Leandro Cézanne de Souza Assis

Sistemática e filosofia: filogenia do complexo
Ocotea e revisão do grupo *Ocotea indecora*
(Lauraceae)

São Paulo

2009

Leandro Cézanne de Souza Assis

Sistemática e filosofia: filogenia do complexo
Ocotea e revisão do grupo *Ocotea indecora*
(Lauraceae)

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

Orientador(a): Renato de Mello-Silva

São Paulo

2009

Ficha Catalográfica

Assis, Leandro Cézanne de Souza Assis
Sistemática e filosofia: filogenia do
complexo *Ocotea* e revisão do grupo
Ocotea indecora (Lauraceae)
226 p.

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

1. Sistemática 2. *Ocotea* 3. *Lauraceae*
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).

Prof(a). Dr(a). Renato de Mello-Silva
Orientador(a)

À natureza, à cultura e à sociedade que,
ao mesmo tempo que nos aprisionam,
libertam-nos, espiritualmente.

Agradecimentos

Foi preciso papel, lápis, borracha, caneta nanquim, computadores, artigos, livros, folhas amassadas, café espresso e do Abel, bandeirão, suco de açaí no Sabor do Mate, espaço Unibanco de Cinema, rua Augusta, livraria Cultura, avenida Paulista, florestas, coletas, viagens, museus, universidades, línguas lidas, escutadas e faladas, fotografias, músicas, do clássico ao punk rock, idéias, lucubrações, disciplinas, congressos, comparações, ramos, flores e frutos, lupa, DNA, mau cheiro de mercaptoetanol, banhos de mar e cachoeira, água da mina, pôr do sol, e-mails, projetos, bolsas aprovadas e negadas, desafios, risos, lágrimas, suor, medo, coragem, solidão... Quantas coisas em cinco anos! Mas esperem! Porque no meio de tudo isso ainda faltam as pessoas e instituições sem as quais esta tese jamais teria sido concretizada. Portanto, agradeço, sinceramente,

a Renato de Mello-Silva, pela orientação, incentivo e auxílio essenciais em sistemática;
à FAPESP, pelas bolsas de doutorado direto e auxílio à pesquisa;
ao programa de Pós-Graduação e à Secretaria do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo;
aos professores Tarcísio Filgueiras, Antônio Marques, Fernando Marques, Sérgio Matioli, Renato de Mello-Silva, José Rubens Pirani, Jefferson Prado e Antônio Salatino, pelas disciplinas cursadas;
aos professores do Laboratório de Sistemática Vegetal, Lúcia Lohmann, Renato de Mello-Silva, José Rubens Pirani e Paulo Sano, pela contribuição para a minha formação e profissionalismo;
aos professores do Departamento de Zoologia, Marcelo de Carvalho, Antônio Marques e Fernando Marques, pelas discussões essenciais sobre teoria e prática cladística;
aos funcionários do Laboratório de Sistemática Vegetal, Abel Ribeiro e Fabiana Begale, pelo trabalho e prestatividade;
aos professores Antônio Salatino e Maria Luiza Salatino, por permitirem a utilização do Laboratório de Fitoquímica e Sistemática Molecular;
a Rafaela Forzza, que, na graduação, orientou e me incentivou a estudar as lauráceas;
a Fátima Salimena, que, na graduação, apresentou-me encantadoramente a sistemática botânica;
à IAPT, pelo Grants in Plant Systematics 2007;
à Systematics Association, pela bolsa e hospitalidade durante a Sixth Biennial Conference of the Systematics Association 2007, Edinburgh, UK;
aos especialistas Flávio Alves, João Batista Baitello, Tiago Barbosa, Alexandre Quinet, Jens Rohwer e Henk van der Werff, pelo auxílio e discussões frutíferas sobre a taxonomia de Lauraceae;
aos curadores dos herbários, pelo empréstimo das coleções e auxílio na consulta das mesmas;
a todos que me auxiliaram decisivamente nas expedições de coleta, um número incontável de pessoas;
a Eduardo Almeida, Dalton Amorim, Leonardo Borges, Andrew Brower, Seth Bybee, Marcelo de Carvalho, Malte Ebach, Ronald Jenner, Max Maronna, Richard Richards, Olivier Rieppel, Elliott Sober, Marcelo Trovó, Quentin Wheeler, David Williams, pelos comentários construtivos no Capítulo 1;
a Ingo Brigandt e Olivier Rieppel, pela significativa contribuição ao meu conhecimento de filosofia da ciência, em geral, e da sistemática, em particular, mostrando-me caminhos que sozinho eu jamais poderia passear;
a Ingo Brigandt, que colaborou elegantemente com suas idéias e experiência na redação do Capítulo 2 e aceitou conduzir esse projeto;
a Leonardo Borges, Gareth Nelson, Olivier Rieppel e Marcelo Trovó, pelas valiosas sugestões no Capítulo 2;
a Leonardo Borges, Matheus Santos e Marcelo Trovó, pelas discussões e correções no Capítulo 4;
a Matheus Santos e Marcelo Trovó, pelos seus comentários e correções no Capítulo 5;
a Dayane Tarabay, pela doce paciência e auxílio na confecção dos mapas de distribuição geográfica;
a Leonardo Borges, pela confecção das figuras e constante prestatividade;
a Fábio Galvani, pela diagramação minuciosa da tese, atenção, paciência e amizade;

aos colegas do Laboratório de Sistemática Vegetal, em especial, Livia Andrade, Leonardo Borges, Maria Fernanda Calió, Alice Calvente, Pedro Dias, Maria Ana Farinaccio, Pedro Fiaschi, Eduardo Foresto, Milton Groppo, Benoît Loeuille, Jenifer Lopes, Juliana Lovo, Mara Magenta, Euder Martins, Lia Monguilhott, Juliana Ottra, Maura Pena, Vânia Pretti, Juliana Rando, Matheus Santos, Denise, Sasaki, Cristina Sato, Herbert Serafim, Dayane Tarabay, Livia Temponi, Marcelo Trovo, Mariana Wagner, Maurício Watanabe e Richard Winkworth, pelo convívio e auxílio valiosos;

a Antônio Duarte, Carlos Maranduba, Herbert Rodrigues, Benoît Loeuille e Mariana Wagner, pelos anos de convivência em São Paulo;

a Fábio Galvani e Ricardo Galli, pelo carinho e companheirismo;

a Eliza Sevghegnian e Vanessa Diniz, pelo carinho;

a Ricardo de Castro, Fabrício Ferreira, Luiz Menini-Neto, Daniel Pifano, Marco Pivari e Arthur Valente, pela influência e apoio na pesquisa botânica na graduação;

a Maureliano Ladeira, pela amizade duradoura;

a meu primo Ítalo Lopes, pela relação fraterna;

a meus tios João Lopes e Cirlene de Souza Lopes, pela preocupação e atenção;

a meu tio Wanderley de Souza, pelos ensinamentos;

e a meus pais, Iraci de Assis e Marlene A. de Souza Assis, e irmãos, Lenise M. de Souza Assis e Leonardo H. de Souza Assis, pela educação, carinho e incentivo incommensuráveis.

L. C. S. Assis

Conteúdo

Introdução geral	1
Referências	2
1. Coerência, correspondência e o renascimento da morfologia na sistemática filogenética	
1.1. Introdução	7
1.2. As teorias da coerência e correspondência	9
1.3. A teoria da coerência e linguagem lógica	10
1.4. Novas tendências e problemas na reconstrução da filogenia	13
1.5. Análises separadas e combinadas	17
1.6. Morfologia, paleontologia e filogenia	21
1.7. ‘Funderentismo’ e a chamada por correspondência	24
1.8. A teoria da correspondência e linguagem empírica	25
1.9. ‘HPC kinds’, homologias e predicados biológicos	26
1.10. Caracteres, semaforontes e filogenética	27
1.11. Morfologia e a abordagem sensível de contexto	30
1.12. Coerência, correspondência e moléculas	33
1.13. Conclusões	33
1.14. Referências	35
2. Homologia: agrupamento de espécies com propriedade homeostática	
2.1. Introdução	47
2.2. De propriedades de classificação a eventos de generalização	49
2.3. Homologias transformativa e táxica, modificação e homeostase	51
2.4. Similaridade de novo e para sempre	55
2.5. Conclusões	57
2.6. Referências	59
3. Filogenia do complexo <i>Ocotea</i> (Lauraceae) com análise combinada de morfologia e rnITS	
3.1. Introdução	67
3.2. Materiais e métodos	68
3.2.1. Táxons	68
3.2.2. Dados morfológicos	68

3.2.3. Dados moleculares	74
3.2.4. Análises cladísticas	76
3.2.5. Consenso e indeterminação de hipóteses	77
3.3. Resultados e discussão	77
3.3.1. Complexo <i>Ocotea</i>	77
3.3.2. Clado A	82
3.3.3. Clado B	83
3.3.4. Clado C	83
3.3.5. Clado D, E e F	86
3.3.6. Clado G	86
3.3.7. Clado H	87
3.3.8. ‘Indels’, congruência e relações talvez espúrias	87
3.3.9. Análise separadas e combinadas, morfologia e moléculas	88
3.3.10. Morfologia e homologia, diversidade e modularidade	89
3.3.11. Em direção a uma classificação filogenética dos gêneros do complexo <i>Ocotea</i>	89
3.4. Considerações finais	93
3.5. Referências	94
4. Mudanças taxonômicas e nomenclaturais no grupo <i>Ocotea indecora</i> (Lauraceae)	
4.1. Introdução	116
4.2. Mudanças taxonômicas e nomenclaturais	117
4.2.1. <i>Ocotea fasciculata</i> (Nees) Mez	117
4.2.2. <i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	118
4.2.3. <i>Ocotea lanata</i> (Nees & Mart.) Mez	120
4.2.4. <i>Ocotea leucophloea</i> (Nees & Mart.) L.C.S. Assis & Mello-Silva	120
4.2.5. <i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	120
4.2.6. <i>Ocotea porosa</i> (Nees & Mart.) Barroso	121
4.2.7. <i>Ocotea virgultosa</i> (Nees) Mart. ex Mez	122
4.3. Referências	122
5. Uma revisão do grupo <i>Ocotea indecora</i> (Lauraceae)	
5.1. Introdução	128
5.2. Materiais e métodos	129
5.3. Posição sistemática e circunscrição filogenética	130

5.4. Conceito de espécie	133
5.5. Chave para as espécies do grupo <i>O. indecora</i>	133
5.6. Tratamento taxonômico	140
5.6.1. <i>Ocotea arenicola</i> L.C.S. Assis & Mello-Silva	140
5.6.2. <i>Ocotea beulahiae</i> Baitello	144
5.6.3. <i>Ocotea calliscypha</i> L.C.S. Assis & Mello-Silva	147
5.6.4. <i>Ocotea celastroides</i> (Meisn.) Mez	151
5.6.5. <i>Ocotea ciliata</i> L.C.S. Assis & Mello-Silva	153
5.6.6. <i>Ocotea colophantera</i> L.C.S. Assis & Mello-Silva	158
5.6.7. <i>Ocotea fasciculata</i> (Nees) Mez	162
5.6.8. <i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	169
5.6.9. <i>Ocotea lanata</i> (Nees & Mart.) Mez	177
5.6.10. <i>Ocotea leucophloea</i> (Nees & Mart.) L.C.S. Assis	179
5.6.11. <i>Ocotea lobbii</i> (Meisn.) Rohwer	181
5.6.12. <i>Ocotea marcescens</i> L.C.S. Assis & Mello-Silva	183
5.6.13. <i>Ocotea mosenii</i> Mez	187
5.6.14. <i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	190
5.6.15. <i>Ocotea porosa</i> (Nees & Mart.) Barroso	195
5.6.16. <i>Ocotea prolifera</i> (Nees & Mart.) Mez	199
5.6.17. <i>Ocotea pumila</i> L.C.S. Assis & Mello-Silva	203
5.6.18. <i>Ocotea ramosissima</i> L.C.S. Assis & Mello-Silva	206
5.6.19. <i>Ocotea sassafras</i> (Meisn.) Mez	208
5.6.20. <i>Ocotea virgultosa</i> (Nees) Mart. ex Mez	210
5.7. Referências	212
5.8. Lista de espécies	215
5.9. Índice de exsicatas	216
Considerações finais	221
Resumo e abstract	225

Lista de figuras e tabelas

Capítulo 3

Figura 1. Alguns caracteres e sinapomorfias morfológicas dentro do complexo <i>Ocotea</i>	76
Figura 2. Consenso estrito da análise de dados morfológicos	78-79
Figura 3. Consenso estrito da análise de dados moleculares	80-81
Figura 4. Consenso estrito da análise combinada de dados morfológicos e moleculares	84-85
Tabela 1. Matriz de dados morfológicos	108-113

Capítulo 5

Figura 1. Sinapomorfias do clado de flores papilosas e do grupo <i>Ocotea indecora</i>	132
Figura 2. Mapa de distribuição geográfica do grupo <i>Ocotea indecora</i>	139
Figura 3. Ilustração de <i>Ocotea arenicola</i>	141
Figura 4. Mapa de distribuição geográfica de <i>Ocotea arenicola</i> , <i>O. lanata</i> e <i>O. ramosissima</i>	143
Figura 5. Mapa de distribuição geográfica de <i>Ocotea beulahiae</i> , <i>O. leucophloea</i> e <i>O. sassafras</i>	145
Figura 6. Ilustração de <i>Ocotea calliscypha</i>	148
Figura 7. Mapa de distribuição geográfica de <i>Ocotea calliscypha</i> , <i>O. marcescens</i> e <i>O. mosenii</i>	150
Figura 8. Mapa de distribuição geográfica de <i>Ocotea celastroides</i>	152
Figura 9. Ilustração de <i>Ocotea ciliata</i>	154
Figura 10. Fotos de partes vegetativas e/ou reprodutivas de <i>Ocotea ciliata</i> , <i>O. colophanthera</i> , <i>O. fasciculata</i> e <i>O. lobbii</i>	155
Figura 11. Mapa de distribuição geográfica de <i>Ocotea ciliata</i> e <i>O. odorifera</i>	157
Figura 12. Ilustração de <i>Ocotea colophanthera</i>	159
Figura 13. Mapa de distribuição geográfica de <i>Ocotea colophanthera</i> , <i>O. lobbii</i> , <i>O. pumila</i> e <i>O. virgultosa</i>	161
Figura 14. Mapa de distribuição geográfica de <i>Ocotea fasciculata</i>	164
Figura 15. Mapa de distribuição geográfica de <i>Ocotea indecora</i>	172
Figura 16. Ilustração de <i>Ocotea marcescens</i>	186
Figura 17. Fotos de partes vegetativas e/ou reprodutivas de <i>Ocotea marcescens</i> , <i>O. odorifera</i> , <i>O. ramosissima</i> e <i>O. sassafras</i>	189
Figura 18. Mapa de distribuição geográfica de <i>Ocotea porosa</i>	198
Figura 19. Mapa de distribuição geográfica de <i>Ocotea prolifera</i>	202
Figura 20. Ilustração de <i>Ocotea pumila</i>	205
Figura 21. Ilustração de <i>Ocotea ramosissima</i>	207

Introdução geral

Desde o advento da sistemática filogenética (Hennig, 1966), processos ontológicos em biologia (e.g., evolução e descendência com modificação) têm sido justificados e confirmados com base em sistemas epistemológicos (e.g., cladograma dado à ciência empírica e lógica) de relação e classificação. Conceitos essenciais na biologia comparativa e taxonomia como homologia e espécies têm sido historicamente discutidos e aplicados a partir de uma plethora de teorias e métodos, bem como a construção causal de homólogos e táxons defendida metafísica e/ou pragmaticamente. O papel das evidências morfológica e molecular na reconstrução da filogenia tem passado por uma avaliação renovada e vigorosa. E todas essas abordagens podem ser contextualizadas e investigadas a partir de uma conexão histórica e atual entre sistemática e filosofia (Sober, 1988; Rieppel, 2006; Kearney, 2007).

A presente tese defende essa conexão científico-filosófica, tendo como estudo de caso ambos o complexo *Ocotea* (Chanderbali *et al.*, 2001), que abrange 13 gêneros e 750 espécies predominantemente neotropicais, e o grupo *Ocotea indecora* (Rohwer, 1986), com 20 espécies e centro de diversidade na floresta atlântica do sudeste do Brasil.

Os Capítulos 1 e 2 falam sobre a linguagem da sistemática e sua conexão com a epistemologia e a metafísica, integrando filogenia, evolução, taxonomia e filosofia, bem como discutindo o papel do teste de congruência e das evidências morfológica e molecular na justificação das hipóteses de relação entre táxons e homólogos como ‘espécies naturais’. Particularmente, o Capítulo 1 (Assis & Brigandt, 2009) discute a conceitualização de táxons e homologias (táxica e transformativa) como ambos indivíduos e ‘espécies naturais’ (ou ‘agrupamentos de espécies com propriedade homeostática’; Boyd, 1999). Embora essas conceitualizações não sejam mutuamente exclusivas metafisicamente, a perspectiva das ‘espécies naturais’ é defendida, enquanto a dos indivíduos desafiada, com base em uma motivação por aspectos empírico-pragmáticos e teórico-explicativos em sistemática e evolução. O Capítulo 2 (Assis, dados não publicados) aborda o renascimento da morfologia na sistemática filogenética, com base em duas teorias da verdade em epistemologia, i.e., coerência e correspondência, chamando para a unificação de ambas a partir de uma teoria ‘funderentista’ de justificação epistêmica (Haack, 1997) das hipóteses de relação filogenética. O papel e o significado da morfologia também são discutidos no contexto de análises separadas e combinadas, paleontologia, ‘espécies naturais’, conceito de caráter, homologia, sinapomorfia, semaforonte, modularidade e taxonomia. O renascimento da morfologia não é apenas dependente de uma perspectiva científico-filosófica

mas também depende de uma reforma política, econômica, social e educacional na sistemática contemporânea.

Os Capítulos 3, 4 e 5 focam na sistemática de Lauraceae, principalmente de *Ocotea* e gêneros filogeneticamente relacionados, abrangendo temas relativos à filogenia, evolução, nomenclatura e taxonomia. Especificamente, o Capítulo 3 (Assis & Mello-Silva, dados não publicados a) é uma filogenia do complexo *Ocotea* com análise combinada de dados morfológicos e da região nuclear ribossômica ITS. São discutidos o papel e o significado das evidências morfológica e molecular, das análises separadas e combinadas, bem como modularidade e homologia. Subclados dentro do complexo *Ocotea* são inferidos e delimitados por sinapomorfias morfológicas. Uma perspectiva de classificação filogenética dos gêneros do complexo *Ocotea* também é fornecida. O Capítulo 4 (Assis & Mello-Silva, dados não publicados b) trata de mudanças taxonômicas e nomenclaturais no grupo *O. indecora*, basicamente sinonimizagens, lectotopificações e uma nova combinação. O Capítulo 5 (Assis & Mello-Silva, dados não publicados c) é uma revisão do grupo *O. indecora*, com base na análise de ca. 550 coleções. Chave de identificação, descrições, bem como comentários sobre a circunscrição, distribuição, habitat, fenologia e relações taxonômicas das espécies do grupo são fornecidos. Este último capítulo é complementado pelo estudo de nomenclatura e taxonomia (Assis & Mello-Silva, dados não publicados b), juntamente com a descrição de 7 espécies novas (Assis & Mello-Silva, dados não publicados c, d, e).

Referências

- Assis, L.C.S. Dados não publicados. Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics. Cladistics, em revisão.
- Assis, L.C.S. & Brigandt, I. 2009. Homology: homeostatic property cluster kinds in systematics and evolution. Evol. Biol., no prelo.
- Assis, L.C.S. & Mello-Silva, R. Dados não publicados a. Phylogeny of *Ocotea* complex (Lauraceae) with combined analysis of morphology and nrITS. Cladistics, em preparação.
- Assis, L.C.S. & Mello-Silva, R. Dados não publicados b. Taxonomic and nomenclatural changes in the *Ocotea indecora* group (Lauraceae). Novon, em revisão.
- Assis, L.C.S. & Mello-Silva, R. Dados não publicados c. A revision of *Ocotea indecora* group (Lauraceae). Ann. Missouri. Bot. Gard., em preparação.

- Assis, L.C.S. & Mello-Silva, R. Dados não publicados d. Three new species of *Ocotea* (Lauraceae) from the “campos rupestres” of Brasil. *Brittonia*, em revisão.
- Assis, L.C.S. & Mello-Silva, R. Dados não publicados e. Two new species of *Ocotea* (Lauraceae) from the Brazilian “restinga”. *Novon*, em revisão.
- Assis, L.C.S. & Mello-Silva, R. Dados não publicados f. Three new species of *Ocotea* (Lauraceae) from the Brazilian Atlantic forest. *Rodriguésia*, em revisão.
- Boyd, R. 1999. Homeostasis, species, and higher taxa. Em: Lange, M. (Ed.), *Philosophy of Science: an Anthology*. Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton, pp. 406-426.
- Chanderbali, A.S., van der Werff, H. & Renner, S.S. 2001. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: evidence from the chloroplast and nuclear genomes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88, 104-134.
- Haack, S. 1997. *Evidence and Inquiry: Towards Reconstruction in Epistemology*. Blackwell Publishers Inc., Oxford.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Kearney, M. 2007. Philosophy and phylogenetics: historical and current connections. Em: Hull, D.L. and Ruse, M. (Eds.), *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 211-232.
- Rieppel, O. 2006. On concept formation in systematics. *Cladistics* 22, 474-492.
- Rohwer, J.G. 1986. Prodröm einer monographie der gattung *Ocotea* Aubl. (Lauraceae), sensu lato. *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* 20, 1-278.
- Sober, E. 1988. *Reconstructing the Past. Parsimony, Evolution, and Inference*. The MIT Press, Cambridge.

Capítulo 1

Coerência, correspondência e o renascimento da morfologia na sistemática filogenética*

Resumo

O declínio das filogenias morfológicas tem se tornado uma tendência pronunciada na sistemática contemporânea devido à desconsideração por abordagens teóricas, metodológicas, conceituais e filosóficas. O papel e o significado da morfologia nas reconstruções e classificações filogenéticas têm sido abalados pelos seguintes cinco itens: (1) a delimitação ambígua dos caracteres morfológicos; (2) a ‘objetividade’ putativa dos dados moleculares; (3) a morfologia não tem sido incluída em matrizes de dados; (4) a morfologia tem sido mapeada nos cladogramas moleculares; e (5) uma separação de uma relação paradigmática entre morfologia, filogenia e classificação. Argumentos histórico-filosóficos incluindo a síntese das teorias da coerência (coerentismo) e correspondência (fundacionalismo) – i.e., ‘funderentismo’ como uma teoria de justificação epistêmica – fornecem suporte para um renascimento da morfologia na sistemática filogenética. Na linguagem da sistemática, a teoria da coerência corresponde à congruência lógico-operacional dos estados de caracteres traduzidos em um sistema hierárquico de relações. A teoria da correspondência corresponde à acomodação empírico-causal de homólogos e grupos monofiléticos como espécies naturais fundamentada nos conceitos de semaforonte, e em biologia do desenvolvimento, genética, herança, ontogênese, topologia e conectividade. O papel e o significado da morfologia também são discutidos no contexto de análises separadas e combinadas, paleontologia, espécies naturais, conceito de caráter, semaforonte, modularidade e taxonomia. A sistemática molecular sofre uma forte tensão entre as teorias da coerência e correspondência, bem como ela falha em fornecer uma pragmática linguagem por predicados na ciência e na vida diária. O renascimento da morfologia não é apenas dependente de uma perspectiva científico-filosófica mas também depende de uma reforma política, econômica, social e educacional na sistemática contemporânea.

Abstract

The decline in morphological phylogenies has become a pronounced trend in contemporary systematics due to a disregard for theoretical, methodological, conceptual, and philosophical approaches. The role and meaning of morphology in phylogenetic reconstruction and classification has been undermined by the following five items: (1) the ambiguous delineation of

* Cladistics, em revisão.

morphological characters; (2) the putative ‘objectivity’ of molecular data; (3) that morphology has not been included in data matrices; (4) that morphology has been mapped onto molecular cladograms; and (5) a separation of a paradigmatic relationship among morphology, phylogeny, and classification. Historical/philosophical arguments including the synthesis of coherence (coherentism) and correspondence (foundationalism) theories – i.e., ‘foundherentism’ as a theory of epistemic justification – provides support for a renaissance of morphology in phylogenetic systematics. In the language of systematics, coherence theory corresponds to the logical/operational congruence of character states translated into a hierarchical/relational system of homologues and monophyletic groups as natural kinds. The correspondence theory corresponds to the empirical/causal accommodation of homologues and monophyletic groups as natural kinds grounded in the concept of semaphoront, and in developmental biology, genetics, inheritance, ontogenesis, topology, and connectivity. The role and meaning of morphology are also discussed in the context of separate and combined analyses, paleontology, natural kinds, character concept, semaphoront, modularity, and taxonomy. Molecular systematics experiences a strong tension between coherence and correspondence theories, as well as failing to provide a pragmatic language by predicates in science and in everyday life. Finally, the renaissance of morphology is not only dependent on a scientific/philosophical perspective but also depends on a political, economic, social, and educational reform in contemporary systematics.

1.1. Introdução

Tem sido recentemente assumido que filogenias moleculares têm primazia sobre filogenias morfológicas na biologia comparativa e sistemática. Nesse cenário, o papel e o significado da evidência morfológica e molecular na reconstrução da filogenia têm passado por uma avaliação renovada e vigorosa (e.g., Hillis, 1987; Sytsma, 1990; Donoghue & Sanderson, 1992; Patterson *et al.*, 1993; Baker *et al.*, 1998; Hillis & Wiens, 2000; Baker & Gatesy, 2002; Scotland *et al.*, 2003; Jenner, 2004; Wheeler, 2004; Wiens, 2004; Smith & Turner, 2005; Wortley & Scotland, 2006; Rieppel & Kearney, 2007; de Carvalho *et al.*, 2008; Hermsen e Hendricks, 2008; e referências lá).

O papel da morfologia na filogenética pode ser traçado de volta a uma série de artigos na *Systematic Biology* (Scotland *et al.*, 2003; Jenner, 2004; Wiens, 2004; Smith & Turner, 2005). Scotland *et al.* (2003) argumentaram que a maioria dos caracteres morfológicos são muito ambíguos de interpretação para serem incluídos em matrizes de dados; a delineação

de homologia é subjetiva; e eles não fornecem acurácia filogenética ou resolvem relações filogenéticas em qualquer nível taxonômico. Scotland *et al.* (2003) também assumiram que no mínimo seqüências de DNA oferecem o único potencial de grandes números de caracteres desambíguos e, portanto, eles optaram pela inclusão de uns poucos caracteres (apenas aqueles delineados anatomicamente) em matrizes de dados, ou estimularam o uso do mapeamento dos caracteres morfológicos nos cladogramas moleculares para interpretar a evolução morfológica. Subseqüentemente, Jenner (2004), Wiens (2004) e Smith & Turner (2005) argumentaram que as críticas e perspectivas deles foram baseadas em uma especulação sem sustentação e concluíram que ambas morfologia e moléculas deveriam ser usadas na reconstrução da filogenia. O papel e o significado (i.e., a função dentro de um domínio factual de discurso) da morfologia nas reconstruções e classificações filogenéticas têm sido abalados, por causa dos seguintes razões relacionadas:

(1) a delineação ambígua dos caracteres morfológicos, vista como um corolário de uma investigação empírica sem teoria e importância (veja Kearney & Rieppel, 2006);

(2) a ‘objetividade’ putativa dos dados moleculares;

(3) a morfologia não tem sido incluída nas matrizes de dados, com o crescente hiato entre evidência, congruência e inferência (ou hipótese);

(4) a morfologia tem sido mapeada em cladogramas moleculares dado à crença que ancestralidade comum e evolução morfológica são melhor inferidas por meio de filogenias moleculares (veja Sytsma, 1990; Hedges & Maxson, 1996; Springer *et al.*, 2001, 2004; Scotland *et al.*, 2003); e

(5) a separação insensata de uma relação paradigmática entre morfologia, filogenia e classificação.

Apesar dos argumentos teóricos e metodológicos feitos por Jenner (2004), Wiens (2004) e Smith & Turner (2005) serem claramente suficientes para destacar o importante papel da morfologia na reconstrução da filogenia, nenhuma resposta seria completa sem dirigir uma perspectiva filosófico-histórica. Além disso, a relação entre filosofia da ciência e morfologia comparativa ainda permanece parcialmente explorada (Kearney & Rieppel, 2006). Proposições de homologia e relações filogenéticas são umas das várias abordagens que biólogos e filósofos da biologia (e.g., Franz, 2005a; Brigandt & Griffiths, 2007; Rieppel & Kearney, 2007; vide Capítulo 2) têm usado para avançar suas questões, de modo que um renascimento da morfologia pode também ser feito a partir de teorias filosóficas. Umas poucas abordagens filosóficas sobre esse assunto têm sido fornecidas (e.g., Jenner, 2004; Wheeler, 2004).

Este artigo oferece uma perspectiva sustentada pela síntese de duas teorias da verdade na epistemologia – coerência e correspondência – pelas quais sistemas explicam e entendem as relações filogenéticas da biodiversidade, bem como traduzem-nas em classificações. Conformemente, essa revisão histórico-filosófica preocupa-se com certos temas metodológicos, teóricos e conceituais em filogenética, especialmente otimização por parcimônia. As considerações apresentadas aqui são principalmente fundamentadas em Kearney & Rieppel (2006). Esses autores, entretanto, não comentaram sobre a importância dessa síntese para uma tendência que representa uma reforma política, econômica, social e educacional na sistemática contemporânea, bem como fortifica a ligação filogenia-classificação, um renascimento – um termo usado por Wheeler (2004, p. 571) – da morfologia no vigésimo primeiro centenário.

1.2. As teorias da coerência e correspondência

A teoria da coerência (coerentismo na epistemologia) assume que a verdade consiste em uma relação de coerência ou congruência entre declarações em um conjunto, tal que uma declaração é falsa quando ela falha em se adequar com outras declarações mutuamente coerentes do mesmo conjunto. A teoria da correspondência (fundacionalismo na epistemologia) assume que uma declaração é verdade quando ela corresponde à relação entre experiência e fatos, ou ao modo que as coisas são no mundo (Haack, 1997; Ladyman, 2005; Walker, 2005). É discutível se coerentismo e fundacionalismo são competidores (Walker, 2005). Mas nós veremos que sua união é fundamental e representa o que Haack (1997, p. 19) chamou “funderentismo”.

Na reconstrução da filogenia, o apelo por uma teoria ‘funderentista’ de justificação é necessário. Ambas correspondência e coerência correspondem a diferentes estágios do projeto filogenético. A primeira corresponde à definição empírico-causal de caráter e à delimitação de seus estados na matriz de dados, enquanto a última corresponde à congruência lógico-operacional dos estados de caracteres no cladograma. Será também demonstrado que na sistemática ambas teorias da coerência e correspondência podem ser melhor traduzidas como guias para a verdade (ou verdade indicativa; Haack, 1997), por causa de suas respectivas convenções lógico-probabilística e empírico-contextual relativas à idealização, justificação e confirmação de hipóteses de relações filogenéticas acomodadas dentro de ambas investigação científica e contingência evolutiva (cf. Kitcher, 1993; Franz, 2005a; Rieppel, 2006a). O renascimento da sistemática filogenética baseada em morfologia é um tema no qual a síntese dessas duas teorias deveria ser mais explorada e contextualizada.

1.3. A teoria da coerência e linguagem lógica

Um exemplo clássico de coerentismo que influenciou profundamente a teoria e a prática filogenética (veja maiores detalhes em Rieppel, 2003a, b, 2007; Kearney & Rieppel, 2006) pode ser traçado de volta a 1920 e início de 1930, com o nascimento de dois movimentos distintos, mas entrelaçados – empirismo lógico e positivismo lógico – os quais defenderam epistemologicamente a importância do empirismo e da linguagem lógico-simbólica, bem como a rejeição da metafísica especulativa para o desenvolvimento das ciências naturais (Ayer, 2001 [1936]; Salmon, 2001). A linguagem lógica e simbólica resultou da influência de lógicos e matemáticos, tais como Frege, Russell, Wittgenstein, e a posição empírica e positivista para eliminar a metafísica é uma legado de Hume e Mach (Carnap, 1963; Ayer, 2001 [1936]; Ray, 2001; Salmon, 2001). Nesse sentido, declarações e conceitos empíricos foram metodológica e mutuamente avaliados, e o resultado dessa racionalização (i.e., coerência ou não-contradição de declarações) foi considerado o único meio pelo qual as ciências naturais poderiam proceder. Portanto, os proponentes do positivismo lógico e empirismo lógico foram ligados ao “uso sistemático da análise lógica para reduzir declarações complexas a proposições elementares” (Ray, 2001, p. 243).

O arcabouço epistemológico da sistemática filogenética de Hennig tem suas raízes na epistemologia coerentista do empirista lógico Rudolf Carnap e do etólogo Kinrad Lorenz (Rieppel, 2003a). Para ter certeza, “as descrições de caracteres são declarações feitas na linguagem objetiva da ciência, e suas relações com uma outra – em termos de congruência ou coerência, vs. incongruência ou incoerência – é avaliada em termos metalingüísticos de ‘grau de confirmação’. [...] ou seu grau de confirmação implica a racional, i.e., relação lógica entre declarações” (Rieppel, 2003a, p. 179-180; veja também Carnap, 1950; Kluge, 1989; Lecointre & Deleporte, 2005; Kearney & Rieppel, 2006; Rieppel, 2007). Ao longo dessas linhas, a despeito de seu realismo, Hennig acreditava que os princípios da lógica eram um guia para a reconstrução das hipóteses e classificações filogenéticas, fazendo estas o sistema geral de referência da biologia (Rieppel, 2003a, 2006b).

