Systematics of *Tanaecium* Sw. emend
L.G. Lohmann (Bignonieae, Bignoniaceae)

Annelise Frazão Nunes

São Paulo
2019

Annelise Frazão Nunes

**Sistemática de *Tanaecium* Sw. emend L.G.
Lohmann (Bignonieae, Bignoniaceae)**

**Systematics of *Tanaecium* Sw. emend L.G.
Lohmann (Bignonieae, Bignoniaceae)**

São Paulo
2019

Annelise Frazão Nunes

**Sistemática de *Tanaecium* Sw. emend L.G.
Lohmann (Bignonieae, Bignoniaceae)**

**Systematics of *Tanaecium* Sw. emend L.G.
Lohmann (Bignonieae, Bignoniaceae)**

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

Orientadora: Profa. Dra. Lúcia
Garcez Lohmann

São Paulo
2019

Nunes, Annelise Frazão

Sistemática de *Tanaecium* Sw. emend L.G.
Lohmann (Bignoniaceae, Bignoniaceae)

122 p.

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

1. *Tanaecium* 2. Taxonomia 3. Filogenômica I.
Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Botânica.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Orientador(a)

Aos meus pais, *Alcides Frazão* e
Celma Assumpção, meus eternos
incentivadores, dedico.

Agradecimentos

Os últimos quatro anos foram de muitos aprendizados. Foram muitas horas dedicadas para a realização deste trabalho que, definitivamente, não teria sido possível sem o suporte de muitas pessoas. Por isso, gostaria de demonstrar toda gratidão que tenho aqui neste espaço da minha tese.

Inicialmente, gostaria de agradecer a todas aquelas que me antecederam, principalmente às mulheres negras que construíram todo o caminho que precedeu a todos nós brasileiros. Foram elas que permitiram, ao longo do tempo, que crianças se alimentassem, que cuidaram, que influenciaram a inserção da população negra pós-abolição no mercado de trabalho. Por causa dessas mulheres, mudanças sociais muito importantes ocorreram no nosso país ao longo dos últimos 131 anos. Como disse Angela Davis, “quando a mulher negra se movimenta, toda a estrutura da sociedade se movimenta com ela, porque tudo é desestabilizado a partir da base da pirâmide social onde se encontram”. Por elas tive a oportunidade de ter terminado essa tese, uma oportunidade historicamente garantida. A elas e por elas, toda minha gratidão!

Sou profundamente grata à minha família, principalmente meus pais, Alcides Frazão e Celma Assumpção por todo apoio incondicional ao longo de toda minha vida. Sem eles não teria sido possível ter percorrido esse caminho até aqui. Ao meu irmão Alcides Jr, meus tios e tias e minha madrinha, Zilda Santos por todo apoio desde sempre. Agradecimento especial a minha tia Cida Frazão por todo suporte ao longo de toda minha graduação.

Agradeço também, imensamente, a todos os professores que participaram da minha formação desde minha alfabetização até aos cursos realizados durante o doutorado. Sem esses facilitadores, minha trajetória teria sido completamente diferente. Aos meus orientadores anteriores, Dra. Genise V. Somner, Dra. Ana Claudia Brasil, Dra. Claudia A. M. Russo e Dr. Hélio R. da Silva, sou eternamente grata por todos os ensinamentos acadêmicos e atenção durante minha formação como cientista. Da mesma forma, sou profundamente grata a minha orientadora Dra. Lúcia G. Lohmann por tudo. Por ter me respondido ao primeiro e-mail de interesse há mais de cinco anos atrás, por ter me dito sim e ter me ensinado muito sobre ciência. Por ter me permitido tantas oportunidades que, talvez, não existiriam sem o apoio dela. Também por ser sempre tão empática e atenta às demandas, técnicas ou não, que tive ao longo de todos esses anos. Serei eternamente grata a tudo, Lúcia!

Agradeço aos meus queridos amigos que fizeram dessa trajetória ao longo do doutorado muito mais leve e cheia de amor: Adriana Jeckel, Rachel Montesinos, Mariane Targino, Pedro Dias, Beatriz Gomes, Tháia Gama, Alípio Benedetti, Boris Blotto, Carolina Siniscalchi, Carolina Andrino, Paulo Gonela, Carola Yovanovich, Kleber Mathubara, Aron Lopes, Eric Kataoka, Marcelo Kubo, Leila Meyer, Juliana Amaral e tantas outras companheiras (os). Um

agradecimento especial à Adriana, Rachel, Eric e Kubo pela força tarefa para finalização deste documento. Não teria sido possível sem vocês! Agradeço especialmente a Rachel Montesinos pela amizade de tantos anos e de todo apoio para tudo ao longo desses últimos 9 anos de amizade. Sou extremamente grata a André Luiz Carvalho por todo amor e companheirismo ao longo de tantos anos, por ter me ensinado tanto de muita coisa, inclusive escrever pedidos de financiamento. Ao Hélio R. da Silva por sempre me fazer perceber a poesia da vida e da ciência. À Maria Cecília Santos e Hélio Santos pela amizade e apoio desde o início da minha carreira, sem vocês certamente teria sido diferente.

Agradeço aos companheiros de laboratório que tive o prazer que compartilhar tantos momentos ao longo desses anos: Alexandre Zuntini, Alisson Nazareno, Adriana Marchioni, Andressa Cabral, Augusto Giarretta, Beatriz Gomes, Caetano Trancoso, Camila Monje, Carolina Andrino, Carolina Siniscalchi, Carol Agostini, Cíntia Luz, Eduardo Leal, Eric Kataoka, Jenifer Lopes, Gisele Alves, Guilherme Antar, Jéssica Nayara, Juan Pablo Narváez-Gomes, Juliana Lovo, Leonardo Borges, Luiz H. Fonseca, Luana Sauthier, Marcelo Devecchi, Marcelo Kubo, Matheus Colli, Matheus Cota, Matheus Santos, Maila Beyer, Pamela Santana, Paulo Gonela, Paulo Baleeiro, Rebeca Gama, Rebeca Vianna, Renato Ramos, Thaís Nogales, Verônica Thode, e todas aquelas que eu possa não ter mencionado.

