

**ELVIA RODRIGUES DE SOUZA**

**ESTUDOS FILOGENÉTICOS NA TRIBO  
INGEAE (LEGUMINOSAE: MIMOSOIDEAE) COM  
ÊNFASE EM CALLIANDRA BENTH.  
E GÊNEROS AFINS**

**Feira de Santana – BA  
2007**



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

# **ESTUDOS FILOGENÉTICOS NA TRIBO INGEAE (LEGUMINOSAE: MIMOSOIDEAE) COM ÊNFASE EM *CALLIANDRA* BENTH. E GÊNEROS AFINS**

ÉLVIA RODRIGUES DE SOUZA

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

**ORIENTADOR:** PROF. DR. LUCIANO PAGANUCCI DE QUEIROZ

**Co- ORIENTADOR:** PROF. DR. CÁSSIO VAN DEN BERG

FEIRA DE SANTANA – BA

2007

Ficha catalográfica: Biblioteca Central Julieta Carteadó

Souza, Élvia Rodrigues de  
S714e Estudos filogenéticos na tribo Ingeae (Leguminosae: Mimosoideae) com  
ênfase em *Calliandra* Benth. e gêneros afins / Élvia Rodrigues de Souza. –  
Feira de Santana, 2007.  
110 f. : il.

Orientador: Luciano Paganucci de Queiroz  
Co-orientador: Cássio van den Berg

Tese (Doutorado em Botânica)– Departamento de Ciências  
Biológicas, Universidade Estadual de Feira de Santana, 2007.

1. Leguminosae. 2. Mimosoideae. 3. *Calliandra*. I. Queiroz, Luciano  
Paganucci. II. Berg, Cássio van den. III. Universidade Estadual de Feira de  
Santana. IV. Departamento de Ciências Biológicas. V. Título.

CDU: 582.736/.737

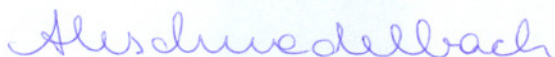
**BANCA EXAMINADORA**



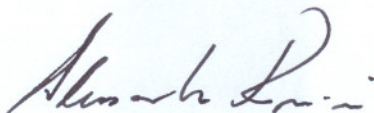
**Profa. Dra. Ana Paula do Nascimento Prata**  
(Universidade Federal do Sergipe)



**Profa. Dra. Marli Pires Morim**  
(Jardim Botânico do Rio de Janeiro)



**Profa. Dra. Alessandra Selbach Schnadelbach**  
(Universidade Estadual do Rio Grande do Sul)



**Prof. Dr. Alessandro Rapini**  
(Universidade Estadual de Feira de Santana)



**Profa. Dra. Luciano Paganucci de Queiroz**  
(Universidade Estadual de Feira de Santana)  
Orientador e Presidente da Banca

*“Existe somente uma idade para a gente ser feliz, somente uma época na vida de cada pessoa em que é possível sonhar e fazer planos e ter energia bastante para realizá-los a despeito de todas as dificuldades e obstáculos. Uma só idade para a gente se encantar com a vida e viver apaixonadamente e desfrutar tudo com toda intensidade sem medo nem culpa de sentir prazer. Fase dourada em que a gente pode criar e recriar a vida à nossa própria imagem e semelhança e vestir-se com todas as cores e experimentar todos os sabores e entregar-se a todos os amores sem preconceito nem pudor. Tempo de entusiasmo e coragem em que todo desafio é mais um convite à luta que a gente enfrenta com toda disposição de tentar algo NOVO, de NOVO e de NOVO, e quantas vezes for preciso. Essa idade tão fugaz na vida da gente chama-se PRESENTE e tem a duração do instante que se passa”.*

*Mário Quintana*

*Aos meus filhos Caynã e Lara dedico*

## **AGRADECIMENTOS**

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB), pela concessão da bolsa de estudos durante os três primeiros anos de curso e apoio financeiro (Programa de Apoio Regular) para realizações de trabalhos de campo. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida durante o último ano. Ao Royal Botanic Gardens, Kew pela concessão da bolsa do “KLARF Programme” para visitas aos herbários europeus. Ao Programa de Pós Graduação em Botânica, Projeto Flora da Bahia, IMSEAR e ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio), pelo apoio financeiro.

Ao Luciano Paganucci de Queiroz pela orientação e pela eterna preocupação. Os quase quatorze anos de convivência não foram suficientes para apreender a ser organizada na minha desorganização, ser eficiente e ao mesmo tempo rápida. Um dia, quem sabe, eu consiga cumprir os prazos!!! Muito obrigada pela paciência de discutir os nossos resultados em doses homeopáticas. Prometo que não haverá mais produção científica somada (ou melhor, subtraída) a gestação ou amamentação.

Ao Cássio van den Berg e Alessandra Selbach Schnadelbach pelos ensinamentos nas análises moleculares.

À Ana e Harley, pelo apoio, companhia e pela calorosa recepção em Kew. Em especial, à Ana pelas primeiras comprinhas para enfrentar o inverno londrino.

Ao Mario Sousa, Hector Hernández, Gerardo Salazar e Rafael Torres por todo apoio durante a visita ao Herbário da Universidade Autônoma do México (MEXU).

Ao Gwilym Lewis, pela supervisão dos trabalhos em Kew, por toda preocupação durante a minha dolorosa adaptação a Londres e pela sua enorme paciência. Te admiro não só como profissional competente que é mas, principalmente por ser uma pessoa muito especial.

À Lourdes Rico (Lulú), por todo apoio durante a viagem ao México e também pela preocupação, um tanto excessiva, com o meu inexistente inglês em Kew. Desculpe-me por decepcioná-la, tá?

Ao Mark Chase pela supervisão e permissão dos trabalhos no JODRELL.

Ao Felix Forest e Eve pela parceria e dedicação na execução dos trabalhos laboratoriais. A amizade de vocês é a prova de que um relacionamento sincero independe de um bom entendimento lingüístico. “My teacher” você é super-super especial.

Ao Laslo Csiba, pelo auxílio as extrações de DNA e companhia no JODRELL.

Aos curadores dos herbários visitados, pelos empréstimos de materiais sem os quais este trabalho não seria realizado.

Ao José Eduardo e toda a turma da Reserva Ducke, em especial ao Daniel Pinto, pela estadia com direito a tratamento “VIP” e por tornar a viagem à Manaus a mais emocionante de todas as aventuras.

À Adriana Estrela, à Gardênia e ao Ricardo Villas-Bôas, pela paciência e eficiência de atenderem todos os apelos sempre. À Gisele Rocha pelo auxílio nas microfotografias. À Carlinha pelas ilustrações das espécies novas.

À minha família, em especial à minha mãe, por todo apoio sempre, pela eterna dedicação aos netos, tentando suprir a minha ausência. Tenha certeza que sem a sua ajuda nenhuma das diversas etapas do doutorado seria cumprida e muito menos uma tese seria escrita. Ao meu pai (*in memoriam*), que se foi sem entender o que tanto fazia

no mato e o porquê de nunca ter arrumado um emprego (êta pai, nove anos se passaram e a situação é a mesma), mas mesmo assim se orgulhava em ter uma filha estudiosa. Aos meus irmãos, em especial ao Juninho (*in memorian*) por tudo que hoje sou... e Marcelinho pelos diversos “serviços prestados” (motorista, secretário, carregador), aluguel do computador e uso sempre emergencial do seu escritório. Valeu mesmo, pois não basta ser irmão, afilhado e compadre, tem que participar sempre, tá??? À Nana pelo orgulho que tem da madrinha. À Lú pela torcida e apoio de sempre.

Aos meus filhos: Cacay por compreender, na medida do possível, as minhas prolongadas ausências, por suportar meus momentos estressantes e, principalmente, pelo carinho e amor que me dão forças para continuar... e, a minha FOFUXA, Larinha, meu primeiro e mais importante produto KLARF, além de agradecer sua existência, peço desculpas pelos brometos, pela iniciação tão precoce à vida acadêmica e a brusca adaptação à minha ausência. Por vocês MINHA VIDA, supero todas as dificuldades e obstáculos sempre. Um dia vocês poderão compreender que tudo isso faz parte de uma árdua caminhada em busca de um futuro mais tranquilo para todos nós.

Ao Edgley César, pela companhia, amizade e preocupação em minha curta temporada em Londres e, em especial por Lara, fruto dos nossos melhores momentos...

A Déa e ao Cosmito, que mesmo à distância estiveram presente sempre me dando apoio e torcendo pelo meu sucesso.

À Rafaela, minha vizinha e mãe de leite de Larinha, por socorrer minha filhota nos momentos de sufoco.

Às “meninas do Kew”: Amélia, Jovita, Thelma, Clarisse e Érika, por tudo que passamos juntas: as conversas, os cafezinhos, os momentos de descontração nos pub’s. Especialmente à Érika pela companhia nos plantões no JODRELL com direito a fugas

rapidinhas a Richmond e Kingston!!! E, aos meninos também: Ary e Wellington pelos inúmeros favores e paciência.

À turma do JODRELL, em especial à Angélica e Luís por sempre estarem dispostos a ajudar durante as diversas conversações.

Aos colegas do curso, pelos momentos passados juntos durante as aulas, coletas e intermináveis horas de trabalho no LAMOL. Às meninas que compartilharam comigo os primeiros “MICOS LABORATORIAIS”, Sil e Paty. Também à Adilva e Lia, pela companhia nos vários plantões para PCR na FASE LAMOL 1. Ao Eric, Viviane, Vânia, Maria, Dea Karla, Tarcísio e os “escraviários”, pela companhia e pela preocupação excessiva com LARA, principalmente, àqueles que se dispuseram a fazer o parto caso não fosse possível chegar à maternidade na FASE LAMOL 2. Àqueles que me socorreram na “FASE TERMINAL” dos trabalhos moleculares com a concessão de pentes, aplicações nos géis, utilização quase exclusiva do TERMO 2 e com os inúmeros favorzinhos emergenciais às milhares análises no MAC: Sil, Ciça, Sabrina, Catinha, Paty, Adilva, Jorge, Maria, Dea Karla, Eric, Paulo, Paty Cris e Lia.

À Zezé, minha “mãezona”, e à Kellita, pela amizade, carinho, apoio incondicional, por toda preocupação e paciência, por sempre terem as palavras certas nos momentos de desespero e desabafos, por serem tão maravilhosas comigo e com os meus filhotes, por estarem ao meu lado (ou distante, mas presente via EMBRATEL) não só nos momentos divertidos, mas principalmente, nos momentos mais difíceis. À Zé, em especial, por sempre ter um “JEITINHO” de me livrar do sufoco e de amenizar, quando necessário (quase sempre), as broncas do meu amável orientador. Por, tantas outras coisas, que NÃO SÃO SEGREDOS, mas, não posso expressar aqui, rrsrrsrrs... ADORO MUITO VOCÊS!!!!

À Silvana Monteiro, pelos enormes favores desempenhados como minha procuradora, por sempre se preocupar comigo e tentar solucionar os meus problemas, pela amiga maravilhosa e sincera que é.

Aos meus ex-vizinhos e sempre amigos, Fabiana e Guilherme pela preocupação e carinho de sempre, pelos momentos de descontração, por tudo...

À Téó, por sempre socorrer-me nos diversos probleminhas computacionais que aparecem nos piores e indesejáveis momentos.

Ao Domingos e Abel, pelo auxílio na coleta à Chapada e, principalmente, pela preocupação com que nada acontecesse comigo e Lara.

À Dea Karla, por conseguir sempre ser uma verdadeira “UTI móvel” que está pronta a socorrer todos os pacientes em “FASES TERMINAIS”... À Sil Ferreira por abrir mão de algumas horas de namoro para conferir as referências bibliográficas. À Maria pela ajuda nos últimos detalhes intermináveis. À Silvítica pelas horas e horas de impressão. Meninas valeu mesmo!!!!

À toda equipe do HUEFS e agregados: Elaine, Renata, Nara, Sílvia, Verônica, Paulinha, Paula Dib, Dai, Dani, Milene, Marla, Ana Luiza e também os já citados, por todos os cafezinhos compartilhados, pelos cuidados com Lara, pelos imensos favores prestados.

À equipe do LAMIV, em especial à Cláudia e ao Francisco pela autorização do uso dos equipamentos e materiais e, ao Paulino, por toda paciência e auxílio durante as acetólises e discussão dos resultados das observações polínicas.

## SUMÁRIO

### AGRADECIMENTOS

ÍNDICE DE FIGURAS .....	iii
ÍNDICE DE TABELAS.....	vi
<b>RESUMO</b> .....	vii
<b>ABSTRACT</b> .....	ix
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	1
<b>MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	9
Trabalho de campo.....	9
Táxons amostrados.....	9
Extração, amplificação e seqüenciamento de DNA.....	10
Matriz de dados moleculares e alinhamento .....	18
Análises filogenéticas .....	18
Matriz de dados morfológicos.....	20
Análises palinológicas.....	26
<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	28
<b>FILOGENIA DA TRIBO INGEAE</b> .....	29
<b>RESULTADOS</b> .....	30
Características do ITS e <i>trnL</i> em Ingeae .....	30
Relações filogenéticas em Ingeae .....	30
Análise dos dados morfológicos .....	43
<b>DISCUSSÃO</b> .....	43
Aliança de gêneros .....	49
<i>Aliança Abarema</i> .....	49
<i>Aliança Pithecellobium</i> .....	50
<i>Aliança Inga</i> .....	51
<i>Aliança Chloroleucon</i> .....	52
<i>Aliança Samanea</i> .....	53
Gêneros de posicionamento incerto .....	54
<b>FILOGENIA E TAXONOMIA DE <i>CALLIANDRA</i></b> .....	56
<b>RESULTADOS</b> .....	57

<b>DISCUSSÃO</b> .....	58
Relações filogenéticas em <i>Calliandra</i> s.l. ....	58
Relações filogenéticas entre as espécies neotropicais de <i>Calliandra</i> .....	64
<i>Calliandra</i> sect. <i>Calliandra</i> .....	64
<i>Calliandra</i> sect. <i>Acistegia</i> .....	65
<i>Calliandra</i> sect. <i>Androcallis</i> .....	65
<i>Calliandra</i> sect. <i>Acroscias</i> .....	66
<i>Calliandra</i> sect. <i>Microcallis</i> .....	66
<b>PALINOTAXONOMIA DE <i>CALLIANDRA</i> E GÊNEROS AFINS</b> .....	68
<b>RESULTADOS</b> .....	69
<b>DISCUSSÃO</b> .....	70
<b>CLASSIFICAÇÃO DE <i>CALLIANDRA</i></b> .....	70
<b>NOVAS ESPÉCIES DE <i>CALLIANDRA</i> PARA O ESTADO DA BAHIA</b> .....	86
<i>Calliandra bromelioides</i> .....	86
<i>Calliandra oroboensis</i> .....	90
<i>Calliandra straminea</i> .....	94
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	97
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	100

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de rDNA (ITS). Os números abaixo dos ramos indicam os valores de <i>bootstrap</i> (%).....	32
Figura 2. Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de cpDNA ( <i>trnL</i> – íntron + espaçador) incluindo todos os táxons. Os números abaixo dos ramos indicam os valores de <i>bootstrap</i> (%).....	34
Figura 3. Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de cpDNA (( <i>trnL</i> – íntron). Os números abaixo dos ramos indicam os valores de <i>bootstrap</i> (%). Bootstrap inferior a 50% não foram indicados .....	36
Figura 4. Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de cpDNA ( <i>trnL</i> – íntron + espaçador) incluindo apenas os táxons com seqüências completas. Os números abaixo dos ramos indicam os valores de <i>bootstrap</i> (%) .....	38
Figura 5. Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de dados combinados cpDNA ( <i>trnL</i> – íntron + espaçador) e rDNA (ITS) incluindo apenas os táxons com seqüências completas. Os números abaixo dos ramos indicam os valores de <i>bootstrap</i> (%).....	40
Figura 6. Caracteres morfológicos: A Fruto elasticamente deiscente ( <i>Calliandra houstoniana</i> ); B. Estemoneozona ( <i>Calliandra bahiana</i> ); C. Androceu monadelfo ( <i>Samanea saman</i> ); D. Fruto com valvas encurvadas ( <i>Abarema cochliocarpos</i> ); E. Gemas com escamas peroladas ( <i>Chloroleucon foliolosum</i> ); F. Pseudo-racemo ( <i>Abizia polycephala</i> ); G. Fruto auriculiforme ( <i>Enterolobium gummiferum</i> ); H. Fruto reto ( <i>Blanchetiodendron blanchetii</i> ) .....	44
Figura 7. Consenso estrito das 10.000 árvores mais parcimoniosas obtidas da análise de dados combinados cpDNA ( <i>trnL</i> – íntron + espaçador) e rDNA (ITS) indicando as sinapomorfias dos clados .....	45
Figura 8. Táxons paleotropicals incluídas em <i>Calliandra</i> s.l. A. <i>Calliandra umbrosa</i> ; B. <i>C. cynometroides</i> ; C. <i>Viguieranthus scottianus</i> ; D. <i>Thailentadopsis nitida</i> ; E. <i>Calliandra gilbertii</i> ; F. <i>C. redacta</i> . .....	59
Figura 9. Glomérulo esférico ( <i>Zapoteca filipes</i> ); B. Nectário intraestaminal ( <i>Calliandra leptopoda</i> ); C. Pseudoracemo terminal ( <i>Calliandra mucugeana</i> ); D. Pseudopanicula ( <i>C. lanata</i> ); E. Subarbusto formando	

touceiras ( <i>C. hygrophila</i> ); F. Arbusto virgado ( <i>Calliandra longipinna</i> );	
G. Inflorescência lateral ( <i>Calliandra sessilis</i> ); H. Flores com perianto	
reduzido ( <i>Calliandra leptopoda</i> ). .....	61
Figura 10. Microfotografias em MEV de políades de <i>Calliandra</i> : A, B:	
<i>Calliandra depauperata</i> Benth.; C, D: <i>C. biflora</i> Tharp; E: <i>C. chilensis</i>	
Benth.; F: <i>C. pauciflora</i> (A.Rich.) Griseb.; G, H: <i>C. brevicaulis</i>	
M.Micheli.....	71
Figura 11. Microfotografias em MEV de políades de <i>Calliandra</i> : A, B: <i>C.</i>	
<i>debilis</i> Renv.; C: <i>C. houstoniana</i> (Miller) Standley; D: <i>C. virgata</i> Benth.;	
E: <i>C. haematomma</i> Benth.; F, G: <i>C. leptopoda</i> Benth.; H: <i>C. parviflora</i>	
(Hook. & Arn.) Speg.....	72
Figura 12. Microfotografias em MEV de políades de: A: <i>C. gilbertii</i> Thulin &	
Hunde; B: <i>C. cynometroides</i> Bedd.; C, D: <i>C. umbrosa</i> Benth.; D, E:	
<i>Viguieranthus umbiliscus</i> Villiers; F, G: <i>Zapoteca formosa</i> (Kunth)	
H.M.Hern .....	73
Figura 13. Parte da árvore resultante da análise molecular de dados	
combinados (MP) evidenciandoa nova classificação para o gênero	
<i>Calliandra</i> e os caracteres polínicos .....	76
Figura 14. <i>Calliandra bromelioides</i> E.R.Souza & L.P.Queiroz: A. Hábito; B.	
Folíolo face adaxial; C. Folíolo face abaxial; D. Estípula; E, F. Pétalas:	
G. Flor; H. Gineceu .....	87
Figura 15. <i>Calliandra bromelioides</i> E.R.Souza & L.P.Queiroz: A: Hábito, B:	
Estípula, C: Folha, D: Botões; E: Inflorescência; F: Perianto .....	88
Figura 16. <i>Calliandra oroboensis</i> E.R.Souza & L.P.Queiroz: A. Hábito; B.	
Folíolo face adaxial; C. Folíolo face abaxial; D. Flor; E. Gineceu; F.	
Detalhe do indumento; G. Fruto; H. Semente.....	91
Figura 17. <i>Calliandra oroboensis</i> E.R.Souza & L.P.Queiroz: A. Serra do	
Orobó; B. Hábito; C. Inflorescência; D. Perianto .....	92
Figura 18. <i>Calliandra straminea</i> E.R.Souza & L.P.Queiroz: A. Hábito; B.	
Folíolo face adaxial; C. Folíolo face abaxial; D. Estípula; E, F. Pétalas;	
G. Flor; H. Detalhe do indumento; I. Fruto. ....	96

## ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Sinopse das principais alterações genéricas dos táxons neotropicais da tribo Ingeae ocorridas a partir da classificação de Benthham (1875) a Lewis <i>et al.</i> (2005) .....	5
Tabela 2. Sinopse das principais alterações em <i>Calliandra</i> a partir da classificação de Benthham (1844) a Lewis <i>et al.</i> (2005) .....	8
Tabela 3. Táxons envolvidos na análise com dados nas regiões plastidial ( <i>trnL</i> – íntron + espaçador) e nuclear (ITS) com os respectivos <i>vouchers</i> e acesso das sequências obtidas do “GenBank” .....	11
Tabela 4. Iniciadores das regiões plastidial ( <i>trnL</i> – íntron + espaçador) e nuclear (ITS) utilizadas nas análises .....	18
Tabela 5. Caracteres morfológicos utilizados na análise cladística.....	21
Tabela 6. Matriz com dados morfológicos utilizados na análise cladística .....	23
Tabela 7. Materiais examinados nas observações polínicas MEV .....	26
Tabela 8. Características dos dados de DNA utilizados neste estudo, em relação a uma das MPTs de cada análise .....	31

## RESUMO

### **Estudos filogenéticos na tribo Ingeae (Leguminosae: Mimosoideae) com ênfase em *Calliandra* Benth. e gêneros afins.**

Apesar dos estudos filogenéticos realizados para as Mimosoideae com base em dados morfológicos e dados moleculares (*trnL*; *trnL-F*, *trnK* e *matK*), muitos gêneros, principalmente da tribo Ingeae, ainda não foram analisados neste contexto e os relacionamentos genéricos resultantes não foram fortemente sustentados. Devido a grande instabilidade taxonômica em Ingeae, estudos filogenéticos são necessários para uma melhor definição dos grupos constituintes, principalmente a nível genérico. *Calliandra* Benth. é exemplo de um gênero fragilmente definido e seus relacionamentos within Ingeae ainda permanecem incerto. O gênero foi recentemente revisado e os seus elementos africanos e asiáticos foram removidos, de modo que, na sua atual circunscrição, é um grupo exclusivamente neotropical com 132 espécies. Das 18 espécies excluídas, nove espécies foram transferidas para o gênero *Viguieranthus* Villiers, uma sinonimizada em *Thailentadopsis nitida* Lewis & Schrire, e oito ainda de posições taxonômicas não definidas. O presente estudo molecular teve como principais objetivos verificar os relacionamentos filogenéticos da tribo Ingeae, assim como, a circunscrição de *Calliandra* e sua posição na tribo. Foram amostradas 147 seqüências de nrDNA (ITS) e cpDNA (*trnL-F*) para 29 (grupo interno) dos 36 atualmente aceitos para a tribo Ingeae e oito representantes da tribo Acacieae (tribo mais relacionada às Ingeae nos estudos filogenéticos moleculares anteriormente realizados) como grupo externo. Os dados foram analisados separadamente para cada região molecular e também combinados. Foram selecionados 43 caracteres morfológicos para otimização na árvore de consenso estrito e em uma das MPTs resultantes da análise das regiões plastidial e

nuclear combinadas. O monofiletismo de Ingeae foi corroborado na análise com dado molecular nuclear (ITS) com as espécies australianas de *Acacia* Mill. (= *Acacia* s.s.) como grupo irmão. Entretanto, das cinco alianças de gêneros neotropicais propostas para tribo Ingeae, apenas duas foram sustentadas como monofiléticas nos nossos estudos. *Calliandra* é resolvido como grupo monofilético e seu posicionamento em Ingeae foram sustentados em todas as análises, contradizendo assim evidências prévias ontogenéticas e citogenéticas de redefinir o gênero em uma nova tribo. As cinco seções propostas por Barneby para o gênero não foram sustentadas nos nossos estudos. Dessa maneira, com base nos resultados das nossas análises filogenéticas uma nova classificação é proposta para *Calliandra* com a reinclusão das espécies africanas e inclusão de *Guinetia* Rico & Sousa. Na nova delimitação o gênero compreende 140 espécies (três novas descritas no presente estudo), e está subdividido em dois subgêneros e cinco seções. *Zapoteca* é sustentado como grupo irmão de *Calliandra* corroborando as hipóteses com base em dados morfológicos.

## ABSTRACT

Phylogenetic studies in the tribe Ingeae (Leguminosae: Mimosoideae) with emphasis on *Calliandra* Benth. and related genera.

Although phylogenetic studies of subfamily Mimosoideae based on morphological and molecular data (*trnL-F*; *trnL-F*, *trnK* and *matK*) have been undertaken, several genera, mostly of the tribe Ingeae, have not yet been analyzed and, as a result, generic relationships within the subfamily are not yet clear. As there is taxonomic instability within Ingeae, additional phylogenetic studies are necessary in order to better delimit the constituent groups, especially at the generic level. *Calliandra* Benth. is an example of a loosely defined genus with relationships to other genera still unresolved. The genus was recently revised and its African and Asian elements removed leaving an exclusively neotropical genus of 132 species. Of the 18 excluded Old World species, nine were transferred to the genus *Viguieranthus* Villiers, one synonym to *Thailentadopsis nitida* Lewis & Schrire, and eight remain unplaced taxonomically. The present molecular study aimed to: verify the phylogenetic relationships of the tribe Ingeae, re-circumscribe the generic limits of *Calliandra* and ascertain the position of the genus within the tribe. To achieve our aims we obtained 147 nrDNA sequences (ITS) and cpDNA (*trnL-F*) for 29 genera (the ingroup) of the 36 currently recognized in the Ingeae and sampled eight representatives of tribe Acacieae (the most related tribe to Ingeae according to previous molecular phylogenetic studies) as outgroup taxa. The data were analyzed separately for each molecular region and also combined. We also selected 43 morphological characters for optimization on the strict consensus tree and in one of MPT resulting from the plastid and nuclear combined analysis. The nuclear (ITS) data corroborate that Ingeae is monophyletic with the Australian species of *Acacia* Mill. (= *Acacia* s.s.) resolved as the sister group. However, of the five neotropical generic alliances for the

tribe Ingeae, only two were supported as monophyletic in our studies. *Calliandra* is resolved as a monophyletic group and its placement within tribe Ingeae was supported in all analyses, therefore contradicting previous ontogenetic and cytogenetic evidence proposing the placement of the genus in a new tribe. The five sections proposed by Barneby within *Calliandra* were not supported by our studies. Nevertheless, based on the results of our phylogenetic analyses, a new infrageneric classification is proposed for *Calliandra* with the re-inclusion of the African species and the addition of the New World genus *Guinetia* Rico & Sousa. In this new delimitation the genus comprises 140 species (including three new ones described in the present study), and is subdivided into two subgenera and five sections. *Zapoteca* is the sister group of *Calliandra* corroborating phylogenetic hypotheses based on morphological data.

# INTRODUÇÃO

Leguminosae constitui a terceira maior família de plantas, incluindo aproximadamente 727 gêneros e 19.325 espécies e está distribuída em quase todos os continentes, exceto na Antártida (Lewis *et al.* 2005). É, tradicionalmente, subdividida em três subfamílias: Caesalpinioideae, Mimosoideae e Papilionioideae, as quais são diferenciadas principalmente pela prefloração das pétalas. As Mimosoideae são caracterizadas por apresentar prefloração das pétalas valvar. As Caesalpinioideae e Papilionioideae apresentam prefloração imbricada e se diferenciam pela posição do estandarte, respectivamente interna e externa em relação às pétalas laterais (Polhill & Raven 1981; Lewis *et al.* 2005).

Em importância econômica e agropecuária, as Leguminosae, são consideradas por Wojciechowski *et al.* (2004) a segunda maior família, com Poaceae sendo a primeira. Apresenta muitas de suas espécies utilizadas para os mais diversos fins: alimentícios (alimentação humana e como forragem para animais); melhoramento do solo através da sua capacidade de fixação de nitrogênio; medicinais seja na farmacologia ou na medicina caseira através da utilização das folhas e/ou casca do tronco; para fabricação de bebidas e combustível biodiesel; na indústria madeireira, para fabricação de móveis e construções de casas e, como ornamentais para harborização de ruas, avenidas e parques (Lewis *et al.* 2005).

As Leguminosae são consideradas em alguns sistemas de classificação para as Angiospermas como uma família, Leguminosae ou Fabaceae, com três subfamílias: Caesalpinioideae, Mimosoideae e Papilionioideae (Takhtajan 1980, 1987, 1997; Polhill & Raven 1981). Em outros, como três famílias separadas, Caesalpinaceae, Mimosaceae

e Fabaceae incluídas na ordem Rosales (Cronquist 1968) ou, em única ordem, Fabales, com as três famílias anteriormente citadas (Cronquist 1981; Dalhgren 1983). Atualmente, são consideradas como uma só família (com três subfamílias) e inseridas na ordem Fabales que é composta por mais três famílias Polygalaceae, Surianaceae e Quillajaceae as quais apresentam como sinapomorfias: ausência de ácido elágico, embrião clorofilado e lenho fluorescente (Judd & Olmstead 2004). Em estudos filogenéticos com dados moleculares as Fabales são inseridas no clado fixador de Nitrogênio juntamente com as Rosales, Curcubitales e Fagales (Angiosperm Phylogeny Group, 2003).

O monofiletismo das Leguminosae tem sido sustentado em diferentes estudos filogenéticos baseados em dados morfológicos (Chappil 1995; Tucker & Douglas 1994) e moleculares (Chase *et al.* 1993; Kass & Wink 1996; Doyle *et al.* 1997, 2000; Soltis *et al.* 2000; Kajita *et al.* 2001; Persson 2001; Wojciechowski *et al.* 2004, Judd & Olmstead 2004). Em relação às subfamílias, análises moleculares recentes realizadas por Wojciechowski *et al.* (2004), com base no gene plastidial *matK*, sustentam o monofiletismo das Papilionoideae e Mimosoideae (com exclusão de *Dinizia* Ducke). As Caesalpinioideae, entretanto, corroborando estudos anteriores (Bruneau *et al.* 2000, 2001; Herendeen *et al.* 2003) é sustentada como parafilética.

A diversidade e a importância econômica de Leguminosae despertam o interesse de diversos pesquisadores. Entretanto, a família apresenta uma taxonomia complexa, com muitos grupos apresentando problemas de delimitação no nível de gêneros e definidos com base nos trabalhos tradicionais (Bentham 1875; Polhill & Raven, 1981; Polhill 1994). Apesar dos estudos filogenéticos com base em dados morfológicos (Grimes 1995; Barneby & Grimes 1996) e moleculares com base em apenas um gene plastidial, *trnL* (Luckow *et al.* 2000) ou em genes plastidiais combinados, *trnL*, *trnK* e

*matK* (Luckow *et al* 2003), muitos gêneros de Mimosoideae, principalmente da tribo Ingeae, ainda não foram analisados neste contexto e os clados encontrados apresentam frequentemente baixo suporte de bootstrap. Esses resultados indicam a necessidade de uma amostragem mais ampla e a adição de caracteres morfológicos visando uma análise mais robusta e resultados mais precisos. Por isso, Lewis & Rico Arce (2005), apresentaram uma delimitação genérica para a tribo Ingeae baseada ainda nas análises com dados morfológicos realizadas por Grimes (1995) e Barneby & Grimes (1996), diferindo na adição dos gêneros do Velho Mundo (*Falcataria* (I.C.Nielsen) Barneby & J.W.Grimes, *Serianthes* Benth., *Paraserianthes* I.C.Nielsen, *Archidendropsis* I.C.Nielsen e *Wallaceodendron* Koord.), alguns gêneros descritos posteriormente como, por exemplo, *Guinetia* L.Rico & M.Sousa e *Viguieranthus* Villiers e na inclusão de *Faidherbia* A. Chev., anteriormente na tribo Acacieae. Estes autores aceitam para tribo Ingeae cerca de 951 espécies em 36 gêneros, dos quais 24 são exclusivamente neotropicais.

Segundo Lavin *et al.* (2005), dentre as Leguminosae, as Mimosoideae apresentam uma baixa taxa de variação nucleotídica para os genes *matK* e *rbcL*. Isso pode explicar os grupos fracamente sustentados nos recentes estudos filogenéticos (Luckow *et al.* 2003; Miller *et al.* 2003). Entretanto, as evidências fósseis e os dados moleculares combinados sugerem que a baixa variação nucleotídica é devida à recente diversificação (15- 40Ma) e que muitos dos seus táxons foram extintos no início do Terciário (Lavin *et al.* 2005).

As Mimosoideae apresentam cerca de 3.273 espécies classificadas em 82 gêneros (Lewis *et al.* 2005) distribuídos em áreas tropicais e subtropicais, principalmente, em regiões áridas e semi-áridas onde são importantes fontes de forragem e combustível. Morfologicamente, as Mimosoideae diferem das demais

subfamílias por apresentarem folhas geralmente bipinadas, corola com prefloração valvar, flores pequenas, actinomorfas, agrupadas em espigas, glomérulos, racemos ou umbelas. A subfamília está subdividida em cinco tribos: Parkieae, Mimozygantheae, Mimoseae, Acacieae e Ingeae definidas com base em uma combinação de caracteres morfológicos, como número e fusão de estames, prefloração e fusão das sépalas (Elias 1981). Lewis *et al.* (2005), em sua recente publicação de Legumes of the World, apresentaram uma superárvore resultante da compilação de análises filogenéticas realizadas por diversos autores (Doyle *et al.* 2000; Crispe *et al.* 2000; Wojciechowski *et al.* 2000, 2004; Pennington *et al.* 2001; Kajita *et al.* 2001; Herendeen *et al.* 2003; Luckow *et al.* 2003; Wojciechowski 2003). Como resultado esses autores propuseram a redução das tribos de Mimosoideae para quatro com Parkieae inserida nas Mimoseae. No entanto, Mimoseae, Acacieae e Ingeae não são sustentadas como monofiléticas.