Na sistemática filogenética contemporânea, essa epistemologia coerentista é melhor representada pela congruência (ou coerência) de estados de caracteres no cladograma, i.e., o teste de congruência proposto por Patterson (1982). No entanto, Patterson (1982) não fez referência a qualquer literatura empirista. Apenas Kluge (1989), em uma tentativa de defender o princípio geral de congruência, citou o requerimento de evidência total e o grau de confirmação

de Carnap (mas veja revisões em Rieppel, 2003a, b, 2004; Lecointre & Deleporte, 2005). Mais recentemente, Rieppel (2004, p. 15) descreveu o ‘grau de confirmação’ na investigação sistemática: “Em sistemática, o ‘grau de confirmação’ de uma hipótese de relações é medido pelo índice de consistência geral (o qual ele próprio depende do comprimento do cladograma e, dessa forma, de parcimônia). Esse índice mede a (lógica) consistência das declarações de caráter com o cladograma, e, portanto, é um índice interno à meta-linguagem da sistemática. O grau de consistência, ou coerência, dessa forma, traduz-se em uma medida de robustez de uma árvore sob parcimônia”.

Nesse caso, o índice de consistência é uma guia para a verdade; ele não define a verdade. Uma teoria da verdade descreve os critérios pelos quais a validade das proposições é determinada sob certas condições (e.g., proposições empíricas ou *a priori*, relações entre proposições) (Ayer, 2001 [1936]; Ladyman, 2005; Walker, 2005). Homologias são declarações empírico-causais validadas iterativamente como proposições de sinapomorfia devido ao teste de congruência. Como visto previamente, congruência em filogenética é arraigada ao princípio de evidência total de Carnap (1950) (Rieppel, 2003a, b, 2004, 2007; Lecointre & Deleporte, 2005; Kearney & Rieppel, 2006), pelo qual nós deveríamos usar toda evidência relevante (e conhecimento) *em um dado tempo*, em uma tentativa de confirmar uma hipótese (ou teoria, ou inferência) baseada na congruência de declarações na condição de evidência relativa à hipótese (cf. Lecointre & Deleporte, 2005; Rieppel, 2007). Em outras palavras, confirmação é uma relação entre evidência e hipótese. Como nova evidência e observação acumulam *ao longo do tempo*, e o comprimento da árvore muda, o valor do índice de consistência pode variar (e.g., Hermsen & Hendricks, 2008). Isso indica a aplicabilidade do índice como um guia para a verdade (ou verdade aproximada) devido à natureza lógico-probabilística do teste de congruência somada à acumulação de nova evidência.

Embora a teoria da congruência assuma que declarações ou crenças incongruentes sejam falsas, é importante manter em mente que, na explicação filogenética causal, estados de caracteres incongruentes são falsos como evidência de uma origem comum, mas confiáveis como homoplasias, ou sinapomorfias em um nível menos inclusivo de universalidade. É sugerido que conflito de evidência é um sinal para reavaliação de características homoplásticas em estudos mais compreensivos (Franz, 2005a). Se após uma reavaliação as observações iniciais são confirmadas como homoplasias, elas podem ser potencialmente seguras. Portanto, assumir que apenas caracteres com índice de consistência=1,0 sustentam a confiabilidade de uma hipótese é desconsiderar o potencial de homoplasias como evidência confiável. De fato, o apelo por congruência não

implica que homoplasias sejam incomuns (Sober, 1988). Convergência em evolução é comum, por exemplo, em ictiossauros e golfinhos, bivalves rudistas e recifes de corais, alguns mamíferos placentários e marsupiais, o hábito mangue em plantas etc (Hermsen & Hendricks, 2008). O ‘fenômeno de homoplasia’ é bem-vindo nas reconstruções e classificações filogenéticas, porque ele providencia a descoberta de soluções morfológicas similares para pressões seletivas similares (Hermsen & Hendricks, 2008) e características diagnósticas (de Carvalho, 1996).

Alguns filósofos da ciência defendem sistemas de lógica nos quais contradições ou conflitos de evidência são tratados como confiáveis, de tal forma que esses sistemas são ‘coerentes’, porque eles são o melhor caminho para balancear conflitos dentro de um esquema de trabalho (veja discussão em Cargile, 1996). Cladogramas são exemplos desses esquemas.

Ao notarmos que as bases epistemológicas da sistemática filogenética têm suas raízes históricas no empirismo lógico (Rieppel, 2003a, b, 2006a), a relação filosófico-científica entre o empirismo lógico e a sistemática filogenética pode ser analogamente reinterpretada como *o uso sistemático da análise lógica (congruência ou coerência de estados de caracteres) para reduzir declarações complexas (homologias devido à ancestralidade comum) a proposições elementares (sinapomorfias devido à construção do cladograma)*. Ancestralidade comum é uma explicação causal *a posteriori* para a congruência geral de eventos históricos concretos de sinapomorfias na hierarquia. Reconstrução de padrão precede a explicação de processos (Rieppel, 1992).

Franz (2005a) considerou congruência quase como um sinônimo de parcimônia. Rieppel (2003a, b, 2007) encontrou uma profunda identidade metodológico-histórica entre o princípio de parcimônia de William de Ockham, o grau de confirmação de Rudolf Carnap e a reconstrução da filogenia de Willi Hennig. Em filogenética, ambas congruência e parcimônia providenciam:

(1) uma maximização da congruência geral dos estados de caracteres com conseqüente minimização de homoplasias (Farris, 1983);

(2) a seleção e interpretação de sistemas de caracteres fundamentais para a construção de cladogramas e fortalecimento de termos filogenéticos confiáveis (Patterson, 1982; Rieppel, 1988, 1992; de Pinna, 1991; Brower & Schawaroch, 1996; Williams, 2004) e predicados que permitem interpretações sobre teorias de processos;

(3) um dos aspectos de justificação epistêmica das hipóteses de relação filogenética;

(4) a construção das classificações filogenéticas (i.e., táxons = grupos monofiléticos = sinapomorfias; Williams, 2004) com maior poder explicativo (Platnick, 1978; Farris, 1983; mas veja os comentários de Rieppel [2003b, 2004] sobre poder explicativo); e

(5) o suporte metodológico para a adaptação das espécies naturais (ou ‘agrupamentos de espécies com propriedade homeostática’; Boyd, 1999; Keller *et al.*, 2003; vide Capítulo 2) dentro do arcabouço filogenético.

1.4. Novas tendências e problemas na reconstrução da filogenia

Novas tendências na sistemática filogenética, tais como a omissão da morfologia das matrizes de dados substituídas pelo mapeamento dos caracteres morfológicos nos cladogramas moleculares, correspondem à omissão do papel exploratório e explicativo da congruência (e correspondência, veja discussão abaixo) de estados de caracteres nas reconstruções e classificações filogenéticas. Concomitantemente, novos problemas teóricos, metodológicos e conceituais associados com essas tendências podem ser listados.

Um deles é que a ligação entre construção empírico-teórica (matriz de dados) e construção lógico-metodológica (cladograma) é perdida. Opostamente, a reconstrução da filogenia é caracterizada pela ligação entre evidência, congruência e inferência (hipótese), de modo que a congruência geral dos dados é responsável pela construção do cladograma. De fato, evidência dá suporte à hipótese; ao mesmo tempo, a narrativa (e.g., evolução de caráter) sobre a evidência é embasada na hipótese adicionada a uma explicação evolutiva. Dessa forma, evidência morfológica sustenta a hipótese de relação e evolução de caráter.

No entanto, circularidade na reconstrução da filogenia tem sido recentemente levantada (Hedges & Maxson, 1996; Springer *et al.*, 2001), mas um número grande de artigos (Deleporte, 1993; Rieppel, 2003a, 2004; Franz, 2005a; Hermesen & Hendricks, 2008) tem rebatido essa idéia. Usar a morfologia para estudar a evolução ou distribuição dos caracteres morfológicos não seria mais suspeito do que usar a observação para estudar a estrutura e a função do olho (veja a mesma perspectiva, mas em outro contexto, em Lipton, 2004). Hermesen & Hendricks (2008) afirmaram que se a inclusão de caracteres morfológicos nas matrizes de dados e sua subsequente otimização nos cladogramas resultantes fosse circular, ela causaria graves problemas para paleontólogos. A omissão da morfologia das matrizes de dados e seu mapeamento nas topologias moleculares para evitar circularidade faz a investigação sistemática menos exploratória e explicativa, porque ela desconsidera o papel completo da correlação de estados de caracteres morfológicos na reconstrução da filogenia. Existem mais duas falhas nessa abordagem. Primeiro, isto faria inadequado usar a topologia resultante para explicar a evolução do genoma baseado em dados moleculares. Segundo, como a topologia é o produto da análise do conjunto completo de

caracteres baseados em um dado método, tais críticas confundem evidência (séries únicas de transformação) e inferências ou hipóteses (topologia) iluminadoras na sistemática.

O uso de sinapomorfias morfológicas apenas e excluir homoplasias para ‘resolver’ conflito (i.e., método de clique) foi severamente criticado décadas atrás e, dessa forma, excluído desde então da sistemática (Farris, 1983). Entretanto, tais abordagens estão retornando, embora em uma versão modificada, porque todos os caracteres morfológicos são omitidos *a priori* das análises filogenéticas sem quaisquer justificações epistemológicas significativas, simplesmente porque os estados de caráter morfológicos particulares são difíceis de definir sem ambigüidade e, portanto, “adicionam um nível de subjetividade e interpretação a qualquer avaliação da filogenia” (Scotland *et al.*, 2003, p. 541).

É claro que uma topologia construída somente a partir de dados moleculares invoca uma forma de reducionismo topológico, tal que os caracteres morfológicos mapeados não são responsáveis por qualquer parte de reconstrução da filogenia. Conseqüentemente, os resultados de quaisquer análises morfológicas ou combinadas permanecem desconhecidos. Se existisse um poder epistêmico e metafísico superior para dados moleculares, nenhum desacordo seria esperado entres diferentes abordagens para filogenia molecular. Esse não é o caso. Para alguns grupos, como Primatas neotropicais, por exemplo, dez análises diferentes resultaram em dez soluções diferentes, portanto evitando qualquer consistência epistêmico-metafísica da reconstrução filogenética molecular. Nixon & Carpenter (1996) têm previamente notado que análises combinadas podem permitir que sinais secundários emirjam. Em outras palavras, quando análises separadas são simuladas, elas podem mascarar o sinal filogenético que é congruente entre os conjuntos de dados separados evidentes apenas quando os dados são combinados. Os sinais comuns a ambos conjuntos de dados podem gerar relações filogenéticas não expressadas em cada análise separada.

Hipóteses moleculares têm sido usadas para fornecer uma narrativa sobre a evolução morfológica, mas falham em avaliar e confirmar o real potencial da morfologia na reconstrução da filogenia. Esse potencial é apenas completamente avaliado por meio de análises morfológicas e combinadas, como uma confirmação da relação entre evidência e hipótese (cf. Goodman, 1954 [1983]; Sober, 1988). Restringir a morfologia ao seu mero mapeamento sobre cladogramas moleculares omite a coerência mútua da evidência morfológica relevante relativa às hipóteses de relações filogenéticas. Não há qualquer embasamento epistêmico que justifique coerência sendo restrita a dados moleculares. Dados morfológicos devem continuar a ter seu próprio espaço na reconstrução da filogenia.

Um terceiro ponto aqui é que a fortalecimento de termos filogenéticos (e.g., sinapomorfia morfológica) e predicados ligados a esses termos é abalado. Como consequência, os termos tornam-se enganosos depois do mapeamento de caráter. Franz (2005a) citou a explicação de fortalecimento de Goodman (1983[1954]) e forneceu exemplos esplêndidos de predicados filogenéticos morfológicos fortalecidos. Como exemplos, as caracterizações de 38.000 tipos de aranhas pelas fiadeiras e 250.000 tipos de plantas floríferas pelo endosperma resultante de fertilização dupla. Fortalecimento *sensu* Goodman (1983[1954]) refere-se à propagação contínua de termos, predicados e teorias ao longo de certa tradição ou sistema lingüístico (Franz, 2005a). “O fortalecimento de um predicado resulta da projeção real, não meramente daquele predicado apenas mas também de todos predicados coextensivos com ele” (Goodman, 1983 [1954], p. 95). Nesse sentido, uma conjectura inicial de homologia é confrontada com evidência relevante, e até mesmo com a adição de novos dados e análises sucessivas ela pode ainda ser confirmada como uma sinapomorfia.

A perspectiva filosófica de Franz (2005a) é bem-vinda nesse contexto, principalmente por entender o valor do teste por congruência de declarações causais, durante a busca por predicados morfológico-filogenéticos como eventos históricos concretos em uma hierarquia ou classificação. Entretanto, têm havido críticas à proposta de Goodman. Uma é que ele falha em fornecer um motivo porque termos ou predicados fortalecidos deveriam continuar a ser usados (Howson, 2001). Essa crítica adequa-se bem com o grau de confirmação das hipóteses filogenéticas devido ao teste por congruência, com a força e revisão da evidência empírica (i.e., declarações sobre caracteres podem ser certas ou erradas; Rieppel & Kearney, 2007) e o uso de predicados (ou predicados quase-projetáveis [Kitcher, 1993; Rieppel, 2006a]; veja abaixo) na teoria evolutiva.

Quando Franz (2005a, p. 506) fez referência a “termos filogenéticos fortalecidos”, ele referiu a predicados, tais como “fiadeiras” que são usados tradicionalmente na linguagem da sistemática. Análises cladísticas sucessivas e a ampliação da quantidade de evidência conduziram à conclusão que fiadeiras são uma sinapomorfia para aranhas. Dessa forma, é importante manter em mente que, fundamentalmente, o fortalecimento do conceito de sinapomorfia abrange ambos o próprio conceito e os predicados coextensivos ligados a ele, devido ao método de testar por congruência ou parcimônia. Isso implica que sinapomorfias morfológicas são somente descobertas e justificadas por análises morfológicas e combinadas.

Opostamente, o termo ‘sinapomorfia’ tem sido delimitado sem o requerimento de congruência, de modo que ela está sendo usado enganosamente em sistemática, ou passando

por uma mudança epistemológico-conceitual que é injustificada. O ato de mapear os caracteres morfológicos (e.g., aqueles escolhidos pelo investigador) na árvore molecular omite a congruência geral dos dados e não garante que certos predicados morfológicos serão sinapomorfias. Portanto, mapear não avalia iterativamente a projetabilidade de predicados morfológicos conceituais e empíricos na reconstrução da filogenia e na linguagem da sistemática. Um entendimento que a base epistemológico-conceitual de sinapomorfia (e homoplasia) é embasada na construção da matriz de dados somada à congruência de estados de caracteres (Patterson, 1982; Rieppel, 1988, 1992; de Pinna, 1991; Brower & Schawaroch, 1996) demonstra que quando estados de caracteres são mapeados sem sua inclusão em matrizes de dados primárias (e.g., Judd *et al.*, 2002; Sytsma *et al.*, 2002; Zjhra *et al.*, 2004; Kimoto *et al.*, 2006; Lohmann, 2006; Tank & Olmstead, 2008) eles não podem ser chamados sinapomorfias ou homoplasias. A distorção epistemológico-conceitual é encontrada em Tank & Olmstead (2008), por exemplo, que mapearam estados de caracteres morfológicos sobre uma filogenia bayesiana das relações de Castillejinae (Orobanchaceae) e chamaram os caracteres de sinapomorfias. Em resumo – e isso é significativo, embora é apenas parte do problema – o conceito de (morfológica) sinapomorfia está perdendo sua identidade histórica.

O quarto problema é que a ligação entre morfologia, filogenia e classificação é destruída, quando a evidência morfológica não é incluída nas matrizes de dados, porque não há sinapomorfias morfológicas a serem traduzidas em *diagnoses filogenéticas*. Já desde Hennig (1966) tem sido defendido que classificações filogenéticas deveriam ser baseadas na combinação lógica de sinapomorfias com diagnoses (Nixon & Carpenter, 2000; Wheeler, 2004; Williams, 2004; Franz, 2005b; Rieppel, 2006b). Em contraste, filogenias e classificações moleculares são assimétricas nesse aspecto, a menos que seqüências parciais de DNA possam ser traduzidas em diagnoses. Franz (2005a, b) enfatizou que um dos problemas da filogenética molecular é traduzir certos fenômenos evolutivos em classificações tradicionais centralizadas em diagnoses. Para indicar que um grupo é monofilético, biólogos moleculares, ao invés, apelam para os valores de suporte (veja discussão abaixo) e raramente usam seqüências parciais de DNA para diagnoses. Táxons em filogenias moleculares são logicamente sustentados por dados moleculares, mas suas diagnoses continuam a ser uma combinação de características reconhecidas dentro do paradigma lineano tendo significado filogenético desconhecido (e.g., Alford, 2006; Konno *et al.*, 2006). O mapeamento da morfologia nos cladogramas moleculares falha em providenciar uma ligação entre morfologia (evidência), filogenia (congruência e hipótese) e classificação (referência).

Análises morfológicas e combinadas são fundamentais. Características morfológicas podem ser ausentes em uma argumentação filogenética de um grupo somente quando há uma falta de informação ou falta de características morfológicas, o que pode ser o caso quando estudando alguns grupos de bactérias etc. Em tais casos, certos clados teriam apenas sinapomorfias moleculares. Dessa forma, um desafio maior da sistemática molecular é ser hábil a traduzir sinapomorfias moleculares em diagnoses e usá-las pragmaticamente na ciência e na vida diária. Alguns biólogos têm tentado, mas o resultado não tem sido bem sucedido. Por exemplo, Potter *et al.* (2007, p. 36; *itálico adicionado*) tentaram o seguinte: “Rosodae T. Eriksson, Smedmark, e M.S. Kerr, supertribus nova *Supertribus analysibus phylogeneticis ordinum ADN genorum chloroplastorum et nucleorum recognoscitur et valde sustinetur*”. Parece que Wheeler (2004) e Crisci (2006) estão certos ao reclamarem da ênfase desigual em dados, com reconstruções filogenéticas moleculares sendo favorecidas ao custo de classificações *formais, informativas* e taxonomia.

1.5. Análises separadas e combinadas

Por causa de temas epistemológicos, conceituais e classificatórios, a inclusão dos caracteres em uma matriz de dados é um procedimento essencial para avaliar a força ou fraqueza das reconstruções e classificações filogenéticas por meio da ligação entre matriz e cladograma (cf. Jenner, 2003). Dessa forma, a performance de análises morfológicas e simultâneas (veja diferentes visões epistemológicas em Kluge, 1989; Nixon & Carpenter, 1996; Rieppel, 2003a, 2004, 2007; Lecointre & Deleporte, 2005; Fitzhugh, 2006; Kearney & Rieppel, 2006) deveria ser vista como heurísticamente mais robusta do que o mapeamento das características morfológicas sobre os cladogramas moleculares. De fato, vários autores (e.g., Sullivan, 1996; Baker *et al.*, 1998; Carpenter & Wheeler, 1999; Baker & Gatesy, 2002; Edgecombe *et al.*, 2002; Giribet *et al.*, 2002; Meier & Wiegmann, 2002; Schulmeister *et al.*, 2002; Stach & Turbeville, 2002; Lundberg & Bremer, 2003; Wahlberg & Nylin, 2003; Freitas & Brown Jr., 2004; Wahlberg *et al.*, 2005; Crowe *et al.*, 2006; Bybee *et al.*, 2008; Hermesen & Hendricks, 2008) têm demonstrado os efeitos sinérgicos (e.g., níveis ampliados de resolução e suporte de clados) de combinar dados morfológicos e moleculares, e a contribuição dessas análises em estudos de classificação, evolução de caráter e para associar táxons existentes e fósseis. Conseqüentemente, isso contradiz fortemente com a visão que morfologia é menos útil que moléculas na reconstrução da filogenia (contra Scotland *et al.*, 2003).

Alguns pesquisadores (e.g., Springer *et al.*, 2004; Eick, 2005) têm argumentado que estados de caracteres morfológicos são altamente homoplásticos e usaram isso como uma justificativa para não incluí-los em uma matriz de dados. No entanto, é impossível saber se um estado de caráter é homoplástico *a priori* a qualquer análise filogenética, por causa de natureza analítico-probabilística da própria análise (Sober, 1988). Baker *et al.* (1998) examinaram 15 estudos sistemáticos nos quais dados morfológicos e moleculares foram tratados sob análises separadas e combinadas, concluindo que dados morfológicos foram geralmente menos homoplásticos do que dados moleculares (contra Givnish & Sytsma, 1997) e que a inclusão da morfologia teve uma influência substancial no suporte de Bremer nas análises combinadas. Baker & Gatesy (2002) destacaram que até mesmo a morfologia possa exibir maior homoplasia do que moléculas, o que é questionável, não seria ainda justificável desconsiderar o potencial do sinal filogenético morfológico. Conformemente, de Carvalho (1996) apresentou uma única árvore mais parcimoniosa relativa à filogenia de elasmobrânquios na qual a maioria dos nós são sustentados por estados de caracteres homoplásticos. O autor salientou o fato que as homoplasias foram fundamentais para diagnosticar grupos dentro dos elasmobrânquios. Em outras palavras – e isso se aplica a estudos moleculares – homoplasias são informativas considerando relações filogenéticas, e removendo tais caracteres corresponde à mera perda de informação.

Devido à incongruência topológica entre conjuntos de dados morfológicos e moleculares (ou apenas a conjuntos de dados moleculares), alguns biólogos (e.g., Huelsenbeck *et al.*, 1996) argumentaram que combinar ambos recursos de dados pode conduzir a hipóteses desconfiáveis ou inacuradas. No entanto, em sistemática, a busca por acurácia nunca termina, de modo que é valioso falar de idealizações sobre verdade relativa às nossas convenções contextuais (cf. Kitcher, 1993). Além disso, Baker & Gatesy (2002) argüiram que incongruência significativa não é um motivo para não combinar conjuntos de dados incongruentes. De acordo com eles, dados heterogêneos podem produzir filogenias resolvidas e fortemente sustentadas. O exemplo deles ilustra que a análise combinada de conjuntos morfológicos e moleculares hipotéticos sustentam uma árvore resolvida e fortemente sustentada. Adicionalmente, essa árvore combinada é diferente das árvores separadas e de consenso, indicando que árvores separadas e de consenso escondem sinais filogenéticos gerados pelas análises combinadas.

Carpenter & Wheeler (1999) demonstraram a importância de uma análise combinada em uma filogenia de Hymenoptera. A comparação entre topologias morfológicas e moleculares mostrou que a morfologia forneceu resolução em alguns níveis da filogenia onde as moléculas não forneceram, e vice-versa. Quando ambos conjuntos de dados foram combinados, a árvore

de consenso foi totalmente resolvida. Seus resultados mostraram claramente o efeito sinérgico potencial de combinar dados. Eles também demonstraram que a árvore de consenso dos dados combinados foi mais similar à árvore morfológica.

Wahlberg *et al.* (2005) discutiram os efeitos sinérgicos de combinar caracteres morfológicos e moleculares em uma filogenia de borboletas e mariposas. Os autores deram atenção ao fato que suas relações filogenéticas desses organismos foram problemáticas: caracteres morfológicos não fornecem sinal filogenético significativo e filogenias moleculares produzem relações espúrias quando comparadas com a classificações tradicionais, até mesmo para táxons bem sustentados. No entanto, quando dados morfológicos e moleculares são analisados simultaneamente, as relações filogenéticas são congruentes com a classificação tradicional. Seus resultados também demonstram que apesar do número de caracteres morfológicos ter sido consideravelmente menor que os caracteres moleculares a morfologia teve um efeito profundo na análise combinada. Em outras palavras, a robustez do sinal filogenético dos caracteres morfológicos é mais alta do que dos dados moleculares, embora eles não podem resolver totalmente todos os níveis taxonômicos.

Freitas & Brown Jr. (2004) apresentaram uma filogenia de Nymphalidae baseada em estágios de vida (ovos, larvas, pupas e adultos). O conjunto de dados deles foi diferente daqueles previamente publicados, resultando numa filogenia bem resolvida. Eles concluíram que apenas a análise combinada dos estágios de vida forneceram uma boa resolução para a filogenia de Nymphalidae, e evidência de estágios imaturos pode ser fundamental para definir a topologia da análise combinada. Os autores sugeriram que essa perspectiva pode ser aplicada a todos os insetos holometábolos.

Crowe *et al.* (2006) mostraram que em uma filogenia de faisões (Galliformes: Aves) baseada em dados morfológico-comportamentais e moleculares foi filogeneticamente mais sensato analisar todos os dados separados em uma análise combinada. De acordo com eles, embora os caracteres moleculares foram cruciais para resolver todos os níveis da topologia, caracteres morfológicos e comportamentais forneceram informação decisiva e relativamente desambígua na análise cladística (contra Scotland *et al.*, 2003).

Pisani *et al.* (2005) forneceram uma perspectiva importante para o papel da morfologia em filogenética. Eles salientaram que, apesar de filogenias moleculares serem mais congruentes do que filogenias morfológicas e moleculares, a comparação entre árvores morfológicas e moleculares é crucial para descobrir a incongruência que pode ser aparente usando apenas uma tipo de dado. A partir dessa perspectiva, Pisani *et al.* (2005) destacaram que dados morfológicos

devem ter um papel independente na filogenética e que filogenias moleculares não deveriam ser consideradas aprioristicamente mais confiáveis (contra Scotland *et al.*, 2003).

Wortley & Scotland (2006) analisaram 26 filogenias baseadas em conjuntos de dados morfológicos e moleculares sob o critério de otimização por parcimônia, para avaliarem o efeito de combinar dados no suporte ('bootstrap') e na resolução. Seus resultados mostraram que quando morfologia e moléculas foram analisadas por meio de análises separadas, morfologia resultou em baixo suporte e resolução do que as moléculas. No caso de análises combinadas, um efeito positivo foi encontrado sobre a resolução, enquanto no suporte não houve significância. Em uma tentativa de providenciar uma perspectiva para estudos futuros, Wortley & Scotland (2006, p. 682) concluíram: "em geral, é provável que a adição de um conjunto de dados morfológicos a um conjunto molecular existente terá um impacto significativo na resolução, mas não no suporte, enquanto um conjunto de dados moleculares é provável melhorar ambos parâmetros relativos à análise de dados morfológicos apenas".

A perspectiva de Wortley & Scotland (2006) gera um dilema o qual eles não comentaram mas que tem profundas implicações para estudos futuros. De acordo com eles, suporte e resolução são componentes importantes da análise filogenética. Nesse caso, desses dois componentes qual deveria ser selecionado para escolher uma hipótese filogenética e propor, por exemplo, uma classificação? Em outras palavras, nós deveríamos selecionar uma inferência combinada (morfologia mais moléculas) com resolução alta e suporte baixo ou uma inferência molecular com resolução baixa e suporte alto?

Para responder essa questão é fundamental contrastar o contexto da justificação de hipóteses com a abordagem de 'bootstrap' para suporte. Por um lado, o grau de confirmação (e justificação) de uma hipótese filogenética é relacionado à congruência geral de declarações relativas à hipótese. Por outro lado, medidas de 'bootstrap' são dadas a uma seleção aleatória de caracteres, a qual desconsidera a congruência de todos os caracteres na análise. A confirmação da melhor hipótese filogenética é sustentada pela probabilidade lógica (congruência *geral*) de declarações, não pela probabilidade estatística (congruência *aleatória*) (cf. Rieppel, 2003b). Além disso, ontologicamente (i.e., o apelo para uma explicação histórico-causal, tal como ancestralidade comum), tem sido enfatizado que, no contexto da pesquisa histórica, a correlação entre traços (evidências) é a base para discriminar hipóteses causais competidoras (Cleland, 2002). A abordagem de 'bootstrap' omite a correlação geral entre traços (morfológicos e moleculares), como tal ela não tem relação real com a ciência histórica. Defender filogenias moleculares baseadas em valores de bootstrap negligencia a correlação histórica dos traços de

evidência relativos às hipóteses de relação. O suporte de ‘bootstrap’ é uma meio ineficiente de justificação da superioridade e seleção de filogenias moleculares.

Análises filogenéticas sustentam classificações e generalizações sobre relações entre organismos. Na ciência, certas generalizações são preferíveis a outras, porque elas abrangem avanços conceituais ou porque elas ilustram esquemas explicativos melhorados (Kitcher, 1993). A partir dessa visão, análises combinadas (e análises morfológicas!) com resolução baixa ou alta são preferíveis a análises moleculares com valores de ‘bootstrap’ altos, a partir de uma perspectiva epistemológica, ontológica, conceitual e classificatória. Essa perspectiva considera a relação entre evidência, congruência e inferência, a força e história da biologia comparativa, o papel e o significado da evidência, a descobertas de sinapomorfias morfológicas e a construção de esquemas formais e verbais de classificação filogenética.

Wortley & Scotland (2006) concordaram que a morfologia tem um papel pivô em distintas abordagens para a biologia, tais como ciclos de vida, distribuições geográficas, identificação, estado de conservação, evolução, desenvolvimento e delimitação de espécies. Todavia, eles argüíram que o papel preciso da morfologia em um campo particular da biologia – inferência filogenética baseada em computador – é ainda uma tema de debate. O que parece mais intrigante é que, na visão de Wortley & Scotland (2006), filogenética morfológica parece ser divorciada de outras áreas da biologia que são dependentes desta informação. Filogenética e sistemática morfológica têm um papel crucial e fundador em todos os campos da biologia (Rieppel & Kearney, 2007). Ambas morfologia e moléculas contêm informação sobre a biodiversidade. Se o paradigma atual é usar inferências filogenéticas baseadas em computador para explicar as relações da biodiversidade, indubitavelmente ambos tipos de informação devem sustentar essas inferências. Existem abordagens empíricas e teóricas que têm historicamente representado um papel fundamental e decisivo no desenvolvimento científico, bem como na continuidade da filosofia com a ciência empírica, e morfologia é uma delas.

1.6. Morfologia, paleontologia e filogenia

O papel da morfologia na filogenética é frequentemente entendido dentro da paleontologia. Táxons fósseis fornecem informação potencial na reconstrução da filogenia, tais como a incorporação de morfologias extintas, o esclarecimento de relações, a descoberta de clados previamente desconhecidos, insight sobre a evolução e diversificação da flora e fauna ao longo do tempo geológico, e estudos sobre classificação (Smith & Turner, 2005; Bybee *et al.*, 2008;

Hermesen & Hendricks, 2008). De acordo com Hermesen e Hendricks (2008), um desafio maior na era pós-genômica será a integração de seqüências moleculares de organismos existentes com caracteres morfológicos de fósseis e táxons existentes dentro de uma única imagem filogenética. Duas abordagens têm até então sido propostas em uma tentativa de alcançar essa integração (Springer *et al.*, 2001; Bybee *et al.*, 2008; Hermesen & Hendricks, 2008): (1) análises combinadas incluindo morfologia de fósseis e táxons existentes e seqüências moleculares de organismos existentes; e (2) os cladogramas moleculares, nos quais a morfologia é analisada sobre uma base molecular.

Tem sido argumentado que análises separadas deveriam ser simuladas, desde que a maioria dos táxons fósseis faltam seqüências moleculares, caracteres morfológicos podem ser enganosos devido à convergência, e pesagem de caracteres morfológicos e moleculares é um problema nas análises combinadas. No entanto, Hermesen & Hendricks (2008) mostraram a fraqueza dessas críticas e enfatizaram que a abordagem combinada é superior. Eles apresentaram uma filogenia de Chiroptera como um estudo de caso. Primeiro, a topologia obtida foi baseada em dados moleculares (Springer *et al.*, 2001; veja maior discussão em Hermesen & Hendricks, 2008) e tinham levantado a possibilidade que a ecolocalização laringeal (a qual depende de uma arquitetura morfológica complexa) tinha evoluído independentemente duas vezes, ou uma vez mas sido perdida em Pteropodidae. Segundo, análise baseada em dados combinados sugeriu que a ecolocalização evoluiu uma vez, sem perdas secundárias (Hermesen & Hendricks, 2008). Os autores salientaram que mapear morfologia sobre árvores moleculares falha como um método para integrar dados em uma tentativa de inserir táxons fósseis na reconstrução da filogenia, porque ela obscurece qualquer sinal secundário, omite a influência de táxons fósseis na reconstrução da filogenia e estabelece perspectivas contraditórias sobre a confiabilidade de seqüências moleculares e dados morfológicos. Adicionalmente, eles concluíram que obstáculos para simular análises combinadas de táxons fósseis e existentes têm sido sobreestimados, a despeito de avanços morfológicos em como lidar com conjuntos de dados combinados.

Em seu caso de Chiroptera, existem hipóteses competidoras, mas em termos de justificação a inferência proposta por Hermesen & Hendricks (2008) é preferível àquelas propostas por Springer *et al.* (2001). Isso não é baseado em qualquer assertiva que a primeira proposta é de alguma forma mais próxima da verdade do que as últimas. Mais do que isso é uma assertiva – e isso não é trivial – que a explicação de Hermesen & Hendricks (2008) incorpora

e avança abordagens epistemológicas, conceituais e explicativas na investigação filogenética (previamente apontadas) que, pelo contrário, não foram totalmente exploradas por Springer *et al.* (2001), tais como a congruência entre diferentes tipos de evidência, a abordagem lógica ‘distribuição dos dados de caracteres + método de inferência = padrão filogenético’ (Sober, 1988), o papel da evidência morfológica na reconstrução da filogenia, o uso de táxons fósseis, a descoberta e justificação de sinapomorfias morfológicas e o estabelecimento de uma ligação mais forte entre paleontologia e filogenética.

Similarmente, Bybee *et al.* (2008) apresentaram uma filogenia de libélulas baseada em dados morfológicas e moleculares examinando ambos táxons existentes e fósseis em uma análise combinada. Como em outros estudos, a análise combinada gerou uma conclusão não revelada em análises separadas. Bybee *et al.* (2008) também demonstraram que a influência dos fósseis não melhorou o sinal filogenético mas eles foram cruciais para estudar a classificação do grupo e a evolução das características morfológicas relativas ao voo.

Hermesen & Hendricks (2008) registraram que análises combinadas (e mapeamento em cladogramas moleculares) incluindo fósseis têm sido amplamente feitas por zoólogos, enquanto botânicos têm focado nos estudos de seqüências de DNA e filogenias de organismos existentes. Segundo eles, paleobotânica precisa ter uma perspectiva holística para evoluir nosso conhecimento das relações de táxons existentes com nosso conhecimento de morfologia, biologia do desenvolvimento e registro fóssil.

