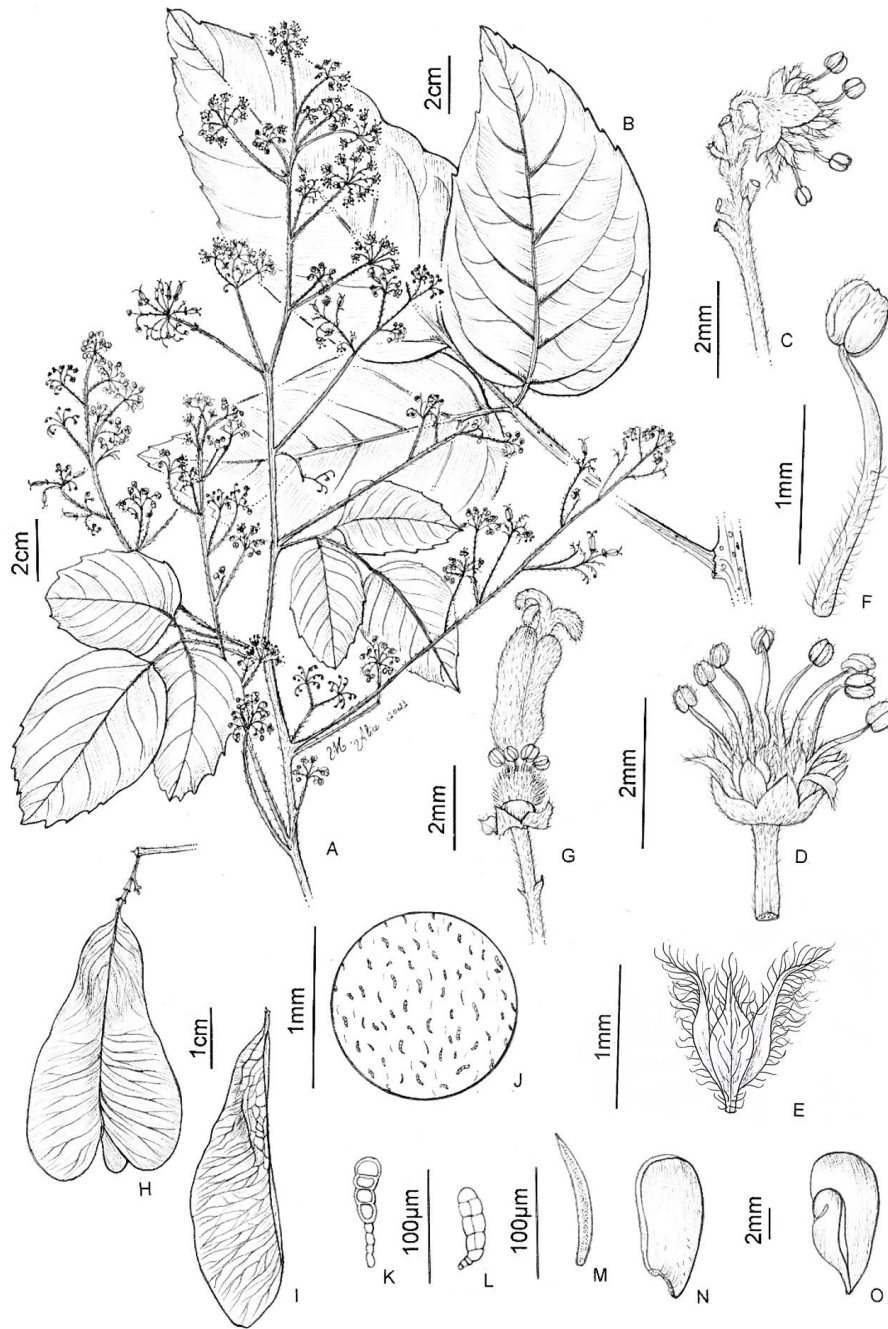


Fig. 10. – *Thinouia myriantha* Triana & Planch.: A. Portion of flowering branch. B. Leaf. C. Portion of inflorescence, displaying the cincinnus and staminate flower. D. Lateral view of staminate flower. E. Petal with bifid appendage, dorsal view. F. Lateral view of stamen. G. Lateral view of pistillate flower showing nectary disc. H. Fruit. I. Mericarp. J. Detail of endocarp. K. Capitulate trichome with uniseriate stalk and unicellular terminal cells from endocarp. L. Capitulate trichome with uniseriate stalk and multicellular terminal cells from endocarp. M. Simple trichome from endocarp. N. Seed. O. Embryo. (A–F: Drawn from *Costa 359*; H–O: Drawn from *Medeiros 3330*). Illustration by Maria Alice.

5. *Thinouia obliqua* Radlk. Sitzungsber. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. München. 8(3): 282. 1878. Type: PERU, 1875, Ruiz & Pavón 916 (lectotype, here designated: MA [MA813132] [image!], isolectypes: B†? [F-Negative239294] [image!], F [V0438017F] [image!], F [V031742F] [image!], FI [FI004651] [image!], G [G00008259] [image!], MA [MA813131] [image!], MA [MA813133] [image!], MA [MA817669] [image!], MA [MA817670] [image!]).

Trentrilled liana, up to 40 m long (fide *Y. Mexia 6675*); stem cylindrical-striate or 4–5 lobed, 10–12 cm diam., pubescent, densely lenticellate, rounded and ferruginous; cross section simple when young, compound with by 1–5 peripheral vascular cylinders when mature. Leaves trifoliolate; stipules minute, ca. 1 m long, tomentose; petioles 1–6.5 cm long, terete, striate, pubescent; terminal petiolule 0.1–1.1 cm long, lateral petiolules 0.1–1.1 cm long; terminal leaflet 4.9–13.6 × 2.9–5.8 cm, elliptic-ovate or ovate-rhomboidal, symmetrical or asymmetrical, apex acute to acuminate, mucronate, base rounded to obtuse, sometimes slightly decurrent; lateral leaflet 3.6–11.1 × 1.8–7 cm, ovate, asymmetrical, apex acute to acuminate, mucronate, base truncate to rounded; margins dentate-serrate, with (6)7–12 teeth on one side, reduced to inconspicuous glands; secondary veins framework craspedodromous, secondaries veins (4)5–6 pairs, subalternate or alternate, spacing irregular, presence of domatia in the axils of abaxial secondary veins, intersecondaries present; tertiary vein fabric alternate percurrent; surface on the adaxial side glabrescent or puberulous, puberulous or pubescent in the veins, the abaxial side glabrescent, puberulous or pubescent, puberulous or pubescent in the veins. Thyrses axillary or terminal, umbelliform, 2–5 cm long, peduncle 1–3 cm long, secondary peduncle subsessile or 0.1–0.6 cm long, cincinnus numerous, peduncle of cincinnus 0.4–0.8 cm long, pubescent. Flower 4–5.5 mm long, pedicel 1.5–2.5 mm long, pilose or pubescent; sepals 0.5–1 mm long, deltoid, villous on both surfaces; petals 1.7–2.2 mm long, long spatulate, clawed, glabrous or villous, sometimes villous; petal appendages 0.7–1 mm long, bifid and distally branched, villous; nectary disc annular, glabrous; staminate flowers: stamens 6–7, 2–3.5 mm long, filaments villous on lower half, anthers papillose, glabrous or pilose, pistillode 0.5–1 mm long, villous; pistillate flower: staminodes 6–7, 1.5–2 mm long, pistil 3.5–4.5 mm long, ovary glabrous, stigma and styles villous. Fruits chartaceous, 3.5–5.5 × 2.3–2.7 cm, stipe ca. 2 mm long, pedicels 3.4–5 mm long; cocci slightly inflated, constriction evident at junction with wing; epicarp glabrous or with sparse trichomes; endocarp with simple or capitate, ferruginous trichomes; capitate trichomes with uniseriate stalk and

multicellular terminal cells. Seed  $6\text{--}6.7 \times 5.5$  mm, ellipsoid or subglobose, glabrous. Figure 11, 12.

**Distribution and Habitat**—*Thinouia obliqua* is known from Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests, between 140–1000 m in the Amazon basin in western Brazil, Bolivia, Colombia, Ecuador and Peru (Fig. 13D). Flowering from October to May, and fruiting from January to August.

**Notes**—Although our phylogenetic reconstruction suggests that *T. obliqua* and *T. myriantha* belong to different clades, these two species are vegetatively similar and are partly sympatric. Nevertheless, *T. obliqua* is differentiated by the long spatulate petals, 1.7–2.2 mm long; petals appendages that are shorter than the petals 0.7–1 mm long, bifid and distally branched; stamens 6–7; and long mericarps with constriction evident at junction of the cocci with wing (vs. small obdeltoid petals, ca. 0.7 cm long; petals appendages longer than the petals, 1–1.5 mm long, bifid and not branched distally; stamens 8; and mericarps not constricted at junction of the cocci with wing). In addition, stems in *T. obliqua* are compound, whereas in *T. myriantha* are simple. Popular name: Macote, Macote Negro (PERU), Pacaguasca (ECUADOR).

In the protologue Radlkofer (1878) mentions that the material used in the description was collected by *Ruiz & Pavón 916* in Peru. Of the ten duplicates of this collection known to us, we are selecting as lectotype a duplicate at MA [MA813132] because it is better preserved.

**Conservation Status**—*Thinouia obliqua* is a typical species of the Amazon domain, occurs in the Western Amazon, and possesses a wide EOO of 1,000,444.55 km<sup>2</sup> and an AOO of 104.00 km<sup>2</sup>. It is protected by several conservations units, such as the Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema in the state of Acre (Brazil), Parque Nacional Natural Tinigua in the department of Meta (Colombia), and Los Amigos Biological Station in the department of Madre de Dios (Peru). Thus, *T. obliqua* should be regarded as Least Concern (LC).

**Additional Specimens Examined** —**Bolivia**. —BENI: Ballivian. Rio Beni above confluence with Rio Quiquibey [ $14^{\circ}48'S$ ,  $67^{\circ}23'W$ ], 320 m, 22 May 1990, *D. C. Daly et al.* 6570 (US). —LA PAZ: Franz Tamayo. Serranía de Chepite [ $14^{\circ}20'S$ ,  $68^{\circ}04'W$ ], 700 m, *T. Killeen et al.* 3825 (LPB, F, MO, US). —**Brazil**. —ACRE: Brasiléia. Rio Acre [ $10^{\circ}57'25''S$ ,  $11^{\circ}00'49''W$ ], 22 Mar 1998, *D. C. Daly et al.* 9727 (MO, NY, UFACPZ);

Bujari. Riozinho do Andirá, 21 Jan 2018, *H. Medeiros et al.* 3328 (RB, SPF, UFACPZ); Manoel Urbano. Parque Estadual Chandless [9°22'13"S, 69°55'38"W], 180 m, 3 Apr 2019, *H. Medeiros et al.* 3810 (NY, RB, SPF, UFACPZ, US). Sena Madureira. RESEX Cazumbá-Iracema, 3 Jan 2019, *H. Medeiros et al.* 3792 (RB, SPF, UFACPZ, US). — **Colombia**. —DEL META: Centro de Investigaciones Ecológicas La Macarena, Apr 2000, *P. Stevenson* 2144 (NY). —**Ecuador**. —LOS RIOS: Bet Quevedo & Naranjal, 90 m, 7 Nov 1934, *Y. Mexia* 6675 (F). —NAPO: 5 km of Las Sachas, 300 m, *M. A. Baker et al.* 5993 (QAME, QCNE, MO, NY); Yasuni Forest Reserve [0°41'S, 76°28'W], 240–310 m, 29 Jun 1995, *P. Acevedo-Rodríguez & J. A. Cedeño* 7577 (F, MO, US); Estación Científica Yasuní [0°59'S, 77°45'W], 200–300 m, 8 Nov 1997, *K. Romoleroux & E. Baus* 3200 (QCA, US); Parque Nacional Yasuni [0°40'S, 76°23'W], 200–300 m, 21 Jan 1998, *R. J. Burnham & A. Krings* 1569 (QCNE, F, MICH, US); Estación Biológica Jatun Sacha [1°04'S, 77°36'W], 450 m, 17 Feb 1988, *C. E. Cerón* 3657 (QCNE, MO, US); Aguarico. Reserva Etnica Huaorani [1°04'S, 76°12'W], 240 m, *M. Aulestia* 3367 (QCNE, MO, US). —ZAMORA-CHINCHIPE: Nangaritza Cantón. Parroquia Zurmi [04°18'06"S, 78°41'01"W], 1000 m, 13 Dec 2001, *J.L. Clark et al.* 6466 (QCNE, US). —**Peru**. —AYACUCHO: Rio Apurimac Valley, near Kimpitiriki, 400 m, 10 May 1929, *E. P. Killip & A. C. Smith* 22969 (F, NY). —CUZCO: Prov. Convención, Echarate, 900m, 3 Feb 1939, *H. E. Sork et al.* 10496 (F). —HUÁNUCO: Vicinity of Tingo María, 10 Aug 1959, *M. E. Mathias & D. Taylor* 3991 (F, USM); Ca. 30 km, SW of Pucallpa-Tingo Maria road [09°20'S 74°58'W], 300 m, *Al Gentry & C. Diaz* 58605 (F, MO, NY, USM). —JUNÍN: Between Azupizu and Santa Rosa, 650 m, 28 Jun 8 Jul 1929, *E. P. Killip & A. C. Smith* 26139 (NY); Puente Perene, 600 m, 9 May 1961, *J. Schunke-Vigo* 4104 (MO). —PASCO: Oxapampa. Carretera Oxapamapa-Paucartambo [10°55'51"S, 75°17'08"W], 730 m, 11 Jun 2003, *R. Rojas et al.* 1147 (HOXA, MO, USM). —SAN MARTIN: Chazuta. Rio Huallaga, 260m, Apr 1935, *G. Klug* 4058 (F, MO, NY); Juan Jui. Alto Rio Huallaga, 400–800 m, Apr 1936, *G. Klug* 4293 (F, NY, USM); Pachiza. Rio Huayabamba, 1 Aug 1959, *M. E. Mathias & D. Taylor* 3980 (F, USM); San Martin. Quebrada Mamonaquinha to junction with Rio Mayo [06°39'S, 76°30'W], 250 m, 25 May 1986, *S. Knapp et al.* 7405 (MO, USM); Saposoa, Monte Real, 400 m, 7 Jul 1958, *F. Woytkowski* 5065, *in part* (MO). —UCAYALI: Middle Ucayali, Boca de Yarina, s.d., *G. Tessmann* 3500 (NY); Purús, Rio la Novia, 22 Feb 2002, *J. Schunke-Vigo & J. G. Graham* 14868 (MO, USM).

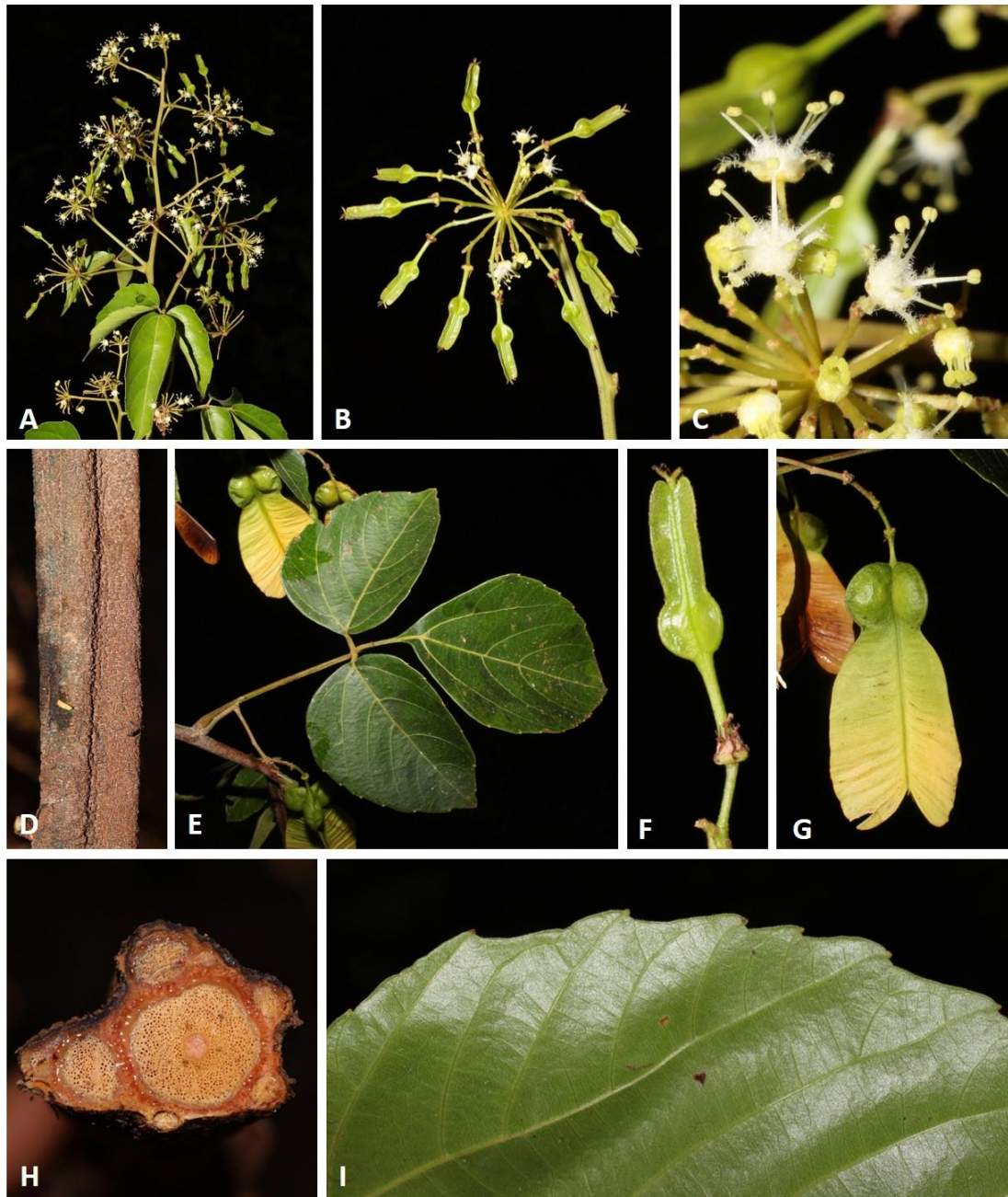


Fig. 11. – *Thinouia obliqua* Radlk.: A. Fertile branch. B. Inflorescence branch with immature fruits. C. Staminate flower. D. Lobed stem. E. Leaf. F. Immature fruit. G. Mature fruit. H. Compound stem. I. Leaflet margin. [*Medeiros* 3332 (A–D and I), 3832 (E–H); photos: H. Medeiros].



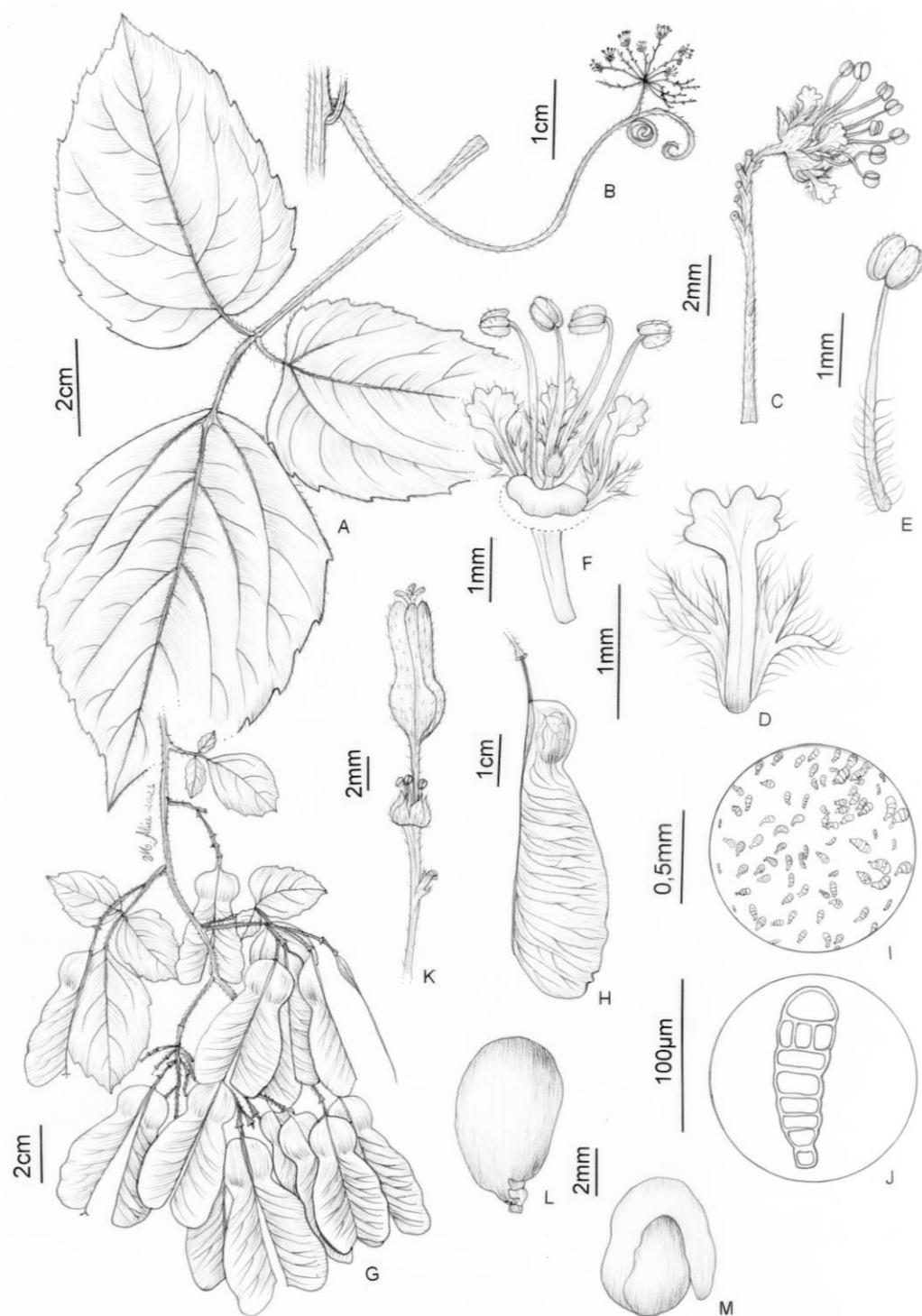


Fig. 12. – *Thinouia obliqua* Radlk.: A. Leaf. B. Inflorescence with coiled tendrils. C. Cincinnus with a staminate flower. D. Petal with bifid and distally branched appendage, dorsal view. E. Lateral view of stamen. F. Lateral view of staminate flower with portion of perianth removed showing nectary disc. G. Infructescence. H. Mericarp. K. Pistillate flower with young fruit. I. Detail of endocarp. J. Capitulate trichome with uniseriate stalk and multicellular terminal cells in endocarp. L. Seed. M. Embryo. (A and G–M: Drawn from *Medeiros 3832*; B–F: Drawn from *Medeiros 3332*). Illustration by Maria Alice.

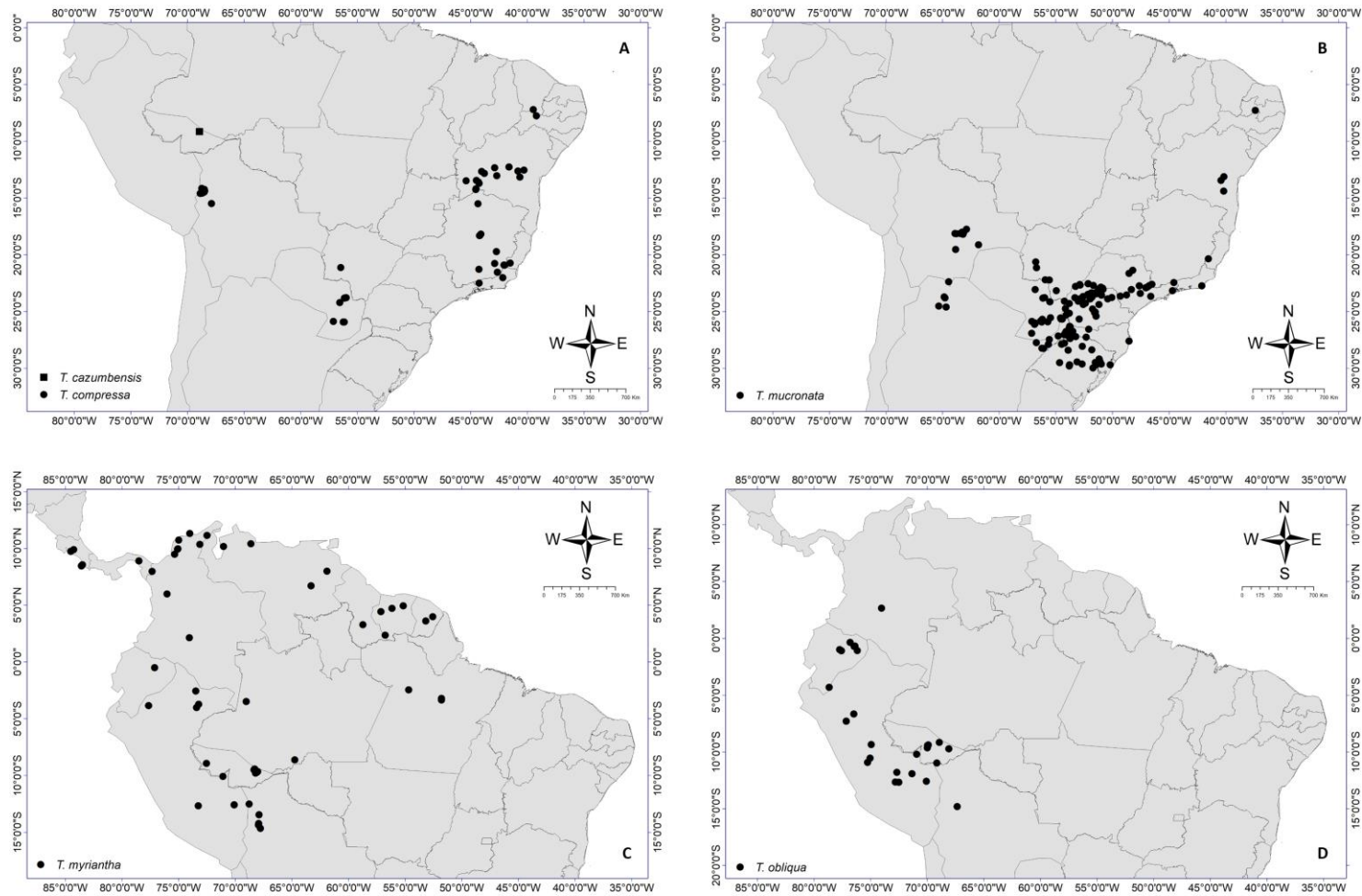


Fig. 13. – Distribution maps of species from *Thinouia*. A. *Thinouia cazumbensis* and *T. compressa*. B. *T. mucronata*. C. *T. myriantha*. D. *T. obliqua*.

6. *Thinouia paraguayensis* (Britton) Radlk. in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3(5): 308. 1895. *Thouinia paraguayensis* Britton, Ann. New York Acad. Sci. 7:75. 1893. Type: PARAGUAY. Central Paraguay. Road to Lambare, 05 May 1889, *T. Morong 625a* (lectotype, here designated: NY! [NY02684301], isolectotypes: F [V0361740F] [image!], MO [MO101264008]).

*Thinouia sepium* S.Moore, Trans. Linn. Soc. London, Bot. 4: 341. 1895. Type: BRAZIL. Mato Grosso. 1891–1892, *S. Moore 1076* (lectotype, here designated: BM [BM000838100] [image!]; syntype: BRAZIL. Mato Grosso. 1891–1892, *S. Moore 943*, B†).

Tendrilled liana; stem cylindrical, striate, puberulous, pubescent or tomentose, with yellowish to whitish indumentum, lenticels disperse, rounded or elliptic; cross section simple. Leaves trifoliolate; stipules minute ca. 0.5 mm long, tomentose, deltoid; petiole 2.6–4.2 cm long, canaliculate, pubescent or tomentose; petiolules with keel in the middle, terminal petiolules 0.7 cm long, lateral petiolules 0.1–0.5 cm long; terminal leaflet 4.4–6.5(10) × 2.5–5(8.5) cm, widely ovate, apex obtuse or acuminate, mucronate, base decurrent or cuneate; lateral leaflet 3.5–4.5 × 1.8–4.4 cm, ovate, apex obtuse or acuminate, rare retuse, mucronate, base truncate or rounded; margins dentate-serrate, with 7–14 teeth per side, reduced to inconspicuous glands; secondary vein framework craspedodromous, secondaries 4–5(6) pairs, opposite or alternate, spacing irregular, domatia sometimes present in abaxial surface of secondary vein axils; tertiary vein fabric alternate percurrent; surface on the adaxial side puberulous, pubescent-tomentose only on the veins, abaxial side pubescent or tomentose, discolor. Thyrses axillary or terminal, umbelliform, 1–6(7.5) cm long, peduncle 0.7–4(6) cm long, secondary peduncle (0)0.1–0.7 cm long, cincinnus numerous, peduncle of cincinnus 1–3 mm long. Flower 3–5 mm long, pedicel ca. 2.3 mm, villous; sepals ca. 0.5 mm long, connate at the base, deltate, abaxially villous, adaxially glabrous; petals ca. 1.6 mm long, spatulate, clawed, erose, adaxially glabrous or villous on the central part; petal appendages ca. 0.6 mm, bipartite, villous; nectary disc glabrous, annular; staminate flower: stamens 8, ca. 2.5 mm long, filaments villous on lower half, anthers papillose, glabrous, sometimes puberulous, pistillode ca. 0.6 mm long, villous at the apex; pistillate flower: staminode ca. 1 mm long, villous, pistil 2 mm long, puberulous or villous. Fruits chartaceous, 2.6–4.2 × 1.3–2.3 cm, stipe 5.2–6.4 mm long, pedicels 4.2–6.9 mm long; cocci slightly inflated, constriction evident at junction with wing; epicarp glabrous or with sparse simple trichomes in the locule and ventral side of the wing; endocarp with sparse



capitate trichomes; capitate trichomes with uniseriate stalk and unicellular terminal cells. Seed ellipsoid, 5.4–6.4 × 3.7–4.5 mm, basally attached, glabrous. Figure 14.

**Distribution, Habitat and Phenology**— *Thinouia paraguayensis* is known from Tropical and Subtropical Dry Broadleaf Forests; Tropical and Subtropical Grasslands, Savannas, and Shrublands; and Flooded Grasslands and Savannas in Bolivia, Brazil, and Paraguay (Fig. 19A), along roadside thickets, cerrado, chaco, gallery forests, and semi-deciduous forests. Flowering from December to April, and fruiting from January to August.

**Notes**—*Thinouia paraguayensis* is morphologically similar to *T. mucronata* and *T. ternata*. To distinguish it from *T. mucronata*, refer to the comments under that species. From *T. ternata* it is distinguished by the terminal leaflets that are <5.2 cm long (vs. >5.2 cm long), the lateral petiolules 0.1–0.5 cm long (vs. 2.1–4.4 cm long), fruit is 1.3–2.3 cm wide (vs. 2.5 cm), epicarp glabrous or subglabrous with sparse simple trichomes in the locule and ventral side of the wing (vs. glabrous).

Britton (1893) in the protologue indicated the place and number of specimen, but without specifying herbaria. The specimen NY02684301 has been chosen as the lectotype of *Thinouia paraguayensis* (Britton) Radlk. The author of the basionym, Dr. Nathaniel Lord Britton, worked as the director-in-chief of the New York Botanical Garden and probably analyzed this specimen to describe the species.

For *Thinouia sepium*, a synonym of *T. paraguayensis*, the specimen *S. Moore 1076* (BM000838100) has been chosen as the lectotype. The description of this species was based on two collections (*S. Moore 943* and *1076*) both collection from the same place, however the collection *S. Moore 1076* it has flowers and fruits, and it was the only collection that was possible to locate.

**Conservation Status**— *Thinouia paraguayensis* has an EOO of 403,484.82 km<sup>2</sup> and an AOO of 148.00 km<sup>2</sup>. The region central-east Brazil and Paraguay, where the species is found, the major threat affecting this species is to convert forest areas to agricultural land (largescale plantations), and urban expansion. Despite this, the EOO values and the number of threat situations extrapolate the thresholds for the inclusion of the species in a threat category. Added to this, there are no data on population declines for the application of other criteria. Thus, it should be regarded as Least Concern (LC).

**Additional Specimens Examined** —**Bolivia.** —SANTA CRUZ: Andrés Ibáñez. 7 km NW of Puerto Pailas [17°38'20"S, 62°50'30"W], 300 m, 10 Feb 1994, *M. Nee et al.* 44866 (NY, US); Chiquitos. Parque Natural Histórico Santa Cruz da Vieja [-18.155046, -59.852343], 5 Apr 2006, *M. S. Ferrucci et al.* 2535 (CTES, UEC); Cordillera. Cabezas, 20 Jan 1945, *I. Peredo* 22 (MO, NY); Ñuflo de Chaves. Estancia San Miguelito [17°08'27"S, 61°42'40"W], 260 m, 21 Dec 1995, *A. C. Fuentes* 1484 (MEXU); Velasco, 58 km W de Roboré [18°04'9.4"S, 60°07'48"W], 110 m, 19 Jul 2013, *M. S. Ferrucci et al.* 3128 (CTES, US). —**Brazil.** —MATO GROSSO: Vicinity of Estancia Miranda [19°57'S 56°25'W], 22 Jun 1979, *G. T. Prance et al.* 26298 (CEN, NY). —MATO GROSSO DO SUL: Corumbá. Baía de Tamengo, 8 Aug 1979, *Claudio* 454 (RB, UFACPZ, US); Ladário. Estrada da Manga [19°10'02"S, 57°33'31"W], 150 m, 3 Jun 1998, *G. A. Damasceno Júnior et al.* 1518 (COR); Porto Murтинho. Estrada para o Rio Apa, 14 Jun 2006, *E. Barbosa* 1544 (HCF, HUEFS, MBM, MEXU). —**Paraguay.** —WHITOUT PROVINCE: Cordillera de Altos, 1898–1899, *E. Hassler* 3745 (NY, P). —CENTRAL: Estero del Ypoá [27°24'S, 57°32'W], 10 Feb 1990, *E. Zardini & C. Velázquez* 18791 (US); Jardín Botánico y Zoológico, 20 Jun 1990, *B. Pérez* 68 (US). —CORDILLERA: Río Salado basin [25°09'S, 57°30'W], 21 Jul 1990, *E. Zardini & E. Velázquez* 22320 (AS, MO, US); Altos. 21 Mar 1990, *F. Mereles* 3842 (FCQ, MO). —PARAGUARÍ: Ruta 1.5 km N de Quindy, 29 Mar 1981, *M. S. Ferrucci et al.* 178 (F, MBM); Cerro Mbatoví, 2 Jul 1988, *E. Zardini* 5433 (MO); Cerro Palacios [25°25'S, 57°10'W], 9 Jul 1988, *E. Zardini* 5651 (MO, US); Acahay. Macizo Acahay [25°54'S, 57°09'W], 5 Jan 1989, *E. Zardini et al.* 9207 (MO, PY, US). —SAN PEDRO: Alto Paraguay, 21 Jan 1961, *A. L. Woolston et al.* 1248 (HUEFS, SP).