A tribo Ingeae foi originalmente definida por Benthham (1875) incluindo todas as Mimosoideae com estames numerosos e monadelfos. Na circunscrição de Benthham (1875) 15 gêneros e 408 espécies foram propostos para tribo. Posteriormente, outros gêneros foram descritos, baseados em caracteres reprodutivos e carpológicos, os quais quando ausentes, dificultava a identificação dos táxons propiciando determinações errôneas. Dos 35 gêneros incluídos na tribo Ingeae desde a classificação de Benthham (1875) apenas 16 foram reconhecidos por Hutchinson (1964) que sinonimizou 20 destes em *Pithecellobium* Mart. Uma sinopse das principais alterações genéricas dos táxons neotropicais da tribo Ingeae é apresentada na Tabela 1.

Barneby & Grimes (1996; Tabela 1) realizaram um estudo filogenético da tribo Ingeae nas Américas baseado em dados morfológicos, e propuseram uma extensa redefinição dos gêneros, muitos deles segregados principalmente a partir de *Albizia* Durazz e *Pithecellobium* Mart. Como resultado, esses autores reconheceram 22 gêneros

Tabela 1 – Sinopse das principais alterações genéricas dos táxons neotropicais da tribo Ingeae ocorridas a partir da classificação de Bentham (1875) a Lewis *et al.* (2005).

GÊNEROS	BENTHAM (1875)	BRITON & ROSE (1928)	HUTCHINSON (1964)	NIELSEN (1981)	BARNEBY E GRIMES (1996-1997)	LEWIS & RICO ARCE (2005)
<i>Hydrochorea</i> Barneby & Grimes	<b><i>Pithecellobium</i></b>				<b><i>Hydrochorea</i></b>	<b><i>Hydrochorea</i></b>
<i>Balizia</i> Barneby & Grimes					<b><i>Balizia</i></b>	<b><i>Albizia</i></b>
<i>Abarema</i> Pitt.		<b><i>Punjuba</i></b>	<b><i>Pithecellobium</i></b>	<b><i>Abarema</i></b>	<b><i>Abarema</i></b>	<b><i>Abarema</i></b>
<i>Klugiodendron</i> Britton & Killip		<b><i>Klugiodendron</i></b>		<b><i>Klugiodendron</i></b>		
<i>Punjuba</i> Britton & Rose		<b><i>Punjuba</i></b>		<b><i>Punjuba</i></b>		
<i>Cylindrokelupha</i> Kosterm.						
<i>Arthrosamanea</i> Britton & Rose		<b><i>Arthrosamanea</i></b>			<b><i>Albizia</i></b>	<b><i>Albizia</i></b>
<i>Cathormion</i> Hassk.			<b><i>Cathormion</i></b>		<b><i>Cathormion</i></b>	<b><i>Cathormion</i></b>
<i>Pithecellobium</i> Mart.		<b><i>Pithecellobium</i></b>	<b><i>Pithecellobium</i></b>	<b><i>Pithecellobium</i></b>	<b><i>Pithecellobium</i></b>	<b><i>Pithecellobium</i></b>
<i>Havardia</i> Small		<b><i>Havardia</i></b>		<b><i>Havardia</i></b>	<b><i>Havardia</i></b>	<b><i>Havardia</i></b>
<i>Ebenopsis</i> Britton & Rose	<b><i>Acacia</i> pp.</b>	<b><i>Ebenopsis</i></b>			<b><i>Ebenopsis</i></b>	<b><i>Ebenopsis</i></b>
<i>Painteria</i> Britton & Rose					<b><i>Painteria</i></b>	<b><i>Painteria</i></b>
<i>Albizia</i> Durazz.	<b><i>Albizia</i></b>	<b><i>Albizia</i></b>	<b><i>Albizia</i></b>	<b><i>Albizia</i></b>	<b><i>Albizia</i></b>	<b><i>Albizia</i></b>
<i>Inga</i> P.Mill.	<b><i>Inga</i></b>	<b><i>Inga</i></b>	<b><i>Inga</i></b>	<b><i>Inga</i></b>	<b><i>Inga</i></b>	<b><i>Inga</i></b>
<i>Affonsea</i> St. Hil.	<b><i>Affonsea</i></b>		<b><i>Affonsea</i></b>	<b><i>Affonsea</i></b>		
<i>Calliandra</i> Benth.	<b><i>Calliandra</i></b>	<b><i>Anneslia</i></b>	<b><i>Calliandra</i></b>	<b><i>Calliandra</i></b>	<b><i>Calliandra</i></b>	<b><i>Calliandra</i></b>
<i>Zapoteca</i> Hernandez					<b><i>Zapoteca</i></b>	<b><i>Zapoteca</i></b>
<i>Viguieranthus</i> Villiers						<b><i>Viguieranthus</i></b>
<i>Guinetia</i> Rico & Sousa						<b><i>Guinetia</i></b>
<i>Cojoba</i> Britton & Rose	<b><i>Pithecellobium</i></b>	<b><i>Cojoba</i></b>		<b><i>Cojoba</i></b>	<b><i>Cojoba</i></b>	<b><i>Cojoba</i></b>
<i>Macrosamanea</i> Britton & Killip		<b><i>Macrosamanea</i></b>		<b><i>Macrosamanea</i></b>	<b><i>Macrosamanea</i></b>	<b><i>Macrosamanea</i></b>
<i>Marmaroxylon</i> Killip		<b><i>Zygia</i></b>	<b><i>Zygia</i> pp.</b>	<b><i>Marmaroxylon</i></b>	<b><i>Marmaroxylon</i></b>	<b><i>Marmaroxylon</i></b>
<i>Zygia</i> Boehm.				<b><i>Zygia</i></b>	<b><i>Zygia</i></b>	<b><i>Zygia</i></b>
<i>Morolobium</i> Kosterm.			<b><i>Pithecellobium</i></b>			
<i>Enterolobium</i> Mart.	<b><i>Enterolobium</i></b>	<b><i>Enterolobium</i></b>	<b><i>Enterolobium</i></b>	<b><i>Enterolobium</i></b>	<b><i>Enterolobium</i></b>	<b><i>Enterolobium</i></b>
<i>Cedrelinga</i> Ducke			<b><i>Cedrelinga</i></b>	<b><i>Cedrelinga</i></b>	<b><i>Cedrelinga</i></b>	<b><i>Cedrelinga</i></b>
<i>Lysiloma</i> Benth.	<b><i>Lysiloma</i></b>	<b><i>Lysiloma</i></b>	<b><i>Lysiloma</i></b>	<b><i>Lysiloma</i></b>	<b><i>Lysiloma</i></b>	<b><i>Lysiloma</i></b>
<i>Chloroleucon</i> Britton & Rose ex. Record	<b><i>Pithecellobium</i></b>	<b><i>Chloroleucon</i></b>	<b><i>Pithecellobium</i></b>	<b><i>Chloroleucon</i></b>	<b><i>Chloroleucon</i></b>	<b><i>Chloroleucon</i></b>
<i>Leucochloron</i> Barneby & Grimes		<b><i>Pithecellobium</i></b>		<b><i>Pithecellobium</i></b>	<b><i>Leucochloron</i></b>	<b><i>Leucochloron</i></b>
<i>Blanchetiodendron</i> Barneby & <i>Pseudoalbizzia</i> Britton & Rose		<b><i>Pseudoalbizzia</i></b>		<b><i>Albizia</i></b>	<b><i>Albizia</i></b>	<b><i>Albizia</i></b>
<i>Hesperalbizia</i> Barneby & Grimes					<b><i>Hesperalbizia</i></b>	<b><i>Hesperalbizia</i></b>
<i>Pseudosamanea</i> Harms	<b><i>Lysiloma</i></b> .		<b><i>Pseudosamanea</i></b>		<b><i>Pseudosamanea</i></b>	<b><i>Pseudosamanea</i></b>
<i>Samanea</i> Merrill	<b><i>Pithecellobium</i></b>	<b><i>Samanea</i></b>	<b><i>Samanea</i></b>		<b><i>Samanea</i></b>	<b><i>Samanea</i></b>
<i>Sassa</i> Bruce ex. J.F.Gmel.	<b><i>Albizia</i> sect. <i>Zygia</i></b>		<b><i>Acacia</i></b>		<b><i>Zygia</i></b>	<b><i>Zygia</i></b>

americanos, incluindo cerca de 357 espécies. Além disso, estabeleceram cinco alianças de gêneros, sendo quatro bem definidas (“Abarema”, “Samanea”, “Chloroleucon”, “Inga”) e uma composta por gêneros incertos quanto ao seu posicionamento (*Albizia*, *Enterolobium* Mart. e *Cedrelinga* Ducke), sendo o gênero *Lysiloma* Benth. considerado como intermediário entre as tribos Ingeae e Acacieae.

O gênero *Calliandra* foi originalmente descrito por Benthham (1840) com 18 espécies neotropicais e caracterizado pelas flores com estames numerosos, vistosos e o fruto elasticamente deiscente a partir do ápice. Benthham (1844; 1875; Tabela 2) subdividiu o gênero em cinco séries (*Macrophyllae*, *Laetevirentes*, *Pedicellatae*, *Nitidae* e *Racemosae*) baseadas, principalmente, em caracteres de folhas e inflorescências. Benthham (1875) expandiu a distribuição do gênero à Ásia com quatro novas espécies. Posteriormente, mais espécies não neotropicais foram descritas, uma asiática (Urban, 1900) e três africanas (Harms 1921; Thulin & Hunder 1981; Tabela 2). Além de novos táxons descritos outras espécies (da ser. *Laetevirentes* e duas da ser. *Macrophyllae*) foram separadas de *Calliandra* por Hernández (1986) e transferidas para *Zapoteca*. *Calliandra* e *Zapoteca* diferem entre si, principalmente, em caracteres polínicos. *Zapoteca* apresenta políades acalimadas (grãos de pólen livres, sem uma exina em comum a todos os grãos), com 16-grãos, radialmente simétricas e ornamentação da exina granular e *Calliandra* uma políade calimada (com uma exina comum a todos os grãos de pólen) composta por 8-grãos e com um apêndice viscoso na célula basal, que tem a função de aderência à região estigmática durante o processo de polinização (Greissl 2006).

O gênero foi recentemente revisado por Barneby (1998), que o excluiu dos elementos africanos e asiáticos. Desse modo, na atual circunscrição, *Calliandra* é um gênero exclusivamente neotropical com 132 espécies subdivididas em cinco seções,

definidas principalmente, pela arquitetura das inflorescências (Tabela 2). A seção *Androcallis* é diagnosticada pela ocorrência de inflorescências laterais isoladas partindo de ramos diferenciados, denominados de braquiblastos. A seção *Calliandra* caracteriza-se por apresentar unidades de inflorescências agrupadas em pseudo-racemos terminais. As espécies da seção *Calliandra* são distribuídas principalmente em áreas de campos rupestres. A seção *Acroscias* apresenta inflorescência em uma única umbela terminal. A seção monotípica *Acistegia* possui espículas estipulares não observadas nas outras seções, mas encontrada em duas espécies endêmicas das Antilhas. As duas espécies da seção *Microcallis*, apresentam um pseudo-racemo terminal, mas flores bastante reduzidas (5-7mm de comprimento).

Das 18 espécies paleotropicals excluídas do gênero *Calliandra* por Barneby (1998), nove espécies foram transferidas para o gênero *Viguieranthus* Villiers (Villiers 2002), uma sinonimizada em *Thailentadopsis nitida* Lewis & Schrire (Lewis & Schrire 2003) e oito ainda de posição taxonômica não definida.

*Calliandra* foi incluído na Aliança *Inga* por Barneby & Grimes (1996), juntamente com *Macrosamanea* Britton & Rose, *Cojoba* Britton & Rose, *Inga* Mill., *Zygia* P.Browne (incluindo *Marmaroxylon* Killip), *Zapoteca* H.M.Hern. e *Archidendron* F.Muell. No entanto, seu posicionamento é incerto. Em alguns trabalhos, o gênero *Zapoteca*, que foi segregado de *Calliandra* por Hernández (1986), é sustentado como grupo-irmão de *Calliandra* (Grimes 1995; Barneby & Grimes 1996; Luckow 2000). No trabalho de Luckow *et al.* (2003), entretanto, o gênero aparece como grupo-irmão de *Cedrelinga*.

*Calliandra* apresenta características atípicas para Ingeae e, até mesmo, em relação às demais Mimosoideae, como exemplos podem ser citados caracteres ontogenéticos (Prenner 2004, 2005) como sépalas com prefloração imbricada e

Tabela 2 – Sinopse das principais alterações em *Calliandra* a partir da classificação de Bentham (1844-1875) a Lewis *et al.* (2005).

Bentham (1844-1875)	Michele (1883)	Thulin <i>et al.</i> (1981)	Hernandez (1986)	Barneby (1998)	Villiers (2002)	Lewis & Rico Arce (2005)
<b>Ser. <i>Macrophyllae</i></b>				<b>Sect. <i>Androcallis</i></b>		<b>CALLIANDRA</b>
Espécies americanas						
<i>C. cynometroides</i>						' <i>Calliandra</i> ' espécies asiáticas
<i>C. griffithii</i>						
<i>C. umbrosa</i>						
<i>C. amazonica</i> + <i>C. aculeata</i>			<b>Zapoteca</b>	<b>Zapoteca</b>		<b>Zapoteca</b>
<b>Ser. <i>Latevirentes</i></b>						
<b>Ser. <i>Pedicellatae</i></b>				<b>Sect. <i>Acistegia</i></b>		
<i>C. pedicellata</i>				<b>Sect. <i>Androcallis</i></b>		
Demais espécies						
<i>C. blanchetii</i>						
<i>C. leptopoda</i>				<b>Sect. <i>Microcallis</i></b>		
<b>Ser. <i>Racemosae</i></b>						
<i>C. parviflora</i>						
<i>C. houstoniana</i>						
<i>C. grandiflora</i>						
<b>Ser. <i>Nitidae</i></b>				<b>Sect. <i>Calliandra</i></b>		
<i>C. virgata</i>						
<i>C. fasciculata</i>						
<i>C. viscidula</i>						
<i>C. haematomma</i>				<b>Sect. <i>Acistegia</i></b>		
<i>C. geminata</i>						<b>Thailentadopsis</b>
<i>C. alternans</i>					<b>Viguieranthus</b>	<b>Viguieranthus</b>
		<i>C. redacta</i>				' <i>Calliandra</i> ' espécies africanas
		<i>C. gilbertii</i>				
	<b><i>C. brevicaulis</i></b>			<b>Sect. <i>Acroscias</i></b>		<b>CALLIANDRA</b>

iniciação unidirecional (vs. prefloração valvar e iniciação simultânea nas demais Mimosoideae), estames com iniciação helicoidal (vs. simultânea nas demais Mimosoideae e citogenético (Hernández 1986), número básico de cromossomos igual a 8 ou 11 (vs 13, nas demais Ingeae). Além do relacionamento filogenético incerto, os novos gêneros *Viguieranthus* e *Guinetia* (Rico Arce *et al.* 1999) não foram incluídos nas análises filogenéticas realizadas juntamente com *Calliandra* e *Zapoteca*.

Devido às alterações taxonômicas sofridas no gênero *Calliandra* e seu posicionamento incerto dentre as Ingeae o presente estudo, com base em dados moleculares e polínicos, tem como objetivos: (1) verificar os relacionamentos filogenéticos da tribo Ingeae; (2) identificar a relação filogenética entre as espécies de *Calliandra*; (3) avaliar a evolução dos caracteres macromorfológicos e polínicos em Ingeae e sua aplicação na delimitação de *Calliandra s.l.* (incluindo *Viguieranthus*, *Zapoteca* e táxons paleotropicalis) e (4) propor uma nova classificação para *Calliandra*.

## MATERIAIS E MÉTODOS

**Trabalho de campo:** foram realizadas viagens de campo a 19 localidades no Brasil [**Bahia:** Mucugê, Rio de Contas, Andaraí, Lençóis, Palmeiras, Igatu, Ibicoara, Barra da Estiva, Ilhéus, Abaíra, Feira de Santana, Campo Alegre de Lourdes, Casa Nova, Remanso; **Minas Gerais:** Salinas, Grão Mogol, Janaúba, Januária; **Espírito Santo:** Linhares. **Pernambuco:** Buíque] e seis no México [**Guerrero:** Acapulco, Terra Colorada, Ocotito, Acahuitzotla, Quechultenango, Chilpancingo.

**Táxons amostrados:** as amostras de tecidos foliares foram desidratadas em sílica-gel e espécimes testemunhas foram depositados nos herbários da Universidade Estadual de

Feira da Santana (HUEFS) e da Universidad Nacional Autónoma do México (MEXU). Amostras adicionais para extração de DNA foram retiradas de exsicatas depositadas nos herbários BR, K, MEXU, P e W (acrônimos de acordo com Holmgren & Holmgren 2004).

Foram amostrados 29 gêneros dos 36 atualmente aceitos (Lewis *et al.* 2005) para a tribo Ingeae como grupo interno. Como grupo externo, foram utilizados oito representantes da tribo Acacieae (*Acacia* subg. *Phyllodineae* e *Acacia* subg. *Aculeiferum*) por ser a tribo mais relacionada às Ingeae (Mimosoideae: Luckow *et al.* 2000, 2001 e 2003; Acacieae: Maslin *et al.* 2003, Miller & Bayer 2003, Miller *et al.* 2003) e um da tribo Mimoseae, *Calliandropsis* Hern. & Guinet, por apresentar caracteres carpológicos semelhantes aos de *Calliandra*. Como maior deste estudo foi *Calliandra*, cerca de 80% das 135 atuais espécies foram amostradas, representando todas as seções delimitadas por Barneby (1998). Foram incluídas também as espécies de *Zapoteca* e *Viguieranthus* e os táxons africanos com posicionamento taxonômico indefinido. Entretanto, não foi possível obter uma melhor amostragem dos táxons asiáticos, devido à baixa qualidade do DNA extraído dos materiais herborizados. Os “vouchers” dos materiais utilizados neste estudo estão listados na Tabela 3. Algumas seqüências foram obtidas do GenBank (site: [www.ncbi.nlm.nih.gov](http://www.ncbi.nlm.nih.gov)).

**Extração, amplificação e seqüenciamento de DNA:** os procedimentos moleculares foram realizados em dois laboratórios: LAMOL (Laboratório de Sistemática Molecular de Plantas da Universidade Estadual de Feira de Santana) e JODRELL (Laboratório Molecular do Royal Botanic Gardens, Kew). O DNA total foi extraído de folhas utilizando a versão modificada de 2 x CTAB (Doyle & Doyle 1987). Os iniciadores

Tabela 3 – Táxons envolvidos nas análises filogenéticas moleculares e seus respectivos *vouchers* ou acesso do GenBank.

Táxon		Autor	Vouchers/*GENBANK		Herbário	Laboratório de extração	FSA
<i>Abarema</i>	<i>piresii</i>	Barneby & Grimes	P.A.C.L. Assunção	411	HUEFS	LAMOL	03031
<i>Acacia</i>	<i>boliviana</i>	Rusby	AF522981				
<i>Acacia</i>	<i>chamalensis</i>		L. Rico	9532	K	JODRELL	
<i>Acacia</i>	<i>coulteri</i>	Benth.	M. Chase	8245	K	JODRELL	
<i>Acacia</i>	<i>drumondii</i>	Lindl.	AF360725*				
<i>Acacia</i>	<i>drumondii</i>	Lindl.	AF195704*				
<i>Acacia</i>	<i>melanoxylon</i>	R.Br.	AF360723*				
<i>Acacia</i>	<i>melanoxylon</i>	R.Br.	AF195699*				
<i>Acacia</i>	<i>reniformis</i>	Benth.	R. Hernandez	4840	K	JODRELL	
<i>Acacia</i>	<i>rosei</i>	Standl.	E. Lott	4165	K	JODRELL	
<i>Acacia</i>	<i>spinescens</i>	Benth.	AF360700*				
<i>Acacia</i>	<i>spinescens</i>	Benth.	AF195706*				
<i>Acacia</i>	<i>tequilana</i>	S.Watson	L. Rico	1206	K	JODRELL	
<i>Acacia</i>	<i>visco</i>	Lorentz ex Griseb.	Cocinet	s/n	K	JODRELL	
<i>Albizia</i>	<i>adinocephala</i>	Britton & Rose	AF522995*				
<i>Albizia</i>	<i>bermudiana</i>		AF522992*				
<i>Albizia</i>	<i>berteriana</i>	Fawcett & Rendle	AF367005*				
<i>Albizia</i>	<i>harveyi</i>	Fourn.	AF522991*				
<i>Albizia</i>	<i>kalkora</i>	Prain	AF522945*				
<i>Albizia</i>	<i>lebbeck</i>	(L.) Benth.	DQ398005*				
<i>Albizia</i>	<i>plurijuga</i>	Britton & Rose	AF522993*				
<i>Albizia</i>	<i>polycephala</i>	(H.B. & K.) Killip	R.M. Harley	54554	K	JODRELL	23939
<i>Albizia</i>	<i>polycephala</i>	(H.B. & K.) Killip	K. Almeida	123	K	JODRELL	23940
<i>Albizia</i>	<i>sinaloensis</i>	Britton & Rose	AF522946*				
<i>Albizia</i>	<i>tomentosa</i>	Standl.	AF522994*				
<i>Balizia</i>	<i>pedicellaris</i>	(DC. Ex Collad.) Irwin & Barneby	E.R. Souza	358	HUEFS	LAMOL	01105
<i>Blanchetiodendron</i>	<i>blanchetii</i>	(Benth.) Barneby & Grimes	L.P. Queiroz	7085	HUEFS	LAMOL	00010
<i>Calliandra</i>	<i>aeschynoménoides</i>	Benth.	E.R. Souza	390	HUEFS	LAMOL	01119
<i>Calliandra</i>	<i>angustifolia</i>	Spruce ex. Benth.	J.R.I. Wood	16132	K	JODRELL	23538

<i>Calliandra</i>	<i>bahiana</i>	Renv.	K.R.B Leite	175	HUEFS	LAMOL	00002
<i>Calliandra</i>	<i>bahiana</i>	Renv.	E.R. Souza	337	HUEFS	LAMOL	01092
<i>Calliandra</i>	<i>bella</i>	(Spreng) Benth.	M.L.C. Neves	16	HUEFS	LAMOL	00522
<i>Calliandra</i>	<i>biflora</i>	Tharp	J.M. Aguilar P.	1111	MEXU	LAMOL	05579
<i>Calliandra</i>	<i>blanchetii</i>	Benth.	A. Oliveira	151	HUEFS	LAMOL	00386
<i>Calliandra</i>	<i>brevicaulis</i>	M. Micheli	S. Caceres	362	K	JODRELL	23930
<i>Calliandra</i>	<i>brevipes</i>	Benth.	R. Kummrow	2078	HUEFS	LAMOL	01151
<i>Calliandra</i>	<i>caeciliae</i>	Harms	T.S. Cochran	13160	HUEFS	LAMOL	05581
<i>Calliandra</i>	<i>californica</i>	Benth.	M.E. Jones	22440	HUEFS	LAMOL	05596
<i>Calliandra</i>	<i>calycina</i>	Benth.	E.R. Souza	333	HUEFS	LAMOL	01091
<i>Calliandra</i>	<i>chilensis</i>	Benth.	M. Acosta	BB 018	K	JODRELL	23511
<i>Calliandra</i>	<i>coccinea</i>	Renv.	A Rapini	1046	HUEFS	LAMOL	01076
<i>Calliandra</i>	<i>conferta</i>	Benth.	J.P.M. Brenan,	14370	K	JODRELL	23512
<i>Calliandra</i>	<i>coriacea</i>	(Willd.) Benth.	D.J. Macqueen	623	K	JODRELL	23513
<i>Calliandra</i>	<i>crassipes</i>	(Nees) Renv.	E.R. Souza	378	HUEFS	LAMOL	01114
<i>Calliandra</i>	<i>cumbucana</i>	Renvoize	E.R. Souza	361	HUEFS	LAMOL	01108
<i>Calliandra</i>	<i>debilis</i>	Renv.	R.M. Harley	18676	HUEFS	LAMOL	01138
<i>Calliandra</i>	<i>depauperata</i>	Benth.	E.R. Souza	412	HUEFS	LAMOL	01122
<i>Calliandra</i>	<i>depauperata</i>	Benth.	L.P. Queiroz	7073	HUEFS	LAMOL	00385
<i>Calliandra</i>	<i>dysantha</i>	Benth.	E.R. Souza	344	HUEFS	LAMOL	01081
<i>Calliandra</i>	<i>eriophylla</i>	Benth.	R.T. Colín	14773	MEXU	LAMOL	02611
<i>Calliandra</i>	<i>erubescens</i>	Renv.	E.R. Souza	338	HUEFS	LAMOL	01093
<i>Calliandra</i>	<i>fasciculata</i>	Benth.	E.R. Souza	346	HUEFS	LAMOL	01083
<i>Calliandra</i>	<i>goldimanii</i>	Rose ex Barneby	C.E. Hughes	1493	K	JODRELL	23515
<i>Calliandra</i>	<i>gintonii</i>	Barneby	G.B. Hinton	4099	K	JODRELL	23516
<i>Calliandra</i>	<i>gilbertii</i>	Thulin & Hunde	M. Tardelli	67	K	JODRELL	23497
<i>Calliandra</i>	<i>haematomma</i>	Benth.	M. Fuertes	1927	K	JODRELL	23620
<i>Calliandra</i>	<i>harrisii</i>	(Lindl.) Benth.	J.R.I. Wood	17334	K	JODRELL	23933
<i>Calliandra</i>	<i>hirsuta</i>	(G. Don) Benth.	A. Salinas T.	8203	MEXU	LAMOL	05604
<i>Calliandra</i>	<i>hirtiflora</i>	Benth.	E.R. Souza	360	HUEFS	LAMOL	01107
<i>Calliandra</i>	<i>houstoniana</i>	(Miller) Standley	R.T. Colín	16765	MEXU	LAMOL	02624
<i>Calliandra</i>	<i>humilis</i>	Benth.	P. Tenório L.	5970	MEXU	LAMOL	05582
<i>Calliandra</i>	<i>hygrophila</i>	Mackinder & G.P. Lewis	E.R. Souza.	331	HUEFS	LAMOL	01089

<i>Calliandra</i>	<i>hymenaeoides</i>	Benth.	N.T. Silva	1807		LAMOL	01157
<i>Calliandra</i>	<i>ligna</i>	Barneby	J.R. Pirani	4163	HUEFS	LAMOL	01146
<i>Calliandra</i>	<i>involuta</i>	Mackinder & G.P.Lewis	G.P. Lewis	7248	HUEFS	LAMOL	01140
<i>Calliandra</i>	<i>juzepczukii</i>	Standl.	A. Saynes V.	2354	MEXU	LAMOL	05999
<i>Calliandra</i>	<i>lanata</i>	Benth.	A. Rapini	1045	HUEFS	LAMOL	01075
<i>Calliandra</i>	<i>laxa</i> 1	(Willd.) Barneby	M.J. Jansen-Jacobs	76	MEXU	LAMOL	05584
<i>Calliandra</i>	<i>laxa</i> 2	(Willd.) Barneby	G.T. Prance,	29534	MEXU	LAMOL	05593
<i>Calliandra</i>	<i>leptopoda</i> 1	Benth.	L.P. Queiroz	5834	HUEFS	LAMOL	01143
<i>Calliandra</i>	<i>leptopoda</i> 2	Benth.	B. Stannard	5152	K	JODRELL	23928
<i>Calliandra</i>	<i>leptopoda</i> 3	Benth.	G.P. Lewis	1884	K	JODRELL	23928
<i>Calliandra</i>	<i>lintea</i>	Barneby	E.R. Souza	350	HUEFS	LAMOL	01098
<i>Calliandra</i>	<i>longipes</i>	Benth.	B.M.T. Walter	2675	HUEFS	LAMOL	01145
<i>Calliandra</i>	<i>longipinna</i>	Benth.	E.R. Souza	376	HUEFS	LAMOL	01113
<i>Calliandra</i>	<i>luetzelburgii</i>	Harms	E.R. Souza	340	HUEFS	LAMOL	01084
<i>Calliandra</i>	<i>macrocalyx</i>	Harms	L.P. Queiroz	9111	HUEFS	LAMOL	00992
<i>Calliandra</i>	<i>magdalenae</i>	(Bert. Ex DC.) Benth.	Q. Jimenez	1883	K	JODRELL	23519
<i>Calliandra</i>	<i>molinae</i>	Standley	M. Chorley	1	BM	JODRELL	23521
<i>Calliandra</i>	<i>molissima</i>	(Willd.) Benth.	T.D. Pennington	16851	K	JODRELL	23523
<i>Calliandra</i>	<i>mucugeana</i>	Renv.	E.R. Souza	329	HUEFS	LAMOL	01087
<i>Calliandra</i>	<i>nebulosa</i>	Barneby	E.R. Souza	342	HUEFS	LAMOL	01094
<i>Calliandra</i>	<i>parvifolia</i>	(Hook & Arn.) Speg.	E.R. Souza	357	HUEFS	LAMOL	01120
<i>Calliandra</i>	<i>parviflora</i>	Benth.	J.R.I. Wood	19934	K	JODRELL	23929
<i>Calliandra</i>	<i>paterna</i>	Barneby	E.R. Souza	353	HUEFS	LAMOL	01100
<i>Calliandra</i>	<i>pedicellata</i>	Benth.	L.L. Ekman	985	K	JODRELL	23555
<i>Calliandra</i>	<i>physocalyx</i>	H. Hernandez & Sousa	R.T. Colín	16773	MEXU	LAMOL	02630
<i>Calliandra</i>	<i>pilgeriana</i>	Harms	T.S. Nunes	980	HUEFS	LAMOL	00003
<i>Calliandra</i>	<i>pittieri</i>	Standl.	AF365052*				
<i>Calliandra</i>	<i>pubens</i>	Renvoize	R.M. Harley	16684	HUEFS	LAMOL	01141
<i>Calliandra</i>	<i>redacta</i>	(J.H. Roos) Thulin & Hude	Oliver	338	K	JODRELL	23499
<i>Calliandra</i>	<i>renvoizeana</i>	Barneby	E.R. Souza	383	HUEFS	LAMOL	01117
<i>Calliandra</i>	<i>rhodocephala</i>	Donn. Sm.	W. Haber	11246	K	JODRELL	23525
<i>Calliandra</i>	<i>riparia</i>	Pittier	J.L. Hage	1860	HUEFS	LAMOL	01149
<i>Calliandra</i>	<i>rubescens</i>	(Martens & Galeottii) Standley	M. Sousa	8600	MEXU	LAMOL	05601

<i>Calliandra</i>	<i>sessilis</i>	Benth.	C. Correia	105	HUEFS	LAMOL	00390
<i>Calliandra</i>	<i>sincorana</i>	Harms	E.R. Souza	359	HUEFS	LAMOL	01106
<i>Calliandra</i>	<i>sp nova</i>		R.T. Colín	16771	MEXU	LAMOL	02628
<i>Calliandra</i>	<i>spinosa</i>	Ducke	E.R. Souza	138	HUEFS	LAMOL	00389
<i>Calliandra</i>	<i>surinamensis</i>	Benth.	J. Jardim	4524	HUEFS	LAMOL	02875
<i>Calliandra</i>	<i>taxifolia</i>	(Kunth) Benth.	J.E. Madsen	8368-B	K	JODRELL	23526
<i>Calliandra</i>	<i>tergemina</i>	(Linnaeus) Benth.	L.A. Perez J.	1235		LAMOL	05597
<i>Calliandra</i>	<i>trinervia</i>	Benth.	AF365052*				
<i>Calliandra</i>	<i>trinervia</i>	Benth.	AF278516*				
<i>Calliandra</i>	<i>tsugoides</i>	Cowan	G.T. Prance	28958	MEXU	LAMOL	05592
<i>Calliandra</i>	<i>tweediei</i>	Benth.	G. Hatschbach	61367	HUEFS	LAMOL	01154
<i>Calliandra</i>	<i>umbellifera</i>	Benth.	L.P. Félix	7825	HUEFS	LAMOL	01152
<i>Calliandra</i>	<i>umbrosa</i>	Benth.	Griffith	1935	K	JODRELL	23500
<i>Calliandra</i>	<i>vaupesiana</i>	Cowan	J. Duivenvoorden	271	K	JODRELL	23536
<i>Calliandra</i>	<i>virgata</i>	Benth.	R.F. Vieira,	1680	HUEFS	LAMOL	01144
<i>Calliandra</i>	<i>virgata</i>	Benth.	F.H.F.Oldenburger	1879	K	JODRELL	23932
<i>Calliandra</i>	<i>viscidula</i>	Benth.	E.R. Souza	332	HUEFS	LAMOL	01090
<i>Calliandra</i>	<i>viscidula</i>	Benth.	E.R. Souza	327	HUEFS	LAMOL	01085
<i>Calliandropsis</i>	<i>nervosus</i>	(Britton & Rose) H. M.Hern & P.Guinet	C.E. Hughes	1784	K	JODRELL	23501
<i>Calliandropsis</i>	<i>nervosus</i>	(Britton & Rose) H. M.Hern & P.Guinet	AF278520*				
<i>Cedrelinga</i>	<i>catenaeformis</i>	Ducke	J.R. Nascimento	674	INPA	LAMOL	03030
<i>Cedrelinga</i>	<i>catenaeformis</i>	Ducke	AF278511*				
<i>Chloroleucon</i>	<i>extortum</i>	Barneby & Grimes	L.P. Queiroz	7287	HUEFS	LAMOL	00009
<i>Chloroleucon</i>	<i>foliolosum</i>	(Benth.) G.P. Lewis	L.P. Queiroz	7205	HUEFS	LAMOL	00008
<i>Chloroleucon</i>	<i>mangense</i>	Britton & Rose	AF278517*				
<i>Chloroleucon</i>	<i>mangense</i>	Britton & Rose	AF522950				
<i>Cojoba</i>	<i>arborea</i>	(L.) Britton & Rose	M. Chase	8244	K	JODRELL	
<i>Cojoba</i>	<i>catenata</i>	(Donn.Sm.) Britton & Rose	AY944538*				
<i>Ebenopsis</i>	<i>confinis</i>	(Standl.) Barneby & Grimes	M. Sousa	224	MEXU	LAMOL	05594
<i>Ebenopsis</i>	<i>ebano</i>	(Berland.) Barneby & Grimes	Q.B.A.F. Ku	358	MEXU	LAMOL	05586
<i>Ebenopsis</i>	<i>ebano</i>	(Berland.) Barneby & Grimes	AF522951*				
<i>Enterolobium</i>	<i>contortisiliquum</i>	(Vell.) Morong	AF522952*				
<i>Enterolobium</i>	<i>cyclocarpum</i>	Griseb.	AF278518*				