Agradeço a todos os professores e funcionários do laboratório de Sistemática e Biogeografia de Plantas por todo aprendizado e suporte ao longo desses anos, Dr. Paulo Sano, Dr. Renato de Mello-Silva, Roberta Figueiredo, Viviane Jono, Abel Cangussu e Dr. José R. Pirani. Ao Pirani agradeço especialmente por todo suporte enquanto a Lúcia esteve afastada na instituição. Ao Paulo por todas trocas de ideias ao longo desses últimos anos

Especial agradecimento às mulheres que me acompanharam/acompanham na busca por uma sociedade e academia mais justas. A elas agradeço todo companheirismo e compartilhamento de luta: Rebeca Viana, Dra. Vera Scatena, Pamela Santana, Dra. Renata Pardini, Dra. Maria Vibranivski, Bruna Cassetari, Gislaine Sacramento, Adriana Jeckel e todas que participaram do grupo IB mulheres, ao qual tive o prazer de participar durante a sua fundação no Instituto de Biociências da USP.

Agradeço ao Jardim Botânico do Missouri, EUA por toda logística durante meu período de estágio no exterior. À Dra. Charlotte Taylor e Dra. Mónica Carlsen por terem me recebido naquela instituição. Especial agradecimentos a Dra. Carmen Ulloa, Msc. Alba Albelaez, Mary McNamara, Dr. Jim Solomon, Dr. John Pruski, Dr. Peter Stevens e Dra. Elizabeth Kellogg por terem feito meus dias em Saint Louis de muito aprendizado. Agradeço também a todos os companheiros com quem tive o prazer de compartilhar meus dias: Yanina Inturias, Cassia

Bittencourt, Eduardo Calixto, Inayat, Xin Zhang, William Rodríguez, Juan Moreira, Isabel Loza, Brock Mashburn, Nora Oleas, Diana Gamba, e tantos outros.

Um agradecimento especial à Lisa Fruncella e Cloves Tiradentes por todo empenho para que eu pudesse ter hospedagem em Nova Iorque (Jardim Botânico de Nova Iorque) e em Cambridge (Universidade de Harvard), respectivamente. À Juliana do Brasil por toda recepção durante minha visita ao Field Museum.

Agradeço em especial ao Nathan Muchhala por todo amor, companheirismo e suporte emocional ao longo desses últimos meses. Você fez com que a finalização desta tese fosse muito mais prazerosa e leve. Muito obrigada por tudo!

Agradeço aos curadores de todos os herbários nacionais e internacionais que visitei por permitirem o estudos dos espécimes das coleções: INPA, IAN, MG, UFACPZ, EAC, CEN, IBGE, UB, HERBAM, ESA, RBR, RB, R, SPF, SP, UEC, HRCB, CESJ, BHCB, MBM, PY, FCQ, QCNE, QCA, A|GH, F, MO, NY e US.

Agradeço a todos que me auxiliaram ao longo de trabalhos de campo: Adenor Lima, Aécio Santos, Alcides Frazão, Alison Nazareno, Ananias Reis, Augusto Giaretta, Beatriz Gomes, Celma A. Nunes, Eric Kataoka, Hélcio de Souza, Jéssica Francisco, José M. Assis, Leandro Giacomim, Leila Meyer, Maila Bayer, Martin Acosta, Osmar Ferreira, Ricardo Ribeiro e Thais Almeida. Sou também muito grata a todas as instituições que auxiliaram disponibilizando de funcionários, logística e autorizações ao longo da realização deste trabalho: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA), Embrapa Amazônia Oriental (IAN), Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia (CENARGEN), Universidade Federal do Acre (UFAC), Fundação de Tecnologia do Estado do Acre (FUNTAC), Herbário da Amazônia Meridional (HERBAM) e Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICBio).

À CEFAP-USP/GENIAL e ao GateLab pela disponibilização de serviços para a realização dos sequenciamentos dos plastomas realizados nesta tese. Ao Alison Nazareno, Eric Kataoka, Luiz H. Fonseca, Marcelo Reginato e Verônica Thode por todo auxílio ao longo das montagens das bibliotecas para sequenciamento e também montagem dos platomas do grupo de estudo deste trabalho.

Agradeço ao Departamento de Botânica da Universidade de São Paulo por toda a estrutura disponível para a realização do meu trabalho.

Agradeço à CAPES e CNPq por todo financiamento destinado ao Programa de Pós-Graduação e para as bolsas que recebi no início do meu doutorado.

À FAPESP, agência de fomento responsável por quase a totalidade do financiamento deste trabalho, tanto pela bolsa de doutorado no país (2015/10914-5) quanto de estágio no

exterior (2018/11110-5) concedidas à mim. Também pelos financiamentos dos projetos temáticos Bignoniaceae (2011/50859-2) e do colaborativo BIOTA-FAPESP/Dimensions of Biodiversity (NSF-EUA) (2012/50260-6) concedidos à Dr. Lúcia G. Lohmann. Esses financiamentos foram cruciais para a realização deste trabalho.

À todas instituições internacionais que me concederam fundos e/ou prêmios que permitiram a complementação do custeio de muitos trabalhos de campo e visitas a herbários nacionais e internacionais. A saber: International Association for Plant Taxonomy (IAPT 2016), Systematic Research Fund (SRF 2016), Society of the Systematic Biologists (SSB 2017), e American Society of Plant Taxonomists (ASPT 2019).

Índice

Resumo	1
Abstract.....	1
Introdução geral.....	3
Taxonomia e morfologia de <i>Tanaecium</i>	6
Filogenia de <i>Tanaecium</i>	10
Aspectos evolutivos de <i>Tanaecium</i>	11
Objetivos e organização da tese	15
Referências.....	16
Chapter 1 – Taxonomy and nomenclature of <i>Tanaecium</i>	19
Chapter 1.1. A New Species of <i>Tanaecium</i> (Bignoniaceae, Bignoniaceae) from the Brazilian Amazon and its Phylogenetic Placement	19
Chapter 1.2. Taxonomic placement of <i>Tanaecium mutabile</i> (Bignoniaceae, Bignoniaceae) based on new morphological and phylogenetic data	35
Chapter 1.3. Deciphering the typification of the Neotropical genus <i>Tanaecium</i> (Bignoniaceae, Bignoniaceae).....	51
Chapter 1.4. An updated synopsis of <i>Tanaecium</i> (Bignoniaceae, Bignoniaceae).....	58
Chapter 2 – Phylogeny of <i>Tanaecium</i> and implications for plastome structure in the plant family Bignoniaceae	83
Conclusão geral.....	121