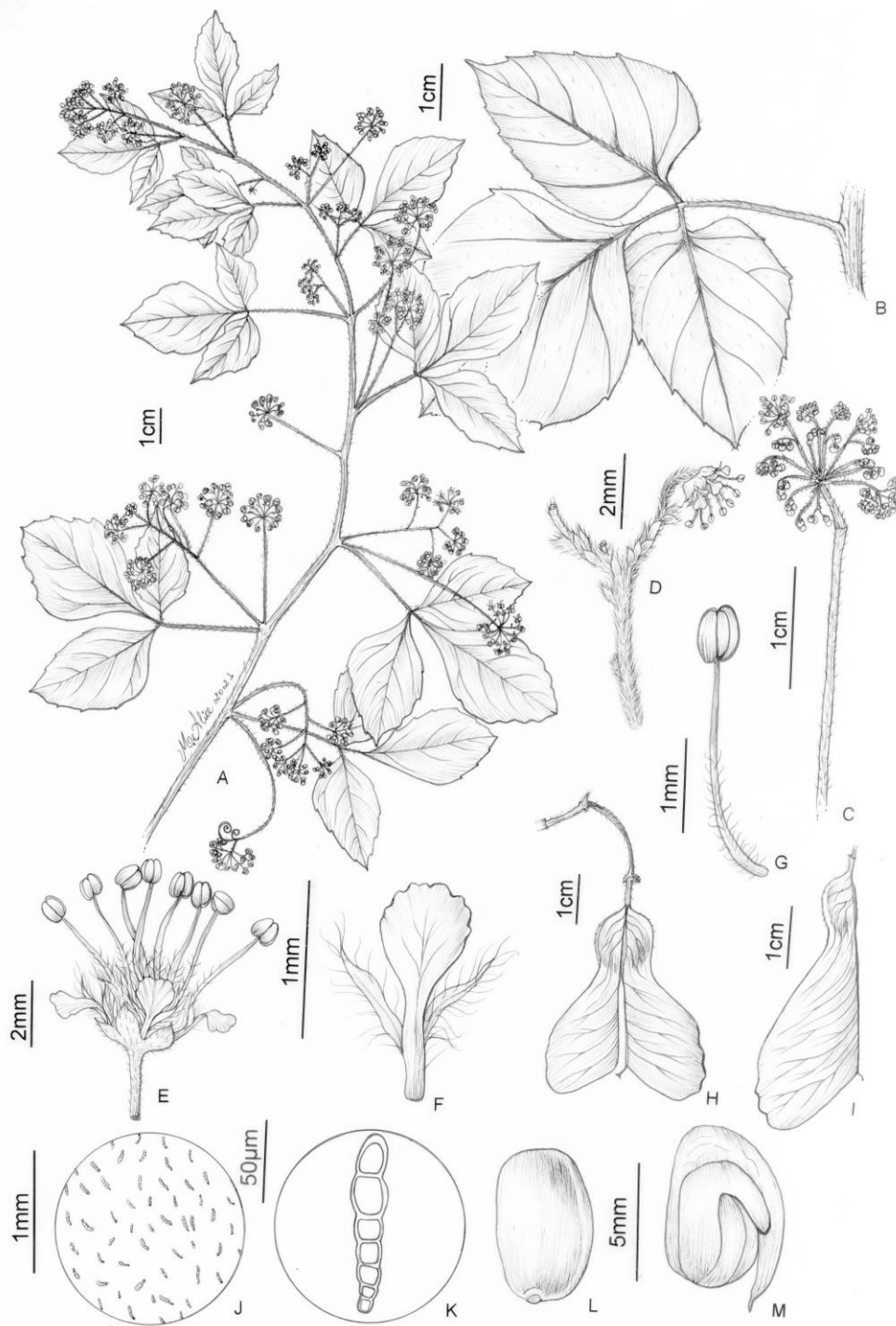


Fig. 14. – *Thinouia paraguayensis* (Britton) Radlk.: A. Portion of flowering branch. B. Leaf. C. Portion of Inflorescence. D. Portion of inflorescence, displaying two cincinni and a staminate flower. E. Lateral view of staminate flower. F. Petal with bifid appendage, dorsal view. G. Lateral view of stamen. H. Fruit. I. Mericarp. J. Detail of endocarp indument. K. Capitulate trichome with uniseriate stalk and unicellular terminal cells from endocarp. L. Seed. M. Embryo. (A–G: Drawn from *Ferrucci 178*; H–M: Drawn from *Hatschbach 49244*). Illustration by Maria Alice.

7. *Thinouia restingae* Ferrucci & Somner, Brittonia 60(4): 371. 2008. Type: BRAZIL. Rio de Janeiro, Município Saquarema, Reserva Ecológica Estadual de Jacarepiá, próximo à lixeira, orla da mata de restinga, trepadeira, heliófila, frutos secos, 11 May 1994, D. Araújo 10025 (holotype: RB [724823] ex Herbarium GUA [42099], isotype: CTES [CTES0013570] [image!]).

Tendrilled liana; stem glabrous or puberulous, lenticel, rounded and ferruginous; cross section simple when young or compound by one central vascular cylinder surrounded by one or more peripheral vascular cylinders when mature, cylindrical-striate or 4–5 lobed. Leaves trifoliolate; stipule minute, ca. 0.5 m long, puberulous, triangular; petiole 1.5–4 cm long, canaliculate, glabrous, rare puberulous; terminal petiolule 0.1–0.5 cm long, lateral petiolules 0.1–0.2 cm long; terminal leaflet 5–8 × 2.7–3.3 cm, oblong, symmetrical or asymmetrical, apex obtuse, rounded or emarginate, mucronate, base acute to decurrent; lateral leaflet 4.7 × 2.4 cm, oblong or oblong-ovate, asymmetrical, apex obtuse, rounded or emarginate, mucronate, base decurrent or rounded; margins entire, sometimes undulated and with teeth on the base; secondary veins framework brochidodromous, secondaries veins 8–10 pairs, alternate, spacing irregular, intersecondaries present; tertiary vein fabric reticulate; leaflets surface glabrous. Thyrses axillary or terminal, umbelliform, 0.8–2.8 cm long, peduncle 1–4.2 cm long, secondary peduncle subsessile 0.1–0.7 cm long, cincinnus numerous, peduncle of cincinnus 0.2–0.8 cm long, tomentose to glabrescent. Flower 3–5 mm long, pedicel 1.4–4 mm long, glabrous; sepals ca. 1.3 mm long, deltoid, glabrous or sometimes glabrescent, ciliate; petals ca. 2 mm long, spatulate, erose at apex, clawed, adaxially glandular and with sparse simple trichomes; petal appendages 1–1.5 mm long, bifid, sometimes distally branched, villous; nectary disc annular, glabrous; staminate flowers: stamens 8, ca. 4.8 mm long, filaments villous on lower half, anthers glabrous, pistillode ca. 0.3 mm long, villous; pistillate flower: staminodes 8, ca. 2 mm long, pistil ca. 3 mm long, ovary adpressed-pubescent along dorsal edges, stigma and style puberulous. Fruits chartaceous, 3.6–4.2(5.4) × 2.6–3 cm, stipe 3–6 mm long, pedicels 3–4 mm long; cocci inflated, constriction evident at junction with wing; epicarp glabrous; endocarp densely villous with arachnoid, biseriate, simple or branches trichomes. Seed 6.8–7.3 × 5.2–5.6 mm, obovoid to ellipsoid, glabrous. Figure 15.

**Distribution, Habitat and Phenology**—*Thinouia restingae* is endemic from Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests in SE of Brazil, along restinga vegetation, ombrophilous and semi-deciduous forests in the states of Bahia, Espírito Santo, and Rio

de Janeiro (Fig. 19A). Flowering from October to December, and fruiting from January to August.

**Notes**—*Thinouia restingae* and *T. ventricosa* have similar fruit morphology and are the only species with densely arachnoid trichomes on the endocarp. *Thinouia restingae* however, is distinguished from *T. ventricosa* by the entire or rarely basally 1-toothed margins (vs. dentate-serrate with 2–3(4) teeth), 8–10 pairs of secondary veins (vs. 3–5 pairs), secondary veins framework broquidodromous (vs. semicraspedodromous), and the absent of domatia (vs. domatia on abaxial side of secondary vein axil).

**Conservation Status**—*Thinouia restingae* is represented by records distributed by the Atlantic Coast within an EOO of 95,642.60 km<sup>2</sup> and AOO of 58.00 km<sup>2</sup> in antropically modified restinga vegetation in the states of Rio de Janeiro and Espírito Santo, and less frequent in the semi-deciduous e ombrophilous forests in the states of Bahia, Espírito Santo and Rio de Janeiro. Thus, it should be regarded as Vulnerable [VU, B2ab(ii,iii,iv)], due to its range of distribution being less than 100 km<sup>2</sup> and the number of locations being ≤10. Additionally, these species have a continually declining habitat quality principally in the restinga vegetation where it faces intense pressure from human occupation.

**Additional Specimens Examined** —**Brazil.** —BAHIA: Jussari. Rod. Jussari/Palmira [15°9'29"S, 39°31'43"W], 11 Feb 2003, *J. L. Paixão et al.* 211 (CEPEC). —ESPÍRITO SANTO: Aracruz. Retiro Serra Peladilha [19°44'33"S, 40°18'4"W], 14 Dec 2007, *V. F. Mansano et al.* 480 (RB); Nova Venécia. Área de Proteção Ambiental Pedra do Elefante [18°46'58"S, 40°26'47"W], 18 Feb 2008, *R. C. Forzza et al.* 5089 (CEPEC, CTES, MBML, RB, UPCB); Piúma. Estrada entre Marataízes e Piúma, 29 Nov 2006, *V. C. Souza et al.* 32487 (RB); Sooretama. Reserva Biológica de Sooretama [19°02'9"S, 40°09'40"W], 12 Feb 2021, *H. Medeiros & C. Toledo* 4475 (RB). —RIO DE JANEIRO: Armação de Búzios. Praia Gorda, 16 Dec 1998, *D. S. Fernandes et al.* 195 (RB); Cabo frio. Parque Ecológico Municipal do Mico Leão Dourado, 29 May 2003, *D. S. Fernandes et al.* 855 (RB, RBR); Campos dos Goytacazes. Morro do Itaoca [21°47'34"S, 41°26'37"W], 361 m, 15 Feb 2021, *H. Medeiros & C. Toledo* 4453 (RB); Maricá. Reserva Ecológica de Jacarepiá [22°55'45"S, 42°46'7"W], 27 Feb 2021, *H. Medeiros & C. Toledo* 4491 (RB); Rio das Flores. Estrada para Rio das Flores [22°11'52"S, 43°27'51"W], 2 Aug 2006, *R. Marquete et al.* 3775 (RB, UFAPZ); Rio das Ostras. Praia Virgem [22°31'56"S, 41°55'50"W], 5 May 2016, *G. V. Somner et al.*

1826 (RB, RBR); Saquarema. Reserva Ecológica Estadual de Jacarepiá, 28 Sep 1990,  
G. V. Somner et al. 616 (RB).



Fig. 15. – *Thinouia restingae* Ferrucci & Somner: A. Fertile branch. B. Leaf. C. Detail of the secondary veins and leaflet margin. D. Lobed stem. E. Cross section of compound stem. F. Fruiting branch. G. Mature schizocarp. [Medeiros 4453 (A–G); photos: A by C. Toledo; B–G by H. Medeiros].

8. *Thinouia scandens* (Cambess.) Triana & Planch., Ann. Sci. Bot. Ser. 4, 18: 369. 1862. *Thouinia scandens* Cambess. in A. de Saint-Hilaire, Flora Brasiliae Meridionais 1: 384. 1825. “Nascitur in sylvis primaevae provinciae Rio de Janeiro. Florebat Februario”. *Thinouia scandens* forma *genuina* (Cambess.) Triana & Planch., Sitzungsber. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. München. 8(3): 282. 1878. Type: BRASIL. Rio de Janeiro, *Saint-Hilaire s.n.* (lectotype, here designated: MPU [MPU010891] [image!]).

*Paullinia caudata* Vell. Fl. Fluminensis 159. (‘1825’) 1829. *Thinouia scandens* forma *caudata* (Vell.) Radlk. Sitzungsber. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. München. 8(3): 282. 1878. (lectotype, here designated: Vellozo’s *Flora Fluminensis Icones 4: tab. 31.* (‘1827’) 1831. [image!]).

*Paullinia racemosa* Vell. Fl. Fluminensis 159. (‘1825’) 1829. *Thinouia scandens* forma *racemosa* (Vell.) Radlk., Sitzungsber. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. München. 8(3): 282. 1878. (lectotype, here designated: *Vellozo’s Flora Fluminensis Icones 4: tab. 29.* (‘1827’) 1831. [image!]).

*Thinouia scandens* forma *areolata* Radlk., in Schenck, Beitr. (1893) 260 f. 34. Type: BRASIL. Rio de Janeiro, Serra dos Orgãos, s.d., *Schenck HD 529* (not found).

Tendrilled liana; stem glabrous, pubescent or tomentose, lenticels rounded, elliptic or oblong; cross section simple or compound with one or more peripheral vascular cylinders. Leaves trifoliolate; stipule ca. 0.5 mm long, tomentose, triangular; petiole 5.6–9.1 cm long, semiterete to canaliculate with keel in the middle, striate, glabrous to pubescent; terminal petiolule 0.8–3.7 cm long, canaliculate with keel in the middle, striate; lateral petiolules 0.4–1.4 cm long; terminal leaflet 5.2–11.7 × 3.1–7 cm, obovate, oblong, oblong-ovate or ovate to very widely ovate, symmetrical or asymmetrical, apex rounded, obtuse, acute or acuminate, mucronate or sometimes emarginate, base rounded to obtuse; lateral leaflet 4.3–12.7 × 2.7–8.1 cm, ovate, oblong, elliptic or lanceolate, asymmetrical, apex rounded, obtuse, acute or acuminate, mucronate, base truncate or obtuse to rounded; margins entire, dentate or serrate with 3–9 teeth, reduced to inconspicuous glands; secondary vein framework craspedodromous to semicraspedodromous, 5–7 pairs, alternate or subalternate, spacing irregular, domatia on abaxial surface of secondary vein axils commonly on lowermost one pairs of secondary veins, intersecondaries present; tertiary vein fabric mixed or alternate percurrent; adaxially glabrous, abaxially glabrous, glabrescent, puberulous or tomentose. Thyrses axillary or terminal, umbelliform, 2–4 cm long, peduncle 1.5–2 cm

long, secondary peduncle 0.2.–0.5 cm long; cincinnus numerous, peduncle of cincinnus 0.6–0.7 cm long, tomentose. Flower 4.5–6 mm long, pedicel 2–3 mm long, pilose or sparsely pubescent; sepals ca. 0.5 mm long, oblong-ovate, abaxially pilose or sparsely pubescent, adaxially glabrous or sometimes villous, ciliate; petals 1.6–2.5 mm long, oblong spatulate, clawed, erose, adaxially glandular, abaxially glabrous; petal appendages 0.7–1.5 mm long, villous; nectary disc annular, glabrous; staminate flowers: stamens 8, 2.8–3 mm long, filaments villous on lower half, anthers 0.5–0.6 mm long, glabrous, papillose, pistillode ca. 0.5 mm villous; pistillate flower: staminodes 8, 1.5–1.7 mm long, villous throughout, pistil ca. 4.5 mm long, ovary adpressed-pubescent along dorsal edges, stigma and style tomentose. Fruits chartaceous, 4.3–7.5 × 2.5–4.1 cm, stipe 4.3–9.7 cm long, pedicels 2.3–6.1 cm long; cocci inflated, constriction evident at junction with wing; epicarp glabrous; endocarp pubescent with capitate trichomes; capitate trichomes with uniseriate stalk and multicellular terminal cells. Seed ellipsoid, 6–7.4 × 4.3–5.6 cm, glabrous. Figure 16.

**Distribution and Habitat**—*Thinouia scandens* is endemic from the Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests in SE of Brazil, between 40–1200 m, along gallery forests, semi-deciduous forests, *tabuleiro* forests and ombropholius forests in Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, São Paulo and Rio de Janeiro (Fig. 19B). Flowering from December to April and fruiting from January to October.

**Notes**—*Thinouia scandens* is easily recognized by the leaflets with entire margins, dentate or serrate, with 3–9 pairs teeth per side, teeth reduced to inconspicuous glands, secondary vein framework craspedodromous to semicraspedodromous, fruits 4.3–7.5 cm long, endocarp densely pubescent with capitate trichomes. The variation on leaf size, form and pubescence suggests the species as limited, to be a complex of more than one species. This variability led Radlkofer (1878, 1931) to recognize several forms within the species. In this study, we observed that leaf morphological variation in the forms described by Radlkofer overlap. Additionally, our molecular phylogenetic studies the samples representing *T. scandens* were recovered with very strong support in a clade. Therefore, we considered the forms proposed by Radlkofer as synonyms of *T. scandens*.

In the protologue of the *Thinouia scandens* (Cambess.) Triana & Planch. only the place of collection was indicated without mentioning a particular specimen. We have found three specimens that correspond to the collector and identified by the



species author: MPU010891, P00754921 and P00754922. Only the first one the locality correspond to the description in the protologue and has been chosen as lectotype. For the names *Paullinia caudata* Vell. and *P. racemosa* Vell., we have selected as lectotype the illustrations of Vellozo (1831) that are the only originals materials available for these names, *Paullinia caudata* (t. 31) and *Paullinia racemosa* (t. 29). These illustrations clearly match *Thinouia scandens* complex due its elliptic to ovate leaves with margins entire to dentate-serrate and long fruits. The type of *Thinouia scandens* forma *areolata* is a mystery, the only material cited by Radlkofer (1893) is a wood sample from Schenck that had its own numbering for its wood collection, but the anatomical cut of the stem show is clearly a *T. scandens*. Radlkofer (1931) cites several specimens examined for *T. scandens* forma *areolata*, including a material collected by Schenck (*Schenck 2782*, not found), but at this time it was not possible to indicate if the specimen *Schenck 2782* have any relation to the wood sample indicated as type.

**Conservation Status**—*Thinouia scandens* possesses a wide EOO of 180,117.85 km<sup>2</sup> and an AOO of 136.00 km<sup>2</sup>, with many known locations. However, the ombrophilous forest vegetation in SE Brazil, where the species is found, is subject to continuing decline in area and quality of habitat due to anthropic pressure. Despite this, there are no data on population declines to apply other criteria and several conservation units in Brazil protect the species. Thus, it should be regarded as Least Concern (LC).

**Additional Specimens Examined** —**Brazil**. —BAHIA: Almadina. Serra do Concovado [14°42'13"S, 39°36'9"W], 20 Mar 2006, *J. L. Paixão et al. 909* (CEPEC, RBR); Nova Viçosa. Estrada para Nova Viçosa [17°55'22"S, 39°41'38"W], 22 Feb 2021, *H. Medeiros & C. A. P. Toledo 4486* (RB, SPF, UFACPZ); Porto Seguro. Estação Veracel, 12 Oct 2006, *L. P. Colman et al. 21* (ALCB); Una. Reserva Biológica do Mico-Leão, 10 Mar 1993, *S. C. San'tAna et al. 291* (CEPEC, SP). —ESPÍRITO SANTO: Alegre. São João do Norte, 17 Mar 2009, *D. R. Couto et al. 1131* (MBML, VIES); Linhares. Estrada paralela ao Rio Doce [19°30'14"S, 40°17'37"W], 18 Feb 2021, *H. Medeiros & C. A. P. Toledo 4472* (RB, SPF, UFAPCPZ); Nova Venécia. Área de Proteção Ambiental Pedra do Elefante [18°46'00"S, 40°26'00"W], 329 m, *C. N. Fraga et al. 2083* (CEPEC, CTES, MBML, RB, UPCB); Regência. Reserva Biológica de Comboios, 24 Jan 1990, *D. A. Folli 1076* (US); São Mateus. Próximo de Boa Esperança, s.d, *A. Maguanini & A. F. Mattos s.n.* (RB 87950). —MINAS GERAIS: Alto Caparaó. Parque Nacional do Caparaó, 23 Apr 1998, *L. S. Leoni 3950* (RB); Carangola. PCH-Carangola, Feb 2007, *L.*

*S. Leoni et al. 63* (RB, UFACPZ); Faria Lemos. Fazenda Santa Rita, 14 May 2006, *M. F. B. Silva 122* (RB); Francisco Sá. ca. 5 km N.E of Francisco de São, road to Salinas, 950 m, *H. S. Irwin et al. 23129* (MG); Ipaba. [19°22'34"S, 42°25'09"W], *A. Pujals s.n.* (MBM 420905). —RIO DE JANEIRO: Guapimirim. Parque Nacional da Serra dos Órgãos [22°27'50"S, 42°59'49"W], 734 m, 14 Feb 2021, *H. Medeiros & C. A. P. Toledo 4452* (NY, RB, SPF, UFACPZ, US); Itaperuna. Estrada para São Lourenço, 7 Jun 2004, *R. Marquete et al. 3501* (IBGE, HRB); Mangaratiba. Trilha para o Mirante [22°59'26"S, 44°06'17"W], 17 Aug 2017, *G. V. Somner & P. Acevedo-Rodríguez 1851* (RBR); Natividade. Mata de São Vicente, Morro da Torre, 11 Jun 2006, *M. I. T. M. Gonçalves et al. s.n.* (RB 00594985); Niterói. Morro do Cavalhão (Praia Grande), 28 Aug 1888, *A. Glaziou et al. 17499* (P); Nova Friburgo. Macaé de Cima, 9 Oct 1993, *C. M. Vieira & L. C. Gurken 429* (ESA, MBM, NY, RB); Paraty. Estrada para o morro do Corisquinho, 10 Mar 1994, *M. D. Campos 14* (CTES, RB, RBR); Petrópolis. Estrada velha Rio Petrópolis, 1 Sep 1990, *G. V. Somner et al. 585* (RBR); Pirai. Distrito de Cacaraia [22°44'21"S, 43°50'49"W], 27 May 2009, *G. V. Somner et al. 1339* (RBR); Rio Bonito. Distrito de Brasília, Fazenda Cachoeira, 13 Aug 1986, *P. Acevedo-Rodríguez et al. 1436* (MO, NY, RB); Rio de Janeiro. Horto Florestal, 28 Apr 1924, *P. do H. Florestal s.n.* (RB 148992, S); Teresópolis. Parque Nacional da Serra dos Órgãos [22°27'5"S, 43°00'5"W], 14 Feb 2021, *H. Medeiros & C. A. P. Toledo 4450* (NY, RB, SPF, UFACPZ, US). —SÃO PAULO: Equipe Morro das Pedras, 1917, *A. C. Brade 7923* (R); São Paulo. Nativa do Jardim Botânico, 25 Feb 1942, *F. C. Hoehne s.n.* (SP 46367).



Fig. 16. – Morphologic variation in *Thinouia scandens* (Cambess.) Triana & Planch.: A. Stem cross section cylindrical, simple. B. Stem cross section obtusely pentagonal compound, with 4 incipient peripheral vascular cylinders. C. Stem cross section ribbed (lobed), composed, with 8 peripheral vascular cylinders of different sizes and ages. D, E and F. Leaf morphological variation. G–I. Fruit morphological variation. [Medeiros 4450 (E and H), 4451 (B), 4473 (A, D and G), 4481 (C), 4486 (F), 4488 (I); photos: by H. Medeiros].

9. *Thinouia silveirae* H.Medeiros, sp. nov. Type: BRAZIL. Acre. Xapuri. Ramal que dá acesso a pousada do Seringal Cachoeira, 9 Jul 2021, *H. Medeiros, C. G. Silva & M. H. Oliveira 4496* (holotype: RB!, isotypes: INPA!, NY!, SPF!, RON!, UFACPZ!, US!).

*Diagnosis.* *Thinouia silveirae* is most closely related to *T. myriantha* but differs from the latter by its mericarps with inflated cocci that are flat at the base, by the pubescent epicarp and the densely villous endocarp with capitate trichomes, and the petal appendage marginal (vs. mericarps with slightly flattened, epicarp glabrous, endocarp sparsely pilose or glabrous with scattered capitate trichomes, petal appendage basal).

Tendrilled liana, 10–15 m long; stem 3–5 cm diam., cylindrical, striate, tomentose, glabrescent when mature, lenticels rounded or elliptic; cross section simple. Leaves trifoliolate; stipule ca. 1 mm long, tomentose, triangular; petiole 5.8–12.4 cm long, terete or angular, striate, tomentose or pubescent; terminal petiolules 2–4.5 cm long, semiterete or terete, striate; lateral petiolules 0.7–1.9 cm long, terminal leaflet 8.6–16.6 × 6–11.6 cm, elliptic-ovate or ovate, symmetrical or asymmetrical, apex acuminate, sometimes emarginated, base rounded; lateral leaflet 7.8–15.6 × 5.7–10 cm, elliptic or ovate, asymmetrical, apex acuminate, sometimes rounded to retuse, base truncate or slightly cordate, margins entire or sparsely dentate, with 3–6 vestigial teeth reduced to inconspicuous glands; secondary vein framework eucamptodromous to semicraspedodromous toward the apex, secondaries 5–6(7) pairs, alternate or subalternate, spacing irregular, with domatia on the abaxial side of secondary veins axils, intersecondaries presents; tertiary vein fabric alternate percurrent; adaxial surface glabrous or glabrescent, sometimes pubescent along veins, abaxial side glabrescent, puberulous or pubescent. Thyrses umbelliform, axillary or terminal; when axillary solitary, 3.5–5.5 cm long, with a pair of circinate tendrils on distal portion of peduncle; peduncles 1.5–3.5 cm long; secondary peduncles 0.1–0.7 cm long; cincinnus numerous, peduncle of cincinnus 1.7–4.7 mm long. Flowers 2.5–7.3 mm long, pedicel 1.2–3.5 mm long, pilose to villous; sepals ca. 0.7 mm long, connate at the base, deltate, abaxially villous, adaxially glabrous; petals ca. 0.5 mm long, obdeltoid to widely obtrullate, not-clawed, villous; petal appendages ca. 0.9 mm long, longer than the petals, bifid and marginal, villous; nectary disc glabrous, annular; staminate flower: stamens 8, ca. 2.7 mm long, filaments villous at the base, anthers ca. 0.5 mm long, papillose, glabrous or puberulous, pistillode ca. 0.5 mm long, villous; pistillate flower: staminodes 0.8–1.2 mm long, villous; pistil ca. 1.5 mm long, villous. Fruits chartaceous, 4–6.1 × 2.5–3.9

cm, stipe 4.2–9.4 cm long, pedicels 2.6–5.3 cm long; cocci inflated but flattened at the base, somewhat laterally compressed, constriction evident at junction with wing; epicarp pubescent at the cocci, puberulous or pilose at the wing; endocarp densely villous, with capitate trichomes with uniseriate stalk and multicellular terminal cells. Seed ellipsoid 7.5–9.5 × 4.1–6.2 mm, glabrous. Figure 17, 18.

**Distribution and Habitat**—*Thinouia silveirae* is known only from the southwestern Amazonian region, in the states of Acre and Rondônia, Brazil (Fig.19B); in Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests. Flowering from June to July, and fruiting from July to September.

**Etymology**—The specific epithet honors to Dr. Marcos Silveira, professor and ecologist, at the Universidade Federal do Acre, who has made significant contributions to the floristic studies of Acre and SW Amazonia.

**Notes**—*Thinouia silveirae* is strongly supported as sister to *T. myriantha* (Fig. 4) by our phylogenetic analyses of molecular data. In addition, both species share similar morphology as seen in the elliptic to ovate leaflets, the presence of domatia, leaflet margins that are dentate to serrate, an annular and glabrous disc, and petals appendages that are longer than the petals (Fig. 5). *Thinouia silveirae* is differentiated from this close relative by its mericarps that have: 1) inflated, pubescent cocci that are flattened at the base, 2) wings that are puberulous or pilose, and 3) densely villous endocarps with simple and capitate trichomes.

**Conservation Status**— *Thinouia silveirae* possesses a wide EOO of 59,955.343 km<sup>2</sup> and an AOO of 12.00 km<sup>2</sup>. Although this species is known only from few collections, its conservation status is here treated as Least Concern (LC) due to its occurrence within two conservations units protect, the Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema in the state of Acre, and the Floresta Nacional do Jamari in the state of Rondônia.



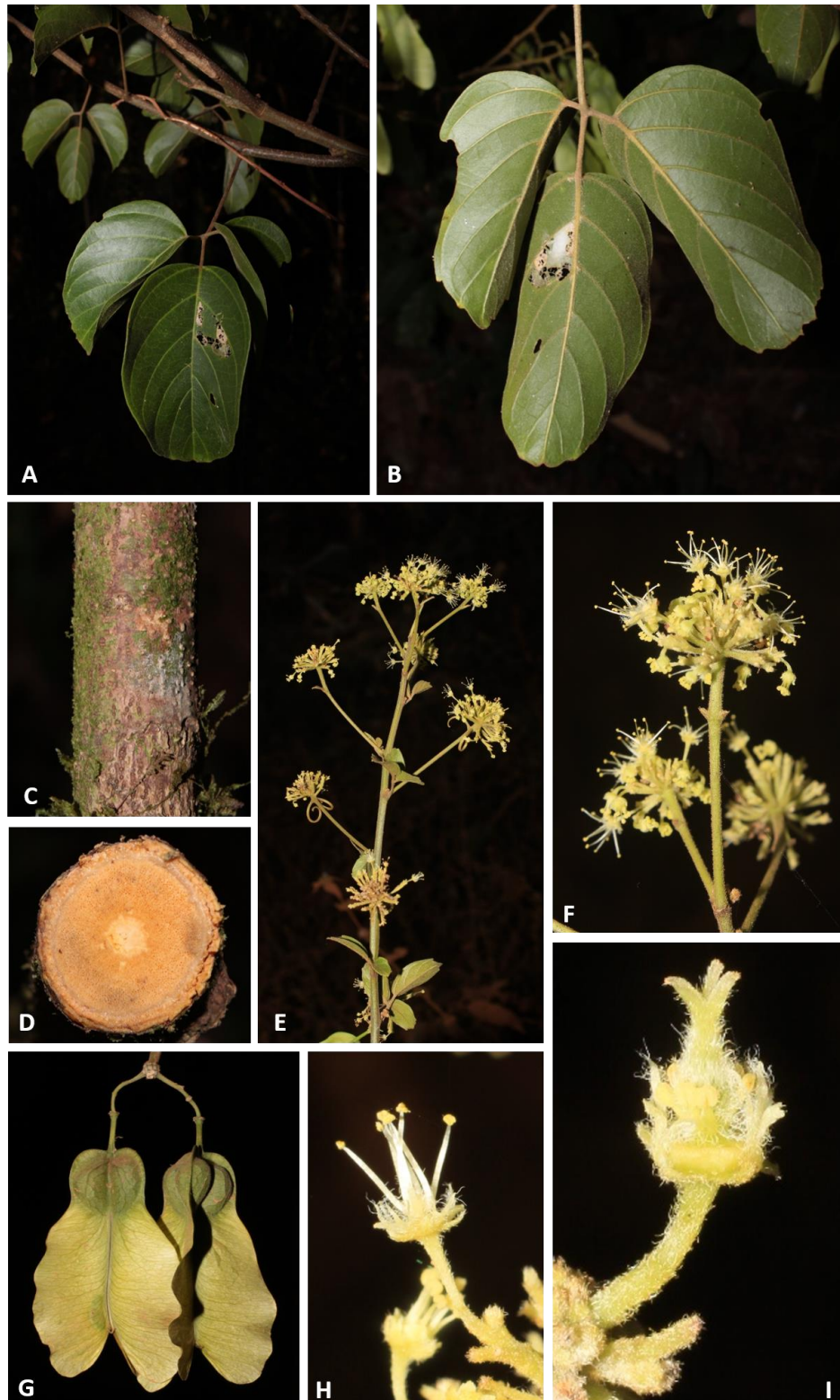


Fig. 17. – *Thinouia silveirae* H.Medeiros: A. Vegetative branch. B. Leaf showing abaxial surface. C. Stem with lenticellate bark. D. Stem cross section. E. Distal synflorescence. F. Distal portion of synflorescence. G. Mature fruits. H. Staminate flower. I. Pistillate flower. [Medeiros 2191 (A–D and G), 4496 (E–F and H–I); photos: by H. Medeiros].



Fig. 18. – *Thinouia silveirae* H.Medeiros: A. Portion of flowering branch B. Leaf. C. Indumentum from leaflets. D. Lateral view of staminate flower with portion of perianth removed showing nectary disc. E. Lateral view of pistillate flower. F. Petal with bifid and marginal appendage, dorsal view. G. Petal with bifid appendage, frontal view. H. Lateral view of stamen. I. Fruit. J. Mericarp. L. Detail of endocarp. K. Indumentum of epicarp. M. Capitate trichomes with uniseriate stalk and multicellular terminal cells from endocarp. N. Simple trichomes from endocarp. O. Seed. P. Embryo. (A–H: Drawn from *Medeiros 4496*; I–P: Drawn from *Medeiros 2191*). Illustration by Maria Alice.

*Additional Specimens Examined* —**Brazil**. —ACRE: Sena Madureira, RESEX Cazumbá-Iracema, 31 Jul 2017, *H. Medeiros et al. 2189* (RB, SPF, UFACPZ, US); Xapuri, Estrada para o Seringal Cachoeira, 8 Sep 2017, *H. Medeiros et al. 2193* (INPA, RB, SPF, UFACPZ). —RONDÔNIA: Itapoã do Oeste, Floresta Nacional do Jamari [9°11'38"S, 63°06'7"W], 28 Aug 2017, *H. Medeiros et al. 2191* (RB, RON, SPF, UFACPZ, US).

10. *Thinouia ternata* Radlk., Sitzungsber. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. München 8: 282. 1878. *Banisteria ternata* Vell. (nom. illeg.), Fl. Fluminensis: 159. ('1829') 1829. (lectotype, here designated: *Vellozo's Flora Fluminensis Icones 4: tab. 159. ('1827') 1831* [image!]) — epitype, here designated: BRAZIL. Bahia. Rui Barbosa. ARIE Serra do Orobó, Fazenda Bom Jardim [12°19'43"S, 40°28'34"W] 591 m, 21 Apr 2006, *D. Cardoso & K. S. Matos 1245 RB!* [RB01464762]; isoepitype: NY!, HUEFS [HUEFS108414] [image!]).

Tendrilled liana; stem pubescent or tomentose and glabrescent when mature, lenticels round or elliptic; cross section simple. Leaves trifoliolate; stipule ca. 0.5 mm long, tomentose, triangular; petiole 3.5–7.7 cm long, terete or semiterete and keeled along the middle, striate, pubescent to tomentose; terminal petiolules 0.3–0.7 cm long, semitere; lateral petiolules 0.2–0.5 cm long; terminal leaflet 5.3–10.6 × 4.4–5.6 cm, widely elliptic, obtrullate or ovate, apex acuminate, mucronate, base decurrent; lateral leaflet 4.2–8.9 × 2.3–3.8 cm, ovate, asymmetrical, apex acute to acuminate, mucronate, base truncate to rounded; margins dentate or serrate, with (7)8–12 vestigial teeth on each side, reduced to inconspicuous glands; secondary vein framework craspedodromous, secondaries 4–6 pairs, alternate or subalternate, spacing irregular, with domatia on the abaxial side of secondary veins axils, intersecondaries presents; tertiary vein fabric mixed or alternate percurrent; adaxial surface tomentose to glabrescent, sometimes strigose, abaxial surface tomentose. Thyrses axillary or terminal, umbelliform, 1.5–5.3 cm long, peduncle 0.5–4.2 cm long, secondary peduncle 0.1–0.5 cm long; cincinnus numerous, peduncle of cincinnus 2–3 mm long, tomentose. Flower 5–5.2 mm long, pedicel 2–3 mm long, pilose or sparsely pilose; sepals ca. 0.5 mm long, triangular, abaxially pilose or sparsely pubescent, adaxially glabrous or sometimes villous, ciliate; petals 1–1.7 mm long, oblanceolate, spatulate, clawed, erose, adaxially villous and abaxially glabrous; petal appendages <0.5 mm long, bifid, villous; nectary disc annular, glabrous; staminate flowers: stamens 8, ca. 2.5 mm long, filaments



villous on lower half, anthers ca. 0.5 mm long, glabrous, papillose, pistillode ca. 0.4 mm villous; pistillate flower: staminodes 8, ca. 1 mm long, filaments villous ca. on lower half; anthers ca. 0.3 mm, glabrous, papillose, pistil ca. 4 mm long, glabrous at base, villous from the middle to apex. Fruits chartaceous, 3–4 × 2.5 cm, stipe 6.2–7 mm long, pedicels 4.7–5.2 cm long; cocci inflated, constriction evident at junction with wing; epicarp glabrous; endocarp glabrous or with sparse simple or capitate trichomes; capitate trichomes with uniseriate stalk and unicellular terminal cells. Seed ellipsoid 5.7–7 × 3.6–4.7 cm, glabrous. Figure 20, 21.

**Distribution and Habitat**—This species is endemic to Brazil from Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests, and occurs ombrophilous semi-deciduous and deciduous forests in Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais and Rio de Janeiro (Fig. 18D), along streams, on limestone outgroups, and margin of forests, at 215–950 m elevations. Flowering from February to April, and fruiting from May to October.

**Notes**—*Thinouia ternata* is sister of *T. mucronata* and *T. paraguayensis* (see comments under *T. paraguayensis*) (Fig. 4). They are morphologically similar, with simple stems, leaflets with mucronate apices, flowers 3–5 mm long, fruits chartaceous, cocci slightly inflated, and constriction evident. *Thinouia ternata* and *T. mucronata* can be distinguish by lateral leaflet shap of base and the secondary veins framework. The lateral leaflet truncate to rounded at the base (*vs.* decurrent) and secondary veins framework craspedodromous (*vs.* semi-craspedodromous).

*Banisteria ternata* Vell. is the order name for this species. However, as it is a later homonym of *Banisteria ternata* Moc. & Sessé ex DC., the name is illegitimate. Consequently, the name *Thinouia ternata* should be credited to Radlkofer (1878), not a combination based on Vellozo's name. We choose as lectotype an illustration of Vellozo (1831) because is the only original material available. Additionally, we designated an epitype because the original plate does not have the necessary features in order to fix this name with certainty to a given species.

**Conservation Status**—*Thinouia ternata* is represented by a few records from four states of the Atlantic Forests within an EOO of 264,322.39 km<sup>2</sup> and of AOO of 28.00 km<sup>2</sup> in the anthropically modified semi-deciduous forests. Thus, it should be regarded as Vulnerable [VU, B2ab(ii, iii, iv)], due to its range of distribution being less than 100 km<sup>2</sup> and the number of locations being ≤10. Additionally, these species have a

continually declining habitat quality principally in the restinga vegetation where it faces intense pressure from human occupation.