<i>Enterolobium</i>	<i>cyclocarpum</i>	Griseb.	AF522953*				
<i>Enterolobium</i>	<i>timbouva</i>	Mart.	L.P. Queiroz	7973	HUEFS	LAMOL	00845
<i>Faidherbia</i>	<i>albida</i>	(Delile) A. Cheval	AF278507*				
<i>Faidherbia</i>	<i>albida</i>	(Delile) A. Cheval	AF522954*				
<i>Havardia</i>	<i>albicans</i>	Britton & Rose	AF522956*				
<i>Havardia</i>	<i>campylacantha</i>	(L. Rico & M. Sousa) Barneby & Grimes	E.A.P. Garcia	1155	MEXU	LAMOL	05589
<i>Havardia</i>	<i>pallens</i>	Britton & Rose	R.H. Magana	6462	MEXU	LAMOL	05590
<i>Havardia</i>	<i>pallens</i>	Britton & Rose	AF522955*				
<i>Havardia</i>	<i>mexicana</i>	Britton & Rose	A.L. Reina G.	98-223	MEXU	LAMOL	05615
<i>Havardia</i>	<i>mexicana</i>	Britton & Rose	E. Joyal	2019	MEXU	LAMOL	05616
<i>Hydrochorea</i>	<i>corymbosa</i>	(L.C. Rich.) Barneby & Grimes	G.C. Ferreira	571	K	JODRELL	23502
<i>Inga</i>	<i>edulis</i>	Mart.	AF522957*				
<i>Inga</i>	<i>gracilifolia</i>	Ducke	J.E.L.S. Ribeiro	1388	INPA	LAMOL	03028
<i>Inga</i>	<i>laurina</i>	(Sw.) Willd.	E.R. Souza	387	HUEFS	LAMOL	01118
<i>Inga</i>	<i>thibaudiana</i>	DC.	M.A.S. Costa	1001	INPA	LAMOL	03024
<i>Leucochloron</i>	<i>limae</i>	Barneby & Grimes	M. Chase	8250	K	JODRELL	
<i>Lysiloma</i>	<i>acapulcensis</i>	Benth.	AF522958*				
<i>Lysiloma</i>	<i>divaricatum</i>	Benth.	AF522940*				
<i>Lysiloma</i>	<i>latisiliquum</i>	(L.) Benth.	C.E. Hughes	486	K	JODRELL	23504
<i>Lysiloma</i>	<i>tergemina</i>	Benth.	AF522959*				
<i>Macrosamanea</i>	<i>macrocalyx</i>	(Ducke) Barneby & Grimes	J.G. Ruhl morum	17499	K	JODRELL	23507
<i>Guinetia</i>	<i>tehuantepecensis</i>	Rico & Sousa	M. Sousa	7433	K	JODRELL	23534
<i>Pararchidendron</i>	<i>pruinatum</i>	(Benth.) I.C. Nielsen	AF522961*				
<i>Paraserianthes</i>	<i>lophanta</i>	(Willd.) I.C. Nielsen	AF522962*				
<i>Pithecellobium</i>	<i>diversifolium</i> 1	Benth.	A. Laurenio	71	K	JODRELL	23941
<i>Pithecellobium</i>	<i>diversifolium</i> 2	Benth.	L.P. Queiroz	3740	K	JODRELL	23942
<i>Pseudosamanea</i>	<i>guachapale</i>	Harms	J.E. Madsen	83914	K	JODRELL	23508
<i>Pseudosamanea</i>	<i>guachapale</i>	Harms	AF522964				
<i>Samanea</i>	<i>saman</i>	(Jacq.) Merr.	E.R. Souza	386	HUEFS	LAMOL	1078
<i>Samanea</i>	<i>saman</i>	(Jacq.) Merr.	AF522965				
<i>Sphinga</i>	<i>acatlensis</i>	(Benth.) Barneby & Grimes	A. Martinez B.,	339	MEXU	LAMOL	05587
<i>Sphinga</i>	<i>platyloba</i>	(Spreng.) Britton & Rose	R. Martinez C.	23533	K	JODRELL	23532
<i>Viguieranthus</i>	<i>alternans</i>	(Benth.) Villiers	R. Randrianaivo	373	P	JODRELL	23609

<i>Viguieranthus</i>	<i>ambogensis</i>	(Viguier) Villiers	J.N. Labat	2197	K	JODRELL	23487
<i>Viguieranthus</i>	<i>densinervus</i>	Villiers	SF	12564	K	JODRELL	23489
<i>Viguieranthus</i>	<i>glaber</i>	Villiers	D.J. Du Puy	M247	K	JODRELL	23490
<i>Viguieranthus</i>	<i>kony</i>	(Viguier) Villiers	R. Rakoto	296	P	JODRELL	23491
<i>Viguieranthus</i>	<i>megalophyllus</i>	(Viguier) Villiers	R. Rabevohitra	2354	P	JODRELL	23612
<i>Viguieranthus</i>	<i>pervillei</i>	(Drake) Villiers	R. Capuro	9150	K	JODRELL	23492
<i>Viguieranthus</i>	<i>subauriculatus</i>	Villiers	D. Turk	107	P	JODRELL	23615
<i>Viguieranthus</i>	<i>umbiliscus</i>	Villiers	R. Capuro	796	K	JODRELL	23494
<i>Zapoteca</i>	<i>alinae</i>	H.Hern.	G. Manzanero M.	1137	MEXU	LAMOL	05606
<i>Zapoteca</i>	<i>formosa</i>	(Kunth) H.M. Hern.					
<i>Zapoteca</i>	<i>filipes</i>	(Benth.) H.M. Hern.	E.R. Souza	324	HUEFS	LAMOL	00005
<i>Zapoteca</i>	<i>lambertiana</i>	(G.Don) H.M. Hern.	A.L.H. Mayfield	854	MEXU	LAMOL	05608
<i>Zapoteca</i>	<i>tetragona</i>	(Willd.) H.M. Hern.	G. Flores F.	669	MEXU	LAMOL	05614
<i>Zapoteca</i>	<i>tetragona</i>	(Willd.) H.M. Hern.	AF278515*				
<i>Zapoteca</i>	<i>tetragona</i>	(Willd.) H.M. Hern.	AF522966*				
<i>Zapoteca</i>	<i>sousae</i>	H.M. Hern. & A. Campos	A. Campos	5224	MEXU	LAMOL	05613
<i>Zygia</i>	<i>lathetica</i>	Barneby & Grimes	AY9444550*				
<i>Zygia</i>	<i>racemosa</i>	(Ducke) Barneby & Grimes	J.E.L.S.Ribeiro	1383	INPA	LAMOL	03027

utilizados para amplificação do espaçador interno transcrito (ITS) foram: ITS4 e ITS5 (White *et al.* 1990) para apenas 18 espécimes; 75 e 92 (Desfeaux *et al.* 1996) para a maioria das amostras; 17SE e 26SE (Sun *et al.* 1994) para algumas não amplificadas pelos iniciadores citados anteriormente; ou ainda quando necessário em duas reações utilizando uma combinação dos iniciadores 75 com ITS2 e 92 com ITS3 (Tabela 4).

O íntron *trnL* e o espaçador intergênico *trnL-F* foram amplificados em duas reações, uma utilizando a combinação dos iniciadores universais “c” e “d” e a outra “e” e “f” (Taberlet *et al.* 1991). As reações de PCR (Polymerase Chain Reaction) foram realizadas com a utilização de: **1)** 22,5µl do ReddyMix Master Mix (2,5mM MgCl<sub>2</sub> para reações de *trnL* e *trnL-F*; 1,5mM MgCl<sub>2</sub> – para reações de ITS) da ABgene com a adição de 0,5µl de BSA (“bovine serum albumin” - 0,4%), 0,5µl de cada iniciador (concentração de 15pmol) e 1µl DNA (volume total da reação = 25µl); **2)** o nrDNA foi amplificado por PCR em volume final 50µl com tampão de reação para PCR 1X, 2,5mM MgCl<sub>2</sub>, 1mM dNTPs, 0,5µM de cada iniciador (concentração de 15pmol) 0,5µM BSA, 2% DMSO, 1M betaína e 0,25 unidades de *Taq* DNA polymerase (Phoneutria LTDA, Belo Horizonte, Brasil). Os programas utilizados para ampliações de ITS foram: com o ReddyMix Master Mix, 35-40 ciclos de 94°C para desnaturação, durante 30seg; 48°C para anelamento, 1min e 72°C para extensão, 1:30min e, para o segundo método, diferindo apenas na temperatura de anelamento, 50 (ITS 4 e 5, 17SE e 26SE) e 58°C (ITS 92 e 75). Nas ampliações para *trnL* e *trnL-F*, foi utilizado o mesmo programa com temperatura de anelamento 50°C. Todas ampliações foram realizadas no termociclador 9700 Gene Amp da Applied Biosystems. Os produtos de PCR foram purificados ou por coluna de sílica do kit QIAquick (Qiagen) ou por tratamento enzimático com Exonuclease I e Fosfatase Alcalina de Camarão (kit ExoSapIT, GE Healthcare). As reações de seqüenciamento foram realizadas com os

mesmos iniciadores e com o kit Big Dye Terminator versão 3.1 (Applied Biosystems). As amostras foram seqüenciadas em ambas as direções utilizando os seqüenciadores automáticos Spectrumedix (SCE9624) do LAMOL e ABI 3100 do JODRELL. Todas as seqüências obtidas serão depositadas no GenBank.

Tabela 4 – Iniciadores das regiões de DNA utilizados nas análises.

REGIÕES DNA	PRIMERS (5'- 3')
<b>nrDNA</b>	
ITS 92	AAGGTTTCCGTAGGTGAAC
ITS 75	TATGCTTAAACTCAGCGGG
ITS 17SE	ACGAATTCATGGTCCGGTGAAGTGTTTCG
ITS 26SE	TAGAATTCCCCGGTTCGCTCGCCGTTAC
ITS 2	GCTGCGTTCTTCATCGATGC
ITS 3	GCATCGATGAAGAACGCAGC
ITS 4	TCCTCCGCTTATTGATATGC
ITS 5	GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG
<b>cpDNA</b>	
<i>trnL</i> -C	CGAAATCGGTAGACGCTACG
<i>trnL</i> -D	GGGGATAGAGGGACTTGAAC
<i>trnL</i> -E	GGTTCAAGTCCCTCTATCCC
<i>trnL</i> -F	ATTGAACTGGTGACACGAG

**Matriz de dados moleculares e alinhamento:** os eletroferogramas foram editados utilizando os softwares Staden Package (Staden *et al.* 1998) ou Sequencher 4.1 (Gene Codes Corp., Ann Arbor, MI). O alinhamento foi realizado manualmente. Os *indels* foram considerados como dados faltantes. O início e o final de cada matriz foram desconsiderados para excluir artefatos das seqüências próximo da região de anelamento dos iniciadores.

**Análises filogenéticas:** além da análise de cada matriz separadamente, foi realizada uma terceira análise com combinação dos dados de ITS e *trnL*-F. A análise combinada foi realizada apenas com os táxons em comum às análises plastidial e nuclear para evitar a instabilidade causada pela ausência de dados. As análises de Máxima Parcimônia (MP) foram realizadas no programa PAUP- versão 4.0b10 (Swofford 2002), utilizando

Parcimônia de Fitch como critério de optimalidade (caracteres pesados igualmente e não ordenados; Fitch 1971). As árvores de Parcimônia foram encontradas através de busca heurística. Todas as análises foram conduzidas com 1000 replicações e algoritmo TBR (tree bisection and reconnection) salvando 15 árvores por replicação com adição aleatória dos táxons para prevenir busca extensivas em ilhas subótimas. O suporte interno foi calculado através do bootstrap (Felsenstein 1985) utilizando 1000 replicações com adição simples e algoritmo TBR, salvando 15 árvores por replicação. Clados com bootstrap (BS) de 50-74% foram descritos como fracamente sustentados, 75-89% como moderadamente sustentados e 90-100% como fortemente sustentados. Para facilitar a ordem da discussão os maiores clados foram nomeados em ordem alfabética na árvore de consenso estrito resultante da análise combinada e, os mesmos nomes foram apresentados nas outras árvores. Os clados diferentes aos da árvore resultante da análise combinada encontrados nas outras árvores, ITS e *trnL-F* não foram nomeados.

Foram realizadas três análises para DNA plastidial: 1) Análise I: para esta análise foram incluídas todas as sequências completas, (íntron *trnL* + espaçador intergênico *trnL-F*) e parciais (íntron *trnL*); 2) Análise II: apenas sequências do íntron *trnL*; Análise III: realizada apenas com as amostras que possuem as sequências completas (íntron *trnL* e espaçador intergênico *trnL-F*). Essas diferentes amostragens foram realizadas com o objetivo de avaliar se a presença de táxons com uma grande quantidade de dados faltantes influenciaria os resultados da análise. A análise de melhor resolução foi utilizada na análise combinada.

A análise de congruência entre os diferentes conjuntos de dados, nrDNA e cpDNA, foi realizada através do teste de homogeneidade de partição (PHT; Felsenstein 1985). Este teste tem sido amplamente utilizado em diversos estudos filogenéticos como

critério para combinação ou rejeição da combinação de dados, embora seja considerado bastante conservador.

Os modelos de substituição para análise Bayesiana foram selecionados para cada região individual, usando o software MRMODELTEST v.2 (Nylander 2004). Por este método, foi selecionado o mesmo modelo GTR+Inv+*gama* para as duas regiões, nuclear e plastidial. A análise Bayesiana foi realizada através do Mr.Bayes 3.1.2 (Ronquist e Huelsenbeck 2003). Foram usadas probabilidades anteriores uniformes e uma árvore inicial aleatória. Apesar do modelo das duas regiões serem iguais, foram permitidos parâmetros independentes distintos para os caracteres nucleares (ITS) e plastidiais (*trnL-F*). As cadeias de Monte Carlo de Markov (MCMC) foram corridas por 8.000.000 gerações com amostragem a cada 100 gerações. As árvores foram checadas em relação à estabilidade, que aconteceu no início das análises. Porém, devido ao grande número de cadeias corridas, foram descartadas as primeiras 20.000 árvores em cada análise (25%), em posição já bastante avançada dentro da área estável da análise. As árvores remanescentes (60.000) foram usadas para acessar a topologia e as probabilidades posteriores dos dados através do consenso de maioria utilizando o PAUP- 4.0b10 (Swofford 2002).

**Matriz de dados morfológicos:** foram selecionados 43 caracteres morfológicos (Tabela 5) para construção da matriz de dados (Tabela 6) e otimização na árvore de consenso estrito em uma das MPTs (árvores mais parcimoniosas) resultantes da análise de dados plastidiais e nuclear combinados. Cada caráter foi analisado através da observação do material herborizado ou verificado nas literaturas. Os caracteres foram plotados com a utilização do programas WINCLADA (Nixon 1999).

Tabela 5 – Caracteres morfológicos utilizados na análise cladística.

n	Caráter	Estados	Ordenação
1	Crescimento vegetativo 1	0 - proléptico a partir de gemas axilares em folhas persistentes 1 - a partir de gemas silépticas e prolépticas 2 - a partir de gemas prolépticas após a abscisão das folhas	Não ordenado
2	Crescimento vegetativo 2	0 - só ramos longos 1 - ramos longos e braquiblastos	
3	Braquiblastos	0 – ausentes 1 – vegetativos 2 - reprodutivos 3 - ambos	Não ordenados
4	Heterocronia foliar	0 - Ausente 1- Supressão das folhas nos nós proximais 2 - Supressão das folhas nos nós distais 3 - Desenvolvimento retardado das folhas adjacentes às inflorescências	Não ordenado
5	Estípulas 1	0 - presente e persistente 1 - caduca 2 - ausente	Não ordenado
6	Estípulas 2	0 - não modificada em espinho 1 - modificada em espinho	
7	Gemas	0 - sem escamas peroladas 1 - com escamas peroladas	
8	Nectários peciolares	0 - presentes 1 - ausente	
9	Venação foliolar	0 - pinada 1 - palmadas 2 - palmado-pinadas 3 - palmado-dimidiado	Não ordenado
10	Arranjo dos folíolos	0 - opostos 1 - alternos 0 - não como 1	
11	Inflorescência 1	1 - fazendo parte de ramo anual, axilares, decíduos e estritamente reprodutivos	
12	Inflorescência 2	0 - ramos não modificados em espinhos 1 - ramos modificados em espinhos	
13	Inflorescência 3	0 - hermafrodita 1 - andromonóica	
14	Inflorescência 4	0 - monomórficas 1 - heteromórficas	
15	Flores	0 - flores periféricas simétricas 1 - flores periféricas assimétricas/zigomorfas	
16	Flores - disco intraestaminal	0 - ausente em algumas flores 1 - presente em todas as flores	
17	Brácteas florais	0 - nuas 1 - providas com um nectário	
18	Anteras	0 - elípticas (+ longas do que largas) 1 - redondas ou mais largas do que longas	
19	Estemoneozona	0 - ausente 1 - presente	
20	Estigma	0 - puntiforme 1 - alargado (discóide a infundibuliforme)	
21	Pólen	0 - homomórfico 1 - heteromórfico	

22	Pólen - Ornamentação da exina	0 - não reticulada 1 - reticulada 2 - rugulada	Não ordenado
23	Políade	0 - 16 grãos 1 - 8 grãos 2 - 23-32(-36)	Não ordenado / Ordenado
24	Fruto - deiscência 1	0 - deiscente por uma sutura 1 - deiscente pelas duas suturas 2 - indeiscente	Não ordenado
25	Fruto - deiscência 2	0 - não como 1 1 - deiscência elástica a partir do ápice	
26	Fruto - deiscência 3	0 - valvas não ficando espiraladas 1 - valvas ficando espiraladas	
27	Fruto lomentiforme	0 - não lomentiforme 1 - lomentiforme	
28	Fruto - endocarpo	0 - não septado 1 - septado	
29	Fruto - exocarpo	0 - não como 1 1 - valvas externamente vermelhas e carnosas	
30	Sementes	0 - não persistentes no funículo 1 - persistentes no funículo após a deiscência	
31	Sementes - tecido resinóide	0 - ausente 1 - presente em volta de quase toda a semente 2 - presente apenas próximo ao hilo	Não ordenado
32	Sementes - pleurograma	0 - presente 1 - ausente	
33	Semente - envoltório 1	0 - sem mucilagem 1 - com mucilagem	
34	Semente - envoltório 2	0 - não como 1 1 - translúcido em parte, branco em parte	
35	Sementes	0 - não alada 1 - alada	
36	Germinação	0 - epígea 1 - hipógea	
37	Tricomas glandulares avermelhados	0 - ausentes 1 - presentes	
38	Filotaxia	0 - espiralada 1 - dística	
39	Sinflorescências	0 - simples 1 - compostas	
40	Unidade da inflorescência	0 - com raque (espiga ou racemo) 1 - sem raque (glomérulo ou umbela)	
41	Pedicelo	0 - ausente (flores sésseis ou subsésseis) 1 - presente (flores pediceladas) 0 - fasciculada axilar 1 - pseudoracemo 2 - racemo	
42	Sinflorescência - arquitetura	3 - isolada terminal 4 - panículas 5 - espiga 6 - isolada axilar	Não ordenado
43	Políade	0 - acalimada 1 - calimada	

Tabela 6 – Matriz co dadso morfológicos utilizados na análise cladística.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	
abarpresii	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	?	
acaccoulteri	0	1	0	2	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	5	?	
acacdrum	0	1	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	1	?	?	?	?	1	
acacspinescens	0	1	2	2	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	1	?	?	?	?	1	
acacvisco	0	1	0	2	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	1	0	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	?	?	?	?	?	
acacmelanoxyllum	0	1	2	2	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	1	1	?	?	?	1	
albkalkora	0+2	0	0	1	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	?	?	?	0	
albtomentosa	0+2	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	
balizpedicellaris	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	-	0	-	1	1	0+1	-	0	
blanchblanchetii	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	-	1	1	0+1	1	0	
callaeschnomen	0+2	1	3	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	1	1	0	0	1	
callangustifolia	0+2	1	3	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	-	0	-	-	0	-	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	1	-	-	1	
callbahiana	0+2	0	0	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	1	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	
callbella	0+2	1	3	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	
callbiflora	0+2	1	3	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	1	0	0	1	
callbrevicaulis	0+2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	3	1	
callchilensis	0+2	1	3	1	0	1	0	1	-	0	0	0	0	-	0	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	
callcoccinea	0+2	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	
calldepauperata	0+2	1	3	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	1	1	-	-	1
calldysantha	0+2	1	3	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0+1	0	1	
callerubescens	0+2	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	
callfasciculata	0+2	0	0	1	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	
callglomerulata	0+2	1	3	1	0	0	0	1	?	0	0	0	0	1	0	1	-	0	?	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	
callhaematomma	0+2	1	3	1	0	1	0	1	2	0	0	0	0	-	0	-	-	0	-	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	-	0	1		
callharrisii	0+2	1	3	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	
callhygrophila	0+2	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1		
calllaevis	0+2	1	3	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1		
calllaxa	0+2	1	3	1	0	0	0	1	-	0	0	0	0	1	0	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1		
callleptopoda	0+2	0	0	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	1	-	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1		
calllntea	0+2	0	0	1	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1		

callongipes	0+2	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
-------------	-----	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	--

paraslophanta	1	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	?	0	1	1	1	0	0	?						
pitdiversifolium	0+2	1	3	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0					
pseudguachapale	0+2	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0						
samaneasaman	0+2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0					
sphingaacatlensis	0	1	3	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	?	1	1	1	1	?	1	0				
sphingaplatyloba	0	1	3	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	?	1	1	1	1	1	1	0				
vigambogensis	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	
vigdensinervus	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	
vigglaber	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	
vigkony	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0
vigmegalophyllus	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	0	
vigsubauriculatus	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	
zapfilipes	1	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	
zapteträgona	1	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0		
zygracemosa	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0		

**Análises palinológicas:** o material polínico foi obtido de espécimes herborizados depositados nos herbários HUEFS, MEXU e K (acrônimos de acordo com Holmgren & Holmgren 2004). Foram amostradas 11 espécies neotropicais (incluindo representantes das cinco seções definidas por Barneby (1998); Tabela 7) e três paleotropicais de *Calliandra*, uma espécie de *Zapoteca* e uma de *Viguieranthus*. A amostragem de

Tabela 7 - Materiais examinados nas observações polínicas MEV.

<i>Espécie</i>	<i>Material examinado</i>	<i>Herbário</i>
<i>Calliandra biflora</i> Tharp	F.G. Medrano 4682	MEXU
<i>Calliandra brevicaulis</i> M. Micheli	G. Hatschbach 48422	HUEFS
<i>Calliandra chilensis</i> Benth.	M. Acosta BB 018	K
<i>Calliandra cynometroides</i> Beddome	N. Sasidharan 10003	K
<i>Calliandra debilis</i> Renv.	R.M. Harley 18676	HUEFS
<i>Calliandra depauperata</i> Benth.	E.R. Souza 338	HUEFS
<i>Calliandra gilbertii</i> Thulin & Hunde	Tardelli 161	K
<i>Calliandra gilbertii</i> Thulin & Hunde	Powys 493	K
<i>Calliandra haematomma</i> DC. Benth.	P. Wilson 7633	MEXU
<i>Calliandra houstoniana</i> (Miller) Standley	R.T. Colín 16765	MEXU
<i>Calliandra leptopoda</i> Benth.	L.P. Queiroz 5834	HUEFS
<i>Calliandra parviflora</i> Benth.	J.R.I. Wood 19934	K
<i>Calliandra pauciflora</i> (A.Rich.) Griseb.	A. Rico 2111	K
<i>Calliandra umbrosa</i> Benth.	Clarke 44932	K
<i>Calliandra virgata</i> Benth.	R.F. Vieira 1680	K
<i>Viguieranthus umbiliscus</i> Villiers	Capuro, R. 796	K
<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M.Hern.	J.R.I. Wood 8782	K

*Guinetia* não foi possível pela ausência de flor, presente apenas no espécime tipo. Para análise de microscopia eletrônica de varredura (MEV) os grãos foram acetolisados de acordo com o método de Erdtman (1960) e posteriormente desidratados em série alcoólica 50%, 70%, 90% e 100%. Em seguida os grãos de pólen foram depositados em “stubs”, secos à temperatura ambiente e metalizados com ouro (metalizador Balzers SCD 050). As eletromicrografias foram obtidas em microscópio LEO 1430VP.

Os termos utilizados para as descrições polínicas basearam-se no glossário palinológico de Punt *et al.* (1994).

## **RESULTADOS E DISCUSSÃO**

## **FILOGENIA DA TRIBO INGEAE**

## RESULTADOS

### *Características do ITS e trnL na tribo Ingeae*

Foram analisadas seqüências de dois fragmentos de DNA: 137 nucleares (ITS) e 143 plastidiais (*trnL*), resultando em um total de 2574 caracteres, dos quais 1023 pertencem à região nuclear (ITS) e 1551 às plastidiais (*trnL*, *trnL-F*). O íntron *trnL* apresentou de 800-900 pares de bases e o espaçador intergênico *trnL-F*, de 400-700. As características gerais dos dados de DNA estão apresentadas na Tabela 8. As árvores de consenso estrito são apresentadas nas figuras 1-5.

### *Relações filogenéticas em Ingeae*

Os resultados obtidos com DNA nuclear (ITS; Figura 1) apresentaram maior resolução. Dentre as análises plastidiais (Figura 2-4), a análise III (Figura 4), apresentou maior resolução. Com base no teste de homogeneidade de partições (PHT) as regiões nuclear (ITS) e plastidiais (*trnL*, *trnL-F*) foram congruentes ( $P = 0,61$  n.s.). A análise combinada (Figura 5) apresentou uma boa resolução com cerca de 44% dos clados apresentando suporte de bootstrap superior a 80%.

O “clado A” (BS 86%, PP 99) formado pelas espécies de *Acacia* s.s. (*Acacia* subg. *Phyllodinae*; Orchard & Maslin 2003) na árvore de consenso estrito da análise combinada aparece como grupo irmão das Ingeae. Esse clado também é encontrado nas árvores de consenso estrito para as análises nuclear e plastidiais, entretanto em diferentes posicionamentos.

Tabela 8 – Características dos dados de DNA utilizados em relação a uma das árvores mais parcimoniosas de cada análise.

<b>Região de DNA</b>	<b>Compr. alinhado</b>	<b>n°. sítios variáveis</b>	<b>n°. sítios parcimoniosos potencialmente informativos</b>	<b>n°. mudanças/ sítios variáveis</b>	<b>Compr. árvore</b>	<b>CI</b>	<b>RI</b>	<b>TS/TV</b>
<b>Análises plastidiais (<i>trnL-F</i>)</b>								
<b>Análise I</b>	1551	478	210	3,58	753	0.75	0.91	0,83
<b>Análise II</b>	813	204	91	3,47	316	0.76	0.91	0,94
<b>Análise III</b>	1551	378	193	3,00	578	0.75	0.91	0,83
<b>Análise nuclear (ITS)</b>	1023	461	338	5,15	1740	0,45	0,80	1,44
<b>Análise combinada</b>	2563	770	407	4,44	1809	0.56	0.79	1,24

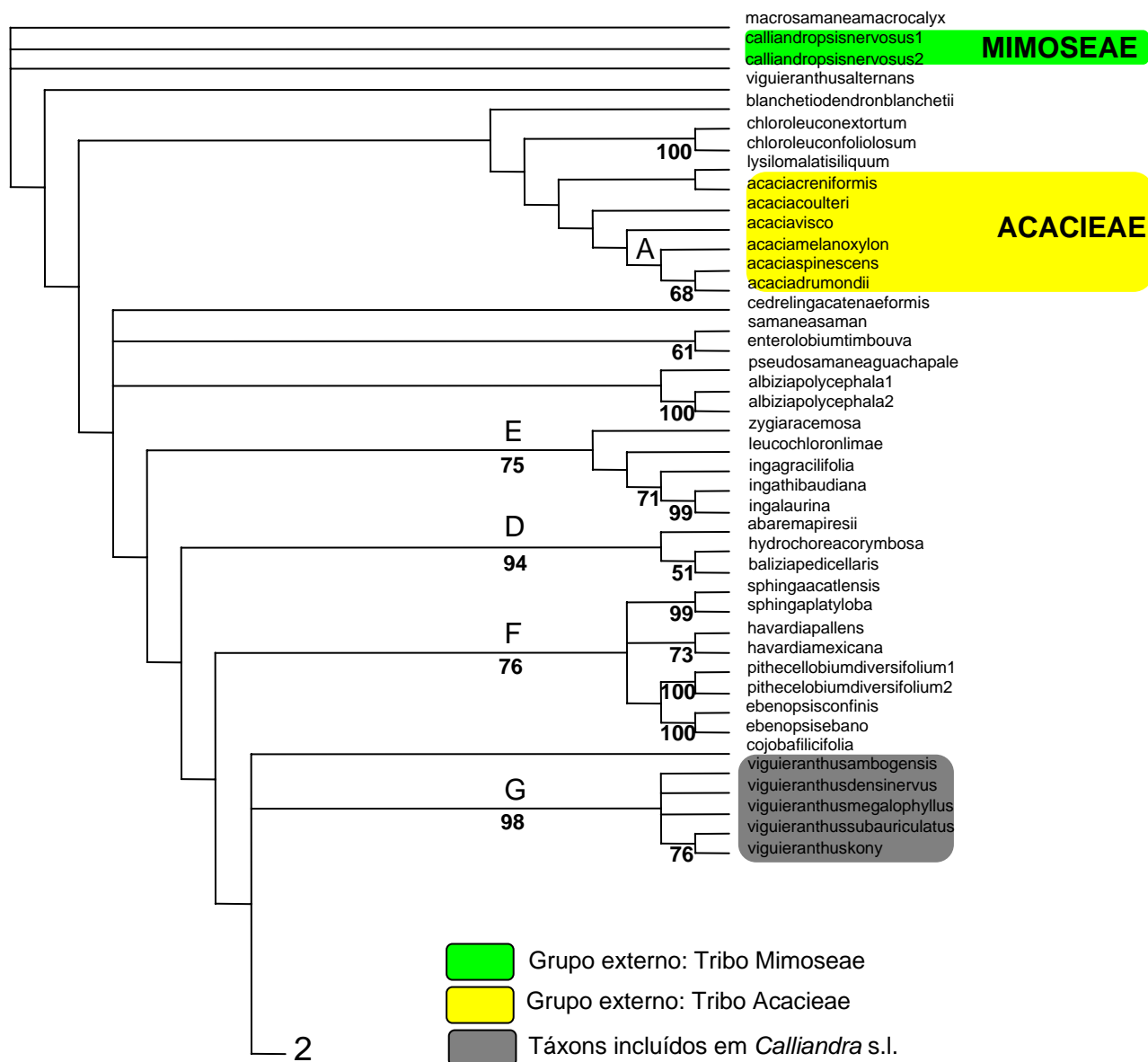


Figura 1 – Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de rDNA (ITS). Os números abaixo dos ramos indicam os valores de *bootstrap* (%).

*Calliandra* Benth. (Barneby 1998)

■ sect. *Androcallis*

■ sect. *Calliandra*

■ sect. *Acistegia*

■ sect. *Microcallis*

■ sect. *Acroscias*

■ Táxons incluídos em *Calliandra* s.l.