RESUMO

Tanaecium Sw. emend L.G. Lohmann é um gênero monofilético de lianas neotropicais pertencente à tribo Bignonieae (Bignoniaceae). O gênero é caracterizado por uma mistura de gemas axilares com perfis em formato tanto subulados quanto em rosetas (*bromeliad-like*), sendo uma sinapomorfia morfológica putativa. Na sinopse mais recente de *Tanaecium*, 17 espécies foram reconhecidas; trabalhos subsequentes incluíram quatro novas espécies ao gênero, elevando para 21 espécies em *Tanaecium*. Apesar de alguns estudos filogenéticos terem amostrado representantes de *Tanaecium* no passado, estes estudos não focaram em reconstruir a filogenia de *Tanaecium* e, com isso, as relações taxonômicas e filogenéticas entre suas espécies persistem incertas. Os componentes taxonômicos desta tese resultaram em: (i) descrição de uma nova espécie (*Tanaecium decorticans* Frazão & L.G. Lohmann), (ii) combinação de uma espécie em *Fridericia* (i.e., *Fridericia mutabilis* (Bureau & K. Schum.) Frazão & L.G. Lohmann), (iii) elucidação da tipificação do gênero, e (iv) sinopse revisada que trata todas as 21 espécies reconhecidas para *Tanaecium*. O componente filogenético desta tese combinou bancos de dados de Sanger e sequenciamento em larga escala (HTS) para reconstruir a filogenia mais abrangente do gênero até o presente. Essa filogenia foi baseada em sequências de 28 plastomas (16 *Tanaecium* e 12 grupos-externo) e 176 sequências geradas com Sanger para três marcadores moleculares (i.e., *ndhF*, *rpl32-trnL* e *pepC*), representando 92 indivíduos e 17 espécies de *Tanaecium*. Os 16 plastomas de *Tanaecium* montados neste estudo revelaram cinco diferentes padrões de organização de regiões de cópia única maior (LSC), cópias invertidas e repetidas (IR) e cópia única menor (SSC). Adicionalmente, quatro principais mudanças nos limites das IRs foram encontradas, com contrações das IRs associadas à expansões das SSC e LSC. As topologias reconstruídas usando os três bancos de dados montados neste estudo (i.e., Sanger, plastomas e Sanger e plastomas combinados) reconstruíram quatro grandes clados no *core Tanaecium*. A topologia reconstruída a partir das análises de dados combinados de plastoma e Sanger recuperou a filogenia melhor resolvida e suportada de *Tanaecium* até o momento. Esta tese destaca a importância de estudos aprofundados de linhagens individuais, incluindo estudos detalhados em taxonomia, distribuição e relações evolutivas, para o entendimento da composição de biotas de regiões megadiversas tais como o Neotrópico.

Palavras-chaves: Amazônia, lianas, Neotrópicos, filogenômica, taxonomia.

ABSTRACT

Tanaecium Sw. emend L.G. Lohmann is a monophyletic genus of Neotropical lianas within the tribe Bignonieae (Bignoniaceae). The genus is characterized by mixed subulate and bromeliad-like prophylls of the axillary buds, putative morphological synapomorphy. In the most recent synopsis of *Tanaecium*, 17 species were recognized; subsequent works included four new species into the genus leading to 21 species in *Tanaecium*. Even though some phylogenetic studies sampled representatives of *Tanaecium* in the past, these studies were not focused on reconstructing the phylogeny of *Tanaecium* as whole and phylogenetic relationships among its species remain unclear. In this thesis I undertook taxonomic and phylogenetic studies to better understand the systematics and evolution of *Tanaecium*. The taxonomic component of this thesis resulted in: (i) the description of one new species (*Tanaecium decorticans* Frazão & L.G. Lohmann), (ii) the combination of one species in *Fridericia* (i.e., *Fridericia mutabilis* (Bureau & K. Schum.) Frazão & L.G. Lohmann), (iii) the elucidation of the genus typification, and (iv) a revised synopsis that treated all 21 species for *Tanaecium* recognized. The phylogenetic component of this thesis combined Sanger and High-Throughput Sequencing (HTS) datasets to reconstruct the most comprehensive phylogeny of the genus to date. This phylogeny was based on sequences of 28 plastomes (16 *Tanaecium* and 12 outgroups), and 176 sequences generated with Sanger for three molecular markers (i.e., *ndhF*, *rpl32-trnL*, and *pepC*) representing 92 individuals and 17 species of *Tanaecium*. The 16 plastomes of *Tanaecium* assembled in this study revealed five different patterns of organization of the Large Single Copy (LSC), Inverted Repeat (IR), and Small Single Copy (SSC) regions. Additionally, four main IR boundary shifts were found, with contractions of the IRs associated to expansions of the SSC and LSC. The topologies reconstructed using the three datasets assembled in this study (i.e., Sanger, plastome, and combined plastome and Sanger) reconstructed four major clades within the core *Tanaecium*. The topology reconstructed through the analysis of the combined plastome and Sanger dataset provides the most resolved and supported phylogeny of *Tanaecium* to date. This thesis highlights the importance of in-depth studies of individual lineages, including detailed studies of the taxonomy, distribution, and evolutionary relationships, for the understanding of the assembly of the biotas of megadiverse regions such as the Neotropics.

Keywords: Amazonia, lianas, Neotropics, phylogenomic, taxonomy.

A região Neotropical está entre as mais ricas em biodiversidade no planeta (Antonelli & Sanmartín 2011). Essa região inclui as Américas Central e do Sul, estendendo-se desde o centro do México até o sul do Brasil (Morrone 2014). O Neotrópico abriga uma alta diversidade de ecossistemas, incluindo desde áreas áridas, como a Caatinga, até as mais úmidas do planeta, como a Floresta Amazônica (Fiaschi *et al.* 2015). A alta diversidade dessa região vem despertando grande interesse nos cientistas ao longo do tempo, inspirando levantamentos de hipóteses para explicá-la tais como a influência de fatores edáficos (*e.g.*, Burnett *et al.* 1998; Fine *et al.* 2005; Laurance *et al.* 2010), de interações planta-polinizadores (*e.g.*, Smith *et al.* 2008; Tripp & Manos 2008; Alcantara & Lohmann 2010) e/ou de planta-dispersores (ver Pennington & Dick 2004), ou ainda da história biogeográfica da região (Hoorn *et al.* 2010; Antonelli & Sanmartín 2011).

Uma das abordagens para o estudo da biodiversidade Neotropical é o uso de grupos-modelo para testar hipóteses específicas e, conseqüentemente, tentar responder questões mais gerais sobre a região. Nesse contexto, a tribo Bignonieae, composta de arbustos e lianas exclusivamente Neotropicais, e que pertencente à família do ipê-amarelo (Bignoniaceae), tem sido utilizada em diversos estudos de evolução da biota Neotropical (*e.g.* Lohmann 2006; Alcantara & Lohmann 2010; Lohmann *et al.* 2013; Medeiros & Lohmann 2015a; Fonseca & Lohmann 2018; Thode *et al.* 2019). Bignonieae contém 21 gêneros e cerca de 400 espécies (Lohmann & Taylor 2014), ocorrendo desde florestas úmidas na América Central até vegetações sazonalmente secas na América do Sul (Lohmann 2006).