***Additional Specimens Examined*** —**Brazil.** —BAHIA: Itabuna. Margem do Rio Pardo, 23 May 1968, *R. P. Belém* 3597 (CEPEC, F, IAN, NY); Itajú do Colônia. Ca. 81km de Santa Cruz da Vitória [15°01'45''S, 39°47'35''W], 25 Feb 2021, *H. Medeiros & C. A. P. Toledo* 4489 (CEPEC, RB, SPF, UFACPZ, US); —ESPÍRITO SANTO: Muniz Freire. Vieira Machado, 17 Feb 1993, *V. de Souza* 439 (CVRD). —MINAS GERAIS: Serra do Espinhaço, ca. 5 km NE of Francisco de Sá, 13 Feb 1969, *H. S. Irwin et al.* 23219 (NY, UB); Janaúba. Ribeirão Poções, 13 Feb 1991, *G. Hatschbach* 55100 (MBM); Pains [20°21'35''S, 45°40'26''W], 613 m, 12 Jul 2006, *R. A. X. Borges et al.* 224 (RB, RBR); Fazenda Amargoso [20°23'14''S, 45°38'59''W], 750–810 m, 25 May 2003, *P. H. A. Melo et al.* 625 (BHCB, RB). —RIO DE JANEIRO: Nova Friburgo. Caminho para a pedra do Cão Sentado, 27 Oct 1986, *G. V. Somner et al.* 544 (RBR).

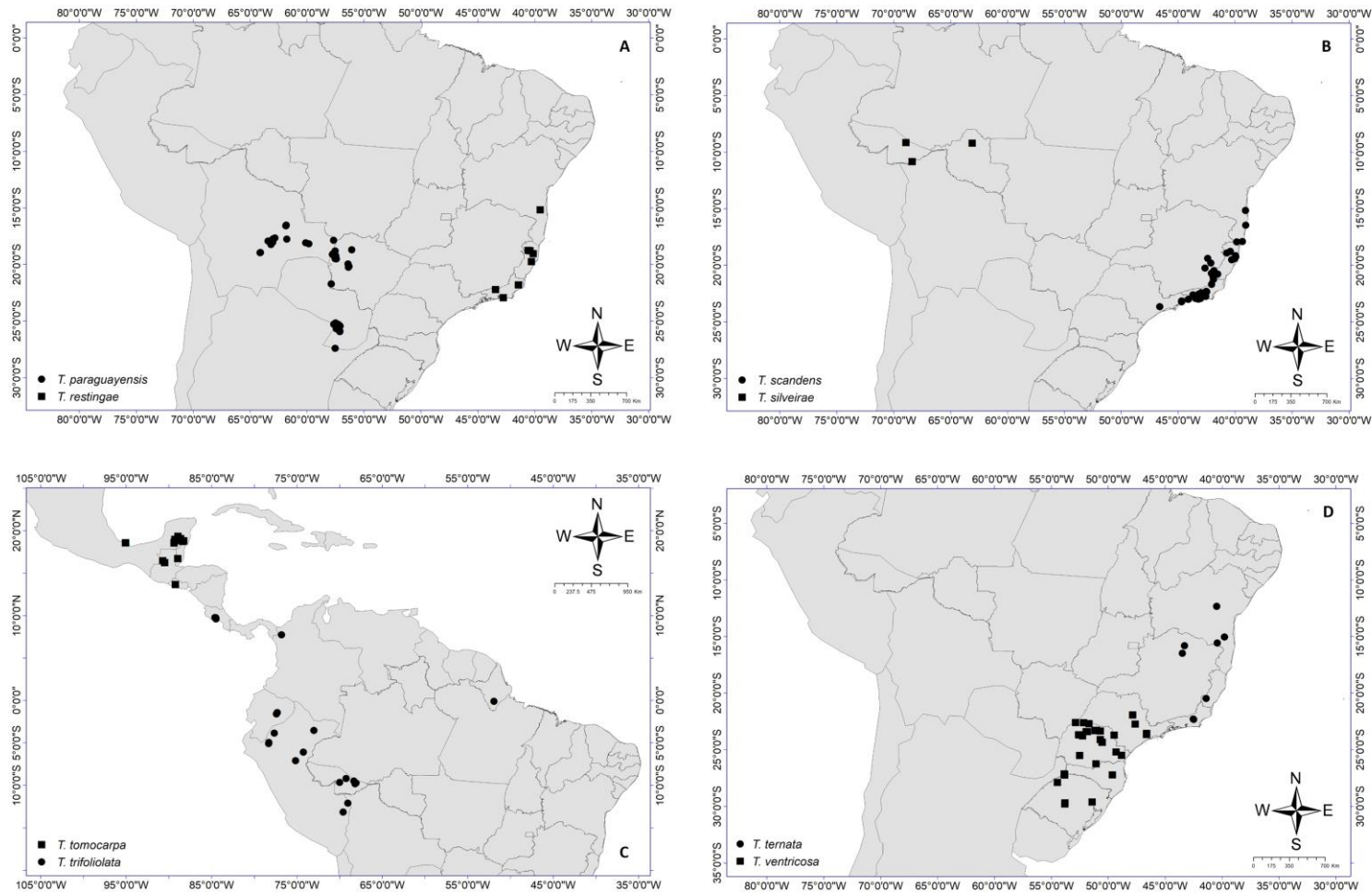


Fig. 19. – Distribution maps of species from *Thinouia*. A. *Thinouia paraguayensis* and *T. restingae*. B. *T. scandens* and *T. silveirae*. C. *T. tomocarpa* and *T. trifoliolata*. D. *T. ternata* and *T. ventricosa*.

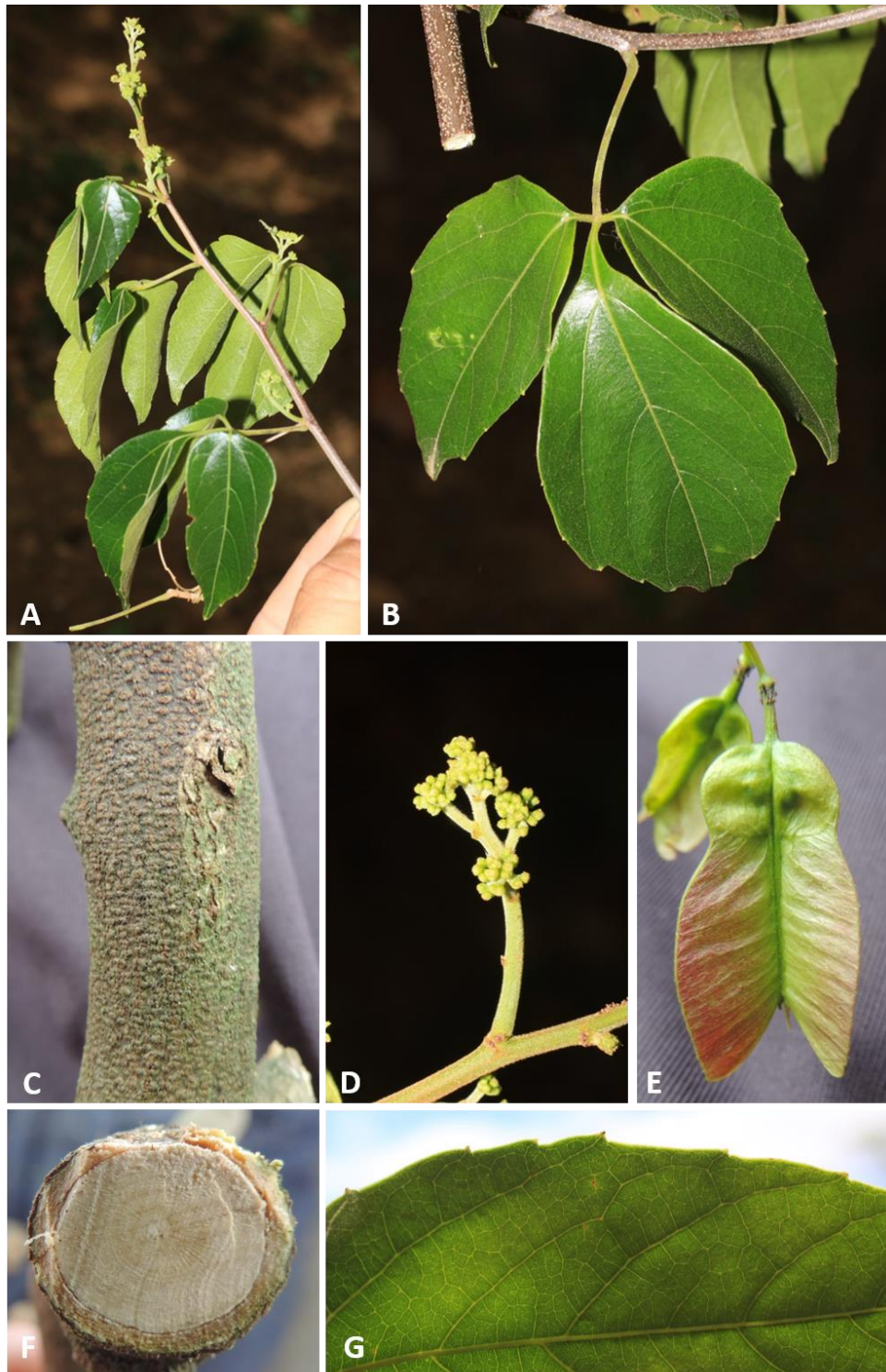


Fig. 20. – *Thinouia ternata* Radlk.: A. Fertile branch. B. Leaf. C. Stem with lenticellate bark. D. Portion of immature synflorescences. E. Mature fruit. F. Stem cross section, simple. G. Partial view of leaflets showing secondary veins and and serrulate margins. [Medeiros 4489 (A–B, D, and G); Daneu 746 (C and E–F); photos: A–B, D and G by H. Medeiros; C, E–F by L. Daneu;].

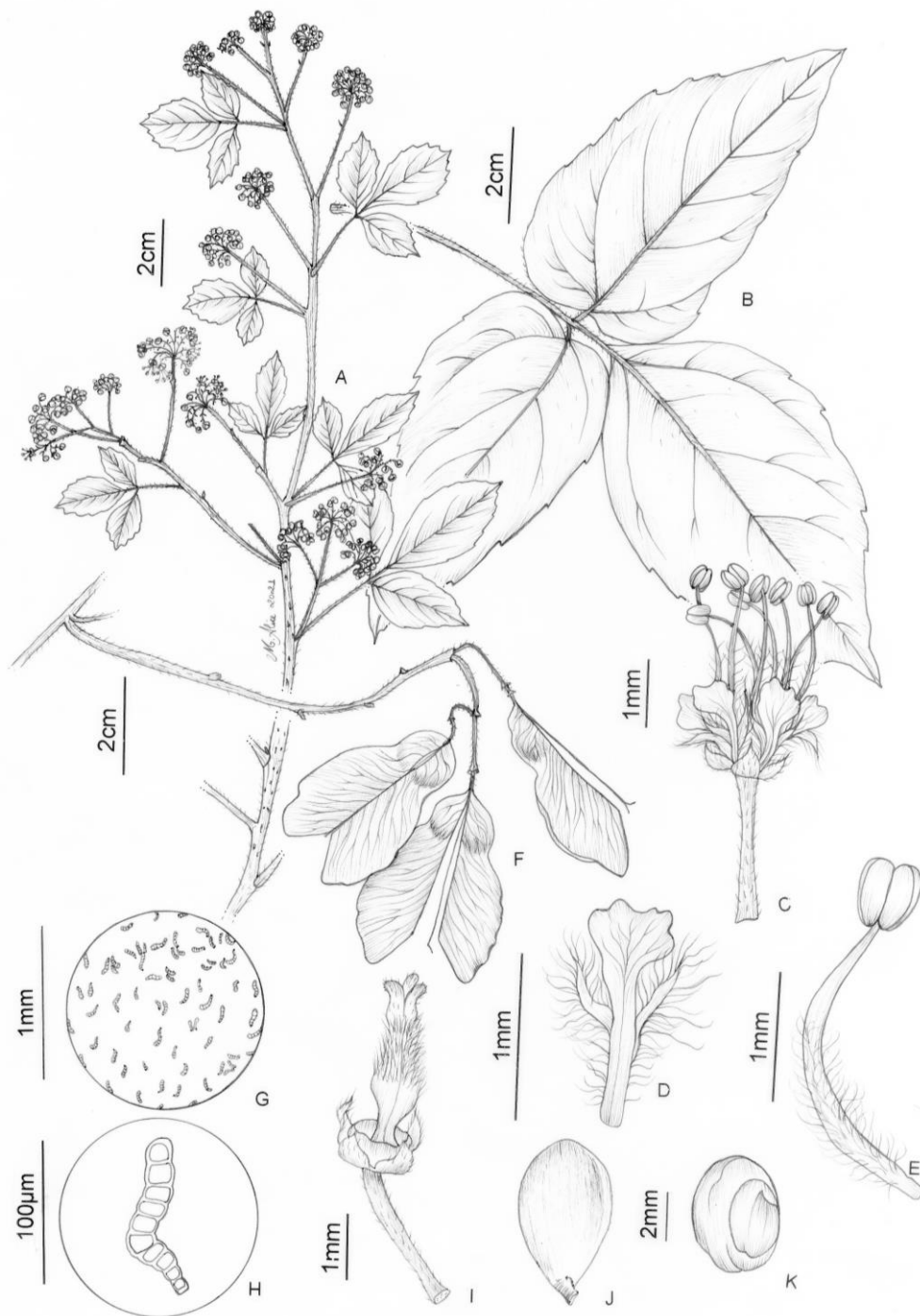


Fig. 21. – *Thinouia ternata* Radlk.: A. Portion of flowering branch B. Leaf. C. Lateral view of staminate flower. D. Petal with bifid appendage, dorsal view. E. Lateral view of stamen. F. Infructescence. G. Detail of endocarp. H. Capitulate trichomes with uniseriate stalk and unicellular terminal cells from endocarp. I. Pistillate flower with portion of perianth removed showing the gynoecium and nectary disc. J. Seed. K. Embryo. (A–E: Drawn from *Amorim 3580*; H–M: Drawn from *Cardoso 1245*). Illustration by Maria Alice.

11. *Thinouia tomocarpa* Standley, Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 12: 411. 1936. Type: BELIZE. Temash River, 6 Feb 1935, W. A. Schipp 1336 (holotype: F [0361405F] [image!], isotypes: G [G00008257] [image!], G [G0008262] [image!], G [G00008260] [image!], G [G00008261] [image!], MICH [MICH1115487] [image!], K [K000634088] [image!], NY! [NY00387405], S [S-R-11015] [image!]).

Tendrilled liana; stems cylindrical, striate, tomentose to glabrescent, lenticels round or elliptical; cross section simple. Leaves trifoliate; stipule, minute < 0.5 mm long; petiole ca. 4.8 cm long, terete, puberulous; terminal petiolules 2–2.2 cm long, canaliculate; lateral petiolules 0.8–1 cm long; terminal leaflet 6–8 × 5 cm, elliptic or oblong-ovate, sometimes asymmetrical, apex long-apiculate or obtuse, base rounded to obtuse; lateral leaflets 6.5 × 3.9–4.2 cm, elliptic or ovate, sometimes asymmetrical, apex long-apiculate or obtuse, with gland at the apex, base truncate to rounded; margins repand-serrate, sometimes only at the apex, with (2) 4–6 teeth on each side, reduced to inconspicuous glands; secondary veins framework semicraspedodromous to eucamptodromous, secondaries 4–6 pairs, alternate, spacing irregular, domatia wanting; intersondaries present; glabrous on both surfaces. Thyrses axillary or terminal, umbelliform, 3.5–6 cm long, peduncle 1.8–3.6 cm long, secondary peduncle sessile or 0.1–0.7 cm long; cincinnus numerous, peduncle of cincinnus 2–5 mm long, tomentose. Flower 3–4 mm long, pedicel 1.9–2.4 mm long, tomentose; sepals ca. 0.7 mm long, deltoid, abaxially villous and adaxially glabrous; petals 0.6–1.3 mm long, obdeltate, not clawed, villous; petal appendages 1.4–1.6 mm long, longer than the petals, bifid, villous; nectary disc annular to slightly lobed, glabrous; staminate flowers: stamens 8, ca. 4 mm long, filaments villous throughout, anthers sparsely villous, pistillode ca. 1 mm long, tomentose; pistillate flower: staminodes 8, ca. 2 mm long, villous throughout, anther sparsely villous, pistil 1.2–1.4 mm long, villous, ovary villous, stigma and style villous. Fruits chartaceous, 3–8 × 1.7–4 cm, stipe ca. 4.3 mm long, pedicels 2.4–3.8 mm long; cocci slightly flattened, not constricted at junction with wing, puberulous; endocarp densely covered with capitate trichomes; capitate trichomes with uniseriate stalk and unicellular terminal cells. Seed not seen.

***Distribution and Habitat***—This species is known from southern Mexico (Chiapas & Veracruz), the Yucatan Peninsula in Mexico (Campeche, Quintana Roo) and Belize, and in El Salvador; in Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests at 120–830 m

elevations (Fig. 19C). Flowering from February to April, and fruiting from April to May.

**Notes**—*Thinouia tomocarpa* was described by Standley (1936) based on the morphology of the fruit according to him, it looked as its apex has been cut off by sheers, hence the name *tomocarpa* [from the Greek word *tomus* = cutting], which otherwise is very similar to *T. myriantha*. Although Croat (1976) lumped *T. tomocarpa* in the synonym of *T. myriantha*, we are resurrecting it because: 1) morphologically, *T. tomocarpa* and *T. myriantha* are differentiated by the stamens which are villous throughout in the former but villous on the lower half in the latter and 2) our molecular phylogenetic studies the samples representing *T. tomocarpa* were recovered with very strong support in a monophyletic clade that is sister to a clade containing *T. myriantha* and *T. silveirae* (Fig. 4).

**Conservation Status**—*Thinouia tomocarpa* possesses an EOO of 227,986.147 km<sup>2</sup> and an AOO of 56.00 km<sup>2</sup>, with more than 10 known locations. The EOO values and the number of threat situations extrapolate the thresholds for the inclusion of the species in a threat category. Added to this, there are no data on population declines for the application of other criteria. Thus, it should be regarded as Least Concern (LC).

**Additional Specimens Examined** —**Belize**: —CAYO: Chiquibul Forest 4 km on the road from Las Cuevas [16°44'N, 88°59'W], 12 Apr 2003, *G. MacMaster et al.* 12 (MEXU). —**El Salvador**: —LA LIBERTAD: Laderas de La Laguna, 6 May 1987, *R. Cruz* 44 (MEXU). —**Mexico**: —CAMPECHE: Calakmul. 7.5 km al W de Flores Magón [18°49'48"N, 89°14'15"W], 175 m, 12 Mar 2002, *J. C. Soto et al.* 22768 and 22770 (MEXU); Hopelchén. A 3 km al N de Zoh-Laguna camino a Dzibalchén [18°37'N, 89°25'W], 200 m, 1 Apr 1996, *M. P. Alvaro & E. Martínez* 268 (MEXU, MO). —CHIAPAS: Ocosingo. Ribera del río Chajulillo al sur de la Estación, 22 Feb 1999, *S. S. Colín* 2369 (MEXU); Palenque. Near side road to Agua Azul 0 km South of Palenque, 13 Apr 1981, *D. E. Breedlove* 50858 (MEXU). —QUINTANA ROO: 18 km sobre camino a Tomas Garrido, 8 May 1980, *O. Téllez & E. Cabrera* 2134 (MEXU); 3 km al sur de La Pantera, por la vía corta a Mérida, 21 Mar 1981, *E. Cabrera* 1672 (MEXU); 12 Km al N de San Felipe Bacalar, 22 Mar 1983, *E. Cabrera* 4530 (MEXU, NY); José María Morelos. A 11.9 km al SE de La aguada La presumida [18°21'42"N, 88°56'46"W], 150 m, 12 Mar 2004, *D. Álvarez et al.* 8113 (MEXU); Othón P. Blanco. La Pantera [19°06'26"N, 88°31'43"W], 10 Apr 1998, *J. Granados & F. Chí* 641 (MEXU). —



VERACRUZ: San Andres Tuxtla. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, 27 Mar 1983, *G. I. Manriquez* 495 (MEXU, NY).

12. *Thinouia trifoliolata* [sicc., as *trifoliata*] (Radlk.) Acev.-Rodr. & Ferrucci., Syst. Bot. 42(1): 111. 2017. *Allosanthus trifoliolatus* Radlk. in A. Engler, Pflanzenr. [Heft 98f] 4, Fam. 165: 1157. 1933. Type: PERU. Stromgebiet des Maranon, Santiago-Mundung am Pongo de Manseriche, ca. 77° 30 West, 1924, *G. Tessmann* 4462 (lectotype, here designated: B [2 sheets] [B100673676, B100673675] [image!], syntype: PERU. Stromgebiet des Maranon, Santiago-Mundung am Pongo de Manseriche, ca. 77° 30 West, 1924, *G. Tessmann* 4444, B [B10067362] [image!], NY! [NY4206164]).

Tendrilled liana; stem cylindrical, striate, glabrous or puberulous, lenticels round or elliptical, sometimes with whitish or mucilaginous exudate; cross section simple. Leaves trifoliolate; stipule, < 0.5 mm long; petiole 5–7 cm long, terete, glabrous or subglabrous, sometimes pulvinate at base; terminal petiolules 1.6–2.8 cm long, canaliculate, sometimes pulvinate; lateral petiolules 0.7–1.9 cm long, canaliculate sometimes pulvinate; terminal leaflet 7–14.5 × 3.4–7.2 cm, elliptic or oblong, symmetrical or asymmetrical, apex acuminate, rare rounded to retuse, with gland at the apex, base obtuse; lateral leaflet 6.8–12.5 × 3.3–6.8 cm, elliptic or oblong, apex acuminate, with gland at the apex, base acute or obtuse; margins entire; secondary vein framework eucamptodromous, secondaries 5–8 pairs, alternate or subalternate, spacing irregular, domatia wanting; intersecondaries presents; tertiary vein fabric mixed or alternate percurrent; surface glabrous on the both sides. Thyrses cauliflorous, axillary or terminal, racemiform, 4–5.2 cm long, bract ca. 2.8 mm, linear-lanceolate, pubescent, glabrescent; peduncle sessile to ca. 0.2 cm long, tomentose; cincinnus numerous, peduncle of cincinnus ca. 0.1 cm long, tomentose. Flower ca. 3.5 mm long, pedicel 1.5–2 mm long, glabrous to strigose; sepals ca. 1 mm long, deltate to obdeltate, abaxially strigose or glabrous, adaxially glabrous; petals ca. 1 mm long, obtrullate, not clawed, erose, ciliate along margins; petal appendages 0.8–1 mm long, villous; nectary disc annular-lobed, glabrous; staminate flowers: stamens 8, ca. 3 mm long, villous on lower half, anthers ca. 0.5 long, glabrous, papillose, pistillode ca. 0.5 mm long, villous on the apex; pistillate flowers: staminodes 8, ca. 1 mm long, villous on lower half, pistil ca. 1.5 mm long, ovary villous at the apex, style and stigma villous. Fruits chartaceous, 3–5.1 × 2–2.8 cm, stipe 2–2.5 mm long, pedicels ca. 2 cm long; cocci inflated, sometimes the base flattened, not constricted at junction with wing; epicarp glabrous; endocarp



sparsely ferruginous pubescent, with simple, capitate and arachnoid trichomes. Seed obovoid  $7.5 \times 4\text{--}4.5$  mm, glabrous. Figure 22, 23.

**Distribution and Habitat**—*Thinouia trifoliolata* is known from Costa Rica, Colombia, Ecuador, Peru, and Brazil (Fig. 19C), in Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests at 100–320 m elevations, along dense and open ombrophilous forests. Flowering from November to February, and fruiting from December to March.

**Notes**—Unlike most members of the clade in which *T. trifoliolata* emerges (Fig. 4) the inflorescence of *T. trifoliolata* is racemiform. This character is also found in *T. cazumbensis*, a species sympatric with *T. trifoliolata*, which in the absence of molecular data, both species could be interpreted as closely related. However, our molecular phylogenetic analyses strongly supports that this character is homoplasious or that evolved independently within the clades where these two species belong to. Despite sharing a similar inflorescence, *T. trifoliolata* differs from *T. cazumbensis* by its annular-lobed disc, and the sparsely ferruginous pubescent endocarps (*vs.* 5-lobbed disc and glabrous endocarps).

The description of this species was based on two collections (*Tessmann 4444* and *4462*) both collection from the same place and deposited in the same herbarium (B), however the collection *Tessmann 4462* is better preserved, it has flowers and entire leaflets. Therefore, we are selecting as lectotype the collection *Tessmann 4462*.

**Conservation Status**—*Thinouia trifoliolata* possesses a wide EOO of 3,450,116.37 km<sup>2</sup> and AOO of 96.00 km<sup>2</sup>, with more than 10 threat situations and records in conservation units. The EOO values and the number of threat situations extrapolate the threshold for the inclusion of the species in a threat category. Thus, *T. trifoliolata* was considered as Least Concern (LC).

**Additional Specimens Examined** —**Brazil.** —ACRE: Bujari. Riozinho do Andirá [9°42'33"S, 68°5'28"W], 28 Nov 2013, *D. S. Costa et al. 373* (LABEV, NY, RB); Manoel Urbano. Parque Estadual Chandless [9°37'22"S, 70°0'47"W], 20 Jan 2014, *D. S. Costa et al. 468* (LABEV, NY, RB). Sena Madureira. Reserva Extrativista do Cazumbá-Iracema [9°10'55"S, 69°15'51"W], 13 Dec 2019, *H. Medeiros et al. 4380* (NY, RB, SPF, UFACPZ). —AMAPÁ: Mazagão. Reserva Genética de Felipe [0°52'S, 52°22'W], 10 Oct 1987, *B. V. Rabelo et al. 3541* (INPA, HAMAB, MO). —**Colombia.** —ANTIOQUIA: In the rain forest near Río León [7°45'N 76°50'W], 100 m, 20 Mar 1962,

*C. Feddema* 1983 (MICH, NY, US). —**Costa Rica**. —PUNTARENAS: Carara Reserve [9°47'N 84°37'W], 30–40 m, *M. Grayum et al.* 4720 (MO, NY). —SAN JOSE: Reserva Biologica Carara, 5 Apr 1993, *A. H. Gentry et al.* 79454 (MO) —**Ecuador**. —PASTAZA: Pastaza Cantón. Pozo petrolero Villano 2 de ARCO, [01°25'S, 77°20'W], 400 m, 1 Dec 1991, *F. Hurtado et al.* 2885 (US). —SUCUMBIOS: Pastaza Cantón. Pozo Reserva Faunística Cuyabero, sendero detrás de estación, tierra firme, 265 m, Apr-Oct 1988, *G. Paz y Miño* 81023 (MO). —**Peru**. —AMAZONAS: Bagua. Yamayakat Bosque de Rivera [04°55'S, 78°19'W], 320 m, 9 Feb 1996, *N. Jaramillo et al.* 1143 (MO, US). —LORETO: Requena. Cocha Iricahua, margen izquierda del Rio Ucayali, 17 Feb 1982, *F. Encarnación* 1298 (NY); Ucayali. Canchahuayo [07°05'S, 75°10'W], 200m, 30 Nov 1985, *R. Vásquez & N. Jaramillo* 7058 (MO, NY); Maynas. Nauta, quebrada Saragosa, [04°29'S, 73°35'W], 150m, 11 Dec 1986, *R. Vásquez & N. Jaramillo* 8577 (F, MO, NY); Iquitos Caserio, Picuruyacu, 11 Feb 1976, *J. Revilla et al.* 127 (MO, USM). —MADRE DE DIOS: Tambopata. Puerto Maldonado, 26 Nov 2002, *L. Valenzuela & I. Huamantupa* 1063 (US); San Martin, Juan Jui, Alto Huallaga, 400–800 m, s.d., *G. Klug* 4176 (F).



Fig. 22. – *Thinouia trifoliolata* (Radlk.) Acev.-Rodr. & Ferrucci: A. Stem with lenticellate bark. B. Stem cross section, simple. C. Leaf. D. Fertile branch with axillary inflorescence. E. Cauliflorous inflorescence. F. Mature fruits. [Medeiros 3331 (A, D–E); Acevedo-Rodríguez 17159 (B–C, and F); photos: B–C and F by Acevedo-Rodríguez; A, E–F by H. Medeiros].

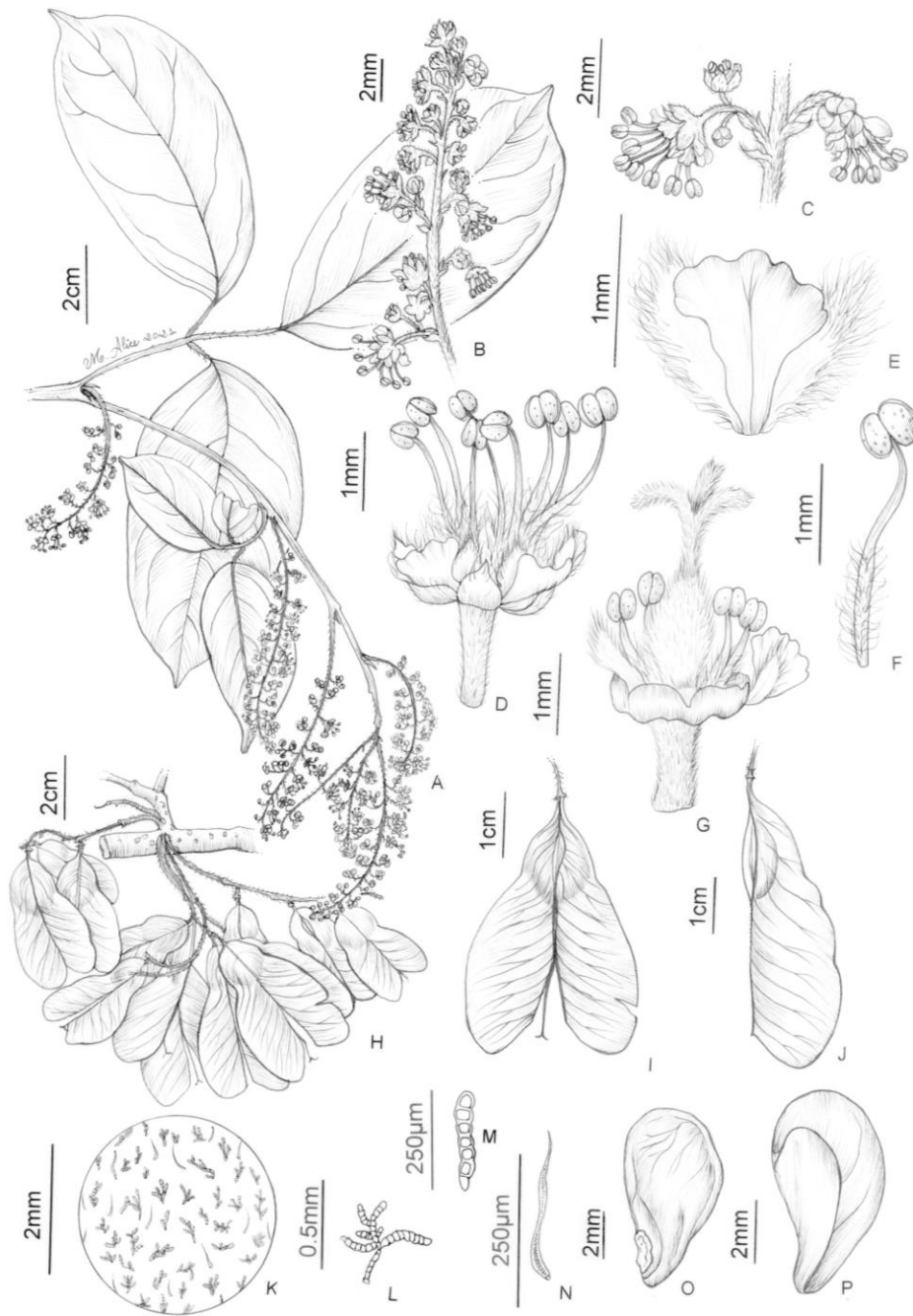


Fig. 23. – *Thinouia trifoliolata* (Radlk.) Acev.-Rodr. & Ferrucci: A. Flowering branch. B. Distal portion of inflorescence. C. Portion of inflorescence, showing two cincinni with staminate flowers. D. Lateral view of staminate flower. E. Petal with bifid appendage, dorsal view. F. Lateral view of stamen. G. Lateral view of pistillate flower with portion of perianth removed showing nectary disc. H. Infructescence. I. Fruit. J. Mericarp. K. Detail of surface from endocarp. L. Arachnoid trichome from endocarp. M. Capitulate trichome with uniseriate stalk and unicellular terminal cells from endocarp. N. Simple trichome from endocarp. O. Seed. P. Embryo. (A–G: Draw from *Medeiros 3331*; H–P: Draw from *Costa 468*). Illustration by Maria Alice.

13. *Thinouia ventricosa* Radlk., Sitzungsber. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. München 8: 282. 1878. Type: BRAZIL. São Paulo, *C. F. P. von Martius 1303* (lectotype: M [M0212718] [image!], isolectotype: P [P02297040] [image!], syntype: Brazil. São Paulo. *Correa de Mello 7*, LE [not seen]). Lectotype designated by Massing, A.A & Miotto, S.T. (2020). *Phytotaxa* 428 (2): 159–161.

Tentrilled liana; stem cylindrical, striate, puberulous, with round or elliptical lenticels; cross section simple. Leaves trifoliolate; stipules ca. 0.3 mm long, triangular, glabrous or puberulous; petiole 1.5–5.3 cm long, terete or subterete, puberulous or pubescent; petiolules canaliculate, terminal petiolules ca. 0.6 cm long, lateral petiolules 0.2–0.4 cm long, rarely sessile; terminal leaflet 4.7–7.6 × 1.8–2.8 cm, lanceolate, symmetrical or asymmetrical, apex acute to acuminate, mucronate, base acute to decurrent, rare obtuse; lateral leaflet 3.9–7 × 1.5–2.8 cm, lanceolate, asymmetrical, apex acute to acuminate, mucronate, base decurrent or rounded; margins entire to serrate, with 2–3(4) teeth reduced to inconspicuous glands; secondary vein framework semicraspedodromous, secondaries 4–5 pairs, alternate, spacing irregular, with domatia on abaxial surface of secondary veins axils, frequently only at the lowermost pair of secondary veins, rarely at other secondaries; intersecondaries presents; tertiary vein fabric irregular reticulate; surface glabrous or abaxially pubescent. Thyrses axillary or terminal, umbelliform, 2.4–4.5 cm long, peduncle 1–5 cm long, secondary peduncle (0)0.1–0.2 cm long; cincinnus numerous, peduncle of cincinnus 0.7–2 mm long. Flowers 2.6–4 mm long, pedicel 2–2.5 mm long, glabrous; sepals ca. 0.5 mm long, connate at the base, deltate, abaxially puberulent, adaxially glabrous, villous at margins; petals ca. 1.4 mm long, cuneate, abaxially villous on the central part, the rest glabrous; petal appendages rudimentary, bifid, smaller than the petals, villous; nectary disc glabrous, annular; staminate flower: stamens 8, ca. 3 mm long, filaments villous for little more than half of their length, anthers papillose, glabrous or sparsely pubescent, pistillode ca. 0.9 mm long, pilose on distal half; pistillate flower: staminodes ca. 1.2 mm long, villous; pistil ca. 1.3 mm long, pilose on distal half, ovary ca. 1 mm long, style ca. 0.2 mm long. Fruits chartaceous, 3.4–4.7 × 1.8–2.5 cm, stipe 6.3–8.1 mm long, pedicels 5–6.1 mm long; cocci slightly inflated, constriction inconspicuous at junction with wing; epicarp glabrous to subglabrous; endocarp villous, with arachnoid, biseriate or simple trichomes. Seed ellipsoid, ca. 5.8 × 4.4 mm, basally attached, glabrous. Figure 24.

***Distribution, Habitat and Phenology***—*Thinouia ventricosa* is known from Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests in the states of Paraná, Rio Grande do Sul, Santa Catarina, and São Paulo, Brazil, and from Argentina (Fig. 18D), along semi-deciduous and ombrophilous forests. Flowering from December to February, and fruiting January to August.

***Notes***—*Thinouia ventricosa* can be confused with *T. restingae* (see comments under *T. restingae*). Additionally, *T. ventricosa* is like *T. scandens* due the great morphological variability of leaves and fruits. However, *T. ventricosa* is easily distinguished from the latter species by flowers 2.6–4 mm long, leaflets with entire margins and secondary veins framework brochidodromous, without domatia (vs. flowers 4.5–6 mm long, leaflets with entire to serrate margins, and secondary vein framework semicraspedodromous, with domatia).

***Conservation Status***—*Thinouia ventricosa* possesses a wide EOO of 306,232.35 km<sup>2</sup> and an AOO of 92.00 km<sup>2</sup>, with few known locations. However, the semi-deciduous and ombrophilous forest vegetation in southeast Brazil and northeast Argentina, where the species is found, is subject to continuing decline in area and quality of habitat due to anthropic pressure. Despite this, there are no data on population declines to apply other criteria and several conservation units in Brazil and Argentina protect the species. Thus, it should be regarded as Least Concern (LC).