Uma teoria holística de confirmação-explicação na filosofia da ciência corresponde a um conjunto inteiro de crenças e declarações, ao invés de uma evidência particular (Hookway, 2001). Sob essa lógica, robustez e confirmação de relações filogenéticas são holísticas dado ao acúmulo de toda evidência relevante ao longo do tempo, o que chama por uma análise combinada. É claro, levando holismo a uma perspectiva extrema pode ser problemático para a sistemática, porque a coerência de dados dentro de cada análise separada providencia importantes insight e hipóteses independentes de relação. Dessa forma, análises separadas não deveriam ser desconsideradas. Nesse sentido, até mesmo se uma análise combinada fosse escolhida, seria frutífero construir conjuntos distintos de observações, avaliar a coerência de estados de caracteres dentro de cada conjunto e comparar as hipóteses de agrupamento relativas a cada um deles (e.g., Baker *et al.*, 1998; Baker & Gatesy, 2002; Freitas & Brown Jr., 2004; Wahlberg *et al.*, 2005; Pisani *et al.*, 2007; Hermesen & Hendricks, 2008).

1.7. ‘Funderentismo’ e a chamada por correspondência

Até então tem sido estabelecido que congruência e evidência total são ferramentas fundamentais para ambas investigação sistemática e sua justificação. No entanto, Kearney & Rieppel (2006 contra Kluge, 2003; veja também Rieppel, 2003a, 2004, 2007), influenciados pelo entendimento fenomenológico da percepção no qual os empiristas lógicos (e.g., Carnap) foram mergulhados, têm criticado a superioridade da coerência metodológico-operacional de estados de caracteres sobre a correspondência teórico-causal deles. De acordo com eles (Kearney & Rieppel, 2006, p. 374), “a mera coerência de declarações de caráter em si não enraíza tais declarações na estrutura causal do mundo extralingüístico. Coerência (não-contradição) é uma relação lógica e de inferência entre declarações de caráter (proposições); aquelas declarações precisam ser ligadas aos organismos sob investigação em um modo relevante, porque o trabalho que a congruência fará é somente bom tão quanto são os caracteres inseridos dentro da análise. Não há dúvida que coerência de declarações de caráter relativas à hierarquia é uma condição necessária da reconstrução da filogenia, mas ela também não é suficiente”.

Portanto, é claro que a coerência de declarações (i.e., parcimônia) somente não fornece a ligação entre o mundo lingüístico-lógico e o mundo biológico-evolutivo, a menos que ela seja fundamentada em observação, causas e teorias de processos. Isso gera uma substituição significativa da mera coerência de declarações para coerência *teoricamente e causalmente* motivada, pela qual o maior grau de coerência de declarações (ou crenças) na condição de evidência sustenta uma hipótese (ou teoria) relativa a elas (cf. Rieppel, 2007). Conseqüentemente, elementos de ambos coerentismo e fundacionalismo são combinados na reconstrução da filogenia. Essa combinação representa o que Haack (1997, p. 1) chamou ‘funderentismo’, permitindo ambos o suporte mútuo, penetrante entre crenças e a contribuição da experiência à justificação empírica; nem puramente causal nem puramente lógica em conteúdo, mas uma teoria de aspecto-duplo, parcialmente causal e parcialmente avaliativa, e essencialmente gradativa”.

De fato, congruência é uma abordagem lógica, mas congruência de estados de caracteres em uma hierarquia filogenética explica uma regularidade de fenômenos históricos (ou eventos históricos concretos; Cleland, 2002) que chama por uma explicação causal, tal como ancestralidade comum (Rieppel, 1992). Franz (2005a) enfatizou que congruência seria improvável, a menos que ancestralidade comum existisse como uma premissa explicativo-causal. A relação entre congruência e ancestralidade comum adequa-se bem com o princípio auxiliar de Hennig, uma premissa ontológica que presume homologia (explicada por ancestralidade comum) na ausência

de evidência ao contrário. Apesar de Franz (2005a) ter visualizado uma relação epistemológico-ontológica entre congruência e ancestralidade comum, nós veremos que essa relação depende primariamente da teoria da correspondência, que incorpora declarações teóricas e de observação de similaridade (baseadas em diferentes teorias causais) na condição de evidência.

1.8. A teoria da correspondência e linguagem empírica

Um aspecto fundamental da investigação científica tem sido a classificação de fenômenos naturais (Dupré, 2001), e uma teoria compreensiva (e linguagem) é requerida para esse objetivo (Haack, 1997; Humphreys, 2001). Nesse ponto, a justificação teórica e causal das conjecturas de homologia na sistemática filogenética está intrinsecamente associada com a teoria da correspondência (i.e., observação e experiência de fatos ou como o mundo é) que implica uma ligação entre proposições de caráter, linguagem e teorias de processos.

A partir dessa perspectiva, filósofos e biólogos (Boyd, 1999; Wagner, 2001; Keller *et al.*, 2003; Franz, 2005a; Rieppel, 2005, 2006a, b; Brigandt, 2009; vide Capítulo 2) têm defendido uma interpretação epistêmico-naturalística, pela qual homólogos e táxons superiores (e espécies) são conceitualizados como espécies naturais ou ‘agrupamentos de espécies com propriedade homeostática’ (em inglês, ‘homeostatic property cluster kinds’; daqui em diante ‘HPC kinds’). Os ‘HPC kinds’ são caracterizados como famílias de propriedade e entidades naturais, cujas relações podem ‘imperfeitamente’ representar um agrupamento homeostático, dinamicamente estabelecido por causa e explicado por indução à luz da complexidade e contingência da evolução (Boyd, 1999; Rieppel, 2006a). De fato, como sistemas de classificação (e.g., sistemas naturais) são intrinsecamente conectados com o desenvolvimento de teorias científicas, as propriedades e entidades capturadas pela taxonomia e morfologia descritiva e comparativa deveriam ser teoricamente acomodadas como espécies naturais, em conformidade com a tese de ‘HPC kinds’. Em outras palavras, essa acomodação significa a substituição de espécies nominais (classes) por espécies naturais (Rieppel, 2006a, b). Dessa forma, táxons como “espécies naturais são categorias científicas assumidas por nossas teorias como condições epistemológicas; do mesmo modo que eles têm status ontológico, ele é devido aos meios pelos quais estruturas causais no mundo interagem com nossas práticas classificatórias, de uma tal forma a sustentar indução e explicação confiável” (Keller *et al.*, 2003, p. 102). Nesse mesmo sentido, Rieppel (2006b) assumiu que a hierarquia filogenética dos táxons superiores poderia ser conceitualizada como uma hierarquia de eventos históricos concretos de espécies naturais, de modo que grupos

monofiléticos *qua* espécies naturais são teoricamente e conceitualmente definidos por suas propriedades eficazes de relação que são homólogos. A conceitualização de táxons superiores como espécies naturais pode aliviar a tensão conceitual entre classes da taxonomia lingüística lineana e indivíduos da sistemática filogenética henniguiana (veja a uma revisão detalhada em Keller *et al.*, 2003; Rieppel, 2003a, 2006a, b; vide Capítulo 2; e referências lá). Dessa forma, essa conceitualização deveria ser baseada na combinação de diagnoses e sinapomorfias (i.e., homologias filogenéticas) e na substituição de grupos parafiléticos por grupos monofiléticos (Rieppel, 2005, 2006a, b).

1.9. ‘HPC kinds’, homologias e predicados biológicos

A relação entre homólogos e sua caracterização como espécies naturais merece ser mais explorada à luz dos conceitos de homologias táxica e transformativa e sua acomodação como ‘HPC kinds’ em sistemática e evolução (Brigandt, 2009; vide Capítulo 2). Como essa acomodação envolve primariamente definição de caráter (veja discussão abaixo) somada à linguagem por predicados, ela é também substancial para o desenvolvimento de uma perspectiva teórica, conceitual, metodológica e filosófica preocupada com o renascimento da morfologia. Homologias táxicas têm sido tradicionalmente caracterizadas como ‘HPC kinds’ (Keller *et al.*, 2003; Franz, 2005a; Rieppel, 2005, 2006a, b), enquanto homologias transformativas começaram a ser tratadas como tais apenas recentemente (Brigandt, 2009; vide Capítulo 2). Como ‘HPC kinds’ são caracterizados por propriedades causais correlacionadas entendidas como fenômenos de transformação (ou eventos históricos concretos; Cleland, 2002) no mundo (e.g., a acomodação da teoria das espécies naturais na contingência evolutivo-filogenética; Keller *et al.*, 2003; Rieppel, 2006a), existe um espaço para a conceitualização de homologias transformativas como ‘HPC kinds’. Para ter certeza, o casamento entre homologias táxica e transformativa (veja Williams, 2004) representa uma relação homeostática dinâmica (i.e., as propriedades agrupadas podem variar com o tempo) estabelecida pela relação de ‘similaridade’ ou correspondência que constitui um caráter como uma estrutura conceitual e causal independente de outros caracteres (vide Capítulo 2).

Portanto, o conceito de homologia transformativa é fundamental para a acomodação da tese de ‘HPC kinds’ no arcabouço evolutivo-filogenético, porque ele representa uma relação que corresponde ao processo de contingência evolutiva ao longo da narrativa filogenética. A homologia táxica representa a origem e manutenção (i.e., homeostase sob controle genético,

de desenvolvimento e modular, e ultimamente ancestralidade comum; Rieppel, 2005; Brigandt, 2009). Ambas explicações transformativa e táxica correspondem a diferentes aspectos de um mesmo ‘fenômeno de homologia’ (Brigandt, 2009; vide Capítulo 2). De fato, aceitar a contingência evolutiva dos ‘HPC kinds’ é aceitar que as estruturas causais que definem um grupo monofilético podem evoluir, de modo que, ao longo do processo evolutivo, algumas reversões e características novas podem aparecer em seus representantes. Por exemplo, o monofiletismo de Tetrapoda (definido pela presença de quatro membros) e a posição de Serpentes (com alguns representantes que não têm membros) dentro dele implica, respectivamente, relação (homeostase) com modificação (Rieppel, 2006a; Rieppel & Kearney, 2007).

O exemplo Tetrapoda-Serpentes (Rieppel & Kearney, 2007; vide Capítulo 2) ilustra a dificuldade de fazer generalizações em uma classificação filogenética e a conseqüente necessidade de apelar para predicados biológicos quase-projetáveis sobre relações de organismos (Kitcher, 1993; Rieppel, 2006a). Diagnoses filogenéticas ou estados de caracteres, como predicados quase-projetáveis, deveriam ser conceitualizados como ‘HPC kinds’ em uma tentativa de expressar a linguagem da classificação associada com ambas homeostase e modificação evolutivo-filogenéticas. Essa combinação de propriedades classificatórias com evolutivas faz a morfologia um fascinante empreendimento.

1.10. Caracteres, semaforontes e filogenética

A importância do estudo de correspondência e da teoria das espécies naturais para o renascimento da morfologia pode também ser explicada pela conceitualização de um caráter filogenético como um ‘fenômeno de homologia’ (o qual incorpora homologias táxica e transformativa) somado aos conceitos de semaforonte e semaforonte complexo. Assim, é fundamental construir táxons como relações filogenéticas de partes ontogenéticas da vida (Nelson, 1989). Segundo Rieppel (2003a, p. 172; veja também Hennig, 1966), “o semaforonte é um aspecto contínuo de um organismo particular em um ‘pedaço de tempo particular’” e “um ‘semaforonte complexo’ pode ser construído pelo aspecto de fusão de vários aspectos contínuos representando o mesmo organismo em estágios ontogenéticos diferentes. Mas como um complexo semaforonte pode ser construído para um organismo, assim ele pode também ser construído pelo aspecto de fusão para espécies e táxons superiores” (Rieppel, 2003a, p. 172). Como um semaforonte complexo corresponde a vários aspectos contínuos de um organismo particular (o qual não pode explicar uma relação de homologia; Rieppel, 2006a) em estágios

ontogenéticos diferentes, táxons podem também ser filogeneticamente conceitualizados como relações de homologia entre partes (homólogos) de semaforontes complexos de dois ou mais organismos em estágios ontogenéticos correspondentes.

Mas há um hiato entre ontogenia e filogenia que precisa ser preenchido. No sistema de Hennig (1966), a ponte ligando ontogenia e filogenia foi sustentada pelas séries de transformação de caracteres morfológicos (Rieppel, 2006a) que concebe um caráter como um conceito *de relação* de propriedades diferentes mas iguais (i.e., ‘similaridade’ por diferença; Rieppel & Kearney, 2002). Essa indicação de *relata* (Rieppel, 2006a) é vista no conceito de caráter proposto por Platnick (1979), que afirmou que um caráter tem dois estados, de modo que um estado é uma forma modificada do outro, ou ambos são formas modificadas de um terceiro. Todavia, na sistemática filogenética, *relata* deve corresponder a um ‘fenômeno de homologia’ que captura ambas homologias táxica e transformativa em uma hierarquia (cf. Brigandt, 2009; vide Capítulo 2). Portanto, um caráter filogenético deve abranger a comparação de mais do que dois organismos, com conseqüente eliminação de caráter baseado em similaridade *de pares* – Bang *et al.* (2002) apresentaram uma perspectiva similar para eliminar a ambigüidade de proposições táxicas de homologia baseadas em similaridade de pares. Nesse sentido, um caráter filogenético pode ser conceitualizado como um ‘fenômeno de homologia’, baseado na relação de similaridade (correspondência) entre homólogos (estados de caráter) de semaforontes correspondentes (estágios ontogenéticos) de *três ou mais* organismos na hierarquia. Conformemente, as explicações táxica e transformativa exemplificadas por um caráter são dependentes de sua *coextensão* (lógica e causal) com outros caracteres no cladograma.

Hennig (1966, p. 7) estabeleceu uma relação entre caráter e semaforonte: “nós chamaremos aquelas peculiaridades que distinguem um semaforonte (ou um grupo de semaforontes) de outros ‘caracteres’”. Entretanto, o que ele chamou de caráter corresponde ao que eu chamo um homólogo. Semaforontes de dois ou mais organismos são distinguidos por seus homólogos (estados de caráter) não por caracteres. Mas é importante manter em mente que “nenhuma declaração geral pode ser feita por quanto tempo um semaforonte existe como uma entidade constante útil para a sistematização, porque isso depende do índice de sua mudança” (Hennig, 1966, p. 6). Portanto, longo ou curto o tempo que um semaforonte deveria ser pode variar, porque o ciclo de vida poderia ser definido com um único semaforonte ou apenas uma específica parte do ciclo de vida. Como a relação entre caráter, homólogo e semaforontes é sensível ao contexto, ela pode fornecer modos diferentes de ver o mesmo caráter e seus homólogos

durante a diversidade morfológica dos ciclos de vida, e assim ela reforça o uso de caracteres morfológicos na reconstrução filogenética.

Realmente, alguns exemplos na literatura caracterizaram os efeitos de incluir caracteres relativos aos diferentes ciclos de vida na reconstrução da filogenia. Wahlberg *et al.* (2005, p. 1583) destacaram que em Lepidoptera “características morfológicas são freqüentemente unicamente estruturas complexas derivadas que inequivocamente unem categorias taxonômicas superiores, tais como as glândulas osmeteriais das larvas de papilionídeos e a antena tricarínada dos adultos de ninfálídeos, e nós as vemos como um componente intrínseco de um tratamento robusto desse grupo importante”.

Pohl (2002) mostrou que caracteres morfológicos do primeiro estágio de desenvolvimento das larvas forneceram resultados satisfatórios em uma filogenia de Strepsiptera. A análise dele gerou uma topologia em acordo com a topologia baseada em adultos, com algumas discrepâncias.

Bybee *et al.* (2008) apresentaram uma filogenia de libélulas baseada em dados morfológicos e moleculares, na qual o monofiletismo de Isostictidae foi sustentado por uma sinapomorfia morfológica de um estado de caráter larval (premento com muitas setas rapitoriais longas).

Em contraste, quando filogenias moleculares são tratadas como a base para hipóteses de evolução morfológica, o papel dos ciclos de vida na reconstrução da filogenia é omitido. Embora eu tenha uma visão otimista para incluir a diversidade morfológica dos ciclos de vida na reconstrução da filogenia, eu estou ciente que esse tema não é simples. Em vários grupos, os estágios de vida são desconhecidos, gerando uma limitação decisiva durante a construção de matrizes de dados e a reconstrução da filogenia (Bridge *et al.*, 1995; Nielsen, 1998; Collins, 2002; Freitas & Brown Jr., 2004; Wahlberg *et al.*, 2005). Por exemplo, Bridge *et al.* (1995) e Marques & Collins (2004) discutiram definição de caráter e dados ausentes em Medusozoa. Nielsen (1998) salientou as dificuldades de elucidar a filogenia de muitos grupos de animais, devido à falta de uma imagem completa de seus ciclos de vida. Collins (2002) recorreu a uma filogenia molecular para elucidar a história evolutiva dos ciclos de vida em Medusozoa. Os resultados dele foram subseqüentemente confirmados por uma análise cladística de Medusozoa baseada em dados morfológicos (Marques & Collins, 2004). Esses exemplos registram claramente a necessidade e a relevância de estudos preocupados com a diversidade morfológica dos ciclos de vida na reconstrução da filogenia.

1.11. Morfologia e a abordagem sensível ao contexto

Na investigação dos fenômenos tridimensionais – forma, espaço e tempo (Santos e Amorim, 2007) –, a complexidade das causas somada ao comprimento e indeterminação da cadeia causal sepulta as regularidades em um estado de desordem de contingências e eventos históricos concretos (Cleland, 2002). Nesse mesmo sentido, a maiores disjunções entre táxons superiores relativas à descendência com modificação estão além dos limites da pesquisa empírica (Brower, 2002), de tal forma que é necessário que similaridades devido à ancestralidade comum dependam de algum outro critério de comparação (Dupré, 1981), tal como correspondência ou ‘semelhança’ (Rieppel & Kearney, 2002; Rieppel, 2003a). Para ter certeza, similaridade é determinada por critérios heterogêneos na biologia comparativa, pelos quais homólogos e grupos monofiléticos são indutivamente e explicativamente acomodados como evento históricos concretos de espécies naturais. Esses critérios são biologia do desenvolvimento, genética, módulos de desenvolvimento, ontogênese e classicamente relações topológicas e/ou conectividade de estruturas (e.g., Rieppel, 1988, 2005; Wagner, 2001; Eble, 2003; Brigandt, 2007, 2008; Rieppel & Kearney, 2007; vide Capítulo 2; e referências lá).

Nesse contexto, modularidade emerge como uma abordagem importante para o renascimento da morfologia. Vários autores (e.g., Eble, 2005; Rieppel, 2005b; Brigandt, 2007; vide Capítulo 2; e referências lá) têm enfatizado o potencial da modularidade morfológica na biologia comparativa e descritiva, bem como em sistemática e evolução. A identificação de módulos morfológicos é baseada em abordagens descritivas, desenvolvimentais, genéticas, teóricas e conceituais, tais como: (1) relações estruturais (relações topológicas e conectividade); (2) interações desenvolvimentais; (3) configurações de organizações distintas sob padrões de células espaço-temporais, e diferenciação, proliferação e movimento de tecidos mediados geneticamente; (4) e até mesmo aspectos relacionados à reprodução e sobrevivência (Eble, 2003; Rieppel, 2005).

No entanto, processos desenvolvimentais *per se* falham em distinguir sinapomorfia de homoplasia, bem como a ocorrência desses fenômenos em níveis distintos de universalidade de um cladograma (Bang *et al.*, 2002). É somente o teste por congruência (somado ao enraizamento e, conseqüentemente, polarização de caráter) das proposições empírico-causais na condição de evidência que irá decisivamente informar-nos sobre o papel e o significado (i.e., se é sinapomorfia ou homoplasia) de cada estado de caráter na hierarquia filogenética. Dessa forma, modularidade morfológica e biologia do desenvolvimento podem informar à reconstrução da filogenia sobre

o conhecimento de herança e desenvolvimento, enquanto a reconstrução da filogenia pode informar à biologia do desenvolvimento sobre associações ou dissociações hierárquicas de caracteres (Rieppel, 2005).

A abordagem sensível ao contexto da morfologia é também relativa ao conhecimento taxonômico. Wheeler (2004) reclamou que o que representa a morfologia em estudos filogenéticos é, algumas vezes, pouco mais do que umas poucas linhas em uma ampla matriz de dados moleculares. Ele também salientou que a morfologia descritiva e a taxonomia (e.g., floras, faunas, monografias e revisões) são consideradas *passé*. Em uma tentativa de mudar a conjuntura atual, Wheeler (2004) reconheceu que conhecimentos taxonômicos (e.g., revisões e monografias) são uma abordagem essencial para a credibilidade em ambas pesquisa biológica e crise da biodiversidade. Similarmente, Funk (2006) demonstrou a utilidade de explorar a história e literatura extensas de faunas e floras em monografias baseadas em clados e estudos de evolução, biogeografia e diversidade.

Com base na teoria da correspondência, torna-se claro que “avaliações de similaridade são contextuais” (Franz, 2005a, p. 499) e que essa contextualização, por meio de aspectos biológicos heterogêneos, indica que a morfologia tem um papel fundamental nas reconstruções e classificações filogenéticas (contra Scotland *et al.* 2003). Dado que observações e teorias são interdependentes, caracteres morfológicos são potencialmente revisáveis (como hipóteses; Hennig, 1966) (Rieppel & Kearney, 2007) durante a pesquisa empírica e teórica. Além disso, bem como a complexidade ontogenética e a dinâmica da morfologia, níveis mais profundos de investigação de caracteres (e.g., embriologia, controle genético, herança e módulos estruturais e desenvolvimentais) são necessários. Mas tal investigação profunda consumirá uma indeterminada quantidade de tempo (Rieppel, 2004), e matrizes de dados morfológicos levariam uma indeterminada quantidade de tempo para serem totalmente montadas ou jamais teriam conclusão. Todavia, abordagens ‘convencionais’, tais como topologia e conectividade (enraizadas em ontogenia; Rieppel, 2004), embora sujeitas a tipos distintos de críticas (Hawkins, 2000; Kluge, 2003; Scotland *et al.*, 2003), serão permanentemente necessárias em sistemática (vide Capítulo 2).

Motivações para o renascimento da morfologia estão ancoradas em uma variedade de teorias e observações, a partir das quais conjecturas de homologia são determinadas por meio de construção de teoria científica defensível e “*explicação investigativa*” (cf. uma perspectiva similar para espécies taxonômicas em Brigandt, 2003, p. 1308; ênfase no original). A busca por interconexão entre esses critérios heterogêneos de correspondência na construção da matriz

de dados providencia um arcabouço solidificado e atrativo para uma abordagem unificada nas reconstruções e classificações filogenéticas sustentadas por análises morfológicas e combinadas.

1.12. Coerência, correspondência e moléculas

O mudança de fundamentos empírico-teóricos de sistemática morfológica para fundamentos lógico-metodológicos de sistemática molecular tem sido apontada como uma das tendências da sistemática contemporânea (Kearney & Rieppel, 2006; Rieppel, 2007; Rieppel & Kearney, 2007). Como previamente notado, alguns biólogos (e.g., Scotland *et al.*, 2003) têm subestimado o papel da morfologia na reconstrução da filogenia mas permanecem confortados fazendo alinhamentos de sequência molecular.

Em contraste, Aaagesen *et al.* (2005) salientaram que o alinhamento de seqüências, com regiões altamente variáveis como seções não codificadoras de DNA e genes ribossômicos, é extremamente complexo. De fato, não existem bons critérios de correspondência (similaridade) para alinhar seqüências (e.g., não há ontogenia), exceto a funcionalidade do gene (mas também sujeita a problemas; Eisen, 1998), a especificidade dos iniciadores e, muito raramente, a estrutura secundária. Além disso, alinhamentos manuais têm sido criticados, por causa de sua violação do critério de repetição e a ausência de justificação epistemológica de como eles são gerados em uma tentativa de identificar homólogos (Wheeler *et al.*, 2006). Uma abordagem que propõe resolver o problema do alinhamento é POY (Wheeler *et al.*, 2006; e referências lá). Sob POY, a operação lógica (i.e., otimização direta) é o único modo para alinhar seqüências de DNA, de forma que a teoria da coerência (minimização simultânea de custos de cladograma e alinhamento) é fundamentalmente a justificação epistemológica para a avaliação de homologia molecular.

Nesse sentido, Rieppel (2007) criticou o instrumentalismo radical da otimização direta e reivindicou a necessidade de justificação realista na sistemática molecular. Segundo ele (Rieppel, 2007, p. 182), “uma perspectiva realista pode ser mais difícil para argumentar em taxonomia, ou filogenética, mas seria para mim mais ambiciosa, bem como mais atrativa, porque ela procura aumentar a correspondência de teorias científicas com o mundo por meio de suas bases causais. Tal embasamento causal requer ligar filogenética, ou taxonomia, a teorias de função gênica, evolução de caráter, herança, desenvolvimento, ecologia e evolução”.

Eu concordo com Rieppel (2007) que teorias de processos são necessárias na filogenética e na taxonomia. Eu não estou defendendo aqui um modelo molecular ‘evolutivo’, mas parece que satisfazer uma necessidade empírico-causal de correspondência é um dos maiores desafios

da sistemática molecular em comparação com a sistemática morfológica (a qual é diversificada em critérios de correspondência e causas). Adicionalmente, como destacado por Jenner (2004, p. 337; contra Scotland *et al.*, 2003), a sistemática molecular tem sérios problemas de “subjetividade e interpretação” em níveis empírico, causal e metodológico relativos à reconstrução da filogenia, tais como: (1) escolha do gene (Philippe e Forterre, 1999; Philippe *et al.*, 2005); (2) determinação de homologia quando eventos de inserção e deleção ocorrem (Giribet & Wheeler, 1999); (3) escolha se nucleotídeos ou aminoácidos são analisados como genes codificadores de proteínas (Simmons *et al.*, 2002); (4) duplicação gênica (Doyle, 1992; Eisen, 1998); (5) transferência gênica horizontal (Doyle, 1992; Philippe & Forterre, 1999); (6) níveis altos de saturação mutacional (Philippe e Forterre, 1999); (7) definição de parâmetros de análise filogenética para mudanças entre nucleotídeos (índices de custos de transição-transversão e de ‘gaps’ (Wheeler, 1995; Aagesen *et al.*, 2005); (8) escolha do critério de otimização (análises de parcimônia, máxima-verossimilhança e bayesiana) (Brower, 2000; Steel & Penny, 2000); e (9) modelos ‘evolutivos’ não podem ser esperados a refletirem a ‘verdadeira’ filogenia (Brower, 2000; Frost *et al.*, 2001).

A maioria desses problemas está associada com a contingência e indeterminação de processos causais e eles não podem ser resolvidos completamente em níveis empírico e operacional. Portanto, a sistemática molecular vive uma forte tensão entre as teorias da coerência e da correspondência – até mesmo esta não seja geralmente tratada pela sistemática molecular. O ponto de vista que a ‘objetividade’ da avaliação de homologia molecular somada à crença que ancestralidade comum e evolução da morfologia são melhor inferidos por meio de filogenias moleculares (Scotland *et al.*, 2003) tem sido enganosamente superestimado na sistemática contemporânea.

1.13. Conclusões

Coincidente com o surgimento da idade molecular, considerações fundadoras teóricas, metodológicas, filosóficas e conceituais de sistemática filogenética e o papel da morfologia descritiva e comparativa têm sido fortemente negligenciadas na sistemática contemporânea.

O foco de biólogos moleculares e geneticistas reduzido a histórias evolutivo-filogenéticas tem esmagado o papel e o significado central da morfologia e teoria e prática taxonômica de fazerem classificações que reflitam a filogenia. Ironicamente, parece aceitável para alguns sistematistas moleculares e geneticistas não familiares com termos, conceitos, ou caracteres

morfológicos usá-los (ou mapeá-los) em suas topologias evolutivo-moleculares e narrativas, até mesmo embora eles faltem experiência relativa às árduas demandas da taxonomia e teoria e prática morfológica.

Essa transformação drástica na sistemática contemporânea e biologia comparativa está enraizada em aspectos ontológicos, conceituais e tecnológicos, tais como a visão dos dados moleculares como ‘objetiva’, a crença em modelos moleculares ‘evolutivos’, o mapeamento da morfologia sobre topologias moleculares – portanto, uma visão reducionista –, o uso equivocado do conceito de sinapomorfia ou sua mudança epistemológico-conceitual ainda injustificada, a implementação de ferramentas estatísticas e computacionais e um entusiasmo por inovação contínua.

A erosão dos caracteres taxonômicos morfológicos e da reconstrução e classificação filogenéticas morfológicamente informativas, também resultam de fatores políticos, econômicos, sociais e educacionais na idade da sistemática molecular. Isso inclui: (1) a individuação de caráter influenciada por esses fatores (Richards, 2003); (2) um programa de pesquisa molecular estreito que negligencia as variadas dimensões da biologia dos organismos, conseqüentemente fragmentando a sistemática; (3) a falta de entendimento do papel e, portanto, depreciação das coleções das ciências naturais; (4) um desbalanceado sistema de capitalização de recursos direcionado principalmente para biologia molecular e celular; (5) uma demanda desbalanceada (mais sucesso) por artigos de estatística, modelos e filogenias moleculares sobre artigos de (linguagem) taxonomia e morfologia; (6) a diminuição dos trabalhos taxonômicos (floras, faunas, monografias e revisões) que afeta o conhecimento e a conservação da biodiversidade; (7) uma equação insensata de avanço tecnológico com progresso conceitual (veja maiores detalhes em Landrum, 2001; Wheeler, 2004; Crisci, 2006; Funk, 2006; de Carvalho *et al.*, 2008); (8) a enfraquecida significância da história natural nas universidades e ensino médio somada à perda de posições profissionais (Schmidly, 2005); (9) o triunvirato abrangendo ciberestrutura + código de barras de DNA + filogenia molecular; e (10) a primazia de velocidade e automação sobre biologia comparativa e evolução (de Carvalho *et al.*, 2008). Agora é tempo de mudar, para o benefício da qualidade da ciência na biologia comparativa e sistemática.

Embora nós estamos conscientes que o renascimento da morfologia descritiva e comparativa e taxonomia na sistemática não depende apenas da reconstrução da filogenia, Sterelny & Griffiths (1999, p. 379) salientaram que “nada na biologia faz sentido exceto no contexto de seu lugar na filogenia”. Franz (2005a) reivindicou eloqüentemente que a ligação filogenia/classificação deve persistir em qualquer esforço para garantir à ampla comunidade o acesso, pelo teste contínuo, ao

conteúdo de informação da investigação sistemática. A sistemática morfológica é uma ciência multidimensional que abrange e liga uma pletora de disciplinas e teorias. Evolução morfológica é mais do que apenas mapear caracteres sobre topologias moleculares. Ela é embasada em evidência teórica, causal e conceitual sólida associada à coerência lógica e avaliativa em uma tentativa de justificar hipóteses de relação.

Portanto, o papel central e o significado da morfologia ao longo da pesquisa científica deveriam ser defendidos, porque negligenciar o rico e decisivo legado de ambas morfologia e sistemática filogenética é gerar calamidade e pobreza. A partir da adoção da síntese filosófica entre as teorias da coerência e correspondência (i.e., uma teoria ‘funderentista’ de justificação epistêmica), da conceitualização de homólogos e táxons como espécies naturais, da ligação filogenia/classificação, e de uma reforma política, econômica, social e educacional, todas as idades da morfologia (i.e., descritiva, comparativa e filogenética) podem ser revividas por meio da linguagem da sistemática e biologia no vigésimo primeiro centenário.

1.14. Referências

- Aagesen, L., Petersen, G., Seberg, O. 2005. Sequence length variation, indels cost, and congruence in sensitivity analysis. *Cladistics* 21, 15-30.
- Alford, M.H. 2006. Gerrardinaceae: a new family of African flowering plants unresolved among Brassicales, Huerteales, Malvales, and Sapindales. *Taxon* 55, 959-964.
- Ayer, A.J. 2001 [1936]. *Language, Truth and Logic*. Penguin Books, London.
- Baker, R.H., Gatesy, J. 2002. Is morphology still relevant? Em: DeSalle, R., Giribet, G., Wheeler, W. (Eds.), *Molecular Systematics and Evolution: Theory and Practice*. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin, pp. 163-174.
- Baker, R.H., Yu, X., DeSalle, R. 1998. Assessing the relative contribution of molecular and morphological characters in simultaneous analysis trees. *Mol. Phylogenet. Evol.* 9, 427-436.
- Bang, R., Schultz, T.R., DeSalle, R. 2002. Development, homology and systematics. Em: DeSalle, R., Giribet, G., Wheeler, W. (Eds.), *Molecular Systematics and Evolution: Theory and Practice*. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin, pp. 175-186.
- Boyd, R. 1999. Homeostasis, species, and higher taxa. Em: Lange, M. (Ed.), *Philosophy of Science: an Anthology*. Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton, pp. 406-426.
- Bridge, D., Cunningham, C.W., DeSalle, R., Buss, L.W. 1995. Class-level relationships in the

- phylum Cnidaria: molecular and morphological evidence. *Mol. Biol. Evol.* 12, 679-689.
- Brigandt, I. 2003. Species pluralism does not imply species eliminativism. *Philos. Sci.* 70, 1305-1316.
- Brigandt, I. 2007. Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability. *Biol. Philos.* 22, 709-725.
- Brigandt, I. 2009. Natural kinds in evolution and systematics: metaphysical and epistemological considerations. *Acta Biotheor.*, no prelo.
- Brigandt, I., Griffiths, P.E. 2007. The importance of homology for biology and philosophy. *Biol. Philos.* 22, 633-641.
- Brower, A.V.Z. 2000. Homology and the inference of systematic relationships: some historical and philosophical perspectives. Em: Scotland, R., Pennington, R.T. (Eds.), *Homology and Systematics. Coding Characters for Phylogenetic Analysis*. Taylor & Francis, London, pp. 10-21.
- Brower, A.V.Z. 2002. Cladistics, phylogeny, evidence and explanation – a reply to Lee. *Zool. Script.* 31, 221-223.
- Brower, A.V.Z., Schawaroch, V. 1996. Three steps of homology assessment. *Cladistics* 12, 265-272.
- Bybee, S.M., Ogden, T.H., Branham, M.A., Whiting, M.F. 2008. Molecules, morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. *Cladistics*, 24, 477-514.
- Cargile, J. 1996. Evidence and inquiry by Susan Haack. *Phil. Phen. Res.* 56, 621-625.
- Carnap, R. 1950. *Logical Foundations of Probability*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Carnap, R. 1963. Intellectual autobiography. Em: Schilpp, P.A. (Ed.), *The Philosophy of Rudolf Carnap*. Cambridge University Press, London, pp. 3-84.
- Carpenter, J.M., Wheeler, W.C. 1999. Towards simultaneous analysis of morphological and molecular data in Hymenoptera. *Zool. Script.* 28, 252-260.
- Cleland, C.E. 2002. Methodological and epistemic differences between historical science and experimental science. *Philos. Sci.* 69, 474-496.
- Collins, A.G. 2002. Phylogeny of Medusozoa and the evolution of life cycles. *J. Evol. Biol.* 15, 418-432.
- Crisci, J.V. 2006. One-dimensional systematist: perils in a time of steady progress. *Syst. Bot.* 31, 17-221.