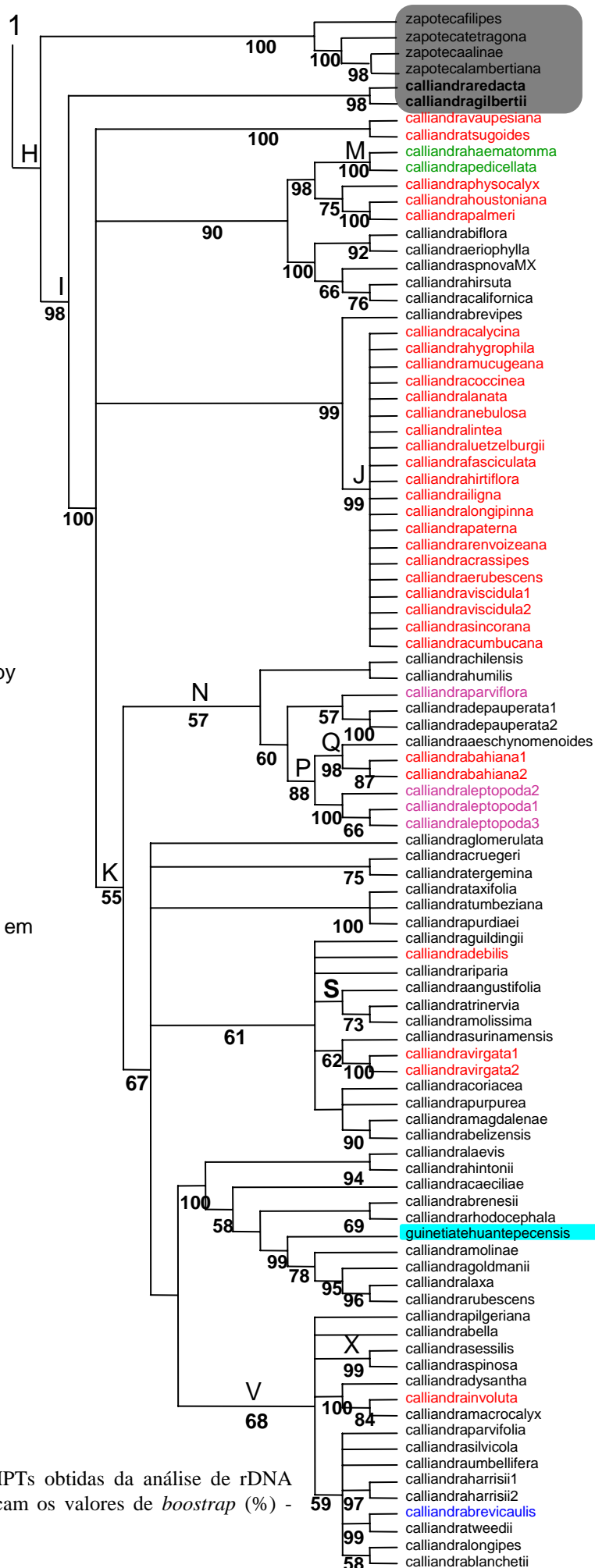


Figura 1 - Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de rDNA (ITS). Os números abaixo dos ramos indicam os valores de *bootstrap* (%) - continuação

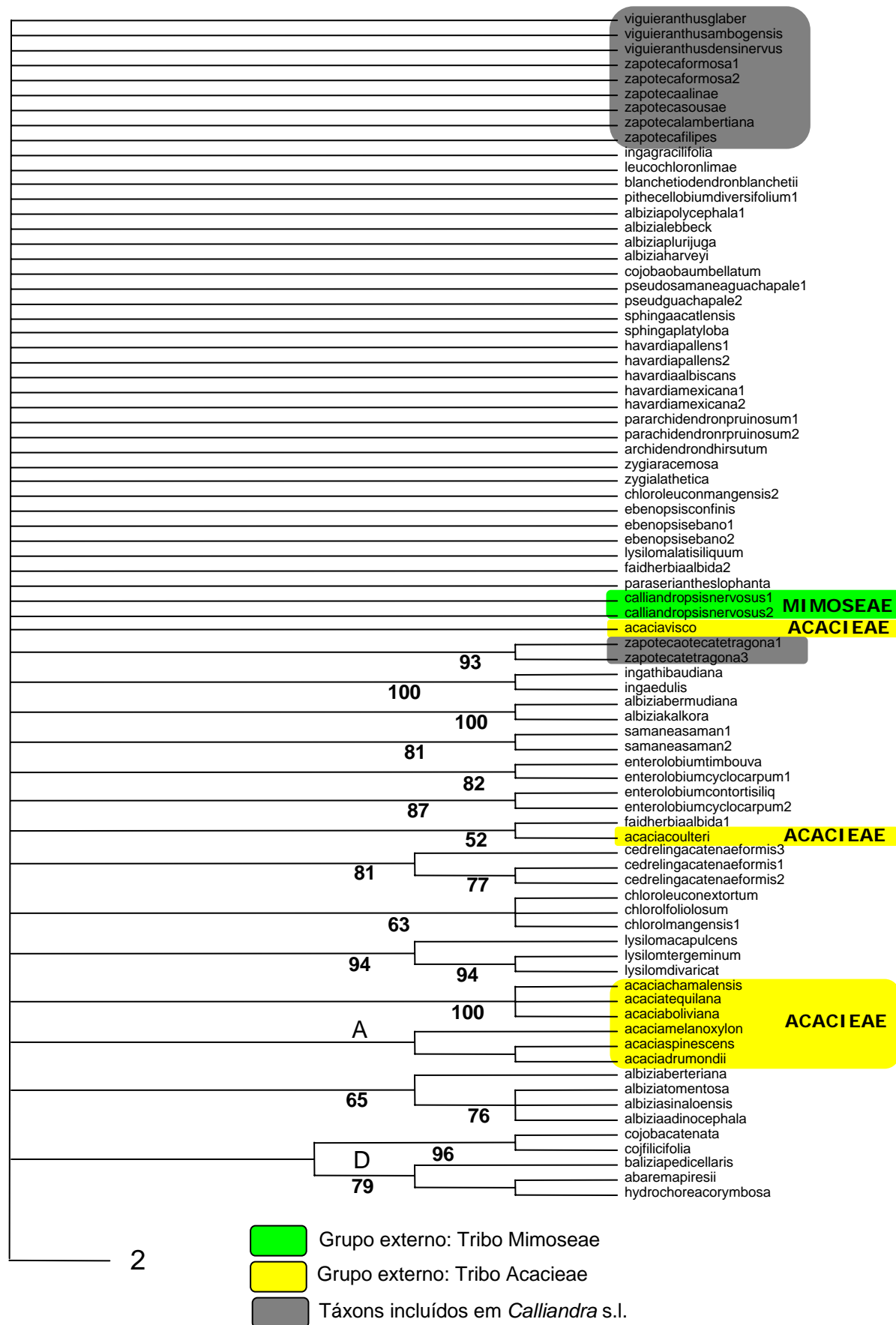


Figura 2 – Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de cpDNA (*trnL* + *trnL-F*). Os números abaixo dos ramos indicam os valores de *bootstrap* (%).

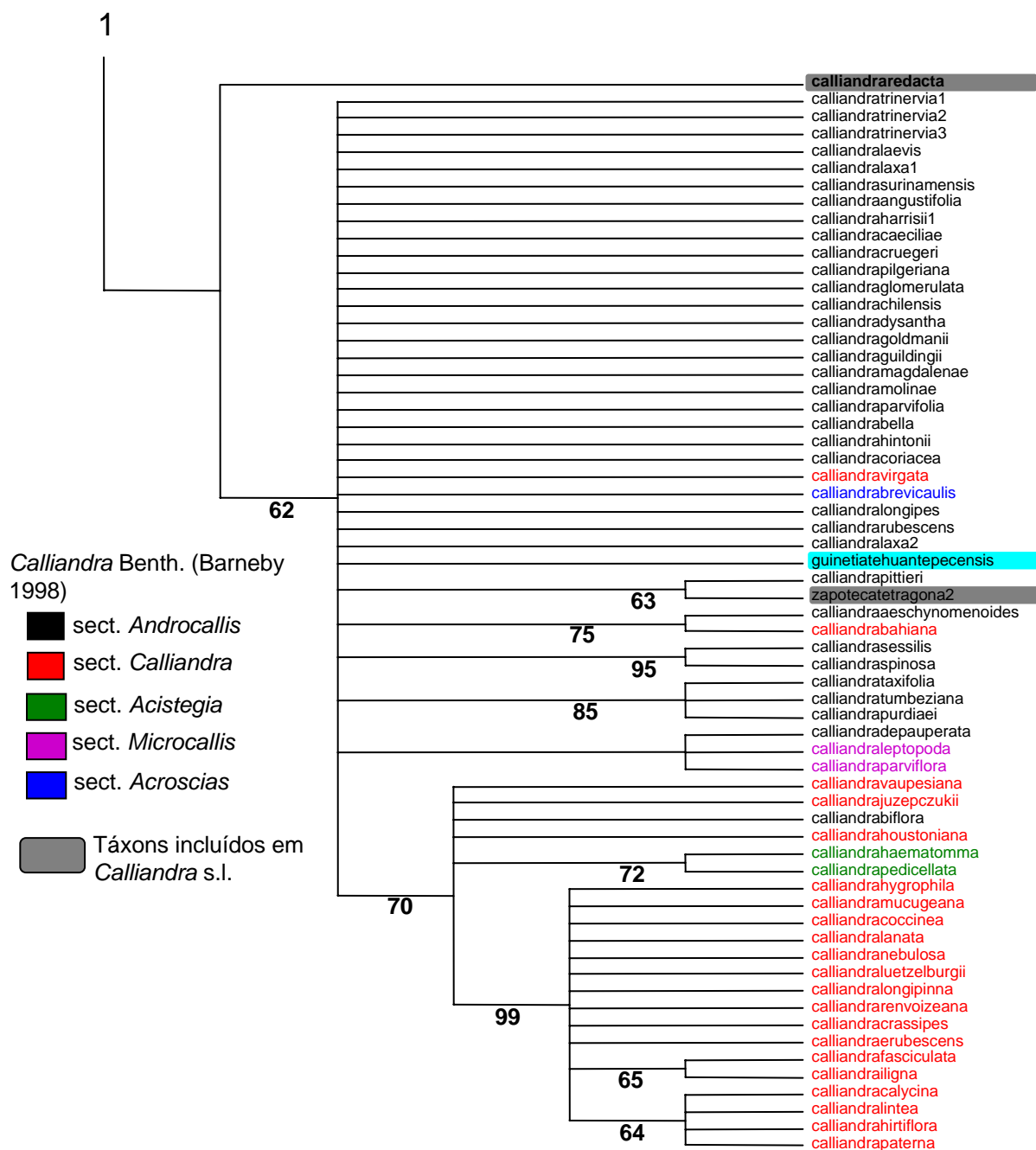


Figura 2 – Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de cpDNA (*trnL* + *trnL-F*). Os números abaixo dos ramos indicam os valores de *bootstrap* (%) - continuação.

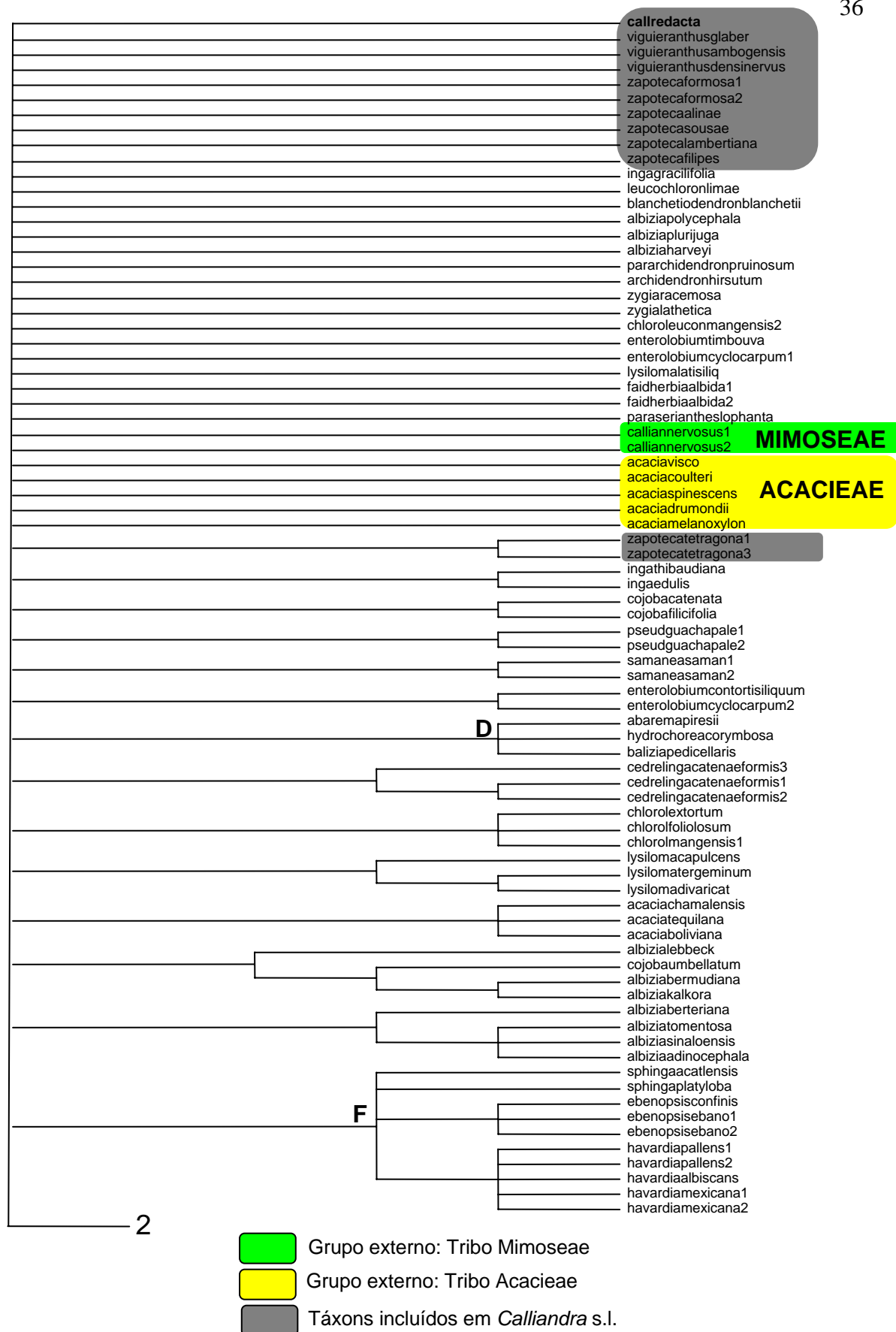


Figura 3 - Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de cpDNA (*trnL* - íntron). Os números abaixo dos ramos indicam os valores de *bootstrap* (%).

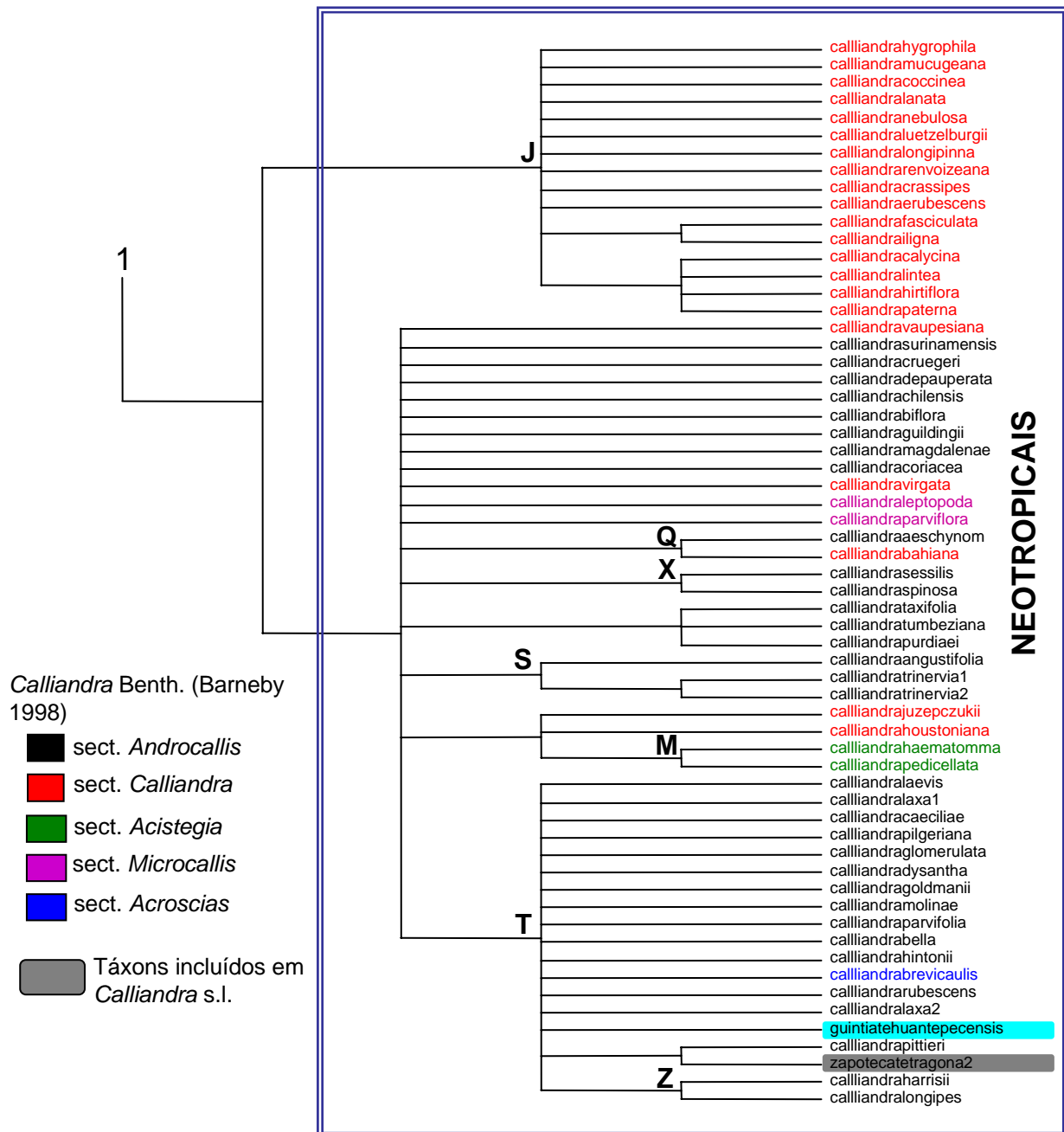


Figura 3 - Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de cpDNA (*trnL* - íntron). Os números abaixo dos ramos indicam os valores de *bootstrap* (%) - continuação.

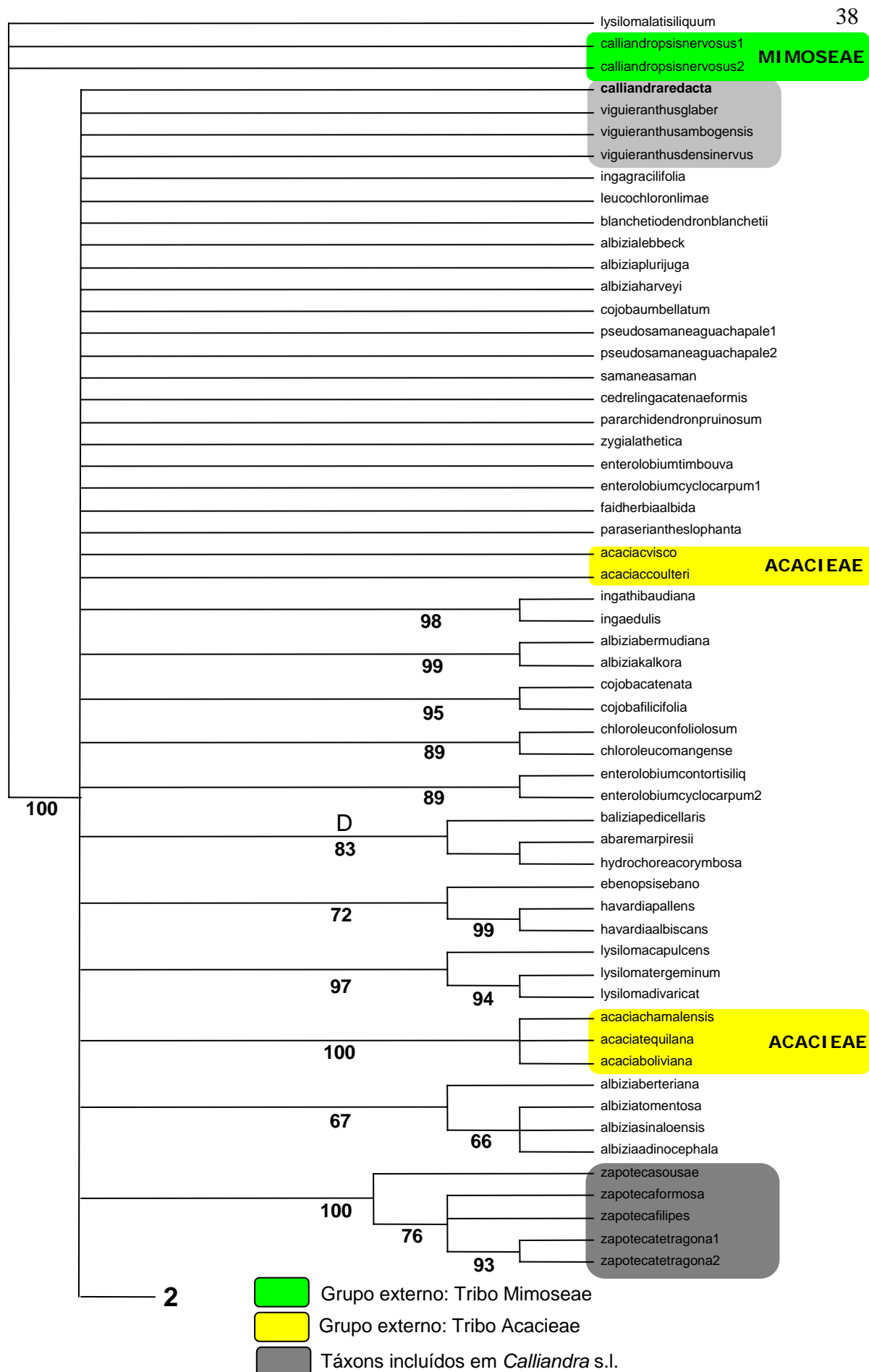


Figura 4 - Consenso estrito das 10.000 árvores mais parcimoniosas obtidas da análise de cpDNA (*trnL* - íntron + espaçador) incluindo apenas os táxons com seqüências completas. Os números abaixo dos ramos indicam os valores de *bootstrap* (%).

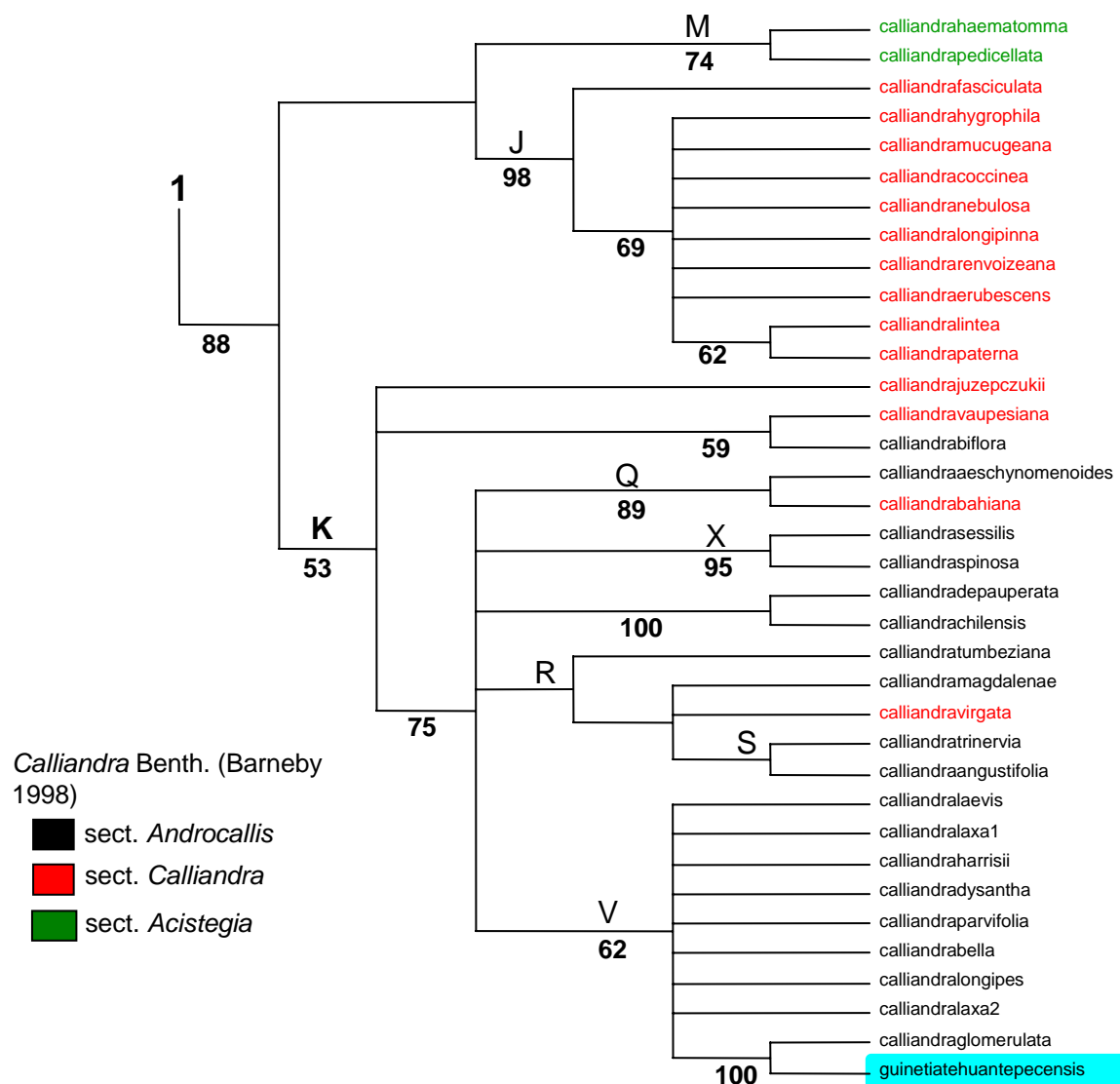


Figura 4 - Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de cpDNA (*trnL* - íntron + espaçador) incluindo apenas os táxons com seqüências completas. Os números abaixo dos ramos indicam os valores de *bootstrap* (%) - continuação.

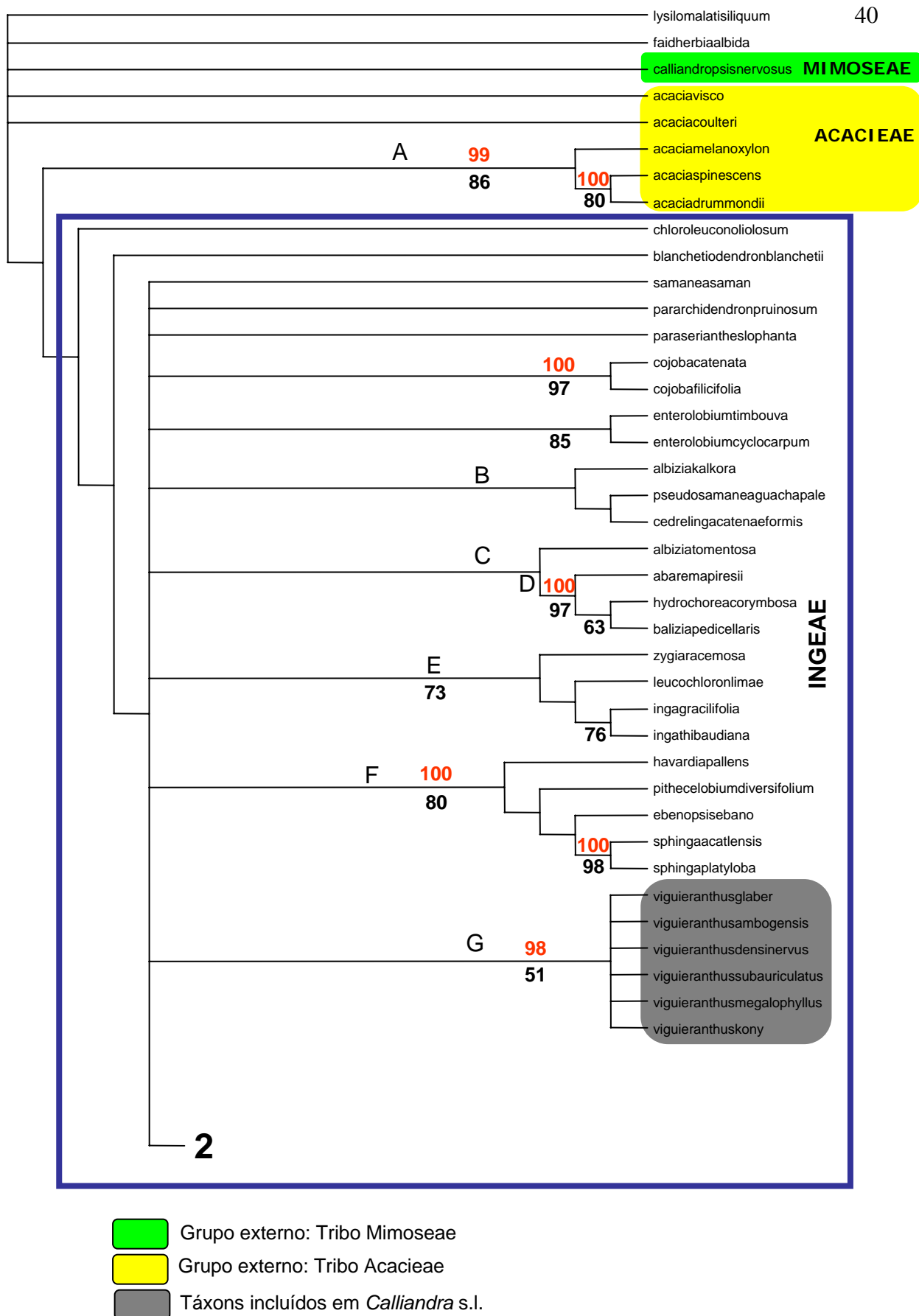


Figura 5 - Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de dados combinados cpDNA (*trnL* - íntron + espaçador) e rDNA (ITS) incluindo apenas os táxons com seqüências completas. Os números abaixo dos ramos indicam os valores de *bootstrap* (%) e acima as probabilidades posteriores.

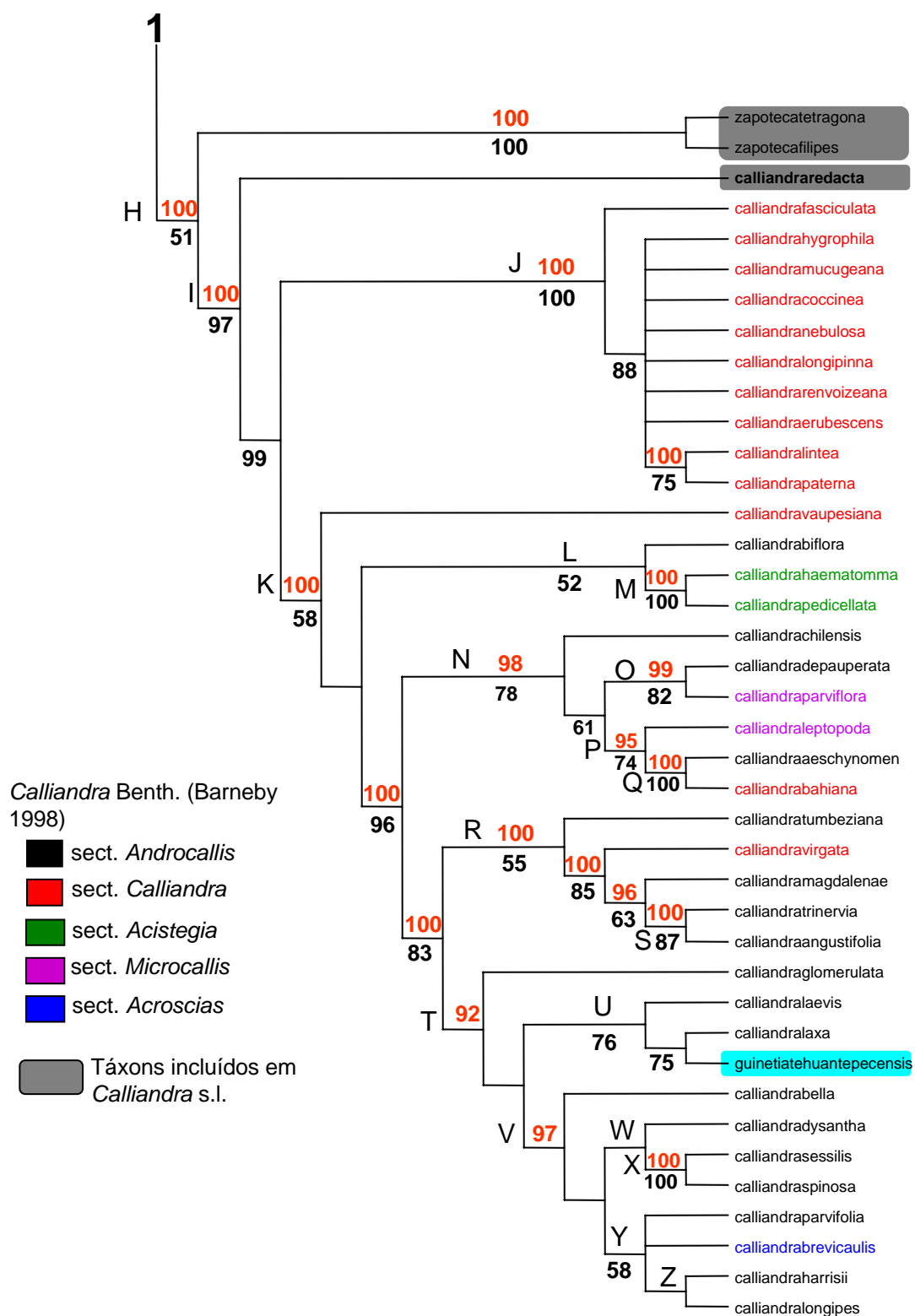


Figura 5 - Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas da análise de dados combinados cpDNA (*trnL* - íntron + espaçador) e rDNA (ITS) incluindo apenas os táxons com seqüências completas. Os números abaixo dos ramos indicam os valores de *bootstrap* (%) e acima as probabilidades posteriores - continuação.

Os clados B (formado por *Albizia kalkora*, *Pseudosamanea guachapale* e *Cedrelinga catenaeformis*) e C (formado por *Albizia tomentosa* + clado D) só aparecem no consenso estrito da análise combinada (MP), porém, sem sustentação. Entretanto, o clado D (*Abarema piresii*, *Hydrochorea corymbosa* e *Balizia pedicellaris*) assim como os clados J, M, Q e X estão presentes em todas as análises realizadas com suporte de bootstrap variando de 74-97% e 95-100 de probabilidade posterior (PP).

O clado E, formado por *Zygia racemosa* (Ducke) Barneby e J.W.Grimes, *Leucochloron limae* Barneby e J.W.Grimes e espécies de *Inga*, além da análise combinada, é encontrado apenas na análise de ITS. Na análise combinada (MP) e Bayesiana esse clado está inserido em uma politomia e na análise de ITS é sustentado como grupo irmão de um clado maior formado por 12 gêneros da tribo Ingeae.

O clado F composto pelos gêneros da “aliança *Pithecellobium*” (Barneby e Grimes 1996) está presente nas análises combinada, de ITS (BS 76-80%), análise plastidial II (BS 64%) e na Bayesiana (PP 100). Na árvore de ITS esse clado apresenta uma tricotomia, onde o gênero *Pithecellobium* é grupo irmão de *Ebenopsis*. Entretanto na análise combinada (MP) e na Bayesiana esse relacionamento entre *Pithecellobium* e *Ebenopsis* não é sustentado. A análise combinada apresentou uma melhor resolução para esse clado.

O clado G é composto pelas espécies de Madagascar anteriormente incluídas em *Calliandra* e agora classificadas em *Viguieranthus*. Esse clado é encontrado nas análises de MP com ITS (BS 98%), Bayesiana (PP 98) e MP combinada (BS 98%) em diferentes posicionamentos. Na árvore de ITS, o clado G forma uma tricotomia com *Cojoba filicifolia* e um clado maior composto pelos gêneros *Zapoteca*, *Calliandra* e *Guinetia*. Na árvore combinada (MP) a resolução interna é menor, pois além dos ramos citados existem mais nove formando uma politomia.