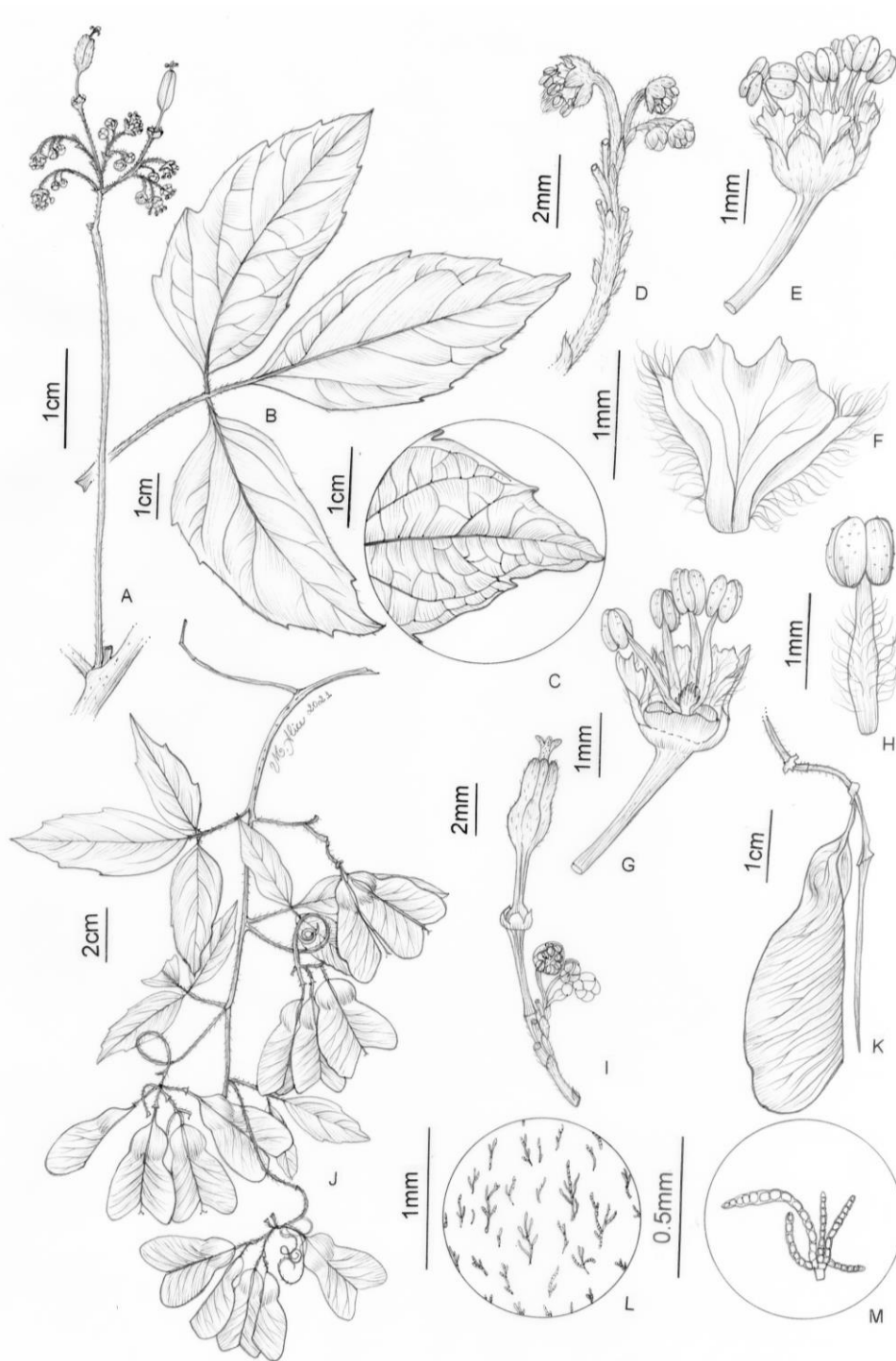


Fig. 24. – *Thinouia ventricosa* Radlk.: A. Axillary inflorescence. B. Leaf. C. Detail of apex of distal leaflet. D. Cincinnus. E. Lateral view of staminate flower. F. Petal with bifid appendage, dorsal view. G. Lateral view of staminate flower with portion of perianth removed showing nectary disc. H. Ventral view of stamen. I. Cincinnus and developed pistillate flower. J. Branch with fruits. K. Mericarp. L. Detail of endocarp surface. M. Arachnoid trichomes from endocarp. (A and D–I: from *Rosado 222*; B–C and J–M: from *Hatschbach 19194* and *Caxambu 5920*). Illustration by Maria Alice.

**Additional Specimens Examined** —**Argentina.** —MISIONES: El Dorado, Km 31 ruta nac. 12, 10 Jul 1972, *A. Schinini* 4904 (MBM). —**Brazil.** —PARANÁ: Cianorte. Estrada Cambuci, 5 Apr 2012, *Rosado* 59 (HUEM), 12 Feb 2013, *Rosado et al.* 222 (HCF); Engenheiro Beltrão. Reserva Florestal de Figueira D'Oeste, 19 Mar 2007, *F. Grande s.n.* (MBM 342283); Fênix. RPPN Vila Rica, 4 Mar 2015, *M. G. Caxambu et al.* 5920 (HCF); Guarapuava. Parque Municipal das Araucárias, 8 Jan 2005, *J. Cordeiro* 176 (MBM, ESA); Maringá. Parque das Palmeiras [23°23'05"S, 51°56'24"W], 16 Aug 2019, *Rosado* 969 (HUEM); Morretes. Fatura, 29 Jan 1980, *G. Hatschbach* 42750 (F, INPA, MBM, MO, MU, RB, UEC, US, WAG); Nova América da Colina. Rio Água Três Barras, 18 May 1998, *E. M. Francisco et al. s.n.* (MBM 338062); Rio Bonito do Iguaçú. Fazenda Giacmet-Marodin, 23 Jun 1995, *C. B. Poliquesi* 347 (MBM, MEXU); Rio Branco do Sul. Ribeirinha, 7 May 1968, *G. Hatschbach* 19194 (F, MBM, NY, P, UPCB, US); Sarandi. Condomínio Estância Zaúna [23°23'51"S, 51°50'04"W], 31 Jul 2019, *Rosado* 947 (HUEM). —RIO GRANDE DO SUL: Derrubadas [27°12'53"S, 53°51'14"W], 15 Aug 2018, *A. A. Massing* 323 (ICN); Santa Rosa. 15 Jul 1967, *K. Hagelund* 5408 (ICN); Tenente Portela. Parque Estadual do Turvo, s.d., *P. Brack et al.* 1758 (ICN). —SANTA CATARINA: Porto União. São Miguel, 12 Jul 1962, *R. Reitz et al.* 13110 (HBR); Rio do Sul. Perto da Cidade, 8 Jul 1964, *R. Reitz et al.* 17062 (HBR). —SÃO PAULO: Whitout locality, s.d., *Helmreichen* 58 (F, HUH, NY, WAG); Campinas. Prope Campinas, s.d., *C. de Mello s.n.* (P06695482); Itaporanga. Rio Verde, 17 Jun 1990, *G. Hatschbach et al.* 54328 (MBM, US); Mombuca. Mata do Pinheirinho, 26 Jun 2021, *H. Medeiros & C. A. P. Toledo* 4493 (ESA, RB, SPF); São Carlos. São Carlos do Pinhal, Jul 1888, *A. Loefgren* 705 (SP). São Paulo. Nativa do Jardim Botânico, 6 Jan 1940, *O. Handro s.n.* (SP, US01319028).

#### DISCUSSION

The assessment of the phylogenetic tree resulted in the same of topologies presented in previous studies (Acevedo-Rodríguez et al 2017; Medeiros et al. 2020), such as a sister relationship between *Thinouia* and the other genera of the Tribe Paullinieae. The results of this study support *Thinouia* as monophyletic and indicate *T. cazumbensis* as the sister to all other species of the genus, that into split in two clades (Clade I and II). Clade I is widely distributed in southern Mexico, Central America, and northern South America. In all three species (*T. myriantha*, *T. silveirae* and *T.*



*tomocarpa*) petals appendages are longer than the petals, a character used to define section *Lepidodine* proposed by Radlkofer (1878). However, the shape of petals appendages of these species is different. *T. myriantha* and *T. tomocarpa* have petal with petal appendage adnate on the basal portion, and *T. silveirae* the petal appendage is marginal.

Clade II includes *T. compressa*, *T. mucronata*, *T. obliqua*, *T. paraguayensis*, *T. restingae*, *T. scandens*, *T. ternata*, *T. trifoliolata*, and *T. ventricosa* (PP=1.0). This clade included species that are almost exclusively distributed in South America, with the exception of *T. trifoliolata* that occurs in lowland rainforests of the Amazon region and Central America. All species in this clade have petals appendages that are small or equal in size to the petals. This character was used to define section *Petalodine* of Radlkofer (1878), but as this character is also found in *T. cazumbensis*, it cannot be use as a morphological descriptor of sect. *Petalodine* since it seems to be a simplesiomorphic character.

The ancestral petal appendage in *Thinouia* is strongly supported as smaller or equal in size to the petals. Within the tribe Paullinieae small petal appendages are found in all others genera, *Thinouia* which have a basal position in the tribe, are the only genus that the character of the petal appendage was used in an infrageneric classification. Despite the great morphological variety found in petals appendages in Sapindaceae, mainly from the Paullinieae tribe (Radlkofer 1895), there are not studies that compare or elude the evolutionary changes of petals and petal appendages in Sapindaceae (Endress & Matthews 2005).

In conclusion, considering that only one of the *Thinouia* sections as defined by Radlkofer (1878) is monophyletic, and given that the phylogenetic relationships within *Thinouia* are sustained juts molelucar data, we propose not to use an infrageneric classification in *Thinouia*.

## LITERATURE CITED

- Acevedo-Rodríguez, P. 1993. Systematics of *Serjania* (Sapindaceae). Part 1. A revision of *Serjania* sect. *Platycoccus*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 67: 1–96.
- Acevedo-Rodríguez, P., P. C. van Welzen, F. Adema and R. W. J. M. van der Ham. 2011. Sapindaceae (357–407) in *The families and genera of vascular plants. Eudicots: Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae*, ed. Kubitzki. Springer, Berlin.
- Acevedo-Rodríguez, P., K. J. Wurdack, M. S. Ferrucci, G. Johnson, P. Dias, R. G. Coelho, G. V. Somner, V. W. Steinmann, E. A. Zimmer and M. T. Strong. 2017. Generic relationships and classification of tribe Paullinieae (Sapindaceae) with a new concept of supertribe Paullinioidae. *Systematic Botany* 42(1): 96–114.
- Beentje, H. 2010. *The Kew Plant Glossary an Illustration dictionary of plant terms*. Royal Botanic Garden, Kew.
- Bletter N, J. Janovec, B. Brosi, D. C. Daly. 2004. A digital base map for studying the Neotropical flora. *Taxon* 53:469–477.
- Cambessèdes, J. 1824. Sapindaceae. Pp. 348–395 in *Flora Brasiliae Meridionalis*, vol. 1, eds. A. F. C. P. Saint-Hilaire, A. H. L. de Jussieu and J. Cambessèdes. Paris.
- Croat, T. B. 1976. Flora of Panama. Part VI, fascicle 3. Family 108. Sapindaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 419–540.
- Darriba, D., G. L. Taboada, R. Doallo and D. Posada. 2012. jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9(8): 1–772.
- Ellis, B., D. C. Daly, L. J. Hickey, K. R. Johnson, J. D. Mitchell, P. Wilf and S. L. Wing. 2009. *Manual of leaf architecture*. Cornell University Press, 190 pp.
- Endress, P. K., M. L. Matthews. 2005. Elaborate petals and staminoids in eudicots: Diversit, function, and evolution. *Organisms, Diversity & Evolution* 6: 257–293.

ESRI-Environmental Systems Research Institute. 2016. ArcGIS, version 40.5. Redlands, California: Environmental Systems Research Institute.

Ferrucci, M. S. 1991. Sapindaceae. Pp. 1–144 in *Flora del Paraguay*, eds. R. Spichiger and L. Ramella. Conservatoire et Jardin botaniques, Ville de Genève.

Ferrucci, M.S., G. V. Somner. 2008. *Thinouia restingae* (Sapindaceae: Paullineae), una nueva especie de Brasil. *Brittonia* 60(4): 371–376.

Guindon, S., J. F. Dufayard, V. Lefort, M. Anisimova, W. Hordijk and O. Gascuel. 2010. New algorithms and methods to estimate maximum likelihood phylogenies: Assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology* 59(3): 307–321.

Granville, J. J. de,. 1992. Un cas de distribution particulier: les espèces forestières peri-amazoniennes. *Compte Rendu des Séances de la Société de Biogéographie* 68(1), 1–33.

Kearse, M., R. Moir, A. Wilson, S. Stones-Havas, M. Cheung, S. Sturrock, S. Buxton, A. Cooper, S. Markowitz, C. Duran, T. Thierer, B. Ashton, P. Meintjes and A. Drummond. 2012. Geneious basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28(12): 1647–1649.

Macbride, J. F. 1956. Flora of Peru – Family Sapindaceae. Publications of the Field Museum of Natural History. Botanical Series 13: 291–391.

Medeiros, H., J. C. Lopes, P. Acevedo-Rodríguez & R. C. Forzza. 2020. A new species of *Thinouia* (Paullinieae, Sapindaceae) from the Amazon and its phylogenetic placement. *Phytokeys* 165: 115–126.

Miller, M.A., T. Schwartz, B. E. Pickett, S. He, E. B. Klem, R. H. Scheuermann, M. M. Passarotti, S. Kaufman and M. A. O’Leary. 2015. A RESTful API for access to phylogenetic tools via the CIPRES Science Gateway. *Evolutionary Bioinformatics Online* 11: 43–48.

Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'Amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao and K. R. Kassem. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* 51(11):933–938.

Radford, A.E., W. C. Dickison, J. R. Massey and C. R. Bell. 1974. *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row Publishers, New York.

Radlkofer, L. 1878. Ueber Sapindus und damit in Zusammenhang stehende Pflazen. Pp 221–408 in Stizungsberichte der Königl. Bayer. *Akademie der Wissenschaften*, München.

Radlkofer, L. 1892–1900. Sapindaceae. Pp. 225–679 in *Flora Brasiliensis* vol. 13, eds. Martius, C. F. and A. G. Eichler. Monachii: Oldenbourg.

Radlkofer, L. 1895. Sapindaceae. In: A. Engler & K. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, III, vol. 5, pp. 277–366. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Radlkofer, L. 1931–1934. Sapindaceae. Pp. 1–1539 in A. Engler, *Das Pflanzenreich* IV, 165, Heft 98a–h. Leipzig: W. Engelmann.

Rambaut, A., A. J. Drummond, D. Xie, G. Baele and M. A. Suchard. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67(5): 901–904.

Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard, J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61(3): 539–542.

Thiers, B. 2022 [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>.

Triana, M. M. and J. E. Planchon. 1862. Prodrromus Florae Novo- Granatensis. *Annales des sciences naturelles Ser. 4. Botanique* 18: 258–381.

Urdampilleta, J. D., M. S. Ferrucci, and E. R. Forni-Martins. 2008. Chromosome studies of some *Thinouia* species (Sapindaceae) and the taxonomic implications. *Annales Botanici Fennici* 45: 68–73.

Weberling, F. 1989. *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Press Syndicate of the University of Cambridge, Cambridge.

WWF (World Wildlife Fund). 2022. Terrestrial Ecoregions of the World in <http://www.worldwildlife.org/publications/terrestrial-ecoregions-of-the-world> (access in 20-II-2022).

APPENDIX I. Index to numbered collection studied. Numbers within parentheses correspond to the species' numbers in the taxonomic treatment. The collection numbers for vouchers without collector's numbers are provided within square brackets.

*Abbott, J.R.* 16326 (6); *Acevedo-Rodriguez, P., et al.* 3697 (8), 4539 (3), 4578 (3), 14596 (4), 15037 (4), 17080 (4); *Amorim, A.M. et al.* 3580 (10); *André, Ed.* 1841 (4); *Alves, L.M.T. et al.* 7 (3); *Anderson, W.R. et al.* 36988 (2); *Araujo, A. et al.* 423 (2); *Armond, N. [R 19595]* (2); *Balansa, B.* 2486 (6); *Barreto, K.D. et al.* 2010 (3); *Baylão Jr., H.F. et al.* 367 (8); *Belshaw, C.M.* 3176 (5); *Bonaldi, R. [MBM 375789]* (3), *[MBM 375790]* (3); *Bovini, M.G. et al.* 170 (7), 1925 (7); *Bowie, J. & Cunningham* 254 (8); *Brack, P. et al.* 1197 (3); *Braga, H.N.* 701 (7); *Braun, B.K. PSACF\_EX05036* (4); *Bueno, R. [ICN 2805]* (3); *Cabrera, A.L. et al.* 31483 (3); *Campos, V.A.* 5540 (11); *Carneiro, J.S. et al.* 118 (3); *Carvalho, A.M. et al.* 2489 (8); *Carvalho, W.B. et al.* 265 (8); *Caxambu, M.G. et al.* 304 (3), 306 (3); *Cerón, C.E. & Iguago, C.* 5453 (5); *Ceteno, P. & Janovec, J.P.* 155 (4); *Chagas, F. & Silva* 1501 (3); *Colleta, G.D. & Flores, T.B.* 520 (8); *Costa, D.S. et al.* 359 (4), 486 (5), 756 (4); *Daneu, L.* 746 (10); *Daniel [RBR 32855]* (3); *Durigon, J.* 930 (3); *Ekman, L.* 1514 (3); *Elias, Bro.* 1412 (4); *Damasceno Júnior, A.G. et al.* 2186 (6); *Duarte, A.P.* 4966 (8); *Durigon, J.* 977 (12); *Farney, C. et al.* 2173 (7); *Fernandes, D. et al.* 361 (7); *Ferrucci, M.S. et al.* 2726 (3); *Fiaschi, P. et al.* 755 (8); *Fiebrig, K.* 506 (6), 911 (6), 5859 (3), 5978 (3); *Folli, D.A.* 1021 (8), 3910 (8), 4162 (8), 4740 (8), 7529 (8); *Forzza, R.C. et al.* 5147 (7), 7815 (7); *Frazão, A. et al.* 418 (4); *Fróes, R.L.* 24586 (4); *Giordano, L.C. et al.* 1032 (8); *Glaziou, A.* 857 (8), 3897 (8), 3898 (8), 3899 (8), 3902 (8), 5773 (8), 6864 (8), 8599 (8); 15449 (8), 18170 (8); *Gonçalves, A.C. PSACF\_EX04844* (4); *Grings, M.* 315 (3); *Hagelund, K.* 2418 (3), 3707 (3), 8273 (3); *Hahn, W.* 1506 (3); *Harley, R.M. et al.* 21701 (2); *Hassler, E.* 1846 (6), 4460 (3), 8297 (6), 11514 (6); *Hatschbach, G. & Silva, J.M.* 49244 (6); *Hatschbach, G. & Zelma, F. J.* 50380 (3); *Hoehne, F.C.* 3969 (6), 3971 (6); *Hoffman, B.* 6091 (4); *Holton, I.F. [NY 04219069]* (4); *Hurtado, F. et al.* 3013 (12); *Jacques, E.L.* 91 (8); *Karsten, H. [NY 04219067]* (4); *Keller, H.A.* 144 (3), 6919 (3); *Klein, O.M. [MBM 075952]* (3); *Klug, G.* 4102 (5); *Kozeira, C. & Ribeiro, A.* 3716 (3), 3718 (3); *Kuhlmann [RB 78342]* (3); *Kuntze, O. [NY 04219055]* (3), *[NY 04219094]* (6); *Laclette, P.* 166 (8), 751 (8); *Leoni, L.S.* 2134 (8), 7575 (8); *Lima, H.C.* 3501 (8); *Lindman, C.A.M.* 1063 (3); *Lindman, J.C. & Haas, J.H.* 4254 (3); *Lopes, M.M.M. et al.* 1338 (2); *Lovato, M.C. [RBR 36323]* (3); *Lozano, R. et al.* 2056 (3); *Malme, G.O.* 2748

(6); *Manriquez, G.I.* 495 (11), 3365 (11); *Manriquez, G.I. & Sinaca, S.C.* 2369 (11); *Manzine, F.F. et al.* 415 (3); *Marquete, R. et al* 351 (8); *Martínez, E.S.* 18295 (11), 11916 (11); *Mathias, M.E. & Taylor, D.* 3479 (5), 5395 (5); *Mauad, L.P. et al.* 119 (7); *Medeiros, H. et al.* 3330 (4), 3331 (12), 3332 (5), 3832 (5), 4451 (8), 4473 (8), 4481 (8), 4488 (8), 4498 (9); *Mello-Silva, R. et al.* 1292 (2); *Mexia, Y.* 4996 (2); *Mikan* 5566 (8); *Molina, J.A. et al.* 19Bo022 (4); *Montes, J.E. et al.* 1871 (3), 2430 (3), 2551 (3); *Mori, S.A. et al.* 14419 (2), 14426 (2); *Mostacedo, B.* 3637 (6); *Nee, M. et al.* 37644 (6), 48561 (6), 55032 (3); *Nee, M. & Bohs, L.* 49447 (3); *Ochioni, P. [RB 2882]* (12); *Ortíz, M. et al.* 711 (6); *Paula-Souza, J. & Souza V.C.* 5694 (8); *Pauleiro & Vitorio [RB 148994]* (8); *Paz, G. & Miño* 81043 (12); *Peixoto, A. et al.* 4124 (8); *Peredo, I. [NY 04219096]* (6); *Pirani, J.R. et al.* 482 (3), 488 (3), 3758 (2); *Pohl* 3763 (8), 5566 (8); *Pujals, A. et al. [MBM 420916]* (8); *Queiroz, L.P. et al.* 2472 (8), 9439 (10); *Riedel, L. [US 01318766]* (8); *Romagnolo, M.B. et al.* 3313 (12); *Rosado* 223 (12), 224 (12); *Rose, J.N. & Russell, P.G.* 20073 (3); *Saldanha, J.* 5513 (8); *Salino, A. et al.* 3951 (8); *Salmazi, L.B. [RBR 32856]* (3); *Santos, M.C.F. et al.* 150 (8); *Saucedo, M. et al.* 836 (6); *Schott, H.W.* 4421 (8); *Schunke, J.M.* 183 (4); *Schunke-Vigo, J.* 12520 (5); *Schwacke* 7085 (8); *Schwarz, G.J.* 7399 (3); *Sellow, F. [NY 04219107]* (8); *Silva, M.F.F. et al.* 169 (4); *Somner, G.V. et al.* 752 (7), 785 (7), 788 (7), 801 (7), 1074 (7), 1185 (7), 1495 (7), 1496 (7), 1541 (8); *Sonia, N. et al.* 2083 (6); *Stutz, L.C.* 2331 (3); *Tessmann, G.* 4444 (12); *Triana, J. [P 04857748]* (4), *[P 06695510]* (4); *Trigos, R.C. & Sinaca, S.C.* 2682 (11); *Vanni, R. et al.* 3621 (3), 3939 (3); *Vitorio [RB 003386344]* (8); *Zardini, E.M. et al.* 13513 (3); *Zardini, E. & Aquino, P.* 33097 (6); *Zardini, E.M. & Garcete, F.* 43321 (2); *Zardini, E.M. & Chaparro, I.* 48847 (3); *Zardini, E.M. & Soria, N.* 4448 (6); *Zardini, E.M. & Velásquez, C.* 12324 (3), 13053 (6); *Zardini, E.M. & Vera, M.* 45362 (2); *Woolston, A.L.* 784 (3), 850 (2); *Woytkowski, F.* 7153 (5).

APPENDIX II. Voucher and GenBank information for the taxa included in the phylogenetic analyses. Listed as: taxon, collection, herbarium, place of origin and GenBank accession numbers (ITS, trnL intron). Herbarium acronyms follow Index Herbariorum (Thiers, continuously updated).

*Lophostigma plumosum* Radlk., Acevedo-Rodríguez 6554 (US), Bolivia, KX584929, KX585020. *Paullinia cuneata* Radlk., Acevedo-Rodríguez 14255 (US), Peru, KX584932, KX585023. *Paullinia elegans* Cambess., Acevedo-Rodríguez 14976 (US), Brazil, KX584933, KX585024. *Serjania caracasana* (Jacq.) Willd., Acevedo-Rodríguez 15107 (US), Mexico, KX584947, KX585038. *Serjania communis* Cambess., Somner 1334 (US), Brazil, KX584950, KX585041. *Thinouia cazumbensis*, Medeiros 3401 (RB) Brazil, MT853074, MT847016. *Thinouia compressa* Radlk., Medeiros 3800 (RB) Brazil, MT853076, MT847018. *Thinouia mucronata* Radlk., Keller 6919 (US), Argentina, KX584971, KX585058. *Thinouia mucronata* Radlk., Nee 48052 (US), Bolivia. *Thinouia myriantha* Radlk., Torke 2024 (HSTM), Brazil, MT853071, MT847013. *Thinouia obliqua* Radlk., Medeiros 3793 (RB) Brazil, MT853075, MT847017. *Thinouia paraguayensis* (Britton) Radlk., Barbosa 1544 (HUEFS), Brazil. *Thinouia paraguayensis* Nee 48561 (US), Bolivia. *Thinouia restingae* Ferrucci & Somner, Somner 1074 (RBR), Brazil, KX584972, KX585060. *Thinouia restingae* Ferrucci & Somner, Medeiros 4453 (RB), Brazil. *Thinouia scandens* (Cambess.) Triana & Planch., Medeiros 4472 (RB), Brazil. *Thinouia scandens* (Cambess.) Triana & Planch., Medeiros 4488 (RB), Brazil. *Thinouia scandens* (Cambess.) Triana & Planch., Somner s.n. (RBR), Brazil. *Thinouia silveirae*, Medeiros 2193 (RB), Brazil, MT853072, MT847014. Brazil. *Thinouia ternata* Radlk., Cardoso 1245 (RB), Brazil. *Thinouia tomocarpa* Standley, Acevedo-Rodríguez 12238 (US), Mexico. *Thinouia tomocarpa* Standley, Soto 22768 (MEXU), Mexico. *Thinouia tomocarpa* Standley, MacMaster 12 (MEXU), Belize. *Thinouia trifoliolata* Acev.-Rodr. & Ferrucci, Rabelo 3541 (MO), Brazil. *Thinouia trifoliolata* Acev.-Rodr. & Ferrucci, Revilla 127 (MO), Peru. *Thinouia ventricosa* Radlk., Ferrucci 1990. *Thinouia ventricosa* Radlk., Grande s.n. (MBM 342283). *Thouinia acuminata* S. Watson, Liston 633-2, —, EU720478, EU721249.



## Capítulo 3

**Biogeografia do clado de lianas Neotropical altamente diversificado da família do guaraná (Paullinieae, Sapindaceae)**

**Para ser submetido a Journal of Biogeography**

## **Resumo**

**Objetivo:** o estudo teve como objetivo identificar os padrões de distribuição e áreas de endemismo para espécies da tribo Paullinieae, assim como investigar a influência de variáveis bioclimáticas e altura do dossel como preditoras da distribuição da riqueza da tribo.

**Localização:** região Neotropical.

**Métodos:** usamos informações de distribuição de espécimes de herbário e revisões monográficas para 435 espécies da tribo Paullinieae. Primeiramente, construímos, curamos e padronizamos o banco de dados. Em seguida, representamos a área de distribuição geográfica das espécies e construímos os mapas de riqueza para tribo e seus gêneros. Posteriormente, usamos modelos de regressão linear por mínimos quadrados generalizados para identificar as relações de riqueza com as variáveis ambientais. Por fim, realizamos uma análise de endemidade utilizando o método NDM para delimitar as áreas de endemismo.

**Resultados:** identificamos a região Amazônica adjacente aos Andes, desde o norte da Colômbia até o norte da Bolívia, como o principal centro de riqueza de espécies de Paullinieae e que os padrões de riqueza de espécies dos gêneros foram diferentes do padrão observado para a tribo. As variáveis ambientais conseguiram explicar 58% da variação na riqueza e a sazonalidade da temperatura foi a variável ambiental que demonstrou maior relação com a riqueza de espécies da tribo. Nós identificamos 12 áreas de endemismo para Paullinieae que estão distribuídas em várias regiões fitogeográficas da região Neotropical, além de seguir o padrão documentado para outros grupos.

**Principais conclusões:** Paullinieae é um clado de lianas predominantemente Neotropical centrado na Amazônia com relativa riqueza na Floresta Atlântica. Os padrões de riqueza da tribo são explicados pelas variáveis ambientais e respondem de diferentes formas para cada gênero. As áreas de endemismo para a tribo são corroboradas por trabalhos anteriores e parecem ter relação congruentes com eventos históricos, assim como hipotetizados para outros organismos.

**Palavras-chave:** Plantas trepadeiras, riqueza de espécies, endemismo, *Cardiospermum*, *Lophostigma*, *Paullinia*, *Serjania*, *Thinouia*, *Urvillea*

## Introdução

Regiões com rica biodiversidade representam excelentes modelos de estudo de origem e diversificação de organismos no tempo e espaço. Gerações de biólogos evolutivos e biogeógrafos há muito tempo tentam entender os processos que deram origem a a riqueza de espécies da região Neotropical. Esta região, que se estende desde a parte central do México até a Argentina, incluindo a América Central, Antilhas e a maior parte da América do Sul (Schultz, 2005; Morrone, 2014), abriga a maior biodiversidade do planeta (Antonelli & Sanmartín, 2011), distribuída em uma gama de biomas e habitats (Hoorn, 2010).

Na intenção de tentar explicar a alta biodiversidade neotropical, pesquisadores têm apresentado inúmeras hipóteses, as quais levam em consideração diversos fatores. Dentre elas estão a possibilidade da alta diversidade da região ser explicada por fatores climáticos (Field *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2011), enquanto outros atribuem essa diversidade a fatores bióticos, como a interação animal-planta (Antonelli & Sanmartín, 2011; Lagomarsino *et al.*, 2016). Há estudos ainda que tentam compreender o padrão da biodiversidade Neotropical numa perspectiva de mudanças climáticas do passado (Antonelli *et al.*, 2010; Hoorn *et al.*, 2010, 2011), ou ainda, eventos geológicos, tais como o soerguimento dos Andes (Rangel *et al.*, 2018) e mudanças hidrográficas históricas na região norte da América do Sul (Antonelli *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010; Antonelli & Sanmartín, 2011). É consenso que a diversificação na região Neotropical resulta de uma interação complexa de fatores bióticos e abióticos e processos históricos (Antonelli & Sanmartín, 2011; Rull, 2011; Hughes *et al.*, 2013; Palma-Silva *et al.*, 2022), e que tais processos influenciaram os diferentes grupos taxonômicos de maneiras distintas.

Por muito tempo não foi possível testar, de uma forma objetiva, hipóteses históricas, levando em consideração padrões e processos históricos que tenham influenciado na diversificação de linhagens. Entretanto, cada vez mais há a disponibilidade de estratégias que aplicam o método científico para tentar desvendar o quebra-cabeças da alta riqueza de espécies observadas em algumas regiões do planeta (Ree *et al.*, 2005; Alfaroa *et al.*, 2009; Goldberg *et al.*, 2011; Matzke, 2013). Além disso, no que diz respeito a padrões biogeográficos, o advento da disponibilização de dados de ocorrência georreferenciados em grandes repositórios (Maldonado *et al.*, 2015; Meyer *et al.*, 2015; Zizka, Antunes Carvalho, *et al.*, 2020) tem possibilitado a execução de trabalhos em escalas continentais, algo inimaginável há algumas décadas.

Embora a compreensão da biodiversidade em escala de tempo evolutivo tenha avançado para diversos grupos taxonômicos (Antonelli, Zizka, *et al.*, 2018), a compreensão da história evolutiva no espaço geográfico ainda é baseada em grupos de animais vertebrados relativamente bem estudados (e.g., Haffer, 1969; Guedes *et al.*, 2018; Quintero & Jetz, 2018) ou, no caso de plantas, em árvores (e.g., Richardson *et al.*, 2001; Fine & Ree, 2006; ter Steege *et al.*, 2013), com poucas exceções para grupos herbáceos (e.g., Zizka, Azevedo *et al.*, 2020; Taylor *et al.*, 2021) e lianas (e.g., DeWalt *et al.*, 2015; Meyer, Diniz-Filho, *et al.*, 2020; Narváez-Gomes *et al.*, 2021). Nesse contexto, avançar no conhecimento de mais grupos taxonômicos, considerando diferentes formas de vida, em escala regional e continental têm sido especialmente importantes para entender a composição e dinâmica da biota Neotropical (Zizka, Azevedo, *et al.*, 2020).

Lianas são importantes elementos estruturais que compõem as florestas tropicais, representando até 35% da riqueza de plantas vasculares e 25% de plantas lenhosas nesses ecossistemas (Schnitzer *et al.*, 2012). No que diz respeito a padrão de distribuição e diversidade na Região Neotropical, por exemplo, lianas juntamente com árvores de dossel de terras baixas, parecem ter maior concentração de espécies endêmicas na Amazônia, enquanto epífitas, arbustos de sub-bosque e palmeiras teriam espécies endêmicas centradas nos Andes (Gentry, 1982; Antonelli & Sanmartín, 2011). Apesar do aumento de estudos testando hipóteses criadas a partir da distribuição geográfica de lianas (Lohmann *et al.*, 2013; Meyer, Diniz-Filho, *et al.*, 2020; Meyer Kissling, *et al.*, 2020; Narváez-Gomez *et al.*, 2022), o conhecimento para grupos altamente diversos na região Neotropical ainda é insipiente.

A tribo Paullinieae constitui um dos mais diversos clados de lianas da região Neotropical (Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2017). É um grupo composto por seis gêneros e aproximadamente 475 espécies, representando cerca de  $\frac{1}{3}$  de toda diversidade da família Sapindaceae (Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2017). Grande parte das espécies da tribo ocorre na região Neotropical e constituem um importante componente ecológico das formações florestais dessa região (Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2011; Gildenhuis *et al.*, 2015). Essa alta riqueza da tribo pode estar associada a especializações ecológicas em seu hábito inovador de escalar e à mudança das flores actinomorfas, presente na maioria dos táxons da família, para zigomorfas (Buerki *et al.*, 2013). Isso concorda com a predição de que linhagens de angiospermas que apresentam flores zigomorfas possuem maior diversificação do que seus grupos-irmãos actinomorfos (Sargent, 2004).

Interessantemente, evidências no registro fóssil sugerem que a maior diversificação da tribo ocorreu no Mioceno inicial, por volta de 18,5-19 Ma, quando o hábito de escalar já existia (Jud *et al.*, 2021).

Mesmo com o avanço no conhecimento taxonômico de Paullinieae nos últimos 30 anos (Acevedo-Rodríguez, 1990, 1993a, 1993b; Somner, 2001; Medeiros *et al.*, 2016; Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2017; Ferrucci, 2000, 2020), estudos de biogeografia para a tribo como um todo ainda são inexistentes (Acevedo-Rodríguez *et al.*, 1990; Buerki *et al.*, 2011, 2013; Gildenhuis *et al.*, 2013; Gildenhuis *et al.*, 2015). Por isso, neste trabalho estudamos os padrões de distribuição geográfica da riqueza e endemismo de Paullinieae como um todo, assim como dos gêneros que a compõem. Para isso, utilizamos um banco de dados incluindo a distribuição geográfica de 435 espécies, que representa 92% de toda riqueza atualmente reconhecida para a tribo. Esse banco de dados foi minuciosamente curado por taxonomistas especialistas, representando uma das maiores bases de dados geográficos verificadas e curadas para um grupo de plantas neotropicais. Para compreender os padrões de riqueza encontrados, investigamos a relação desses com variáveis ambientais que já foram evidenciadas como bons preditores da diversidade de lianas em outros estudos (e.g., Couvreur *et al.*, 2015; DeWalt *et al.*, 2015; van der Heijden & Phillips, 2009; Meyer, Diniz-Filho, *et al.*, 2020). Também discutimos o padrão de endemismo encontrado para a tribo considerando os já observados para outros grupos taxonômicos. Este estudo traz luz não só para a compreensão mais detalhada sobre a história evolutiva de Sapindaceae, mas também ao conhecimento de padrões de distribuição de lianas e da história biogeográfica da biota neotropical como um todo.

## **Materiais e métodos**

### ***Táxons amostrados e compilação de dados geográficos***

O banco de dados foi construído a partir de 232.372 registros de ocorrência geográfica de todos os gêneros pertencentes à tribo Paullinieae (*Lophostigma*, *Cardiospermum*, *Paullinia*, *Serjania*, *Thinouia* e *Urvillea*) disponíveis em três repositórios públicos (GBIF – <https://www.gbif.org/>; speciesLink – <https://specieslink.net/>; BIEN – <https://bien.nceas.ucsb.edu/bien/>), além de 2.098 registros de ocorrência adicionais citados como material examinado em revisões e tratamentos taxonômicos dos gêneros (*Cardiospermum*: Ferrucci, 2000; *Paullinia*: Medeiros *et al.*, 2016; Acevedo-Rodríguez, 2012; *Urvillea*: Ferrucci, 2020). Os

registros foram obtidos dos repositórios públicos em 20 de outubro de 2021, por meio dos pacotes *plantR* (de Lima *et al.*, 2021; dados do GBIF e speciesLink) e *BIEN* (Maitner, 2022) implementados no programa R (R Core Team, 2022), totalizando 134.568 registros do GBIF, 62.291 do speciesLink, e 33.415 do BIEN. Na sequência, os registros de ocorrência das diferentes fontes foram combinados e passaram por uma série de funções do pacote *plantR* (de Lima *et al.*, 2021), o qual visam a padronização das informações sobre coleta (i.e., nome de coletores e identificadores, número de coleta, ano de coleta e de identificação e códigos das coleções científicas), localidade (i.e., país, estado, município e localidade), coordenadas geográficas e nome científico dos registros. Foi possível georreferenciar registros de ocorrência sem coordenadas geográficas usando a função “formatLoc” do pacote *plantR* (de Lima *et al.*, 2021), que padroniza e busca as informações de localidade em gazetteers ou, em casos em que as coordenadas não eram encontradas usando a função, foram obtidas através do Google Earth ou do Banco de Dados de Áreas Administrativas Globais (GADM – <https://gadm.org/>). A padronização dos nomes científicos seguiu a Flora do Brasil ([www.floradobrasil.jbrj.gov.br](http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br)), Plants of the World Online ([www.powo.science.kew.org](http://www.powo.science.kew.org)) e o *Catalogue of Life* ([www.catalogueoflife.org](http://www.catalogueoflife.org)). Também foram realizadas padronizações manuais adicionais na lista de nomes de coletores e identificadores para maximizar a identificação de registros duplicados. A padronização das informações foi fundamental para facilitar as posteriores checagens e limpezas do banco de dados.