- Crowe, T.M., Bowie, R.C.K., Bloomer, P., Mandiwana, T.G., Hedderson, T.A.J., Randi, E., Pereira, S.L., Wakeling, J. 2006. Phylogenetics, biogeography and classification of, and character evolution in, gamebirds (Aves: Galliformes): effects of character exclusion, data partitioning and missing data. *Cladistics* 22, 495-532.
- de Carvalho, M.R. 1996. Higher-level elasmobranch, phylogeny, basal Squalians, and paraphyly. Em: Stiassny, M.L.J., Parenti, L.R., Johnson, G.D. (Eds.), *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, San Diego, pp. 35-62.
- de Carvalho, M.R., Bockmann, F.A., Amorim, D.S., Brandão, C.R.F. 2008. Systematics must embrace comparative biology and evolution, not speed and automation. *Evol. Biol.* 35, 150-157.
- Deleporte, P. 1993. Characters, attributes and tests of evolutionary scenarios. *Cladistics* 9, 427-432.
- de Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7, 367-394.
- Donoghue, M.J., Sanderson, M.J. 1992. The suitability of molecular and morphological evidence in reconstructing plant phylogeny. Em: Soltis, P.S., Soltis, D.E., Doyle, J.J. (Eds.), *Molecular Systematics of Plants*. Chapman & Hall, New York, pp. 340-368.
- Doyle, J.J. 1992. Gene trees and species trees: molecular systematics as one-character taxonomy. *Syst. Bot.* 17, 144-163.
- Dupré, J. 1981. Natural kinds and biological taxa. *Philos. Rev.* 90, 66-90.
- Dupré, J. 2001. Natural kinds. Em: Newton-Smith, W.H. (Ed.), *A Companion to the Philosophy of Science*. Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton, pp. 311-319.
- Eble, G.J. 2005. Morphological modularity and macroevolution: conceptual and empirical aspects. Em: Callebaut, W., Rasskin-Gutman, D. (Eds.), *Modularity: Understanding Development and Evolution of Complex Natural Systems*. The MIT Press, Cambridge, pp. 221-238.
- Edgecombe, G.D., Giribet, G., Wheeler, W.C. 2002. Phylogeny of Henicopidae (Chilopoda: Lithobiomorpha): a combined analysis of morphology and five molecular loci. *Syst. Entomol.* 21, 31-64.
- Eick, G.N., Jacobs, D.S., Matthee, C.A. 2005. A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical biogeography of extant bats (Chiroptera). *Mol. Biol. Evol.* 22, 1869-1886.
- Eisen, J.A. 1998. Phylogenomics: improving functional predictions for uncharacterized genes

- by evolutionary analysis. *Genome. Res.* 8, 163-167.
- Farris, J.A. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Em: Platnick, N.I., Funk, V.A. (Eds.), *Advances in Cladistics*, Vol. 2. Columbia University Press, New York, pp. 7-36.
- Fitzhugh, K. 2006. The 'requirement of total evidence' and its role in phylogenetic systematics. *Biol. Philos.* 21, 309-351.
- Franz, N.M. 2005a. Outline of an explanatory account of cladistic practice. *Biol. Philos.* 20, 489-515.
- Franz, N.M. 2005b. On the lack of good scientific reasons for the growing phylogeny/classification gap. *Cladistics* 21, 495-500.
- Freitas, A.V.L., Brown Jr., K.S. 2004. Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera). *Syst. Biol.* 53, 363-383.
- Frost, D.R., Rodrigues, M.T., Grant, T., Titus, T.A. 2001. Phylogenetics of the lizard genus *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae: Tropidurinae): direct optimization, descriptive efficiency, and sensitivity analysis of congruence between molecular data and morphology. *Mol. Phylogenet. Evol.* 21, 352-371.
- Funk, V.A. 2006. Floras: a model for biodiversity studies or a thing of the past? *Taxon* 55, 581-588 .
- Giribet, G., Edgecombe, G.D., Wheeler, W.C., Babbitt, C. 2002. Phylogeny and systematic position of Opiliones: a combined analysis of Chelicerate relationships using morphological and molecular data. *Cladistics* 18, 5-70.
- Giribet, G., Wheeler, W.C. 1999. On gaps. *Mol. Phylogenet. Evol.* 13, 132-143.
- Givnish, T.J., Sytsma, K.J. 1997. Consistency, characters, and the likelihood of correct phylogenetic hypothesis. *Mol. Phylogenet. Evol.* 7, 320-330.
- Goodman, N. 1983 [1954]. *Fact, Fiction, and Forecast*. Harvard University Press, Cambridge.
- Haack, S. 1997. *Evidence and Inquiry: Towards Reconstruction in Epistemology*. Blackwell Publishers Inc., Oxford.
- Hawkins, J.A. 2000. A survey of primary homology assessment: different botanists perceive and define characters in different ways. Em: Scotland, R., Pennington, R.T. (Eds.), *Homology and Systematics. Coding Characters for Phylogenetic Analysis*. Taylor & Francis, London, pp. 22-53.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Hedges, S.B., Maxson, L.R. 1996. Re: Molecules and morphology in amniote phylogeny. *Mol. Phylogenet. Evol.* 6, 312-319.

- Hermesen, E.J., Hendricks, J.R. 2008. W(h)ither fossils? Studying morphological character evolution in the age of molecular sequences. *Ann. Missouri. Bot. Gard.* 95, 72-100.
- Hillis, D. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 23-42.
- Hillis, D., Wiens, J.J. 2000. Molecules versus morphology in systematics: conflicts, artifacts, and misconceptions. Em: Wiens, J.J. (Ed.), *Phylogenetic Analysis of Morphological Data*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 1-19.
- Hookway, C. 2001. Holism. Em: Newton-Smith, W.H. (Ed.), *A Companion to the Philosophy of Science*. Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton, pp. 162-164.
- Howson, C. 2001. Evidence and confirmation. Em: Newton-Smith, W.H. (Ed.), *A Companion to the Philosophy of Science*. Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton, pp. 108-116.
- Huelsenbeck, J.P., Bull, J.J., Cunningham, C.W. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends Ecol. Evol.* 11, 152-158.
- Humphreys, P. 2001. Causation. Em: Newton-Smith, W.H. (Ed.), *A Companion to the Philosophy of Science*. Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton, pp. 31-40.
- Jenner, R.A. 2003. Unleashing the force of cladistics? Metazoan phylogenetics and hypothesis testing. *Integr. Comp. Biol.* 43, 207-218.
- Jenner, R.A. 2004. Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Syst. Biol.* 53, 333-342.
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F., Donoghue, M.J. 2002. *Plant Systematics. A Phylogenetic Approach*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Kearney, M., Rieppel, O. 2006. Rejecting the “given” in systematics. *Cladistics* 22, 369-377.
- Keller, R.A., Boyd, R.N., Wheeler, Q.D. 2003. The illogical basis of phylogenetic nomenclature. *Bot. Rev.* 69, 93-110.
- Kimoto, Y., Utami, N., Tobe, H. 2006. Embryology of *Eusideroxylon* (Cryptocaryae, Lauraceae) and character evolution in the family. *Bot. J. Linn. Soc.* 150, 187-201.
- Kitcher, P. 1993. *The Advancement of Science. Science without Legend, Objectivity without Illusions*. Oxford University Press, New York and Oxford.
- Kluge, A.G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Bovidae, Serpentes). *Syst. Zool.* 38, 7-25.
- Kluge, A.G. 2003. The repugnant and the mature in phylogenetic inference: atemporal similarity and historical identity. *Cladistics* 19, 356-368.
- Konno, T.U.P., Rapini, A., Goyder, D.J., Chase, M.W. 2006. The new genus *Minaria*

- (Asclepiadoideae, Apocynaceae). *Taxon* 55, 421-430.
- Ladyman, J. 2005. *Understanding Philosophy of Science*. Routledge, Taylor & Francis Group, London and New York.
- Landrum, L.R. 2001. What has happened to descriptive systematics? What would make it thrive? *Syst. Bot.* 26, 438-442.
- Lecointre, G., Deleporte, P. 2005. Total evidence requires exclusion of phylogenetically misleading data. *Zool. Script.* 34, 221-223.
- Lipton, P. 2004. *Inference to the Best Explanation*. Routledge, Taylor & Francis Group, London and New York.
- Lohmann, L.G. 2006. Untangling the phylogeny of Neotropical lianas (Bignoniaceae, Bignoniaceae). *Am. J. Bot.* 93, 304-318.
- Lundberg, J., Bremer, K. 2003. A phylogenetic study of the order Asterales using one morphological and three molecular data sets. *Int. J. Plant. Sci.* 164, 553-578.
- Marques, A.C., Collins, A.G. 2004. Cladistics analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invert. Biol.* 123, 23-42.
- Meier, R., Wiegmann, B.M. 2002. A phylogenetic analysis of Coelopidae (Diptera) based on morphological and DNA sequence data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 25, 393-407.
- Nelson, G. 1989. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics* 5, 275-289.
- Nielsen, C. 1998. Origin and evolution of animal life cycles. *Biol. Rev.* 73, 125-155.
- Nixon, K.C., Carpenter, J.M. 1996. On simultaneous analysis. *Cladistics* 12, 221-241.
- Nixon, K.C., Carpenter, J.M. 2000. On the other "Phylogenetic Systematics." *Cladistics* 16, 298-318.
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. Em: Joysey, K.A., Friday, A.E. (Eds.), *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. Academic Press, London, pp. 21-74.
- Patterson, C., Williams, D.M., Humphries, C.J. 1993. Congruence between molecular and morphological phylogenies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24, 153-188.
- Philippe, H., Delsuc, F., Brinkmann, H., Lartillot, N. 2005. Phylogenomics. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36, 541-562.
- Philippe, H., Forterre, P. 1999. The rooting of the universal tree of life is not reliable. *Mol. Evol.* 49, 509-523.
- Pisani, D., Benton, M.J., Wilkinson, M. 2007. Congruence of morphological and molecular phylogenies. *Acta. Biotheor.* 55, 269-281.
- Platnick, N.I. 1978. Gaps and prediction in classification. *Syst. Zool.* 27, 472-474.

- Platnick, N.I. 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. *Syst. Zool.* 28, 537-546.
- Pohl, H. 2002. Phylogeny of the Strepsiptera based on morphological data of the first instar larvae. *Zool. Script.* 31, 123-134.
- Potter, D., Eriksson, T., Evans, R.C., Oh, S., Smedmark, J.E.E., Morgan, D.R., Kerr, M., Robertson, K.R., Arsenault, M., Dickinson, T.A., Campbell, C.S. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. *Pl. Syst. Evol.* 266, 5-43.
- Ray, C. 2001. Logical positivism. Em: Newton-Smith, W.H. (Ed.), *A Companion to the Philosophy of Science*. Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton, pp. 243-251.
- Richards, R. 2003. Character individuation in phylogenetic inference. *Philos. Sci.* 70, 264-279.
- Rieppel, O.C. 1988. *Fundamentals of Comparative Biology*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Rieppel, O. 1992. Homology and logical fallacy. *J. Evol. Biol.* 5, 701-715.
- Rieppel, O. 2003a. Semaphoronts, cladograms and the roots of total evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 80, 167-186.
- Rieppel, O. 2003b. Popper and systematics. *Syst. Biol.* 52, 259-271.
- Rieppel, O. 2004. The language of systematics, and the philosophy of 'total evidence.' *Syst. Biod.* 2, 9-19.
- Rieppel, O. 2005. Modules, kinds, and homology. *J. Exp. Zool. (Mol Dev Evo)* 304B, 18-27.
- Rieppel, O. 2006a. On concept formation in systematics. *Cladistics* 22, 474-492.
- Rieppel, O. 2006b. The PhyloCode: a critical discussion of its theoretical foundation. *Cladistics* 22, 186-197.
- Rieppel, O. 2007. The nature of parsimony and instrumentalism in systematics. *J. Zool. Evol. Res.* 45, 177-183.
- Rieppel, O. Kearney, M., 2002. Similarity. *Biol. J. Linn. Soc.* 75, 59-82.
- Rieppel, O. Kearney, M., 2007. The poverty of taxonomic characters. *Biol. Philos.* 22, 95-113.
- Salmon, W.C. 2001. Logical empiricism. Em: Newton-Smith, W.H. (Ed.), *A Companion to the Philosophy of Science*. Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton, pp. 233-242.
- Santos, C.M.D., Amorim, D.S. 2007. Why biogeographical hypotheses need a well supported phylogenetic framework: a conceptual evaluation. *Pap. Avuls Zool.* 47: 63-73.
- Schmidly, D.J. 2005. What it means to be a naturalist and the future of natural history at American universities. *J. Mammal.* 86, 449-456.
- Schulmeister, S., Wheeler, W.C., Carpenter, J.M. 2002. Simultaneous analysis of the basal lineages of Hymenoptera (Insecta) using sensitivity analysis. *Cladistics* 18, 455-484.
- Scotland, R.W., Olmstead, R.G., Bennett, J.R. 2003. Phylogeny reconstruction: the role of

- morphology. *Syst. Biol.* 52, 539-548.
- Simmons, M.P., Ochoterena, H., Freudenstein, J.V. 2002. Conflict between amino acid and nucleotide characters. *Cladistics* 18, 200-206.
- Smith, N.D., Turner, A.H. 2005. Morphology's role in phylogeny reconstruction: perspectives from paleontology. *Syst. Biol.* 54, 166-173.
- Sober, E. 1988. *Reconstructing the Past. Parsimony, Evolution, and Inference.* The MIT Press, Cambridge.
- Springer, M.S., Stanhope, M.J., Madsen, O., de Jong, W.W. 2004. Molecules consolidate the placental mammal tree. *Trends Ecol. Evol.* 19, 430-438.
- Springer, M.S., Teeling, E.C., Madsen, O., Stanhope, M.J., de Jong, W.W. 2001. Integrated fossils and molecular data reconstruct bat echolocation. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 98, 6241-6246.
- Stach, T., Turbeville, J.M. 2002. Phylogeny of Tunicata inferred from molecular and morphological characters. *Mol. Phylogenet. Evol.* 25, 408-428.
- Steel, M., Penny, D. 2000. Parsimony, likelihood, and the role of models in molecular phylogenetics. *Mol. Biol. Evol.* 17, 839-850.
- Sterelny, K., Griffiths, P.E. 1999. *Sex and Death: An Introduction to Philosophy of Biology.* The University of Chicago Press, Chicago.
- Sullivan, J. 1996. Combining data with different distributions of among-site rate variation. *Syst. Biol.* 45, 375-380.
- Sytsma, K.J. 1990. DNA and morphology: inference of plant phylogeny. *Trends Eco. Evol.* 5, 104-110.
- Sytsma, K.J., Morawetz, J., Pires, C.J., Nepokroeff, M., Conti, E., Zjhra, M., Hall, J.C., Chase, M.W. 2002. Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcL*, *trnL-F*, and *ndhF* sequences. *Am. J. Bot.* 89, 1531-1546.
- Tank, D.C., Olmstead, R.G. 2008. From annuals to perennials: phylogeny of subtribe Castillejinae (Orobanchaceae). *Am. J. Bot.* 95, 608-625.
- Wagner, G.P. 2001. Characters, units, and natural kinds: an introduction. In: Wagner, G.P. (Ed.), *The Character Concept in Evolutionary Biology.* Academic Press, San Diego, pp. 1-10.
- Wahlberg, N., Nylin, S. 2003. Morphology versus molecules: resolution of the positions of *Nymphalis*, *Polygonia*, and related genera (Lepidoptera: Nymphalidae). *Cladistics* 19, 213-223.

- Wahlberg, N., Braby, M.F., Brower, A.V.Z., de Jong, R., Lee, M., Nylin, S., Pierce, N.E., Sperling, F.A.H., Vila, R., Warren, A.D., Zakharov, E. 2005. Synergetic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. *Proc. R. Soc.* 272B, 1577-1586.
- Walker, R.C.S. 2005. Theories of truth. Em: Hale, B., Wright, C. (Eds.), *A Companion to the Philosophy of Language*. Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton, pp. 309-330.
- Wheeler, Q.D. 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 359B, 571-583.
- Wheeler, W.C. 1995. Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. *Syst. Biol.* 44, 321-331.
- Wheeler, W., Aagesen, L., Arango, C.P., Faivovich, J., Grant, T., D'Haese, C., Janies, D., Smith, W.L., Varón, A., Giribet, G. 2006. *Dynamic Homology and Phylogenetic Systematics. A Unified Approach Using POY*. American Museum of Natural History. New York.
- Wiens, J.J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction: a reply to Scotland et al. (2003). *Syst. Biol.* 53, 653-661.
- Williams, D.M. 2004. Homologues and homology, phenetics and cladistics: 150 years of progress. Em: Williams, D.M., Forey, P.L. (Eds.), *Milestones in Systematics*. CRC Press, Boca Raton, pp. 191-224.
- Wortley, A.H., Scotland, R.W. 2006. The effect of combining molecular and morphological data in published phylogenetic analyses. *Syst. Biol.* 55, 677-685.
- Zjhra, M.L., Sytsma, K.J., Olmstead, R.G. 2004. Delimitation of Malagasy tribe Coleeae and implications for fruit evolution in Bignoniaceae inferred from a chloroplast DNA phylogeny. *Pl. Syst. Evol.* 245, 55-67.

Capítulo 2

Homologia: agrupamento de espécies com propriedade homeostática em sistemática e evolução*

Resumo

Táxons e homólogos, em nossa visão, podem ser construídos como ambos espécies e indivíduos. No entanto, a conceitualização de táxons como espécies naturais, no sentido de agrupamento de espécies com propriedade homeostática, tem sido criticada por alguns sistematas, porque parece que até mesmo tais espécies não podem evoluir devido ao estado homeostático delas. Nós respondemos ao argüirmos que o tratamento de homologias táxica e transformativa, respectivamente, como aspectos dinâmico e estático do mesmo agrupamento de ‘espécies com propriedade homeostática’ representa uma perspectiva boa para sustentar a conceitualização de táxons como ‘espécies naturais’. O foco em um fenômeno de homologia baseado em processos causais (e.g., conectividade, função-atividade, genética, herança e modularidade) e implicando relação com modificação permite uma noção de espécies naturais em conformidade com o arcabouço evolutivo-filogenético. Todavia, agrupamentos de espécies com propriedade homeostática na prática taxonômica e evolutiva devem ser enraizados na primazia da classificação epistemológica (homologias como propriedades observáveis) sobre a generalização metafísica (séries de transformação e ancestralidade comum como processos não-observáveis). A perspectiva de individuar caracteres exclusivamente por independência histórico-transformativa, ao invés de sua independência desenvolvimental, estrutural e funcional, falha em permitir uma interação prática suficiente entre teoria e observação. Perspectivas puramente ontológicas e ostensionais em evolução e filogenia (e.g., um conceito ideográfico de caráter e o individualismo de clados do PhyloCode) podem ser pragmaticamente contestadas no caso de temas urgentes na pesquisa, conservação e sistemática da biodiversidade.

Abstract

Taxa and homologues can in our view be construed both as kinds and as individuals. However, the conceptualization of taxa as natural kinds in the sense of homeostatic property cluster kinds has been criticized by some systematists, as it seems that even such kinds cannot evolve due to their being homeostatic. We reply by arguing that the treatment of transformational and taxic homologies, respectively, as dynamic and static aspects of the same homeostatic property cluster

* Evolutionary Biology, no prelo. Colaboração: Ingo Brigandt, Departamento de Filosofia, Universidade de Alberta, Canadá

kind represents a good perspective for supporting the conceptualization of taxa as kinds. The focus on a phenomenon of homology based on causal processes (e.g., connectivity, activity-function, genetics, inheritance, and modularity) and implying relationship with modification yields a notion of natural kinds conforming to the phylogenetic-evolutionary framework. Nevertheless, homeostatic property cluster kinds in taxonomic and evolutionary practice must be rooted in the primacy of epistemological classification (homology as observational properties) over metaphysical generalization (series of transformation and common ancestry as unobservational processes). The perspective of individuating characters exclusively by historical-transformational independence instead of their developmental, structural, and functional independence fails to yield a sufficient practical interplay between theory and observation. Purely ontological and ostensional perspectives in evolution and phylogeny (e.g., an ideographic character concept and PhyloCode's 'individualism' of clades) may be pragmatically contested in the case of urgent issues in biodiversity research, conservation, and systematics.

2.1. Introdução

Táxons (daqui em diante, grupos monofiléticos) têm sido construídos como *classes* (as quais têm membros e não são entidades espaço-temporalmente contínuas e coesivas fixadas à contingência evolutiva), ou alternativamente como *indivíduos* (os quais são todos tendo partes e svidão entidades espaço-temporalmente contínuas e coesivas fixadas à contingência evolutiva; Rieppel, 2006). Essa aparente dicotomia filosófica entre classes e indivíduos tem gerado abordagens e debates renovados na sistemática contemporânea – teórica, metodológica e filosoficamente – tais como a elaboração de um conceito ideográfico de caráter (Grant & Kluge, 2004) e o confronto entre nomenclatura filogenética e taxonomia lineana (Keller *et al.*, 2003; Nixon *et al.*, 2003; Pleijel & Härlin, 2004; Wheeler, 2004; Rieppel, 2006; Cantino & de Queiroz, 2007; e referências lá).

No entanto, essa dicotomia é considerada amplamente irrelevante para a sistemática contemporânea por aqueles argüindo que táxons podem ser conceitualizados como *agrupamentos de espécies com propriedade homeostática* (em inglês 'homeostatic property cluster kinds', e daqui em diante 'HPC kinds') (Keller *et al.*, 2003; Franz, 2005; Rieppel, 2005a, b, 2006, 2007a; vide Capítulo 1). Originalmente introduzida por Richard Boyd (1991, 1999), a construção de 'HPC kinds' esforça-se em reconciliar o fato que 'espécies' nas ciências biológicas e sociais são tipicamente heterogêneas e não podem ser definidas por condições necessárias e suficientes

(essências, que definem classes), com a observação que tais categorias não são formadas de uma maneira arbitrária e permitem, epistemicamente, generalizações e explicações científicas (Wilson *et al.*, 2009). A abordagem sugere que uma ‘espécie’ é ontologicamente caracterizada por um *agrupamento de propriedades*, i.e., um conjunto maior de propriedades que exibem um grau de correlação relevante, onde cada membro da espécie possui várias (embora nem todas) essas propriedades, e nenhuma única propriedade deve ser necessariamente dividida por todos os membros da espécie. Tal espécie é uma ‘espécie natural’ (ao invés de uma coleção arbitrária de objetos), caso o agrupamento de várias propriedades seja devido a processos de base causal, assim chamados *processos homeostáticos*.

No contexto da sistemática filogenética, o agrupamento de propriedades caracterizando um táxon consiste de homologias táxicas ou sinapomorfias (Keller *et al.*, 2003; Franz, 2005; Rieppel, 2006). Descendência comum (envolvendo reprodução ao longo de gerações) é aqui o ‘processo homeostático’ que explica o agrupamento desses estados de caracteres e o fato que classificações filogenéticas têm um conteúdo de informação rico, e.g., “as caracterizações de 38.000 tipos de aranhas pelas suas fiadeiras (glândulas produtoras de teia) ou 250.000 tipos de plantas floríferas pelo seu endosperma (resultante de fertilização dupla)” (Franz, 2005, p. 497). Dessa forma, agrupamentos de espécies com propriedade homeostática são “categorias científicas assumidas por nossas teorias como condições epistemológicas; do mesmo modo que eles têm status ontológico, ele é devido aos meios pelos quais estruturas causais no mundo interagem com nossas práticas classificatórias, de uma tal forma a sustentar indução e explicação confiável” (Keller *et al.*, 2003, p. 102). Essa tese é assumida a permitir espécies naturais a serem historicamente delimitadas, por causa da referência à ancestralidade comum no caso de táxons (Keller *et al.*, 2003; Rieppel, 2007a, b).

Uns poucos têm sugerido que não há incompatibilidade entre um táxon ser construído ambos como uma espécie e como um indivíduo (Dupré, 1999; LaPorte, 2004; Brigandt, 2009), porque ambas construções são sensíveis ao contexto. Entretanto, a conceitualização de táxons como espécies naturais, até mesmo no sentido de agrupamentos de espécies com propriedade homeostática, tem sido criticada por alguns sistematas (e.g., Kluge, 2003; Grant & Kluge, 2004), porque parece que até mesmo tais espécies não podem evoluir devido ao estado delas baseado em processos homeostáticos. No entanto, nós respondemos ao argüirmos que o tratamento de homologias transformativa e táxica, respectivamente, como aspectos dinâmico e estático do mesmo agrupamento de espécies com propriedade homeostática oferece uma boa perspectiva para sustentar a conceitualização de táxons como espécies naturais. O foco em

um fenômeno de homologia (i.e., a relação de correspondência entre partes de dois ou mais organismos) baseada em processos causais (e.g., topologia, conectividade, atividade-função, ontogenia, genética, herança e modularidade em desenvolvimento e evolução) e implicando relação com modificação permite uma noção de espécies naturais em conformidade com o arcabouço evolutivo-filogenético.

Enquanto assumindo que ontologicamente falando uma abordagem de indivíduos e uma de espécies são consistentes, nós focamos em articular como construir táxons e, em particular, homólogos como ‘HPC kinds’, porque alguns ainda argumentam que é impossível, e – mais importante – porque nós exploramos novas perspectivas, demonstrando como a abordagem ‘HPC’ motiva-as e as dirige com sucesso. Este artigo recomenda a noção de ‘HPC kinds’ por causa de sua qualidade heurística e teórica conectando homologias táxica e transformativa, combinando objetivos empírico-pragmáticos e teórico-explicativos em taxonomia e biologia evolutiva, e fazendo explicações de homologia relevantes para uma pletera de temas. Esta abrange evolvibilidade, adaptação, diversificação, pesquisa de estrutura desenvolvimental e funcional dos organismos, a ligação filogenia-taxonomia, políticas de biodiversidade e conservação, bem como a continuidade da filosofia com a ciência empírica. Nós não mantemos que a perspectiva de indivíduos é errada, mas a desafiamos no argumento que ela não tem motivado previamente os temas indispensáveis em sistemática e evolução que nós exploramos nestas páginas.

2.2. De propriedades de classificação a eventos de generalização

Alguns sistematas metafisicamente realistas influenciados pela concepção puramente ontológica de espécies taxonômicas e grupos monofiléticos como indivíduos tais como Grant & Kluge (2004, p. 25) têm criticado a construção de estados de caracteres como propriedades: “estados de caracteres têm geralmente sido conceitualizados como propriedades (atributos, características), as quais logicamente negam sua habilidade a se transformarem ou evoluírem, desde que propriedades são conceitos de classes, como tal, imutáveis”. Ao invés, eles propõem um conceito ideográfico de caráter: “como séries de transformações, caracteres são indivíduos históricos parecidos com espécies e clados” (Grant & Kluge, 2004, p. 23). Conformemente, estados de caracteres são: “*os indivíduos históricos mínimos que resultam de eventos de transformação herdáveis*” (Grant & Kluge, 2004; ênfase no original). E “devido à unidade básica ou fundamental na inferência filogenética ser o evento de transformação, as partes dos

organismos relevantes são aquelas que têm sofrido eventos independentes de transformação herdável. O que importa na individuação de estados de caracteres (e séries mais inclusivas de transformação), portanto, não é a independência estrutural, desenvolvimental ou funcional de uma parte, mas sua independência histórico-transformativa” (Grant & Kluge, 2004, p. 26; contra Rieppel & Kearney, 2002). Dessa forma, um conceito de caráter ontológico estrito é proposto, que representa a primazia da generalização (e.g., uma teoria explicativa de processos históricos singulares) sobre a classificação (e.g., padrões contextuais de relações entre membros por propriedades) na sistemática filogenética (cf. Rieppel, 2004). Correspondentemente, Grant & Kluge (2004, p. 25) rejeitam a possibilidade de construir espécies taxonômicas como espécies naturais, até mesmo como agrupamentos de espécies com propriedade homeostática, reivindicando que “ao serem homeostáticas, tais espécies não podem evoluir”.

Entretanto, quando assumindo que um caráter como uma relação de ‘semelhança’ captura a noção de homologias transformativa (e.g., os homólogos A e A’) e táxica (e.g., o homólogo A’), o princípio de Kluge (2003) e Grant & Kluge (2004) sobre a natureza não evolutivo-filogenética dos ‘HPC kinds’ falha em atingir seu alvo, porque uma hipótese de homologia transformativa e táxica – como nós veremos abaixo – é crucial para fazer a idéia que homologias e táxons são “HPC kinds” em conformidade com o arcabouço evolutivo. Um ponto importante é que os fundamentos de homologias transformativa e táxica na teoria e prática filogenética não são estritamente ontológicos como um conceito ideográfico de caráter é. Eles são também epistemológicos e, como tal, exemplificam uma relação de classificação (ou conhecimento de fatos observáveis) à generalização (ou teorias explicativas de fenômenos não-observáveis). De fato, conjecturas de homologias transformativa e táxica são primeiramente estabelecidas pela delineação empírico-contextual de caracteres (i.e., por similaridade ou correspondência) com sua subsequente polarização (i.e., definição de estados de caráter plesiomórficos e apomórficos relativamente correspondentes dentro da hierarquia filogenética; Bryant, 2001) pelo enraizamento do cladograma (veja Grant *et al.*, 2006, como um exemplo dessas abordagens empíricas e lógicas). E apenas depois da construção da hierarquia a explicação evolutiva é feita. É nesse sentido que a conceitualização de táxons como ‘HPC kinds’ e sua acomodação a propriedades e eventos evolutivos (contra Grant & Kluge, 2004) deve ser detalhadamente investigada por meio do tratamento de homologias transformativa e táxica como aspectos dinâmico e estático de uma homologia e, portanto, como diferentes aspectos da mesma ‘HPC kind’, a qual, portanto, permite relação e modificação.

2.3. Homologias transformativa e táxica, modificação e homeostase

Resulta ser errôneo assumir (como Kluge, 2003; Grant & Kluge, 2004 assumem) que uma entidade cuja identidade é baseada em processos homeostáticos – no mínimo como essa noção é usada na construção de ‘HPC kinds’ – é essencialmente imutável na maioria de suas características. Rieppel (2005a, p. 482) discute o significado de homeostase como “a manutenção de um ambiente interno dinamicamente estável em um sistema aberto”. Nesse sentido, um organismo individual é um sistema dinamicamente estável que mantém muitas propriedades durante seu tempo de vida, a despeito de sofrer desenvolvimento ontogenético como mudança em suas propriedades (e.g., suas séries de semaforontes; veja Hennig, 1966). Existem processos ‘homeostáticos’ que explicam porque o indivíduo mantém sua identidade ao longo do tempo e pode mudar como uma entidade integrada, incluindo a própria manutenção como uma variedade de processos celulares, fisiológicos e comportamentais (Wagner & Laubichler, 2001), plasticidade fenotípica e controles desenvolvimentais (Rieppel, 2005a, b).

A mesma idéia aplica-se à espécie taxonômica construída como uma ‘HPC kind’ (Wilson *et al.*, 2009). Co-específicos dividem muitas características em certas combinações – o agrupamento das propriedades caracterizando uma ‘HPC kind’. Essa correlação e distribuição de propriedades é explicada por processos que descrevem a coesão da espécie, como delineada por diferentes conceitos de espécie. Um desses processos é o fluxo gênico. Fluxo gênico de co-específicos não é de forma alguma incompatível com mudança evolutiva; de fato, ele explica porque uma espécie muda *como uma unidade coerente*, porque deveria ela mudar devido à seleção natural e suas influências, desde que mudanças em algumas populações são transmitidas via fluxo gênico para a totalidade da espécie. Dessa forma, os processos assim chamados ‘homeostáticos’ explicam porque os membros de uma ‘HPC kind’ existindo no mesmo espaço-tempo exibem similaridades, e porque mudanças tipicamente afetam todos os membros da espécie, de modo que a espécie muda como uma unidade. Fluxo gênico e a habilidade de reproduzir são propriedades de relação mais do que propriedades intrínsecas, mas a abordagem ‘HPC’ permite tais propriedades e as considera como importantes para a identidade das espécies biológicas, incluindo a propriedade de relação de descendência comum.

Isso direciona-nos para a habilidade de caracteres evoluírem, como enfatizado por Grant & Kluge (2004). Um tema importante para construir caracteres como ‘HPC kinds’ consistente com um arcabouço evolutivo é a relação entre ontogenia, herança e filogenia, onde os conceitos de homólogo e homologia bem como semaforonte e ‘semaforonte complexo’ são fundamentais.

Um homólogo é “uma parte de um organismo” e homologia é “uma relação filogenética entre partes, ou homólogos de organismos diferentes” (Nelson, 1994, p. 104). Segundo Hennig (1966, p.65), “o semaforonte corresponde ao indivíduo em um certo tempo de sua vida, teoricamente infinitamente pequeno, durante o qual ele pode ser considerado imutável”, enquanto “um ‘semaforonte complexo’ pode ser construído pelo aspecto de fusão de vários aspectos contínuos representando o mesmo organismo em estágios ontogenéticos diferentes” (Rieppel, 2003, p. 172). Como um organismo é contextualmente composto de partes (homólogos), cada parte, ao longo de seus estágios ontogenéticos, é caracterizada por um semaforonte complexo. Controles desenvolvimentais e genéticos agem na construção do ‘semaforonte complexo’ como uma entidade dinâmica integrada por processos homeostáticos, de modo que cada um de seus semaforontes correspondem a um estágio ‘imutável’ em um certo tempo da vida do organismo. “Mas como um ‘semaforonte complexo’ [i.e., uma unidade ontogenética] pode ser construído para um único organismo, assim ele pode ser construído pelo aspecto de fusão para espécies e táxons superiores” (Rieppel, 2003, p. 172). Como tal, táxons podem ser conceitualizados como “relações filogenéticas [...] de partes ontogenéticas da vida” (Nelson, 1989, p. 279), de forma que essas partes são homólogos (A ou A’) de um caráter em diferentes organismos, e esses homólogos, na hierarquia evolutivo-filogenética, capturam relações de homologias transformativa e táxica.