Tanaecium Sw. emend L.G.Lohmann é um dos gêneros pertencentes à tribo Bignonieae. Apresenta distribuição Neotropical, ocorrendo desde o México e Antilhas até a Argentina, contendo 22 espécies atualmente reconhecidas (Lohmann & Taylor 2014; Pace *et al.* 2016; Frazão & Lohmann 2018; Kaehler *et al.* 2019) (Fig. 1). A maior diversidade deste gênero é encontrada na região Amazônica, onde ocorrem 11 espécies (Lohmann & Taylor 2014) (Fig. 2).

Algumas espécies de *Tanaecium* apresentam distribuição restrita, como é o caso de *Tanaecium affine* (A.H. Gentry) L.G. Lohmann, *Tanaecium apiculatum* A.H. Gentry, *Tanaecium caudiculatum* (Standl.) L.G. Lohmann, *Tanaecium crucigerum* Seem., *Tanaecium decorticans* Frazão & Lohmann, *Tanaecium exitiosum* Dugand, *Tanaecium neobrasiliense* L.G. Lohmann, *Tanaecium paradoxum* (Sandwith) Kaehler & Lohmann e *Tanaecium parviflorum* (Mart. ex DC.) Kaehler & Lohmann (Lohmann & Taylor 2014; Pace *et al.* 2016; Frazão & Lohmann 2018; Lohmann, dados não publicados) (Fig. 2). Por outro lado, há também espécies com distribuição disjunta, como é o caso de *Tanaecium cyrtanthum* (Mart. ex DC.) Bureau & K.Schum. e

Tanaecium duckei A. Samp (Fig. 2). As 11 espécies restantes estão distribuídas amplamente pela região Neotropical (Lohmann & Taylor 2014) (Fig. 2).

Figura 1: Mapa de distribuição conhecida para as espécies de *Tanaecium* nas diferentes ecorregiões Neotropicais. Pontos vermelhos representam as distribuições conhecidas para todas as espécies de *Tanaecium*. Alguns biomas onde existem grande representatividade do gênero são assinalados. Mapa modificado a partir do disponível no Wikimedia Commons (http://commons.wikimedia.org/wiki/File%3ANeotropic_biomes.svg).

Figura 2: Distribuição geográfica das espécies de *Tanaecium*. O mapa maior à esquerda superior mostra a concentração de espécies de *Tanaecium* por área na região Neotropical. Tons mais escuros indicam maior riqueza de espécies.

Taxonomia e morfologia de *Tanaecium*

A circunscrição original de *Tanaecium* era mais restrita do que a atual, com apenas seis espécies reconhecidas (ver Gentry 1973; Gentry 1976). Destas seis espécies, cinco permanecem incluídos no gênero de acordo com a atual circunscrição (Lohmann & Taylor 2014), enquanto *Tanaecium nocturnum* (Barb. Rodr.) Bureau & K. Schum. foi transferida para o gênero *Bignonia* L. (Lohmann & Taylor 2014). Além das cinco espécies tradicionalmente classificadas como *Tanaecium*, 12 espécies dos antigos gêneros *Arrabidaea*, *Ceratophytum*, *Pseudocatalpa*, *Paragonia*, *Periarrabidaea* e *Spathicalyx* foram também incluídas em *Tanaecium* (Lohmann & Taylor 2014). Recentemente, Kaehler e colaboradores (2019) verificaram a reconstrução de três espécies do gênero *Fridericia* em meio à diversidade de *Tanaecium*. Com isso, as espécies incluídas no gênero foram: *Tanaecium dichotomum* (Jacq.) Kaehler & L.G.Lohmann, *T. paradoxum* (Sandwith) Kaehler & L.G.Lohmann e *T. parviflorum* (Mart. ex DC) Kaehler & L.G.Lohmann. Outra recente combinação em *Tanaecium* foi a espécie do gênero monotípico *Sphingiphila tetramera* A.H.Gentry [= *Tanaecium tetramerum* (A.H.Gentry) Zuntini & L.G.Lohmann] (Pace *et al.* 2016). Por fim, uma nova espécie para o gênero foi descrita recentemente, *i.e.* *Tanaecium decorticans* Frazão & Lohmann (Frazão & Lohmann 2018), somando o total de 22 espécies pertencentes ao gênero.

A inclusão dessas espécies no gênero e a atual circunscrição de *Tanaecium* é sustentada por caracteres moleculares e por uma provável sinapomorfia morfológica que é a presença de perfis das gemas axilares subulados (Fig. 3B) ou em forma de roseta (do inglês, bromeliad-like) (Fig. 3E) (Lohmann & Taylor 2014). Além disso, as espécies de *Tanaecium* também são caracterizadas pelo caule com quatro cunhas de floema em secção transversal (Fig. 3A), folíolos com nervuras retas-percurrentes e glândulas esparsamente distribuídas pelo cálice fortemente bilabiado (Fig. 3F), corola vilosa, pólen colado e sementes opacas (Lohmann & Taylor 2014).

Figura 3: Alguns caracteres diagnósticos de *Tanaecium*. A. Caule com quatro cunhas de floema em secção transversal, *T. pyramidatum*. B. Perfis das gemas axilares subulado, *T. duckei*. C. Perfis das gemas axilares foliáceo, *T. selloi*. D. Região interpeciolar com tricomas pateliformes, *T. tetragonolobum*. E. Perfis das gemas axilares m roseta (*bromeliad-like*), *T. bilabiatum*. F. Cálice bilabiado, *T. bilabiatum*. G. Cálice truncado, *T. jaroba*. H. Inflorescência corimbiforme, *T. tetragonolobum*. I. Corola com androceu inserto, *T. jaroba*. J. Corola com androceu exserto, *T. duckei*. K. Semente com alas presentes, *T. cyrtanthum*. L. Semente com alas vestigiais, *T. bilabiatum*. M. Semente com alas ausentes, *T. jaroba*. Imagem A por M. Pace. Ilustrações por Klei.