Após a padronização do banco de dados, utilizamos um conjunto de funções do pacote *plantR* (de Lima *et al.*, 2021) destinadas à validação das informações de localidade (i.e., checagem da localidade original com localidade proveniente dos gazetteers), coordenadas geográficas (i.e., detecção de coordenadas invertidas, que caem no mar, de espécimes cultivados ou que são outliers), identificação taxonômica e identificação de registros duplicados. Após a validação das informações dos registros de ocorrência, seguimos as recomendações de Zizka *et al.* (2019, 2020) e fizemos a exclusão dos registros que: (i) caem no mar; (ii) são espécimes cultivados; (iii) são duplicatas; (iv) não tem identificação ao nível de espécie; e (v) não tem coordenadas geográficas ou sem coordenadas geográficas ao nível de município ou mais refinada.

Após as etapas de padronização e limpeza automatizadas, o banco de dados foi revisado pelos taxonomistas especialistas na tribo Paullinieae (i.e., Annelise Frazão, Herison Medeiros., Genise V. Somner e Maria S. Ferrucci.). A revisão por especialistas

incluiu: (i) checagem da lista de espécies com correção de sinônimos ou nomes não validamente publicados; (ii) checagem da distribuição geográfica de cada espécie a partir do mapeamento dos registros e exclusão de registros com localização duvidosa (i.e., muito distante da área de distribuição conhecida para a espécie, identificados como *affinis* ou *conferatum*) ou sabidamente fora da área de distribuição da espécie; (iii) busca e inclusão de registros adicionais provenientes de coletas pessoais ou de trabalhos taxonômicos para espécies com  $\leq 10$  registros de ocorrência, limiar semelhante foi usado para estudo com outro grupo de lianas neotropicais (Meyer *et al.*, 2018).

O banco de dados final possui apenas registros: (i) com nomes aceitos e em nível de espécie; (ii) de espécimes preservados em herbários; (iii) com coordenadas geográficas com precisão do centroide do município ou mais refinada; e (iv) sem registros duplicados.

### *Área de distribuição e mapas riqueza*

Representamos a área de distribuição geográfica das espécies que possuem  $\geq 3$  registros de ocorrência (371 espécies) por meio de polígonos construídos seguindo o método *alpha-hull* (Burgman & Fox, 2003). Este método reduz superestimativas da área de distribuição das espécies em comparação com o método clássico de mínimo polígono convexo, uma vez que permite que os polígonos tenham tanto ângulos convexos quanto côncavos (Burgman & Fox, 2003; Meyer *et al.*, 2018). Os polígonos foram construídos usando a função “getDynamicAlphaHull” do pacote *rangeBuilder* (Rabosky *et al.*, 2016) implementado no R (R Core Team, 2022). Para cada espécie, escolhemos o valor de alfa interativamente partindo de um valor inicial de 0 e incrementos progressivos de 0.5, de modo que o alfa escolhido fosse o menor valor possível que incluísse todos os pontos de ocorrência da espécie em um único polígono sem buracos, critérios semelhantes utilizados para estudo com outro grupo de lianas neotropicais (Meyer *et al.*, 2018). Para espécies com distribuição disjunta (e.g., *Cardiospermum corindum*, *C. grandiflorum*, *C. halicacabum*, *Paullinia pinnata*), a área de distribuição foi representada por mais de um polígono. Para espécies com menos de três registros de ocorrência (65 espécies), usamos os próprios registros para representar a área de distribuição geográfica dessas espécies.

Para construir os mapas de riqueza inicialmente criamos uma grid com resolução de 1° (~110 km), cobrindo toda área de distribuição da tribo Paullinieae (i.e., região neotropical e paleotropical), na projeção cartográfica de Mollweide e datum WGS-84.

Na sequência, sobrepomos o polígono ou os pontos de ocorrência de cada uma das espécies sobre a grid, a fim de obter uma matriz de presença e ausência das espécies pelas células da grid. Obtivemos a riqueza de espécies para a tribo ou para cada gênero ao longo da grid contabilizando o número de espécies presentes em cada célula. Usamos o pacote *letsR* (Vilela & Villalobos, 2015) implementado no R (R Core Team, 2022) para construir a grid e obter a matriz de presença e ausência das espécies.

### ***Variáveis ambientais***

Usamos variáveis bioclimáticas e altura de dossel como variáveis preditoras da riqueza de espécies da tribo Paullinieae. As variáveis bioclimáticas usadas foram temperatura média anual (Bio1), sazonalidade da temperatura (Bio4), precipitação anual (Bio12) e sazonalidade da precipitação (Bio15). As variáveis foram obtidas do repositório *WorldClim* versão 2.1 (Fick & Hijmans, 2017), em uma resolução de 2,5 minutos (~85 km<sup>2</sup>) e, então, reprojetaadas para a grid de 1°.

A altura de dossel representa a altura do tronco das árvores do dossel superior e tem sido usada em estudos macroecológicos como um *proxy* de disponibilidade de habitat e nicho para lianas (Couvreur *et al.*, 2015; Meyer, Diniz-Filho, *et al.*, 2020; Meyer, Kissling, *et al.*, 2020). A altura de dossel foi derivada de dados do sensor remoto *LiDAR* (*Light Detection and Ranging*) do *Geoscience Laser Altimeter System*, coletados globalmente entre 2003 e 2009, em combinação com variáveis auxiliares (e.g., clima, topografia e cobertura vegetal) (Simard *et al.*, 2011). Usamos o mapa de altura do dossel com resolução de 1 km de Simard *et al.* (2011) e calculamos a altura média do dossel dentro de cada célula da grid.

### ***Análises espaciais e biogeográficas***

Para avaliar a relação dos padrões de riqueza da tribo e de cada gênero com as variáveis ambientais (i.e., variáveis bioclimáticas e altura do dossel), usamos modelos de regressão linear por mínimos quadrados generalizados (GLS – *generalized least squares*). Avaliamos a presença de autocorrelação espacial nos resíduos dos modelos GLS de riqueza de espécies em função das variáveis ambientais usando semivariogramas, que foram construídos usando a função “*variogram*” do pacote *gstat* (Pebesma, 2004) implementado no R (R Core Team, 2022). Como os resíduos de todos os modelos se mostraram autocorrelacionados, o que pode inflar o erro Tipo I dos testes estatísticos (Legendre, 1993), construímos novos modelos GLS incorporando cinco



estruturas espaciais (i.e., exponencial, gaussiana, linear, razão quadrática e esférica) para lidar com a autocorrelação espacial, conforme implementado na função “gls” do pacote *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2022) no R (Zuur *et al.*, 2009). Para selecionar o modelo com a melhor estrutura espacial para a riqueza da tribo e de cada gênero, utilizamos o procedimento de minimização do critério de Akaike (AIC), selecionando o modelo com menor valor de AIC (Zuur *et al.*, 2009). Duas estruturas espaciais, a exponencial e a razão quadrática, foram selecionadas para os modelos de riqueza da tribo e dos gêneros (Tabela S1). Para todos os modelos, consideramos apenas a distribuição da riqueza de espécies e variáveis ambientais na região neotropical, uma vez que poucas espécies ocorrem na região paleotropical gerando vieses nos modelos de regressão. Não construímos um modelo de regressão para *Lophostigma* porque o gênero possui apenas duas espécies. Para melhorar o ajuste dos modelos, aplicamos transformações logarítmicas ou de raiz quadrada na riqueza de espécies e nas variáveis ambientais quando necessário. As variáveis ambientais não apresentaram colinearidade, uma vez que o valor de inflação da variação (VIF) foi  $< 4$  (Quinn & Keough, 2002).

Para análise de endemidade (NDM) adotamos a análise espacial baseada em grids dos padrões de endemismo do grupo (Szumik *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff, 2004). O critério da análise é baseado na utilização de dados de pontos e mapas de ocorrência para transformar a distribuição de espécies em uma matriz de presença e ausência, utilizando o algoritmo implementado no programa NDM/VNDM v.3.1 (Goloboff, 2004). Este algoritmo gera áreas de endemismo candidatas e calcula o índice de endemidade. Esse índice mede o ajuste espacial das ocorrências das espécies baseado em diversos parâmetros, os quais contabilizam o número de células recuperadas dentro e fora da área candidata, enquanto avaliam a homogeneidade da distribuição das espécies individuais nessa área. Quanto maior o número de espécies e maior ajuste geográfico dos registros de distribuição delas, maior o índice de endemidade e suporte para a área candidata em avaliação (Szumik & Goloboff, 2004).

Para a realização da análise, utilizamos uma grid com resolução de  $1^\circ$ , com raio de preenchimento de 40% e assumido de 80% para a geração da matriz de presença e ausência, mesmos parâmetros utilizados para estudo com outro grupo de lianas neotropicais (Narváez-Gomez *et al.*, 2022). Para elaboração dos mapas utilizamos o programa QGIS v2.1.8 (QGIS 2018). A busca de NDM foi realizada utilizando uma busca heurística, retendo áreas candidatas com índices de endemidade maiores do que dois, repetindo a busca 100 vezes e limpando a memória até cinco vezes em caso desta

ficar cheia. Todos os outros critérios seguiram os parâmetros padrão do programa. Para a otimização do número de áreas candidatas, foi utilizado um critério mais livre (*against any of the other areas in the consensus*), configurando o critério de limite do consenso em 40%. Os resultados foram comparados com as propostas fitogeográficas de Gentry (1979, 1982) e de classificação hierárquica de Morrone (2014), utilizando os mapas georreferenciados disponíveis para ambas (Morrone *et al.*, 2022; Narváez-Gomez *et al.*, 2022).

## **Resultados**

### ***Construção e limpeza do banco de dados***

A partir da lista de nomes compiladas para a família e curada pelos especialistas do grupo, utilizamos 472 nomes aceitos para realizar a construção do banco de dados de Paullinieae. Dos 232.372 registros de ocorrência inicialmente disponíveis para a tribo, 192.430 (82,1%) foram excluídos na limpeza automatizada usando o pacote *plantR*, porque: (i) caíam no mar - 1.162 registros (ou 0,5% dos 232.372 registros); (ii) são espécimes cultivados - 259 (0,1%); (iii) são duplicatas - 149.421 (64,3%); (iv) não foram identificados ao nível de espécie - 10.147 (4,4%); e (v) não tem coordenadas geográficas ao nível de município ou mais refinada - 30.991 (13,3%). Após a curadoria do banco de dados 748 registros foram excluídos e 153 registros adicionais foram incluídos, resultando num total de 39.347 registros de ocorrência para 435 espécies aceitas (Tabela S2), representando 92,3% do total da diversidade reconhecida para a tribo (Tabela 1).

Dos 39.347 registros de ocorrência, a maioria (35.238 registros ou 89,6%) foi amostrada a partir de 1950, pouco mais que metade dos registros (21.094 registros ou 53,6%) foi amostrada a partir de 1990, e 1.450 (3,4%) registros não tem informação do ano em que foram coletados (Figura S1). Um total de 237 (54,5% das 435 espécies) espécies possuem mais de 15 registros, 104 (23,9%) espécies possuem entre 5 e 15 registros, e 94 (21,6%) espécies possuem menos de 5 registros (Figura S1).

Dentre 1.586 células da grid de 1° que possuem algum registro de ocorrência para a tribo, quase metade (772 células ou 48,7%) das células tem  $\leq 5$  registros de ocorrência. Apenas 167 (10,5%) células tem mais de 50 registros de ocorrência, as quais estão distribuídas majoritariamente ao longo do leste do Brasil e na América Central, padrão que se repete para os gêneros (Figura S2). Na região Neotropical, a Amazônia se destaca por apresentar grande parte de sua área de distribuição sem nenhum registro de

ocorrência para a tribo, assim como grande número de células com  $\leq 5$  registros. A região paleotropical tem apenas algumas células com registros de ocorrência, a maioria com  $\leq 5$  registros, as quais estão distribuídas de maneira esparsa pela região.

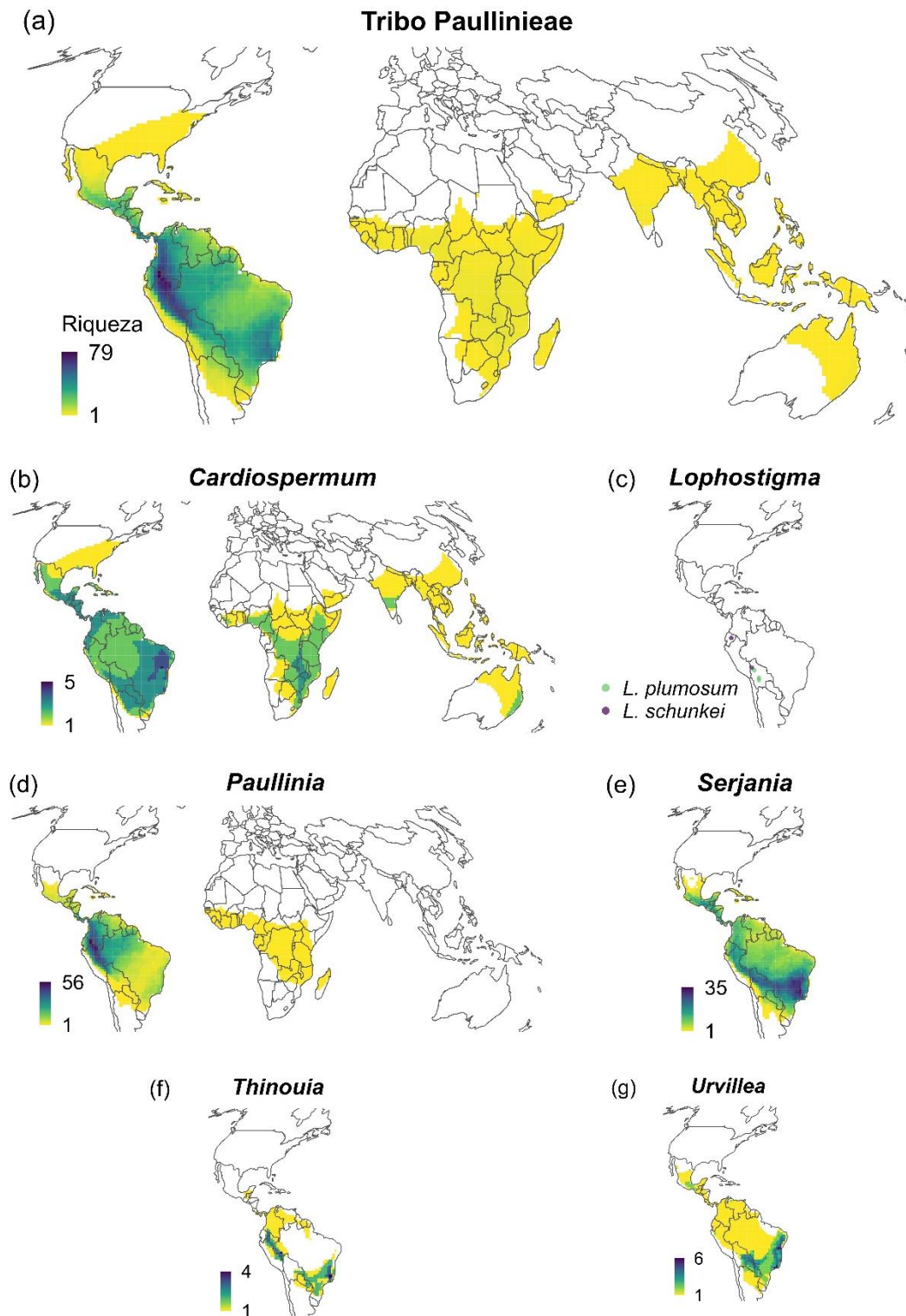
### ***Riqueza de espécies de Paullinieae e de seus gêneros***

Paullinieae é predominantemente Neotropical com exceção de *Cardiospermum corindum* L., *Cardiospermum grandiflorum* Sw., *Cardiospermum halicacabum* L., e *Paullinia pinnata* L., que também ocorrem em partes da região Paleotropical (Fig. 1a). Nossos resultados destacam a região Amazônica adjacente aos Andes, desde o norte da Colômbia até o norte da Bolívia, como o principal centro de riqueza da tribo, onde chegam a ocorrer até 79 espécies. Destacamos também a Floresta Atlântica como centro secundário de riqueza (até 55 espécies). A Amazônia central, ao sul do escudo das Guianas, e a América Central, incluindo o sul do México, são regiões com riqueza intermediária (até 45 espécies). Além disso, as extremidades da região Neotropical, como norte do México, norte da Argentina, Chile e Uruguai, apresentam uma baixa riqueza.

Os padrões de riqueza dos gêneros foram diferentes do padrão observado para a tribo como um todo. *Serjania*, o gênero mais diverso da tribo (Tabela 1), tem como centros de riqueza a Floresta Atlântica (com até 35 espécies), a região do centro-oeste da América do Sul e a região sul do México (Fig. 1e). *Paullinia* tem como centro de riqueza a região Amazônica adjacente aos Andes, com até 56 espécies (Fig. 1d). *Urvillea* possui dois centros de riqueza, a Floresta Atlântica e a região central da América do Sul, incluindo partes do Paraguai e Bolívia (Fig. 1g). *Cardiospermum*, um gênero com ampla distribuição geográfica ocorrendo em toda região tropical, tendo como centro de riqueza a região nordeste do Brasil (Fig. 1b). *Thinouia* tem o sudoeste da Amazônia e a Floresta Atlântica como centros de riqueza (Fig. 1f). Por fim, *Lophostigma*, um gênero com apenas duas espécies, se restringe ao Peru e Bolívia (Fig. 1c). Os padrões de riqueza obtidos não são um artefato do esforço de coleta, uma vez que a correlação entre o mapa de riqueza e o mapa de registros de ocorrência foi  $r \leq 0,3$ , tanto para a tribo quanto para os gêneros (Figura S2).

**Tabela 1.** Número de registros de ocorrência total e para cada gênero em cada etapa de compilação e limpeza do banco de dados, bem como número de espécies após a curadoria do banco pelos taxonomistas especialistas.

Gêneros	Nº de registros iniciais (GBIF, speciesLink e BIEN)	Nº de registros após limpezas automatizadas utilizando o pacote <i>plantR</i>	Nº de registros após curadoria	Nº de espécies reconhecidas para o gênero	Nº de espécies após curadoria (% da diversidade amostrada)
<i>Cardiospermum</i>	28.615	4.598	4.471	8	8 (100%)
<i>Lophostigma</i>	123	11	12	2	2 (100%)
<i>Paullinia</i>	83.416	15.084	14.680	200	168 (84%)
<i>Serjania</i>	93.591	17.234	17.032	230	225 (98%)
<i>Thinouia</i>	3.340	586	597	12	12 (100%)
<i>Urvillea</i>	13.336	2.426	2.555	20	20 (100%)
Sem identificação	9.951	0	0	-	0
Total	232.372	39.942	39.347	472	435 (92.1%)



**Figura 1.** Mapas de distribuição e riqueza de espécies da tribo Paullinieae (Sapindaceae). (a) Tribo Paullinieae; b) *Cardiospermum*; c) *Lophostigma*; d) *Paullinia*; e) *Serjania*; f) *Thinouia*; g) *Urvillea*.

### *Variáveis ambientais preditoras da riqueza de espécies*

As variáveis ambientais (i.e., variáveis bioclimáticas e altura de dossel) conseguiram explicar 58% da variação na riqueza de espécies da tribo Paullinieae. A sazonalidade da temperatura foi a variável ambiental que demonstrou maior relação com a riqueza de espécies da tribo, sendo uma relação negativa em que o número de espécies aumenta com a diminuição da sazonalidade da temperatura. Temperatura anual média e precipitação anual também foram variáveis importantes para prever a riqueza de espécies da tribo, ambas apresentando uma relação positiva em que a riqueza de espécies aumenta conforme a temperatura e precipitação também aumentam. A altura do dossel parece ter um papel secundário para prever a riqueza de Paullinieae, mas também mostrou uma relação positiva com a riqueza de espécies. Já a sazonalidade da precipitação apresentou fraca relação com a riqueza (Tabela 2).

A porção da variação da riqueza de espécies dos gêneros que foi explicada pelas variáveis ambientais variou entre os gêneros, com uma explicação de 63% para *Paullinia*, caindo para 29% e 22% para *Cardiospermum* e *Urvillea*, respectivamente (Tabela 2). As variáveis ambientais não conseguiram explicar a variação da riqueza de *Serjania* e *Thinouia* e, portanto, os coeficientes das variáveis devem ser interpretados com cuidados para esses gêneros. A relação entre as variáveis ambientais e a riqueza de espécies dos gêneros apresentaram tendências diferentes das observadas para Paullinieae (Tabela 2). A sazonalidade da temperatura se manteve como um dos principais preditores da riqueza de espécies dos gêneros, mas a direção (negativa ou positiva) das relações variou de acordo com o gênero, com destaque para *Urvillea* e *Thinouia*, que tiveram uma relação positiva entre riqueza e sazonalidade da temperatura, padrão oposto do observado para a tribo. A precipitação anual também se manteve como um preditor importante da riqueza de espécies de *Cardiospermum* e *Urvillea*, com o primeiro apresentando relação positiva entre riqueza e precipitação, como observado para a tribo, e *Urvillea*, com relação negativa em que a riqueza de espécies aumenta à medida que a precipitação diminui. A altura de dossel foi importante para prever a riqueza de *Cardiospermum* e *Paullinia*, mas com *Cardiospermum* apresentando uma relação negativa em que a riqueza de espécies aumenta com a diminuição da altura de dossel, direção da relação oposta do observado para a tribo e em *Paullinia*. Diferente do observado para a tribo, a sazonalidade da precipitação foi um preditor importante para *Paullinia* e *Urvillea*, ambos gêneros com uma relação negativa em que a riqueza de espécies aumenta com a diminuição da sazonalidade da

precipitação. Já para a temperatura, houve pouca relação com a riqueza de espécies de *Cardiospermum*, *Paullinia* e *Urvillea*.

### ***Endemismo de Paullinieae***

O NDM foi utilizado como critério para avaliação de endemismo de Paullinieae. Obtivemos um total de 35 áreas de endemismo individuais e 12 áreas de consenso (Fig. 2; Figura S3; Tabela S3). As áreas de consenso foram formadas por três a sete espécies, enquanto as áreas individuais tiveram entre três e seis espécies (Tabela S4). No total, 46 espécies, distribuídas em quatro dos seis gêneros contribuíram para a identificação de áreas de endemismo para a tribo, a saber: *Serjania* (30), *Paullinia* (14), *Cardiospermum* (1) e *Urvillea* (1) (Tabela S5). Todas áreas consenso foram compostas por conjuntos de espécies exclusivas e, portanto, nenhuma espécie contribuiu para o cálculo do índice de endemicidade de mais de uma área consenso (Tabela S4). Poucas áreas consenso tiveram sobreposição, sendo observada somente entre áreas de endemismo do leste da América do Sul (i.e., DOD\_1 e ATL\_1, ATL\_2 e ATL\_3; Fig. 2, Figura S3). Os tamanhos das áreas consenso variaram entre 8 e 22 células de 1° (Figura S3, Tabela S3).

Foram recuperadas áreas de endemismo para a tribo em todas as regiões fitogeográficas propostas por Gentry (1979, 1982), sendo mais frequentes nas regiões da América Central e México (4), Cerrado e áreas secas associadas (3), Costa do Brasil (3) e Índias Ocidentais (2), enquanto para Norte e Sul dos Andes, Planície das Guianas e Norte da Colômbia e Venezuela tiveram somente uma área de endemismo presente (Fig. 2). Já em comparação com a proposta de Morrone (2014, 2022), as áreas de endemismo de Paullinieae estão presentes em 23 das províncias e em nove zonas de transição, domínios ou sub-regiões propostas (Fig. 2). A maioria das áreas de endemismo recuperadas ocorrem em mais de uma das regiões propostas por Gentry (1979, 1982) e Morrone (2014, 2022), com algumas exceções. Comparativamente às áreas de Gentry (1979, 1982), há áreas de endemismo da tribo exclusivamente aninhadas às regiões do México e América Central (i.e., MES\_1, MES\_2 e MES\_3), Índias Ocidentais (i.e., ANT\_1 e ANT\_2), Planície das Guianas (i.e., GUI\_1), e Costa do Brasil (i.e., ATL\_3) (Figura 2; Tabela S5). Já em relação às áreas de Morrone (2014, 2022), as áreas de endemismo foram recuperadas como aninhadas à sub-região das Antilhas, mais especificamente às províncias da Jamaica (i.e., ANT\_1) e Hispaniola (i.e., ANT\_2), ao Domínio Boreal-brasileiro, na província da Planície das Guianas (i.e., GUI\_1) e ao

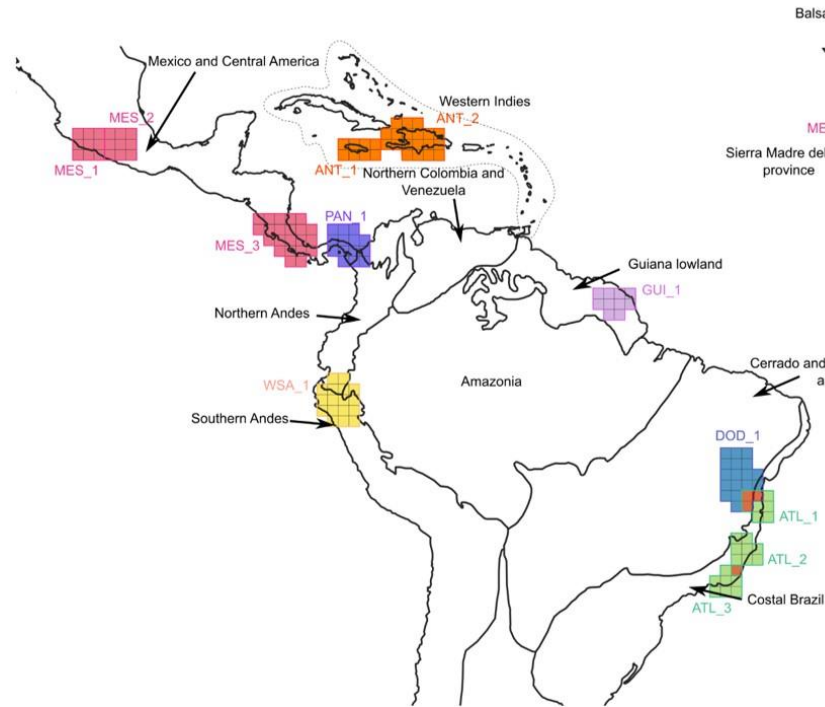
Domínio do Paraná, presentes nas províncias Atlântica e da Floresta do Paraná (i.e., ATL\_2 e ATL\_3) (Figura 2; Tabela S6).

**Tabela 2.** Coeficiente de regressão padronizado das variáveis ambientais e coeficiente de determinação ( $R^2$ ) dos modelos de regressão linear por mínimos quadrados generalizados (GLS) da riqueza de espécies de Paullinieae e de cada gênero da tribo.

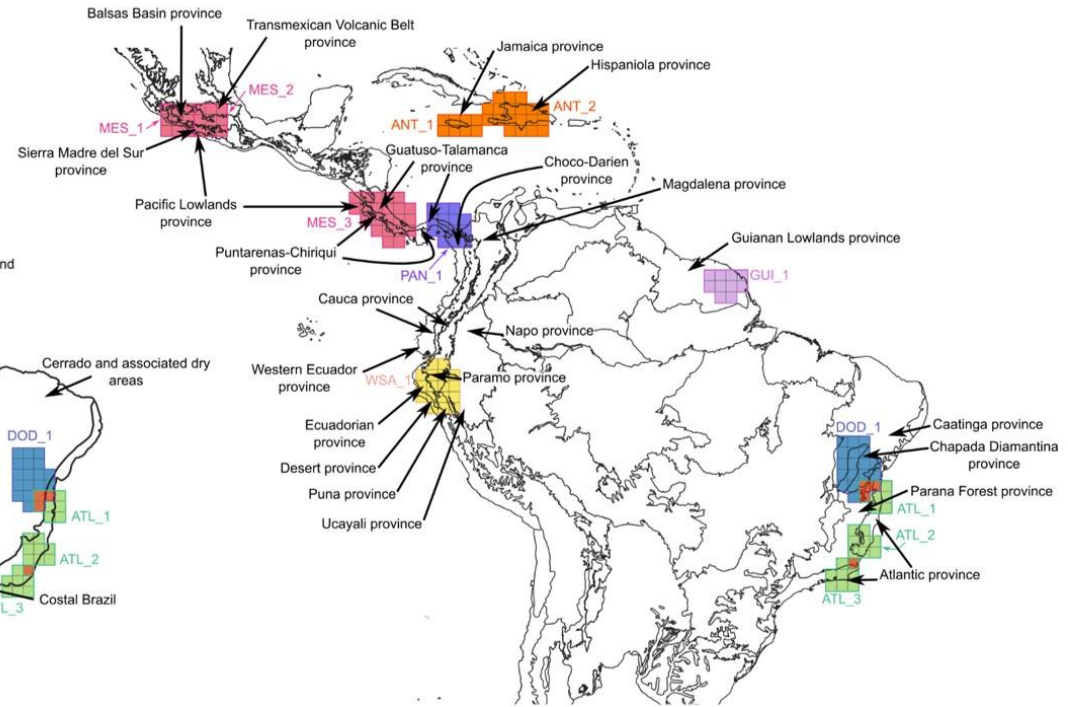
<b>Coeficientes de regressão padronizados</b>	<b>Tribo Paullinieae</b>	<i>Cardiospermum</i>	<i>Paullinia</i>	<i>Serjania</i>	<i>Thinouia</i>	<i>Urvillea</i>
Temperatura média anual	0.21	-0.05	0.1	<b>0.29</b>	0.05	0.08
Sazonalidade da temperatura	<b>-0.29</b>	-0.26	-0.2	-0.15	0.28	0.22
Precipitação anual	0.23	0.19	0.09	0.03	0.02	-0.19
Sazonalidade da precipitação	-0.02	0.05	-0.18	-0.06	-0.03	-0.23
Altura de dossel	0.12	-0.18	<b>0.28</b>	0.22	0.24	-0.09
$R^2$	<b>0.58</b>	0.29	<b>0.63</b>	0.02	0.02	0.22



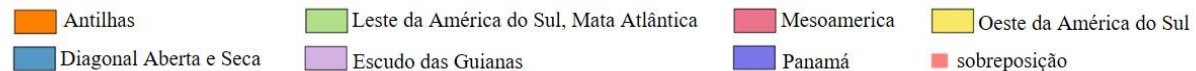
## Regiões fitogeográficas de Gentry



## Regionalização biogeográfica de Morrone



### Áreas de endemismo do consenso da análise de NDM



**Figura 2.** Comparação entre as áreas de endemismo recuperadas para Paullinieae com as propostas de regiões fitogeográficas de Gentry (1979, 1982) e de regionalização biogeográfica de Morrone (2014, 2022) para a região Neotropical.

## Discussão

### *Banco de dados de registros geográficos de Paullinieae*

Nossos resultados abordam o primeiro estudo biogeográfico abrangente para um dos clados mais diversos de lianas da região Neotropical. Aqui, apresentamos a avaliação da distribuição de 435 das 472 espécies de Paullinieae, o que representa cerca de 90% de toda diversidade da tribo (Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2017), utilizando um banco de dados curado por especialistas no grupo. Anteriormente, estudos prévios de biogeografia se limitaram à avaliação em nível de espécies, gêneros, a localidades ou regiões específicas (Acevedo-Rodríguez, 1993; Coulleri & Ferrucci, 2012; Gildenhuis *et al.*, 2013; Medeiros *et al.*, 2014; Ferrucci, 2020), ou ainda utilizaram uma baixa amostragem para a tribo (Buerki *et al.* 2009, 2011). Por isso, a base de dados construída aqui representa uma contribuição importante não só para a compreensão da biogeografia da tribo, mas também para a geração de dados de qualidade para testes de hipóteses biogeográficas para a região Neotropical.

Neste estudo, utilizamos células de 1° para analisar vários aspectos da distribuição de Paullinieae. Observamos uma concentração de registros no leste do Brasil e na América Central, onde estão as células com 50 ou mais registros, enquanto quase a metade das demais células apresenta  $\leq 5$  registros de ocorrência (Figura S2). Esse desbalanço no número de registros por células pode ser o reflexo de viés de amostragem próximos a grandes centros urbanos e de ensino e pesquisa, bem como estradas do leste do Brasil, onde localiza-se a Floresta Atlântica, uma das regiões mais estudadas e conhecidas da América do Sul (Oliveira *et al.*, 2016; Antonelli, Ariza, *et al.*, 2018). Já para o alto número de registros na América Central, pode ser explicada pelos inúmeros estudos da flora dos países daquela região, que iniciaram com mais expedições de coleta a partir da década de 1960 (Ortiz *et al.*, 2019; Lagomarsino & Frost, 2020), o que é congruente com o aumento de registros de coleta de Paullinieae presente no banco de dados construído neste trabalho (Figura S1).

Dentre as regiões com poucos ou nenhum registro, estão a Amazônia e a região Paleotropical (Figura S2). Enquanto a baixa amostragem Paleotropical não é diferente do esperado, já que poucas espécies da tribo apresentam distribuição, potencialmente natural nesta região (i.e., *C. corindum*, *C. grandiflorum*, *C. halicacabum*, e *P. pinnata*), o mesmo não é verdadeiro para a Amazônia, já que Paullinieae apresenta uma alta riqueza de espécies naquela região (Medeiros *et al.*, 2016; Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2017; Cardoso *et al.*, 2017; BFG, 2021).

Isso evidencia uma lacuna de amostragem na Amazônia para a tribo, assim como outros autores já vem chamando atenção para outros grupos de plantas (Hopkins, 2007; Schulmann *et al.*, 2007; Forzza *et al.*, 2012; Costa *et al.*, 2020; Gomes-da-Silva *et al.*, 2020, 2021) e animais (e.g., Fouquet *et al.*, 2007; Amorim *et al.*, 2022). Isso salienta a necessidade de estudos mais aprofundados sobre lacuna Wallaceana (Lomolino 2004; Horta et al. 2015), mesmo para grupos e áreas com alta diversidade na região neotropical. Quanto a presença das espécies da tribo na região Paleotropical, ainda há debates sobre esta ser uma origem natural ou não (Gildenhuis *et al.*, 2015; Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2017). Ao menos para as espécies de *C. grandiflorum* e *C. halicacabum*, há evidências de que sejam introduzidas (Gildenhuis *et al.*, 2015). Porém, isso não está totalmente elucidado ainda, pois a possibilidade de dispersão a longas distâncias saindo da América do Sul em direção à África não pode ser descartada, já que, para *C. grandiflorum* por exemplo, os frutos podem apresentar sementes viáveis até 25 semanas após flutuação em água do mar (Gildenhuis *et al.*, 2013).

#### ***Padrões de riqueza de Paullinieae***

Nossos resultados identificaram a região do oeste da Amazônia, adjacente aos Andes, formada por um corredor desde o norte da Colômbia ao norte da Bolívia, como o principal centro de riqueza, e a Floresta Atlântica como centro secundário de riqueza para a tribo. Esse padrão corrobora com o encontrado para a maioria das árvores e lianas distribuídas na região Neotropical, com concentração de espécies na Amazônia e na Floresta Atlântica, apesar da última geralmente apresentar menor riqueza que a primeira (Gentry, 1982). Apesar de seguir este padrão, vale destacar a riqueza intermediária encontrada em outras áreas (i.e., sul das Guianas e América Central) que normalmente possuem uma baixa riqueza para grupos centrados na Amazônia (Gentry, 1982).

Quanto às áreas com menor riqueza de espécies estão a região central e nordeste do Brasil, nordeste e sudeste da Venezuela, escudo das Guianas, Amazônia Central, Honduras e oeste da Nicaraguá. Estudos na região Neotropical têm demonstrado que há um forte viés na distribuição do esforço de coleta com a riqueza de espécies (Nelson *et al.* 1990; Sobral & Stehmann, 2009; Vale & Jekins, 2012; Oliveira *et al.*, 2016) o que pode explicar parte do baixo número de espécies para Paullinieae nessas regiões. No entanto, nossas análises são robustas e não influenciadas pela distribuição de registros de áreas bem amostradas.

Os padrões de distribuição e de riqueza dos gêneros mais diversos da tribo Paullinieae estão associados a diferentes ambientes e regiões. Apesar das distribuições dos gêneros se sobreporem, a maioria das espécies de *Paullinia* ocupam florestas densas úmidas, especialmente na região Amazônica adjacente aos Andes, confirmando a região como centro de diversidade do gênero, assim como sugerido por Medeiros *et al.* (2016). Ao contrário de *Paullinia*, *Serjania* possui maior número de espécies associadas a formações abertas savânicas e florestas secas presentes no leste do Brasil e sul do México, concordando com o proposto anteriormente para o gênero (Acevedo-Rodríguez, 1993). Além disso, destacamos uma possível relação dos padrões de distribuição e riqueza do gênero com as formações vegetacionais secas da região Neotropical, em especial o Arco Pleitoscênico Sul-Americano (Morgni *et al.*, 2015).