A perspectiva *transformativa* sobre homologia, i.e., a relação entre estados diferentes de um caráter encontrada em dois ou mais organismos, é preocupada com mudança (e.g., $A \rightarrow A'$) e não necessita implicar agrupamento (Patterson, 1982; Rieppel, 1988). A perspectiva *táxica*, i.e., a relação entre estados de caráter apomórficos idênticos divididos por dois ou mais organismos, é preocupada com ancestralidade comum e agrupamento (e.g., A'), sendo operacionalmente estabelecida pela congruência geral de caracteres na hierarquia (Patterson, 1982) (i.e., uma noção teórica de conjunto não respectiva a fenômenos causais, a menos que ela seja qualificada por propriedades causais e contextuais eficazes, Rieppel, 2004). A descrição transformativa, com seu foco na mudança evolutiva representa o aspecto *dinâmico* da ‘HPC kind’ (i.e., um fenômeno de homologia), enquanto a descrição táxica, com sua relação ao monofiletismo e classificação de grupos, representa o aspecto *estático* da mesma ‘HPC kind’.

Isso é possível, porque existem propriedades diferentes ontologicamente associadas com uma ‘HPC kind’, algumas das quais são mais estáticas, enquanto outras são mais dinâmicas. Algumas dessas propriedades são causalmente mais básicas, enquanto outras são os efeitos das primeiras; algumas são não-observáveis, enquanto outras são observáveis (Brigandt, 2009).

No caso de um táxon superior como uma ‘HPC kind’, descendência a partir de uma espécie ancestral particular é uma característica (não-observável) causalmente básica que *explica* porque as (observáveis) apomorfias dos membros do táxons – algumas propriedades a mais da ‘HPC kind’ – são divididas, e ancestralidade comum é uma propriedade dividida pelos membros do táxon que permitem outras propriedades (caracteres) a mudarem e evoluírem. Uma espécie taxonômica construída como uma ‘HPC kind’ é ontologicamente caracterizada por muitas características que permanecem em relações recíprocas e causais, e.g., propriedades genéticas de indivíduos, suas características fenotípicas, fluxo gênico e a habilidade de reproduzir, competição ecológica e controle desenvolvimental (Wilson *et al.*, 2009). Rieppel (2008) enfatiza que uma abordagem científica particular é tipicamente interessada em apenas certos aspectos atacados à espécie natural, sejam eles aspectos filogenéticos, desenvolvimentais, funcionais, anatômicos ou ecológicos. De fato, existem diferentes conceitos de espécies baseados em diferentes características biológicas e abordagens operacionais (veja Wheeler & Meier, 2000; e referências lá). Também, o fato que apenas algumas características de um táxon ou uma homologia são de interesse pragmático ou epistêmico, em certo contexto científico, não implica que não existam outras características ontologicamente ligadas a essa entidade que possam ser relevantes devido a outros interesses científicos; e a abordagem ‘HPC’ explica como diferentes perspectivas sobre uma espécie natural podem ser consistentes e relacionadas.

No caso de homologia (um caráter ao longo de gerações) como uma ‘HPC kind’, certas propriedades genético-desenvolvimentais do caráter permitem que ele possa ser herdado ao longo de gerações e sofrer mudança enquanto permanece a mesma unidade morfológica (Wagner, 1996, 2001; Jamniczky, 2008). Wagner (2007) apresenta evidência que a identidade de um caráter é estabelecida por *certas* redes reguladoras de genes, as quais têm sido estáveis ao longo da mudança evolutiva (de modo que o caráter é presente em várias espécies existentes), enquanto *outros* genes têm evoluído fazendo possível esse caráter adquirir diferentes estados nas espécies ancestral e existentes. Isso ilustra como características diferentes são atacadas a uma ‘HPC kind’ – algumas das quais são mais estáveis evolutivamente, algumas das quais são sujeitas a mudar – e que um caráter construído como uma ‘HPC kind’ pode evoluir (contra Grant & Kluge, 2004).

Grant & Kluge (2004) restringem a noção de homologia para a explicação transformativa. Mas ao considerarmos homologia como um agrupamento de espécies com propriedade homeostática, nós a concebemos dentro de um escopo mais amplo. Desse modo, o mesmo fenômeno de homologia (como uma ‘HPC kind’) compreende o aspecto *transformativo-*

dinâmico de homólogos (e.g., $A \rightarrow A'$) e o aspecto *táxico-estático* de um homólogo ou estado de caráter (e.g., A') compartilhado ontologicamente por todos os descendente e seu ancestral comum mais recente. Monofiletismo integrado com controles genéticos e desenvolvimentais são os processos homeostáticos que determinam uma fronteira de um táxon (Brigandt, 2009). Como homologias táxicas são responsáveis pela identificação e classificação de grupos monofiléticos, a importância delas sobre as homologias transformativas tem sido pragmaticamente defendida na teoria e prática filogenética (veja Patterson, 1982; Rieppel, 1988; de Pinna, 1991; Brower & Schawaroch, 1996). Críticas têm sido feitas considerando a natureza ontológica das séries de transformação (veja Rieppel, 1988). Mas enquanto a maioria do artigos preocupados com a integração da teoria das espécies naturais com sistemática filogenética focam no tratamento de homologias táxicas (ou sinapomorfias) como ‘HPC kinds’ (Keller *et al.*, 2003; Franz, 2005; Rieppel, 2005a, b, 2006), homologia transformativa – a característica mais importante para dissipar a idéia que uma ‘HPC kind’ não pode evoluir – tem sido apenas recentemente considerada (Brigandt, 2007, 2009).

Desde que uma homologia táxica, i.e., o homólogo apomórfico que identifica uma relação filogenética como um táxon é incluído em uma série de transformação, ele é um fenômeno em mudança no mundo (Keller *et al.*, 2003). Como tal, ele está sujeito à modificação. Portanto, ao consideramos que as propriedades causais e contextuais (ou eventos históricos concretos) que definem um táxon (*qua* espécie natural) como arraigadas à contingência evolutiva, alguém pode esperar a ocorrência de algumas reversões (i.e., o aparecimento de uma condição apomórfica dentro de uma espécie natural, de modo que essa condição é similar à condição plesiomórfica encontrada em um nível mais inclusivo no qual aquela espécie natural está contida) e derivações (estados de caráter novos). Outros homólogos (como ‘HPC kinds’) encontrados no táxon estão também sujeitos a mudar e, conseqüentemente, promover diversificação e novidade dentro dele. Por exemplo, na filogenia de Reptilia, a posição das tartarugas (Testudines, classicamente considerado anápsida) dentro de Diapsida revela que a ausência de fenestras nas têmporas é – seguindo os níveis de universalidade – uma reversão em Reptilia, uma condição apomórfica ou derivada em Diapsida (que é filogeneticamente circunscrito pela presença de duas fenestras nas têmporas) e uma sinapomorfia de Testudines (veja Rieppel, 1999; e referências lá). Nesse sentido, ausência e presença de fenestras nas têmporas são estados que caracterizam o crânio de Diapsida e Reptilia como uma unidade causal, histórica e dinâmica integrada por processos homeostáticos, os quais estão relacionados a certos eventos de origem e diversificação dentro desses grupos.

Desde que a noção de homólogos como ‘HPC kinds’ abrange relação com modificação, ela é relevante para evolvabilidade, “a capacidade de um sistema desenvolvimental evoluir” (Hendrikse *et al.*, 2007, p. 394). Em outras palavras, evolvabilidade “é uma disposição que um organismo e seus homólogos podem possuir” (Brigandt, 2007, p. 712). Nesse sentido, organização morfológica em homólogos distintos, controles desenvolvimentais e modularidade explicam evolvabilidade (Yang, 2001; Brigandt, 2007; Jamniczky, 2008). Essa perspectiva somada à teoria dos ‘HPC kinds’ pode também ser usada em estudos de diversificação, seleção e adaptação (e.g., Yang, 2001). De acordo com Brigandt (2007), em contraste ao que tem sido freqüentemente assumido, controles genéticos e seleção não são forças antagônicas, mas complementares. Porque controles desenvolvimentais estão relacionados à geração desenvolvimental e manutenção evolutiva de homólogos como unidades de variação morfológica ao longo de gerações (identidade de uma unidade morfológica a despeito da mudança fenotípica), enquanto seleção natural opera subsequente na variação produzida (resultando em transformação de caráter).

De fato, Yang (2001) argumenta que aspectos desenvolvimentais de estágios juvenis e adultos de insetos hemi e holometábolos podem ser concebidos como módulos (ou propriedades causais) de mudança evolutiva relativos a eventos de diversificação e adaptação. O autor salienta que, baseado nessas características, Holometabola foi mostrado a ter índice significativo de diversificação quando comparado com seu grupo-irmão Eumetabola (tradicionalmente um hemimetábolo). Além disso, Yang (2001) demonstra que os caracteres em grupos monofiléticos mais modulares compartilham níveis maiores de variação devido à sua independência. Isso pode implicar que controles desenvolvimentais e seleção agem complementarmente nos aspectos estático e dinâmico das partes ou módulos (i.e., homólogos como ‘HPC kinds’) desses insetos e, conseqüentemente, em seus eventos de origem e diversificação.

2.4. Similaridade de novo e para sempre

Estados de caracteres idênticos ou similares em um grupo monofilético são *um* aspecto de uma ‘HPC kind’. Todavia, Ereshefsky (2007, p. 296), acusa que “a ênfase de ‘HPC’ em similaridade é ímpar às abordagens filogenéticas para a taxonomia”. Nós respondemos ao apontarmos que com exceção de membros da mesma ‘HPC kind’ dividindo certas características internas, existem também *relações com membros de outras espécies*, as quais nesse caso explicam um caráter (uma homologia) sendo uma unidade de transformação evolutiva.

Algumas das propriedades desenvolvimentais de uma estrutura morfológica (ou módulo de desenvolvimento) referem-se a como essa estrutura é parcialmente desenvolvimentalmente dissociada de outras estruturas, de modo que ao longo das gerações ela pode variar e evoluir ampla e independentemente de outras estruturas (Brigandt, 2007). Entre outras coisas, a crescente literatura sobre modularidade trabalha em direção a uma explicação de como estruturas que exibem algumas relações desenvolvimentais e funcionais podem ser suficientemente dissociadas de forma a permitir mudança morfológica (von Dassow & Munro, 1999; Schlosser & Wagner, 2004; Rieppel, 2005b). O que faz um caráter uma unidade filogenética é sua habilidade para evoluir independentemente de outros caracteres (Wagner & Laubichler, 2001). Construir um caráter como uma ‘HPC kind’ não é somente consistente com um caráter ser hábil a evoluir, mas algumas das relações e dissociações com respeito a outros caracteres – um aspecto da ‘HPC kind’ em adição a similaridades internas – explicam essa habilidade para evoluir de uma maneira caráter-por-caráter (Brigandt, 2007).

Para ter certeza, as relações de correspondência entre diferentes estados de caráter (i.e., homologia transformativa como um aspecto dinâmico de uma unidade ‘HPC’) e os mesmos homólogos (i.e., homologia táxica como um aspecto estático de uma unidade ‘HPC’) são causal e contextualmente evidenciadas conforme critérios heterogêneos de biologia comparativa, como um modo de ver o mundo biológico a partir do qual similaridade / correspondência entre partes (homólogos) de organismos é empírica e teoricamente justificada por função-atividade, ontogenia, genética, herança e modularidade em desenvolvimento e evolução. Ainda é importante manter em mente que esses fenômenos desenvolvimentais, funcionais e modulares são amplamente inexplorados para caracteres em inferências filogenéticas, e que essas relações precisam ser estabelecidas por abordagens clássicas à biologia comparativa, tais como relações topológicas e /ou conectividade (a semelhança em posição e arranjo entre estruturas) (Rieppel, 1988; Rieppel & Kearney, 2002; Kearney & Rieppel, 2006). Esses dois critérios de correspondência são convencionalmente e mais ou menos usados com sucesso durante o empenho sistemático e comparativo, como uma panacéia para resolver os problemas de origem comum de homólogos (Rieppel & Kearney, 2002; Kearney & Rieppel, 2006). De fato, como monofiletismo não é imediatamente dado, ele deve ser dependente de homologia (veja Dupré, 1981; Nelson, 1994; Rieppel, 2003, 2006). A delineação de táxons e homólogos é empírico-contextual (Franz, 2005).

Seguindo a tese de individualismo, Grant & Kluge (2004) destacam que independência desenvolvimental não é fundamental para individuar estados de caráter históricos na sistemática

filogenética, enquanto Ghiselin (2005) percebe que homologias como entidades históricas / indivíduos são embasadas, entre outras coisas, em processos desenvolvimentais. No contexto de um discurso empírico-contextual, homologias e táxons como indivíduos são níveis de organização biológica com construção assimétrica. Homologias podem ser construídas por conhecimento substancial (veja Ghiselin, 2005), mas táxons não podem. Partes ou processos específicos (e.g., homologias desenvolvimentais e táxicas) não podem definir táxons como indivíduos, porque estes são relações todo-parte. Dessa forma, o individualismo de táxons tem dificuldades de ser fundamentado na construção da matriz de dados e do cladograma (contra Cantino & de Queiroz, 2007; Ereshefsky, 2007). O único modo de fazer referência ao monofiletismo individualístico deles é por estipulação somada à indicação ostensional (i.e., ‘apontando’ exemplares paradigmáticos de um táxon sem qualquer conhecimento empírico-contextual sobre seu referente; cf. Rieppel, 2007b, 2008). Conformemente, a perspectiva de individuar caracteres exclusivamente por independência histórico-transformativa ao invés de independência desenvolvimental, estrutural e funcional de uma parte (e.g., Grant & Kluge, 2004) é, na linguagem da sistemática, virtualmente destituída de qualquer interação prática entre teoria e observação.

2.5. Conclusões

Táxons e homólogos podem, em nossa visão, ser construídos ambos como espécies e como indivíduos, dependendo do contexto de um certo escopo de discurso. Conseqüentemente, ambas construções enfrentam o problema de explicar entidades teórico-causais e os termos que as nomeiam com respeito a duas abordagens indispensáveis – o conhecimento epistemológico de sistemática e o fenômeno metafísico de evolução. Uma perspectiva bem sucedida para fazer a teoria de ‘agrupamentos de espécies com propriedade homeostática’ conforme com a sistemática filogenética depende, sobretudo, do tratamento de homologias transformativa e táxica, respectivamente, como aspectos dinâmico e estático do mesmo fenômeno de homologia (i.e., como modificação e relação em uma reconstrução hierárquica) embasado em propriedade causais e contextuais eficazes. Essas propriedades capturam relações de similaridade (na linguagem por predicados; Rieppel, 2007b), que são fundamentais para reconstruções e classificações filogenéticas da biodiversidade e abordagens relacionadas (vide Capítulo 1). A explicação transformativa de homologia foca em como um caráter é herdado e gradualmente modificado ao longo de gerações e espécies, enquanto a explicação táxica foca em uma divisão

de uma linhagem (formação de táxons distintos) e as diferenças marcadas resultantes entre espécies existentes e táxons diferentes.

Uma noção adequada de ‘HPC kinds’ estabelece uma base epistemológica e ontológica para a naturalização da taxonomia lineana – como um sistema de referência verbal para a sistemática – embasado na sistemática filogenética henniguiana – como um sistema de referência geral para a sistemática – e na conseqüente substituição de grupos parafiléticos ou espécies nominais por grupos monofiléticos ou espécies naturais (Rieppel, 2006). Todavia, a conceitualização de táxons como classes, na taxonomia lineana, e indivíduos, na filogenética henniguiana, pode ser frutiferamente substituída pela construção de espécies naturais (Keller *et al.*, 2003; Rieppel, 2006). Porque, em adição a objetivos teórico-explicativos, ‘HPC kinds’ satisfazem simultaneamente demandas históricas, empíricas e metodológicas da sistemática contemporânea. Dessa forma, nós recomendamos a abordagem ‘HPC kinds’, por causa de sua qualidade heurística para uma variedade de temas, não porque ela excluiria metafisicamente a abordagem do individualismo.

Embora espécies taxonômicas e táxons superiores sejam pragmática e contextualmente circunscritos de diferentes modos (i.e., existem conceitos de espécies distintos, e táxons superiores são filogeneticamente delimitados por sinapomorfias distribuídas em um cladograma), o status ontológico deles na ligação sistemática-evolução é o mesmo – eles podem ser construídos como ‘HPC kinds’. Portanto, é falso assumir uma diferença empírica entre espécies e táxons superiores como unidades na sistemática e evolução (veja Nelson, 1898b). Ambos são contextualmente delineados com base em propriedades de relação e processos homeostáticos em níveis distintos de universalidade.

Historicamente, definições extensionais e intensionais – explicações de caracteres, homólogos e táxons baseadas empiricamente –, quando comparadas a uma individuação ou batismo ostensional (cf. Rieppel, 2007b), têm fornecido ótimos avanços conceituais aos nossos esquemas epistemológicos e ontológicos no contexto da sistemática e evolução da biodiversidade. Conhecimento substancial é conseqüentemente requerido para a construção de homologias ambas como espécies e como indivíduos. Em contraste, o realismo metafísico de Grant & Kluge (2004) sobre indivíduos e caracteres não fornece um avanço em nosso conhecimento de crenças observáveis, conceitos e termos relativos à linguagem da sistemática e à vida diária. No fim do dia, o conceito ideográfico de caráter deles tem status meramente ontológico que falha em fazer justiça à continuidade essencial da filosofia com a ciência empírica.

Como a tese de ‘agrupamentos de espécies com propriedade homeostática’ na pesquisa da sistemática, evolução e biodiversidade é fundamental e historicamente enraizada na primazia epistemológica da classificação (e.g., homologia e hierarquia taxonômica) sobre a generalização (e.g., séries de transformação e ancestralidade comum) (veja Rieppel, 2004), ela emerge como uma abordagem apropriada em um esforço de providenciar aquela continuidade. Como um resultado, uma premissa, estipulação e ostensão puramente ontológicas em evolução e filogenia, e.g., o conceito de caráter ideográfico (Grant & Kluge, 2004) e o ‘individualismo’ de clados defendido pelo PhyloCode (Cantino & de Queiroz, 2007; veja também Ereshefsky, 2007), podem ser pragmaticamente contestadas no caso de temas urgentes na sistemática contemporânea. Esses incluem o renascimento da taxonomia e morfologia comparativa, a avaliação de homologia, crise, conhecimento (e.g., faunas, floras, monografias e revisões), classificação filogenética e conservação da biodiversidade (Wheeler, 2004; de Carvalho *et al.*, 2008; vide Capítulo 1).

2.6. Referências

- Boyd, R. 1991. Realism, anti-foundationalism and the enthusiasm for natural kinds. *Philos. Stud.* 61, 127-148.
- Boyd, R. 1999. Homeostasis, species, and higher taxa. Em: Wilson, R.A. (Ed.), *Species: New Interdisciplinary Essays*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press, pp. 141-185.
- Brigandt, I. 2007. Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability. *Biol. Philos.* 22, 709-725.
- Brigandt, I. 2009. Natural kinds in evolution and systematics: metaphysical and epistemological considerations. *Acta Biotheor.*, no prelo.
- Brower, A.V.Z., Schawaroch, V. 1996. Three steps of homology assessment. *Cladistics* 12, 265-272.
- Bryant, H.N. 2001. Character polarity and the rooting of cladograms. Em: Wagner, G.P. (Ed.) *The Character Concept in Evolutionary Biology*. San Diego: Academic Press, pp. 319-338.
- Cantino, P.D., de Queiroz, K. 2007. PhyloCode. International Code of Phylogenetic Nomenclature, version 4a. Available at <http://www.ohiou.edu/phylocode/>.
- de Carvalho, M.R., Bockmann, F.A., Amorim, D.S., Brandão, C.R.F. 2008. Systematics must embrace comparative biology and evolution, not speed and automation. *Evol. Biol.* 35, 150-157.

- de Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7, 367-394.
- Dupré, J. 1981. Natural kinds and biological taxa. *Philos. Rev.* 90, 66-90.
- Dupré, J. 1999. On the impossibility of a monistic account of species. Em: Wilson, R.A. (Ed.) *Species: New Interdisciplinary Essays*. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press, pp. 3-22.
- Ereshesfky, M. 2007. Foundational issues concerning taxa names. *Syst. Biol.* 56, 295-301.
- Franz, N.M. 2005. Outline of an explanatory account of cladistic practice. *Biol. Philos.* 20, 489-515.
- Ghiselin, M.T. 2005. Homology as a relation of correspondence between parts of individuals. *Theory in Biosciences* 124, 91-103.
- Grant, T., Kluge, A.G. 2004. Transformation series as an ideographic character concept. *Cladistics* 20, 23-31.
- Grant, T., Frost, D.R., Caldwell, J.P., Gagliardo, R., Haddad, C.F.B., Kok, J.R., Means, B.D., Noonan, B.P., Schargel, W., Wheeler, W.C. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Anura: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 299, 1-262.
- Hendrikse, J.L., Parsons, T.E., Hallgrimsson, B. 2007. Evolvability as the proper focus of evolutionary developmental biology. *Evol. Dev.* 9, 393-401.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana: University of Illinois Press.
- Jamniczky, H.A. 2008. Phenotypic integration patterns support an account of homology as a manifestation of evolvability. *Evol. Biol.* 35, 312-316.
- Kearney, M., Rieppel, O. 2006. Rejecting the “given” in systematics. *Cladistics* 22, 369-377.
- Keller, R.A., Boyd, R.N., Wheeler, Q.D. 2003. The illogical basis of phylogenetic nomenclature. *Bot. Rev.* 69, 93-110.
- Kluge, A.G. 2003. On the deduction of species relationships: a précis. *Cladistics* 19, 233-239.
- LaPorte, J. 2004. *Natural kinds and conceptual change*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Nelson, G. 1989a. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics* 5, 275-289.
- Nelson, G. 1989b. Species and taxa: systematics and evolution. Em: Otte, D., Endler, J.A. (Eds.) *Speciation and its Consequences*. Massachusetts: Sinauer Assoc. Incl., Sunderland, pp. 60-81.
- Nelson, G. 1994. Homology and systematics. Em: Hall, B.K. (Ed.), *Homology: The Hierarchical*

- Basis of Comparative Biology. San Diego: Academic Press, pp. 101-149.
- Nixon, K.C., Carpenter, J.M., Stevenson, D.W. 2003. The PhyloCode is fatally flawed, and the “Linnaean” system can easily be fixed. *Bot. Rev.* 69, 111-120.
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. Em: Joysey, K.A., Friday A.E. (Eds.), *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. London: Academic Press, pp. 21-74.
- Pleijel, F., Härlin, M. 2004. Phylogenetic nomenclature is compatible with diverse philosophical perspectives. *Zool. Script.* 33, 587-591.
- Rieppel, O.C. 1988. *Fundamentals of comparative biology*. Basel: Birkhäuser Verlag.
- Rieppel, O. 1999. Turtle origins. *Science* 283, 945-946.
- Rieppel, O. 2003. Semaphoronts, cladograms and the roots of total evidence. *Biol. J. Linn. Soc.*, 167-186.
- Rieppel, O. 2004. The language of systematics, and the philosophy of ‘total evidence.’ *Syst. Biodivers.* 2, 9-19.
- Rieppel, O. 2005a. Monophyly, paraphyly, and natural kinds. *Biol. Philos.* 20, 465-487.
- Rieppel, O. 2005b. Modules, kinds, and homology. *J. Exp. Zool. (Mol Dev Evol)* 304B, 18-27.
- Rieppel, O. 2006. The PhyloCode: a critical discussion of its theoretical foundation. *Cladistics* 22, 186-197.
- Rieppel, O. 2007a. Species: kinds of individuals or individuals of a kind. *Cladistics* 23, 373-384.
- Rieppel, O. 2007b. The performance of morphological characters in broad-scale phylogenetic analyses. *Biol. J. Linn. Soc.* 92, 297-308.
- Rieppel, O. 2008. Origins, taxa, names and meanings. *Cladistics* 24, 598-610.
- Rieppel, O., Kearney, M. 2002. Similarity. *Biol. J. Linn. Soc.* 75, 59-82.
- Schlosser, G., Wagner, G.P., editors. 2004. *Modularity in development and evolution*. Chicago: University of Chicago Press.
- von Dassow, G., Munro, E. 1999. Modularity in animal development and evolution: elements for a conceptual framework for evodevo. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 285, 307-325.
- Wagner, G.P. 1996. Homologues, natural kinds, and the evolution of modularity. *Amer. Zool.* 36, 36-43.
- Wagner, G.P. 2001. Characters, units, and natural kinds: an introduction. Em: Wagner, G.P. (Ed.), *The Character Concept in Evolutionary Biology*. San Diego: Academic Press, pp. 1-10.
- Wagner, G.P. 2007. The developmental genetics of homology. *Nature Rev. Gen.* 8, 473-479.

- Wagner, G.P., Laubichler, M.D. 2001. Character identification: the role of the organism. Em: Wagner, G.P. (Ed.), *The Character Concept in Evolutionary Biology*. San Diego: Academic Press, pp. 141-163.
- Wheeler, Q.D. 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 359B, 571-583.
- Wheeler, Q.D., Meier, R., editors. 2000. *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. New York: Columbia University Press.
- Wilson, R.A., Barker, M.A., Brigandt, I. 2009. When traditional essentialism fails: biological natural kinds. *Philos. Topics* 35, no prelo.
- Yang, A.S. 2001. Modularity, evolvability, and adaptive radiations: a comparison of the hemimetabolous insects. *Evol. Dev.* 3, 59-72.

Capítulo 3

Filogenia do complexo *Ocotea* (Lauraceae) com análise combinada de morfologia e nrITS*

Resumo

Três conjuntos de análises cladísticas foram realizados com evidência de 32 caracteres morfológicos, 675 da nrITS e combinação desses dois conjuntos de dados. Os terminais foram 87 espécies de *Aniba*, *Dicypellium*, *Endlicheria*, *Licaria*, *Nectandra*, *Ocotea* neotropicais, *Paraia*, *Pleurothyrium*, *Rhodostemonodaphne*, *Systemonodaphne* e *Urbanodendron*. Os grupos externos foram compostos por 15 espécies de *Aiouea*, *Apollonias*, *Chlorocardium*, *Cinnamomum*, *Itaedaphne*, *Laurus*, *Mezilaurus*, *Parasassafras*, *Persea* e *Sassafras*. A análise de evidência total revelou-se consideravelmente mais resolvida que as análises separadas. A menos informativa foi a análise morfológica. Diferentemente das análises separadas, os resultados da árvore de consenso estrito da análise combinada ou de evidência total revelaram um complexo *Ocotea* monofilético, sustentado por sinapomorfias moleculares. Subclados importantes foram, no entanto, sustentados também por sinapomorfias morfológicas, tais como dioícia, ginodioícia, papilas, gamotepalia, tépalas persistentes, anteras 2-esporangiadas e cúpulas com margem dupla, que sugerem futuras delimitações de grupos em uma nova classificação de Lauraceae. São discutidos também homologia e modularidade, o papel de ‘indels’, das análises separadas e combinada e dos diferentes tipos de evidência na reconstrução da filogenia da família. Uma perspectiva para uma classificação filogenética dos gêneros do complexo *Ocotea* é fornecida.

Abstract

Three sets of cladistic analyses were performed with evidence of 32 morphological characters, 675 of nrITS, and combination of these two datasets. The terminals were 87 species of *Aniba*, *Dicypellium*, *Endlicheria*, *Licaria*, *Nectandra*, Neotropical *Ocotea*, *Paraia*, *Pleurothyrium*, *Rhodostemonodaphne*, *Systemonodaphne*, and *Urbanodendron*. The outgroups were composed by 15 species of *Aiouea*, *Apollonias*, *Chlorocardium*, *Cinnamomum*, *Itaedaphne*, *Laurus*, *Mezilaurus*, *Parasassafras*, *Persea*, and *Sassafras*. Analysis of total evidence revealed fairly more resolved than separated analyses. The less informative one was the morphological analysis. Differently from the separated analyses, the results from the consensus tree of the combined or total evidence analysis revealed a monophyletic *Ocotea* complex supported by

* A ser submetido à Cladistics.

molecular synapomorphies. Important subclades are, however, also supported by morphological synapomorphies, such as dioecy, gamotepaly, persistent tepals, bi-celled anthers, and cupules with double-margin, which suggest future delimitations of groups in a new classification of Lauraceae. Homology and modularity, the role of indels and of different kinds of evidence in the phylogeny reconstruction of the family are also discussed. A perspective for a phylogenetic classification of the genera of *Ocotea* complex is provided.

3.1. Introdução

Lauraceae compreende de 2500 a 3000 espécies arranjadas em cerca de 52 gêneros de distribuição predominantemente tropical (Madriñán, 2004a). O monofiletismo da família é sustentado por dados moleculares (e.g., Renner, 1999; Renner & Chanderbali, 2000; Chanderbali *et al.*, 2001). Classificações supragenéricas de Lauraceae foram propostas com base nas características das inflorescências, flores e frutos (e.g., Nees von Esenbeck, 1836; Meissner, 1864; Mez, 1889; Kostermans, 1957; van der Werff & Richter, 1996), e a classificação de Kostermans (1957) tem sido a predominantemente adotada. As circunscrições genéricas são fundamentadas principalmente nas características do androceu (Kostermans, 1957; van der Werff, 1991a, Rohwer, 1993a; van der Werff & Richter, 1996; Madriñán, 2004a). A classificação dos gêneros neotropicais proposta por Mez (1889) tem ampla aceitação (van der Werff, 1991a), com poucas controvérsias (Kostermans, 1957). Revisões genéricas têm sido feitas, principalmente de táxons neotropicais como *Aiouea* Aubl., *Aniba* Aubl. (Kubitzki & Renner, 1982), *Endlicheria* Nees *nom. cons.* (Chanderbali, 2004), *Gamanthra* van der Werff (van der Werff, 1991b), *Licaria* Aubl. (Kurz, 2000), *Mezilaurus* Taubert (van der Werff, 1987), *Nectandra* Rolander ex Rottb. *nom. cons.* (Rohwer, 1993b), *Ocotea* p.p. (Rohwer, 1991; van der Werff, 1999; vide Capítulos 4 e 5), *Persea* Mil. (Kopp, 1966), *Pleurothyrium* (van der Werff, 1993), *Rhodostemonodaphne* Rohwer & Kubitzki (Madriñán, 2004b), *Dicypellium* Nees & Mart., *Phyllostemonodaphe* Kosterm., *Systemonodaphne* Mez, *Urbanodendron* Mez (Rohwer, 1988), *Chlorocardium* Rohwer, Richter & van der Werff e *Paraia* Rohwer, Richter & van der Werff (Rohwer *et al.*, 1991).

No contexto da sistemática moderna, foram realizadas análises filogenéticas com avaliação das classificações supragenéricas e genéricas da família (Li & Christophel, 2000; Rohwer, 2000; Chanderbali *et al.*, 2001; Li *et al.*, 2004; Rohwer & Rudolph, 2005). Alguns resultados obtidos a partir dessas inferências são o monofiletismo das tribos Cryptocaryeae e Cinnamomeae

(Rohwer, 2000; Chanderbali *et al.*, 2001) e o não-monofiletismo de gêneros como *Endlicheria*, *Nectandra*, *Ocotea* e *Rhodostemonodaphne* (Chanderbali *et al.*, 2001). Todas essas inferências, exceto Li & Christophel (2000), são resultados de análises de dados moleculares. Os caracteres morfológicos utilizados nas classificações da família não foram incluídos em matrizes de dados. Filogenias morfológicas (Scotland *et al.*, 2003; Jenner, 2004; Wiens, 2004; Wortley & Scotland, 2006; vide Capítulo 1) e de evidência total (Nixon & Carpenter, 1996; Lecointre & Deleporte, 2005; Rieppel, 2009; vide Capítulo 1) ainda precisam ser exploradas na sistemática de Lauraceae, assim como a utilização efetiva dos resultados na construção da taxonomia da família (Wheeler, 2004; Franz, 2005a).

Um clado surgido das análises filogenéticas de Chanderbali *et al.* (2001) é o complexo *Ocotea*. Esse clado compreende cerca de 750 espécies e 13 gêneros exclusivamente do Novo Mundo, embora *Ocotea* tenha espécies paleotropicals. O presente estudo reavalia a filogenia desse complexo com base em dados morfológicos e da região nuclear ribossômica ITS, bem como fornece subsídios para uma classificação dos seus gêneros com base em sinapomorfias morfológicas.

3.2. Materiais e métodos

3.2.1. Táxons

A amostragem compreende 106 terminais correspondentes a 102 espécies. O grupo interno, i.e., o complexo *Ocotea*, está representado por 87 espécies dos gêneros *Aniba*, *Dicypellium*, *Endlicheria*, *Licaria*, *Nectandra*, *Ocotea* neotropicais, *Paraia*, *Pleurothyrium*, *Rhodostemonodaphne*, *Systemonodaphne* e *Urbanodendron*. Os grupos externos estão representados por 15 espécies dos gêneros *Aiouea*, *Apollonias* Nees, *Chlorocardium*, *Cinnamomum* Schaeff, *Itadaphne* Blume, *Laurus* L., *Mezilaurus*, *Parasassafras* Long, *Persea* Mill. e *Sassafras* Presl. O enraizamento foi feito em *Mezilaurus triunca*.

3.2.2. Dados morfológicos

32 caracteres morfológicos foram obtidos da literatura (Kopp, 1966; Kubitzki & Renner, 1982; Rohwer, 1986, 1988, 1991, 1993b; van der Werff, 1987, 1991a, 1993, 1999; Rohwer *et al.*, 1991; Kurz, 2000; Assis *et al.*, 2004, 2005; Baitello & Marcovino, 2004; Chanderbali, 2004; Madriñán, 2004b; Quinet, 2008; vide Capítulo 5), e/ou de coleções herborizadas (Apêndice 1). As hipóteses de homologia primária (de Pinna, 1991) foram fundamentadas em identidade topográfica e conectividade (Rieppel, 1988). A identificação de módulos morfológicos é também

fundamental para gerar hipóteses de homologia (Rieppel, 2005; vide Capítulo 1). Basicamente, módulos morfológicos são definidos como unidades coesivas de integração do organismo (Eble, 2005) e, na biologia comparativa, podem ser interpretados como homólogos (Rieppel, 2005). No presente estudo, sua identificação foi embasada nos critérios de Eble (2005). Esses são: (1) evidência de relações e organizações estruturais espacial e morfológicamente discretas; (2) evidência de relações e organizações funcionais responsáveis pela sobrevivência e reprodução do organismo; e (3) reavaliação dos termos e conceitos morfológicos utilizados na sistemática de um grupo. A matriz de caracteres morfológicos é apresentada na Tabela 1. Apenas o caráter 10 foi tratado como aditivo. Caracteres codificados como multiestado assim o foram pois seus estados são variações de uma mesma estrutura.