O clado H aparece nas análises de MP com ITS e MP combinada agrupando os gêneros *Zapoteca*, *Calliandra* e *Guinetia* com *Zapoteca* grupo irmão de *Calliandra*. Entretanto, *Zapoteca* como grupo irmão das espécies (africanas e neotropicais) de *Calliandra* e *Guinetia* apresenta baixo suporte de bootstrap em ambas análises.

**Análise dos dados morfológicos:** dos 43 caracteres morfológicos selecionados para verificar a evolução dos caracteres morfológicos apenas oito apresentaram índice de retenção superior a 0,8. O caráter 8 (RI=0,94), ausência de nectários extraflorais é uma sinapomorfia para o clado formado por *Zapoteca* + *Calliandra* (espécie paleotropical + americanas + *Guinetia*), com uma reversão em *Zapoteca tetragona*. Políades com 8-grãos (caráter 23; RI=0,81) calimados (caráter 43; RI=0,96) é uma combinação de caracteres compartilhada entre *Acacia* s.s. (espécies australianas) e as espécies neotropicais de *Calliandra*. O caráter 25, frutos elasticamente deiscentes a partir do ápice (Figura 6[A]), é uma sinapomorfia do clado *Zapoteca* + *Calliandra* (espécies paleotropicais + americanas + *Guinetia*) com uma reversão em *Guinetia* (Figura 7B[5]). O caráter 21 (pólen heteromórfico) que apresenta índice de retenção igual a 0,81 é uma homoplasia compartilhada por *Zapoteca* + *Calliandra* (espécie paleotropicais + americanas) + *Guinetia*, e aparece como homoplasia em duas espécies de *Albizia* e na “aliança *Abarema*”.

## DISCUSSÃO

O monofiletismo da tribo Ingeae foi sustentado anteriormente apenas em análises baseadas em dados morfológicos (Chappill & Maslin 1995). No presente estudo

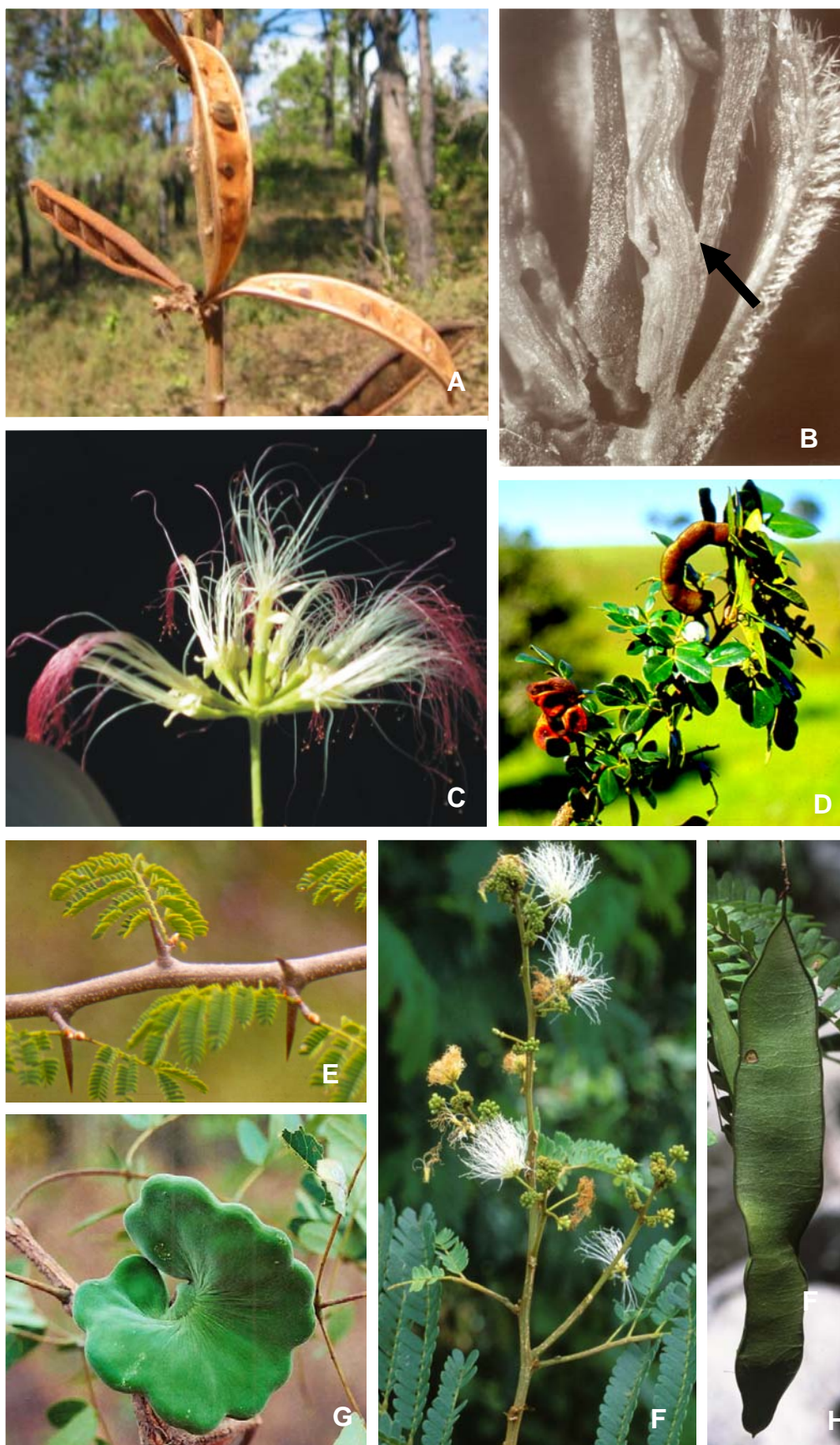


Figura 6 – Caracteres morfológicos: A Fruto elasticamente deiscente (*Calliandra houstoniana*); B. Estemonoazona (*Calliandra bahiana*); C. Androceu monadelfo (*Samanea saman*); D. Fruto com valvas encurvadas (*Abarema cochliocarpus*); E. Gemas com escamas peroladas (*Chloroleucon foliolosum*); F. Pseudo-racemo (*Abizia polycephala*); G. Fruto auriculiforme (*Enterolobium gummiferum*); H. Fruto (*Blanchetiodendron blanchetii*).

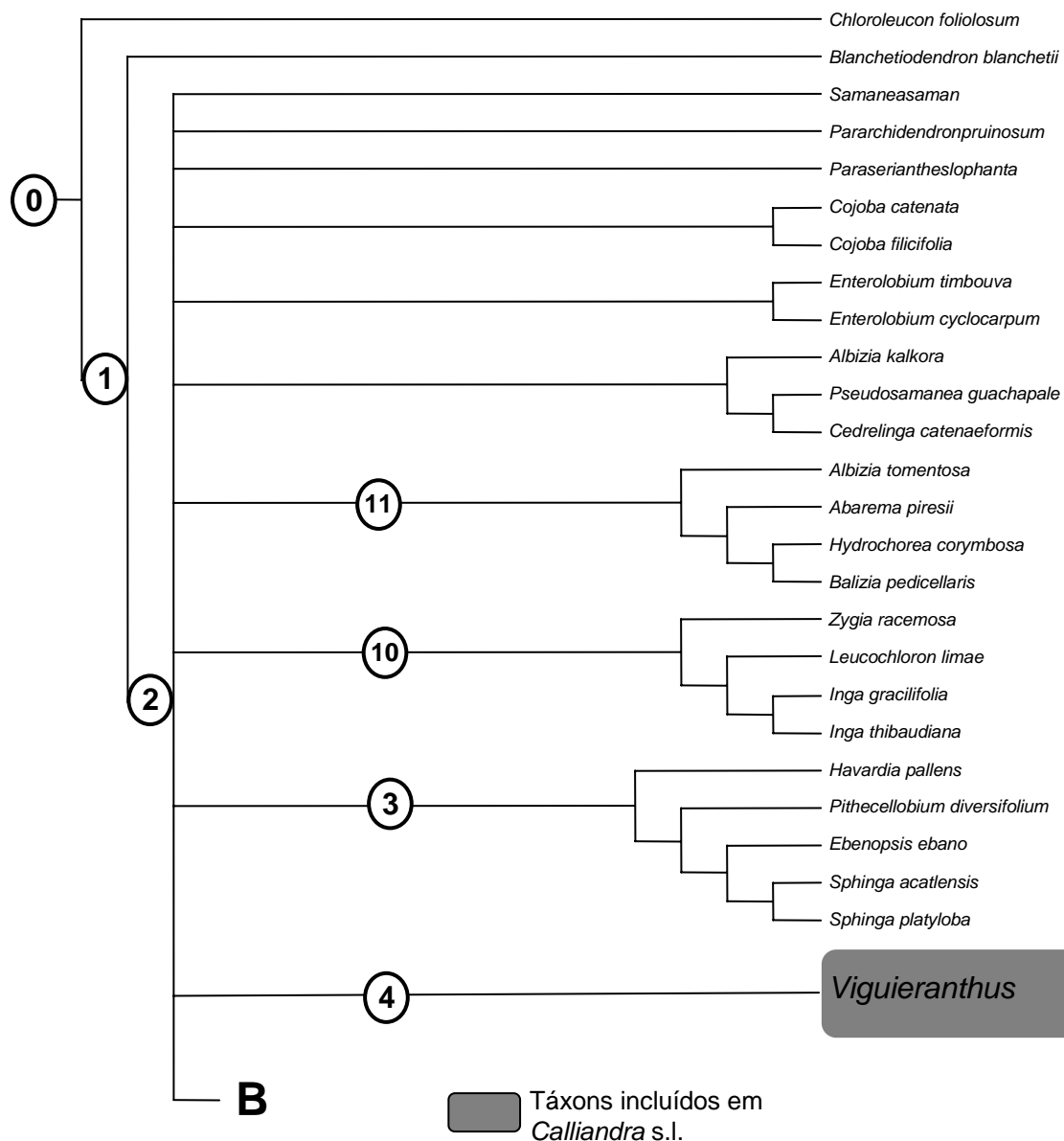


Figura 7A.– Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas na análise de dados combinados cpDNA (*trnL* – íntron + espaçado)r e rDNA (ITS) indicando as sinapomorfias dos clados. **0:** Estemoneozona presente; **1:** Políades com 16-grãos de pólen acalimados; **2:** Perda das gemas com escamas peroladas; **3:** Crescimento através de ramos vegetativos e braquiblastos, braquiblastos vegetativos e reprodutivos, estípulas modificadas e espinhos, envoltório das sementes com mucilagem; **4:** Disco intraestaminal presente, estigma alargado, pólen com exina reticulada, sementes sem mucilagem; **10:** Heterocronia foliar ausente, fruto indeiscente, envoltório das sementes sem mucilagem; **11:** Inflorescências com flores heteromórficas, pólen heteromórfico, sementes sem pleurograma e envoltório das sementes com mucilagem.

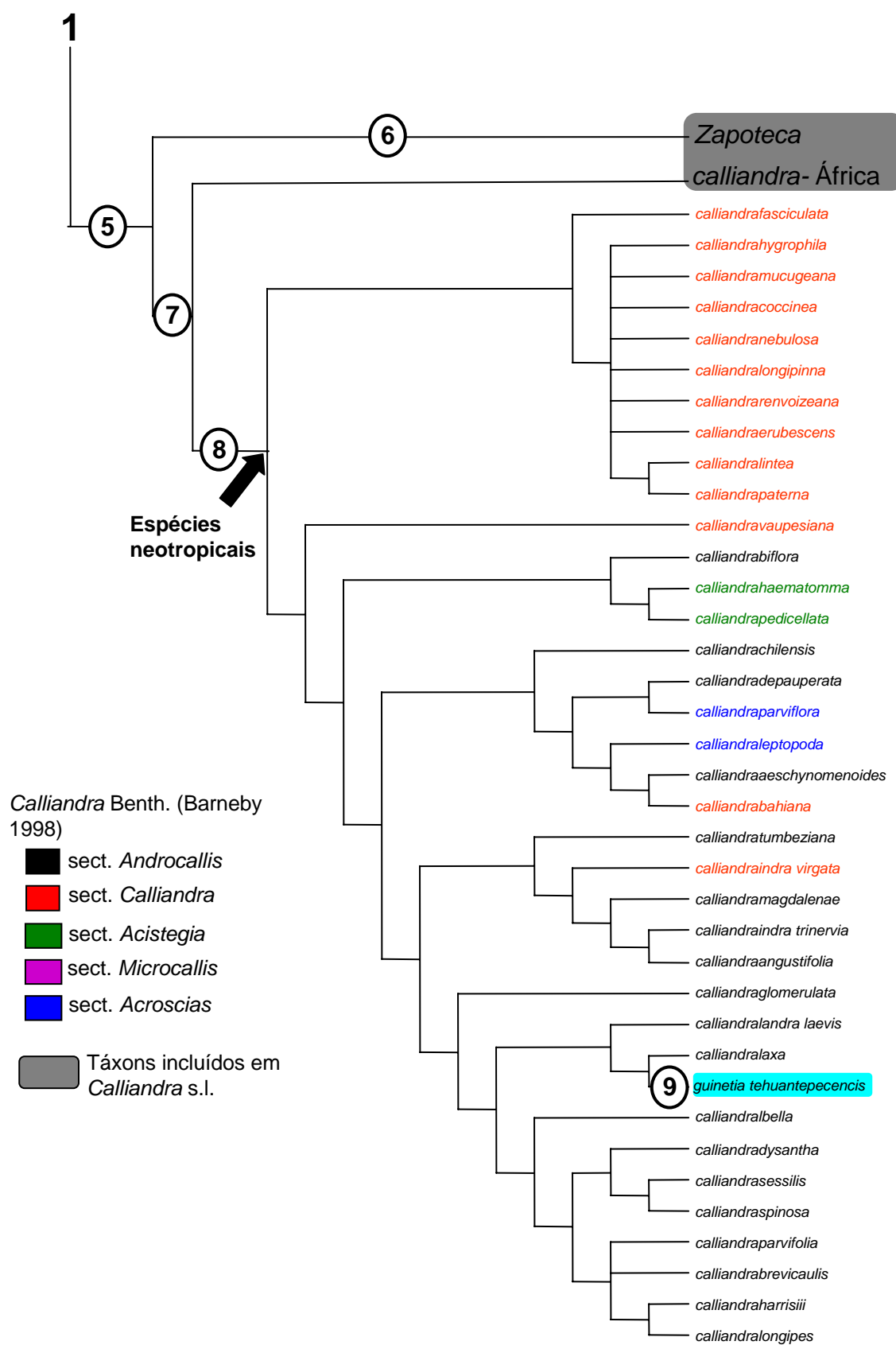


Figura 7B.– Consenso estrito das 10.000 MPTs obtidas na análise de dados combinados cpDNA (*trnL* – íntron + espaçador) e rDNA (ITS) indicando as sinapomorfias dos clados. **5:** Fruto elasticamente deisciente a partir do ápice, pólen heteromórfico com exina reticulada; **6:** Disco intraestaminal presente, estemonozona ausente, estigma alargado, envoltório das sementes com tecido resinóide presente apenas próximo ao hilo; **7:** Ausência de nectários foliares, políades com 8-grãos de pólen; **8:** Ausência de nectários foliares, políades grãos calimados; **9:** Fruto folículo.

filogenético Ingeae aparece como um grupo monofilético apenas na análise de dados nuclear e plastidial combinados (Figura 5), entretanto, a ausência de sustentação e a pequena representação de gêneros de outras tribos e grupos paleotropicals de Ingeae impedem assumir uma posição mais conclusiva. Com base na otimização dos caracteres morfológicos, Ingeae apresenta como sinapomorfia a presença de uma estemonozona (Figura 6 [B]; 7A[0]), que é uma porção fundida do tubo estaminal com a base da corola.

O relacionamento entre as tribos Ingeae e Acacieae propostos em estudos filogenéticos baseados em dados morfológicos (Chappill & Maslin 1995) ou moleculares (Luckow 2001, 2002, 2003; Miller & Bayer 2001, 2003; Miller *et al.* 2003; Robinson & Harris 2000) indica que *Acacia* s.s. (= *Acacia* subg. *Phyllodineae*) são mais próximas da tribo Ingeae que dos demais grupos de *Acacia* s.l. Essa conclusão foi sustentada na análise de dados plastidiais e nucleares combinados. Uma das principais características diagnósticas para às Ingeae é a presença de um androceu monadelfo, em Acacieae, os estames são livres. Entretanto, algumas espécies de *Acacia* apresentam uma pequena fusão na base dos estames. Na árvore de consenso estrito com dados combinados, o clado das espécies de *Acacia* s.s. aparece como grupo irmão do clado formado por espécies de Ingeae, entretanto, sem sustentação. O clado formado por Ingeae + *Acacia* s.s. tem como sinapomorfias morfológicas a presença de políades com 8-grãos e unidades de inflorescência sem raque. Dentro de Ingeae, políades com 8-grãos (Figura 7B[7]) aparecem como uma homoplasia sustentando o clado que agrupa as espécies americanas e africanas de *Calliandra* (clado I). Na análise de ITS, os gêneros *Acacia* s.s., *Senegalia* (= *Acacia* subg. *Aculeiferum*), *Acaciella* (= *Acacia* subg. *Aculeiferum* sect. *Filicinae*) e um novo gênero ainda não descrito (= “grupo *Acacia*

*coulteri*”), estão agrupados em um clado com *Lysiloma*. Nas análises baseadas em dados combinados, os gêneros *Lysiloma* e *Faidherbia* não apresentaram posicionamento definido, pois ambos aparecem em ramos distintos de uma politomia basal que também inclui *Calliandropsis nervosus* (tribo Mimoseae), duas espécies de *Acacia* e o clado formado por *Acacia* s.s. + Ingeae.

*Lysiloma* é um pequeno gênero (8-9 espécies) do México e América Central considerado intermediário entre as tribos Ingeae e Acacieae (Grimes 1995; Barneby & Grimes 1996). Ele apresenta as anteras globosas ou mais largas que longas, caráter esse considerado sinapomorfia para *Acacia* (Grimes 1995). *Lysiloma* foi descrito por Benthams (1844) e é caracterizado por apresentar fruto do tipo craspédio, embora *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. (incluída nos nossos estudos) e *L. sabicu* Benth. apresentem artículos indeiscentes.

*Faidherbia* é um gênero monoespecífico (*F. albida*) da África. Originalmente classificado em Acacieae por Chevalier (1934), apresenta posição taxonômica instável, sendo incluído em Acacieae por alguns autores (p.ex. Vassal 1972a) e em Ingeae por outros (p.ex. Polhill 1990). Na análise combinada, este gênero não se agrupa com as Ingeae nem com os representantes das Acacieae. Com base em estudos ontogenéticos, Vassal (1972b) sugeriu a criação de uma tribo monotípica (Faidherbieae) para acomodar esta espécie. Entretanto, na análise plastidial I (Figura 2) aparece como grupo irmão de *Acacia coulteri*, considerada atualmente gênero novo.

*Calliandropis* é um gênero monoespecífico do México descrito por Hernández & Guinet (1990). Inicialmente, este táxon era posicionado em *Anneslia* (*Anneslia nervosa*), posteriormente, sinonimizado em *Calliandra* por apresentar um fruto com deiscência elástica a partir do ápice. Em seguida, ele foi transferido para um novo gênero da tribo Mimoseae com base principalmente nos caracteres florais e

palinológicos (Hernández & Guinet 1990). *Calliandropsis nervosus* apresenta flores agrupadas em uma espiga compacta (por isso conferindo-lhe o aspecto de um glomérulo) com cinco estames livres, ausência de estemonozona e pólen tricolporado não agrupado em poliades. *Calliandropsis* não se agrupou com as Ingeae em nenhuma das análises.

Nielsen (1981) reconheceu 31 gêneros em Ingeae e agrupou-os em 20 grupos informais. Barneby & Grimes (1996) reconheceram, para os táxons americanos, cinco alianças de gêneros, alguns gêneros de posicionamento incerto e *Lysiloma* como gênero intermediário entre as tribos Ingeae e Acacieae. Lewis & Rico Arce (2005), baseados na análise de Luow *et al.* (2003) reconheceram um grupo do Velho Mundo (*Archidendropsis*, *Falcataria*, *Paraserianthes*, *Serianthes* e *Wallaceodendron*), além das cinco alianças reconhecidas por Barneby & Grimes (1996) e dos novos gêneros *Guinetia* e *Viguieranthus* (“aliança Inga”).

### ***Alianças de gêneros***

#### ***Aliança Abarema***

Esta aliança inclui os gêneros *Abarema*, *Balizia* e *Hydrochorea* (Barneby & Grimes 1996). Esse grupo (clado D) foi fortemente sustentado (BS 79-97%, PP 100). Lewis e Rico Arce (2005) propõem a inclusão de *Pararchidendron* nesta aliança. Nossos estudos, entretanto, não sustentam essa hipótese, já que este gênero aparece no clado composto pelas demais Ingeae sem posicionamento definido. Nas análises filogenéticas com base em dados moleculares (Luckow 2003), *Pararchidendron* aparece como grupo irmão do clado *Cedrelinga* + *Calliandra*, porém sem suporte. Nas análises de Grimes (1995) este gênero é sustentado como grupo irmão da “aliança *Samanea*”.

Morfologicamente, esse clado é sustentado pela presença de sementes com envoltório translúcido e os gêneros são diferenciados pelo tipo de fruto. *Abarema* apresenta frutos com valvas encurvadas (Figura 6[D]) a fortemente espiraladas após deiscência; *Balizia* apresenta frutos indeiscentes ou tardiamente foliculares; *Hydrochorea* é caracterizada por frutos lomentiformes.

*Balizia* e *Hydrochorea* sofreram várias alterações taxonômicas. *Balizia pedicellaris* foi inicialmente descrita como *Inga* e, em seguida, transferida sucessivamente para *Pithecellobium*, *Samanea* e *Macrosamanea* (Barneby & Grimes 1996). Rico Arce (1999) considerou *Balizia* como sinônimo de *Albizia*, posição que foi mantida por Lewis & Rico Arce (2005), mas que é refutada em nossas análises, as quais sustentam fortemente *Balizia* como um gênero distinto de *Albizia*. *Hydrochorea* foi anteriormente classificado como *Mimosa*, *Pithecellobium*, *Arthrosamanea* e *Cathormion* (Nielsen 1981). Entretanto, todas as análises realizadas aqui refutam essa proposta, sustentando *Balizia* e *Hydrochorea* não subordinados a nenhum dos gêneros anteriormente posicionados. O clado D (*Abarema* + (*Hydrochorea* + *Balizia*)) tem como grupo irmão *Albizia tomentosa* (Clado C) mas esse posicionamento de *Albizia tomentosa* não apresenta suporte de bootstrap. Como sinapomorfias morfológicas apresentam inflorescências heteromórficas, sementes sem pleurograma e envoltório com mucilagem e pólen heteromórfico (Figura 7A[11]).

### ***Aliança Pithecellobium***

Esta aliança inclui cinco gêneros: *Havardia*, *Sphinga*, *Pithecellobium*, *Ebenopsis* e *Painteria*. Destes, apenas o último não foi incluído nas presentes análises. Os demais aparecem agrupados (clado F) nas árvores obtidas nas análises nuclear (ITS; Figura 1), plastidial II (Figura 3), combinada (MP; Figura 5) e Bayesiana, porém, na análise

combinada, ele apresenta maior resolução e maior suporte (BS 80% e PP 100%). Esta aliança apresenta como sinapomorfias crescimento através de ramos vegetativos e braquiblastos, braquiblastos vegetativos e reprodutivos, estípulas modificadas em espinhos e envoltório das sementes com mucilagem (Figura 7A[3]). Esses mesmos caracteres, com exceção do último, sustentam a referida aliança nos estudos filogenéticos realizados por Grimes (1995) e Barneby & Grimes (1996). Na análise plastidial III (Figura 4), os gêneros *Havardia* e *Ebenopsis* apareceram como grupos irmãos, esse relacionamento corrobora os resultados de análises prévias baseadas em dados moleculares (Luckow *et al.* 2003; Miller & Bayer 2001; Miller *et al.* 2003). Na análise plastidial III, os demais gêneros da aliança (*Pithecellobium* e *Sphinga*) não foram incluídos pela ausência do espaçador intergênico *trnL-F*.

Esta aliança é distribuída do México ao norte da América do Sul, em áreas secas, florestas decíduas e semidecíduas, com uma espécie disjunta (*Pithecellobium diversifolium*) na caatinga do Nordeste do Brasil. Os gêneros que constituem essa aliança são bastante semelhantes morfológica e ecogeograficamente (Barneby & Grimes 1996), mas se diferenciam em alguns detalhes. *Sphinga* foi segregado de *Havardia* principalmente pela presença de flores com corola mais alongada e presença de um nectário intraestaminal estruturado. *Ebenopsis* apresenta nectário foliar curtamente estipitado não encontrado nos demais gêneros da aliança. *Painteria* possui um tipo particular de fruto falcado, com valvas lignificadas e tardiamente deiscentes. *Pithecellobium* é diferenciado dos demais gêneros da aliança por apresentar folíolos com venação pinada, frutos com valvas internamente vermelhas, sementes persistentes no funículo e presença de arilo.

### ***Aliança Inga***

Essa aliança é constituída por oito gêneros (*Archidendron*, *Calliandra*, *Cojoba*, *Inga*, *Macrosamanea*, *Marmaroxylon*, *Zapoteca* e *Zygia*). É definida, principalmente, por apresentar para a maioria dos gêneros tipo indeterminado de crescimento (Barneby & Grimes 1996). Não foi sustentada nas nossas análises exceto pela presença de *Inga* e *Zygia* no mesmo clado, porém agrupados com *Leucochloron* da “aliança *Chloroleucon*”. Os caracteres morfológicos que caracterizam esse clado são a ausência de heterocronia e envoltório da semente sem mucilagem (Figura 7A[10]). Os outros gêneros da “aliança *Inga*” presentes na análise combinada (*Calliandra*, *Zapoteca* e *Cojoba*) aparecem fora desse clado.

O gênero *Macrosamanea* é morfológicamente distinto da maioria das Ingeae (exceto *Archidendron*) por apresentar brácteas glandulares. Nos nossos estudos este gênero está presente apenas na análise ITS (Figura 1), onde aparece fora do clado composto pelas demais Ingeae e espécies de Acacieae. *Zygia* e *Inga*, entretanto, tiveram o mesmo posicionamento apresentado na análise com dados combinados. *Cojoba* aparece em um ramo independente de uma tricotomia formada por *Viguieranthus* e *Zapoteca* + espécies africanas e neotropicais de *Calliandra* (incluindo *Guinetia*).

Essa aliança apresenta gêneros típicos de florestas úmidas e matas ciliares. Com exceção de *Inga* e *Zygia*, no entanto, esses gêneros não formaram um clado.

### ***Aliança Chloroleucon***

A “aliança *Chloroleucon*” é composta por *Chloroleucon*, *Leucochloron* e *Blanchetiodendron* e é caracterizada pela presença de gemas com escamas peroladas (Figura 6[E]). que possibilitam a estas plantas florescerem rapidamente no início da estação chuvosa (Queiroz 2006). Entretanto nas análises realizadas estudo esses gêneros não aparecem formando um clado. *Chloroleucon* é sustentado como grupo irmão do

clado *Blanchetiodendron* + politomia que agrupa as demais espécies da tribo Ingeae. Essa politomia é caracterizada morfológicamente pela perda das gemas peroladas (Figura 7A[2]) que tornam a aparecer em *Leucochloron*. Gemas peroladas nos nossos estudos aparecem dessa maneira como caráter plesiomórfico confirmando assim hipóteses anteriores (Lavin *et al.* 2004; Schrire *et al.* 2005) da radiação das Leguminosae a partir de áreas secas e sua ocupação tão bem sucedida nesses ambientes.

### **Aliança Samanea**

A “aliança *Samanea*” é composta por *Hesperalbizia*, *Pseudosamanea* e *Samanea* e apresenta como suposta sinapomorfia a histerantia nas folhas (Barneby & Grimes 1996). Entretanto nossas análises não sustentam esta aliança.

*Pseudosamanea* aparece como grupo irmão de *Cedrelinga*, ambos tendo *Albizia kalkora* como grupo irmão. Esta é uma das espécies paleotropicalis de *Albizia* que segundo Barneby & Grimes (1996) são morfológicamente semelhantes ao gênero *Pseudosamanea*. Na análise de ITS, *Pseudosamanea* aparece como grupo irmão de *A. polycephala*, espécie neotropical. Entretanto, *Pseudosamanea* difere do gênero *Albizia*, assim como de *Cedrelinga*, pela arquitetura da inflorescência (panícula ou pseudoracemo (Figuras 6 [F]) em *Albizia* e *Cedrelinga*, capítulos pedunculados partindo diretamente das axilas foliares em *Pseudosamanea*). Dos dados morfológicos aqui analisados o clado *Albizia kalkora*, *Pseudosamanea guachapale* e *Cedrelinga catenaeformis* apresenta como sinapomorfia a inflorescência fazendo parte do ramo anual, axilar, decíduo e estritamente reprodutivo.

*Samanea* na análise de ITS aparece como grupo irmão de *Enterolobium* em 100% das MPTs (árvores mais parcimoniosas) e na combinada em 55%. Esse relacionamento entre *Enterolobium* e *Samanea* não foi estabelecido em nenhum outro

trabalho filogenético realizado (Grimes 1995; Barneby & Grimes, 1996; Luckow *et al.* 2003; Lewis & Rico Arce 2005).

### ***Gêneros de posicionamento incerto***

*Albizia* é sustentado como polifilético em estudos filogenéticos anteriores (Grimes 1995; Barneby & Grimes 1996; Luckow *et al.* 2003). Nossos estudos também corroboram essa hipótese, pois as espécies de *Albizia* incluídas não formam um clado. *Albizia tomentosa* (M. Micheli) Standley, espécie neotropical, aparece em outro clado, como grupo irmão da “aliança *Abarema*”.

Nielsen (1981) definiu *Albizia* de forma ampla, incluindo espécies hoje classificadas em vários outros gêneros de Ingeae. Ele sinonimizou espécies paleotropicais e americanas de 13 gêneros em *Albizia*: *Arthrosamanea* Britton & Rose, *Arthrosprion* Hassk., *Cathormion* Hassk., *Chloroleucon*, *Macrosamanea*, *Pithecellobium*, *Parasamanea* Kosterm., *Parenterolobium* Kosterm., *Pseudalbizzia* Britton & Rose, *Pseudosamanea*, *Samanea*, *Sassa* Bruce ex. J.F.Gmel., *Serialbizzia* Kosterm. Esses gêneros diferem principalmente no tipo de fruto. Por este motivo, várias espécies foram transferidas para outros gêneros com base nos diferentes tipos de frutos, entre indeiscentes segmentados a membranáceos, deiscentes e não segmentados. Por exemplo, *Samanea* (segmentado apenas internamente), *Arthrosamanea* (segmentos formados pelo mesocarpo ou endocarpo) e *Cathormion* (indeiscente segmentado) (Barneby & Grimes 1996).

*Enterolobium* Mart. é morfologicamente distinto dos demais gêneros de Ingeae principalmente pelos frutos (Figuras 6[G]) indeiscentes, auriculiformes e internamente septados. Vários autores deram pesos diferentes a este caráter ora posicionando-o como uma seção de *Pithecellobium* (Bentham 1875), ora como um gênero independente

(Nielsen 1981). Quando apenas em floração, as espécies deste gênero assemelham-se a *Blanchetiodendron blanchetii* (que foi originalmente descrita como uma espécie de *Enterolobium*). Entretanto, esse gênero difere de *Enterolobium* pelo tipo de fruto reto e deiscente (Figura 6[H]) e presença de braquiblastos (ausentes em *Enterolobium*). As duas espécies incluídas na análise de dados combinados realizada no presente estudo, *Enterolobium cyclocarpum* e *E. timboïva*, formam um clado com suporte de bootstrap 85% porém sem relacionamento filogenético definido. Este clado também aparece nas análises moleculares de Luckow *et al.* (2003) com suporte de bootstrap de 99%. Nas análises morfológicas (Grimes 1995; Barneby & Grimes 1996), entretanto, este gênero aparece como polifilético com *E. timboïva* como grupo irmão de *Cedrelinga* e *E. schomburgkii* formando um clado com *Chloroleucon* e *Leucochloron incuriale* ambos em ramos diferentes de uma politomia. *Enterolobium* como mencionado anteriormente (“aliança Samanea”) na análise de ITS aparece como grupo irmão de *Samanea* em 100% das MPTs e na combinada em 55%.

*Paraserianthes lophanta* e *Pararchidendron pruinsum* aparecem em ramos independentes da politomia que inclui as demais Ingeae com exceções de *Chloroleucon* e *Blanchetiodendron*. Essa politomia, como mencionado anteriormente, é caracterizada pela ausência de gemas peroladas (Figura 7A[2]).

*Paraserianthes* é um gênero monotípico do sudeste da Ásia que foi segregado de *Falcataria* por Nielsen (1983). Este gênero é morfológicamente isolado em Ingeae por apresentar características encontradas em algumas espécies de *Acacia* como, por exemplo, numerosos estames unidos apenas na base e anteras pequenas. Nas análises de Grimes (1995) este gênero é grupo irmão de *Archidendropsis* e ambos grupo irmão do clado *Pararchidendron* + “aliança *Samanea*”.

**FILOGENIA E TAXONOMIA DE**  
***CALLIANDRA***

## RESULTADOS

O gênero *Calliandra*, na circunscrição proposta por Barneby (1998) é fortemente sustentado nas análises ITS e combinada (BS 99-100%; PP 100), moderadamente sustentado nas análise plastidial III (BS 88%), fracamente sustentado nas análises plastidiais I e II (BS 62%) como monofilético. Porém, seus relacionamentos diferem nas análises plastidiais II e III em relação às plastidial I, ITS e combinada. Nas análises plastidial I, ITS, combinada MP e Bayesiana o gênero é sustentado como grupo irmão de táxons africanos (clado I: *Calliandra redacta* (plastidial I e análise combinada); *Calliandra redacta* + *C. gilbertii* para ITS). Na análise plastidial II, o clado das espécies neotropicais de *Calliandra* aparece em uma politomia com os demais táxons utilizados na análise.