Os gêneros menos diversos da tribo, *Cardiospermum*, *Urvillea* e *Thinouia*, possuem um padrão de distribuição periamazônico (Granville, 1992), com algumas espécies (*C. grandiflorum*, *C. halicacabum* e *U. ulmacea* Kunth.) de ampla distribuição ocorrendo também na Amazônia central. Vale destacar ainda a ampla distribuição de *Cardiospermum* que possui três espécies ocorrendo na região Paleotropical (ver Gildenhuis *et al.*, 2015), enquanto que *Lophostigma* é restrito a grandes altitudes entre a Bolívia e Peru. Apesar das similaridades na distribuição de *Cardiospermum*, *Urvillea* e *Thinouia*, os centros de riqueza desses gêneros são diferentes. Em um estudo prévio, as sub-regiões Chaquenha e Paranaense (sensu Morrone *et al.*, 2006) foram identificadas como centro de riqueza de *Cardiospermum* e *Urvillea* (Coulleri & Ferrucci, 2012). Apesar desses gêneros terem sofrido alterações significativas em suas circunscrições (Acevedo *et al.* 2017; Ferrucci, 2020), os centros de diversidade encontrados aqui neste estudo corroboram os propostos anteriormente (Coulleri & Ferrucci, 2012). Evidenciando a relação desses dois gêneros com as florestas tropicais sazonalmente secas da América do Sul. Esse tipo de padrão, de conexões entre esses diferentes tipos de ecorregiões, são observados também para outros grupos taxonômicos (e.g., Pennington *et al.*, 2009; Lohmann *et al.*, 2013), sugerindo a influência de processos históricos potencialmente compartilhados de formação dessas biotas.

Por fim, *Thinouia* possui sua diversidade dividida em dois centros distintos, o primeiro no sudoeste da Amazônia, com espécies com preferências às florestas tropicais úmidas e o segundo, na Floresta Atlântica com preferências às florestas secas. Apesar de ter uma certa preferência por habitats mais úmidos, a diferença na riqueza de espécies entre *Paullinia* e *Thinouia* é significativa. Assim como já sugerido em estudo anterior (Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2017), os mecanismos de

dispersão poderiam ser atores importantes na distribuição e riqueza de espécies da tribo Paullinieae. *Paullinia* possui uma dispersão ornitocórica ou hidrocórica, o que pode ter facilitado a dispersão e colonização de novas condições encontradas na Amazônia e, eventualmente, diversificação do gênero, enquanto *Thinouia* é um gênero com dispersão apenas anemocórica, e que normalmente são menos abundantes em habitats úmidos (Mori & Brown, 1994).

### ***Relações entre a riqueza de Paullinieae e variáveis ambientais***

Nossos resultados seguem o padrão encontrado para grupos de lianas, onde em grandes escalas espaciais a riqueza varia em função de fatores climáticos (Schnitzer & Bongers, 2002, van der Heijde & Phillips, 2009) e estruturais, como a altura do dossel (Couvreur *et al.*, 2015; Meyer *et al.*, 2020). Para Paullinieae a riqueza foi explicada principalmente pela sazonalidade da temperatura e pela precipitação. Um estudo anterior, que não incluiu altura do dossel como preditor, mostrou que a riqueza de lianas de florestas tropicais está negativamente relacionada com a duração da estação seca (van der Heijden & Phillipis, 2009). Em contraste, Meyer, Diniz-Filho, *et al.*, (2020), incluindo a altura do dossel como preditor da riqueza, encontraram que a altura do dossel, juntamente com a disponibilidade de água e energia, bem como efeitos indiretos da sazonalidade da precipitação via altura do dossel, desempenham um papel importante na distribuição da riqueza. Em Paullinieae os padrões de riqueza são bem marcados entre habitats florestais e secos (Coulleri & Ferrucci *et al.*, 2012; Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2017; Somner & Medeiros, 2020), o que nos faz esperar uma relação forte com as variáveis ambientais. Isso fica evidente quando comparamos o comportamento das variáveis em nível genérico, onde as relações da riqueza com as variáveis ambientais se comportam de maneira distinta, refletindo nas adaptações de seus táxons constituintes. Apesar dos coeficientes de determinação serem significativos apenas para *Cardiospermum*, *Paullinia* e *Urvillea*, a preferência por habitats florestais e savânicos observados nos padrões de distribuição de Paullinieae sugerem que mudanças de habitats ao longo da história evolutiva da tribo pode ser chave para entender a riqueza atual. Dessa forma, estudos futuros que incluam modelos de distribuição potencial e de nicho podem revelar efeitos mais fortes das variáveis ambientais na estruturação dos padrões de riqueza da tribo.

Dentre as variáveis ambientais a sazonalidade da temperatura é o principal preditor da riqueza da tribo Paullinieae, demonstrando uma relação negativa em que o número de espécies

aumenta com a diminuição da sazonalidade da temperatura. Este resultado não é comum para grupos de lianas, onde observamos relações mais fortes com a precipitação (van der Heijden & Philipis, 2009; DeWalt *et al.*, 2015), sazonalidade da precipitação (van der Heijden & Philipis, 2009; Couvreur *et al.*, 2015) e temperatura (Couvreur *et al.*, 2015). Porém, foi observado em outros estudos que a sazonalidade da temperatura tem ligação com a riqueza em comunidades vegetais como os brejos de altitude (Oliveira, 2022), em ecótonos de floresta-campos de altitude (Will *et al.*, 2013) e até mesmo em grupos de plantas específicos como os baobás da África (Sanchez *et al.*, 2011). Além das relações com Paullinieae, a sazonalidade da temperatura também apresentou relação negativa com a riqueza de *Cardiospermum*, *Paullinia* e *Serjania*, e, ao contrário do padrão encontrado para a tribo, *Thinouia* e *Urvillea* apresentaram associação positiva com a sazonalidade da temperatura, indicando que mudanças climáticas previstas em um futuro próximo poderão afetar de forma drástica a riqueza da tribo (Chapin *et al.*, 2000; Thomas *et al.*, 2004).

A correlação positiva com a precipitação para a tribo e para o gênero *Cardiospermum* segue a relação esperada entre riqueza e disponibilidade de água-energia (Gillman *et al.*, 2015), ao contrário de *Urvillea* que apresentou uma correlação negativa com a precipitação e oposta do esperado, sugerindo características fisiológicas particulares (i.e., hábito subarborescente a arbustivo trepador, espécies hemicriptófitas) que lhes permitem uma distribuição em ambientes savânicos. A altura do dossel apresentou uma forte relação com *Paullinia* e *Cardiospermum*, e apesar de ambos gêneros possuírem adaptações ecológicas similares incluindo os frutos do tipo cápsula, as direções das relações foram diferentes, trazendo luz a preferência de habitat de ambos gêneros. A relação positiva com *Paullinia* corrobora com a hipótese de Acevedo-Rodríguez *et al.* (2017) em que as espécies do gênero são majoritariamente associadas a florestas. A alta complexidade das florestas, com copas altas, fornecendo uma estrutura com muitas camadas verticais, e uma grande variação no diâmetro das árvores, aumentando a disponibilidade de caules mais finos fornece mais suportes para lianas com gavinhas em geral (DeWalt *et al.*, 2000). Além disso, as florestas fornecem uma gama de habitats para aves, onde são mais diversas comparativamente com áreas abertas (Marini & Garcia, 2005), as quais são os principais agentes dispersores de *Paullinia*, facilitando a colonização das espécies a condições ambientais e habitats diferentes e, eventualmente, diversificação do grupo (Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2017). Já a relação negativa entre altura de dossel e *Cardiospermum* demonstra a preferência por habitats savânicos, onde a altura do dossel e

disponibilidade de suporte físico é reduzida tornando ainda maior a necessidade de atributos funcionais específicos (i.e., hábito subarbustivo) para colonização desses ambientes.

### ***Padrões de endemismo de Paullinieae***

Nossas análises de endemismo da tribo Paullinieae recuperaram 12 áreas consensos de endemismo em toda região Neotropical (Fig. 2), agrupadas em sete áreas geográficas, nomeadas: Antilhas, Vegetação Diagonal Aberta e Seca, Leste da América do Sul - Mata Atlântica, Escudo das Guianas, Mesoamerica, Panamá e Oeste da América do Sul. Estes agrupamentos são consistentes com os centros de endemismo para diversos grupos taxonômicos (Gentry, 1982; Myers *et al.*, 2000; Gomes-da-Silva & Forzza, 2020; Narváez-Gomez *et al.*, 2021). Ao compararmos os padrões de endemismo aos esquemas de regionalização de Gentry (1979, 1982) e Morrone (2014, 2022) identificamos uma baixa congruência espacial, muito provavelmente resultado das áreas consensos que se sobrepuseram entre várias unidades biogeográficas, ou seja, a maioria das áreas de endemismo de Paullinieae difere dos padrões de distribuição sintetizados nesses esquemas biogeográficos.

As áreas de endemismo de Paullinieae não se sobrepõem completamente com as áreas de alta riqueza de espécies. Destacamos a Mata Atlântica e a América Central, entre a Costa Rica e Panamá, como regiões com uma alta riqueza de espécies e que foram também recuperadas como áreas de endemismo para a tribo. No entanto, o centro de diversidade da tribo na região oeste da Amazônia não se destaca como centro de endemismo. O baixo grau de sobreposição das áreas de endemismo com o centro de riqueza pode estar relacionado ao fato do número de espécies descritas na Amazônia ser menor do que o estimado em muitos estudos florísticos (Cardoso *et al.* 2017; ter Steege *et al.*, 2019), além da predominância de espécies Amazônicas de ampla distribuição em contraste a espécies de distribuição restritas encontradas aqui (i.e., ANT, ATL, DOD, GUI, MES, PAN e WSA). Apesar disso, nós recuperamos uma área de endemismo na Amazônia (GUI\_1) localizada no escudo das Guianas, que também é corroborada em outros estudos para a fauna (Haffer, 1978; Naka, 2011) e flora (Prance, 1982; Quijano-Abril *et al.*, 2006; García-Villacorta *et al.*, 2016; Costa, 2017).

Além da falta de congruência entre as áreas de endemismo e riqueza de espécies, nossos resultados encontraram pouca sobreposição entre as áreas de endemismo obtidas pelo método NDM, destacando apenas áreas no leste da América do Sul, norte do corredor central da Mata

Atlântica (ATL\_1 e DOD\_1) e entre o sul do corredor central da Mata Atlântica (ATL\_2) e o norte do corredor da Serra do Mar (ATL\_3). Entendemos que há uma correlação entre tamanho das células e sobreposição de áreas estimadas para endemismo (Gomes-da-Silva & Forzza, 2020; Narváez-Gomes *et al.*, 2021), mas preferimos ser conservadores e optamos por manter o mesmo tamanho utilizado aqui para as análises de riqueza. Assim, conseguimos evitar a superestimativa de sobreposição de áreas e ao mesmo tempo comparar os resultados de riqueza. De qualquer forma, é fato que as áreas mencionadas acima localizadas na Mata Atlântica tornam este domínio fitogeográfico um importante centro de endemismo para a tribo Paullinieae, assim como observado para outros grupos de plantas (Collis-Silva & Pirani, 2019; Zizka, Azevedo, *et al.*, 2020; Gomes-da-Silva *et al.*, 2020) e animais (Cracraft, 1985; Costa *et al.*, 2000). Das três áreas localizadas na Mata Atlântica (i.e., ATL\_1, 2 e 3), os representantes são quase exclusivamente formados por espécies do gênero *Serjania* (exceto *P. unifoliolata* Perdiz & Ferrucci) e, ao agruparmos essas áreas com a área localizada nas províncias Caatinga e Chapada Diamantina (i.e., DOD\_1; sensu Morrone *et al.* 2022), e que também é composta em sua maioria por espécies do gênero *Serjania* (exceto *C. bahianum* Ferrucci & Urdampilleta), formam uma sobreposição com o centro de diversidade do gênero, o que pode indicar uma origem comum entre essas linhagens. Adicionalmente, as áreas aqui recuperadas coincidem com os centros de endemismo separados pelo rio Doce nas porções norte e sul da Mata Atlântica (Cracraft, 1985; Costa *et al.*, 2000; Santos *et al.*, 2007; Sigrist & Carvalho, 2008, 2009), no qual alterações climáticas dos habitats e diversificação nestes centros têm sido associadas a oscilações climáticas desde o último máximo glacial (Carnaval & Moritz, 2008). A área de endemismo (WSA\_1) na zona de transição Sul Americana se caracteriza pela presença de três espécies endêmicas (*S. aluligera* Radlk., *S. peruviana* Radlk. e *U. peruviana* Ferrucci), e é correspondente às florestas estacionais secas dos vales interandinos do Peru e Bolívia, já indicado como potencial área de endemismo para Paullinieae (Coulleri & Ferrucci, 2012). Outras duas áreas de endemismos localizada na Costa Rica (MES\_3), no Panamá e na borda com a Colômbia (PAN\_1) corrobora com outros estudos (Quijano-Abril, 2006; Sigrist & Carvalho, 2008) e provavelmente sejam resultados da complexa história biológica do fechamento do Istmo do Panamá, há cerca de 3,1-3,5 milhões de anos (Bagley & Johnson, 2014).

As áreas de endemismo de Paullinieae localizadas nas Antilhas parece ser resultado de uma história geológica complexa, situadas ao redor da Jamaica (ANT\_1), estendendo-se para



oeste até Hispaniola (ANT\_2), fazem parte de um conjunto de ilhas vulcânicas e que nunca se uniram diretamente ao continente (Draper *et al.*, 1994; Graham, 2003). Apesar disso, a existência de uma ponte terrestre no Cenozóico médio, conhecida como GAARlandia (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999), é relacionada com a colonização das Antilhas em diferentes momentos, com base na história biogeográfica de diferentes grupos (e.g., Espinosa *et al.*, 2006; Stanley *et al.*, 2021). No caso das Paullinieae, a maioria das espécies que contribuíram para o reconhecimento dessas ilhas como áreas de endemismo apresentam anemocoria. Por isso, somente um estudo que considere tempo poderia explicar se essa colonização das ilhas e formação de novas espécies endêmicas nelas são uma resposta ao isolamento temporário dessas ilhas por submersão ou emersão, de acordo com a mudança do nível do mar e movimentos tectônicos característicos daquela região (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999; Ali & Hedges, 2021).

Por fim, as áreas de endemismo localizadas no México (MES\_1 e MES\_2) corroboram com estudos anteriores com mamíferos (Escalante *et al.*, 2007), aves (Escalante-Pliego *et al.*, 1993) e plantas (Gámez *et al.*, 2014). No México, vários estudos descreveram mudanças bióticas durante o final do Pleistoceno como resultados de alterações climáticas (Metcalf *et al.*, 2000; Metcalf, 2006; Holmgren *et al.*, 2010; Caballero *et al.*, 2010). Apesar disso, os principais processos evolutivos que moldaram os padrões de diversidade e endemismo dessa região ainda não estão claros (De Nova *et al.*, 2012). Para isso, além dos estudos focados em padrões biogeográficos, como o proposto aqui, ainda são necessários estudos usando filogenias datadas para testar quais possibilidades históricas explicariam essas áreas de endemismo na região Neotropical, tanto para Paullinieae quanto para outros grupos taxonômicos.

### **Conclusão e Perspectivas Futuras**

Nosso estudo fornece o conjunto de dados taxonômicos e geográficos mais acurados para as espécies de Paullinieae até hoje. Aqui destacamos o oeste da Amazônia como centro de diversidade da tribo e, secundariamente, a Floresta Atlântica. No entanto, nossas análises mostraram que apesar de não ter correlação entre os mapas de riqueza e registros, ainda é necessário um maior esforço de amostragem. Um estudo de lacuna Wallaceana mais detalhado é necessário para explorar de forma mais explícita lacunas amostrais para a tribo. Também é necessário um aumento de estudos de taxonomia do grupo, principalmente para *Serjania* e, a medida que as revisões em andamento sejam finalizadas como: *Paullinia* (Genise & Acevedo-

Rodríguez, in prep.), *Thinouia* (Medeiros *et al.*, in prep.), *Urvillea* (Ferrucci, 2020) e *Cardiospermum* (Ferrucci, in prep.), poderemos aprimorar o banco de dados fornecido por este estudo.

Concluimos que as relações entre as variáveis ambientais e a riqueza de Paullinieae é complexa e não é exclusiva a apenas uma variável isolada e sim o conjunto delas, apesar disso a sazonalidade da temperatura se mostrou um importante mecanismo como preditor da riqueza para a tribo. Para os gêneros, as variáveis ambientais tiveram relações mais exclusivas, principalmente para *Paullinia*, o único gênero característico de florestas úmidas e com frutos dispersos por aves e água, sugerindo que o tipo de dispersão dos frutos pode estar relacionado com a seleção e colonização de ambientes. Apesar desses resultados, estudos que forneçam atributos morfológicos e/ou fisiológicos e a preferência de habitats para as espécies podem produzir informações adicionais da diversidade de Paullinieae.

Reconhecemos as principais áreas de endemismo para a tribo Paullinieae em diferentes áreas da região Neotropical e corroboramos trabalhos anteriores. Além disso, essas áreas não estão necessariamente congruentes com os centros de riqueza para a tribo, apesar de ter sobreposição no leste na América do sul, onde encontramos o segundo maior centro de riqueza para a tribo. Adicionalmente, as áreas observadas parecem ter relações congruentes com eventos históricos, assim como hipotetizados para outros organismos. Porém, para testar essas hipóteses e até mesmo identificar inovações-chaves e do impacto dessas mudanças na colonização de novos habitats para a tribo, é necessário a realização de um estudo numa perspectiva filogenética e com datação molecular.

Nossos resultados têm implicações para a compreensão da história da tribo Paullinieae e, conseqüentemente, de Sapindaceae e de Sapindales como um todo. Finalmente, os padrões de distribuição, as relações entre as variáveis ambientais e as áreas de endemismo encontradas para Paullinieae corroboram resultados de outros estudos com plantas e outros organismos, contribuindo para o entendimento da evolução da biota Neotropical.

## Referências Bibliográficas

- Acevedo-Rodríguez, P. (1990). Distributional patterns in Brazilian *Serjania* (Sapindaceae). *Acta Botanica Brasílica*, 4, 69–82.
- Acevedo-Rodríguez, P. (1993a). Systematics of *Serjania* (Sapindaceae). Part 1. A revision of *Serjania* sect. *Platycoccus*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 67, 1–96.
- Acevedo-Rodríguez, P. (1993b). A Revision of *Lophostigma* (Sapindaceae). *Systematic Botany*, 18(3), 379–388.
- Acevedo-Rodríguez, P., van Welzen, P. C., Adema, F., & van der Ham, R. W. J. M. (2011). Sapindaceae. In K. Kubitzki (Ed.), *The families and genera of vascular plants. Eudicots: Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae* (pp. 357–407). Springer, Berlin.
- Acevedo-Rodríguez, P. (2012). Sapindaceae. In P. M. de Oliveira (Ed.), *Flora of the Guianas, Series A: Phanerogams Fascicle 29* (pp. 1–204). Richmond: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Acevedo-Rodríguez, P., Wurdack, K. J., Ferrucci, M. S., Johnson, G., Dias, P., Coelho, R. G., Somner, G. V., Steinmann, V. W., Zimmer, E. A., & Strong, M. T. (2017). Generic relationships and classification of tribe Paullinieae (Sapindaceae) with a new concept of supertribe Paullinioidae. *Systematic Botany* 42(1), 96–114.
- Alfaroa, M. E., Santinia, F., Brockb, C., Alamillo, H., Dornburg, A., Rabosky, D. L., Carnevale, G., & Harmon, L. J. (2009). Nine exceptional radiations plus high turnover explain species diversity in jawed vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(32), 13410–13414.
- Ali, J. R., & Hedges, S. B. (2021). Colonizing the Caribbean: New geological data and an updated land-vertebrate colonization record challenge the GAARlandia land-bridge hypothesis. *Journal of Biogeography*, 48, 2699–2707.

Amorim, D. S., Brown, B. V., Boscolo, D., Ale-Rocha, R., Alvarez-Garcia, D. M., Balbi, M. I. P., Barbosa, A. M., ... Rafael, J. A. (2022). Vertical stratification of insect abundance and species richness in an Amazonian tropical forest. *Scientific Reports*, 12, 1734.

Antonelli, A., Nylander, J. A. A., Persson, C., & Sanmartín, I. (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 9749–9754.

Antonelli, A., Verola, C. F., Parisod, C., & Gustafsson, A. L. S. (2010). Climate cooling promoted the expansion and radiation of a threatened group of South American orchids (Epidendroideae: Laeliinae). *Biological Journal of Linnean Society*, 100, 597–607.

Antonelli, A., & Sanmartín, I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, 60, 403–414.

Antonelli, A., Zizka, A., Carvalho, F. A., Scharn, R., Bacon, C. D., Silvestro, D., & Condamine, F. L. (2018). Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(23), 6034–6039.

Antonelli, A., Ariza, M., Albert, J., Andermann, T., Azevedo, J., Bacon, C., Faurby, S., Guedes, T., Hoorn, C., Lohmann, L. G., Matos-Maraví, P., Ritter, C. D., Sanmartín, I., Silvestro, D., Tejedor, M., ter Steege, H., Tuomisto, H., Werneck, F. P., Zizka, A., & Edwards, S. V. (2018). Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. *PeerJ*, 6, e5644.

Bagley, J. C., & Johnson, J. B. (2014). Phylogeography and biogeography of the lower Central American Neotropics: diversification between two continents and between two seas. *Biological Reviews*, 89, 767–790.

Brazil Flora Group (2021): Brazilian Flora 2020 project - Projeto Flora do Brasil 2020. v393.274. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Dataset/Checklist. doi:10.15468/1mtkaw

Buerki, S., Forest, F., Acevedo-Rodríguez, P., Callmander, M. W., Nylander, J. A. A., Harrington, M., Sanmartín, I., Küpfer, P., & Alvarez, N. (2009). Plastid and nuclear DNA markers reveal intricate relationships at subfamilial and tribal levels in the soapberry family (Sapindaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51, 238–258.

Buerki, S., Forest, F., Salamin, N., & Alvarez, N. (2011). Comparative performance of supertree algorithms in large data sets using the soapberry family (Sapindaceae) as a case study. *Systematic Biology*, 60, 32–44.

Buerki, S., Forest, F., Standler, T., & Alvarez, N. (2013). The abrupt climate change at the Eocene-Oligocene boundary and the emergence of South-East Asia triggered the spread of sapindaceous lineages. *Annals of Botany*, 112, 151–160.

Burgman, M. A., & Fox, J. C. (2003). Bias in species range estimates from minimum convex polygons: Implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation*, 6, 19–28.

Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L., & Ortega, B. (2010). Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62, 359–377.

Cardoso, D., Särkinen, T., Alexander, S., Amorim, A. M., Bittrich, V., Celis, M., Daly, D. C., Fiaschi, P., Funk, V. A., Giacomini, L. L., ... Forzza, R. C. (2017). Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 10695–10700.

Carnaval, A. C. O. Q., & Moritz, C. (2008). Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 35, 1187–1201.

Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C., & Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.

Colli-Silva, M., & Pirani, J. R. (2019). Biogeographic patterns of Galipeinae (Galipeae, Rutaceae) in Brazil: Species richness and endemism at different latitudes of the Atlantic Forest “hotspot”. *Flora*, 251, 77–87.

Costa, D. P. (2017). Bryophyte results from a botanical expedition to Serra do Aracá, State Amazonas, Brazil: diversity, distribution, and endemismo. *The Bryologist*, 120(1), 45–50.

Costa, D. P., Nadal, F., & Rocha, T. (2020). The first botanical explorations of bryophyte diversity in the Brazilian Amazon Mountains: High species diversity, low endemism, and low similarity. *Biodiversity and Conservation*, 29, 2663–2688.

Costa, L. P., Leite, Y. R. L., Fonseca, G. A. B., & Fonseca, M. T. (2000). Biogeography of South American forest mammals: Endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica*, 32(4b), 872–881.

Coulleri, J. P., & Ferrucci, M. S. (2012). Biogeografía histórica de *Cardiospermum* y *Urvillea* (Sapindaceae) en América: Paralelismos Geográficos e Históricos con los Bosques Secos Estacionales Neotropicales. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 47 (1-2), 103–117.

Couvreur, T. L., Kissling, W. D., Condamine, F. L., Svenning, J. C., Rowe, N. P., & Baker, W. J. (2015). Global diversification of a tropical plant growth form: Environmental correlates and historical contingencies in climbing palms. *Frontiers in Genetics*, 5, 1–18.

Cracraft, J. (1985). Historical Biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of Endemism. *Ornithological Monographs*, 36, 49–84.

DeNova, J. A., Medina, R., Montero, J. C., Weeks, A., Rosell, J. A., Olson, M. E., Eguiarte, L. E., & Magallon, S. (2012). Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *New Phytologist*, 193, 276–287.

DeWalt, S. J., Schnitzer, S. A., Alves, L. F., Bongers, F., Burnham, R. J., Cai, Z., ... Ewango, C. E. (2015). Biogeographical patterns of liana abundance and diversity. In S. A. Schnitzer, F. Bongers, R. J. Burnham, & F. E. Putz (Eds.), *Ecology of lianas* (pp. 131–146). Oxford, UK: Wiley Blackwell.

Draper, G., Jackson, T. A., & Donovan, S. K. (1994). Geologic provinces of the Caribbean region. In: S. K. Donovan & T. A. Jackson (Eds). *Caribbean geology: an introduction* (pp 3–12). University of the West Indies, Kingston.

Escalante-Pliego, P., Navarro-Siguenza, G. A., & Peterson, A. T. (1993). A geographic, ecological, and historical analysis of landbird diversity in Mexico. In: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, & J. Fa (Eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution* (pp. 281–307). Oxford University Press, New York.

Escalante, T., Sánchez-Cordero, V., Morrone, J. J., & Linaje, M. (2007). Areas of endemism of Mexican terrestrial mammals: a case study using species ecological niche modeling, parsimony analysis of endemism and goloboff fit. *Iterciencia*, 32(3), 151–159.

Espinosa, D., Llorente, J., & Morrone, J. J. (2006). Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *Journal of Biogeography*, 33, 1945–1958.

Ferrucci, M. S. (2000). Revisión taxonómica de los géneros *Cardiospermum* y *Urvillea* para el Neotrópico (Sapindaceae). Ph.D. Dissertation, Córdoba, Argentina: Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

Ferrucci, M. S. (2020). Revisión Taxonómica de *Urvillea* (Sapindaceae, Paullinieae): Un género americano. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 55, 53–130.

Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315.

Field, R., Hawkins, B. A., Cornell, H. V., Currie, D. J., Diniz-Filho, J. A. F., Guégan, J. F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M., & Turner, J. R. G. (2009). Spatial species-richness gradients across scales: A meta-analysis. *Journal Biogeography*, 36, 132–147.

Fine, P. V., & Ree, R. H. (2006) Evidence for a time-integrated species-area effect on the latitudinal gradient in tree diversity. *The American Naturalist*, 168, 796–804.

Fine, P. V. A., Daly, D. C., Villa Muñoz, G., Mesones, I., & Cameron, K. M. (2005). The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution*, 59, 464–478.

Forzza, R.C., Baumgratz, J. F. A., Bicudo, C. M. E., Canhos, D. A. L., Carvalho, Jr., A. A., Coelho, M. A. N., Costa, A. F., Costa, D. P., Hopkins, M. G., Leitman, P. M., Lohmann, L. G., ... Zappi, D. C. (2012). New Brazilian Floristic List Highlights Conservation Challenges. *BioScience*, 62(1), 39–45.

Fouquet, A., Gilles, A., Vences, M., Marty, C., Blanc, M., & Gemmell, N. J. (2007). Underestimation of species richness in Neotropical frogs revealed by mtDNA analyses. *PLoS One*, 2(10), e1109.

Gámez, N., Escalante, T., Espinosa, D., Eguiarte, L. E., & Morrone, J. J. (2014). Temporal dynamics of areas of endemismo under climate change: a case study of Mexican *Bursera* (Burseraceae). *Journal of Biogeography*, 41, 871–881.



García-Villacorta, R., Dexter, K. G., & Pennington, T. (2016). Amazonian White-Sand Forests Show Strong Floristic Links with Surrounding Oligotrophic Habitats and the Guiana Shield. *Biotropica* 48(1), 47–57.

Gentry, A. H. (1979). Distribution patterns of neotropical Bignoniaceae: some phylogeographic implications. In: K. Larsen & L. Holm-Nielsen (Eds.), *Tropical botany* (pp. 339–354). London. Academic Press.

Gentry, A. H. (1982). Neotropical floristic diversity: Phylogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69, 557–593.

Goloboff P. (2004). NDM/VNDM ver. 3.1. Programs for identification of areas of endemism. Programs and documentation are available at: <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/endemism/>.

Gomes-da-Silva, J., Lanna, J., & Forzza, R. (2021). Distribution of endemic angiosperm species in Brazil on a municipality level. *Biodiversity Data Journal*, 9, e66043.

Gomes-da-Silva, J., & Forzza, R. (2020). Two centuries of distribution data: detection of areas of endemism for the Brazilian angiosperms. *Cladistics*, 37, 442-458.

Goldberg, E. E., Lancaster, L. T., & Ree, R. H. (2011). Phylogenetic Inference of Reciprocal Effects between Geographic Range Evolution and Diversification. *Systematic Biology*, 60(4), 451–465.

Gildenhuis, E., Ellis, A. G., Carroll, S., & Le Roux, J. J. (2013). The ecology, biogeography, history and future of two globally important weeds: *Cardiospermum halicacabum* Linn. and *C. grandiflorum* SW. *Neobiota*, 19, 45–65.

Gildenhuis, E., Ellis, A. G., Carroll, S. P., & Le Roux, J. J. (2015). Combining natal range distributions and phylogeny to resolve biogeographic uncertainties in balloon vines (*Cardiospermum*, Sapindaceae). *Diversity & Distributions*, 21, 163–174.

Gillman, L. N., Wright, S. D., Cusens, J., McBride, P. D., Malhi, Y., & Whittaker, R. J. (2015). Latitude, productivity and species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 107–117.

Graham, A. (2003). Historical phytogeography of the Greater Antilles. *Brittonia*, 55, 357–383.

Granville, J. J. de (1992). Un cas de distribution particulier: les espèces forestières peri-amazoniennes. *Compte Rendu des Séances de la Société de Biogéographie*, 68(1), 1–33.

Guedes T. B., Sawaya R. J., Zizka A., Laffan, S., Faurby, S., Pyron, R. A., Bérnils, R. S., Jansen, M., Passos, P., Prudente, A. L. C., Cisneros-Heredia, D. F., Braz, H. B., Nogueira, C. C., & Antonelli, A. (2018). Patterns, biases and prospects in the distribution and diversity of Neotropical snakes. *Global Ecology Biogeography*, 27, 14–21.

Haffer, J. (1969). Speciation in amazonian forest birds. *Science*, 165, 131–137.

Holmgren, C., Betancourt, J., & Rylander, K. (2010). A long-term vegetation history of the Mojave–Colorado Desert ecotone at Joshua Tree National Park. *Journal of Quaternary Science*, 25, 222–236.

Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Sarkinen, T., & Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330, 927–931.

Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R.,

Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., & Antonelli, A. (2011). Origins of biodiversity – Response. *Science*, 331, 399–400.

Hopkins, M. J. (2007). Modeling the known and unknown plant biodiversity of the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, 34, 1400–1411.

Hortal, J., de Bello, F., Diniz-Filho, J. A. F., Lewinsohn, T. M., Lobo, J. M., & Ladle, R. J. (2015). Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 46, 523–549.

Hughes, C. E., Pennington, R. T., & Antonelli, A. (2013). Neotropical plant evolution: Assembling the big picture. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(1), 1–18.

Iturralde-Vinent, M. A., & MacPhee, R. D. E. (1999). Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 238, 1–95.

Jud, N. A., Allen, S. E., Nelson, C. W., Bastos, C. L., & Chery, J. G. (2021). Climbing since the early Miocene: The fossil record of Paullinieae (Sapindaceae). *PLoS One*, 16(4), 1–22.

Lagamarsino, L. P., Condamine, F. L., Antonelli, A., Mulch, A., & Davis, C. C. (2016). The abiotic and biotic drivers of rapid diversification in Andean bellflowers (Campanulaceae). *New Phytol*, 210, 1430–1442.

Lagamarsino, L. P., & Frost, L. A. (2020). The Central Role of Taxonomy in the Study of Neotropical Biodiversity<sup>1</sup>. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 105, 405–421.

Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74, 1659–1673.

Lima, R. A. F., Sánchez-Tapia, A., Mortara, S. R., ter Steege, H., & Siqueira, M. F. (2021). plantR: An R package and workflow for managing species records from biological collections. *Methods in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13779>

Lohmann, L. G., Bell, C. D., Calió, M. F., & Winkworth, R. C. (2013). Pattern and timing of biogeographical history in the Neotropical tribe Bignonieae (Bignoniaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171, 154–170.

Lomolino, M. V. (2004). Conservation Biogeography. In *Frontiers of Biogeography: new directions* 1065. In: M. V. Lomolino & L. R. Heaney (Eds), *The geography of nature* (pp. 293–96). Sunderland, 1066 Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.

Maitner, B. (2022). BIEN: Tools for Accessing the Botanical Information and Ecology Network Database. R package version 1.2.5.

Maldonado, C., Molina, C. I., Zizka, A., Persson, C., Taylor, C. M., Albán, J., & Antonelli, A. (2015). Estimating species diversity and distribution in the era of Big Data: To what extent can we trust public databases? *Global Ecology and Biogeography*, 24(8), 973–984.

Marini, M. Â., & Garcia, F. I. (2005). Birds conservation in Brazil. *Conservation Biology*, 19 (3), 665–671.

Matzke, N. J. (2013). Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. *Frontiers of Biogeography*, 5(4). <http://dx.doi.org/10.21425/F5FBG19694> Retrieved from <https://escholarship.org/uc/item/44j7n141>

Medeiros, H., Forzza, R.C. & Acevedo-Rodríguez, P. (2016). Wild relatives of Guaraná (*Paullinia cupana*, Sapindaceae) in Southwestern Brazilian Amazon. *Systematic Botany*, 41(1), 202–228.

Metcalfe, S. E. (2006). Late Quaternary environments of the northern deserts and Central Transvolcanic Belt of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93, 258–273.

Metcalfe, S. E., O’Hara, S. L., Caballero, M., & Davies, S. J. (2000). Records of Late Pleistocene–Holocene climatic change in Mexico – a review. *Quaternary Science Reviews*, 19, 699–721.

Meyer, C., Kreft, H., Guralnick, R., & Jetz, W. (2015). Global priorities for an effective information basis of biodiversity distributions. *Nature Communications*, 6, e8221.

Meyer, L., Diniz-Filho, J. A., & Lohmann, L. G. (2018). A comparison of hull methods for estimating species ranges and richness maps. *Plant Ecology and Diversity*, 10, 389–401.

Meyer, L., Diniz-Filho, J. A. F., Lohmann, L. G., Hortal, J., Barreto, E., Rangel, T., & Kissling, W. D. (2020) Canopy height explains species richness in the largest clade of Neotropical lianas. *Global Ecology and Biogeography*, 29, 26–37.

Meyer, L., Kissling, W. D., Lohmann, L. G., Hortal, J., & Diniz-Filho, J. A. F. (2020). Deconstructing species richness–environment relationships in Neotropical lianas. *Journal of Biogeography*, 47(10), 2168–2180.

Mogni, V. Y., Oakley, L. J., & Prado, D. E. (2015). The distribution of woody legumes in the Neotropical Dry Forests: the Pleistocene Arc Theory 20 years on. *Edinburgh Journal of Botany*, 72(1), 35–60.

Mori, S. A., & Brown, J. L. (1994). Report on wind dispersal in a lowland moist forest in Central French Guiana. *Brittonia*, 46, 105–125.

Morrone, J. J. (2006). Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistics analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51, 467–494.

Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalization of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782, 1–110.

Morrone, J. J., Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Carmona, A., Arana, M., & Mercado-Gómez, J. D. (2022). Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 94(1), e20211167.

Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.

Naka, L. N. (2011). Avian distribution patterns in the Guiana Shield: implications for the delimitation of Amazonian areas of endemism. *Journal of Biogeography*, 38(4), 681–696.

Narváz-Gómez, J. P., Szumik, C. A., Goloboff, P. A., & Lohmann, L. G. (2022). Unravelling distribution patterns of Neotropical lianas: an analysis of endemism of tribe Bignonieae (Bignoniaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 199(1), 470–495.

Nelson, B. W., Ferreira, C. A. C., da Silva, M. F., & Kawasaki, M. L. (1990). Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature*, 345, 714–716.

Oliveira, U., Paglia, A. P., Brescovit, A. D., Carvalho, C. J. B., Silva, D. P., ... Santos, A. J. (2016). The strong influence of collection bias on biodiversity knowledge shortfalls of Brazilian terrestrial biodiversity. *Diversity and Distributions* 22, 1232–1244.