Caracteres

Ramos e folhas

Caráter 1. Crescimento dos ramos: (0) contínuo (1) rítmico. A indicação mais conspícua do crescimento rítmico dos ramos é sua produção periódica (Hallé *et al.*, 1978). Além disso, internós curtos no ápice dos ramos e catafilos envolvendo as gemas estão sempre associados com o crescimento rítmico. No crescimento contínuo, as folhas encontram-se igualmente distribuídas ao longo do ápice dos ramos, e os catafilos podem ou não envolvê-las quando jovens. Crescimento rítmico é encontrado em espécies de *Aniba*, *Endlicheria*, *Mezilaurus*, *Ocotea* p.p., *Paraia*, *Persea*, *Pleurothyrium* e *Sassafras*. Os demais táxons amostrados têm ramos com crescimento contínuo.

Caráter 2. Papilas na face abaxial da lâmina: (0) ausentes (1) presentes. Papilas são definidas como projeções epidérmicas (Metcalf & Chalk, 1979). *Aniba cinnamomiflora*, *A. heringeri* e *A. panurensis* possuem papilas, enquanto *A. excelsa* e os demais táxons amostrados não as possuem.

Caráter 3. Tipo de venação primária: (0) peninérvea (1) triplinérvea. Venação triplinérvea é encontrada em espécies de *Aiouea* e *Cinnamomum*, e em *Endlicheria bracteata* e *E. gracilis*. Venação peninérvea é encontrada nos demais táxons.

Catafilo

Caráter 4. Catafilos: (0) ausentes (1) presentes. Catafilos são folhas reduzidas que protegem as gemas (Weberling, 1992). Catafilos podem ou não ser encontrados em espécies que têm crescimento contínuo e, assim, catafilos e tipo de crescimento dos ramos são tratados como

caracteres independentes. Catafilos são encontrados em espécies de *Aniba*, *Dicypellium*, *Endlicheria*, *Iteadaphne*, *Laurus*, *Licaria*, *Mezilaurus*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Paraia*, *Persea*, *Pleurothyrium*, *Rhodostemonodaphne*, *Parasassafras*, *Sassafras*, *Systemonodaphne*, *Umbellularia* e *Urbanodendron*.

Inflorescência

Caráter 5. Tipo de inflorescência: (0) umbelada (1) botrióide/tirsóide (Weberling, 1992). Inflorescência umbelada é encontrada em *Iteadaphne* sp., *Laurus nobilis*, *Parasassafras confertiflora*, *Sassafras albidum* e *Umbellularia californica*. Os demais táxons têm inflorescência botrióide/tirsóide.

Perigônio

Caráter 6. Ciclos do perigônio: (0) indiferenciados (1) diferenciados. A diferenciação dos ciclos do perigônio é relacionada às dimensões das peças (van der Werff, 1991a; Rohwer, 1993a), de tal forma que, em geral, as do ciclo externo são menores que as do interno. Tépalas diferenciadas são observadas em *Persea* (exceto *P. americana*), *Mezilaurus triunca* e *Parasassafras confertiflora*. Os demais terminais possuem ciclos do perigônio indiferenciados.

Caráter 7. Conação das peças do perigônio: (0) ausente (1) presente. As peças do perigônio (tépalas) podem ser livres ou levemente unidas na base. Esta última condição, também chamada gamotepalia, é melhor observada no final da floração, quando as peças descolam-se do receptáculo (Fig. 1A e B). As peças são unidas em *Nectandra*, *Pleurothyrium* e em poucas espécies de *Ocotea*. Nos demais gêneros elas são livres.

Caráter 8. Perigônio na maturidade do fruto: (0) decíduo (1) persistente. O perigônio é persistente na cúpula (i.e., o receptáculo floral desenvolvido) em *Apollonias*, *Cinnamomum*, *Dicypellium*, *Iteadaphne*, *Paraia*, *Persea* e *Urbanodendron*. Em *Endlicheria*, *Licaria*, *Ocotea* e *Rhodostemonodaphne* são encontrados perigônios decíduos e persistentes. Os demais terminais possuem sempre perigônio decíduo. Em *Apollonias* e *Persea* o receptáculo não se desenvolve em cúpula mas as tépalas são persistentes.

Caráter 9. Indumento na face adaxial do perigônio: (0) ausente (1) tricoma (2) papila. Metcalfe & Chalk (1979) consideram papilas subconjuntos de tricomas. Assim, papilas (Fig. 1B) e tricomas

foram tratados como homólogos de um mesmo caráter. Papilas são encontradas no perigônio (face adaxial) de espécies de *Endlicheria*, *Nectandra*, *Ocotea* p.p. (e.g., grupos *O. aciphylla*, *O. helicterifolia*, *O. indecora* e *O.* subg. *Dendrodaphne*; Rohwer, 1986) e *Pleurothyrium*, enquanto nos demais gêneros o perigônio é glabro ou piloso.

Sexualidade

Caráter 10. Sexualidade: (0) hermafrodita (1) ginodióica (2) dióica. Espécies ginodióicas são caracterizadas pela presença de flores femininas e monoclinas em diferentes indivíduos (Cruden & Lloyd, 1995). Essa condição é encontrada em *Ocotea daphnifolia* e *Ocotea minarum*. O caráter foi tratado como ordenado, porque as condições hermafrodita e ginodióica incorporam flores monoclinas, enquanto as condições ginodióica e dióica (Fig. 1D e E) incorporam flores diclinas (femininas). Ou seja, a condição ginodióica intercede as outras condições, indicando uma possível série de transformação de hermafrodita, ginodióica para dióica (cf. Bawa, 1980). Espécies de *Endlicheria*, *Iteadaphne*, *Laurus*, *Ocotea* p.p., *Parasassafras*, *Rhodostemonodaphne* e *Sassafras* são dióicas. Os demais terminais possuem a condição hermafrodita.

Androceu

A arquitetura do androceu em Lauraceae representa uma área potencial para estudos de modularidade. O androceu da família foi descrito segundo abordagens taxonômica (van der Werff & Richter, 1996) e evolutiva (Rohwer, 1994). As informações desses estudos somadas às de desenvolvimento floral (e.g., Buzgo *et al.*, 2007) e genética podem prover suporte para a interpretação da modularidade estrutural, desenvolvimental e funcional dos componentes do androceu da família. O plano básico do androceu de Lauraceae é constituído por três ciclos de três estames cada um, e um quarto ciclo, geralmente composto por estaminódios. Os ciclos I e III são sempre opostos às tépalas externas, enquanto os ciclos III e IV às tépalas internas. No entanto, há muitas exceções relativas às configurações das partes ou homólogos do androceu (veja caracteres 11, 16 e 26).

Ciclo I do androceu:

Caráter 11. Ciclo I: (0) ausente (1) presente. O ciclo estaminal I, o mais externo, é oposto ao ciclo externo do perigônio e ocorre na maioria dos gêneros. Em *Licaria* e *Mezilaurus*, o ciclo I pode ser ausente ou estéril. A esterilidade é caracterizada pela ausência de esporângios (veja caracteres 13, 18 e 22) ou perda de sua funcionalidade.

Caráter 12. Forma dos componentes do ciclo I: (0) estipitados (1) ligulados.

Caráter 13. Número de sacos polínicos (esporângios) no ciclo I: (0) ausentes (1) um (2) dois (3) três (4) quatro. Rohwer (1994) discutiu o aspecto de redução do número de esporângios, de dois para quatro, empírica e estipulativamente. De acordo com o autor, alguns táxons com anteras 2-esporangiadas perderam os esporângios superiores, enquanto outros os esporângios inferiores. Entretanto, o acesso à homologia ainda é problemático, sendo difícil fazer generalizações. Nós adotamos uma interpretação homogênea com respeito a esse caráter (veja também caracteres 14, 18, 19, 22, 23), a qual também não é isenta de problemas. Estudos de biologia do desenvolvimento podem permitir uma visão mais acurada da correspondência entre anteras 2-esporangiadas (Fig. 1F) e 4-esporangiadas (Fig. 2G). Gêneros como *Nectandra*, *Ocotea*, *Pleurothyrium* e *Rhodostemonodaphne* apresentam invariavelmente quatro sacos polínicos. *Aniba* e *Endlicheria* apresentam dois sacos polínicos. Variações nos ciclos I, II e III ocorrem em *Cinnamomum* e *Persea* (quatro a, raramente, dois sacos polínicos), e *Urbanodendron* (dois, três ou quatro sacos polínicos) (van der Werff & Richter, 1996). Em *Licaria*, quando há os ciclo I e II, os locelos são ausentes (Fig. 1H).

Caráter 14. Deiscência dos sacos polínicos (esporângios) no ciclo I: (0) introrso-latrorsa (1) extrorso-latrorsa (2) latrorso-apical. A deiscência das anteras nos ciclos I e II geralmente é introrsa. No ciclo III é introrsa nos representantes de Laureae e extrorsa em Perseeae, embora existam numerosas exceções (Rohwer 1993a), como em *Pleurothyrium*, onde ela é latrorsa, e em *Licaria*, que varia de introrsa a apical (Fig. 1I) (veja também caracteres 19 e 23).

Caráter 15. Par de glândulas no ciclo I: (0) ausente (1) presente. As glândulas nectaríferas geralmente se localizam no ciclo III e são raras nos ciclos I e II (Fig. 1J). Estas duas últimas condições ocorrem apenas em *Chlorocardium*, *Phyllostemonodaphne*, *Urbanodendron* e em poucas espécies de outros gêneros (e.g., *Ocotea*) (Rohwer, 1993a) (veja também caracteres 20 e 24).

Ciclo II do androceu

Caráter 16. Ciclo II: (0) ausente (1) presente. O ciclo estaminal II é presente na maioria dos gêneros. Pode ser ausente ou estéril em *Licaria* e *Mezilaurus*. É estaminodial em *Aiouea*.

Caráter 17. Forma dos componentes do ciclo II: (0) estipitados (1) ligulados.

Caráter 18. Número de sacos polínicos (esporângios) no ciclo II: (0) ausentes (1) um (2) dois (3) três (4) quatro.

Caráter 19. Deiscência dos sacos polínicos (esporângios) no ciclo II: (0) introrso-latrorsa (1) extrorso-latrorsa (2) latrorso-apical.

Caráter 20. Par de glândulas no ciclo II: (0) ausente (1) presente (Fig. 1J).

Ciclo III do androceu

O ciclo estaminal III é presente em todos os gêneros.

Caráter 21. Conação dos componentes do ciclo: (0) ausente (1) presente. Os componentes do ciclo III são unidos em *Ocotea glomerata*, *O. guianensis*, *O. longifolia*, *O. nitida* e *Systemonodaphne geminiflora*. Nos demais gêneros eles são livres.

Caráter 22. Número de sacos polínicos (esporângios) no ciclo III: (0) ausentes (1) um (2) dois (3) três (4) quatro.

Caráter 23. Deiscência dos sacos polínicos (esporângios) no ciclo III: (0) introrso-latrorsa (1) extrorso-latrorsa (2) latrorso-apical (3) apical (4) lateral

Caráter 24. Par de glândulas no ciclo III: (0) ausentes (1) livres.

Caráter 25. Glândulas no ciclo III: (0) livres (1) unidas.

Ciclo IV do androceu

Caráter 26. Ciclo IV: (0) ausente (1) estéril (2) fértil. O ciclo IV é estaminodial na maioria dos gêneros de Lauraceae. Pode ou não ocorrer em *Aniba*, *Dicypellium*, *Endlicheria*, *Licaria*, *Mezilaurus*, *Ocotea* e *Urbanodendron*. Ele é fértil em *Chlorocardium* e *Laurus*.

Caráter 27. Forma dos componentes do ciclo IV: (0) colunares (1) sagitados. Estames sagitados ocorrem em *Aiouea*, *Cinnamomum* e *Persea*.

Caráter 28. Papilas nas anteras de todos os ciclos: (0) ausentes (1) presentes. Embora cada ciclo seja individuado como um módulo ou caráter independente, o caráter 28 não segue tal individuação. Papilas são encontradas em todos os ciclos e tratá-las como um caráter relativo a cada ciclo geraria uma multiplicação de caráter. Tal como nas peças do perigônio (caráter 9), papilas nas anteras são encontradas em *Nectandra* (Fig. 1K), *Ocotea* p.p. (Fig. 1L) e *Pleurothyrium*.

Gineceu

Caráter 29. Pistilo/pistilódio: (0) pistilo presente (1) ambos presentes (2) pistilo presente e pistilódio ausente. A ocorrência de pistilo é uma condição biologicamente (reprodução) necessária dentro da espécie. Portanto, o estado de caráter (0) se aplica às espécies hermafroditas e ginodióicas, enquanto os estados (1) e (2) às espécies dióicas. Se apenas o caráter ‘pistilódio’ com estados ‘ausente’ e ‘presente’ fosse considerado, o caráter deveria ser tratado como inaplicável para espécies hermafroditas e ginodióicas. Por outro lado, a definição de caráter e codificação de seus estados adotadas aqui parecem ser mais realistas, bem como evitam o uso de dados inaplicáveis, que podem gerar problemas na reconstrução da filogenia (Maddison, 1993) (veja também o caráter 30).

Caráter 30. Estigma: (0) presente no pistilo (1) presente no pistilo e pistilódio (2) presente no pistilo e ausente no pistilódio (3) presente no pistilo, e ambos pistilódio e estigma ausentes.

Cúpula

Caráter 31. Cúpula: (0) ausente (1) presente. Somente as espécies de *Persea* amostradas não possuem cúpula. Ou seja, nessas espécies, o receptáculo floral não se desenvolve em cúpula durante a maturação do fruto.

Caráter 32. Número de margens na cúpula: (1) uma (2) duas. *Dicypellium*, *Licaria*, *Paraia*, *Systemonodaphne*, *Urbanodendron* e espécies de *Ocotea* e *Pleurothyrium* possuem cúpula com duas margens. Os demais gêneros possuem cúpula com uma só margem.

3.2.3. Dados moleculares

Regiões moleculares plastidiais têm gerado sinal filogenético relativamente baixo em níveis menos inclusivos de Lauraceae (Rohwer, 2000; Chanderbali *et al.*, 2001; Li *et al.*, 2004).

Por isso, o presente estudo focou-se na análise da rnlITS, de sinal filogenético alto. Sequências da rnlITS foram obtidas de Chanderbali *et al.* (2001) e Chanderbali (2004) e somadas a mais 36 novas sequências (Apêndice 2).

A maior parte do DNA foi obtido de tecido foliar seco em sílica-gel. Ocasionalmente, materiais herborizados foram utilizados. O DNA foi extraído de 15-30 mg de tecido foliar, seguindo a método de extração CTAB implementado por Doyle & Doyle (1987) e modificado por Ferreira & Gattapaglia (1996). A rnlITS foi amplificada usando os iniciadores LAU1 (Chanderbali *et al.*, 2001) e ITSb (White *et al.*, 1990). A reação de PCR foi feita com um volume total de 25 µL, correspondendo aos seguintes componentes da reação: 1 µL de DNA ($\approx$ 100 ng), 2,5 µL 5X Buffer, 2µL dNTPs (2mM/base), 1 µL MgCl₂, 2µL DMSO, 1 µL de cada iniciador (10 µM), 0,15 µL de *Taq* DNA polimerase (Invitrogen Platinum®) e 14,35 µL H₂O milliQ. A reação foi realizada em termociclador Mastercycler® Gradient Eppendorf, sob os seguintes parâmetros: 95°C por 4 min, 40 ciclos de 95°C por 1 min, 56°C por 1 min, 72°C por 1,5 min, seguidos de 72°C por 7 min. Os produtos de PCR foram purificados com a utilização de colunas GFX™ PCR (Amersham Biosciences, Piscataway-USA) e QIAGEN QIAquick® PCR Purification Kit (250), de acordo com o protocolo do fabricante. A reação de sequenciamento foi feita com um volume total de 20 µL de solução, usando os mesmos iniciadores da PCR, 2 µL de BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction, 0,5 µL de iniciador, e quantidade de DNA e água de acordo com a concentração do DNA amplificado. Os parâmetros utilizados na reação de sequenciamento foram: 25 ciclos de 96°C por 30s, 94°C por 10s, 50°C por 5s e 60°C por 4min. Os produtos da reação foram analisados em um sequenciador MJ Research INC (PTC-100 Programmable Thermal Controller).

O alinhamento das sequências foi feito no programa ClustalX ver. 1.83 (Thompson *et al.*, 1997) e refinado manualmente no programa BioEdit (Hall, 1999). O alinhamento resultou em 743 caracteres. Desses, 60 caracteres correspondentes às posições 25, 26, 27, 51, 54, 61, 62, 67, 68, 86, 95, 104, 105, 106, 125, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 148, 178, 179, 204, 225, 230, 231, 232, 237, 253, 262, 263, 264, 282, 287, 288, 289, 290, 388, 434, 475, 487, 488, 489, 490, 491, 511, 524, 527, 528, 551, 563, 582, 619, 650, 668, 708, 738 foram desconsiderados por dificuldades de acesso à homologia. ‘Indels’ foram tratados como quinto estado e codificados, para poucas posições, usando a ‘codificação simples’ (Simmons & Ochoterena, 2000). A matriz molecular final da rnlITS resultou em 675 caracteres. Regiões iniciais e finais de algumas sequências não foram obtidas e, portanto, tratadas como ‘missing values’.

Figura 1. *Nectandra puberula* (Schott) Nees. (A-B) Flor. ct, conação das tépalas; r, receptáculo; rup, ruptura entre tépalas e receptáculo; t, tépalas. *Nectandra oppositifolia* Nees. (C) Papilas na face adaxial da tépalas. *Ocotea lancifolia* (D) Flor feminina. ed, estaminódio do ciclo II; p, pistilo. (E) Flor masculina. e, estame do ciclo II; pd, pistilódio. *Aniba firmula* (Nees & Mart.) Mez. (F) Anteras 2-esporangiadas. sp, saco polínico ou esporângio. *Ocotea odorifera*. (G) Anteras 4-esporangiadas. sp, saco polínico ou esporângio. *Licaria armeniaca* (Nees) Kosterm. (H) Ciclo I sem esporângios. *Licaria bahiana* Kurz. (I) Ciclo III com deiscência apical. sp, sacos polínicos ou esporângios. *Urbanodendron verrucosum* (Nees) Mez. (J) Pares de glândulas nectaríferas nos ciclos I e II. gn, par de glândulas nectaríferas. *Nectandra oppositifolia* Nees (K). Anteras papilosas no ciclo I. *Ocotea odorifera* (L). Detalhe das papilas nas anteras do ciclo I. Coleções: (A-B) Mello-Silva 2180 (SPF); (C, K) Assis 796 (SPF); (D) Mello-Silva 2569 (SPF); (E) Souza 8511 (SPF); (F) Assis 602 (SPF); (G, L) Assis 1167 (SPF); (H) Lobo 29369 (SPF); (I) Thomas 13429 (SPF); (J) Assis 1021 (SPF). Barra de escalas: (A) 0,5 mm; (B, G, I, J-K) 100 µm; (C) 10 µm; (D-E) 200 µm; (F, H) 50; (L) 25 µm.

3.2.4. Análises cladísticas

Análises cladísticas dos dados morfológicos e moleculares isolados e combinados foram simuladas no programa T.N.T. ver. 1.0 (Goloboff *et al.*, 2003), usando o procedimento de busca heurística de árvores e seguindo as recomendações de Goloboff *et al.* (2008): adição aleatória de sequências 1000 mais TBR, retendo 10 cladogramas por réplica e até 10000 árvores. O suporte de Bremer (SB) foi calculado encontrando até 1000 passos extra de árvores sub-ótimas, retendo 10000 árvores. O programa MacClade (Maddison & Maddison, 2000) foi utilizado para a otimização dos caracteres morfológicos no cladograma de consenso.

3.2.5. Consenso e indeterminação de hipóteses

O consenso estrito (Sokal & Rohlf, 1981) foi utilizado como forma de solucionar a indeterminação resultante de múltiplas hipóteses filogenéticas igualmente parcimoniosas, que competem entre si e cuja evidência não fornece quaisquer subsídios para a preferência por uma delas (Newton-Smith, 2001).

3.3. Resultados e discussão

3.3.1. Complexo *Ocotea*

Chanderbali *et al.* (2001) forneceram as primeiras hipóteses de monofiletismo do complexo *Ocotea* com base em evidência molecular. Suas hipóteses são um cladograma de consenso estrito de dados plastidiais, um cladograma de consenso de Adams e um dos 126 cladogramas igualmente parcimoniosos da rnlTS.

No presente estudo, a análise morfológica dos 32 caracteres, dos quais 30 foram informativos para parcimônia, resultou em 1120 árvores igualmente parcimoniosas (comprimento 140 passos), das quais o consenso estrito é apresentado na Fig. 2. O monofiletismo do complexo *Ocotea* não foi confirmado e os dados morfológicos geraram pouca resolução. Os caracteres 11 e 16, correspondentes aos ciclos estaminais I e II, não foram informativos para parcimônia. Esses ciclos são ausentes ou presentes no gênero *Licaria*, amostrado apenas por espécies que têm a última condição (estéril). *Mezilaurus triunca* é o único táxon amostrado que não os possui. A informação desses caracteres na análise de parcimônia depende da amostragem de mais espécies de *Licaria* e *Mezilaurus*.

Dos 675 caracteres da rnlTS, 266 foram informativos para parcimônia e, destes, 67 foram provenientes da codificação dos ‘indels’. A análise molecular resultou em 1302 árvores igualmente parcimoniosas (comprimento 1510 passos). O consenso estrito dessas árvores é apresentado na Fig. 3. O monofiletismo do complexo *Ocotea* não é confirmado mas a resolução do cladograma é consideravelmente melhor do que aquela gerada pelos dados morfológicos. O não-monofiletismo do complexo deveu-se ao posicionamento de *Aiouea*, *Cinnamomum* e *Laurus*. Esses gêneros, juntamente com *Licaria bahiana*, formaram um clado dentro do complexo *Ocotea* sustentado pela congruência de 22 ‘indels’ (caracteres 200-221). A similaridade morfológica entre esses gêneros nunca foi apontada na literatura, embora *Aiouea* e *Cinnamomum* compartilham os ciclo IV sagitado. A análise também demonstrou que a rnlTS é consideravelmente variável dentro de uma mesma espécie, como exemplo, *Nectandra cuspidata*, cujos dois terminais amostrados não emergiram como irmãos. O mesmo aconteceu em *O. guianensis*, enquanto a variação foi menor

Figura. 2. Consenso estrito de 1120 árvores mais parcimoniosas ($C = 140$) resultante da análise dos dados morfológicos. Números correspondem aos valores do suporte de Bremer.

Figura. 2. Continuação.

Figura. 3. Consenso estrito de 1302 árvores mais parcimoniosas ($C = 1510$) resultante da análise dos dados da rnlITS. Números correspondem aos valores do suporte de Bremer. Linhas verticais indicam o parafiletismo do complexo *Ocotea*.

Figura. 3. Continuação.

em *Endlicheria paniculata* e *Ocotea pulchella* (Fig. 3). Explicações para essas divergências estão além do escopo desse estudo. Todavia, esses resultados ilustram um conflito entre o conceito taxonômico de espécie baseado em morfologia e a topologia resultante da análise dos dados moleculares.

A análise combinada resultou em 2861 árvores igualmente parcimoniosas (comprimento 1525 passos), das quais o consenso estrito é apresentado na Fig. 4. A topologia confirma o monofiletismo do complexo *Ocotea* (SB = 16) e a resolução é consideravelmente melhor do que nas filogenias morfológica e molecular. No entanto, o complexo é sustentado apenas por sinapomorfias moleculares. Consequentemente, a delimitação desse clado de 750 espécies predominantemente neotropicais é problemática. Seguindo o princípio de evidência total (Kluge, 1989; Rieppel, 2003, 2009; Lecointre & Deleporte, 2005; vide Capítulo 1), essa análise combinada será utilizada para justificar a hipótese de monofiletismo do complexo *Ocotea* e suas relações filogenéticas internas.

3.3.2. Clado A

O clado A é constituído pelos gêneros *Dicypellium*, *Ocotea* subgen. *Dendrodaphne*, *Paraia*, *Systemonodaphne* e *Urbanodendron* (SB = 19) e suas sinapomorfias morfológicas são tépalas persistentes na cúpula (**8[1]**) e cúpula com margem dupla (**32[1]**). No entanto, tépalas decíduas ocorrem como reversão em *Ocotea* subgen. *Dendrodaphne*. Tépalas persistentes surgiram independentemente em certas espécies de outros gêneros, tais como *Endlicheria*, *Ocotea*, *Persea*, *Pleurothyrium* e *Rhodostemonodaphne*. As relações dentro do clado A são idênticas àquelas de Chanderbali *et al.* (2001). Dentro desse clado há uma grande diversidade de características do androceu, tradicionalmente utilizadas na circunscrição dos gêneros (veja Rohwer, 1988; van der Werff, 1991a). Em Chanderbali *et al.* (2001), *Dicypellium* é polifilético. No entanto, *Dicypellium caryophyllaceum* (Mart.) Nees teve amostrada apenas a região ITS 1, o que pode ter influenciado o resultado. O clado *Ocotea* subgen. *Dendrodaphne* / *Paraia* (SB = 22) é sustentado pelo crescimento rítmico dos ramos (**1[1]**), uma condição que surgiu múltiplas vezes dentro do complexo *Ocotea*, por exemplo, em espécies de *Aniba*, *Endlicheria*, do grupo *Ocotea indecora* e *Pleurothyrium*. As sinapomorfias morfológicas do clado *Ocotea* subgen. *Dendrodaphne* (SB = 25) são tépalas e anteras papilosas (**9[2]**, **28[1]**), estames dos ciclos I e II ligulados (**12[1]**, **17[1]**) e tépalas decíduas na maturidade dos frutos (**8[0]**). *Dicypellium* é definido pelo ciclo estaminal I ligulado (ou tepalóide) (**12[1]**) sem esporângios (**13[0]**). *Systemonodaphne geminiflora* possui os estames do ciclo III conatos (**21[1]**). *Urbanodendron* (SB = 29) tem como

sinapomorfias um par de glândulas nectaríferas na base dos ciclos estaminais I e II (**15[1]**, **20[1]**) (Fig. 1J). Embora *Phyllostemonodaphne geminiflora* (Mez) Kosterm. e *Gamanthera herrerae* van der Werff não tenham sido amostrados nem em Chanderbali *et al.* (2001) nem aqui, provavelmente eles pertencem ao clado A, como já sugerido por Chanderbali *et al.* (2001), pois possuem as sinapomorfias deste. No entanto, as tépalas são decíduas em *Gamanthera*. Além disso, *Phyllostemonodaphne geminiflora* poderia compartilhar com *Dicypellium* os estames do ciclo I ligulados e sem locelos, ou com *Urbanodendron* as glândulas nectaríferas nos estames do ciclo II. *Gamanthera herrerae*, por sua vez, poderia dividir com *Systemonodaphne geminiflora* os estames do ciclo III conatos, uma condição encontrada homoplasticamente nas espécies do grupo *O. guianensis* (cf. Rohwer, 1986). *Ocotea insularis* emerge como táxon-irmão deste clado A, contrastando com a filogenia de Chanderbali *et al.* (2001), onde ela parece como táxon-irmão de *Aiouea costaricensis* (Mez) Kosterm. Esta última amostrada apenas pela rnlTS 1.

3.3.3. Clado B

O clado *Aniba* / *Licaria* (SB = 15) tem como sinapomorfia anteras 2-esporangiadas no ciclo III (**22[2]**), já apontadas por Kubitzki & Renner (1982) como similaridade entre esses gêneros, além de receptáculo floral profundo, pistilo delgado e inflorescências contraídas, caracteres não considerados no presente trabalho. Em Chanderbali *et al.* (2001) a relação *Aniba* / *Licaria* não existe. *Licaria* emergiu como grupo-irmão do clado *Dicypellium* / *Ocotea* subgen. *Dendrodaphne* / *Paraia* / *Systemonodaphne* / *Urbanodendron*, enquanto *Aniba* como grupo-irmão de *Ocotea rhynchophylla*. Em nossa análise combinada, cúpulas com margem dupla (**32[1]**) são homoplasias ocorrentes em *Licaria*, no clado A e em espécies dos grupos *O. guianensis*, *O. indecora*, *O. lancifolia* e *Pleurothyrium*. Anteras 2-esporangiadas nos ciclos I e II (**13[2]**, **18[2]**) (Fig. 1F) são sinapomorfias de *Aniba* (SB = 21), mas encontradas independentemente em *Endlicheria* e *Urbanodendron* (Fig. 1J). *Licaria* (SB = 20) tem como sinapomorfias estames dos ciclos I e II sem esporângios (**13[1]**, **18[1]**) (Fig. 1H) e deiscência do ciclo III apical (**23[3]**) (Fig. 1I).

3.3.4. Clado C

Esse clado é formado pelos grupos *Ocotea aciphylla* e *O. indecora* (SB = 13) e tem como sinapomorfias as tépalas e anteras papilosas (**9[2]**, **28[1]**) (Fig. 1G e L). Todavia, essas condições morfológicas são encontradas independentemente nos clados D, E e F, e em *O.* subgen. *Dendrodaphne*. Rohwer (1986) também apontou similaridades morfológicas entre esses dois

Figura. 4. Consenso estrito de 2861 árvores mais parcimoniosas ($C = 1525$) resultante da análise combinada dos dados morfológicos e da rnlTS. Números correspondem aos valores do suporte de Bremer. Linhas verticais indicam os clados A-I discutidos no texto.

Figura. 4. Continuação.

grupos. Em contraste, em Chanderbali *et al.* (2001), *O. rhynchophylla*, pertencente ao grupo *O. aciphylla*, emergiu como irmã de *Aniba*; enquanto *O. calliscypha*, erroneamente identificada por Chanderbali *et al.* (2001) como *O. odorifera* (Assis & Mello-Silva, dados não publicados, a; vide Capítulo 5), emergiu como irmã do clado *Aniba* / *O. rhynchophylla*. No clado C, o crescimento rítmico dos ramos pode ter evoluído indepentemente em *O. indecora* e no clado formado por *O. calliscypha*, *O. odorifera*, *O. prolifera* e *O. ramosissima*, ou se originado uma vez e ter sido perdido em *O. porosa*. Com base nessa última hipótese, o grupo *O. indecora* seria definido pelo crescimento rítmico.

3.3.5. Clados D, E e F

O clado D está representado por espécies de *Nectandra* p.p. e *Pleurothyrium* (SB = 15); o clado E pelas espécies do grupo *N. coriacea* (SB = 23); e o clado F pelas espécies dos grupos *Ocotea botrantha* e *O. helicterifolia* (SB = 13). Chanderbali *et al.* (2001) também confirmaram o monofiletismo desses grupos e o polifiletismo de *Nectandra*. Naquele trabalho, o clado *Nectandra* p.p. / *Pleurothyrium* emergiu mais próximo do clado *Ocotea* p.p. / *Endlicheria* / *Rhodostemonodaphne*. Em nossa análise há uma politomia que impede o conhecimento das relações entre os clados D, E, F, (G, H) e *Umbellularia californica*, embora indique o não monofiletismo de *Nectandra*. Por causa da politomia, a definição de sinapomorfias morfológicas desses clados não é clara. No entanto, os representantes dos clados D, E e F possuem tépalas (Fig. 1C) e anteras papilosas (**9[2]**, **28[1]**) (Fig. 1K), e gamotepalia (**7[1]**) (Fig. 1A e B), o que talvez possa se revelar uma sinapomorfia de um possível clado mais inclusivo que englobe os três. Chanderbali *et al.* (2001) sugerem que inflorescências umbeladas originárias das axilas de involúcros, i.e., catafilos, definiriam *Umbellularia*, tendo aparecido independentemente em outros gêneros posicionados em Laureae. Nossa análise confirma somente a sinapomorfia inflorescência umbelada (**5[0]**), já que a presença de catafilos (**4[1]**) seria condição plesiomórfica no complexo *Ocotea*, embora catafilos desapareceram no clado H e reapareceram independentemente em certas espécies de *Endlicheria*, *Ocotea* e *Rhodostemonodaphne*.

3.3.6. Clado G

Esse clado corresponde ao grupo *Ocotea minarum* (SB = 5) e sua sinapomorfia é a ginodioícia (**10[1]**). O clado G emerge como irmão do clado H, de tal forma que essa relação (SB = 6) foi determinada pela ordenação do caráter 10. Entretanto, a topologia não confirma nossa premissa inicial de ordenação, indicando um cenário no qual as condições ginodióica (clado G)

e dióica (clado H) derivaram da condição hermafrodita. Essa é a primeira análise filogenética de Lauraceae a amostrar espécies que compartilham ginodioicia e a sustentar aquele cenário. Bawa (1980) mostrou vários exemplos de derivação da dioicia a partir de ambos hermafroditismo e ginodioicia em plantas floríferas.