A maioria das espécies de *Calliandra* sect. *Calliandra* que ocorrem na Chapada Diamantina (clado J) formaram um clado fortemente sustentado (BS 88-99%, PP 95-100), porém com baixa resolução interna.

*Guinetia*, gênero monoespecífico que ocorre no México aparece, em todas as análises, aninhado em um clado que inclui espécies de *Calliandra* com distribuição geográfica da América Central ao norte da América do Sul.

Na análise de Bayesiana, a maioria dos cladogramas resultantes da análise de máxima parcimônia foram também recuperados. Essas análises diferiram pelo posicionamento de alguns grupos como, por exemplos: o clado A como grupo irmão das Ingeae posicionamento encontrado na análise combinada não é mantido na Bayesiana. As espécies da seção *Acistegia* (*C. haematomma* e *C. pedicellata*) aparecem próximas de algumas espécies Mexicanas na MP se posicionam na Bayesiana como grupo irmão das espécies de *Calliandra* endêmicas da Cadeia do Espinhaço (clado J; PP 95); *C. biflora*,

*C. vaupesiana* + o clado composto pelas demais espécies da seção *Androcallis*, seção *Microcallis*, seção *Acroscias*, *C. bahiana* (seção *Calliandra*) e *Guinetia* formam ramos independentes de uma tricotomia.

## DISCUSSÃO

### ***Relações filogenéticas em Calliandra s.l.***

O conceito de *Calliandra* tem sofrido modificações desde a sua proposição por Benthams (1840). Inicialmente, o gênero incluía 18 espécies das Américas (Benthams 1840). O segundo tratamento do gênero (Benthams 1844) já incluía cerca de 60 espécies classificadas em cinco séries. Os limites do gênero foram ampliados com a inclusão de espécies da África continental (Benthams 1875, Thulin *et al.* 1981), Madagascar e Índia (Paul 1979). Mais recentemente, o gênero tem apresentado limites mais estreitos, com a exclusão de espécies da série *Laetevirentes* e duas da série *Macrophyllae*, transferidas para o novo gênero *Zapoteca* (Hernandez 1986) e a exclusão das espécies não americanas do gênero (Barneby 1998). Dos 18 táxons paleotropicals excluídos do gênero *Calliandra*, nove espécies endêmicas de Madagascar foram transferidos para um novo gênero *Viguieranthus* (Villiers 2002; Figura 8[C]), uma espécie da Índia sinonimizada em *Thailentadopsis nitida* (Lewis & Schrire 2003; Figura 8[D]), duas sinonimizadas em *Calliandra falcata* por Barneby (1998) e seis espécies permanecem sem posicionamentos taxonômicos definidos.

Nas análises realizadas *Calliandra* s.l., ou seja, incluindo as espécies atualmente classificadas em *Zapoteca*, *Viguieranthus* e táxons africanos, não é sustentado como monofilético.



Figura 8 - Táxons paleotrópicos incluídos em *Calliandra* s.l. A. *Calliandra umbrosa*; B. *C. cynometroides*; C. *Viguieranthus scottianus*; D. *Thailentadopsis nitida*; E. *Calliandra gilbertii*; F. *C. redacta*.

*Zapoteca* é um gênero composto por 17 espécies distribuídas do sudeste dos Estados Unidos e México até a América Central e Sul, no norte da Argentina (Hernández 1989). A maior concentração das espécies do gênero ocorre nas florestas secas do México, América Central e Andes. O gênero apresenta como caracteres diagnósticos, além dos caracteres polínicos (políade discóide com 16 grãos acalimados), flores agrupadas em glomérulos esféricos (Figura 9[A]), homomórficos e frutos com valvas membranáceas. Além do caráter polínico diferente de *Calliandra* (neotropicais + africanas), *Zapoteca* também não possui estemonozona, estrutura presente nas demais Ingeae (incluindo *Viguieranthus*) e ausente também nas Acacieae. Na otimização dos caracteres morfológicos o gênero apresentou como sinapomorfias (Figura 7[6]): presença de disco intraestaminal (caráter 16[1]), ausência de estemonozona (caráter 19[0]), estigma alargado (caráter 20[1]) e envoltório das sementes com tecido resinóide presente apenas próximo ao hilo (caráter 31[2]).

*Viguieranthus* apresenta 23 espécies distribuídas na Ásia e Madagascar. Como caracteres diagnósticos, o gênero apresenta flores homomórficas agrupadas em glomérulos esféricos, racemos ou espigas e valvas dos frutos variando de cartáceas a sublenhosas. Na otimização dos caracteres morfológicos, *Viguieranthus* apresentou como sinapomorfias a presença de disco intraestaminal (caráter 16[1]; Figura 9[B]), estrutura ausente na maioria das espécies neotropicais de *Calliandra* (exceto *C. depauperata* e *C. leptopoda*) e presente em algumas espécies de *Zapoteca*; estigma alargado que também está presente em *Zapoteca*; pólen com exina reticulada e sementes sem mucilagem (Figura 7A[4]). *Viguieranthus* e *Zapoteca* também possuem em comum o tipo de políade com 16 grãos acalimados. Esse caráter os diferencia das espécies de

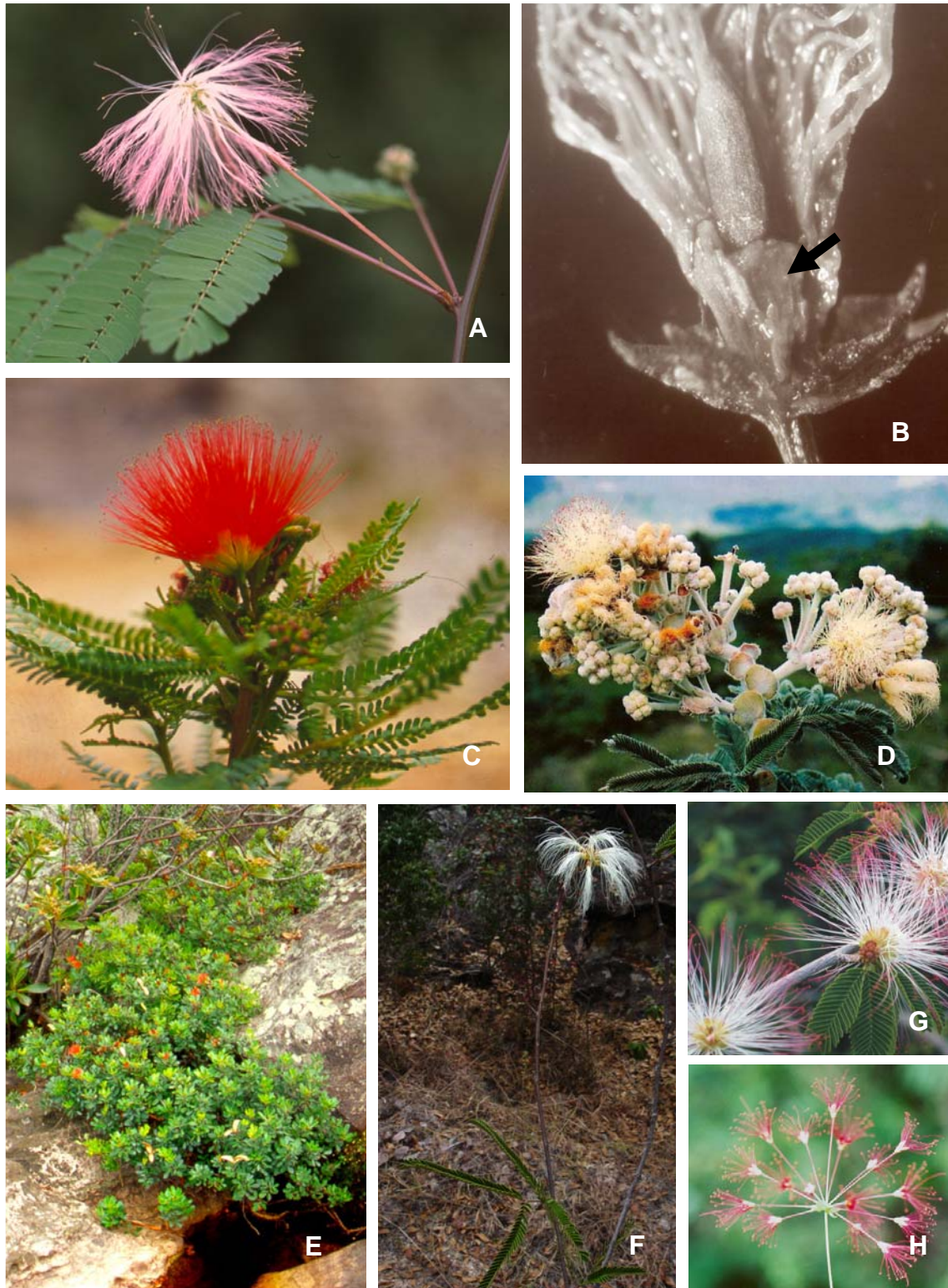


Figura 9 - Glomérulo esférico (*Zapoteca filipes*); B. Nectário intraestaminal (*Calliandra leptopoda*); C. Pseudoracemo terminal (*Calliandra mucugueana*); D. Pseudopanícula (*C. lanata*); E. Subarbusto formando touceiras (*C. hygrophila*); F. Arbusto virgado (*Calliandra longipinna*); G. Inflorescência lateral (*Calliandra sessilis*); H. Flores com perianto reduzido (*Calliandra leptopoda*).

*Calliandra* (neotropicais + africanas) por esta apresentar políades com oito grãos calimados nas espécies neotropicais e acalimados em *C. redacta* (espécie paleotropical).

*Zapoteca* e *Viguieranthus* apresentam posicionamentos diferenciados nas análises realizadas. Na análise de ITS, *Viguieranthus* aparece em uma tricotomia formada com *Cojoba* e o clado que reúne *Zapoteca* e as espécies africanas e neotropias de *Calliandra* (Figura 1). As análises de *trnL* não recuperam um grupo com as espécies de *Viguieranthus* mas sustenta o monofiletismo de *Zapoteca* embora seu posicionamento não seja resolvido em relação aos demais grupos de Acacieae e Ingeae. Na análise de dados moleculares combinados o relacionamento de *Viguieranthus* não é resolvido em relação a *Zapoteca* e *Calliandra*, espécies africana + neotropicais (Figura 5).

Os relacionamentos filogenéticos do gênero *Calliandra* s.s. diferem entre as análises realizadas no presente estudo. *Zapoteca* aparece como grupo irmão do clado formado pelas espécies de *Calliandra*, como proposto por estudos anteriores (Grimes 1995; Luckow *et al.* 2000). *Zapoteca* + espécies africanas de *Calliandra* + *Calliandra* s.s. formam o clado H (Figura 1: ITS e Figura 5: combinada) que apresenta como sinapomorfias (Figura 7[5]) o fruto elasticamente deiscente a partir do ápice (caráter 25[1]) e pólen heteromórfico(caráter 21[1]) com exina reticulada (caráter 22[1]). Este clado, entretanto, não apresenta suporte de bootstrap nas análises de ITS e ele é baixo na combinada (BS 51%). *Cedrelinga* sustentado nas análises moleculares realizadas por Luckow *et al.* (2003) provável grupo irmão das espécies de *Calliandra* s.s., não apresenta esse posicionamento sustentado aqui. As espécies de *Calliandra* s.s. nas análises combinada e nuclear formam o grupo irmão das espécies africanas anteriormente classificadas em *Calliandra*. Este clado (espécies africanas + americanas

de *Calliandra*), nomeado nos nossos estudos de clado I, é fortemente sustentado nas análises de dados plastidial e nuclear combinados (BS 97%; PP 100%) e nuclear (BS 98%).

*Calliandra gilbertii* foi anteriormente posicionada por Brenan (1959) em *Dichrostachys* como *Dichrostachys* sp. *B* por apresentar o fruto elasticamente deiscente a partir do ápice. Porém os caracteres florais, como estames numerosos, anteras dorsifixas e sem glândulas, a distinguia das demais espécies do gênero. Posteriormente, Thulin *et al.* (1981) observaram que esta espécie apresentava caracteres morfológicos semelhantes às espécies paleotropicais de *Calliandra* (Figura 8) embora com morfologia polínica semelhante às espécies neotropicais de *Calliandra* e a “*Acacia*” *redacta* J.H. Ross. Com base, principalmente, nos caracteres polínicos (políades com grãos acalimados) foi descrita como uma nova espécie, *Calliandra gilbertii* (Figura 8[E]), e feita a nova combinação *Calliandra redacta* (Thulin *et al.* 1981; (Figura 8[F]).

Políades compostas por oito grãos de pólen, característica exclusiva das espécies de *Calliandra* (americanas e paleotropicais) são também encontradas em *Guinetia*. Esse gênero monotípico mexicano foi descrito por Rico Arce *et al.* (1999) apresentando características morfológicas em sua maioria semelhantes ao gênero *Calliandra*, como por exemplo, a presença de braquiblastos, arquitetura da inflorescência e políades bissimétricas com oito grãos de pólen calimados. Entretanto, difere por apresentar o fruto não elasticamente deiscente a partir do ápice. Nas análises filogenéticas baseadas em dados moleculares plastidial, nuclear e combinados, realizadas no presente estudo, *Guinetia* é incluído dentro do clado das espécies neotropicais de *Calliandra* (clado I) em posição próxima às espécies da seção *Androcallis* que se distribuem no México, América Central e norte da América do Sul (clado U). Essas espécies e *Guinetia* apresentam em comum às inflorescências axilares partindo de braquiblastos e o hábito

arborescente. Outro caráter em comum às demais espécies é a presença de inflorescências heteromórficas, entretanto esse caráter não é mencionado na descrição de *Guinetia*.

### ***Relações filogenéticas entre as espécies neotropicais Calliandra***

O clado das espécies neotropicais de *Calliandra* apresenta como sinapomorfia a ausência de nectário peciolar e políades calimadas.

***Calliandra* sect. *Calliandra*** - corresponde à série *Racemosae* estabelecida por Benthham (1844) apresenta atualmente 50 espécies agrupadas em quatro séries. Caracteriza-se por apresentar unidades de inflorescências agrupadas em pseudo-racemos (Figuras 9[C]) ou pseudopanículas (Figuras 9[D]) terminais. As espécies da seção *Calliandra* são distribuídas principalmente em áreas de campos rupestres. As espécies desta seção usadas no presente estudo foram agrupadas em sua maioria no clado J com suporte elevado (BS 98-100%; PP 100%). Esse clado apresenta quase todas as espécies endêmicas da Cadeia do Espinhaço (maioria na Chapada Diamantina, Bahia). Esse clado entretanto apresenta uma baixa variação nucleotídica, provavelmente, explicada pela recente diversificação das espécies microendêmicas corroborando assim estudos anteriores (Lavin *et al.* 2005). Morfologicamente essas espécies apresentam diferentes hábitos, desde subarbustos de cerca de 0,5m altura, densamente ramificados formando touceiras (p.ex. *C. hygrophila* - Figuras 9[E])a arvoretas de até 3m altura, pouco ramificadas e virgadas (p.ex. *C. longipinna* - (Figuras 9[F])). As demais espécies desta seção aparecem em diferentes posicionamentos como, por exemplo, *C. bahiana* aparece como grupo de irmão de *C. aeschynomenoides*, da seção *Androcallis* (BS 100%; PP 100%). E *Calliandra virgata* única espécie da série *Virgatae*, ocorre no Brasil e é endêmica da Serra dos Cristais (Goiás). Aparece na análise combinada (MP) e nuclear

em um clado formado por espécies que ocorrem no México, América Central e norte da América do Sul. Nas análises de ITS este clado também inclui *C. debilis*, espécie endêmica da Chapada Diamantina.

*Calliandra houstoniana* espécie tipo do gênero foi incluída apenas na análise de ITS. Essa espécie apareceu formando um clado fortemente sustentado (BS 90%) com mais sete espécies mexicanas da seção *Calliandra* série *Calliandra* e as duas espécies da seção *Acistegia*, *C. haematomma* e *C. pedicellata*.

***Calliandra* sect. *Acistegia*** - corresponde à Série *Pedicellatae* estabelecida por Benthham (1844), é caracterizada pela presença de espículas estipulares e pela presença de flores pediceladas. Suas duas espécies estão distribuídas em Bahamas, Antilhas e Ilhas Virgens. Esta seção é a única que se apresenta monofilética em todas as análises (BS 74-100%; PP 100%). As espécies desta seção na análise de ITS estão inseridas em um clado formado por espécies da sect. *Calliandra* série *Calliandra* endêmicas do México e que inclui a espécie tipo do gênero. Nas análises plastidiais a seção *Acistegia* está agrupada com as espécies endêmicas da Cadeia do Espinhaço. Na análise de dados combinados (MP), entretanto *C. haematomma* + *C. pedicellata* (clado M) apresenta *C. biflora* (*Calliandra* sect. *Androcallis*) como grupo irmão, mas este relacionamento é fracamente sustentado (BS 51%).

***Calliandra* sect. *Androcallis*** - corresponde a Série *Nitidae* (Benthham 1844) e é a maior dentre as cinco seções definidas por Barneby (1998). Esta seção apresenta 81 espécies subdivididas em oito séries. É diagnosticada pela ocorrência de inflorescências laterais (Figuras 9[G]) isoladas partindo de ramos diferenciados, denominados de braquiblastos. Suas espécies são distribuídas do norte da América do Norte ao Paraguai principalmente

em áreas de florestas secas. Esta seção apresenta a maior parte de suas espécies agrupadas em um grande clado (clado K; BS 55-58%), nas análises de dados combinados, palstidial III e nuclear. Para ser sustentada como monofilética é preciso a inclusão de espécies da sect. *Calliandra* (*C. bahiana*, *C. juzepczukii*, *C. virgata* e *C. debilis*), sect. *Microcallis* (*C. leptopoda* e *C. parviflora*) e do gênero *Guinetia*.

***Calliandra* sect. *Acroscias*** - é uma seção monoespecífica (*C. brevicaulis* M.Micheli) diagnosticada por apresentar inflorescência em uma única umbela terminal, de ocorrência no Brasil (Mato Grosso do Sul), Paraguai e Argentina. Apresenta-se inserida no clado composto em sua maioria pelas espécies da sect. *Androcallis* e *Guinetia*, porém inserida em um subclado composto por espécies que apresenta sua distribuição do sul do Brasil até a Argentina.

***Calliandra* sect. *Microcallis*** - as suas duas espécies estão classificadas em duas séries monoespecíficas, caracterizada pela presença de um pseudo-racemo terminal composto por flores bastante reduzidas (5-7mm de comprimento). *Calliandra parviflora* apresenta-se distribuída no Brasil (exceto na Amazônia), Paraguai e norte da Bolívia e *C. leptopoda* (Figuras 9[H]) ocorre no Brasil predominantemente em regiões de caatinga do Piauí ao Pernambuco e interior da Bahia a Minas Gerais. Estas espécies ocorrem em clados independentes (clados O e P) apresentados nas análises com dados combinados (MP) e nuclear. Nas análises, *C. leptopoda* aparece como grupo irmão do clado formado por *C. bahiana* + *C. aeschynomenoides* e *C. parviflora* como grupo irmão de *C. depauperata*. A maioria das espécies deste clado é característica de áreas secas. *C. leptopoda* e *C. parviflora* apesar de não formarem ambas um grupo monofilético se agrupam a *C. aeschynomenoides* e *C. spinosa* que também apresentam

flores com perianto bastante reduzido e estames longamente exsertos.

**PALINOTAXONOMIA DE**  
***CALLIANDRA* E GÊNEROS AFINS**

## RESULTADOS

As espécies neotropicais de *Calliandra* apresentaram políades calimadas, elipsóides, simetria bilateral, 97,14-223,3 x 60-110µm, entretanto, as políades de *Calliandra* chegam a medir ca. 320µm compr. Constituindo assim, a maior políade dentre as Angiospermae (Elias 1981). São compostas por 8-grãos (Figuras 10,11) com o grão de pólen basal (Figura 10[A]) possuindo de 35-96,7µm compr. Os grãos de pólen individuais são 4-porados com poro circular e exina rugulada (Figura 10[B]).

Das espécies analisadas apenas *C. virgata* (Figura 11[D]) e *C. leptopoda* (Figura 11[E, F]) não apresentam grão de pólen basal como encontrado das demais espécies neotropicais do gênero. *C. parviflora* (Figura 11[H]) apresenta apenas um grão de pólen central, diferenciando-se das demais espécies que apresentam políades com dois grãos de pólen centrais. Essas particularidades não são restritas a apenas uma seção, pois, *C. virgata* pertence à seção *Calliandra* e *C. leptopoda* e *C. parviflora* a seção *Microcallis*. *C. brevicaulis* (Figura 10[G, H]) também apresentou particularidade em relação ao grão de pólen basal pela ausência do apêndice viscoso e presença de uma reentrância na porção terminal. Entretanto, as observações realizadas não foram suficientes para afirmar se o grão de pólen basal sofreu alguma alteração na sua morfologia durante o processamento palinológico, ou se esse caráter é característico desta espécie.

As espécies paleotropicais de *Calliandra* apresentaram dois tipos de políades. *C. gilbertii*, espécie africana, apresenta políades acalimadas, elipsóides, simetria bilateral, cerca de 120 x 68µm, compostas por 7-grãos (Figura 12[A]). O grão de pólen basal apresenta cerca de 50µm compr. Os grãos de pólen individuais são 4-porados com poro circular e exina columelar. *Calliandra cynometroides* (Figura 12[B]) e *C. umbrosa* (Figura 12[C, D]), espécies asiáticas, apresentam políades diferentes das espécies

neotropicais e africanas radialmente simétricas, 78,6-106µm de diâmetro, compostas por 16-grãos. Os grãos de pólen individuais são 6-8-periporados com poro circular e exina granular. As políades dessas espécies são acalimadas, de forma semelhante a *C. gilbertii* e diferente do observado nas espécies americanas. Esses caracteres polínicos aproximam essas espécies mais a *Zapoteca* e *Viguieranthus* do que as espécies americanas e africanas de *Calliandra*.

Os gêneros *Viguieranthus* (Figura 12[E, F]) e *Zapoteca* (Figura 12[G, H]) apresentam políades acalimadas, radialmente simétricas, compostas por 16-grãos. Os grãos de pólen individuais são 6-8-periporados com poro circular e exina rugulada. *Viguieranthus* apresenta políades de 83µm de diâmetro e *Zapoteca* de 96µm. *Viguieranthus* apresenta políades com a mesma escultura da exina em todos os grãos. *Zapoteca*, entretanto apresenta os grãos centrais com escultura da exina diferenciada dos demais grãos de pólen (Guinet & Hernández 1989).

*Guinetia* apresenta, assim como *Calliandra*, políades elipsóides, compostas por 8 grãos de pólen calimados, com 167 x 118 µm e grão de pólen individual 4-porado com exina rugulada.

## DISCUSSÃO

As espécies americanas e africanas de *Calliandra* como observado em estudos anteriores (Guinet 1965; Guinet 1981; Niezgoda *et al.* 1983; Guinet & Hernández 1989) apresentam um tipo particular de políade dentre as Ingeae. O tipo de políade composta por grãos de pólen calimados é também encontrada em outros grupos de Mimosoideae como *Dichrostachys*, maioria das espécies de *Parkia* e uma espécie de *Leucaena* (Guinet 1981). Entretanto, políades elipsóides, compostas por 8-grãos de pólen

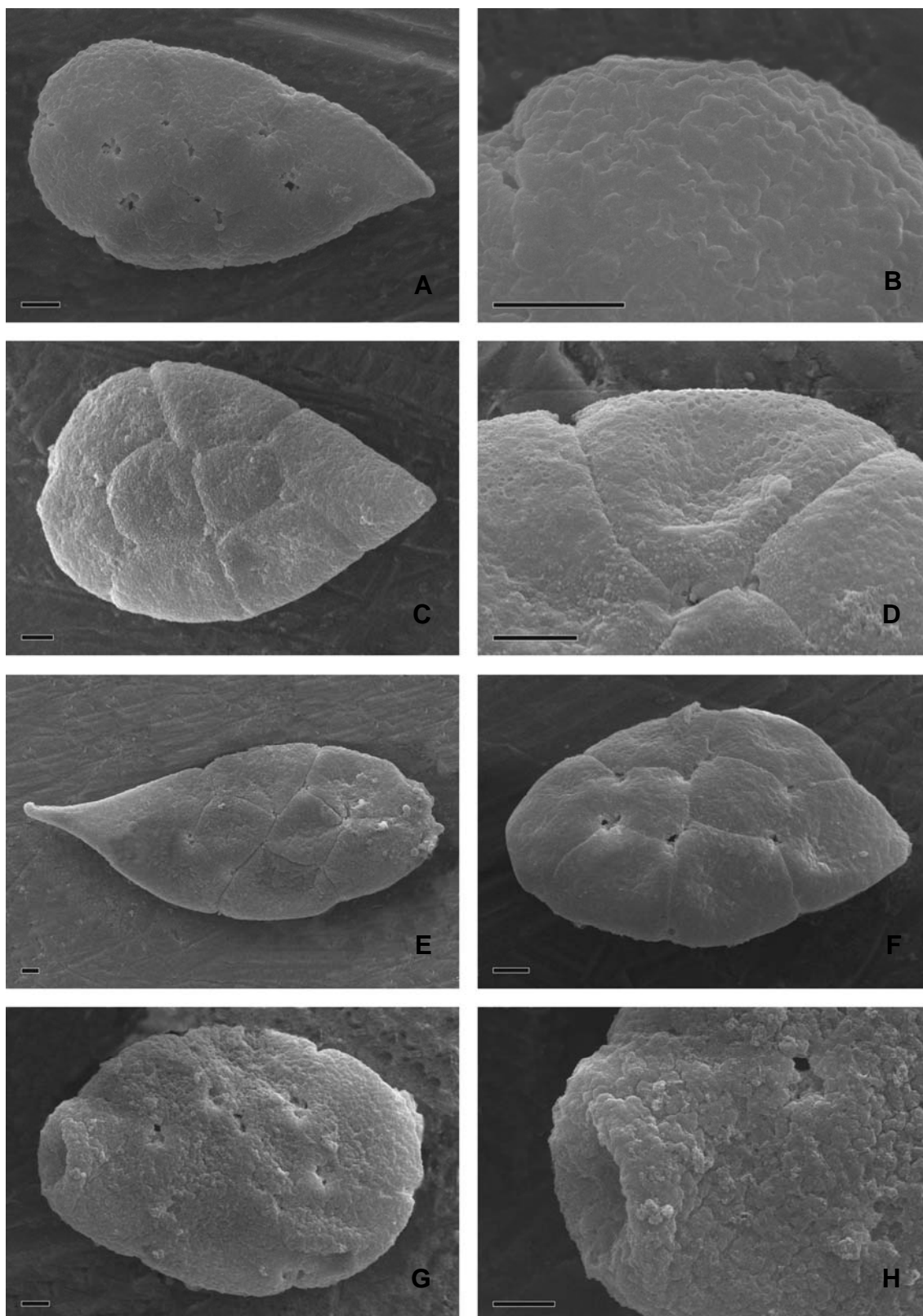


Figura 10 - Microfotografias em MEV de póliades de *Calliandra*: A, B: *Calliandra depauperata* Benth.; C, D: *C. biflora* Tharp; E: *C. chilensis* Benth.; F: *C. pauciflora* (A Rich.) Griseb.; G, H: *C. brevicaulis* M. Micheli

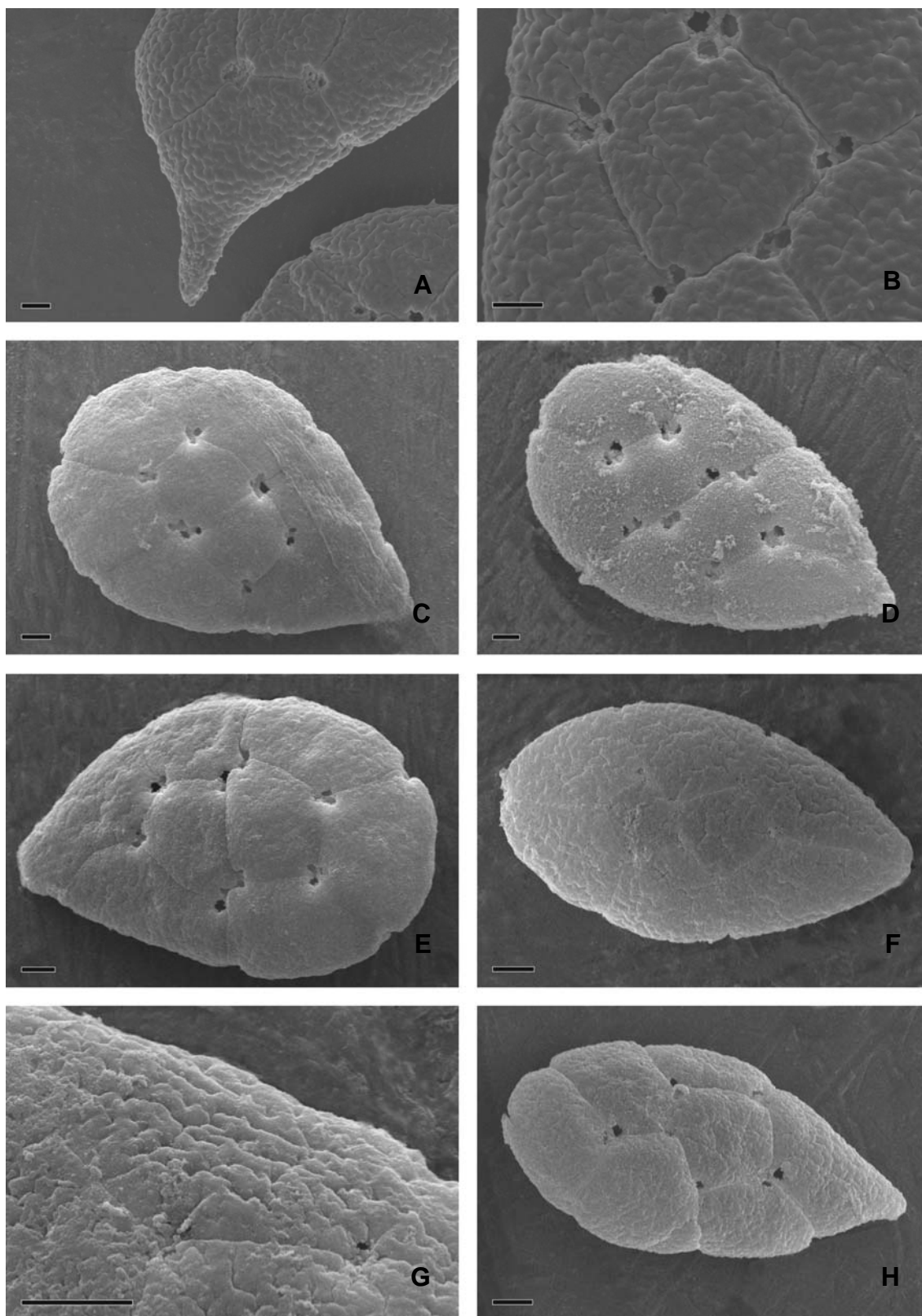


Figura 11 - Microfotografias em MEV de póliades de *Calliandra*: A, B: *C. debilis* Renv.; C: *C. houstoniana* (Miller) Standley; D: *C. virgata* Benth.; E: *C. haematomma* Benth.; F, G: *C. leptopoda* Benth.; H: *C. parviflora* (Hook. & Arn.) Speg.

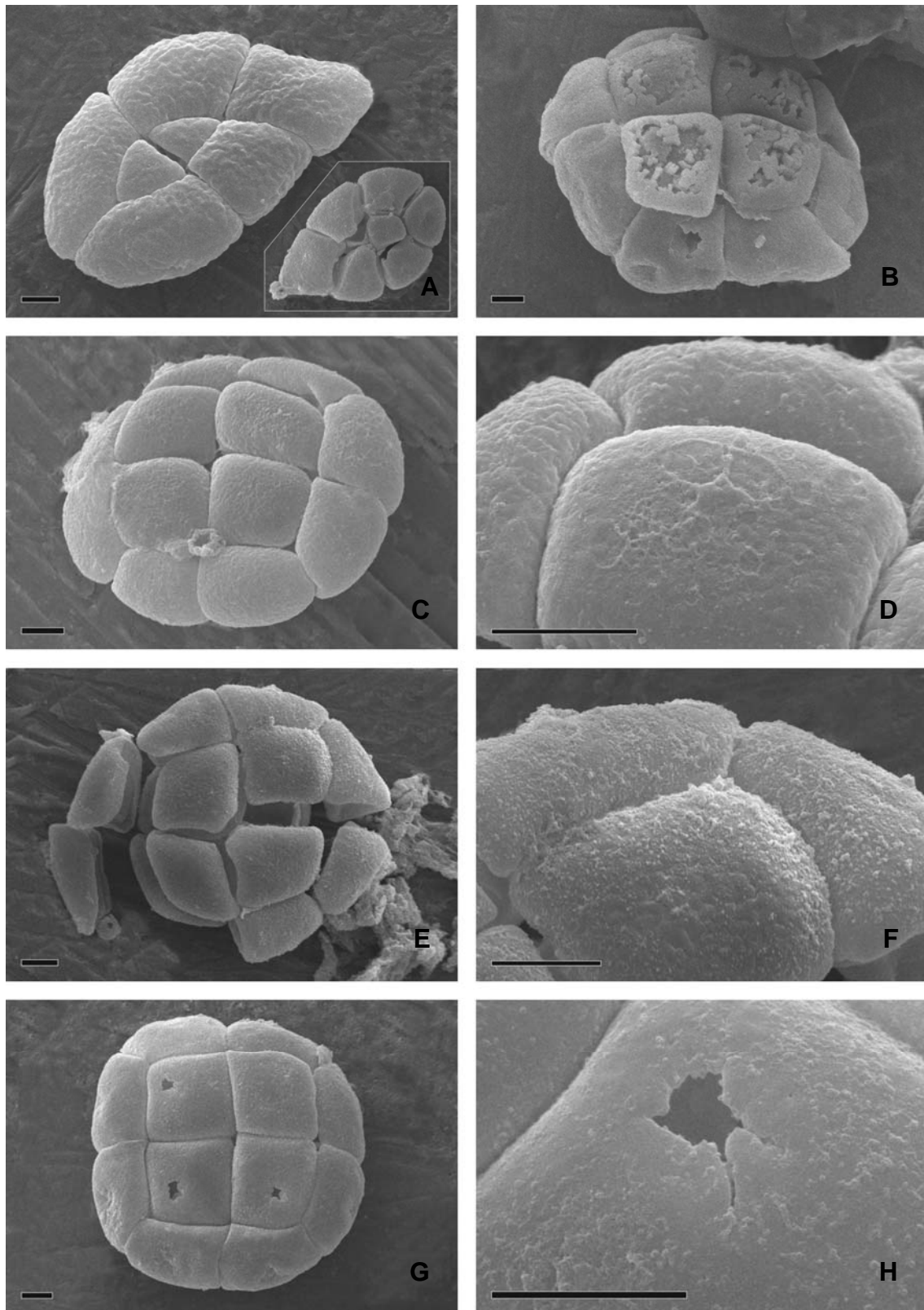


Figura 12 - Microfotografias em MEV de poliades de: A: *C. gilbertii* Thulin & Hude; B: *C. cynometroides* Bedd.; C, D: *C. umbrosa* Benth.; D, E: *Viguieranthus umbiliscus* Villiers; F, G: *Zapoteca formosa* (Kunth) H.M.Hern

calimados ocorrem apenas espécies neotropicais de *Calliandra*. Essas características também foram observadas por Rico Arce (1999) em *Guinetia*

Segundo estudos palinológicos realizados as espécies africanas de *Calliandra*, *C. gilbertii* e *C. redacta* são filogeneticamente basais representando, provavelmente, um subgênero distinto em *Calliandra* (Thulin *et al.* 1981; Guinet & Hernández 1989).