Oliveira, B. H. (2022). Influência de fatores biogeográficos e variáveis bioclimáticas na composição, diversidade e estrutura filogenética em brejos de altitude. 30f. Dissertação (Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação - PPGEC) - Universidade Estadual da Paraíba, Campina Grande.

Ortiz, O. O., Flores, R., McPherson, G., Carrión, J. F., Campos-Pineda, E., & Baldini, R. M. (2019). Additions to the flora of Panama, with comments on plant collections and information gaps. *Check List*, 15(4), 601–627.

Palma-Silva, C., Turchetto-Zolet, A. C., Fay, M. F., & Vasconcelos, T. (2022). Drivers of exceptional Neotropical biodiversity: an updated view. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 199(1), 1-7.

Pebesma, E. J. (2004). Multivariable geostatistics in S: the gstat package. *Computers & Geosciences*, 30, 683-691.

Pennington, R. T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. T. (2009). Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 40, 437–57.

Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2022). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-155, <URL:<https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.

Prance, G.T., 1982. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. In: G. T. Prance (Ed.), *Biological Diversification in the Tropics* (pp. 137–158). New York. Columbia University Press.

QGIS Development Team. (2018). QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://qgis.org>

Quijano-Abril, M. A., Callejas-Posada, R. & Miranda-Esquivel, D. R. (2006). Areas of endemismo and distribution patterns for Neotropical *Piper* species (Piperaceae). *Journal of Biogeography*, 33(7), 1266–1278.

Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.

Quintero, I., & Jetz, W. (2018). Global elevational diversity and diversification of birds. *Nature*, 555(7695), 246–250.

R Core Team (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rabosky, A. R. D., Cox, C. L., Rabosky, D. L., Title, P. O., Holmes, I. A., Feldman, A., & McGuire, J. A. (2016). Coral snakes predict the evolution of mimicry across New World snakes. *Nature Communications* 7(1), 1-9.

Rangel, T. F., Edwards, N. R., Holden, P. B., Diniz-Filho, J. A. F., Gosling, W. D., Coelho, M. T. P., & Colwell, R. K. (2018). Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. *Science*, 361(6399), eaar5452.

Ree, R. H., Moore, B. R. Webb, C. O., & Donoghue, M. J. (2005). A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution*, 59(11), 2299–2311.

Richardson, J. E., Pennington, R. T., Pennington, T. D., & Hollingsworth, P. M. (2001). Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science*, 293, 2242–2245.

Rull, V. 2011. Origins of biodiversity. *Science*, 331, 398–399.

Sanchez, A. C., Osborne, P. E., & Haq, N. (2011). Climate change and the African baobab (*Adansonia digitata* L.): the need for better conservation strategies. *African Journal of Ecology*, 49(2), 234–245.

Santos, A. M. M., Cavalcanti, D. R., Da Silva, J. M. C., & Tabarelli, M. (2007). Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*, 34, 437–446.



Sargent, R. D. (2004). Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 271(1539), 603-608.

Schulman, L., Toivonen, T., & Ruokolainen, K. (2007). Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation. *Journal of Biogeography*, 34, 1388–1399.

Schnitzer, S. A., Mangan, S. A., Dalling, J. W., Baldeck, C., Hubbell, S. P., Ledo, A., Muller-Landau, H., Tobin, M., Aguilar, S., Brassfield, D., Hernandez, A., Lao, S., Perez, R., Valdez, O., & Yorke, S. R. (2012). Liana abundance, diversity, and distribution on Barro Colorado Island, Panama. *PLoS One*, 7(12), e52114.

Schultz, J. 2005. *The ecozones of the world: The ecological divisions of the geosphere*. Berlin: Springer.

Simard, M., Pinto, N., Fisher, J. B., & Baccini, A. (2011). Mapping forest canopy height globally with spaceborne lidar. *Journal of Geophysical Research*, 116, G04021.

Sigrist, M. S., & Carvalho, C. J. B. (2008). Detection of areas of endemism on two spatial scales using Parsimony Analysis of Endemicity (PAE): the Neotropical region and the Atlantic Forest. *Biota Neotropica*, 8(4), 33-42.

Sigrist, M. S., & Carvalho, C. J. B. (2009). Historical relationships among areas of endemism in the tropical South America using Brooks parsimony analysis (BPA). *Biota Neotropica* 9, 79–90.

Sobral, M., & Stehmann, J. R. (2009). An analysis of new angiosperm species discoveries in Brazil. *Taxon*, 58, 227–232.

Somner, G. V. (2001). *Paullinia* L. (Sapindaceae): Morfologia, Taxonomia e Revisão de *Paullinia* sect. *Phygoptilon*. Ph. D. Thesis. São Paulo: Universidade de São Paulo.

Somner, G. V., & Medeiros, H. (2020). *Paullinia* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://Floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB20914>.

Stanley, L., Murray, C. M., Murray, J. J., & Crother, B. I. (2021). Areas of endemism of Jamaica: inferences from Parsimony Analysis of Endemism based on amphibian and reptile distributions. *Biogeographia – The Journal of Integrative Biogeography*, 36, a006.

Szumik, C. A., Cuezco, F., Goloboff, P. A., & Chalup, A. E. (2002). An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*, 51, 806–816.

Szumik, C. A., & Goloboff, P. A. (2004). Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic Biology*, 53, 968–977.

Taylor, A., Zotz, G., Weigelt, P., Cai, L., Karger, D. N., König, C., & Kreft, H. (2021). Vascular epiphytes contribute disproportionately to global centres of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 31, 62–74.

ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomao, R. P., Guevara, J. E., ... Silman, M. R. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342(6156), 325–334.

Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Townsend Peterson, A., Phillips, O. L., & Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148.

Vale, M. M., & Jenkins, C. N. (2012) Across-taxa incongruence in patterns of collecting bias. *Journal of Biogeography*, 39, 1744–1748.

van der Heijden, G. M., & Phillips, O. L. (2009). Environmental effects on Neotropical liana species richness. *Journal of Biogeography*, 36, 1561–1572.

Vilela, B., & Villalobos, F. (2015). letsR: a new R package for data handling and analysis in macroecology. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(10), 1229-1234.

Zizka, A., Silvestro, D., Andermann, T., Azevedo, J., Duarte Ritter, C., Edler, D., ... Antonelli, A. (2019). Coordinate Cleaner: Standardized cleaning of occurrence records from biological collection databases. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(5), 744–751.

Zizka, A., Antunes Carvalho, F., Calvente, A., Rocio Baez-Lizarazo, M., Cabral, A., Coelho, J. F. R., Colli-Silva, M., Fantinati, M. R., Fernandes, M. F., Ferreira-Araújo, T., Moreira, F. G. L., Santos, N. M. C., Santos, T. A. B., Dos Santos-Costa, R. C., Serrano, F. C., Alves da Silva, A. P., Soares, A. S., Souza, P. G. C., Tomaz, E. C., Vale, V. F., Vieira, T. L., & Antonelli A. (2020). No one-size-fits-all solution to clean GBIF. *PeerJ*, 8, e9916.

Zizka, A., Azevedo, J., Leme, E., Neves, B., Costa, A. F., Caceres, D., & Zizka, G. (2020). Biogeography and conservation status of the pineapple family (Bromeliaceae). *Diversity and Distributions*, 26, 183–195.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R (Vol. 574). New York: Springer.

Will, R. E., Wilson, S. M., Zou, C. B., & Hennessey, T. C. (2013). Increased vapor pressure deficit due to higher temperature leads to greater transpiration and faster mortality during drought for tree seedlings common to the forest–grassland ecotone. *New Phytologist*, 200, 366–374.

## Materiais suplementares

**Tabela S1:** AIC (Critério de Informação de Akaike) dos modelos de regressão linear por mínimos quadrados generalizados (GLS) considerando diferentes estruturas espaciais para lidar com autocorrelação espacial. A variável resposta dos modelos de regressão foi a riqueza de espécies da tribo ou de cada gênero, e as variáveis preditoras foram temperatura média anual, sazonalidade da temperatura, precipitação anual, sazonalidade da precipitação e altura de dossel. Valores em negrito representam os modelos com menor AIC.

<b>Estrutura espacial</b>	<b>Tribo Paullinieae</b>	<b><i>Cardios- permum</i></b>	<b><i>Paullinia</i></b>	<b><i>Serjania</i></b>	<b><i>Thinouia</i></b>	<b><i>Urvillea</i></b>
Sem estrutura espacial	4285.37	-715.19	4236.98	4755.52	38.62	3474.96
Exponencial	<b>2352.67</b>	<b>-2312.57</b>	3288.03	<b>2569.02</b>	-198.57	2316.37
Gaussiana	2539.17	-2130.63	3332.07	2821.25	-192.38	2359.34
Linear	2472.41	-2186.27	3522.39	2716.94	-146.67	2474.43
Razão quadrática	2437.81	-2241.75	<b>3285.98</b>	2662.91	<b>-208.09</b>	<b>2310.76</b>
Esférica	2383.57	-2276.60	3330.08	2609.48	-189.96	2352.53

**Tabela S2:** Lista de espécies da tribo Paullinieae e distribuição dos registros com coordenadas geográficas para os países da região Neotropical. Acrônimos para os países do continente Americano e Antilhas. AR: Argentina; BA: Bahamas; BE: Belize; BO: Bolívia; BR: Brasil; CO: Colômbia; CR: Costa Rica; CU: Cuba; CUR: Curaçao; EC: Equador; EL: El Salvador; GF: Guiana Francesa; GU: Guatemala; GY: Guiana; HA: Haiti; HO: Honduras; JA: Jamaica; IC: Ilha Cayman; IV: Ilhas Virgens; ME: México; NI: Nicarágua; PA: Panamá; PE: Peru; PR: Porto Rico; PY: Paraguai; RD: República Dominicana; SU: Suriname; US: Estados Unidos da América; UR: Uruguai; VE: Venezuela.

Gêneros	Espécies	Distribuição
<i>Cardiospermum</i>	<i>C. anomalum</i> Cambess.	BR
	<i>C. bahianum</i> Ferrucci & Urdampilleta	BR
	<i>C. corindum</i> L.	Neotropical e Paleotropical
	<i>C. grandiflorum</i> Sw.	Neotropical e Paleotropical
	<i>C. halicacabum</i> L.	Neotropical e Paleotropical
	<i>C. heringeri</i> Ferrucci	BR
	<i>C. integerrimum</i> Radlk.	BR
<i>Lophostigma</i>	<i>C. urvilleoides</i> (Radlk.) Ferrucci	BR
	<i>L. plumosum</i> Radlk.	BO, PE
<i>Paullinia</i>	<i>L. schunkei</i> (Acev.-Rodr.) Acev.-Rodr.	BO, EC, PE
	<i>P. acutangula</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	BO, BR, CO, EC, PE
	<i>P. alata</i> (Ruiz & Pav.) Don	BO, BR, CO, CR, EC, GF, GU, NI, PA, PE, SU, VE
	<i>P. allenii</i> Standl.	EC, PA
	<i>P. alsmithii</i> J.F. Macbr.	BO, BR, CO, EC, GF, PE, SU, VE
	<i>P. anisoptera</i> Turcz.	CO, VE
	<i>P. anodonta</i> Radlk.	BR, CO, EC, PE, SU
	<i>P. austin-smithii</i> Standl.	CR
	<i>P. baileyi</i> Standl.	CO, PA, PE
	<i>P. barbadensis</i> Jacq.	JA
	<i>P. bernhardii</i> Uittien	SU
	<i>P. bicorniculata</i> Somner	BR
	<i>P. bidentata</i> Radlk.	PE
	<i>P. bilobulata</i> Radlk.	BO, BR, CO, EC, PE
	<i>P. bipinnata</i> Poir.	BR
	<i>P. boliviana</i> Radlk.	BO, BR, EC, PE
	<i>P. bracteosa</i> Radlk.	BO, BR, CO, CR, EC, GY, NI, PA, PE, SU, VE
	<i>P. brenesii</i> Croat	CR, PA
	<i>P. brentberlinii</i> Croat	BO, CO, EC, PE
	<i>P. bristanii</i> Croat	PA
	<i>P. buricana</i> Croat	EC, PA
	<i>P. caloptera</i> Radlk.	BO, BR, CO, CR, EC, GF, GU, HO, PE, SU, VE
	<i>P. capreolata</i> (Aubl.) Radlk.	BR, CO, CR, EC, GF, GY, PA, PE, SU, VE
<i>P. carpopoda</i> Cambess.	BR	

<i>P. cauliflora</i> Jacq.	CO, VE
<i>P. cearensis</i> Somner & Ferrucci	BR
<i>P. chocoensis</i> Cuatrec.	CO, PA
<i>P. cidii</i> Somner & Acev.-Rodr.	BR
<i>P. cirrhipes</i> Cuatrec.	CO
<i>P. clathrata</i> Radlk.	BO, BR, CO, CR, EC, GF, PA, PE, VE
<i>P. clavigera</i> Schldtl.	BE, BO, BR, CO, CR, EC, EL, GU, HO, ME, NI, PA, PE, SU, VE
<i>P. connaracea</i> Triana & Planch.	CO, EC, GF, PE
<i>P. coriacea</i> Casar.	BR
<i>P. correae</i> Croat.	CO, EL, PA
<i>P. costata</i> Schldtl. & Cham.	BE, CR, GU, HO, ME, NI, PA
<i>P. cristata</i> Radlk.	BR
<i>P. cuneata</i> Radlk.	BO, BR, EC, PE
<i>P. cupana</i> Kunth	BR, CO, GY
<i>P. cururu</i> L.	BA, BE, BR, CO, CR, EL, GU, HO, ME, NI, PA, VE
<i>P. curvicauspis</i> Radlk.	BR, CO, EC, PE
<i>P. dasygonia</i> Radlk.	BR, GF, GY, SU
<i>P. dasyphylla</i> Radlk.	BR
<i>P. dasystachya</i> Radlk.	BO, BR, CO, CR, EC, PE
<i>P. decorticans</i> Somner & Acev.-Rodr.	EC, PE
<i>P. degranvillei</i> Acev.-Rodr.	GF
<i>P. densiflora</i> Sm.	CO, VE
<i>P. echinata</i> Huber	BR, PE, VE
<i>P. elegans</i> Cambess.	AR, BO, BR, CO, EC, PE, PY
<i>P. elliptica</i> Cuatrec.	CR
<i>P. elongata</i> Radlk.	BO, EC, PE
<i>P. enneaphylla</i> G.Don	PE
<i>P. eriocarpa</i> Triana & Planch.	BR, CO, EC, PE
<i>P. exalata</i> Radlk.	BO, BR, CO, EC, PE
<i>P. faginea</i> (Triana & Planch.) Radlk.	BO, BR, CO, CR, EC, PA, PE, VE
<i>P. ferruginea</i> Casar.	BR
<i>P. fibulata</i> Rich.	BR, GF, GY, SU, VE
<i>P. fimbriata</i> Radlk.	BR, CO, EC, VE
<i>P. firma</i> Radlk.	BR
<i>P. fissistipula</i> J.F.Macbr.	CO, EC, PE
<i>P. fistulosa</i> Radlk.	EC, PE
<i>P. fournieri</i> J.F.Morales	CR
<i>P. fraxinifolia</i> Triana & Planch.	CO, CR, EC, PA
<i>P. fruticosa</i> Somner & Acev.-Rodr.	PE
<i>P. funicularis</i> Radlk.	CO, EC, PA
<i>P. fuscescens</i> Kunth.	BE, CO, CR, CU, EC, EL, GU, HO, ME, NI, PA, PE, SU, VE
<i>P. fusiformis</i> Radlk.	BR
<i>P. gigantea</i> Poepp.	BR, EC, PE
<i>P. globosa</i> Killip & Cuatrec.	BR, CO, EC, PE
<i>P. glomerulosa</i> Radlk.	BE, CO, EC, PA, PE, VE
<i>P. granatensis</i> (Planch. & Linden) Radlk.	BR, CO, CR, EC, NI, PA, PE, VE

<i>P. hemiptera</i> D.R. Simpson	BO, BR, CO, EC, PE
<i>P. hispida</i> Jacq.	CO, EC, PE, VE
<i>P. hondurensis</i> Acev.-Rodr. & Somner	GU, NI
<i>P. hymenobracteata</i> Radlk. ex Donn.Sm.	GU, NI
<i>P. hystrix</i> Radlk.	BO, BR, PE
<i>P. imberbis</i> Radlk.	BO, BR, CO, EC, GF, PA, PE, SU, VE
<i>P. ingifolia</i> Rich. ex. Juss.	BO, BR, CO, CR, EC, GF, GY, NI, PA, PE, SU, VE
<i>P. integra</i> Cuatrec.	CO
<i>P. interrupta</i> Benth.	BR, EC
<i>P. isoptera</i> Radlk.	BR, CO, GY
<i>P. itayensis</i> J.F. Macbr.	BR, CO, CR, EC, PE
<i>P. jamaicensis</i> Macfad.	BE, CR, GU, HO, JA, ME, NI
<i>P. josecuatrii</i> J.F. Macbr.	BO, BR, PE
<i>P. kallunkii</i> Croat	PA
<i>P. killipii</i> J.F. Macbr.	BR, PE
<i>P. laeta</i> Radlk.	BO, BR, EC, PE
<i>P. largifolia</i> Radlk.	BO, BR, EC, PA, PE, VE
<i>P. latifolia</i> Benth. ex. Radlk.	BR, GF, GY, PE, SU
<i>P. leiocarpa</i> Griseb.	BO, BR, CO, GY, VE
<i>P. linearis</i> Radlk.	PE
<i>P. lingulata</i> Acev.-Rodr.	GF
<i>P. livescens</i> Radlk.	BR, SU, VE
<i>P. macrophylla</i> Kunth.	CO
<i>P. mallophylla</i> Radlk.	CO, CR, PA
<i>P. manarae</i> Steyerm.	CO, EC, VE
<i>P. marginata</i> Casar.	BR
<i>P. mariae</i> J.F. Macbr.	BO, CO, EC, PE
<i>P. martinellii</i> Acev.-Rodr. & Somner	BR
<i>P. martinensis</i> Cuatrec.	PE
<i>P. mazanensis</i> J.F. Macbr.	CO, EC, PE
<i>P. medullosa</i> Radlk.	BR
<i>P. meliifolia</i> Juss.	AR, BR, PY
<i>P. micrantha</i> Cambess.	BR
<i>P. microneura</i> Cuatrec.	BR, CO, EC, PE
<i>P. morii</i> Croat	BR, PA, PE
<i>P. navicularis</i> Radlk.	EC
<i>P. nitida</i> Steud.	CO
<i>P. nobilis</i> Radlk.	BO, BR, CO, EC, PE, VE
<i>P. obovata</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	BO, BR, CO, CR, EC, PA, PE
<i>P. olivacea</i> Radlk.	BO, BR, CR, EC, PA, PE
<i>P. panamensis</i> Croat	CO, PA
<i>P. parvibractea</i> Radlk.	BR, CO, PE
<i>P. paullinioides</i> (Spruce ex. Radlk.) Radlk.	BR, CO, CR, EC, NI, PA, PE, VE
<i>P. pinnata</i> L.	Neotropical, África e Madagascar
<i>P. plagioptera</i> Radlk.	GF, GY, SU
<i>P. platymisca</i> Radlk.	BO, BR, PE
<i>P. plumieri</i> Triana & Planch.	GD, IV, VE
<i>P. prevostiana</i> Acev.-Rodr.	GF

<i>P. pseudota</i> Radlk.	BR
<i>P. pterocarpa</i> Triana & Planch.	CO, CR, EC, NI, PA, PE, VE
<i>P. pterophylla</i> Triana & Planch.	CO, CR, NI, PE
<i>P. quitensis</i> Radlk.	BO, BR, EC, PE
<i>P. reticulata</i> Radlk.	BR, CO, CR, EC, PE
<i>P. revoluta</i> Radlk.	BR
<i>P. rhomboidea</i> Radlk.	BR
<i>P. rubiginosa</i> Cambess.	BR, CO, CR, EC, GF, GY, PE, VE
<i>P. rufescens</i> Rich. ex Juss.	BR, CO, EC, GF, GY, IV, ME, SU, VE
<i>P. rugosa</i> Benth. ex Radlk.	BO, BR, CO, CR, EC, GF, GY, PA, PE, SU, VE
<i>P. scaberula</i> R.E.Schult.	BR
<i>P. selenoptera</i> Radlk.	BO, BR, CO, PE
<i>P. seminuda</i> Radlk.	BR
<i>P. serjaniifolia</i> Triana & Planch.	CO, CR, EC, NI, PA, PE
<i>P. setosa</i> Radlk.	BO, BR, PE
<i>P. simulans</i> J.F.Macbr.	BO, BR, CO, EC, PA, PE
<i>P. sphaerocarpa</i> Rich. ex. Juss.	BO, BR, CO, EC, GF, PA, PE, SU
<i>P. spicata</i> Benth.	BO, BR, CO, EC, GF, PE, SU, VE
<i>P. spicithyrsa</i> Cuatrec.	CO
<i>P. splendida</i> R.E.Schult.	CO
<i>P. sprucei</i> J.F.Macbr.	BO, BR, CO, EC, PE
<i>P. stellata</i> Radlk.	BO, BR, CO, GF, PE, SU
<i>P. stenopetala</i> Sagot	BR, CO, GY, SU
<i>P. sternii</i> Croat	PA
<i>P. stipitata</i> Cuatrec.	CO, EC, PA
<i>P. stipularis</i> Radlk.	BR, CO, PA, PE, VE
<i>P. subauriculata</i> Radlk.	CO, EC
<i>P. subnuda</i> Radlk.	BO, CO, PE
<i>P. talamancensis</i> J.F.Morales	CR
<i>P. tarapotensis</i> Radlk.	BO, EC, PE
<i>P. tenera</i> Poepp.	PE
<i>P. tenuifolia</i> Standl.	BR, CO, CR, EC, PA, PE
<i>P. ternata</i> Radlk.	BR
<i>P. tetragona</i> Aubl.	CO, CR, EC, PE, VE
<i>P. tomentosa</i> Jacq.	BE, GU, HO, ME
<i>P. tricornis</i> Radlk.	BR, GF, GY, PE, SU
<i>P. trigonia</i> Vell.	BR
<i>P. trilatera</i> Radlk.	CO, EC, PE, SU
<i>P. triptera</i> Triana & Planch.	CO, EC, PE, SU
<i>P. tumbesensis</i> D.R.Simpson	EC, PE
<i>P. turbacensis</i> Kunth.	CO, CR, EC, GU, HO, ME, NI, PA, PE
<i>P. uchocacha</i> J.F. Macbr.	CO, PE
<i>P. uloptera</i> Radlk.	BR
<i>P. unifoliolata</i> Perdiz & Ferrucci	BR
<i>P. venezuelana</i> Radlk.	VE
<i>P. venosa</i> Radlk.	BR, GF, SU
<i>P. verrucosa</i> Radlk.	BR, GY, SU
<i>P. vespertilio</i> Sw.	DO, GF, GD
<i>P. weinmannifolia</i> Mart.	BR



	<i>P. wurdackii</i> Acev.-Rodr. & Somner	EC, PE
	<i>P. yoco</i> R.E.Schult. & Killip	CO, EC, PE
	<i>S. acoma</i> Radlk.	BO, BR, PY
	<i>S. acupunctata</i> Radlk.	HÁ
	<i>S. acuta</i> Triana & Planch.	BE, CR, GU, HO, ME, NI, PA
	<i>S. acutidentata</i> Radlk.	BR
	<i>S. adenophylla</i> Ferrucci	BO, BR
	<i>S. adiantoides</i> Radlk.	BE, GU, HO, ME
	<i>S. adusta</i> Radlk.	BR, CO, VE
	<i>S. altissima</i> (Poepp.) Radlk.	BO, BR, PE
	<i>S. aluligera</i> Radlk.	EC, PE
	<i>S. ampelopsis</i> Planch. & Linden	BO, CO, EC, PE
	<i>S. amplifolia</i> Radlk.	CO
	<i>S. atrolineata</i> C.Wright	BE, BO, CO, CR, CU, EL, GU, HO, ME, NI, PA, PE, VE
	<i>S. bahiana</i> Ferrucci	BR
	<i>S. biternata</i> (Weath.) Acev.-Rodr.	ME
	<i>S. brachycarpa</i> A.Gray ex Radlk.	ME, US
	<i>S. brachylopha</i> Radlk.	BE, ME
	<i>S. brachyptera</i> Radlk.	PE
	<i>S. brachystachya</i> Radlk.	ME
	<i>S. bradeana</i> Somner	BR
	<i>S. brevipes</i> Benth.	EC, PE
	<i>S. brevipetiolata</i> Ferrucci & Somner	BR
	<i>S. calligera</i> Radlk.	EC, PE
<i>Serjania</i>	<i>S. cambessedesiana</i> Schltld. & Cham.	BE, GU, HO, ME
	<i>S. caracasana</i> (Jacq.) Wild.	AR, BE, BO, BR, CO, CR, EC, EL, GF, GU, GY, HO, ME, NI, PA, PE, PY, VE
	<i>S. carautae</i> Somner	BR
	<i>S. cardiospermoides</i> Schltld. & Cham.	BE, CR, EL, GU, HO, ME, NI
	<i>S. chacoensis</i> Ferrucci & Acev.-Rodr.	BO, BR
	<i>S. chaetocarpa</i> Radlk.	BO, BR
	<i>S. chartacea</i> Radlk.	BO, BR
	<i>S. circumvallata</i> Radlk.	BO, BR, CO, CR, EC, NI, PA, PE
	<i>S. cissoides</i> Radlk.	BR, PY
	<i>S. clematidifolia</i> Triana & Planch.	BR
	<i>S. columbiana</i> Radlk.	CO
	<i>S. comata</i> Radlk.	BO, BR, PY
	<i>S. communis</i> Cambess.	BO, BR, PY
	<i>S. confertiflora</i> Radlk.	AR, BO, BR, PY
	<i>S. coradinii</i> Ferrucci & Somner	BR
	<i>S. cornigera</i> Turcz.	CR, NI, PA
	<i>S. corrugata</i> Radlk.	BR
	<i>S. crassifolia</i> Radlk.	BO, BR, PE
	<i>S. crassinervis</i> Radlk.	CU, RD
	<i>S. cristobaliae</i> (Ferrucci & Urdampilleta) Ferrucci & Steinmann	BR
	<i>S. crucensis</i> Ferrucci & V.W.Steinm.	ME
	<i>S. cuneolata</i> Radlk.	HÁ

<i>S. curassavica</i> (L.) Radlk.	CO, CUR
<i>S. cuspidata</i> Cambess.	BR
<i>S. cystocarpa</i> Radlk.	ME
<i>S. darcyi</i> Croat	PA
<i>S. dasyclados</i> Radlk.	CO, EC, PE, VE
<i>S. decemstriata</i> Radlk.	BR
<i>S. deflexa</i> Gardner	BR
<i>S. deltoidea</i> Radlk.	BO, CO, EC, PE
<i>S. dentata</i> (Vell.) Radlk.	BR
<i>S. dibotrya</i> Poepp.	BO, BR, PE
<i>S. didymadenia</i> Radlk.	BO, EC, PE
<i>S. diffusa</i> Radlk.	BO, CO, PE
<i>S. dissecta</i> (S.Watson) Ferrucci & V.W.Steinm.	ME, US
<i>S. divaricocca</i> Somner & Acev.-Rodr.	BR
<i>S. diversifolia</i> (Jacq.) Radlk.	BH, CU, HA, JA, PR, RD
<i>S. dunicola</i> Radlk.	BO
<i>S. dura</i> Radlk.	BR
<i>S. elegans</i> Cambess.	BR
<i>S. elongata</i> J.F.Macbr.	BO, BR, PE
<i>S. emarginata</i> Kunth.	ME
<i>S. equestris</i> Macfad.	JA
<i>S. erecta</i> Radlk.	AR, BO, BR, PY
<i>S. eriocarpa</i> Radlk.	BO, BR, PY
<i>S. erythrocaulis</i> Acev.-Rodr. & Somner	BR
<i>S. espiritosantensis</i> Somner	BR
<i>S. eucardia</i> Radlk.	BR
<i>S. faveolata</i> Radlk.	BR
<i>S. filicifolia</i> Radlk.	HA, RD
<i>S. flaviflora</i> Radlk.	ME
<i>S. fluminensis</i> Acev.-Rodr.	BR
<i>S. foveata</i> Griseb.	AR, BO, PE
<i>S. frutescens</i> V.W.Steinm. & Ferrucci	ME
<i>S. fusca</i> Radlk.	BR
<i>S. fuscifolia</i> Radlk.	AR, BO, BR, PE, PY
<i>S. fuscopunctata</i> Radlk.	ME
<i>S. glabrata</i> Kunth.	AR, BO, BR, CO, EC, PE, PY
<i>S. glandulosa</i> Ferrucci & Somner	BR
<i>S. glutinosa</i> Radlk.	AR, BO, BR, PA, PE
<i>S. goniocarpa</i> Radlk.	BE, GU, ME
<i>S. gracilis</i> Radlk.	BR
<i>S. grammatophora</i> Radlk.	BR
<i>S. grandiceps</i> Radlk.	BO, BR, PE
<i>S. grandidens</i> Radlk.	CO, VE
<i>S. grandifolia</i> Sagot ex Radlk.	BR, CO, EC, GF, GY, PE, SU
<i>S. grandis</i> Seem.	CO, CR, HO, PA, PE
<i>S. grosii</i> Schltldl.	BE, GU, HO, ME, NI, PA
<i>S. guerrerensis</i> (Cruz Durán & K.Vega) Acev.-Rodr.	ME
<i>S. hatschbachii</i> Ferrucci	BR

<i>S. hebecarpa</i> Benth.	AR, BO, BR, PY
<i>S. herteri</i> Ferrucci	AR, BR
<i>S. heterocarpa</i> Standl.	ME
<i>S. hispida</i> Standl.	GU, ME
<i>S. ichthyoctona</i> Radlk.	BR
<i>S. incana</i> Radlk.	AR, BR, PY
<i>S. incisa</i> Torr.	ME
<i>S. inebrians</i> Radlk.	CR
<i>S. inflata</i> Poepp.	BO, PE
<i>S. inscripta</i> Radlk.	BO, BR, CO, EC, PE
<i>S. insignis</i> Radlk.	CO, ME, PA
<i>S. itatiaiensis</i> Somner	BR
<i>S. lachnocarpa</i> (Benth. ex Radlk.) Acev.-Rodr.	EC
<i>S. laevigata</i> Radlk.	JA
<i>S. lamelligera</i> Radlk.	BR
<i>S. lamprophylla</i> Radlk.	BR
<i>S. lancistipula</i> Acev.-Rodr.	BR
<i>S. laruooteana</i> Cambess.	AR, BO, BR, PY
<i>S. lateritia</i> Radlk.	GU
<i>S. laxiflora</i> Radlk.	BR
<i>S. leptocarpa</i> Radlk.	BO, BR, CO, EC, PE
<i>S. lethalis</i> A.St.-Hil.	BO, BR, PE
<i>S. leucosepala</i> Radlk.	BO, PE
<i>S. littoralis</i> Somner & Ferrucci	BR
<i>S. lobulata</i> Standl. & Steyerm.	CR, GU, HO, ME, NI
<i>S. lucianoii</i> Ferrucci & Coulleri	BR
<i>S. lucida</i> Schumach.	PR, IV
<i>S. lundellii</i> Croat	BE, GU, ME
<i>S. macrocarpa</i> Standl. & Steyerm.	BE, CR, GU, HO, ME, NI
<i>S. macrococca</i> Radlk.	ME
<i>S. macrolopha</i> (Radlk.) Acev.-Rodr. & Ferrucci	VE
<i>S. macrostachya</i> Radlk.	BR
<i>S. magnistipulata</i> Acev.-Rodr.	BR
<i>S. mansiana</i> Mart.	BO, BR
<i>S. marginata</i> Casar.	AR, BO, BR, PY
<i>S. matogrossensis</i> Ferrucci & Acev.-Rodr.	BR
<i>S. membranacea</i> Splitg.	BR, CO, CR, EC, GF, GY, PA, Pe, SU, VE
<i>S. meridionalis</i> Cambess.	AR, BO, BR, PE, PY, UR
<i>S. mexicana</i> (L.) Willd.	BE, CO, CR, GU, HO, ME, NI, PA, VE
<i>S. minutiflora</i> Radlk.	BO, BR
<i>S. mollis</i> Kunth.	EC, PE
<i>S. monogyna</i> (Hoffmanns. ex Schltdl.) Ferrucci	BO, BR, PY
<i>S. morii</i> Acev.-Rodr.	BR
<i>S. mucronulata</i> Radlk.	BO, EC, PE
<i>S. multiflora</i> Cambess.	BO, BR
<i>S. neei</i> Acev.-Rodr.	BO, BR, PY
<i>S. nigricans</i> Radlk.	BR
<i>S. noxia</i> Cambess.	BO, BR, PE
<i>S. nutans</i> Poepp.	BO, BR, EC, PE

<i>S. oaxacana</i> Standl.	ME
<i>S. obtusidentata</i> Radlk.	BO, BR, PE
<i>S. orbicularis</i> Radlk.	BO, BR, PY
<i>S. ovalifolia</i> Radlk.	BO, BR
<i>S. oxyphylla</i> Kunth.	EC, PE
<i>S. oxytoma</i> Radlk.	BR
<i>S. pacifica</i> Standl.	ME
<i>S. paleata</i> Radlk.	BR
<i>S. palmeri</i> S.Watson	ME
<i>S. paludosa</i> Cambess.	BO, BR, PY
<i>S. paniculata</i> Kunth.	BE, BR, CO, CR, CU, EL, GU, GY, HO, ME, NI, PA, PE, VE
<i>S. pannifolia</i> Radlk.	BO, PE
<i>S. paradoxa</i> Radlk.	BR
<i>S. paranensis</i> Ferrucci & Acev.-Rodr.	BR
<i>S. parvifolia</i> Kunth	BO, EC, PE
<i>S. paucidentata</i> DC.	BE, BO, BR, CO, CR, GF, GU, GY, ME, NI, PA, PE, SU, VE
<i>S. pedicellaris</i> Radlk.	GF, SU
<i>S. pernambucensis</i> Radlk.	BR
<i>S. perulacea</i> Radlk.	AR, BO, BR, PY
<i>S. peruviana</i> Radlk.	PE
<i>S. phaseoloides</i> Standl. & Steyerm.	GU, ME
<i>S. pinnatifolia</i> Radlk.	BR
<i>S. piscatoria</i> Radlk.	BR
<i>S. platycarpa</i> Benth.	BO, BR
<i>S. plicata</i> Radlk.	ME
<i>S. pluvialiflorens</i> Croat	CR, PA
<i>S. polyphylla</i> (L.) Radlk.	HA, JA, PR, RD
<i>S. psilophylla</i> Radlk.	GU, ME
<i>S. pterarthra</i> Standl.	BE, ME
<i>S. punctata</i> Radlk.	GU, HO, ME
<i>S. punctulata</i> Radlk.	BR
<i>S. purpurascens</i> Radlk.	BR
<i>S. pygmaea</i> (Radlk.) Ferrucci & Medina	ME
<i>S. pyramidata</i> Radlk.	BO, BR, CO, CR, EC, GF, GY, NI, PA, PE, SU, VE
<i>S. racemosa</i> Schumach.	CR, EL, GU, HO, ME, NI
<i>S. rachipectera</i> Radlk.	EL, GU, HO, ME, NI
<i>S. regnellii</i> Schltld.	BR
<i>S. reticulata</i> Radlk.	BO, BR, PY
<i>S. rhombea</i> Radlk.	CO, CR, CU, EC, HO, ME, NI, PA, PE, VE
<i>S. rhytidococca</i> Acev.-Rodr.	ME
<i>S. rigida</i> Radlk.	BO
<i>S. rosalingae</i> Ferrucci & V.W.Steinm.	ME
<i>S. rubicaulis</i> Radlk.	BO, BR, CO, EC, PE
<i>S. rufa</i> Radlk.	EC, PE
<i>S. rufisepala</i> Radlk.	CR, ME
<i>S. rutifolia</i> Radlk.	ME

<i>S. salzmanniana</i> Schldtl.	BR
<i>S. schiedeana</i> Schldtl.	CR, EL, GU, HO, ME, NI
<i>S. scopulifera</i> Radlk.	BR
<i>S. seriana</i> (L.) Druce	HA, JA, RD
<i>S. serrata</i> Radlk.	BR
<i>S. setigera</i> Radlk.	HA, JA, RD
<i>S. sinuata</i> Schumach.	HA, RD
<i>S. sonorensis</i> (S.Watson) Ferrucci & V.W.Steinm.	ME
<i>S. souzana</i> Ferrucci & Acev.-Rodr.	BO, BR
<i>S. sphaerococca</i> Radlk.	BO, BR, PE
<i>S. spinosa</i> (Radlk.) Ferrucci & V.W.Steinm.	ME
<i>S. squarrosa</i> Radlk.	PE
<i>S. striata</i> Radlk.	PE
<i>S. striolata</i> Radlk.	PE
<i>S. subdentata</i> Juss. ex Poir.	BA, CU, JA, RD
<i>S. subimpunctata</i> Radlk.	BR
<i>S. suborbicularis</i> Radlk.	BR
<i>S. subrotundifolia</i> Radlk.	BO, BR, PE
<i>S. subtriplinervis</i> Radlk.	ME
<i>S. sufferruginea</i> Radlk.	BO, EC, PE
<i>S. tailloniana</i> Standl. & L.O.Williams	NI
<i>S. tenuifolia</i> Radlk.	BO, BR, CO, EC, PE
<i>S. tenuis</i> Radlk.	BR
<i>S. thoracoides</i> Radlk.	BR
<i>S. tortuosa</i> (Benth.) Ferrucci & V.W. Steinm.	ME
<i>S. trachygona</i> Radlk.	CO, EL, PA, PE
<i>S. trichomisca</i> Radlk.	BR
<i>S. trifoliolata</i> Radlk.	EL, HO, ME, PA
<i>S. tripleuria</i> Ferrucci	BO, BR, PY
<i>S. triquetra</i> Radlk.	CR, EL, GU, HO, ME NI
<i>S. tirostris</i> Radlk.	BO, BR, CO, PE
<i>S. tristis</i> Radlk.	BR, PY
<i>S. truncata</i> Radlk.	BR
<i>S. unguiculata</i> Radlk.	ME
<i>S. unidentata</i> Acev.-Rodr.	BR
<i>S. valerioi</i> Standl.	CR, NI
<i>S. velutina</i> Cambess.	BR
<i>S. yucatanensis</i> Standl.	BE, GU, ME
<i>T. cazumbensis</i> H.Medeiros	BR
<i>T. compressa</i> Radlk.	BO, BR, PY
<i>T. mucronata</i> Radlk.	AR, BO, BR, PY
<i>T. myriantha</i> Triana & Planch.	BO, BR, CO, CR, EC, GF, GY, PA, PE, SU, VE
<i>T. obliqua</i> Radlk.	BO, BR, CO, EC, PE
<i>Thinouia</i> <i>T. paraguayensis</i> (Britton) Radlk.	BO, BR, PY
<i>T. restingae</i> Ferrucci & Somner	BR
<i>T. scandens</i> (Cambess.) Triana & Planch.	BR
<i>T. ternata</i> Radlk.	BR
<i>T. tomocarpa</i> Standl.	BE, EL, ME
<i>T. trifoliolata</i> (Radlk.) Acev.-Rodr. & Ferrucci	BR, CO, CR, EC, PE

	<i>T. ventricosa</i> Radlk.	AR, BR
	<i>U. andersonii</i> Ferrucci	BR
	<i>U. chacoensis</i> Hunz.	AR, BO, BR, PY
	<i>U. cuchujaquensis</i> (Ferrucci & Acev.-Rodr.) Acev.-Rodr. & Ferrucci	ME
	<i>U. dasycarpa</i> Radlk.	HO, ME, NI
	<i>U. filipes</i> Radlk.	BO, BR, PY
	<i>U. glabra</i> Cambess.	BR
	<i>U. intermedia</i> Radlk.	BR
	<i>U. laevis</i> Radlk.	AR, BO, BR, PY
	<i>U. oliveirae</i> (Ferrucci) Acev.-Rodr. & Ferrucci	BR
<i>Urvillea</i>	<i>U. paucidentata</i> Ferrucci	BR
	<i>U. peruviana</i> Ferrucci	PE
	<i>U. procumbens</i> (Radlk.) Acev.-Rodr. & Ferrucci	BR
	<i>U. pterocarpa</i> (Radlk.) Acev.-Rodr. & Ferrucci	AR, BO, BR, PY
	<i>U. rufescens</i> Cambess.	BR
	<i>U. stipitata</i> Radlk.	BR
	<i>U. stipularis</i> Ferrucci	BR
	<i>U. triphylla</i> (Vell.) Radlk.	BR
	<i>U. ulmacea</i> Kunth.	AR, BE, BO, BR, CO, CR, EC, EL, GF, GR, GU, GY, HO, ME, NI, PA, PE, PY, VE
	<i>U. uniloba</i> Radlk.	AR, BR, PY, UR
	<i>U. venezuelensis</i> Ferrucci	VE

**Tabela S3:** Resultado com o total de áreas de endemismo encontradas para a tribo Paullinieae, utilizando o programa NDM/VNDM.