3.3.7. Clado H

O clado H é constituído pelas espécies dióicas de *Ocotea*, *Endlicheria* e *Rhodostemonodaphne* (SB = 9), e sua sinapomorfia é a dioicia (**caráter 10[2]**) (Fig. 1D e E). Chanderbali *et al.* (2001) e Chanderbali (2004) também apontaram o monofiletismo desse clado e destacaram que certas espécies de *Endlicheria* são mais próximas das espécies de *Rhodostemonodaphne* e que as anteras 2-esporangiadas surgiram múltiplas vezes dentro do clado *Endlicheria* / *Rhodostemonodaphne*. Contrariamente, em nossa análise, as espécies de *Endlicheria* emergem mais próximas entre si, embora haja exceções, como o posicionamento de *R. kunthiana* dentro do clado das espécies de *Endlicheria* e a relação entre *E. punctulata* e *Ocotea diospyrifolia*. Isso sugere que no clado H houve duas origens independentes das anteras 2-esporangiadas e o reaparecimento das anteras 4-esporangiadas em *R. kunthiana*. *Endlicheria rubrifolia*, *E. ruforamula* e *R. kunthiana* compartilham três deleções (caracteres 61-64, 68-71 e 85-87), que sustentam a relação entre elas. Além disso, a análise combinada revela que anteras 2-esporangiadas nos ciclos I, II e III (**13[2]**, **18[2]**, **23[2]**) são sinapomorfias dentro do clado *Endlicheria* p.p. / *Rhodostemonodaphne* (SB = 8) (contra Chanderbali *et al.*, 2001; Chanderbali, 2004), e como previamente notado evoluíram múltiplas vezes no complexo *Ocotea*.

3.3.8. ‘Indels’, congruência e relações talvez espúrias

Alguns dos clados resultantes da análise de evidência total são sustentados por ‘indels’. O clado dos grupos externos *Sassafras*, *Parasassafras*, *Iteadaphne*, *Laurus*, *Aiouea* e *Cinnamomum* é sustentado pela congruência de ‘indels’ dos caracteres 187-204 e 207-231. Nesse clado há ainda o surgimento homoplástico da dioicia, que sustenta também o clado A, com reversão para o hermafroditismo em *Aiouea* e *Cinnamomum*. Essa é uma série de transformação complexa e, ontologicamente, pouco provável. Outros exemplos são o clado *Licaria bahiana*, *Laurus*, *Aiouea* e *Cinnamomum* resultante da análise separada da rnlTS, bem como o posicionamento de *Rhodostemonodaphne kunthiana* como irmão de *Endlicheria rubrifolia*, na análise de evidência total, implicando no reaparecimento de anteras 4-esporangiadas. Tais relações condicionadas pela congruência de ‘indels’ talvez sejam espúrias. No entanto, surgimentos múltiplos ou

ressurgimento de características morfológicas complexas têm sido aceitos por vários autores (Whiting *et al.*, 2003; Agnarsson & Miller, 2008).

3.3.9. Análises separadas e combinadas, morfologia e moléculas

A simulação de análises separadas e combinadas, e o uso de dados morfológicos e moleculares na reconstrução filogenética têm sido amplamente discutidos (e.g., Nixon & Carpenter, 1996; Baker & Gatesy, 2002; Scotland *et al.*, 2003; Jenner, 2004; Lecointre & Deleporte, 2005; Wortley & Scotland, 2006; Pisani *et al.*, 2007; Hermsen & Hendricks, 2008; Rieppel, 2009; vide Capítulo 1). Análises combinadas produzem, em geral, melhor resolução que análises separadas (Wortley & Scotland, 2006) o que é confirmado no presente estudo (contra Swenson *et al.*, 2008). A resolução é melhor nos cladogramas molecular e combinado do que no morfológico, e a topologia do cladograma de consenso estrito gerado pela análise combinada foi definida principalmente pelas homologias moleculares. Todavia, isso não implica que os dados morfológicos não foram influentes e robustos. De fato, somente na análise combinada o complexo *Ocotea* emerge como monofilético, assim como os gêneros *Aniba* e *Licaria*, parafiléticos nas análises morfológica e/ou molecular, e a emergência o clado C. Um caso semelhante é visto em Lepidoptera – os caracteres morfológicos não forneceram sinal filogenético significativo e as filogenias moleculares geraram relações espúrias quando comparadas às classificações tradicionais. Por outro lado, a análise combinada gerou melhor resolução e topologias congruentes com tais classificações (Wahlberg *et al.*, 2005).

Vários estudos (e.g., Baker *et al.*, 1998; Carpenter & Wheeler, 1999; Baker & Gatesy, 2002; Edgecombe *et al.*, 2002; Giribet *et al.*, 2002; Meier & Wiegmann, 2002; Schulmeister *et al.*, 2002; Stach & Turbeville, 2002; Lundberg & Bremer, 2003; Wahlberg & Nylin, 2003; Wahlberg *et al.*, 2005; Crowe *et al.*, 2006; Bybee *et al.*, 2008; Hermsen & Hendricks, 2008) têm mostrado os efeitos sinérgicos de combinar dados morfológicos e moleculares e a importância dessa integração para a classificação, a evolução de caráter e a descoberta de sinapomorfias morfológicas. Da mesma forma, o aparecimento de sinapomorfias morfológicas para a maioria dos clados do complexo *Ocotea* foi resultante da análise combinada. Essas sinapomorfias poderão ser utilizadas em uma classificação filogenética dos gêneros do complexo *Ocotea* (veja discussão abaixo), bem como em cenários sobre evolução de caráter. De fato, sob o aspecto da otimização dos caracteres, há que se considerar as diferenças resultantes do mapeamento sobre cladogramas moleculares, morfológicos e de evidência total (Hermsen & Hendricks, 2008; vide Capítulo 1). Isso pode ser exemplificado na comparação da filogenia da mITS de Chanderbali

et al. (2001) com a filogenia combinada aqui apresentada. Aqueles autores hipotetizaram múltiplas origens das anteras 2-esporangiadas (ciclos I, II e III) dentro do clado *Endlicheria* / *Rhodostemonodaphne* (excluindo *E. punctulata*), enquanto nossa filogenia sustenta uma origem única. Isso enfatiza a importância de ambas as evidências, morfológica e molecular, na reconstrução da filogenia (vide Capítulo 1; contra Scotland *et al.*, 2003).

3.3.10. Morfologia e homologia, diversidade e modularidade

A diversidade genérica de Lauraceae está relacionada, principalmente, às configurações do androceu (Kostermans, 1957), que são melhor interpretadas à luz da relação homologia-modularidade e filogenia (cf. Rieppel, 2005). As hipóteses de homologia deste estudo foram baseadas em topologia e conectividade. No entanto, estudos de biologia do desenvolvimento e genética serão necessários para esclarecer as associações e dissociações relativas à presença e esterilidade dos ciclos, e ao número e disposição dos esporângios. Como exemplo, o grande clado I, que acomoda os clados D, E, F, (G, H) e *Umbellularia*, possui geralmente as condições plesiomórficas do androceu, como a presença dos ciclos estaminais I, II e III e anteras 4-esporangiadas (2-esporangiadas em espécies de *Endlicheria*). Em contraste, o clado J, irmão de I, possui a maior diversidade de configurações ou novidades evolutivas. Como exemplo, as peças estaminais podem ser estéreis, modificadas ou ausentes e o número de locelos é variável em muitos táxons do clado J. Por exemplo, em *Aniba*, os ciclos I e II são 2-esporangiados, enquanto no seu grupo-irmão, *Licaria*, os esporângios são ausentes. Além disso, o ciclo III é fértil e bi-esporangiado nesses dois gêneros. Uma possível explicação para isso seria que os mecanismos genéticos e de desenvolvimento atuam de formas distintas, resultando em associações e dissociações de homólogos (Rieppel, 2005; Wagner, 2007). Também, com respeito à integração entre modularidade e reprodução (Eble, 2005), é necessário explicar ambos os processos genéticos e evolutivos relativos à cladogênese que resultou na ginodioicia (clado G) e na dioicia (clado H), e se há uma relação desses processos com a maior diversidade específica do segundo clado (250-300 spp.) em comparação com o primeiro (ca. 17 spp.).

3.3.11. Em direção a uma classificação filogenética dos gêneros do complexo *Ocotea*

A classificação dos gêneros de Lauraceae sofreu grandes mudanças ao longo de sua história (Nees von Esenbeck, 1833, 1836; Meissner, 1864, 1866; Mez, 1889; Kostermans, 1957; Rohwer, 1986; van der Werff & Richter, 1996). A classificação moderna dos gêneros neotropicais da família está fundamentada em Mez (1889), e as inovações são basicamente descrições de

novos táxons (e.g., Rohwer *et al.*, 1991; van der Werff, 1991). Atualmente, apesar dos problemas (e.g., van der Werff & Richter, 1996), parece haver um consenso sobre as circunscrições dos gêneros neotropicais (van der Werff, 1991a; Rohwer, 1986, 1993a; Assis *et al.*, 2004, 2005; Baitello & Marcovino, 2004; Chanderbali, 2004; Madriñán, 2004a, b; Quinet, 2005). No entanto, à medida que análises filogenéticas têm sido elaboradas, confirma-se que os gêneros com maior diversidade específica, e.g., *Endlicheria*, *Nectandra*, *Ocotea* e *Rhodostemonodaphne*, não são monofiléticos. Apesar do acúmulo de dados filogenéticos (Rohwer, 2000; Chanderbali *et al.*, 2001; Rohwer & Rudolph, 2005), a ligação entre filogenia e taxonomia (Wheeler, 2004; Franz, 2005a; vide Capítulo 1), que resultaria numa classificação filogenética dos gêneros do complexo *Ocotea*, ainda não foi estabelecida.

O consenso estrito da análise combinada indica que essa classificação resultaria na recircunscrição, sinonimização, restabelecimento e, talvez, criação de gêneros. A estimativa do número de espécies dentro dos clados é baseada em revisões e sinopses (Kubitzki & Renner, 1982; Rohwer, 1986, 1988, 1991, 1993b; Rohwer *et al.*, 1991; van der Werff, 1993, 1999, 2002; Kurz, 2000; Chanderbali, 2004; Madriñán, 2004b; vide Capítulos 4 e 5). As sinapomorfias morfológicas são utilizadas indutivamente para posicionar espécies não incluídas na análise combinada no esquema de classificação, onde os dados moleculares são *relativamente* omitidos. A partir dessa perspectiva, a informação morfológica tem um valor prático e histórico incontestável na ciência empírica. Mas ao mesmo tempo que esse tipo de generalização é indispensável na sistemática o seu poder de projeção é relativo, por causa da integração de aspectos epistemológicos e ontológicos, tais como a não-inclusão de todos os táxons na análise, a não-observação da evidência molecular, a redefinição de hipóteses de homologia (morfológica e molecular) e a contingência evolutiva (Kitcher, 1993; Rieppel, 2006; vide Capítulo 1).

O clado A abriga uma grande diversidade de gêneros representados por poucas ou, até mesmo, uma espécie, *Dicypellium* (2 spp.), *Gamanthera* (1 sp.). *Ocotea* subg. *Dendrodaphne* (ca. 10 sp.), *Paraia* (1 sp.), *Phyllostemonodaphne* (1 sp.), *Systemonodaphne* (1 sp.) e *Urbanodendron* (3 spp.) (Rohwer, 1986, 1988; van der Werff, 2002). A combinação dos gêneros e do subgênero do clado A em um único gênero, *Dicypellium*, seria sustentada pelas tépalas persistentes na maturidade dos frutos e pela cúpula com margem dupla. Esses gêneros podem ser, em geral, reconhecidos por sinapomorfias morfológicas, e a estabilidade de suas classificações poderia ser mantida. *Ocotea* subgen. *Dendrodaphne* deveria ser elevado ao gênero *Dendrodaphne* Beurl., acomodando cerca de 10 espécies (Rohwer, 1986; van der Werff, 2002). No entanto, seria melhor aplicar o princípio da informação filogenética em classificações e sinonimizar esses

táxons de pouquíssimos representantes em comparação ao restante da família (Backlund & Bremer, 1998). O centro de diversidade específica do clado A é a floresta amazônica, exceto de *Phyllostemonodaphne* e *Urbanodendron*, endêmicos da floresta atlântica do sudeste do Brasil.

O clado B é representado por *Aniba* (40-50 spp.) (Kubitzki & Renner, 1982; van der Werff, 1991a; Rohwer, 1993a) e *Licaria* (ca. 40 spp.) (Kurz, 2000). A sinonimização desses gêneros não seria recomendável, pois ambos têm suas respectivas sinapomorfias e um número considerável de espécies. *Aniba* é filogeneticamente caracterizado pelas anteras 2-esporangiadas nos ciclos I e II, e *Licaria* pelos estames dos ciclos I e II sem esporângios, deiscência do ciclo III apical e cúpulas com margem dupla. Ambos os gêneros têm seus centros de diversidade na floresta amazônica.

O clado C acomoda as espécies dos grupos *Ocotea aciphylla* (ca. 15 spp.) e *O. indecora* (20 spp.) (Rohwer, 1986; Assis & Mello-Silva, dados não publicados, a, b, c; vide Capítulos 4 e 5). A recircunscrição de *Ocotea* com base na dioícia e, portanto, acomodando espécies de *Endlicheria* e *Rhodostemonodaphne*, resultaria na transferência das espécies hermafroditas de *Ocotea* para outros gêneros ou, até mesmo, na criação de novos gêneros. Por exemplo, a delimitação de um gênero novo correspondente ao clado C. Esse gênero teria como sinapomorfias as tépalas e anteras papilosas, que ocorrem independentemente nas espécies dos clados D, E e F, e em *Ocotea* subgen. *Dendrodaphne*. Aproximadamente 35-40 espécies fariam parte do novo gênero, com centro de diversidade na floresta atlântica do sudeste do Brasil.

Se o acúmulo de evidências indicar uma origem comum dos clados D, E e F, seus binômios deveriam ser tratados como *Nectandra*. Isso implicaria na transferência de 45-50 espécies de *Pleurothyrium* e de cerca de 30 espécies dos grupos *O. heydeana* e *O. helicterifolia* para *Nectandra*. Todavia, certas espécies desses dois grupos de *Ocotea* foram já posicionadas em *Nectandra* (Rohwer, 1986, 1991, 1993b; van der Werff, 1999, 2002). Sob uma nova circunscrição, *Nectandra* passaria das atuais 120 espécies para cerca de 200 e sua diagnose filogenética seria tépalas e anteras papilosas e gamotepalia, e teria como centro de diversidade a floresta amazônica da encosta andina.

O clado G corresponde ao grupo *Ocotea minarum* (Rohwer, 1986) e ao gênero *Gymnobalanus* (Nees von Esenbeck, 1833), posteriormente sinonimizado em *Ocotea* por Mez (1889). Dessa forma, *Gymnobalanus* deveria ser restabelecido com cerca de 17 espécies (Rohwer, 1986; van der Werff & Vicentini, 2000) e teria como diagnose filogenética a ginodioícia. A diversidade de espécies do clado G está na floresta amazônica e, secundariamente, na floresta atlântica do sudeste do Brasil.

O clado H é composto por *Ocotea* p.p. (espécies dióicas, 150-200 spp.), *Endlicheria* (60 spp.) e *Rhodostemonodaphne* (41 spp.). Sua classificação resultaria na combinação dos binômios de *Endlicheria* e *Rhodostemonodaphne* em *Ocotea*. Consequentemente, 250-300 espécies seriam acomodadas nesse clado (Mez, 1889; Rohwer, 1986; van der Werff, 2002; Baitello & Marcovino, 2004; Chanderbali, 2004; Madriñán, 2004b), que teria como diagnose filogenética a dioícia. O centro de diversidade específica do clado H é a floresta amazônica e, secundariamente, a floresta atlântica do sudeste do Brasil.

A circunscrição de *Umbellularia* (1 sp.), participante da grande politomia do clado I, só deverá ser mantida se o gênero se revelar grupo-irmão dos demais e, dessa forma, sustentada pelas inflorescências umbeladas.

O posicionamento de *Ocotea insularis* precisa ser reinvestigado à medida que espécies morfológicamente similares a ela forem incluídas nas análises. Seu posicionamento como irmã do clado A é sustentado apenas por dados moleculares. Além disso, na análise de Chanderbali *et al.* (2001), *O. insularis* emergiu como táxon-irmão de *Aiouea costaricensis*.

Finalmente, estudos futuros necessários para o estabelecimento de uma classificação filogenética dos gêneros do complexo *Ocotea* deveriam ser focados nos seguintes pontos:

1) amostragem de espécies tipos;

2) amostragem da maioria das espécies hermafroditas de *Ocotea*. Rohwer (1986) delimitou 12 grupos informais de espécies hermafroditas, bem como posicionou certas espécies isoladamente. Atualmente, *Ocotea* acomoda cerca de 150 espécies hermafroditas. Poucos grupos foram amostrados no presente estudo (*O. aciphylla*, *O. helicterifolia*, *O. heydeana*, *O. indecora*, *O. insularis*, e *O.* subgen. *Dendrodaphne*). O estabelecimento de uma recircunscrição completa de *Ocotea* depende fundamentalmente do posicionamento das espécies que possuem essa condição plesiomórfica da sexualidade.

3) amostragem das espécies paleotropicals de *Ocotea*. Essas espécies não foram amostradas neste estudo. Em Chanderbali *et al.* (2001) há um clado que as abriga.

4) amostragem de um número mais representativo de espécies referentes aos outros gêneros, bem como os gêneros *Gamanthera* e *Phyllostemonodaphne*.

5) análise combinada de novas regiões moleculares com os dados da rnlTS e morfologia. Apesar da morfologia gerar impacto na reconstrução da filogenia, esta foi grandemente determinada pelas homologias da rnlTS. Além disso, a reanálise de certos caracteres dessa região, com número elevado de ‘indels’, é necessária, pois a congruência entre estes caracteres parece gerar relações espúrias (cf. Kearney & Rieppel, 2006).

6) análise dos caracteres morfológicos, principalmente aqueles relativos ao androceu, à luz da biologia do desenvolvimento, genética, modularidade e filogenia.

3.4. Considerações finais

De acordo com Chanderbali *et al.* (2001), em Lauraceae, caracteres morfológicos apropriados para emprego em classificações que expressem as relações evolutivas são difíceis de acessar, sinapomorfias morfológicas não são notadas em vários clados com alta sustentação molecular, e alguns bons caracteres, como o número de esporângios, são homoplásticos e, portanto, frágeis para a construção de classificações. Nossos resultados, entretanto, contrastam com os argumentos desses autores. A maioria dos clados inferidos são definidos por sinapomorfias morfológicas, de tal forma que ambos, clados e sinapomorfias, poderiam ser traduzidos em táxons e diagnoses. Embora certas sinapomorfias sejam homoplasias em níveis mais inclusivos de universalidade, isso não compromete seu potencial para o estabelecimento de uma classificação nova. Todavia, a ocorrência de anteras 2-esporangiadas como uma condição homoplástica pode ser um indício da perda de ambos locelos superiores e inferiores. Parece então que o desafio é a construção de uma base causal eficaz sobre a relação de homologias táxica e transformativa (2 esporângios inferiores $\leftarrow$ 4 esporângios $\rightarrow$ 2 esporângios superiores) desses caracteres e seu uso na classificação. De fato, a ocorrência de homoplasia indica a necessidade de reexaminação da hipótese inicial de homologia (Franz, 2005b). Mas em determinados casos e diante de certas limitações a hipótese inicial se mantém, de forma que vários autores (e.g., Sober, 1988; de Carvalho, 1996; Hermsen & Hendricks, 2008; vide Capítulo 1) defendem e exemplificam a importância de homoplasias em sistemática e evolução. Da mesma forma, a filogenia de evidência total aponta claramente conjuntos de sinapomorfias e homoplasias morfológicas úteis na identificação dos clados.

Mas antes da construção de uma classificação filogenética dos gêneros do complexo *Ocotea*, a amostragem de um número mais representativo de espécies é fundamental, principalmente daquelas hermafroditas. A taxonomia e a nomenclatura desse gênero polifilético e altamente diversificado, com 300-350 espécies, é extremamente complexa. Com exceção dos trabalhos mais antigos (e.g., Nees von Esenbeck, 1833, 1836; Meissner, 1864, 1866; Mez, 1889), poucos trabalhos de revisão ou sinopses de *Ocotea* foram realizados ao longo de quase 120 anos (Rohwer, 1986, 1991; van der Werff, 1999, 2002; vide Capítulos 4 e 5). Ironicamente, as revisões elaboradas até o momento (Rohwer, 1991; van der Werff, 1999; vide Capítulos 4 e 5) são todas de

espécies hermafroditas, que, dentro de uma classificação filogenética, não seriam posicionadas em *Ocotea*. Com exceção do clado *O.* subgen. *Dendrodaphne*, as topologias moleculares de Chanderbali *et al.* (2001) não forneceram base para acomodar espécies hermafroditas de *Ocotea* em clados delimitados por sinapomorfias morfológicas (van der Werff, 2002). Em contraste, nossa análise combinada sustenta o clado C, que é definido pelas tépalas e anteras papilosas, acomodando as espécies dos grupos *O. aciphylla* e *O. indecora*.

Uma classificação filogenética dentro do complexo *Ocotea* resultaria na recircunscrição, sinonimização, restabelecimento e criação de gêneros. Aliados a essas abordagens de sistemática, estudos de biologia do desenvolvimento, genética e modularidade, embasando as hipóteses causais de homologia, principalmente aquelas relativas às partes do androceu, também seriam relevantes. Finalmente, consideramos que a sistemática de Lauraceae necessita de ambos estudos evolutivo-filogenéticos e taxonômico-nomenclaturais, para substituir os grupos não-monofiléticos (nominais) pelos monofiléticos (naturais), subsidiando o conhecimento e a conservação da biodiversidade (vide Capítulo 2).

3.5. Referências

- Agnarsson, I., Miller, J.A. 2008. Is ACCTRAN better than DELTRAN? *Cladistics* 24, 1032-1038.
- Assis, L.C.S., Mello-Silva, R. Dados não publicados, a. Three new species of *Ocotea* (Lauraceae) from the Brazilian Atlantic forest. *Rodriguésia*, em revisão.
- Assis, L.C.S., Mello-Silva, R. Dados não publicados, b. Three new species of *Ocotea* (Lauraceae) from the “campos rupestres” of Brazil. *Brittonia*, em revisão.
- Assis, L.C.S., Mello-Silva, R. Dados não publicados, c. Two new species of *Ocotea* (Lauraceae) from the Brazilian “restinga”. *Novon*, em revisão.
- Assis, L.C.S., Mello-Silva, R., van der Werff, H. 2004. Flora de Grão-Mogol, Minas Gerais: Lauraceae. *Bol. Bot. Univ. São Paulo*, 22, 205-211.
- Assis, L.C.S., Forzza, R.C., van der Werff, H. 2005. A família Lauraceae na Reserva Biológica da Represa do Gramma, Descoberto, Minas Gerais, Brazil. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 23, 113-139.
- Backlund, A., Bremer, K. 1998. To be or not to be – principles of classification and monotypic plant families. *Taxon*, 47, 391-400.
- Baitello, J.B., Marcovino, J.R. 2004. Lauraceae: *Ocotea* Aubl. Em: Wanderley, M.G.L.,

- Shepherd, G.J., Giulietti, A. M., Melhem, T.S. (Eds.), Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo, Vol. 3. FAPESP, RiMa, São Paulo. ("2003"), pp. 179-208.
- Baker, R.H., Gatesy, J. 2002. Is morphology still relevant? Em: DeSalle, R., Giribet, G., Wheeler, W. (Eds.), Molecular Systematics and Evolution: Theory and Practice. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin, pp. 163-174.
- Baker, R.H., Yu, X., DeSalle, R. 1998. Assessing the relative contribution of molecular and morphological characters in simultaneous analysis trees. Mol. Phylogenet. Evol. 9, 427-436.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. Ann. Rev. Ecol. Evol. 11, 15-39.
- Buzgo, M., Chanderbali, A.S., Kim, S., Zheng, Z., Oppenheimer, D.G., Soltis, P.S., Soltis, D.E. 2007. Floral developmental morphology of *Persea americana* (avocado, Lauraceae): the oddities of male organ identity. Int. J. Plant Sci. 168, 261-284.
- Bybee, S.M., Ogden, T.H., Branham, M.A., Whiting, M.F. 2008. Molecules, morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. Cladistics, 24, 477-514.
- Carpenter, J.M., Wheeler, W.C. 1999. Towards simultaneous analysis of morphological and molecular data in Hymenoptera. Zool. Script. 28, 252-260.
- Chanderbali, A.S. 2004. Lauraceae: *Endlicheria*. Fl. Neotrop. Monogr. 92, 1-141.
- Chanderbali, A.S., van der Werff, H., Renner, S.S. 2001. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: evidence from the chloroplast and nuclear genomes. Ann. Missouri Bot. Gard. 88, 104-134.
- Crowe, T.M., Bowie, R.C.K., Bloomer, P., Mandiwana, T.G., Hedderson, T.A.J., Randi, E., Pereira, S.L., Wakeling, J. 2006. Phylogenetics, biogeography and classification of, and character evolution in, gamebirds (Aves: Galliformes): effects of character exclusion, data partitioning and missing data. Cladistics 22, 495-532.
- Cruden, R.W., Lloyd, R.M. 1995. Embryophytes have equivalent sexual phenotypes and breeding systems: why not a common terminology to describe them? Am. J. Bot. 82, 816-825.
- de Carvalho, M.R. 1996. Higher-level elasmobranch, phylogeny, basal Squalians, and paraphyly. Em: Stiassny, M.L.J., Parenti, L.R., Johnson, G.D. (Eds.), Interrelationships of Fishes. Academic Press, San Diego, pp. 35-62.
- de Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. Cladistics 7, 367-394.

- Doyle, J.J., Doyle, J.L. 1987. A rapid isolations for small quantities of fresh leaf material. *Phytochem. Bull.* 19, 11-15.
- Eble, G.J. 2005. Morphological modularity and macroevolution: conceptual and empirical aspects. Em: Callebaut, W., Rasskin-Gutman, D. (Eds.), *Modularity: Understanding Development and Evolution of Complex Natural Systems*. The MIT Press, Cambridge, pp. 221-238.
- Edgecombe, G.D., Giribet, G., Wheeler, W.C. 2002. Phylogeny of Henicopidae (Chilopoda: Lithobiomorpha): a combined analysis of morphology and five molecular loci. *Syst. Entomol.* 21, 31-64.
- Ferreira, M.E., Grattapaglia, D. 1996. *Introdução ao Uso de Marcadores Moleculares em Análise Genética*. 2 ed. Embrapa-Cenargen. Brasília.
- Franz, N.M. 2005a. On the lack of good scientific reasons for the growing phylogeny/classification gap. *Cladistics* 21, 495-500.
- Franz, N. M. 2005b. Outline of an explanatory account of cladistic practice. *Biol. Philos.* 20, 489-515.
- Giribet, G., Edgecombe, G.D., Wheeler, W.C., Babbitt, C. 2002. Phylogeny and systematic position of Opiliones: a combined analysis of Chelicerate relationships using morphological and molecular data. *Cladistics* 18, 5-70.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C. 2003. T.N.T., Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available from the authors, and at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24, 774-786.
- Hall, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids. Symp. Ser.* 41, 95-98.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A., Tomlinson, P.B. 1978. *Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Hermesen, E.J., Hendricks, J.R. 2008. W(h)ither fossils? Studying morphological character evolution in the age of molecular sequences. *Ann. Missouri. Bot. Gard.* 95, 72-100.
- Holmgren, P.K., Holmgren, N.H. 1998 [continuously updated]. *Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih>.
- Jenner, R.A. 2004. Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Syst. Biol.* 53, 333-342.

- Kearney, M., Rieppel, O. 2006. Rejecting the “given” in systematics. *Cladistics* 22, 369-377.
- Kitcher, P. 1993. *The Advancement of Science. Science without Legend, Objectivity without Illusions*. Oxford University Press, New York and Oxford.
- Kluge, A.G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Bovidae, Serpentes). *Syst. Zool.* 38, 7-25.
- Kopp, E.L. 1966. A taxonomic revision of the genus *Persea* in the western hemisphere (Perseae-Lauraceae). *Mem. New York Bot. Gard.* 14, 1-120.
- Kostermans, A.J.G.H. 1957. Lauraceae. *Reinwardtia* 4, 193-256.
- Kubitzki, K., Renner, S.S. 1982. Lauraceae I (*Aniba* and *Aiouea*). *Fl. Neotrop. Monogr.* 31, 1-125.
- Kurz, H. 2000. Revision der gattung *Licaria* (Lauraceae). *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* 28/29, 89-221.
- Lecointre, G., Deleporte, P. 2005. Total evidence requires exclusion of phylogenetically misleading data. *Zool. Script.* 34, 221-223.
- Li, J., Christophel, D.C. 2000. Systematic relationships within the *Litsea* complex (Lauraceae): a cladistic analysis on the basis of morphological and leaf cuticle data. *Austral. Syst. Bot.* 13, 1-13.
- Li, J., Christophel, D.C., Conran, J.G., Li, H. 2004. Phylogenetic relationships within the ‘core’ Laureae (*Litsea* complex, Lauraceae) inferred from sequences of the chloroplast gene *matK* and nuclear ribosomal DNA ITS regions. *Plant Syst. Evol.* 246, 19-34.
- Lundberg, J., Bremer, K. 2003. A phylogenetic study of the order Asterales using one morphological and three molecular data sets. *Int. J. Plant. Sci.* 164, 553-578.
- Maddison, W.P. 1993. Missing data versus missing characters in phylogenetic analysis. *Syst. Biol.* 42, 576-581.
- Maddison, D.R., Maddison, W. 2000. *MacClade: Analysis of Phylogeny and Character Evolutions*. Version 4.0. Sinauer Associates Inc. Sunderland.
- Madriñán, S. 2004a. Lauraceae. Em: Smith, N., Mori, S.A., Stevenson, D.W., Heald, S.V. (Eds.), *Flowering Plants of the Neotropics*. Princeton University Press, Princeton.
- Madriñán, S. 2004b. Lauraceae: *Rhodostemonodaphne*. *Fl. Neotrop. Monogr.* 91, 1-102.
- Meier, R., Wiegmann, B.M. 2002. A phylogenetic analysis of Coelopidae (Diptera) based on morphological and DNA sequence data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 25, 393-407.
- Meissner, C.F. 1864. Lauraceae. Em: De Candole, A. (Ed.), *Prodromus Systematis Regni Vegetabilis*, Vol. 15. Victoris Masson et Filii, Paris, pp. 1-260.
- Meissner, C.F. 1866. Lauraceae et Hernandiaceae. Em: Martius, C.F.P., Eichler, A.W. (Eds.),

- Flora Brasiliensis, Vol. 5, Pars 2. Frid. Fleischer, Leipzig, pp. 137-319.
- Metcalf, C.R., Chalk, L. 1979. Anatomy of The Dicotyledons, Vol I., Second Edition, Oxford University Press, Oxford.
- Mez, C. 1889. Lauraceae americanae. Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5, 1-556.
- Nees von Esenbeck, C.G.D. 1833. Revisio laurinarum ab Sellowio in Brasilia collectarum et iam in Herbario Regio Berolinensi asservatarum. Linnaea 8, 36-51.
- Nees von Esenbeck, C.G.D. 1836. Systema Laurinarum. Sumtibus Veitii Sociorum, Berlin.
- Newton-Smith, W.H. 2001. Underdetermination of theory by data. Em: Newton-Smith, W.H. (Ed.), A Companion to the Philosophy of Science. Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton, pp. 532-536.
- Nixon, K.C., Carpenter, J.M. 1996. On simultaneous analysis. Cladistics 12, 221-241.
- Pisani, D., Benton, M.J., Wilkinson, M. 2007. Congruence of morphological and molecular phylogenies. Acta. Biotheor. 55, 269-281.
- Quinet, A. 2005. Sinopse taxonômica da família Lauraceae no Estado do Rio de Janeiro. Acta Bot. Bras. 19, 563-572.
- Quinet, A. 2008. Uma nova espécie de *Ocotea* (Lauraceae) para o Estado do Espírito Santo, Brasil. Rodriguésia 59, 339-342.
- Renner, S.S. 1999. Circumscription and phylogeny of the Laurales: evidence from molecular and morphological data. Am. J. Bot. 86, 1301-1315.
- Renner, S.S., Chanderbali, A.S. 2000. What is the relationship among Hernandiaceae, Lauraceae and Monimiaceae, and why is this so difficult to answer? Int. J. Plant Sci. 161, 109-119.
- Rieppel, O.C. 1988. Fundamentals of Comparative Biology. Birkhäuser Verlag. Basel.
- Rieppel, O. 2003. Semaphoronts, cladograms and the roots of total evidence. Biol. J. Linn. Soc. 80, 167-186.
- Rieppel, O. 2005. Modules, kinds, and homology. J. Exp. Zool. (Mol Dev Evo) 304B, 18-27.
- Rieppel, O. 2006. On concept formation in systematics. Cladistics 22, 474-492.
- Rieppel, O. 2009. 'Total evidence' in phylogenetic systematics. Biol. Philos., in press.
- Rohwer, J.G. 1986. Prodrum einer monographie der gattung *Ocotea* Aubl. (Lauraceae), sensu lato. Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg 20, 1-278.
- Rohwer, J.G. 1988. The genera *Dicypellium*, *Phyllostemonodaphne*, *Systemonodaphne*, and *Urbanodendron* (Lauraceae). Bot. Jahrb. Syst. 110, 157-171.
- Rohwer, J.G. 1991. Borderline cases between *Ocotea*, *Nectandra*, and *Phoebe* (Lauraceae): the "marginal" species of the *Ocotea helicterifolia*-group including the *O. heydeana*-group.