Apesar de esses caracteres serem os mais frequentes, há variação de seus estados entre as espécies de *Tanaecium*. Os perfis das gemas axilares podem ser também foliáceos (Fig. 3C), como observado em *T. selloi* (Frazão 2019). Outro caractere que varia em *Tanaecium* é a presença de região interpeciolar com tricomas pateliformes (Fig. 3D), como observado, por exemplo, nas espécies *T. tetragonolobum* e *T. truncatum* (Frazão 2019). O cálice, além de bilabiado, pode ser também truncado (Fig. 3G), ocorrendo, por exemplo, na espécie *T. jaroba*, ou ainda espatáceo, como observado em *T. duckei* (Frazão 2019). As variações desses caracteres é essencial para a diagnose das espécies do gênero.

Além desses caracteres, também há outros que apresentam variações que fazem das espécies de *Tanaecium* diagnosticáveis. Por exemplo, as inflorescências de *Tanaecium* podem ser do tipo tirso, o qual pode ter diferentes conformações dos tamanhos dos internós, podendo ser corimbiformes (Fig. 3H), como é o caso de *T. tetragonolobum*. Outra variação pouco frequente é a posição do androceu em relação a fauce da corola, a qual geralmente é inserto (Fig. 3I), podendo ser exserto (Fig. 3J) em *T. duckei* (Frazão 2019). As sementes também apresentam variação quanto à presença de alas, podendo estar presentes (Fig. 3K; e.g. *T. cyrtanthum*), vestigiais (Fig. 3L; e.g. *T. bilabiatum*) ou ausentes (Fig. 3M; e.g. *T. jaroba*) (Frazão 2019).

Apesar de o gênero ter sido tratado em uma sinopse recente incluindo toda a tribo Bignonieae (Lohmann & Taylor 2014), nenhum tratamento taxonômico compreensivo de *Tanaecium* foi realizado até o momento. O gênero foi descrito por Swartz (1788) e originalmente caracterizado pela presença de flores com corola tubulares e com cálice truncado, no mesmo trabalho em que descreveu a espécie tipo do gênero, *T. jaroba*, a qual tem flores alvas e longo-infundibuliformes. Estudos filogenéticos recentes indicaram, no entanto, que a coloração e morfologia floral são altamente variáveis em Bignonieae, enquanto caracteres vegetativos como os perfis da gema axilar parecem ser constantes em clados genéricos, representando sinapomorfias para essas linhagens (Lohmann 2006; Alcantara & Lohmann 2010; Alcantara & Lohmann 2011). Assim, na classificação mais atual para o gênero (Lohmann & Taylor 2014), as espécies incluídas em *Tanaecium* apresentam perfis da gema axilar com morfologia relativamente constante, mas alta variação morfológica no que diz respeito à morfologia floral. Por exemplo, o tamanho do tubo da corola varia de 1,6 cm em *T. affine* (A.H. Gentry) L.G. Lohmann (Gentry 1992) até 30 cm em *T. jaroba* Sw. (Gentry 2009). Além disso, a corola pode ser branca, amarela, rosa ou magenta e, ainda, apresentar variação no número de estames, como é o caso de *T. caudiculatum* (Standl.) L. G. Lohmann, uma espécie que tem apenas dois estames em vez de quatro, como as demais Bignoniaceae (Lohmann & Taylor 2014).

Em relação ao posicionamento dentro da tribo, *Tanaecium* está inserido no clado “*Fridericia* & allies” (Lohmann 2006), o qual inclui ca. de 140 espécies e 1/3 da diversidade

encontrada na tribo Bignonieae (Lohmann & Taylor 2014) (Fig. 4). O clado é sustentado como monofilético por um grande número de caracteres moleculares (Lohmann 2006). Estão incluídos neste clado os gêneros *Cuspidaria*, *Lundia*, *Fridericia*, *Tanaecium*, *Tynanthus* e *Xylophragma*. Além de *Tanaecium*, o qual tem tratamento taxonômico apresentado nesta tese, revisões taxonômicas e filogenias já foram realizadas ou estão em andamento para *Tynanthus* (Medeiros & Lohmann 2015a; Medeiros & Lohmann 2015b), *Lundia* (Kaehler *et al.* 2012; Kaehler & Lohmann 2015), *Cuspidaria* (Francisco & Lohmann in prep.), e *Xylophragma* + *Fridericia* (Kaehler *et al.* 2019).

Figura 4: Representação da filogenia da tribo Bignonieae (Bignoniaceae) (Lohmann 2006). Os valores mostrados nos nós representam, respectivamente, valores de suporte de bootstrap da análise de parcimônia, bootstrap da análise de máxima verossimilhança e probabilidade posterior bayesiana. Em destaque o clado “*Fridericia* & allies”, ao qual *Tanaecium* pertence.

Filogenia de *Tanaecium*

Tanaecium emergiu como grupo monofilético em todas as filogenias em que foi amostrado (Fig. 5). A primeira filogenia que amostrou o gênero (Lohmann 2006) encontrou três clados, no qual (i) *T. crucigerum* foi reconstruído como grupo-irmão de *T. revillae* mais *T. selloi*, (ii) *T. bilabiatum* irmão de *T. caudiculatum* e (iii) *T. pyramidatum* irmão de *T. truncatum* mais *T. affine* grupo-irmão de *T. tetragonolobum* (Fig 5A). O relacionamento entre esses clados foi (i) irmão de (ii) mais (iii) (Fig. 5A). Nos estudos subsequentes (Pace *et al.* 2016; Frazão & Lohmann 2018; Kaehler *et al.* 2019), as divergências mais profundas de *Tanaecium* não tiveram boa resolução (Fig. 5B-D). Entretanto, o clado formado por *T. truncatum*, *T. affine* e *T. tetragonolobum* foram consistentes em todos os estudos (Lohmann 2006; Pace *et al.* 2016; Frazão & Lohmann 2018; Kaehler *et al.* 2019). Similarmente, o clado (i), *i.e.* formado por *T. crucigerum*, *T. revillae* e *T. selloi*, emergiu na maioria dos estudos (Lohmann 2006; Pace *et al.* 2016; Frazão & Lohmann 2018). O clado (ii), *i.e.* *T. bilabiatum* mais *T. caudiculatum*, também foi recuperado na filogenia de Frazão & Lohmann (2018).