## CLASSIFICAÇÃO DE *CALLIANDRA*

Segundo estudos palinológicos realizados as espécies africanas de *Calliandra*, *C. gilbertii* e *C. redacta* são filogeneticamente basais representando, provavelmente, um subgênero distinto em *Calliandra* (Thulin *et al.* 1981; Guinet & Hernandez 1989). Esse posicionamento é sustentado por nossos estudos moleculares no qual as espécies africanas de *Calliandra* aparecem como grupo irmão das espécies americanas do gênero. Portanto com base nas análises moleculares, morfológicas e polínicas propõe-se uma nova classificação (Figura 13) para o gênero *Calliandra* com a reinclusão das espécies africanas e também inclusão de *Guinetia*.

Na atual delimitação *Calliandra* torna-se polimórfico para os caracteres carpológicos (deiscência elástica a partir do ápice ou não) e polínicos (políades acalimadas ou calimadas) apresentando como sinapomorfia morfológica a redução do número de grãos de pólen para oito ou sete por políade e ausência de nectário peciolar. No entanto, o subgênero *Orientalis* (espécies africanas) compartilha com as demais Ingeae o caráter plesiomórfico de ter políades acalimadas. Nesse sentido, políades calimadas aparecem como sinapomorfia do subgênero *Calliandra* (clado americano).

A presença de políades com grãos de pólen, acalimados, provavelmente, seja um caráter primitivo dentre às Ingeae. Esses resultados corroboram a análise baseada em evidências fósseis e dados moleculares combinados, realizada por Lavin *et al.* (2005), onde o gênero *Calliandra* apresentou uma diversificação mais recente dentre as Mimosoideae.

***Calliandra* Benth.**, J. Bot. (Hook.) 2: 138. 1840, nom. conserv. Espécie tipo:

(H.M.Hern. & Nicolson, Taxon 35: 747-748. 1986): *Calliandra houstoniana* (Mill.)

Standl.

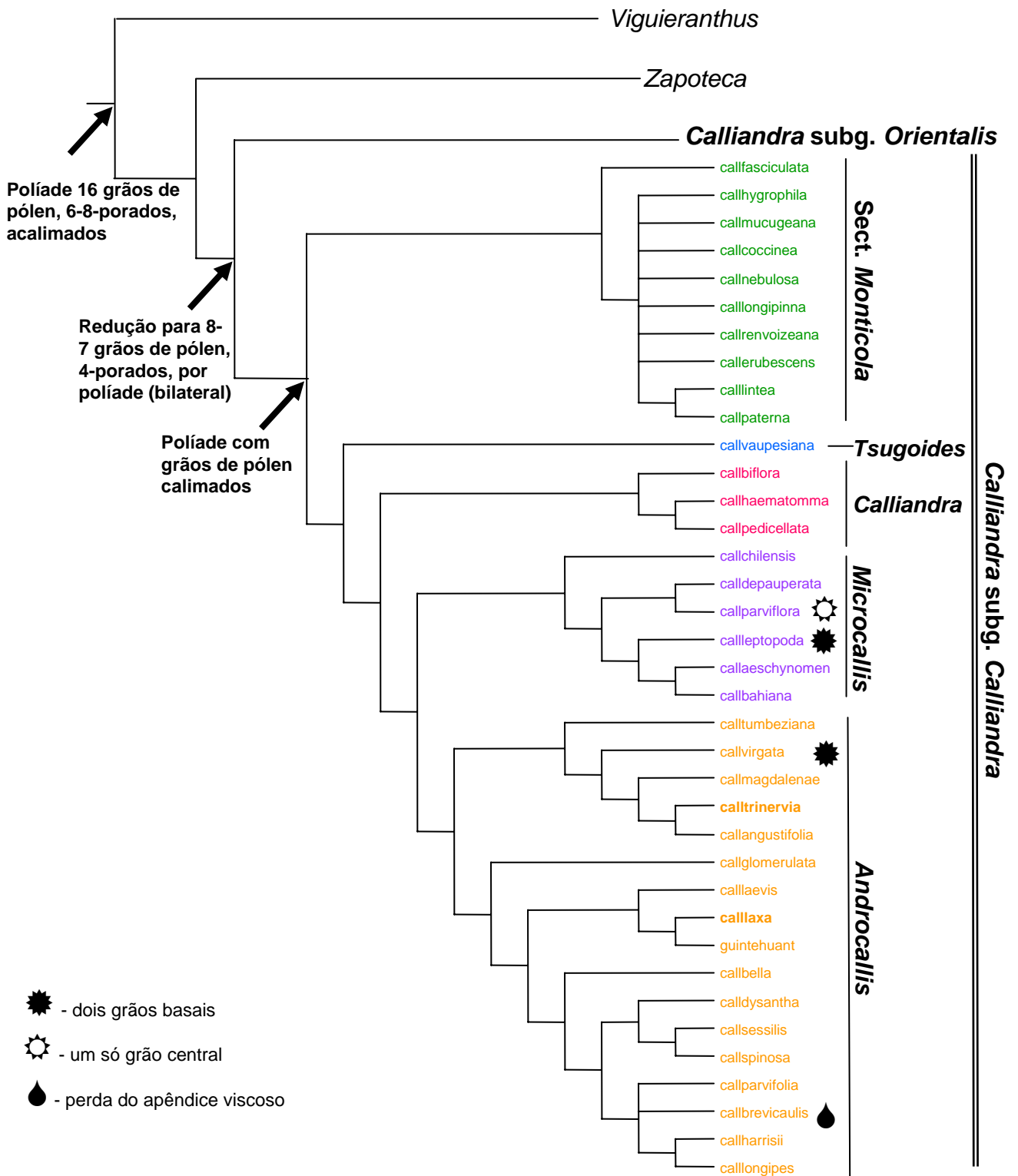


Figura 13 – Parte da árvore de consenso estrito resultante da análise molecular de dados combinados (MP) evidenciando a nova classificação para o gênero *Calliandra* e os caracteres polínicos.

*Anneslia* Salisbury, Parad. Lond. 64: 1807, nom. rejic. Espécie tipo: *Anneslia falcifolia* Salisbury, nom. illegit.  $\equiv$  *Calliandra houstoni* (L'Hér.) Benth.  $\equiv$  *C. houstoniana* (Mill.) Standl.

*Clelia* Casaretto, Nov. Stirp. Bras. 83. 1845. Espécie tipo: *Clelia ornata* Casaretto = *Calliandra harrisii* (Lindl.) Benth.

*Codonandra* Karst., Fl. Columb. 2: 43. 1862. Espécie tipo: *Codonandra purpurea* Karst.  $\equiv$  *Calliandra codonandra* Benth. = *Calliandra magdalenae* (DC.) Benth. var. *magdalenae*.

*Guinetia* L.Rico & M.Sousa, K.Bull. 54: 975-981. 1999, syn. nov. Espécie tipo: *Guinetia tehuantepecensis* L.Rico & M.Sousa.

A - *Calliandra* subg. ***Orientalis***, subg. nov. E.R.Souza & L.P.Queiroz. Espécie tipo: *Calliandra redacta* (J.H. Ross) Thulin & Hunder.

Políades com 8-grãos de pólen livres, sem uma exina em comum a todos os grãos; subarbustos densamente ramificado com ramos ou estípulas espinescentes; inflorescência axilares partindo de braquiblastos; flores pequenas, perianto com até 6mm compr.; androceu 8-15 mm compr; frutos elasticamente deiscente a partir do ápice. África.

1 - *Calliandra gilbertii* Thulin & Hunder

2- *Calliandra redacta* (J.H. Ross) Thulin & Hunder

B - *Calliandra* Benth. subg. ***Calliandra***.

Poliades 8-grãos de pólen calimados (com uma exina comum a todos os grãos) e acalimados; arvoretas, arbustos e subarbustos; inflorescência terminais ou partindo de braquiblastos laterais; flores com perianto 2,8-21mm compr.; androceu 5-50 mm compr; frutos elasticamente deiscente partir do ápice ou raramente com deiscência passiva. Neotrópico.

I - ***Calliandra*** sect. ***Androcallis*** Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 74(3): 21. 1998. – Espécie tipo: *Calliandra laxa* (Willd.) Benth.

*Calliandra* sect. *Androcallis* ser. *Macrophyllae* (Benth.) Barneby. Mem. New York Bot. Gard. 74(3): 111. 1998. – Espécie tipo: *Calliandra trinervia* Benth.

*Calliandra* sect. *Androcallis* ser. *Pauciflorae* Barneby. New York Bot. Gard. 74(3): 101. 1998. Espécie tipo: *Calliandra pauciflora* (A. Rich.) Griseb.

*Calliandra* sect. *Androcallis* ser. *Ambivalentes* Barneby. New York Bot. Gard. 74 (3): 103. 1998. Espécie tipo: *Calliandra guildingii* Benth.

*Calliandra* sect. *Androcallis* ser. *Hymenaeodeae* Barneby. New York Bot. Gard. 74(3): 134. 1998. Espécie tipo: *Calliandra hymenaeodes* (Person) Benth.

*Calliandra* sect. *Androcallis* ser. *Longipedes* Barneby. New York Bot. Gard. 74(3): 137. 1998. Espécie tipo: *Calliandra longipes* Benth.

*Calliandra* sect. *Calliandra* ser. *Virgatae* Barneby. Mem. New York Bot. Gard. 74(3): 189. 1998. Espécie tipo: *Calliandra virgata* Benth.

*Calliandra* sect. *Acroscias* Barneby. New York Bot. Gard. 74(3): 146. 1998. Espécie tipo: *Calliandra brevicaulis* Micheli.

Árvores, arbustos ou subarbustos, raramente rizomatosos (*C. brevicaulis*); filotaxia dística; venação primária dos folíolos reticulada; inflorescência axilar partindo de

braquiblastos ou terminal, quando terminal em umbela isolada, nunca formando pseudo-racemos. Neotrópico.

3 - *C. bella* Benth.

4 - *C. brenesii* Standl.

5 - *C. brevicaulis* Micheli

6 - *C. caeciliae* Harms

7 - *C. dysantha* Benth.

8 - *C. glomerulata* Karst.

9 - *C. goldmanii* Rose ex. Barneby

10 - *C. harrisii* (Lindl.) Benth.

11 - *C. hintonii* Barneby

12 - *C. laevis* Rose

13 - *C. laxa* (Willd.) Barneby

14 - *C. longipes* Benth.

15 - *C. parvifolia* (Hook. & Arn.) Speg.

16 - *C. rhodochepala* J.D. Smith

17 - *C. rubescens* (Martens & Galeotti)

18 - *C. sessilis* Benth.

19 - *C. spinosa* Ducke

20 - *C. tehuantepecensis* (Rico & Sousa) E.R.Souza & L.P.Queiroz

21 - *C. involuta* Mackinder & Lewis

22 - *C. debilis* Renv.

23 - *C. pittieri* Standl.

24 - *C. purdiaei* Benth.

- 25 – *C. cruegeri* Grisebach
- 26 – *C. tolimensis* Taubert
- 27 – *C. belizensis* (Standl.) Standl.
- 28 – *C. bijuga* Rose
- 29 – *C. molinae* Standl.
- 30 – *C. peninsularis* Rose
- 31 – *C. sesquipedalis* McVaugh
- 32 – *C. tumbeziana* J.F. Macbr
- 33 – *C. taxifolia* (Kunth) Benth.
- 34 – *C. carrascana* Barneby
- 35 – *C. foliolosa* Benth.
- 36 – *C. twedii* Benth.
- 37 – *C. subspicata* Benth.
- 38 – *C. gardneri* Benth.
- 39 – *C. macrocalyx* Harms
- 40 – *C. fernandesii* Barneby
- 41 – *C. ulei* Harms
- 42 – *C. pilgeriana* Harms
- 43 – *C. umbellifera* Benth.
- 44 – *C. imperialis* Barneby
- 45 – *C. concinna* Barneby
- 46 – *C. squarrosa* Benth.
- 47 – *C. glaziovii* Taubert
- 48 – *C. silvicola* Taubert
- 49 – *C. surinamensis* Benth.

- 50 - *C. riparia* Pittier
- 51 – *C. samik* Barneby
- 52 - *C. virgata* Benth.
- 53 - *C. debilis* Renv.
- 54 – *C. magdalenae* (DC.) Benth.
- 55 – *C. chulumania* Barneby
- 56 - *C. purpurea* (L.) Benth.
- 57 - *C. angustifolia* Spruce ex Benth.
- 58 - *C. guildingii* Benth.
- 59 - *C. molissima* (Willd.) Benth.
- 60 - *C. trinervia* Benth.
- 61 - *C. bombycina* Spruce ex Benth.
- 62 - *C. glyphoxylon* Spruce ex Benth.
- 63 - *C. coriacea* (Willd.)Benth.
- 64 – *C. carcerea* Standl. & Steyerm.
- 65 – *C. pytiophyla* Barneby
- 66 – *C. colimae* Barneby
- 67 – *C. conferta* Benth.
- 68 – *C. staminea* (Thunb.) Barneby
- 69 – *C. duckei* Barneby
- 70 – *C. blanchetii* Benth.
- 71 – *C. pauciflora* (A. Richard) Griseb.
- 72 – *C. enervis* (Britton) Urb.
- 73 – *C. medellinensis* Britton & Killip
- 74 – *C. falcata* Benth.

- 75 – *C. haematocephala* Hasskarl
- 76 – *C. erythrocephala* H.Hern. & Sousa
- 77 – *C. jariensis* Barneby
- 78 – *C. antioquiae* Barneby
- 79 – *C. tergemina* (L.) Benth.
- 80 – *C. macqueenii* Barneby
- 81 – *C. hymenaeodes* (Persoon) Benth.

## II - *Calliandra* Benth. sect. *Calliandra*.

*Calliandra* sect. *Calliandra* ser. *Comosae* Barneby. Mem. New York Bot. Gard. 74(3): 196. 1998. Espécie tipo: *Calliandra comosa* (Swartz) Benth.

*Calliandra* sect. *Androcallis* ser. *Biflorae* Barneby. New York Bot. Gard. 74(3): 99. 1998. Espécie tipo: *Calliandra biflora* Tharp.

*Calliandra* sect. *Acistegia* Barneby. New York Bot. Gard. 74(3): 139. 1998. – Espécie tipo: *Calliandra haematomma* (DC.) Benth.

Subarbustos a arbustos densamente ramificados; filotaxia dística; venação primária dos folíolos reticulada; flores agrupadas em pseudo-racemos terminais exsertos da folhagem ou em fascículos axilares partindo de braquiblastos. México a Norte do Brasil.

- 82 - *C. biflora* Tharp
- 83 - *C. californica* Benth.
- 84 - *C. eriophylla* Benth.
- 85 - *C. hirsuta* (G. Don) Benth.
- 86 - *C. houstoniana* (Mill.) Standl.

87 - *C. haematomma* (DC) Benth.

88- *C. pedicellata* Benth.

89 - *C. palmeri* S. Watson

90 - *C. physocalyx* H.Hern. & Sousa

91 – *C. wendlandii* Benth.

92 – *C. quetzal* (J.D. Smith) J.D. Smith

III - *Calliandra* sect. *Microcallis* Barneby. Mem. New York Bot. Gard.74(3): 197. 1998.

Espécie tipo: *Calliandra parviflora* Benth.

*Calliandra* sect. *Microcallis* ser. *Leptopodae* Barneby, Mem. New York Bot. Gard.74(3): 198. 1998. Espécie tipo: *Calliandra leptopoda* Benth.

*Calliandra* sect. *Androcallis* ser. *Chilensis* Barneby. New York Bot. Gard.74(3):199. 1998. – Espécie tipo: *Calliandra chilensis* Benth.

Subarbusto prostrado, arbustos escandentes e arbustos eretos de até 2m de altura; filotaxia dística (raramente espiralada em *C. chilensis*); flores pequenas agrupadas em glomérulos ou umbelas terminais ou partindo de braquiblastos; perianto 2,8 – 5mm compr. (raramente maiores em *C. bahiana*); androceu curto, 5-16mm compr. Nordeste do Brasil e Chile.

93 - *C. aeschynomoides* Benth.

94 - *C. bahiana* Renv.

95 - *C. chilensis* Benth.

96 - *C. depauperata* Benth.

97 - *C. humilis* Benth.

98 - *C. leptopoda* Benth.

99 - *C. parviflora* Benth.

IV - *Calliandra* sect. *Monticola* E.R. Souza & L.P. Queiroz, *sect. nov.* Espécie tipo:

*Calliandra lintea* Barneby

Arvoretas virgatas a subarbustos densamente ramificado ou rizomatosos; filotaxia dística; venação primária dos folíolos reticulada; inflorescências compostas por pseudo-racemos terminais, nunca axilares; braquiblastos ausentes. Brasil, Cadeia do Espinhaço.

100 - *C. calycina* Benth.

101 - *C. coccinea* Renv.

102 - *C. crassipes* Benth.

103 - *C. cumbucana* Renv.

104 - *C. elegans* Renv.

105 - *C. erubescens* Renv.

106 - *C. fasciculata* Benth.

107 - *C. hygrophila* Mackinder & Lewis

108 - *C. iligna* Barneby

109 - *C. lanata* Benth.

110 - *C. lintea* Barneby

111 - *C. longipinna* Benth.

112 - *C. luetzelburgii* Harms

113 - *C. mucugeana* Renv.

114 - *C. nebulosa* Barneby

- 115 - *C. paterna* Barneby
- 116 - *C. renvoizeana* Barneby
- 117 - *C. semisepulta* Barneby
- 118 - *C. sincorana* Harms
- 119 - *C. viscidula* Benth.
- 120 - *C. brevipes* Benth.
- 121 - *C. fuscipila* Harms
- 122 - *C. feioana* Renv.
- 123 - *C. asplenioides* (Nees) Renv.
- 124 - *C. linearis* Benth.
- 125 - *C. hirsuticaulis* Harms
- 126 - *C. hirtiflora* Benth.
- 127 - *C. stelligera* Barneby
- 128 - *C. santosiana* Glaziov *ex* Barneby
- 129 - *C. ganevii* Barneby
- 130 - *C. germana* Barneby
- 131 - *C. semisepulta* Barneby
- 132 - *C. imbricata* E.R.Souza & L.P. Queiroz
- 133 - *C. geraisensis* E.R.Souza & L.P. Queiroz
- 134. *Calliandra bromelioides* E.R.Souza & L.P. Queiroz
- 135 - *Calliandra oroboensis* E. R. Souza & L. P. Queiroz
- 136 - *Calliandra straminea* E. R. Souza, L. P. Queiroz & G.P. Lewis

V - *Calliandra* sect. *Tsugoides* (Barneby) E.R.Souza & L.P.Queiroz, *stat. nov.* Espécie

tipo: *Calliandra tsugoides* Cowan

*Calliandra* sect. *Calliandra* ser. *Tsugoides* Barneby. Mem. New York Bot. Gard. 74: (3)1 – 223. 1998.

Arvoretas a subarbustos; filotaxia dística; venação primária dos folíolos paralela; 1-2cm larg; inflorescência pseudo-racemos terminais, nunca axilares; braquiblastos ausentes.  
Norte da América do Sul

137 - *C. pakaraimensis* Cowan

138 - *C. rigida* Benth.

139 - *C. tsugoides* Cowan

140 - *C. vaupesiana* Cowan

### ***Novas espécies de Calliandra para o estado da Bahia***

No decorrer dos estudos taxonômicos realizados para o gênero *Calliandra* foram encontradas mais três espécies novas da seção *Monticola* para o estado da Bahia, que são descritas e ilustradas a seguir.

Não se tem a intenção de considerar como válida a publicação das espécies aqui tratadas. A fim de evitar esta interpretação, as diagnoses estão apresentadas em português.

***Calliandra bromelioides*** E. R. Souza & L. P. Queiroz, *sp nov.* Tipo: Brasil: Bahia: Mucugê, Serra do Gobira, 13°5'S, 41°22'W, 1450 msm, 15.set.2006 (fl.), *E.R. de Souza, D. Cardoso, A. Conceição 514* (holótipo HUEFS; isótipo: K). Figuras 14, 15.

Hábito subarbusitivo prostrado semelhante a *C. semisepulta* Diferindo desta por apresentar folhas com maior número de pinas (3-5 x 1-2); maior número de pares de

folíolos por pina (15-29 x 4-8); folíolos oblongos (vs. obovados); estames róseos (vs. rosa choque).

Subarbusto prostrado em afloramento rochoso; ramos, eixos foliares e pedúnculos cinérios *in vivo*, pubérulos com tricomas granulares avermelhados, ramos novos ferrugíneos; filotaxia dística. Estípulas foliáceas, lanceoladas, 4-6 x 1mm. Folhas pecioladas; pecíolo 1-1,5cm compr.; raque 2,3-3,5cm compr.; pinas 3-5 pares, mais ou menos eqüilongas, 2,8-5cm compr.; folíolos 15-29 pares, mais ou menos

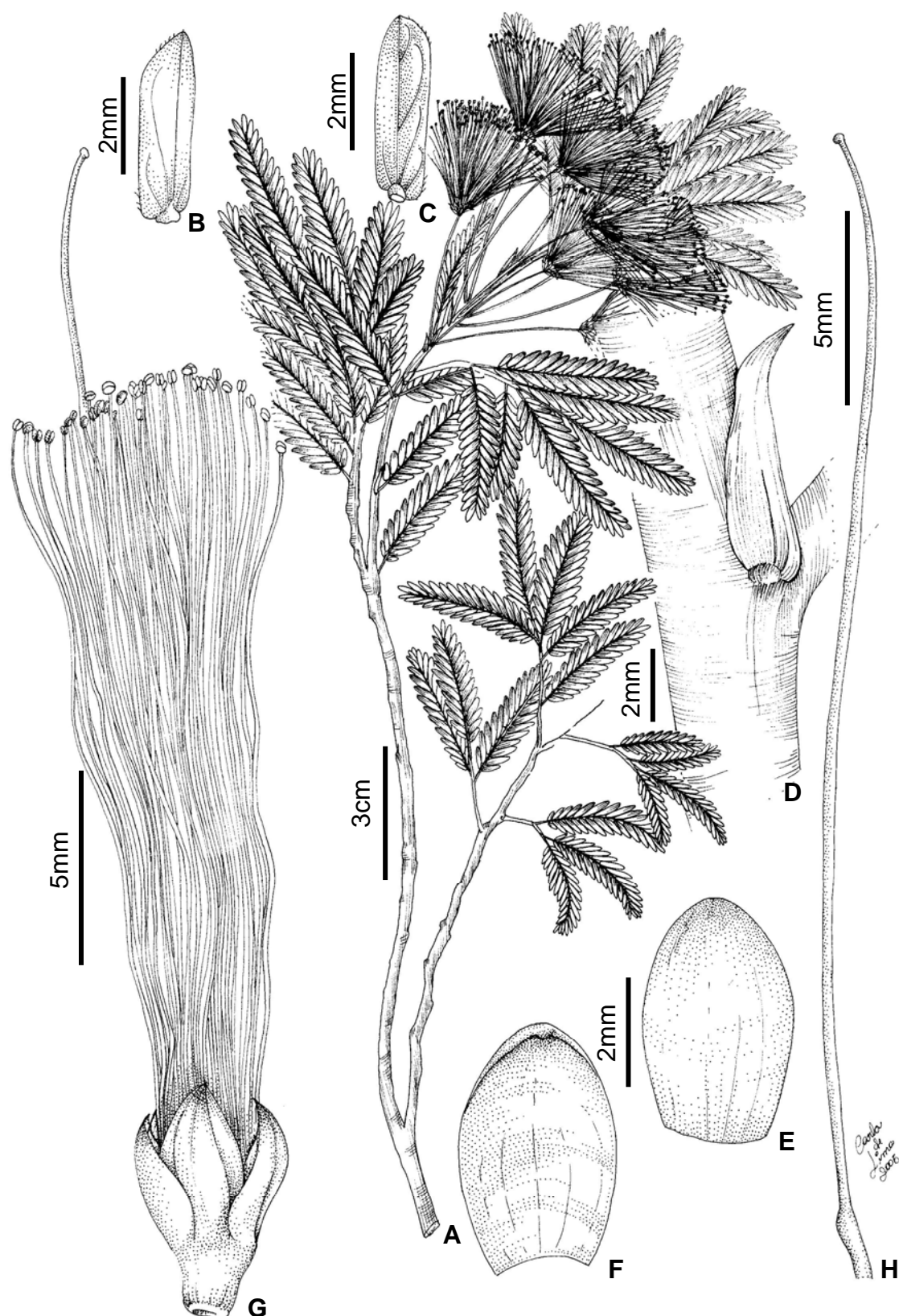


Figura 14 - *Calliandra bromelioides* E.R.Souza & L.P.Queiroz: A. Hábito; B. Folíolo adaxial; C. Folíolo face abaxial; D. Estípula; E, F. Pétalas; G. Flor; H. Gineceu.



Figura 15 - *Calliandra bromelioides* E.R.Souza & L.P.Queiroz: A. Hábito; B. Estípula; C. Folha; D. Botões; E. Inflorescência; F. Perianto.

equilongos, 5-8 x 1-2mm, coriáceos, oblongos, ápice obtuso a arredondado, base truncada, assimétrica, face adaxial pubérula a glabrescente, face abaxial pubérula com tricomas granulares, margem ciliada, nervação palmado-dimidiada, nervura principal excêntrica, dispostos sobrepondo a parte interna do folíolo seguinte. Pseudo-racemos terminais constituídos por fascículos; de 2-3- glomérulos pedunculados; pedúnculo 10-17mm compr.; brácteas pedunculares ausentes; brácteas florais lanceoladas 5-8 x 1mm. Flores homomórficas, tetrâmeras, sésseis; cálice campanulado, com tricomas granulares, tubo 2-3mm compr., lacínias agudas, ca. 4-6mm compr.; corola campanulada, com tricomas granulares, tubo 2,0-3,0mm compr., lacínias obtusas, 3,5-4,0mm compr.; estames róseos, estemonozona ca. 1mm compr. tubo estaminal alvo, 6-7mm compr., filetes livres por 21-24mm compr., anteras vináceas; nectário intraestaminal ausente; ovário obovado, pubérulo, 2-2,5mm compr., estilete ca. 30mm compr., estigma capitado. Fruto imaturos verdes.

*Ecologia e distribuição:* é uma espécie endêmica da Serra do Gobira. Ocorre em áreas de campo rupestre, prostada em afloramentos rochosos. Foi encontrado material florido no mês de setembro. Início de frutificação no mês de setembro.

*Taxonomia:* *Calliandra bromelioides* pertence à seção *Monticola* sect. nov. e é mais semelhante a *C. semisepulta* por apresentar hábito subarborescente prostado. Entretanto, difere desta por um conjunto de caracteres como, folhas com maior número de pinas (3-5 x 1-2); maior número de pares de folíolos por pina (15-29 x 4-8); folíolos oblongos (vs. obovados); estames róseos (vs. rosa choque). Difere ainda de todas as demais espécies da Chapada Diamantina por seu aspecto cinéreo quando em seu habitat natural.

**Material examinado: BRASIL. Bahia:** Mucugê, Serra do Gobira: topo da serra, 13°5'S, 41°22'W, 1450 m, 15.set.2006 (fl), *E.R. de Souza et al.* 514 (HUEFS); *D. Cardoso et al.* 1386 (HUEFS).

*Calliandra oroboensis* E. R. Souza & L. P. Queiroz, *sp. nov.* Tipo: Brasil: Bahia: Ruy Barbosa: Serra Orobó, riacho Cazuza, 12°19'27''S, 40°29'37''W, 526msm, 27.jul.2004 (fl), *L.P. de Queiroz, J.G. de Carvalho, D. Cardoso e T. Costa* 9281 (holótipo HUEFS; isótipos: HUEFS, K). Figuras 16,17.

Planta subarborescente semelhante a *C. elegans* Renv. por apresentar uma pseudopanicula terminal exserta da folhagem, diferindo pelo hábito ereto (vs. virgado), densamente ramificado (vs. pouco ramificado), pinas eretas (vs. curvadas), menor número de jugos (2 x 3-6) e menor comprimento do pecíolo (2-3mm x 10-20mm).

Subarbusto bastante ramificado, 1,2-1,5m alt.; ramos, eixos foliares jovens esparsamente pilosos a glabrescente, ramos envelhecidos glabros; filotaxia dística. Estípulas lanceoladas, ca. 2-3 x 0,5-1mm. Pecíolo 2-3mm; raque 0,5-0,7cm compr.; pinas 2 pares, 3,5-5cm compr.; folíolos 17-21 pares, levemente imbricados, 10-12,5 x 2-2,5mm, coriáceos, oblongos, ápice obtuso, base truncada, oblíqua, assimétrica, glabros, margem ciliada, nervação palmado-dimidiada, nervura principal excêntrica. Pseudopaniculas terminais compostos por fascículos de 4-5 glomérulos pedunculados; pedúnculo 18,0-22,0mm compr. Flores homomórficas, pentâmeras, sésseis; cálice campanulado, tubo glabro, ca. 2mm compr., lacínias deltóides, ciliadas, 0,5-0,6mm compr.; corola campanulada, glabra, tubo 4-6mm compr., lacínias oblongas, ca. 5mm

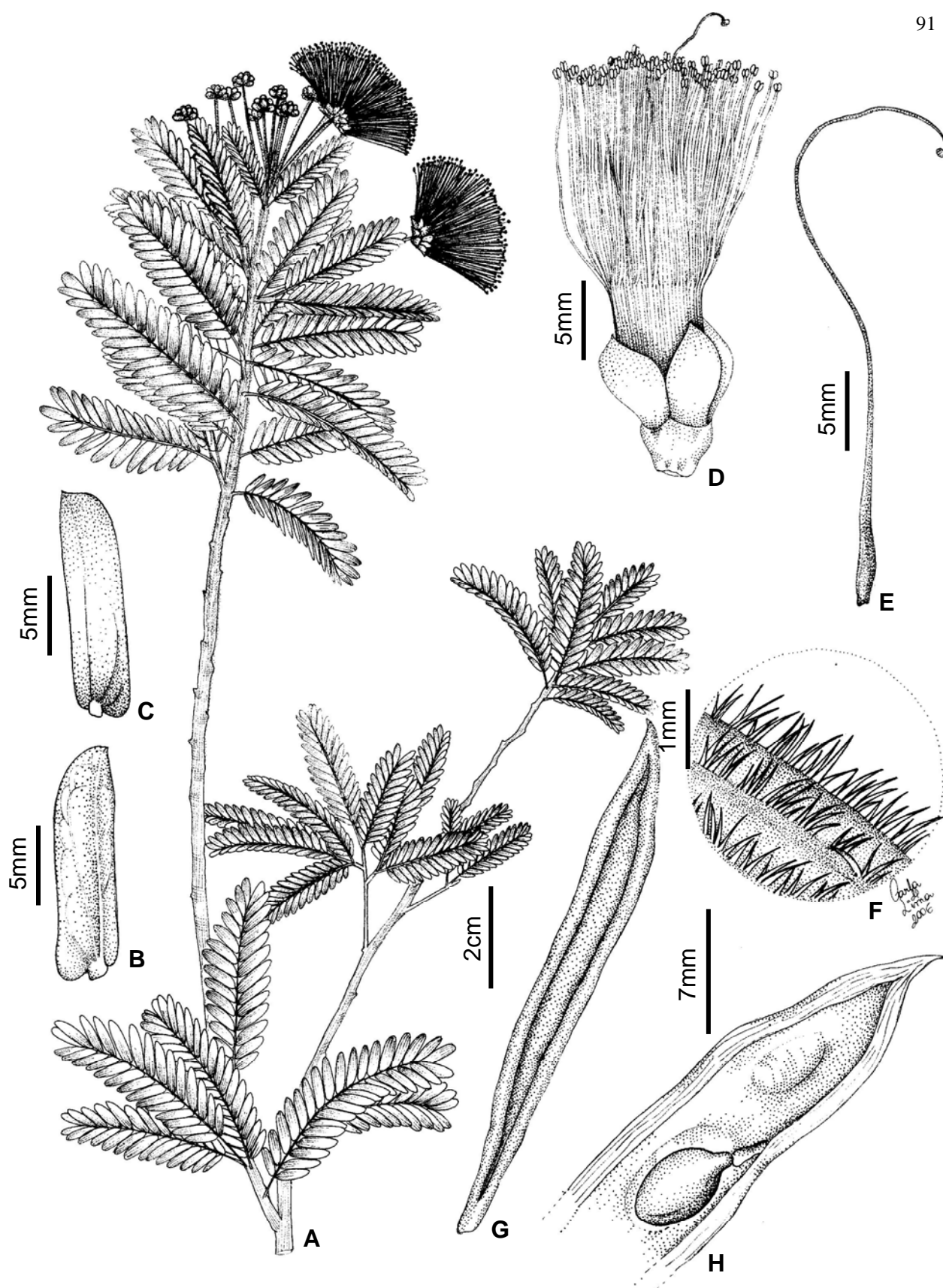


Figura 16 - *Calliandra oroboensis* E.R.Souza & L.P.Queiroz: A. Hábito; B. Folíolo adaxial; C. Folíolo face abaxial; D. Flor; E. Gineceu; F. Detalhe do indumento; G. Fruto; H. Semente.