Set_number	Size (number_of_grids)	score	NDM_SppCode	species	score
0	14	2.410714	314	<i>Paullinia kallunkii</i>	0.875000
0	14	2.410714	378	<i>Paullinia panamensis</i>	0.767857
0	14	2.410714	381	<i>Paullinia sternii</i>	0.767857
1	8	2.872755	314	<i>Paullinia kallunkii</i>	0.517857
1	8	2.872755	378	<i>Paullinia panamensis</i>	0.736842
1	8	2.872755	381	<i>Paullinia sternii</i>	0.805556
1	8	2.872755	420	<i>Paullinia bristanii</i>	0.812500
2	10	2.26159	315	<i>Serjania pedicellaris</i>	0.351064
2	10	2.26159	330	<i>Paullinia prevostiana</i>	0.460526
2	10	2.26159	361	<i>Paullinia lingulata</i>	0.750000
2	10	2.26159	421	<i>Serjania chartacea</i>	0.700000
3	13	2.027104	201	<i>Serjania seriana</i>	0.359155
3	13	2.027104	317	<i>Serjania filicifolia</i>	0.783333
3	13	2.027104	362	<i>Serjania sinuata</i>	0.884615
4	9	3.384921	338	<i>Serjania carautae</i>	0.357143
4	9	3.384921	401	<i>Serjania erythrocaulis</i>	0.722222
4	9	3.384921	408	<i>Serjania divaricocca</i>	0.750000
4	9	3.384921	412	<i>Serjania espiritasantensis</i>	0.777778
4	9	3.384921	428	<i>Serjania bradeana</i>	0.777778
5	10	3.02381	314	<i>Paullinia kallunkii</i>	0.770833
5	10	3.02381	378	<i>Paullinia panamensis</i>	0.875000
5	10	3.02381	381	<i>Paullinia sternii</i>	0.687500

5	10	3.02381 420	<i>Paullinia bristanii</i>	0.690476
6	19	2.390434 140	<i>Paullinia austin-smithii</i>	0.907895
6	19	2.390434 188	<i>Paullinia brenesii</i>	0.738636
6	19	2.390434 229	<i>Paullinia fournieri</i>	0.743902
7	6	3.136905 401	<i>Serjania erythrocaulis</i>	0.833333
7	6	3.136905 408	<i>Serjania divaricocca</i>	0.875000
7	6	3.136905 412	<i>Serjania espiritasantensis</i>	0.714286
7	6	3.136905 428	<i>Serjania bradeana</i>	0.714286
8	8	2.101471 363	<i>Serjania biternata</i>	0.875000
8	8	2.101471 385	<i>Serjania rhytidococca</i>	0.676471
8	8	2.101471 413	<i>Serjania guerrerensis</i>	0.550000
9	11	2.669787 140	<i>Paullinia austin-smithii</i>	0.372549
9	11	2.669787 188	<i>Paullinia brenesii</i>	0.427083
9	11	2.669787 226	<i>Paullinia talamancensis</i>	0.666667
9	11	2.669787 229	<i>Paullinia fournieri</i>	0.453488
9	11	2.669787 410	<i>Paullinia elliptica</i>	0.750000
10	7	2.580357 330	<i>Paullinia prevostiana</i>	0.312500
10	7	2.580357 361	<i>Paullinia lingulata</i>	0.857143
10	7	2.580357 402	<i>Paullinia degranvillei</i>	0.625000
10	7	2.580357 421	<i>Serjania chartacea</i>	0.785714
11	16	2.44632 140	<i>Paullinia austin-smithii</i>	0.682927
11	16	2.44632 188	<i>Paullinia brenesii</i>	0.857143
11	16	2.44632 229	<i>Paullinia fournieri</i>	0.906250
12	7	2.3249 140	<i>Paullinia austin-smithii</i>	0.254902
12	7	2.3249 188	<i>Paullinia brenesii</i>	0.297872



12	7	2.3249	226	<i>Paullinia talamancensis</i>	0.550000
12	7	2.3249	229	<i>Paullinia fournieri</i>	0.329268
12	7	2.3249	410	<i>Paullinia elliptica</i>	0.892857
13	19	2.180815	201	<i>Serjania seriana</i>	0.588710
13	19	2.180815	317	<i>Serjania filicifolia</i>	0.828947
13	19	2.180815	362	<i>Serjania sinuata</i>	0.763158
14	17	2.109634	243	<i>Serjania peruviana</i>	0.722222
14	17	2.109634	281	<i>Urvillea peruviana</i>	0.595745
14	17	2.109634	326	<i>Serjania aluligera</i>	0.791667
15	8	2.476974	323	<i>Serjania laevigata</i>	0.875000
15	8	2.476974	377	<i>Paullinia barbadensis</i>	0.789474
15	8	2.476974	404	<i>Serjania equestris</i>	0.812500
16	8	2.805497	315	<i>Serjania pedicellaris</i>	0.245098
16	8	2.805497	330	<i>Paullinia prevostiana</i>	0.321429
16	8	2.805497	361	<i>Paullinia lingulata</i>	0.812500
16	8	2.805497	402	<i>Paullinia degranvillei</i>	0.676471
16	8	2.805497	421	<i>Serjania chartacea</i>	0.750000
17	7	3.64771	338	<i>Serjania carautae</i>	0.239130
17	7	3.64771	401	<i>Serjania erythrocaulis</i>	0.625000
17	7	3.64771	408	<i>Serjania divaricocca</i>	0.656250
17	7	3.64771	412	<i>Serjania espiritasantensis</i>	0.857143
17	7	3.64771	424	<i>Serjania serrata</i>	0.413043
17	7	3.64771	428	<i>Serjania bradeana</i>	0.857143
18	20	2.33631	247	<i>Serjania brevipetiolata</i>	0.773810
18	20	2.33631	285	<i>Serjania bahiana</i>	0.750000

18	20	2.33631 333	<i>Cardiospermum bahianum</i>	0.812500
19	8	2.476103 372	<i>Serjania frutescens</i>	0.781250
19	8	2.476103 389	<i>Serjania crucensis</i>	0.882353
19	8	2.476103 419	<i>Serjania rosalingae</i>	0.812500
20	8	2.070417 302	<i>Serjania subimpunctata</i>	0.560000
20	8	2.070417 360	<i>Paullinia unifoliolata</i>	0.843750
20	8	2.070417 409	<i>Serjania morii</i>	0.666667
21	11	3.209091 314	<i>Paullinia kallunkii</i>	0.800000
21	11	3.209091 378	<i>Paullinia panamensis</i>	0.840909
21	11	3.209091 381	<i>Paullinia sternii</i>	0.840909
21	11	3.209091 420	<i>Paullinia bristanii</i>	0.727273
22	8	2.294118 363	<i>Serjania biternata</i>	0.794118
22	8	2.294118 385	<i>Serjania rhytidococca</i>	0.750000
22	8	2.294118 413	<i>Serjania guerrerensis</i>	0.750000
23	14	2.079808 140	<i>Paullinia austin-smithii</i>	0.435185
23	14	2.079808 188	<i>Paullinia brenesii</i>	0.471154
23	14	2.079808 226	<i>Paullinia talamancensis</i>	0.714286
23	14	2.079808 229	<i>Paullinia fournieri</i>	0.459184
24	12	2.643182 140	<i>Paullinia austin-smithii</i>	0.621622
24	12	2.643182 188	<i>Paullinia brenesii</i>	0.447917
24	12	2.643182 229	<i>Paullinia fournieri</i>	0.476744
24	12	2.643182 263	<i>Serjania valerioi</i>	0.430233
24	12	2.643182 407	<i>Serjania inebrians</i>	0.666667
25	16	2.140275 201	<i>Serjania seriana</i>	0.476923
25	16	2.140275 317	<i>Serjania filicifolia</i>	0.890625

25	16	2.140275 362	<i>Serjania sinuata</i>	0.772727
26	6	2.095238 246	<i>Serjania littoralis</i>	0.785714
26	6	2.095238 272	<i>Serjania fluminensis</i>	0.392857
26	6	2.095238 425	<i>Serjania truncata</i>	0.916667
27	6	2.081691 323	<i>Serjania laevigata</i>	0.785714
27	6	2.081691 377	<i>Paullinia barbadensis</i>	0.379310
27	6	2.081691 404	<i>Serjania equestris</i>	0.916667
28	6	3.518398 401	<i>Serjania erythrocaulis</i>	0.642857
28	6	3.518398 408	<i>Serjania divaricocca</i>	0.678571
28	6	3.518398 412	<i>Serjania espiritasantensis</i>	0.916667
28	6	3.518398 424	<i>Serjania serrata</i>	0.363636
28	6	3.518398 428	<i>Serjania bradeana</i>	0.916667
29	10	3.205357 314	<i>Paullinia kallunkii</i>	0.770833
29	10	3.205357 378	<i>Paullinia panamensis</i>	0.809524
29	10	3.205357 381	<i>Paullinia sternii</i>	0.875000
29	10	3.205357 420	<i>Paullinia bristanii</i>	0.750000
30	19	2.554878 140	<i>Paullinia austin-smithii</i>	0.804878
30	19	2.554878 188	<i>Paullinia brenesii</i>	0.907895
30	19	2.554878 229	<i>Paullinia fournieri</i>	0.842105
31	9	2.444444 372	<i>Serjania frutescens</i>	0.750000
31	9	2.444444 389	<i>Serjania crucensis</i>	0.916667
31	9	2.444444 419	<i>Serjania rosalingae</i>	0.777778
32	8	2.520833 246	<i>Serjania littoralis</i>	0.875000
32	8	2.520833 272	<i>Serjania fluminensis</i>	0.833333
32	8	2.520833 425	<i>Serjania truncata</i>	0.812500

33	6	2.119048 363	<i>Serjania biternata</i>	0.452381
33	6	2.119048 385	<i>Serjania rhytidococca</i>	0.833333
33	6	2.119048 413	<i>Serjania guerrerensis</i>	0.833333
34	6	2.315476 372	<i>Serjania frutescens</i>	0.875000
34	6	2.315476 389	<i>Serjania crucensis</i>	0.523810
34	6	2.315476 419	<i>Serjania rosalingae</i>	0.916667

---

**Tabela S4:** Resultado com o total de áreas de endemismo consenso encontradas para a tribo Paullinieae, utilizando o programa NDM/VNDM.

Conse nsus area	Geograp hical region	Area of endem ism	Indivi dual areas	Number _spp	NDM_Spp Code	Species	Spp_Min_ Score	Spp_Max_ Score	Inclu ded areas
0	Panama	PAN_1	5	4	314	<i>Paullinia kallunkii</i>	0.518	0.875	0, 1, 5, 21, 29
					378	<i>Paullinia panamensis</i>	0.737	0.875	
					381	<i>Paullinia sternii</i>	0.688	0.875	
					420	<i>Paullinia bristanii</i>	0.000	0.813	
1	Guiana Shield	GUI_1	3	5	315	<i>Serjania pedicellaris</i>	0.000	0.351	2, 10, 16
					330	<i>Paullinia prevostiana</i>	0.313	0.461	
					361	<i>Paullinia lingulata</i>	0.750	0.857	
					402	<i>Paullinia degranvillei</i>	0.000	0.676	
					421	<i>Serjania chartacea</i>	0.700	0.786	
2	Antilles	ANT_2	3	3	201	<i>Serjania seriana</i>	0.359	0.589	3, 13, 25
					317	<i>Serjania filicifolia</i>	0.783	0.891	
					362	<i>Serjania sinuata</i>	0.763	0.885	
3	Eastern South America, Atlantic Forest	ATL_2	4	6	338	<i>Serjania carautae</i>	0.000	0.357	4, 7, 17, 28
					401	<i>Serjania erythrocaulis</i>	0.625	0.833	

					408	<i>Serjania divaricocca</i>	0.656	0.875	
					412	<i>Serjania espiritosan- tensis</i>	0.714	0.917	
					424	<i>Serjania serrata</i>	0.000	0.413	
					428	<i>Serjania bradeana</i>	0.714	0.917	
					140	<i>Paullinia austin- smithii</i>	0.255	0.908	
					188	<i>Paullinia brenesii</i>	0.298	0.908	
4	Mesoamerica	MES_3	7	7	226	<i>Paullinia talamance- nsis</i>	0.000	0.714	6, 9, 11, 12, 23, 24, 30
					229	<i>Paullinia fournieri</i>	0.329	0.906	
					263	<i>Serjania valerioi</i>	0.000	0.430	
					407	<i>Serjania inebrians</i>	0.000	0.667	
					410	<i>Paullinia elliptica</i>	0.000	0.893	
					363	<i>Serjania biternata</i>	0.452	0.875	
5	Mesoamerica	MES_2	3	3	385	<i>Serjania rhytidococ- ca</i>	0.676	0.833	8, 22, 33
					413	<i>Serjania guerrerens- is</i>	0.550	0.833	
					243	<i>Serjania peruviana</i>	0.722	0.722	
6	Western South America	WSA_1	1	3	281	<i>Urvillea peruviana</i>	0.596	0.596	14
					326	<i>Serjania</i>	0.792	0.792	

					<i>aluligera</i>				
7	Antilles	ANT_1	2	3	323	<i>Serjania laevigata</i>	0.786	0.875	15, 27
					377	<i>Paullinia barbadensis</i>	0.379	0.789	
					404	<i>Serjania equestris</i>	0.813	0.917	
8	Dry and Open Diagonal	DOD_1	1	3	247	<i>Serjania brevipetiolata</i>	0.774	0.774	18
					285	<i>Serjania bahiana</i>	0.750	0.750	
					333	<i>Cardiospermum bahianum</i>	0.813	0.813	
9	Mesoamerica	MES_1	3	3	372	<i>Serjania frutescens</i>	0.750	0.875	19, 31, 34
					389	<i>Serjania crucensis</i>	0.524	0.917	
					419	<i>Serjania rosalingae</i>	0.778	0.917	
10	Eastern South America, Atlantic Forest	ATL_1	1	3	302	<i>Serjania subimpunctata</i>	0.560	0.560	20
					360	<i>Paullinia unifoliolata</i>	0.844	0.844	
					409	<i>Serjania morii</i>	0.667	0.667	
11	Eastern South America, Atlantic Forest	ATL_3	2	3	246	<i>Serjania littoralis</i>	0.786	0.875	26, 32

**Tabela S5:** Lista das espécies que contribuíram para a análise de endemidade, realizada com o programa NDM/VNDM. AoE: Área de endemismo.

species	Presence_in_AoE	AoE_present	Distribution range
<i>Cardiospermum bahianum</i>	1	18	Brasil: BA
<i>Paullinia austin-smithii</i>	7	6, 9, 11, 12, 23, 24, 30	Costa Rica
<i>Paullinia barbadensis</i>	2	15, 27	Jamaica
<i>Paullinia brenesii</i>	7	6, 9, 11, 12, 23, 24, 30	Costa Rica; Panamá
<i>Paullinia bristanii</i>	4	1, 5, 21, 29	Panamá
<i>Paullinia degranvillei</i>	2	10, 16	Guiana Francesa
<i>Paullinia elliptica</i>	2	9, 12	Costa Rica
<i>Paullinia fournieri</i>	7	6, 9, 11, 12, 23, 24, 30	Costa Rica
<i>Paullinia kallunkii</i>	5	0, 1, 5, 21, 29	Panamá
<i>Paullinia lingulata</i>	3	2, 10, 16	Guiana Francesa
<i>Paullinia panamensis</i>	5	0, 1, 5, 21, 29	Colômbia: Choco; Panamá
<i>Paullinia prevostiana</i>	3	2, 10, 16	Guiana Francesa
<i>Paullinia sternii</i>	5	0, 1, 5, 21, 29	Panamá
<i>Paullinia talamancensis</i>	3	9, 12, 23	Costa Rica
<i>Paullinia unifoliolata</i>	1	20	Brasil: BA
<i>Serjania aluligera</i>	1	14	Equador; Peru
<i>Serjania bahiana</i>	1	18	Brasil: BA
<i>Serjania biternata</i>	3	8, 22, 33	México: Guerrero
<i>Serjania bradeana</i>	4	4, 7, 17, 28	Brasil: ES
<i>Serjania brevipetiolata</i>	1	18	Brasil: BA
<i>Serjania carautae</i>	2	4, 17	Brasil: ES, RJ



<i>Serjania chartacea</i>	3	2, 10, 16	Guiana Francesa
<i>Serjania crucensis</i>	3	19, 31, 34	México: Michoacán
<i>Serjania divaricocca</i>	4	4, 7, 17, 28	Brasil: ES
<i>Serjania equestris</i>	2	15, 27	Jamaica
<i>Serjania erythrocaulis</i>	4	4, 7, 17, 28	Brasil: ES
<i>Serjania espiritasantensis</i>	4	4, 7, 17, 28	Brasil: ES
<i>Serjania filicifolia</i>	3	3, 13, 25	Haiti; República Dominicana
<i>Serjania fluminensis</i>	2	26, 32	Brasil: RJ
<i>Serjania frutescens</i>	3	19, 31, 34	México: Michoacán
<i>Serjania guerrerensis</i>	3	8, 22, 33	México: Guerrero
<i>Serjania inebrians</i>	1	24	Costa Rica
<i>Serjania laevigata</i>	2	15, 27	Jamaica
<i>Serjania littoralis</i>	2	26, 32	Brasil: RJ
<i>Serjania morii</i>	1	20	Brasil: BA
<i>Serjania pedicellaris</i>	2	2, 16	Guiana Francesa; Suriname
<i>Serjania peruviana</i>	1	14	Peru
<i>Serjania rhytidococca</i>	3	8, 22, 33	México: Guerrero
<i>Serjania rosalingae</i>	3	19, 31, 34	México: Michoacán
<i>Serjania seriana</i>	3	3, 13, 25	Haiti; Jamaica; República Dominicana
<i>Serjania serrata</i>	2	17, 28	Brasil: MG
<i>Serjania sinuata</i>	3	3, 13, 25	Haiti; República Dominicana
<i>Serjania subimpunctata</i>	1	20	Brasil: BA
<i>Serjania truncata</i>	2	26, 32	Brasil: BA
<i>Serjania valerioi</i>	1	24	Costa Rica; Nicaragua
<i>Urvillea peruviana</i>	1	14	Peru

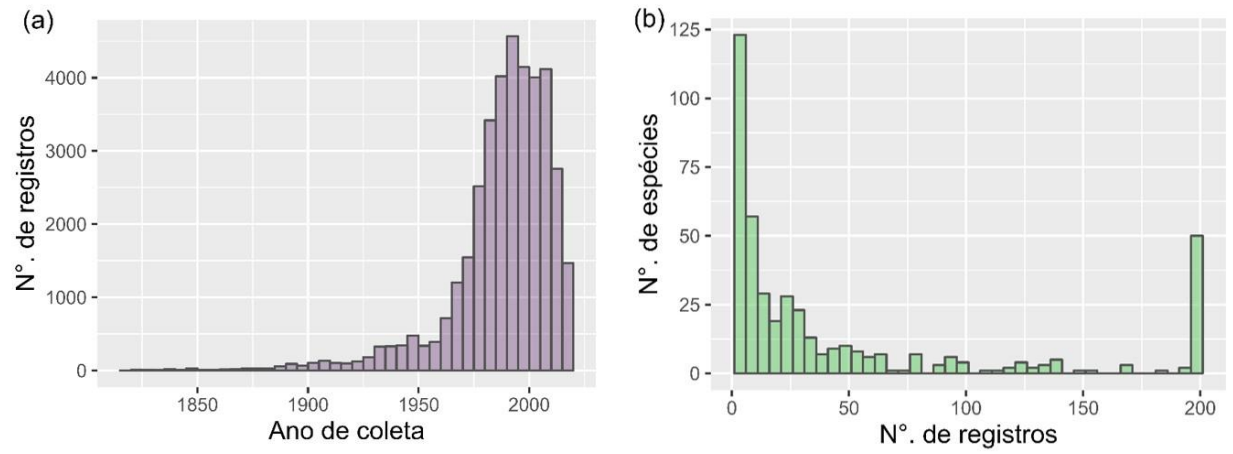
**Tabela S6:** Comparação das áreas de endemismo encontradas para a tribo Paullinieae com as regiões fitogeográficas da região Neotropical proposta por Gentry.

	Consensus	2	7	3	10	11	8	1	4	5	9	0	6
	Area of Endemism	ANT_1	ANT_2	ATL_1	ATL_2	ATL_3	DOD_1	GUI_1	MES_1	MES_2	MES_3	PAN_1	WSA_1
Gentry's phytogeographical regions	Mexico and Central America												
	West Indies												
	Northern Colombia and Venezuela												
	Northern Andes												
	Southern Andes												
	Amazonia												
	Guiana lowland												
	Cerrado and associated dry areas												
	Costal Brazil												

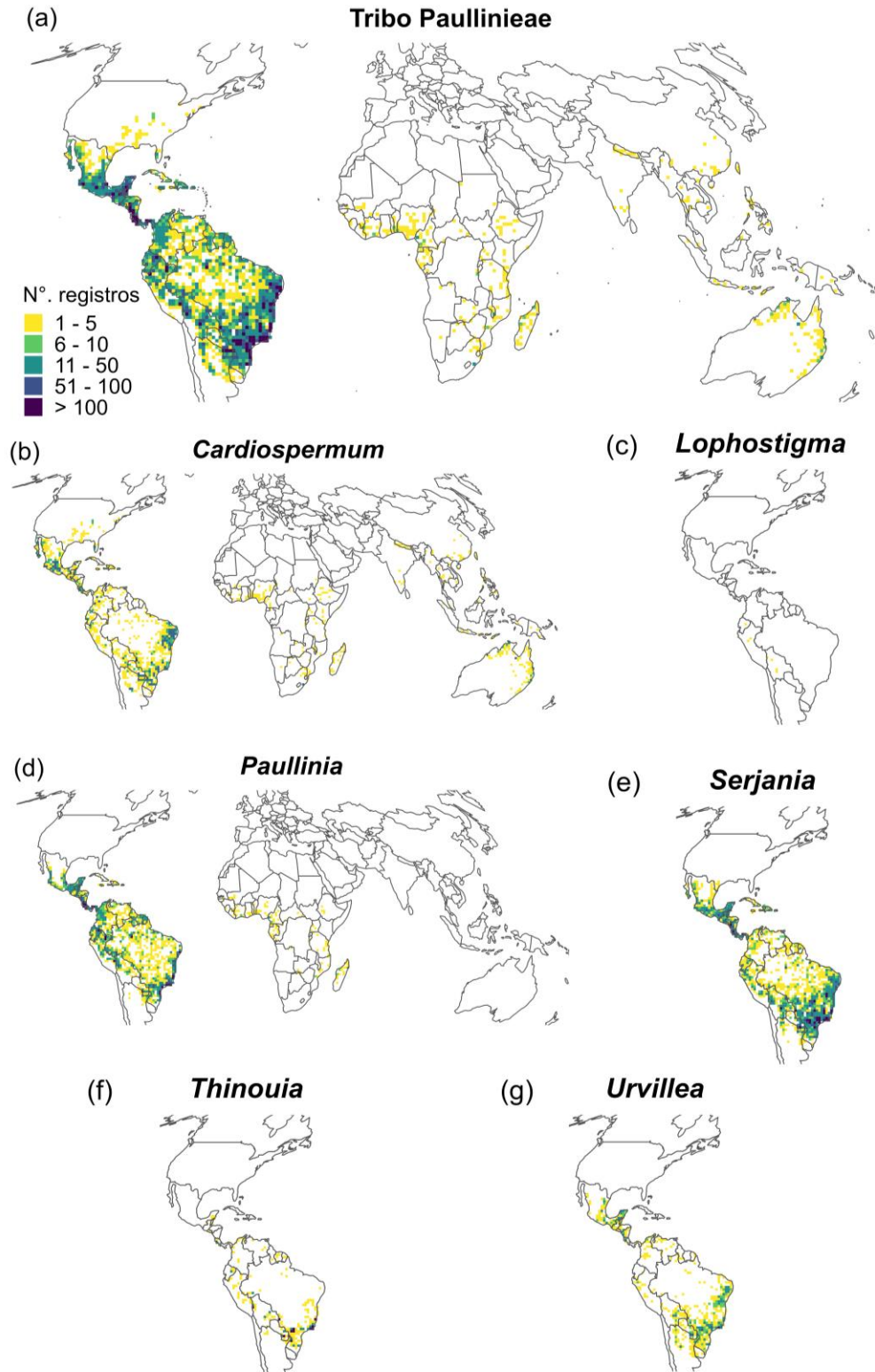
**Tabela S6 (continuação):** Comparação das áreas de endemismo encontradas para a tribo Paullinieae com proposta de regionalização da região Neotropical de Morrone.

	Consensus	2	7	3	10	11	8	1	4	5	9	0	6
	Area of Endemism	ANT_1	ANT_2	ATL_1	ATL_2	ATL_3	DOD_1	GUI_1	MES_1	MES_2	MES_3	PAN_1	WSA_1
<b>Transition zones, subregions, and dominions</b>	<b>Provinces</b>												
Mexican transition zone													
	Sierra Madre del Sur												
	Transmexican Volcanic Belt												
Antillean subregion													
	Hispaniola												
	Jamaica												
Brazilian subregion/Mesoamerica dominion													
	Balsas Basin												
	Pacific lowlands												
Pacific dominion													
	Cauca												
	Chocó-Durién												
	Ecuadorian												
	Guatuso-Talamanca												
	Magdalena												
	Puntarenas-Chiriqui												

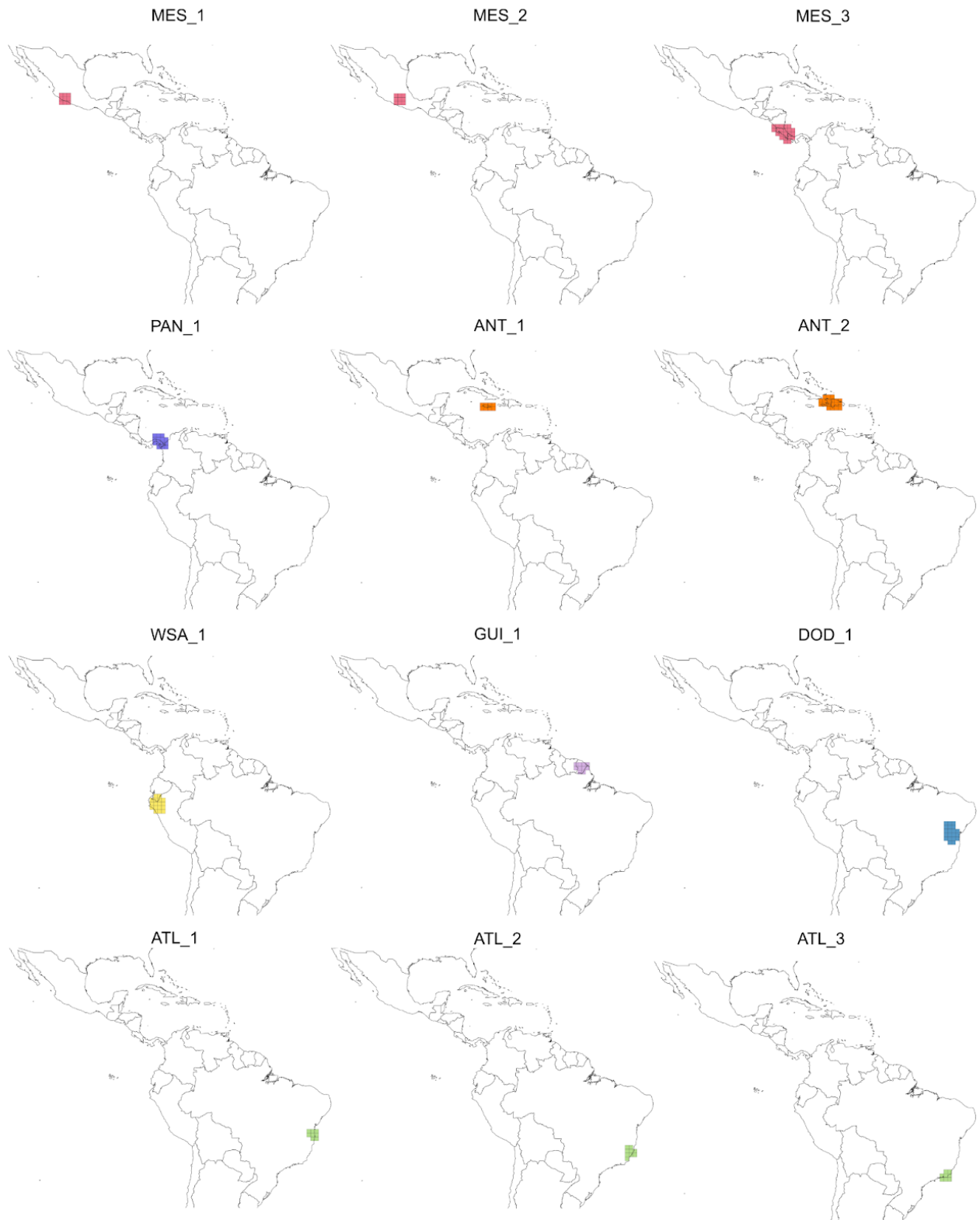
	Western Ecuador												
Boreal Brazilian dominion													
	Guianan lowlands												
	Napo												
South Brazilian dominion													
	Ucayali												
Chacoan dominion													
	Caatinga												
Paraná dominion													
	Atlantic												
	Chapada Diamantina												
	Parana Forest												
South American transition zone													
	Desert												
	Paramo												
	Puna												



**Figura S1:** Distribuição temporal dos registros de ocorrência do banco de dados da tribo Paullinieae nos Neotrópicos. a) Número de espécimes ao longo dos anos; b) número de registros por espécies.



**Figure S2:** Mapas de registros de ocorrência por célula de 1° para as espécies da tribo Paullinieae. a) Tribo Paullinieae; b) *Cardiospermum*; c) *Lophostigma*; d) *Paullinia*; e) *Serjania*; f) *Thinouia*; g) *Urvillea*.



**Figura S3:** Resultado do consenso das áreas de endemismo encontradas para a tribo Paullinieae, utilizando o programa NDM/VNDM.

## Considerações finais

Ao longo do desenvolvimento desta tese enfrentamos diferentes adversidades, sobretudo o enfrentamento da pandemia do Sars-Cov-2 que nos trouxe muitas mudanças e adaptações para que nossos resultados pudessem ser apresentados no formato de três capítulos. O conhecimento do gênero *Thinouia* e dos padrões biogeográficos de Paullinieae eram ainda desconhecidos. O último trabalho que englobou todas as espécies de *Thinouia* foi realizado a quase 100 anos e poucos trabalhos até o presente trazem informações biogeográficas para Paullinieae como um todo.

O primeiro passo para compreender a sistemática de *Thinouia* foi testar o monofiletismo do gênero e a sinonização de *Allosanthu*, incluindo uma nova espécie (*T. cazumbensis*). Este trabalho contemplou uma filogenia para a tribo incluindo novos terminais de *Thinouia* e a inclusão da espécie tipo do gênero *Allosanthus*, até então nunca incluída em uma análise filogenética.

Em seguida, pudemos iniciar a revisão taxonômica de *Thinouia*, onde todos os nomes publicados no gênero foram detalhadamente revisados. Como resultados apresentamos uma chave de identificação, descrições, ilustrações, tipificações, mapas de distribuição, status de conservação, além de comentários de ecologia, fenologia, nomenclatura e taxonomia para cada espécie aceita. Inicialmente eram reconhecidas 10 espécies, sendo que muitas destas tinham poucas coletas depositadas em herbários e outras estavam com problemas de identificação. Após este estudo, 13 espécies são reconhecidas e suas circunscrições e nomenclatura foram atualizadas. Além disso, apresentamos uma filogenia inédita para *Thinouia* baseada em dois marcadores (ITS e *trnL*) incluindo todas as espécies do gênero. Esta nova filogenia provê suporte robusto para as relações do gênero e fortalece a proposta do reconhecimento de 13 espécies, onde *T. cazumbensis* foi recuperada como irmã das demais, que estão agrupadas em dois clados com alto suporte. Apesar disso, nenhuma classificação infragenérica foi proposta tendo em vista que futuros estudos filogenéticos ainda são necessários para elucidar as relações infragenéricas, sobretudo a compreensão do desenvolvimento do apêndice petalífero tanto para o gênero quanto para a tribo Paullinieae.

Com os estudos taxonômicos do gênero *Thinouia*, foi possível descrever duas espécies novas (*T. cazumbensis* e *T. silveirae*), ambas endêmicas da Amazônia e baseadas em poucas coletas recentes, demonstrando que trabalhos desta natureza são essenciais para o conhecimento da flora Neotropical, sobretudo da Amazônia.



Por fim, elaboramos um estudo biogeográfico fornecendo o conjunto de dados taxonômicos e geográficos mais acurados para as espécies de Paullinieae até hoje, e que será publicado em formato de *data paper*, visando a disseminação dos dados. Além disso, destacamos o oeste da Amazônia como centro de diversidade da tribo e, secundariamente, a Floresta Atlântica. Concluimos que as relações entre as variáveis ambientais e a riqueza de Paullinieae é complexa e não é exclusiva a apenas uma variável isolada, mas sim ao conjunto delas. Reconhecemos as principais áreas de endemismo para a tribo em diferentes locais da região Neotropical e corroboramos trabalhos anteriores, destacando a necessidade da realização de um estudo com uma perspectiva filogenética e com datação molecular para uma melhor compreensão da história biogeográfica de Paullinieae.

Acreditamos que a presente tese tenha propiciado o avanço no conhecimento de Paullinieae, sobretudo do gênero *Thinouia*, tendo implicações para a compreensão da história da tribo e, conseqüentemente, de Sapindaceae e de Sapindales como um todo.