O estudo mais recente, incluindo a maior amostragem para *Tanaecium* até o momento (Kaehler *et al.* 2019), encontrou que *T. xanthophyllum* foi a primeira linhagem de *Tanaecium* a divergir, sendo grupo-irmão de todas as outras espécies (Fig. 5D). Em seguida, a segunda linhagem que emergiu foi *T. parviflorum*, o qual seria grupo-irmão de uma tricotomia composta de: (1) *T. pyramidatum* + *T. caudiculatum*; (2) *T. truncatum* irmão de *T. affine* + *T. tetragonolobum*; e *T. crucigerum* + *T. cyrtanthum* grupo-irmão de *T. selloi* irmão de *T. paradoxum* irmão de *T. revillae* + *T. selloi* (Fig. 5D). Esse estudo trouxe novidades quanto ao relacionamento filogenético do gênero, como a reconstrução de *T. pyramidatum* como grupo-irmão de *T. caudiculatum*, enquanto, na hipótese anterior, a última espécie formou um clado com *T. bilabiatum* (Lohmann 2006; Frazão & Lohmann 2018). Além disso, *T. cyrtanthum* emergiu como irmão de *T. crucigerum*, ambas espécies pertencentes à antiga e mais restrita circunscrição do gênero (ver Gentry 1973; Gentry 1976).

Apesar de os inúmeros estudos filogenéticos que amostraram *Tanaecium* terem sido realizados nos últimos 13 anos, os relacionamentos entre seus clados permanece não esclarecida. Além disso, algumas espécies, como *T. tetramerum*, não apresenta nenhuma hipótese para seu posicionamento no gênero (Pace *et al.* 2016; Frazão & Lohmann 2018), enquanto outras nunca foram amostradas, como *T. duckei* e *T. jaroba*.

Figura 5: Sumário com as filogenias de *Tanaecium*. A. Topologia de Lohmann (2006). B. Topologia de Pace *et al.* (2016). C. Topologia de Frazão & Lohmann (2018). D. Topologia de Kaehler *et al.* (2019). Politomias estão destacadas com a linha pontilhada. Clados recuperados em mais de uma filogenia estão destacados em azul ou verde.

Aspectos evolutivos de *Tanaecium*

Apesar do reduzido número de espécies, *Tanaecium* apresenta uma alta diversidade morfológica, principalmente no que diz respeito aos caracteres reprodutivos. Além disso, é um grupo distribuído por toda a região Neotropical. Esses fatores fazem do gênero um modelo atraente para estudos evolutivos.

A alta diversidade floral existente em *Tanaecium* sugere que a evolução morfológica das flores do gênero pode estar associada a interações com polinizadores (Alcantara *et al.* 2010).

Baseado nas variações das morfologias das flores de Bignoniaceae, Gentry (1974) caracterizou sete tipos de morfologia das flores da tribo: (1) “*Amphilophium*-type”, (2) “*Anemopaegma*-type”, (3) “*Cydistia*-type”, (4) “*Martinella*-type”, (5) “*Pithecoctenium*-type”, (6) “*Tynanthus*-type” e (7) “*Tanaecium*-type”.

Flores “*Amphilophium*-type” são tubulares, coriáceas e profundamente bilabiadas, apresentando antese fechada, permitindo que apenas polinizadores com tamanhos corporais maiores consigam abrir e, portanto, acessar a flor internamente, como abelhas da subfamília Xylocopinae (Gentry 1974). As do tipo “*Anemopaegma*-type” são flores membranáceas, com fauce aberta quando em antese e com anteras inclusas, podendo apresentar cores desde brancas até magenta e fauce podendo apresentar coloração contrastante com a da flor. São polinizadas por abelhas de tamanho corporal grande ou médio (Gentry 1974). As flores do tipo “*Cydistia*-type” têm tubo longo, dorso-ventralmente comprimidas, infundibuliformes e com fauce ampla porém estreita, apresentando muitas vezes guias de néctar e o disco nectarífero está ausente. São polinizadas por abelhas de grande e médio porte, como aquelas da tribo Euglossini (Gentry 1974). Flores “*Martinella*-type” são vermelhas a alaranjadas ou vináceas, cartáceas, glabras externamente, com fauce aberta em antese, base do tubo floral estreito e ligeiramente mais longa do que o cálice, o androceu é exserto ou sub-exserto e polinização por beija-flores (Gentry 1974). Já as flores do tipo “*Pithecoctenium*-type” são brancas ou amareladas, coriáceas, curvadas, androceu inserto, frequentemente com o cálice coberto por tricomas pateliformes e são polinizadas por abelhas de tamanho médio (Gentry 1974). Flores “*Tynanthus*-type” são caracterizadas por corolas brancas ou magenta, pequenas, bilabiadas, androceu sub-exserto e são polinizadas por pequenas abelhas e borboletas (Gentry 1974). Por fim, as flores do tipo “*Tanaecium*-type” são brancas, com o tubo floral estreito e longo, antese noturna, com androceu sub-exserto e são polinizadas por mariposas (Gentry 1974).

Baseado nessa classificação de tipos de flores e suas putativas associações com polinizadores, as espécies de *Tanaecium* estão distribuídas pelas categorias (2) “*Anemopaegma*-type”, (7) “*Tanaecium*-type” e uma mistura entre mais de um tipo de flor proposta por Gentry, o “mixed-type” (Gentry 1974, Alcantara & Lohmann 2010) (Fig. 6).

Alcantara & Lohmann (2010) apresentaram um estudo no qual investigaram a evolução das flores de Bignoniaceae com base nos tipos florais propostos por Gentry (1974). Nesse estudo elas hipotetizaram que a flor ancestral de *Tanaecium* possivelmente era do tipo “*Anemopaegma*-type”, assim como para o ancestral da tribo. Na reconstrução de caracteres ancestrais realizada por elas, o “*Tanaecium*-type” e o “mixed-type” evoluíram independentemente ao longo da história evolutiva do gênero (Alcantara & Lohmann 2010).

Figura 6: Representação gráfica dos tipos de flores existentes em *Tanaecium* e os prováveis polinizadores de acordo com os tipos morfológicos florais propostos por Gentry (1974).

O ancestral de *Tanaecium* possivelmente estava na Amazônia, sendo que a maioria das especiações no gênero devem ter ocorrido também na Amazônia (Lohmann *et al.* 2013) (Fig. 7). Apesar disso, a reconstrução da área para o ancestral de *T. crucigerum* foi ambígua (Lohmann *et al.* 2013) (Fig. 7). A reconstrução ancestral para o clado *T. revillae* + *T. selloi* também foi ambíguo, com o ancestral podendo estar amplamente distribuído, ou na Amazônia + leste da América do Sul, ou ainda na Amazônia + diagonal sazonalmente seca da América do Sul (Lohmann *et al.* 2013) (Fig. 7). Já o ancestral de *T. bilabiatum* + *T. caudiculatum* possivelmente estava distribuído na Amazônia + oeste da América do Sul até a América Central (Lohmann *et al.* 2013) (Fig. 7).