Figura 17 - *Calliandra oroensis* E.R.Souza & L.P.Queiroz: A. Serra do Orobó; B. Hábito; C. Inflorescência; D. Perianto.

compr.; estames brancos, estemonozona ca. 2mm compr., tubo estaminal ca. 11mm compr., filetes livres por 3-3,2 compr.; nectário intraestaminal ausente; ovário obovado, glabro, ca. 2mm compr., estilete 33-35mm compr., estigma globoso. Legume linear-oblongo, ápice agudo, mucronado, base cuneada, 6,0-9,0 x 0,8-1cm, valvas lenhosas, glabras. Semente com testa óssea, ocre pintalgadas de marrom, ca. 6,5 x 4 x 1mm.

*Ecologia e distribuição:* é uma espécie endêmica da Serra do Orobó, no município de Ruy Barbosa. Ocorre em ambientes de campo rupestre, mata ciliar e em áreas de transição cerrado-campo rupestre a uma altitude de 526 a 807 msm. Foi encontrado material florido nos meses de julho e dezembro e frutificado no mês de julho.

*Taxonomia:* *Calliandra oroboensis* pertence à seção *Androcallis* e compartilha com *C. elegans* Renvoize as flores agrupadas em uma pseudopanicula terminal exserta da folhagem, e hábito arbustivo. Mas, diferem por *C. oroboensis* apresentar o hábito ereto (vs. virgado), densamente ramificado (vs. pouco ramificado), pinas eretas (vs. curvadas), menor número de jugos (2 x 3-6) e menor comprimento do pecíolo (2-3mm x 10-20mm).

**Material examinado: BRASIL. Bahia:** Ruy Barbosa: Serra Orobó: riacho Cazuza, 12°19'27''S, 40°29'37''W, 526msm, 27.jul.2004 (fl.), *L.P. de Queiroz et al.* 9281 (HUEFS); encosta da Serra, 12°18'52''S, 40°28'32''W, 700msm., 28.jul.2004 (fl.), *L.P. de Queiroz et al.* 9335 (HUEFS); campo rupestre acima da zona das velózias,

12°18'35''S 40°29'3''W, 640-807msm., 18.dez.2004 (fl.), *L.P. de Queiroz et al.* 9883 (HUEFS).

***Calliandra straminea*** E. R. Souza, L. P. Queiroz & G.P. Lewis *sp nov.* Tipo: Brasil: Bahia: Barra da Estiva: 20 km NE de Barra da Estiva, camino a Sincora Velho, aprox. 13° 32'S, 41°15'W, 890 msm, 23.nov.1992 (fr.), *M.M. Arbo, R. Mello-Silva & J. Vicente 5801* (holótipo CTES; isótipos: HUEFS, K, SPF). Figura 18.

Hábito arbustivo, ramos, eixos foliares, pedúnculos e frutos densamente velutinos com tricomas amarelados, estípulas foliáceas e folhas com cerca de cinco pares de pinas e folíolos 1-2 x 0,2-0,5cm aproxima esta espécie de *C. viscidula* Benthham, entretanto difere desta por apresentar estípulas coriáceas (vs. membranáceas) e coloração avermelhada dos filetes (vs. alvos).

Arbusto ca. 1,5m alt.; ramos, eixos foliares e pedúnculos velutinos, com tricomas granulares avermelhados; filotaxia dística. Estípulas foliáceas, lanceoladas, ca. 3 x 2mm. Folhas pecioladas; pecíolo 0,5-0,8cm compr.; raque 3,5-5,0cm compr.; pinas 5 pares, mais ou menos eqüilongas, 5,0-6,0cm compr.; folíolos 19-24 pares, imbricados, mais ou menos eqüilongos, 10-11 x 1-2mm, coriáceos, oblongos, ápice obtuso a arredondado, base truncada, assimétrica, face adaxial pubérula a glabrescente, face abaxial com tricomas granulares, púberula apenas sobre as nervuras principais e secundárias, margem ciliada, nervação palmado-dimidiada, nervura principal excêntrica, dispostos sobrepondo a parte interna do folíolo seguinte. Pseudo-racemos terminais, exsertos da folhagem, constituídos por fascículos de 2-3 glomérulos pedunculados; pedúnculo 10-17mm compr.; brácteas pedunculares ausentes; brácteas florais lanceoladas. Flores homomórficas, pentâmeras, sésseis; cálice campanulado, com

tricomas granulares, tubo ca. 3mm compr., lacínias agudas, ca. 3,5mm compr.; corola campanulada, com tricomas granulares, tubo ca. 8mm compr., lacínias obovadas, 2,5-3,0mm compr.; estames vermelhos, parede interna do tubo estaminal nectarífera, estemonozona ca. 1,0 mm compr. tubo estaminal ca. 6mm compr., filetes livres por 20-25mm compr., anteras vináceas; nectário intraestaminal ausente; ovário obovado, glabro, 2,5-3,0mm compr., estilete 30-35mm compr., estigma capitado. Legume linear-oblongo, ápice agudo, mucronado, base cuneada, ca. 6,0 x 1cm, valvas lenhosas, densamente velutinas e com tricomas amarelados.

*Ecologia e distribuição:* é uma espécie endêmica de Barra da Estiva, que corresponde ao platô meridional da Serra do Sincorá (Chapada Diamantina). Ocorre em áreas de campo rupestre com altitude ca. 890 de msm. Foi encontrado material florido e frutificado no mês de novembro.

*Taxonomia:* *Calliandra straminea* pertence à seção *Monticola* sect. nov. e é mais semelhante a *C. viscidula* Benthham por apresentar os ramos, eixos foliares, pedúnculos e frutos densamente velutinos com tricomas amarelados, estípulas foliáceas e folhas com cerca de cinco pares de pinas e folíolos 1-2 x 0,2-0,5cm. Diferindo principalmente pela textura das estípulas (coriáceas vs. membranáceas) e coloração avermelhada dos filetes (vs. alvos). Esta espécie só é conhecida pelos materiais tipo.

**Material examinado: BRASIL. Bahia:** Barra da Estiva: 20 km NE de Barra da Estiva, caminho a Sincora Velho, aprox. 13° 32'S, 41°15'W, 890 msm, 23.nov.1992 (fr.), *M.M. Arbo, R. Mello-Silva & J. Vicente 5801* (CTES, HUEFS, SPF).

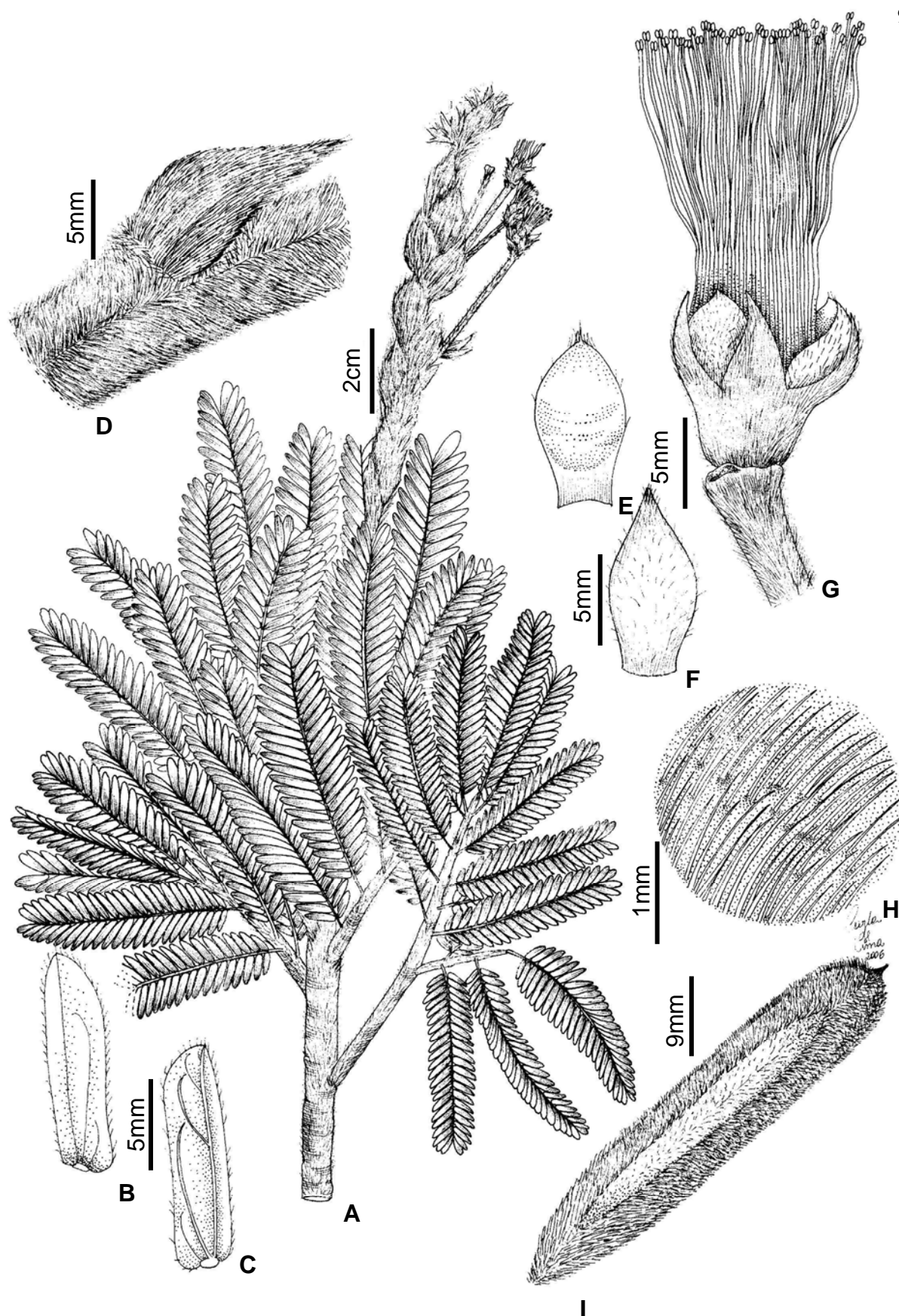


Figura 18 - *Calliandra straminea* E.R.Souza & L.P.Queiroz: A. Hábito; B. Folíolo adaxial; C. Folíolo face abaxial; D. Estípula; E, F. Pétalas; G. Flor; H. Detalhe do indumento; I. Fruto.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

No presente estudo filogenético Ingeae aparece como um grupo monofilético apenas na análise com combinação dos dados de ITS e *trnL*. As espécies de *Acacia* s.s. se posicionam mais próximas das espécies da tribo Ingeae que dos demais grupos de *Acacia* s.l., este relacionamento é sustentado na análise com combinação dos dados de ITS e *trnL* realizada no presente estudo e apresenta políades com 8-grãos e unidades de inflorescência sem raque como sinapomorfias. Entretanto, o baixo suporte de bootstrap e a pequena representação de gêneros de outras tribos e grupos paleotropicalis de Ingeae impedem assumir uma posição mais conclusiva.

Das alianças de gêneros propostas por Barneby & Grimes (1998) em estudos filogenéticos baseados em dados morfológicos apenas duas são sustentadas como monofiléticas em todas as análises moleculares realizadas nos nossos estudos, alianças “Abarema” e “Pithecellobium”. Entretanto, o posicionamento de *Pararchidendron* na aliança “Abarema” como sugerido anteriormente por Lewis & Arce Rico (2005) não é sustentado.

O polifiletismo de *Albizia* é sustentado nos estudos mas a baixa amostragem de suas espécies, principalmente, as paleotropicalis impede maiores conclusões em relação aos relacionamentos dentre as demais Ingeae.

O presente estudo com base na análise combinada dos dados de ITS e *trnL* sustenta os gêneros *Viguieranthus* e *Zapoteca* como gêneros independentes de *Calliandra*, assim como o posicionamento de *Zapoteca* como grupo irmão de *Calliandra*.

Com base nos resultados de todas as análises filogenéticas realizadas no presente estudo (dados nuclear e plastidial independentes e combinados), os quais são congruentes com caracteres polínicos, decidimos pela inclusão de *Guinetia* em

*Calliandra*. As espécies africanas, *C. gilbertii* e *C. redacta* são também incluídas no gênero, refutando assim a hipótese de Barneby (1998). Dessa maneira, o gênero *Calliandra* em sua nova circunscrição é fortemente sustentado como monofilético.

As seções anteriormente definidas para *Calliandra*, com exceção da sect. *Acistegia*, não foram sustentadas como monofiléticas nos nossos estudos. Uma classificação com base em nossos resultados é proposta para o gênero com as seguintes alterações taxonômicas:

- Dois subgêneros, *Calliandra* subg. *Calliandra* e *Calliandra* subg. *Orientallis*.
- *Calliandra* subg. *Orientallis* composto pelas espécies africanas *Calliandra gilbertii* e *C. redacta*.
- *Calliandra* subg. *Calliandra* é subdividido em cinco seções, *Androcallis*, *Calliandra*, *Microcallis*, *Monticola* e *Tsugoides*.

*Calliandra* sect. *Monticola*, nova seção proposta nos nossos estudos, agrupa em sua maioria, as espécies endêmicas da Cadeia do Espinhaço. Essas espécies apresentaram baixa variação nucleotídica provavelmente justificada pela recente diversificação. Este resultado corrobora estudo anterior baseado em evidências fósseis e os dados moleculares combinados (Lavin *et al.* 2005), onde o gênero foi representado por sua espécie tipo (*C. houstoniana*). Três novas espécies são descritas para esta seção: *C. bromelioides*, *C. oroboensis* e *C. straminea*.

Os caracteres polínicos sustentam a separação de *Vigueiranthus* e *Zapoteca* de *Calliandra*. Além disso, as políades de *Calliandra* confirmam as evidências citogenética (Hernández 1986) e ontogenéticas (Prenner 2004, 2005) de que o gênero apresenta caracteres atípicos à tribo; Entretanto, com base em nossos dados moleculares o posicionamento do gênero na tribo é sustentado. Dessa maneira, em sua nova

delimitação o gênero torna-se polimórfico para os caracteres carpológicos (deiscência elástica a partir do ápice ou não) e polínicos (políades acalimadas ou calimadas).

Os posicionamentos genéricos em Ingeae ainda necessitam estudos filogenéticos com uma maior amostragem, incluindo mais espécies dos maiores gêneros (p.ex. *Albizia*, *Inga*, *Zygia*) e dos táxons paleotropicals aqui não representados com a utilização de outras regiões de DNA combinadas. Os clados infragenéricos com baixa resolução ainda carecem estudos biossistemáticos para elucidar as questões aqui levantadas, como, por exemplo, a baixa variabilidade genética das espécies da sect. *Monticola*.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Bot. J. Linn. Soc.** **141**: 399-436.
- Baldwin, B. G. 1992. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: na example from the Compositae. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 1: 3-16.
- Baldwin, B. G. & Markos, S. 1998. Phylogenetic utility of the External Transcribed Spacer (ETS) of 18S-26S rDNA: congruence of ETS and ITS trees of *Calycadenia* (Compositae). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 10: 449-463.
- Barneby, R. C. & Grimes, J.W. 1996. Silk Tree, Guanacaste, Monkey's Earring: A Generic System for the Synandrous Mimosaceae of the Americas, Part I. *Abarema*, *Albizia*, and Allies. **Mem New York Bot. Gard.** 74: (1):1 – 292.
- Barneby, R. C. & Grimes, J.W. 1997. Silk Tree, Guanacaste, Monkey's Earring: A Generic System for the Synandrous Mimosaceae of the Americas, Part II. *Pithecellobium*, *Cojoba* e *Zygia*. **Mem New York Bot. Gard.** 74: (2): 1-292.
- Barneby, R. C. 1998. Silk Tree, Guanacaste, Monkey's Earring: A Generic System for the Synandrous Mimosaceae of the Americas, Part III. *Calliandra*. **Mem. New York Bot. Gard.** 74: (3)1 – 223.
- Bentham, G. 1840. Contributions towards a flora of South America VI. Enumeration of plants collected by Mr. Schomburck in British Guiana. **Journ. Bot.** 2: 127-146.
- Bentham, G. 1844. Notes on Mimoseae. **London J.Bot.** 3: 82-111, 195-226.
- Bentham, G. 1875. Revision of suborder Mimoseae. **Trans. Linn. Soc. London** 30: 335-664, Pl. LXVI-LXX.

- Brenan, J.P.M. 1959. Leguminosae subfamily Mimosoideae. Pages 1-173 in C.E.Hubbard & E. Milne-Redhead (eds.), **Flora of tropical East Africa**. Crown Agents for the Colonies, London.
- Bruneau, A, Forest, F, Herendeen, P.S., Klitgaard, B.B., Lewis, G.P. 2001. Phylogenetic relationships in the Caesalpinioideae (Leguminosae) as inferred from chloroplast *trnL* intron sequences. **Syst Bot** 26: 487–514.
- Bruneau, A, Breteler, F.J., Weringa, J.J., Gervais, G.Y.F., Forest, F,. 2000. Phylogenetic relationships in tribes Macroobieae and Detarie as inferred from chloroplast *trnL* intron sequences. **In:** P.S, Herendeen & A. Bruneau (eds)., **Advances in Legume Systematics**, part 9: 121-149. Royal Botanic Gardens, Kew..
- Chappill, J.A. & Maslin, B.R. 1995. A phylogenetic assessment of tribe Acacieae. **In:** M.D.Crisp & J.J.Doyle (eds). **Advances in Legume Systematics**, part 7: 77-99. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Chase, M., Soltis, D., Olmstead, R., Morgan, D., Les, D., Mishler, B., Duvall, M., Price, R., Hills, H., Qiu, Y.-L., Kron, K., Rettig, J., Conti, E., Palmer, J., Manhart, J., Sytsma, K., Michaels, H., Kress, W.J., Donoghue, M., Clark, W.D., Hedren, M., Gaut, B., Jansen, R., Kim, K.-J., Wimpee, C., Smith, J., Furnier, G., Straus, S., Xiang, Q.-Y., Plunkett, G., Soltis, P., Swensen, S., Eguiarte, L., Learn, G., Jr., Barrett, S., Graham, S., Dayanandan, S. & Albert, V. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. 1993. **Ann. Missouri Bot. Garden** 80: 528-580.
- Chevalier, A. 1934. Nouvelles observations sur quelques acacias de l'Afrique Occidentale. **Rev. Bot. Appliq.** 14: 875–884.
- Cronquist, A. 1968. The evolution and classification of flowering plants. Houghton Mifflin Company, Boston, U.S.A.

- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia. University Press, New York.
- Dahlgren, R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. **Nord. J. Bot.** 3: 119-149.
- Desfeaux, C., Maurice, S., Henry, J.P., Lejeune, B. & Gouyon, P.H. 1996. The evolution of reproductive system in the genus *Silene*. **Proceeding of the Royal Society of London**, 263: 409-414.
- Doyle, J.J. & Doyle, J.L. 1987. A rapid DNA isolation method for small quantities of fresh tissues. **Phytochemical Bulletin of the Botanical Society of America** 19: 11-15.
- Doyle, J.J., Doyle, J.L., Ballenger, J.A., Dickson, E.E., Kajita, T. & Ohashi, H. 1997. A Phylogeny of the Chloroplast Gene *RBCL* in the Leguminosae: Taxonomic Correlations and Insights into the Evolution of Nodulation. **American Journal of Botany**, 84(4), p. 541-554.
- Doyle, J.J., Chappill, J.A., Bailey, C.D. & Kajita, T. 2000. Towards a comprehensive phylogeny of legumes: Evidence from *rbcL* sequences and non-molecular data. **In:** Herendeen, P. S., & Bruneau, A. (eds), **Advances in Legume Systematics**. Part 9: 1-20. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Elias, T. 1981. Mimosoideae. **In:** Polhill, R.M. & Raven, P.H. (editors). **Advances in Legume Systematics**, part 1, pp. 143-151. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Erdtman, G. 1960. The acetolysis Method. A revised description. **Seven Bot. Tidskr**, 54: 561-4.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. **Evolution** 39: 783-791.
- Fitch, W.M. 1971. Towards defining the course of evolution: minimum change for a

- specific tree topology. **Systematic Zoology** 20: 406-416.
- Greissl, R. 2006. Ontogeny of the *Calliandra*-massulae (Mimosaceae: Ingeae), and the associated viscin body. **Flora**, 570-587.
- Grimes, J. 1995. **In:** Crisp, M.D. & Doyle, J.J. (Eds.) **Advances in Legume Systematics**, part 7, p.101-121.
- Guinet, P. 1965. Étude des caractères du pollen dans le genre *Calliandra* (MIMOSACEAE). **Pollen et spores** VII(2): 157-173.
- Guinet, P. 1969. Les Mimosacées. Étude de palynologie fondamentale, correlations, évolution. Inst. Français Pondichéry, **Trav. Sect. Sci. Tech.** 9: 1-293. Imprimerie de la Mission, Pondichéry.
- Guiner, P. 1981. Mimosoideae: the characters of their pollen grains. **In:** Polhill, R.M. & Raven, P.H. (eds.): **Advances in Legumes Systematics**, part 2: 427-463. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Guinet, P. & Hernández, H.M. 1989. Pollen characters in the genera *Zapoteca* and *Calliandra* (LEGUMINOSAE, MIMOSOIDEAE) their systematic and phylogenetic relevance. **Pollen et spores**, XXXI (1-2): 5-22.
- Herendeen, P.S., Bruneau, A. & Lewis, G.P. 2003. Phylogenetic relationships in Caesalpinioideae legumes: A preliminary analysis based on morphological and molecular data. **In:** Kluge, B.B. & Bruneau, A. (eds), **Advances in Legume Systematics**. Part 10: 37-62. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Harms, H. 1921. Neue Arten der Gattungen *Calliandra* und *Pithecolobium*. **Repert. Spec. Nov. Regni Veg.** 17:87-90.
- Hernández, H.M. 1986. *Zapoteca*: A new genus of neotropical Mimosoideae. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 73: 755-763.
- Hernández, H.M. & Guinet, P. 1990. *Calliandropsis*: a new genus of Leguminosae:

- Mimosoideae from Mexico. **Kew Bulletin** 45: 609–620.
- Holmgren, P.K. & Holmgren, N.H. 2004. Online edition of Index Herbariorum (<http://www.nybg.org/bsci/ih/>). New York Botanical Garden Website, Bronx.
- Hutchinson, J. 1964. **The genera of flowering plants, volume 1**. Oxford at Clarendon Press, Amen House, London.
- Johnson, L.A. & Soltis, D.E. 1994. *MatK* DNA sequences and phylogenetics reconstruction in Saxifragaceae s.s. **Systematics Botany** 19: 143-156.
- Johnson, L.A. & Soltis, D. E. 1995. Phylogenetic inference in Saxifragaceae sensu stricto and *Gilia* (Polemoniaceae) using *matK* sequences. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 82: 149-175.
- Judd, W.S. & Olmstead, R.G. 2004. A survey of tricolpate (eudicot) phylogenetic relationships. **American J. Bot.** 91: 1627-1644.
- Kajita, T., Ohashi, H., Tateishi, Y., Bailey, C.D. & Doyle, J.J. 2001. *rbcL* and legume phylogeny, with particular reference to Phaseoleae, Millettieae, and allies. **Systematic Botany** 26: 515-536.
- Kass, E. & Wink, M. 1996. Molecular evolution of the Leguminosae: Phylogeny of the three subfamilies based on *rbcL*-sequences. **Biochemical Systematics and Ecology** 24: 365-378.
- Lavin, M., Schrire, B.D., Lewis, G.P., Pennington, R.T., Delgado-Salinas, A., Thulin, M., Hughes, C.E., Beyra Matros, A. & Wojiciechowski, M.F. 2004. Metacommunity process rather than continental tectonic history better explains geographically structured phylogenies in Legumes. **Phil. Trans. R.Soc. Lond.**, ser. B, 359: 1509-1522.
- Lavin, M., P.S., Herendeen & M.F., Wojiciechowski. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the tertiary.

- Syst. Biol.** 54(4): 575-594.
- Lewis, G.P. & Schrire, B.D. 2003. *Thailetiopsis* Kostermans (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae) resurrected. **Kew Bulletin** 58: 491-494.
- Lewis, G.P., Schrire, B., Mackinder, B. & Lock, M. 2005. **Legumes of the World**. Royal Botanic Gardens, Kew. p. 577
- Lewis, G.P. & Rico Arce, L. 2005. Tribe Ingeae. **In:** Lewis, G., Schrire, B., Mackinder, B. & Lock, M. (Eds.). **Legumes of the World**. Royal Botanic Gardens, Kew. p. 577
- Luckow, M., White, P.J. & Bruneau, A. 2000. Relationships Among the Basal Genera of Mimosoid Legumes. **In:** P. S. Herendeen & A. Bruneau (Eds.) **Advances In Legume Systematics**, part 9, p. 165-180.
- Luckow, M., Miller, J. Murphy, D & Little, D.P., 2001. A Molecular Analysis of the Mimosoideae. **The Fourth International Legume Conference. Abstract.** p. 52.
- Luckow, M., Miller, J., Murphy, D. & Livshultz, T. 2003. A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. **In:** Klitgaard, B. B. & Bruneau, A. (Eds.). **Advances in Legume Systematics**, part 10, Higher level systematics: 197-220.
- Macqueen D.J. & H.M. Hernandez. 1997. A Revision of *Calliandra* Series *Racemosae* (Leguminosae: Mimosoideae). **Kew Bull.** 52(1).
- Maslin, B.R., Miller, J.T. & Seigler, D.S. 2003. Overview of the generic status of *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae). **Advances in Legume Systematics**, part 11, **Australian Systematic Botany** 16: 54-76.
- Miller, J.T. & Bayer, R.J. 2001. Molecular phylogenetics of *Acacia* (Fabaceae: Mimosoideae) based on chloroplast *matK* coding sequence and flanking *trnK* intron spacer regions. **American Journal of Botany** 88: 697-705.
- Miller, J.T. & Bayer, R.J. 2003. Molecular phylogenetics of *Acacia* subgenera *Acacia*

- and *Aculeiferum* (Fabaceae: Mimosoideae) based on chloroplast *matK* coding sequence and flanking *trnK* intron spacer regions. *Advances in Legume Systematics*, part 11, **Australian Systematic Botany** 16:27-33.
- Miller, J.T., Grimes, J.W., Murphy, D.J., Bayer, R.J. & Ladiges, P.Y. 2003. A phylogenetic analysis of Acacieae and Ingeae (Fabaceae: Mimosoideae) based on *trnK*, *matK*, *psbA*, *trnH*, and *trnL/trnF* sequence data. **Syst. Bot.** 28(3):558-566.
- Mori, S.A. Mattos Silva, L.A. Lisboa, G. & Coradin, L. 1985. **Manual de Manejo de Herbário Fanerogâmico**. Centro de Pesquisa do Cacau – CEPEC, pp. 97.
- Nielsen, I., 1981. Tribe Ingeae. **In:** R.M.Phill & Raven (Eds.) **Advances In Legume Systematics**, part 1, p. 173-190.
- Nielsen, I., Guinet, P.H. & Baretta-Kuipers,. 1983. Studies in the Malesian, Australian and Pacific Ingeae (Leguminosae-Mimosoideae): the genera *Archidendropsis*, *Wallaceodendron*, *Paraserianthus*, *Pararchidendron* and *Serianthes*. **Bull. Mus. Natn. Hist. nat., Paris, 4a. sér. 5. sect. B, Adansonie** 4: 335-360. Part. 2.
- Nixon, K.C. 1999. Winclada, ver. 0.9.9+. Distributed by the author.
- Niezgoda, C.J., Feuer, S.M. & Nevling, L.I. 1983. Pollen ultrastructure of the tribe Ingeae (Mimosoideae: Leguminosae). **Am.J. Bot.** 70(5): 650-667.
- Nylander, J.A.A. 2004. **MrModeltest v2**. Program distributed by the autor. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- Orchard, A.E. & Maslin, B.R. 2003. Proposol to conserve the name *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae) with a conserved type. **Taxon** 52: 362-363.
- Paul, S.R. 1979. The genus *Calliandra* (Mimosaceae) in the Indian subcontinent. **Feddes Repert.** 90: 155-164.

- Pennington, R.T., Lavin, M., Ireland, H., Klitgaard, B., Preston, J., Hu, J.-M. 2001. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast intron *trnL*. **Syst Bot** 26: 537–556.
- Persson, C. 2001. Phylogenetic relationships in Polygalaceae based on plastid DNA sequences from the trnL-F region. **Taxon**: 50: 763-779.
- Polhill, R.M. & Raven, P.H. 1981. **Advances In Legume Systematics**, part 1, p.p. 425.
- Polhill, R.M. 1990. Classification of the Leguminosae. In: F.A.Bisby, J.Buckingham & J.B.Harbourne (editors), *Phytochemical dictionary of the Leguminosae*, pp. 35-42. Chapman and Hall, London.
- Prenner, G. 2004. Floral ontogeny in *Calliandra angustifolia* (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae) and its systematic implications. **International Journal of Plant Science**, 165(3): 417-426.
- Prenner, G. 2005. Anther development, pollen presentation and pollen adhesive of parenchyma origin in *Calliandra angustifolia* (Leguminosae – Mimosoideae-Ingeae). **Phyton** 45(2): 267-286, Berger.
- Punt, W.S., Blackmore, S., Nilsson, S. & Le Thomas, A. 1994. **Glossary of Pollen and Spore Terminology**. p.71. Stockholm, Sweden.
- Queiroz, L. P. de, 2006. The Brazilian Caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. **In**: R.T. Pennington, G.P. Lewis, J.A. Ratter (Org.). **Neotropical Savannas and Dry Forest**. Royal Botanic Garden, Edinburgh, pp. 113-149.
- Rico Arce, M. de L., Sousa S., M. & Fuentes S., S. 1999. *Guinetia*: a new genus in tribe Ingeae (Leguminosae: Mimosoideae) from Mexico. **Kew Bull.** 54(4): 975-981.
- Rico Arce, M. de L. 1999. New combinations in Mimosaceae. **Novon**, 9(4): 554-556.
- Robinson, J. & S.A.Harris. 2000. A plastid DNA phylogeny of the genus *Acacia* Miller

- (Acacieae, Leguminosae). **Botanical Journal of the Linnean Society** 132: 195-222.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. **Bioinformatics** 19:1572-1574.
- Schrire, B.D., Lavin, M. & Lewis, G.P. 2005. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogenies. **Biol. Skr.** 55: 375-422.
- Sun, Y., D.Z. Skinner, G.H. Liang & S.H. Hulbert. 1994. phylogenetic analysis of *Sorghum* and related taxa using internal transcribed spacer ribosomal DNA. *Theoretical and Applied Genetics* 89: 26-32.
- Swofford, D.L. 2002. PAUP\*, phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods) version 4.0b10. Sunderland: Sinauer Associates.
- Taberlt, P., Gielly, L., Pautou, G. & Bouvet, J. 1991. Universal primers for amplifications of three non-coding regions of chloroplast DNA. **Plant Molecular Biology** 17: 1105-1109.
- Takhtajan, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). **The Botanical Review** 46(3): 225-359.
- Takhtajan, A. 1987. Flowering plant origin and dispersal: the cradle of the angiosperms revisited. **In:** Whitmore, T. C. (ed.) *The biogeographical evolution of the Malay archipelago*, Clarendon Press, Oxford, 26–31.
- Takhtajan, A. 1997. *Diversity and Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Thulin, M., Guinet, Ph. & A.Hunde, 1981. *Calliandra* (Leguminosae) in continental Africa. **Nordic J.Bot.** 1:27-34.
- Thompson, J.D., Higgins D.G. and Gibson T.J. 1994. Clustal W: Improving the Sensitivity of Progressive Multiple Sequence Alignment through Sequence Weighting, Position-specific Gap Penalties and Matrix Choice. **Nucleic Acids Res.**

22: 4673-4680.

- Tucker, S.C. & Douglas, A.W. 1994. Ontogenetic evidence and phylogenetic relationships among basal taxa of legumes. **In:** I.K. Ferguson and S.C.Tucker (editors). **Advances in Legume Systematics**. Part 6, Structural Botany, pp. 11-32- Royal Botanic Gardens, Kew.
- Urban, 1990. **Symbolae Antillarum** 2 (2): 262.
- Vassal, J. 1972a. Contribution à l'étude morphologique des grains d'Acaia, **Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse** 107, fasc. 1-2: 191-246, figs 1-43.
- Vassal, J. 1972b. Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acácia*. **Bulletin de la Societe d'Histoire Naturelle de Toulouse** 108: 105-247.
- Villiers, J.F. 2002. *Viguieranthus* Villiers **In:** Du Puy, D.J., J.-N. Labat, R. Rabevohitra, J.-F. Villiers, Bosser, J. & Moat, J. 2002. **The Leguminosae of Madagascar**, 271-285.
- White, T.J., T. Bruns, S. Lee, J. Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetic. **In:** PCR: a guide to methods and amplifications, eds. M. Innis, D. Gelfand, J. Snisnsky, e T. White. **Academic Press**, San Diego, California p 315-322.
- Wojciechowski M.F., Sanderson M.J., Steele K.P., Liston A. 2000. Molecular phylogeny of the "temperate herbaceous tribes" of papilionoid legumes: a supertree approach. **In:** P Herendeen, A Bruneau, eds, **Advances in Legume Systematics**, Part 9. Royal Botanic Gardens, Kew, UK, pp 277–298.
- Wojciechowski, M.F. 2003. Reconstructing the phylogeny of legumes (Leguminosae): an early 21<sup>st</sup> century perspective. In: B.B. Klitgaard & Bruneau (eds.), **Advances in Legume Systematic**, part 10: 5-35. Royal Botanic Gardens, Kew.

Wojciechowski, M.F., Lavin, M. & Sanderson, M.J. 2004. A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matk* gene resolves many well-supported subclades within the family. **Amer. J.Bot.** 91(11): 1845-1861.