Interessantemente, quando comparamos as hipóteses de evolução floral para *Tanaecium* (Alcantara & Lohmann 2010) com os encontrados para a história biogeográfica do grupo (Lohmann *et al.* 2013), algumas coincidências são observadas. As mudanças geográficas reconstruídas para os ancestrais das linhagens de *Tanaecium* ocorreram majoritariamente no Mioceno, entre aproximadamente 20 e 23 Ma, exceto a mais recente especiação entre *T. tetragonolobum* + *T. affine*, a qual foi estimada para o Plioceno (Lohmann *et al.* 2013) (Fig. 7). Quando comparadas com as reconstruções dos tipos florais de Gentry, a maioria das mudanças de tipos florais teriam ocorrido no mesmo período, *i.e.* no início do Mioceno (Fig. 7). Apesar de nenhuma análise ter sido realizada comparando essas informações, essa coincidência pode ser uma possível explicação para o surgimento de tanta variação na flor dos *Tanaecium*, podendo estar associada não somente à interação das espécies com seus polinizadores, mas também em resposta a mudanças geográficas históricas no grupo. Ambas explicações para o surgimento da variação morfológica, ou seja, tanto a hipótese da mudança morfológica associando interação com polinizador quanto a hipótese de ser resposta a história biogeográfica do grupo, já foram investigadas para outros grupos distribuídos na região Neotropical (*e.g.* Pennington & Dick 2004; Smith *et al.* 2008; Tripp & Manos 2008; Hoorn *et al.* 2010; Antonelli & Sanmartín 2011; Rull 2011). Nesse sentido, em estudos futuros, *Tanaecium* pode ser um excelente modelo para testar as hipóteses que melhor explicaria o surgimento de variação morfológica.

Figura 7: Sumário com os resultados encontrados no estudo biogeográfico (Lohmann *et al.* 2013) e no de evolução dos tipos florais (Alcantara & Lohmann 2010) para a tribo Bignonieae (Bignoniaceae). Somente resultados para *Tanaecium* foram compilados. Codificação das cores foram adaptadas.

Objetivos e organização da tese

O objetivo desta tese é apresentar (i) um estudo taxonômico detalhado para *Tanaecium*, além de (ii) um estudo filogenético para o gênero. Para isso, utilizamos uma extensa amostragem de materiais de herbário e coletados em trabalhos de campo tanto para os estudos taxonômicos quanto para o filogenético. Para o estudo filogenético, utilizamos uma combinação de sequências geradas pelo método Sanger com aquelas geradas por sequenciamento de nova geração (NGS), o qual nos permitiu também a realização de um detalhado estudo dos genomas de cloroplasto (=plastomas) das espécies de *Tanaecium*.

Esses resultados estão organizados da seguinte forma:

Capítulo 1 – Estudos taxonômicos de *Tanaecium*. Este capítulo é um compêndio de quatro estudos taxonômicos os quais propuseram: (1) a descrição de uma nova espécie; (2) a nova combinação de *T. mutabile* para o gênero *Frideria*; (3) a elucidação da tipificação do gênero; e (4) uma sinopse atualizada para as espécies de *Tanaecium*.

Capítulo 2 – Filogenia de *Tanaecium*. Esta capítulo é composto por um manuscrito no qual utilizamos dados de sequenciamento Sanger e de NGS para reconstruir a filogenia para *Tanaecium*. Também descrevemos os plastomas das espécies amostradas para o gênero e apresentamos um estudo comparativo com as outras espécies da família Bignoniaceae que têm plastomas sequenciados. Apresentamos quatro formas de mudança das fronteiras entre as quatro cópias dos plastomas de *Tanaecium* por ocorrência de redução das regiões Invertidas e Repetidas. Esse resultado demonstra que a estrutura dos plastomas em Bignoniaceae são mais lábeis do que se imaginava. Esses resultados também demonstram que *Tanaecium* apresenta não só uma grande variação tanto de suas características morfológicas externas quanto genômicas.

Referências

- Alcantara S. & L.G. Lohmann. 2010. Evolution of floral morphology and pollination system in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Am. J. Bot.* 97: 782–96.
- Alcantara S. & L.G. Lohmann. 2011. Contrasting phylogenetic signals and evolutionary rates in floral traits of Neotropical lianas. *Biol. J. Linn. Soc.* 102: 378–390.
- Antonelli A. & I. Sanmartín. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60: 403–414.
- Burnett M.R., P.V. August, J.H. Brown & K.T. Killingbeck. 1998. The influence biodiversity of scale geomorphological heterogeneity perspective. *Conserv. Biol.* 12: 363–370.
- Fiaschi, P., G. Heiden, A. Antonelli & J.R. Pirani. 2015. South America vegetation types. figshare. http://figshare.com/articles/South_American_Vegetation_Types/1431340
- Fine P.V.A., D.C. Daly, G. Villa Muñoz, I. Mesones & K.M. Cameron. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution* 59: 1464–1478.
- Fonseca, L.H.M., Lohmann, L.G., 2018. Combining high-throughput sequencing and targeted loci data to infer the phylogeny of the “*Adenocalymma-Neojobertia*” clade (Bignoniaceae, Bignoniaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 123, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.01.023>
- Frazão A, L.G. Lohmann. 2018. A new species of *Tanaecium* (Bignoniaceae, Bignoniaceae) from the Brazilian Amazon and its phylogenetic placement. *Plant Syst. Evol.* 304, 1245–1253. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1544-x>
- Frazão A. 2019. *Tanaecium* in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB113938>>. Acesso em: 24 Mai. 2019

- Gentry A.H. 1973. Flora of Panama: part 9. Family 172: Bignoniaceae. Ann. Missouri. Bot. Gard. 60: 781–977.
- Gentry, A. H. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. Annals of the Missouri Botanical Garden 61: 728–759.
- Gentry A.H. 1976. Studies in Bignoniaceae 19: Generic mergers and new species of South American Bignoniaceae. Ann. Missouri. Bot. Gard. 63: 46–80.
- Gentry A.H. 1992. Six new species of Bignoniaceae from Upper Amazonia. Novon 2: 159.
- Gentry A.H. 2009. Bignoniaceae. *In*: E. Forero, J. Betancur, G. Galeano, J. Aguirre-C. eds. Flora de Colombia. ARFO Editores e Impressores Ltda, Bogotá, Colombia, p. 462.
- Hoorn C., F.P. Wesselingh, H. Steege, M.A. Bermudez, A. Mora, J. Sevink, I. Sanmartín, A. Sanchez-Meseguer, C.L. Anderson, J.P. Figueiredo, C. Jaramillo, D. Riff, F.R. Negri, H. Hooghiemstra, J. Lundberg, T. Stadler, T. Särkinen, A. Antonelli. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. Science 80: 927–31.
- Kaehler M. & L.G. Lohmann. 2015. Taxonomic revision of *Lundia* DC. (Bignoniaceae, Bignoniaceae). Syst. Bot. Monogr. in press.
- Kaehler M., F. Michellangeli & L.G. Lohmann. 2012. Phylogeny of *Lundia* (Bignoniaceae) based on *ndhF* and *pepC* sequences. Taxon 61: 368–380.
- Kaehler, M., Michelangeli, F.A., Lohmann, L.G., 2019. Fine tuning the circumscription of *Fridericia* (Bignoniaceae, Bignoniaceae). Taxon in press.
- Laurance S.G.W., W.F. Laurance, A. Andrade, P.M. Fearnside, K.E. Harms, A. Vicentini & R.C.C. Luizão. 2010. Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: A landscape-scale study. J. Veg. Sci. 21: 96–106.
- Lohmann L.G. & C.M. Taylor. 2014. A new generic classification of tribe Bignoniaceae (Bignoniaceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 99: 348–489.
- Lohmann L.G. 2006. Untangling the phylogeny of Neotropical lianas (Bignoniaceae, Bignoniaceae). Am. J. Bot. 93: 304–318.
- Lohmann L.G., C.D. Bell, M.F. Calió & R.C. Winkworth 2013. Pattern and timing of biogeographical history in the Neotropical tribe Bignoniaceae (Bignoniaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 171: 154–170.
- Medeiros M.C.M.P. & L.G. Lohmann. 2015a. Phylogeny and biogeography of *Tynanthus* Miers (Bignoniaceae, Bignoniaceae). Mol. Phylogenet. Evol. 85: 32–40.
- Medeiros, M.C.M.P. & L.G. Lohmann. 2015b. Taxonomic revision of *Tynanthus* (Bignoniaceae, Bignoniaceae). Phytotaxa 216 (1): 1–60.

- Morrone J.J. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782: 1-110.
- Pace M.R., A.R. Zuntini, L.G. Lohmann & V. Angyalossy. 2016. Phylogenetic relationships of enigmatic *Sphingiphila* (Bignoniaceae) based on molecular and wood anatomical data. *TAXON* 65 (5): 1050–1063.
- Pennington R.T. & W. Dick. 2004. The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359: 1611–22.
- Rull V. 2011. Neotropical biodiversity: Timing and potential drivers. *Trends Ecol. Evol.* 26: 508–13.
- Smith S.D., C. Ané & D.A. Baum. 2008. The role of pollinator shifts in the floral diversification of *Iochroma* (Solanaceae). *Evolution*. 62: 793–806.
- Swartz O. 1788. Nova genera & species plantarum. *Prodromus descriptionum vegetabilium, maximam partem incognitorum quae sub itinere in Indiam Occidentalem*. pp. 91-92.
- Thode, V.A., Sanmartín, I., Lohmann, L.G., 2019. Contrasting patterns of diversification between Amazonian and Atlantic forest clades of Neotropical lianas (*Amphilophium*, Bignoniaceae) inferred from plastid genomic data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 133, 92–106. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.021>
- Tripp E.A. & P.S. Manos. 2008. Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). *Evolution* 62: 1712–37.

CONCLUSÃO GERAL

- Uma espécie nova apresentada nesta tese [i.e. *Tanaecium decorticans* Frazão & L.G.Lohmann].
- Uma nova combinação foi proposta e *Tanaecium mutabile* (Bureau & K.Schum.) L.G. Lohmann foi transferido para o gênero *Fridericia* [= *F. mutabilis* (Bureau & K.Schum.) L.G.Lohmann].
- A tipificação do gênero foi revisada e um epítipo foi designado.
- Duas lectotipificações foram propostas para os seguintes nomes: (1) *Arrabidaea muehlbergiana* Hassl. [= *F. mutabilis*] e (2) *Tanaecium crucigerum* Seem.
- Apresentamos uma sinopse atualizada para *Tanaecium*, o qual contém, ao final deste estudo, 21 espécies, incluindo a nova combinação de *Spathicalyx kuhlmannii* J.C.Gomes em *Tanaecium kuhlmannii* (J.C.Gomes) Frazão & L.G.Lohmann.
- Apresentamos a montagem de 16 genomas de cloroplasto (=plastomas) para 15 espécies de *Tanaecium* (duas amostras de *Tanaecium dichotomum* (Jacq.) Kaehler & L.G.Lohmann, morfotipos α e β), sendo oito com plastoma completo e oito com plastoma quase completo.
- Os plastomas obtidos para *Tanaecium* variam entre 157,807 pb (*T. crucigerum*) até 160,935 pb (*Tanaecium xanthophyllum* (DC.) L.G.Lohmann).
- Quatro principais padrões referentes às mudanças dos limites das IRs foram detectadas, onde as SSC (variando de 12,498 pb a 49,868 pb de comprimento) e LSC (variando de 83,490 pb a 89,092 pb) apresentaram expansões associadas e contrações em diferentes graus das IRs (variando de 11,409 pb a 30,961 pb).
- Combinamos os dados dos plastomas e sequências geradas pelo método Sanger em uma supermatriz somando um total de 92 espécimens representando 17 espécies de *Tanaecium* mais 14 representantes do grupo-externo.
- A filogenia de *Tanaecium* reconstruída aqui é a mais robusta já realizada até o momento, incluindo múltiplos acessos para 17 das 21 espécies reconhecidas no gênero.
- A combinação do conjunto de dados gerados por sequenciamento Sanger e sequenciamento em grande escala (HTS) permitiu maximizar a amostragem de taxa e caracteres para a reconstrução da filogenia de *Tanaecium*.
- *Tanaecium* é um gênero monofilético.
- Os diferentes morfotipos amostrados para *Tanaecium dichotomum* emergiram em diferentes linhagens, sendo que apenas o morfotipo β emergiu como monofilético.

- Estudos moleculares, morfológicos e taxonômicos são necessários para *T. dichotomum* objetivando a revisão da delimitação desta espécie.
- Futuros estudos incluindo um alto número de marcadores nucleares serão importantes no que diz respeito ao aumento de resolução do arcabouço filogenético de *Tanaecium*.
- Esta tese destaca a importância de estudos aprofundados de linhagens individuais, incluindo estudos detalhados em taxonomia, distribuição e relações evolutivas, para o entendimento da composição de biotas de regiões megadiversas tais como o Neotrópico.

USP