- Bot. Jahrb. Syst. 112, 365-397.
- Rohwer, J.G. 1993a. Lauraceae. Em: Kubitzki, K., Rohwer, J.G., Bittrich, V. (Eds.), The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 2. Springer-Verlag, Berlin, pp. 366-391.
- Rohwer, J.G. 1993b. Lauraceae: *Nectandra*. Fl. Neotrop. Monogr. 60, 1-333.
- Rohwer, J.G. 1994. A note on the evolution of stamens in the Laurales, with emphasis on Lauraceae. Bot. Acta 107, 103-110.
- Rohwer, J.G. 2000. Toward a phylogenetic classification of the Lauraceae: Evidence from *mat-K* sequences. Syst. Bot. 25, 60-71.
- Rohwer, J.G., Rudolph, B. 2005. Jumping genera: the phylogenetic positions of *Cassytha*, *Hypodaphnis*, and *Neocinnamomum* (Lauraceae) based on different analyses of *trnK* intron sequences. Ann. Missouri Bot. Gard. 92, 153-178.
- Rohwer, J.G., Richter, H.G., van der Werff, H. 1991. Two new genera of Neotropical Lauraceae and critical remarks on the generic delimitation. Ann. Missouri Bot. Gard. 78, 388-400.
- Scotland, R.W., Olmstead, R.G., Bennett, J.R. 2003. Phylogeny reconstruction: the role of morphology. Syst. Biol. 52, 539-548.
- Schulmeister, S., Wheeler, W.C., Carpenter, J.M. 2002. Simultaneous analysis of the basal lineages of Hymenoptera (Insecta) using sensitivity analysis. Cladistics 18, 455-484.
- Simmons, M.P., Ochoterena, H. 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. Syst. Biol. 49, 369-381.
- Sober, E. 1988. Reconstructing the Past. Parsimony, Evolution, and Inference. The MIT Press, Cambridge.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J. 1981. Taxonomic congruence in the Leptopodomorpha re-examined. Syst. Zool. 30, 309-325.
- Stach, T., Turbeville, J.M. 2002. Phylogeny of Tunicata inferred from molecular and morphological characters. Mol. Phylogenet. Evol. 25, 408-428.
- Swenson, U., Richardson, J.E., Bartish, I.V. 2008. Multi-gene phylogeny of the paleotropical subfamily Chrysophylloideae (Sapotaceae): polyphyly and extensive morphological homoplasy. Cladistics 24, 1006-1031.
- Thompson, J.D., Gibson, T.J., Plewniak, F., Jeanmougin, F., Higgins, D.G. 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. Nucleic Acids Res. 24, 4876-4882.
- van der Werff, H. 1987. A revision of *Mezilaurus* (Lauraceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 74, 153-182.

- van der Werff, H. 1991a. A key to the genera of Lauraceae in the New World. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78, 377-387.
- van der Werff, H. 1991b. *Gamanthera* (Lauraceae), a new genus from Costa Rica. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78, 401-408.
- van der Werff, H. 1993. A revision of the genus *Pleurothyrium* (Lauraceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80, 39-118.
- van der Werff, H. 1999. New taxa and combinations in the *Ocotea helicterifolia* (Lauraceae) species group. *Novon* 9, 571-583.
- van der Werff, H. 2002. A synopsis of *Ocotea* (Lauraceae) in Central America and Southern Mexico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 89, 429-451.
- van der Werff, H., Richter, H.G. 1996. Toward an improved classification of Lauraceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 83, 409-418.
- Vicentini, A., van der Werff, H. 2000. New species of Lauraceae from central Amazonia, Brazil. *Novon* 10, 264-297.
- Wagner, G.P. 2007. The developmental genetics of homology. *Nature Rev. Gen.* 8, 473-479.
- Wahlberg, N., Nylin, S. 2003. Morphology versus molecules: resolution of the positions of *Nymphalis*, *Polygonia*, and related genera (Lepidoptera: Nymphalidae). *Cladistics* 19, 213-223.
- Wahlberg, N., Braby, M.F., Brower, A.V.Z., de Jong, R., Lee, M., Nylin, S., Pierce, N.E., Sperling, F.A.H., Vila, R., Warren, A.D., Zakharov, E. 2005. Synergetic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. *Proc. R. Soc.* 272B, 1577-1586.
- Weberling, F. 1992. *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Wheeler, Q.D. 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 359B, 571-583.
- White, T.J., Bruns, T, Lee, S., Taylor, J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetic. *Em: Innis, M.A., Gelfand, G.H., Sninsky, J.J., White, T.J. (Eds.), PCR – Protocols and applications – a laboratory manual*. Academic Press. Orlando, pp. 315-322.
- Whiting, M.F., Bradler, S., Maxwell, T. 2003. Loss and recovery of wings in stick insects. *Nature* 421, 264-267.
- Wiens, J.J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction: a reply to Scotland

et al. (2003). Syst. Biol. 53, 653-661.

Wortley, A.H., Scotland, R.W. 2006. The effect of combining molecular and morphological data in published phylogenetic analyses. Syst. Biol. 55, 677-685.

Apêndice 1

Espécimes utilizados na análise morfológica e combinada. Dados de espécies não citadas abaixo foram obtidos da literatura (veja materiais e métodos e Tabela 1). Siglas dos herbários seguem Holmgren e Holmgren (1998).

Aiouea trinervis Meisn. – *Assis* 1129 (SPF), 1131 (SPF), 1142 (SPF), *Riedel* 486 (NY); *Aniba excelsa* Kosterm. – *Sandwith* 431 (NY); *Aniba heringeri* Vattimo – *Foresto* 325 (SPF), *Giulietti CFCR9953* (HBG, MBM, MO, RB, SPF, SPSF), *Heringer* 7692 (RB), *Mello-Silva CFCR10103* (SPF, SPSF); *Aniba panurensis* (Meisn.) Mez – *Spruce* 2603 (P); *Chlorocardium rodiei* Rohwer, H.G. Richter & van der Werff – *Hoffman* 2812 (HBG), *Polak* 282 (HBG); *Cinnamomum glaziovii* (Mez) Kosterm. – *Assis* 1025 (CESJ, SPF); *Dicypellium manausense* W. Rodr. – *Rodrigues* 5546 (HBG); *Endlicheria anomala* (Nees) Mez – *Poeppig* 2552 (NY, OXF, P), *Vasquez* 11577 (HBG), *Wurdack* 43169A (B, NY, OXF); *Endlicheria chalisea* Chanderbali – *Hahn* 5795 (MO); *Endlicheria citriodora* van der Werff – *van der Werff* 9991 (HBG, MO); *Endlicheria dysodantha* (Ruiz & Pav.) Mez – *Ruiz s.n.* (BM 516561); *Endlicheria glomerata* (Nees) Mez – *Assis* 1161 (SPF), *França* 344 (SPF), *Glaziou* 7781 (P), *Thomas* 12348 (CEPEC, SPF); *Endlicheria gracilis* Kosterm. – *Wilson-Browne* 454 (NY); *Endlicheria longicaudata* (Huber) Kosterm. – *Huber* MG9431 (R); *Endlicheria multiflora* (Miq.) Mez – *Assis* 1155 (SPF), *Hostemann* 1163 (BM, OXF, P); *Endlicheria paniculata* (Spreng.) J.F. Macbr. – *Assis* 943 (CESJ, RB, SPF), *Fiaschi* 535 (RB, SPF), *Mello-Silva* 2647 (SPF); *Endlicheria punctulata* (Mez) C.K. Allen – *Mélinon* 204 (P); *Endlicheria pyriformis* (Nees) Mez – *Poiteau s.n.* (P); *Endlicheria rubra* Chanderbali – *van der Werff* 15436 (MO, NY); *Endlicheria rufoamula* Chanderbali – *van der Werff* 15736 (MO, NY); *Endlicheria sprucei* (Meisn.) Mez – *Spruce* 2769 (BM, P); *Endlicheria tessmannii* O.C. Schmidt – *Tessmann* 5146 (NY); *Licaria bahiana* Kurz – *Assis* 1173 (CVRD, SPF), *Carvalho* 7101 (CEPEC), *Fiaschi* 2646 (CEPEC, SPF); *Licaria cannella* (Meisn.) Kosterm. – *Vicentini* 769 (INPA, MO, SPF); *Licaria guianensis* Aubl. – *Santos* 225 (SPF), 410 (SPF); *Nectandra amazonum* Nees – *Anderson* 10970 (HBG), *Campbell* P22508 (HBG), *Hatschbach* 67010 (HBG, MBM); *Nectandra coriacea* (Sw.) Griseb. – *Eggres* 4199 (HBG), *Lundell* 20049 (HBG); *Nectandra cuspidata* Nees – *Aguiar* 479 (SPF), *Assis* 1151 (SPF), *Dario* 1001 (SPF); *Nectandra lanceolata* Nees – *Assis* 937 (CESJ, SPF), *França* 136 (BHCB, SPF), *Ribas* 1209 (MBM, SPF), *Silva* 2565 (MBM, SPF); *Nectandra megapotamica*

(Spreng.) Mez – Assis 1059 (SPF), Barbosa 959 (SPF), Godoi 78 (SPF), Luch 161 (SPF), Neto 1269 (SPF); *Nectandra nitidula* Nees – Assis 889 (CESJ, MO, SPF), Hoehne 4046 (SPF), Lombardi 5619 (BHCB, SPF), Rodrigues 222 (SP, SPF); *Nectandra psammophila* Nees – Assis 569 (CESJ, CTES, ESA, MBM, MO, RB, SPF), 1018 (CESJ, CTES, ESA, MBM, MO, RB, SPF); *Nectandra purpurea* (Ruiz & Pav.) Mez – Grayum 5604 (HBG), Haber 1749 (HBG), Vasquez 26211 (HBG); *Nectandra reticulata* (Ruiz & Pav.) Mez – Fiaschi 2532 (CEPEC, SPF), Hatschbach 65264 (MBM, MO, SPF), Heringer 1888 (SPF); *Nectandra salicifolia* (Kunth) Nees – Álvarez 2399 (SPF), Lundell 19934 (HBG), Soto 22529 (SPF); *Nectandra turbacensis* (Kunth) Nees – Croat 64130A (HBG), Grayum 4947 (HBG), Smith 14065 (HBG); *Ocotea aciphylla* (Nees) Mez – Assis 1072 (RB, SPF), Baitello 810 (SPF), Rodrigues 126 (ESA, SPF), Silva 3229 (MBM, SPF); *Ocotea bicolor* Vattimo-Gil – Assis 1072 (RB, SPF), Bezerra 62 (RB, SPF), Forzza 3650 (RB, SPF); *Ocotea botrantha* Rohwer – Matuda 1880 (MO); *Ocotea brachybotrya* (Meisn.) Mez – Andrade 282 (BHCB, SPF), Assis 733 (CESJ, SPF), 747 (CESJ, SPF), Fiaschi 449 (SPF); *Ocotea calliscypha* L.C.S. Assis & Mello-Silva – Lorea 5578 (SPSF), Santos 322 (BHCB, K, NY, SPF); Santos 380 (K, MO, RB, SPF), Santos 390 (SPF); *Ocotea corymbosa* (Meisn.) Mez – Assis 1088 (RB, SPF), Forzza 1894 (CESJ, MBM, MO, RB, SPF), Souza 4470 (ESA, SPF), Tamashiro 645 (SPF, UEC); *Ocotea daphnifolia* (Meisn.) Mez – Burchell 1411 (K), Fiaschi 2254 (CEPEC, SPF); *Ocotea diospyrifolia* (Meisn.) Mez – Assis 600 (CESJ, MBM, MO, RB, SPF), 617 (RB, SPF), Baitello 431 (SPF), Hatschbach 69847 (MBM, SPF); *Ocotea glomerata* (Nees) Mez – Assis 1153 (SPF), 1154 (SPF), Fiaschi 2336 (CEPEC, SPF), Pirani 2655 (CEPEC, SPF); *Ocotea guianensis* Aubl. – Assis 1144 (SPF), Barnett 7184 (HBG), Hatschbach 65624 (MBM, SPF), Nascimento 659 (SPF), Oliveira 687 (SPF); *Ocotea helicterifolia* (Meisn.) Hemsl. – Campos 1877 (HBG), Mendez 8888 (HBG), Torres 11620 (HBG); *Ocotea heydeana* (Mez & Donn. Sm.) Bernardi – Heyd 4260 (MO); *Ocotea indecora* (Schott) Mez – Assis 1175 (CVRD, SPF), Glaziou 17732 (C, K, P), Mello-Silva 1826 (SPF), Pereira 189 (HB, RB, SPF), Reitz 7350 (FLOR, HBR, RB); *Ocotea insularis* (Meisn.) Mez – Castro 12191 (HBG), Hodges 78 (HBG), Jaramillo 571 (HBG); *Ocotea lancifolia* (Schott) Mez – Assis 1115 (SPF), Forzza 745 (SPF), Kawasaki 908 (SPF), Mello-Silva 2569 (SPF); *Ocotea laxa* (Nees) Mez – Ferreira 215 (SPF), Forzza 2959 (RB, SPF), Lombardi 1938 (SPF), Mello-Silva 52 (SPF); *Ocotea longifolia* Kunth – Allen 327 (HBG), Assis 1145 (SPF), 1146 (SPF), Ferreira 6290 (SPF), Silva 4681 (HBG); *Ocotea minarum* (Nees) Mez – Assis 1057 (SPF), Hatschbach 74751 (MBM, SPF), Tamashiro 1070 (SPF, UEC); *Ocotea nitida* (Nees) Rohwer – Jardim 4761 (CEPEC, SPF), Mello-Silva 2755 (SPF), Ribeiro 84 (SPF); *Ocotea*

odorifera (Vell.) Rohwer – Assis 571 (CESJ, MBM, RB, SP, SPF), 1067 (B, K, MBM, MO, NY, SPF), Hatschbach 20734 (BR, C, HBG, MBM), Oliveira 1607 (GUA, SPF); *Ocotea pecoriacea* (Mez) Kosterm. – Giulietti CFCR2296 (SPF), Harley 26551 (CEPEC, K, MBM, RB, SPF), Mello-Silva 1518 (SPF), Thomas CFCR8637 (SPF); *Ocotea pluridomatiata* A. Quinet – Assis 1174 (CVRD, SPF); *Ocotea ramosissima* L.C.S. Assis & Mello-Silva – Assis 1184 (B, CEPEC, HBG, K, MO, NY, RB, SPF), Fiaschi 1319 (CEPEC, SPF); *Ocotea pomaderroides* (Meisn.) Mez – Fiaschi 219 (SPF), Ganey 2306 (SPF), Harley 27169 (MBM, SPF), Laessoe H53321 (CEPEC, K, SPF), Mello-Silva 2685 (SPF); *Ocotea porosa* (Nees) Barroso – Assis 1097 (SPF), Hatschbach 24385 (MBM, SPF), Krieger 24809 (CESJ, SPF), Silva 3942 (MBM, SPF); *Ocotea puberula* (Rich.) Nees – Assis 1065 (SPF), Garcia 694 (SPF), Hoehne s.n. (SPF83041), Kray 62 (ICN, SPF), Tamashiro 461 (SPF); *Ocotea pulchella* (Nees & Mart.) Mez – Assis 662 (BHCB, CESJ, CTES, ESA, SPF), Ferreira 60 (SPF), Fiaschi 643 (SPF), Mello-Silva 2188 (SPF), Ribas 1128 (MBM, SPF), Souza 7375 (SPF); *Ocotea rhynchophylla* (Meisn.) Mez – Monteagudo 5217 (HBG), van der Werff 16493 (HBG); *Ocotea silvestris* Vattimo-Gil – Bittar 87 (SPF), Kray 68 (ICN, SPF), Moraes 932 (ESA, SPF), Silva 1478 (FUEL, SPF); *Ocotea spixiana* (Meisn.) Mez – Carvalho 6659 (CEPEC, SPF), Ganey 543 (K, SPF), Guedes 10341 (SPF), França 1005 (SPF), Hatschbach 43784 (MBM, SPF), Mello-Silva CFCR38782 (HBG, RB, SPF, SPSF); *Ocotea tristis* (Nees) Mez – Assis 1636 (CESJ, SPF), Mello-Silva 2403 (SPF), Menezes CFCR9443 (SPF, SPSF), Ribas 5081 (MBM, SPF), Souza 8877 (ESA, SPF); *Ocotea velloziana* (Meisn.) Mez – Barreto CFCR11980 (HBG, MBM, SPF, SPSF), Bernacci 1935 (SPF), Calió 99 (SPF), Ganey 605 (K, SPF), Mello-Silva CFCR11119 (SPF); *Ocotea veraguensis* (Meisn.) Mez – Angulo 553 (HBG), Burger 12200 (HBG), Herrera 536 (HBG), Mireya 4588 (HBG), Tyson 3148 (HBG); *Paraia bracteata* Rohwer, H.G. Richter & van der Werff – Campbell P21901 (HBG), Pires 13219 (HBG), Prance 17749 (HBG), Silva 72 (HBG); *Persea americana* Mill. – Hoehne 27 (SPF), Rossi 251 (SPF); *Persea major* E.L. Kopp – Assis 372 (CESJ, SPF), 439 (CESJ, MO, SPF); *Persea pseudofasciculata* E.L. Kopp – Fiaschi 2839 (CPEC, SPF), Krukoff 11283 (NY); *Pleurothyrium cinereum* van der Werff – Játiva 2039 (MO, NY), Palacios 8954 (HBG); *Pleurothyrium insigne* van der Werff – Palacios 1332 (MO, NY), Vasquez 22606 (HBG), Zak 4511 (HBG); *Rhodostemonodaphne capixabensis* Baitello & Coe. Teix. – Assis 1169 (SPF); *Rhodostemonodaphne crenaticupula* Madriñán – Prance 2115 (MO); *Rhodostemonodaphne kunthiana* (Nees) Rohwer – Poiteau s.n. (B); *Rhodostemonodaphne parvifolia* Madriñán – Rodrigues 5435 (NY); *Rhodostemonodaphne recurva* van der Werff – Vicentini 653 (MO); *Rhodostemonodaphne scandens* Madriñán – Granville 8023 (MO, NY);

Sassafras albidum (Nutt.) Nees – Moldenke 19962 (SPF); *Systemonodaphne geminiflora* (Meisn.) Mez – Heyde 59 (HBG), Jangoux 968 (HBG), Silva 1878 (HBG); *Urbanodendron bahiense* (Meisn.) Rohwer – Serafim 56 (SPF); *Urbanodendron verrucosum* (Nees) Mez – Assis 10121 (SPF), Duarte 5450 (HBG, RB), Sucre 10066 (HBG, RB).

Apêndice 2

Espécimes utilizados nas análises da mITS e combinada. Táxons com um asterisco (*) foram obtidos de Chanderbali *et al.* (2001) e Chanderbali (2004). Número de coletor, siglas dos herbários (Holmgren e Holmgren, 1998) e números de acesso do genbank são apresentados.

**Aiouea guianensis* Aubl. (Taylor 12085, MO não visto, AF272251); *Aiouea trinervis* Meisn. (Assis 1129, SPF); **Aniba excelsa* Kosterm. (Chanderbali 226, MO não visto, AF272255); *Aniba heringeri* Vattimo (Foresto 325, SPF); **Aniba panurensis* (Meisn.) Mez (Chanderbali 248, MO não visto, AF272256); **Apollonias barbuiana* (Cav.) Bornm. (Branwell 628, MO não visto, AF272257); **Chlorocardium rodiei* (R.H. Schomb.) Rohwer, H.G. Richter & van der Werff (Chanderbali 246, MO não visto, AF272258); **Chlorocardium venenosum* (Kosterm. & Pinkley) Rohwer, H.G. Richter & van der Werff (Vásquez 25236, MO não visto, AF272259); *Cinnamomum glaziovii* (Mez) Kosterm. (Assis 1025, CESJ, SPF); **Cinnamomum quadrangulum* (Meisn.) Kosterm. (Lorea 5582, MO não visto, AF272265); **Dicypellium manausense* W. Rodr. (Assunção 749, MO não visto, AF272270); **Endlicheria anomala* (Nees) Mez (Lohmann 343, MO não visto, AF363371); *Endlicheria bracteata* (Meisn.) C.K. Allen (Ribeiro 885, MO não visto, AF272271); **Endlicheria chalisea* Chanderbali (Chanderbali 252, MO não visto, 363372); **Endlicheria citriodora* van der Werff (Vásquez 25231, MO não visto, AF272272); **Endlicheria dysodantha* (Ruiz & Pav.) Mez (Vargas 1098, MO não visto, AF363373); *Endlicheria glomerata* (Nees) Mez (Assis 1153, SPF); **Endlicheria gracilis* Kosterm. (Chanderbali 250, MO não visto, AF363374); **Endlicheria longicaudata* (Huber) Kosterm. (Assunção 366, MO não visto, AF363375); **Endlicheria multiflora* (Miq.) Mez (Chanderbali 206, MO, AF363377); **Endlicheria paniculata* (Spreng.) J.F. Macbr. (1) (Silva 2883, MO não visto, AF363378); *Endlicheria paniculata* (Spreng.) J.F. Macbr. (2) (Assis 943, CESJ, MO, SPF); **Endlicheria punctulata* (Mez) C.K. Allen (Granville 1448, MO não visto, AF272273); **Endlicheria pyriformis* (Nees) Mez (Neill 9842, MO não visto, AF363379); **Endlicheria reflectens* (Nees) Mez (Chanderbali 208, MO, AF272274); **Endlicheria rubra*

Chanderbali (*van der Werff* 15436, MO, AF363380); **Endlicheria ruforamula* Chanderbali (*van der Werff* 15736, MO, AF363381); **Endlicheria sprucei* (Meisn.) Mez (*Vicentini* 1224, MO não visto, AF363382); **Endlicheria tessmannii* O.C. Schmidt (*Vásquez* 25237, MO, AF363383); **Iteadaphne* sp. (*van der Werff* 14360, MO não visto, AF272275); **Laurus nobilis* L. (*Chanderbali* 327, MO não visto, AF272278); *Licaria bahiana* Kurz (*Assis* 1173, SPF); **Licaria cannella* (Meisn.) Kosterm. (*Chanderbali* 234, MO não visto, AF272280); **Licaria guianensis* Aubl. (*Vicentini*, 1238, MO, AF272281); *Mezilaurus triunca* *van der Werff* (*Vásquez* 25227, MO não visto, AF272287); **Nectandra amazonum* Nees (*Chanderbali* 217, MO não visto, AF272289); **Nectandra coriacea* (Sw.) Griseb. (*Prinzie* 125, MO não visto, AF272290); **Nectandra cuspidata* (1) Nees (*Chanderbali* 279, MO não visto, AF272291); *Nectandra cuspidata* Nees (2) (*Assis* 1151, SPF); *Nectandra lanceolata* Nees (*Assis* 937, CESJ, SPF); *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (*Assis* 1059, SPF); *Nectandra nitidula* Nees (*Assis* 889, CESJ, MO, SPF); *Nectandra psammophila* Nees (*Lorea* 5595, MO não visto, AF272292); **Nectandra purpurea* (Ruiz & Pav.) Mez (*Campos* 3165, MO não visto, AF272293); *Nectandra reticulata* (Ruiz & Pav.) Mez (*Fiaschi* 2532, CEPEC, SPF); **Nectandra salicifolia* (Kunth) Nees (*Gómez-Laurito* s.n., MO, AF272294); **Nectandra turbacensis* (Kunth) Nees (*Taylor* 11746, MO não visto, AF272295); *Ocotea aciphylla* (Nees) Mez (*Assis* 1172, CVRD, SPF); *Ocotea bicolor* Vattimo-Gil (*Assis* 1072, RB, SPF); **Ocotea botrantha* Rohwer (*Scora* 99-1, MO não visto, AF272297); *Ocotea brachybotrya* (Meisn.) Mez (*Assis* 733, CESJ, SPF); *Ocotea calliscypha* Assis & Mello-Silva (*Lorea* 5578, MO não visto, SPSF); *Ocotea corymbosa* (Meisn.) Mez (*Assis* 1088, RB, SPF); *Ocotea daphnifolia* (Meisn.) Mez (*Fiaschi* 2254, CEPEC, SPF); *Ocotea diospyrifolia* (Meisn.) Mez (*Assis* 617, RB, SPF); *Ocotea glomerata* (Nees) Mez (*Assis* 1153, SPF); **Ocotea guianensis* Aubl. (1) (*Chanderbali* 232, MO não visto, AF272302); *Ocotea guianensis* Aubl. (2) (*Assis* 1144, SPF); **Ocotea helicterifolia* (Meisn.) Hemsl. (*Torres* 11911, MO não visto, AF272303); **Ocotea heydeana* (Mez & Donn. Sm.) Bernardi (*Evans* 1760, MO não visto, AF272304); *Ocotea indecora* (Schott) Mez (*Assis* 1175, CVRD, SPF); **Ocotea insularis* (Meisn.) Mez (*Rojas* 3682, MO não visto, AF272306); *Ocotea lancifolia* (Schott) Mez (*Mello-Silva* 2569, SPF); *Ocotea laxa* (Nees) Mez (*Forzza* 2959, SPF); *Ocotea minarum* (Nees) Mez (*Assis* 1057, SPF); *Ocotea longifolia* Kunth (*Assis* 1146, SPF); *Ocotea nitida* (Nees) Rohwer (*Mello-Silva* 2755, SPF); *Ocotea odorifera* (Vell.) Rohwer (*Assis* 1067, SPF); **Ocotea percoriacea* (Mez) Kosterm. (*Lorea* 5584, MO, AF272311); *Ocotea pomaderroides* (Meisn.) Mez (*Mello-Silva* 2685, SPF); *Ocotea porosa* (Nees & Mart.) Barroso (*Assis* 1097, SPF); *Ocotea puberula* (Rich.) Nees (*Assis* 1065, SPF); **Ocotea pulchella* (Nees & Mart.) Mez

(1) (*Lorea* 5575, MO não visto, AF272312); *Ocotea pulchella* (Nees & Mart.) Mez (2) (*Mello-Silva* 2188, SPF); *Ocotea pluridomatiata* A. Quinet (*Assis* 1174, CVRD, SPF); **Ocotea quixos* (Lam.) Kosterm. (*Neil* 9487, MO não visto, AF272313); *Ocotea ramosissima* Assis & Mello-Silva (*Assis* 1184, B, CEPEC, HBG, K, MO, NY, RB, SPF); **Ocotea rhynchophylla* (Meisn.) Mez (*Chanderbali* 220, MO não visto, AF272314); *Ocotea silvestris* Vatimo-Gil (*Kray* 68, ICN, SPF); **Ocotea spixiana* (Meisn.) Mez (*Lorea* 5577, MO não visto, AF272316); **Ocotea tristis* (Nees) Mez (*Lorea* 5577, MO, AF272318); *Ocotea velloziana* (Meisn.) Mez (*Calió* 99, SPF); **Ocotea veraguensis* (Meisn.) Mez (*Stevens* 24177, MO não visto, AF272319); **Paraia bracteata* Rohwer, H.G. Richt. & van der Werff (*Vicentini* 1288, MO não visto, AF272320); **Parasassafras confertiflora* (Meisn.) Long (*Li-Heng* 10030, MO não visto, AF272321); **Persea americana* Mill. (*Chanderbali* 323, MO não visto, AF272322); *Persea major* E.L. Kopp (*Assis* 439, CESJ, SPF); *Persea pseudofasciculata* E.L. Kopp (*Fiaschi* 2839, CEPEC, SPF); **Pleurothyrium cinereum* van der Werff (*van der Werff* 15325, MO, AF272329); **Pleurothyrium insigne* van der Werff (*Neill* 9033, MO, AF272330); *Rhodostemonodaphne capixabensis* Baitello & Coe-Teix. (*Assis* 1169, SPF); **Rhodostemonodaphne crenaticupula* Madriñán (*Chanderbali* 265, MO, AF272371); **Rhodostemonodaphne kunthiana* (Nees) Rohwer (*Chanderbali* 257, MO não visto, AF363384); **Rhodostemonodaphne negrensis* Madriñán (*Vicentini* 628, MO não visto, AF363385); **Rhodostemonodaphne parvifolia* Madriñán (*Assunção* 327, MO não visto, AF363386); **Rhodostemonodaphne peneia* Madriñán (*Ramos* 2834, MO não visto, AF363387); **Rhodostemonodaphne praeclara* (Sandwith) Madriñán (*Chanderbali* 256, MO não visto, AF272332); **Rhodostemonodaphne recurva* van der Werff (*Vicentini* 653, MO, AF272333); **Rhodostemonodaphne scandens* Madriñán (*Chanderbali* 271, MO não visto, AF272334); **Sassafras albidum* (Nutt.) Nees (*Bo s.n.*, MO não visto, AF272335); *Systemonodaphne geminiflora* (Meisn.) Mez (*Chanderbali* 259, MO, AF272276); **Umbellularia californica* (Hook. & Arn.) Nut. (*Chanderbali* 326, MO não visto, AF272337); **Urbanodendron bahiense* (Meisn.) Rohwer (*Martinelli* 10019, MO, RB, AF272338); **Urbanodendron verrucosum* (Nees) Mez (*Braga s.n.*, MO não visto, AF272339).

Tabela 1A. Matriz de dados morfológicos (veja comentários em materiais e métodos)

Espécies/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Aiouea guianensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	1
<i>Aiouea trinervis</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	1
<i>Aniba cinnamomiflora</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	1
<i>Aniba excelsa</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	1
<i>Aniba heringeri</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	1
<i>Aniba panurensis</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	1
<i>Apollonias barbuiana</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	?	0	1	0	2	0	0	1
<i>Chlorocardium venenosum</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	1	4	0,1	1	1
<i>Chlorocardium rodiei</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	1	4	0,1	1	1
<i>Cinnamomum glaziovii</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	4	0	0	1
<i>Cinnamomum quadrangulum</i>	0	0	0,1	0	1	0	0	1	?	0	1	0	4	0	0	1
<i>Dicypellium manausense</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	-	0	1
<i>Endlicheria anomala</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria bracteata</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	2	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria chalisea</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria citriodora</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria dysodantha</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria glomerata</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria gracilis</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria longicaudata</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	2	0	0	1
<i>Endlicheria multiflora</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	2	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria paniculata</i>	0	0	0	0	1	0	0	0,1	1	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria punctulata</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria pyriformis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	2	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria reflectens</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria rubrifolia</i>	0	0	0	0	1	0	0	-	0	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria rufoarmata</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	2	0	0	1
<i>Endlicheria sprucei</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	-	2	0	0	1
<i>Endlicheria tessmannii</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	0	2	0	0	1
<i>Iteadaphne</i> sp.	0	0	0	1	0	0	0	0,1	?	2	1	0	2	0	0	1
<i>Laurus nobilis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	?	2	1	0	2	0	0	1
<i>Licaria bahiana</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0,1	0	1	1	0	-	0	1
<i>Licaria cannella</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	-	0	1
<i>Licaria guianensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	-	0	1
<i>Mezilaurus triunca</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	-	-	-	0	0
<i>Nectandra amazonum</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Nectandra coriacea</i>	0	0	0	1	1	0	1	0,1	2	0	1	0	4	0	0	1

Tabela 1A. Continuação

Espécies/Caracteres	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
<i>Aiouea guianensis</i>	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>Aiouea trinervis</i>	0	2	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>Aniba cinnamomiflora</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Aniba excelsa</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	0	0	1	0
<i>Aniba heringeri</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	0	0	1	0
<i>Aniba panurensis</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	0	0	1	0
<i>Apollonias barbujana</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	-
<i>Chlorocardium venenosum</i>	1	4	0,1	1	3	4	0,1	1	0	2	2	1	0	0	1	0
<i>Chlorocardium rodiei</i>	1	4	0,1	1	3	4	0,1	1	0	2	2	1	0	0	1	0
<i>Cinnamomum glaziovii</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>Cinnamomum quadrangulum</i>	0	4	0	0	0	2,4	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>Dicypellium manausense</i>	0	4	0	0	0	4	2,3	1	0	0	-	0	0	0	1	1
<i>Endlicheria anomala</i>	0	2	0	0	0	4	0,1	1	0	0	-	0	1	2	1	0
<i>Endlicheria bracteata</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0,1	0	0	1	2	1	0
<i>Endlicheria chalisea</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	1	2	1	0
<i>Endlicheria citriodora</i>	0	2	0	0	0	2	1	0	-	0	-	0	2	3	1	0
<i>Endlicheria dysodantha</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	1	2	1	0
<i>Endlicheria glomerata</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	1	2	1	0
<i>Endlicheria gracilis</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	2	3	1	0
<i>Endlicheria longicaudata</i>	1	2	0	0	0	2	0	0	-	0	-	0	2	3	1	0
<i>Endlicheria multiflora</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0,1	0	0	1	2	1	0
<i>Endlicheria paniculata</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	1	2	1	0
<i>Endlicheria punctulata</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	1	2	1	0
<i>Endlicheria pyriformis</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	1	2	1	0
<i>Endlicheria reflectens</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	2	3	1	0
<i>Endlicheria rubrifolia</i>	-	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	1	2	?	?
<i>Endlicheria ruforamula</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	1,2	1,3	1	0
<i>Endlicheria sprucei</i>	-	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	2	3	1	0
<i>Endlicheria tessmannii</i>	0	2	0	0	0	2	1	1	0	0	-	0	1	2	1	0
<i>Iteadaphne</i> sp.	0	2	0	0	0	2	2	1	0	0,1	0	0	1	1	1	0
<i>Laurus nobilis</i>	0	2	0	0	3	2	0	1	0	2	2	0	2	3	1	0
<i>Licaria bahiana</i>	1	0	-	0	0	2	2,3	0	-	0,1	0	0	0	0	1	1
<i>Licaria cannella</i>	1	0	-	0	0	2	4	0	-	0	-	0	0	0	1	1
<i>Licaria guianensis</i>	1	0	-	0	0	2	3	1	0	0	-	0	0	0	1	1
<i>Mezilaurus triunca</i>	-	-	-	0	0	2	1	0	-	0	-	0	0	0	1	0
<i>Nectandra amazonum</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Nectandra coriacea</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0

Tabela 1B. Matriz de dados morfológicos

Espécies/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Nectandra cuspidata</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Nectandra lanceolata</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Nectandra megapotamica</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Nectandra nitidula</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Nectandra psammophila</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Nectandra purpurea</i>	0	0	0	1	1	0	1	0,1	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Nectandra reticulata</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Nectandra salicifolia</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Nectandra turbacensis</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea aciphylla</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea bicolor</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea botrantha</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea brachybotrya</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0,1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea calliscypha</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea corymbosa</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0,1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea daphnifolia</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea diospyrifolia</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0,1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea glomerata</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea guianensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea helicterifolia</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea heydeana</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea indecora</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea insularis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea lancifolia</i>	0	0	0	1	1	0	0	0,1	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea laxa</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea longifolia</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea minarum</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea nitida</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea odorifera</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea percoriacea</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea pluridomatiata</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	2	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea pomaderroides</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea porosa</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea prolifera</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea puberula</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea pulchella</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	4	0	0	1

Tabela 1B. Continuação

Espécies/Caracteres	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
<i>Nectandra cuspidata</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Nectandra lanceolata</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Nectandra megapotamica</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Nectandra nitidula</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Nectandra psammophila</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0,1	0	1	0	0	1	0
<i>Nectandra purpurea</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Nectandra reticulata</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Nectandra salicifolia</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Nectandra turbacensis</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Ocotea aciphylla</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Ocotea bicolor</i>	0	4	0	0	0	4	0	1	0	0,1	0	0	1,2	2,3	1	0
<i>Ocotea botrantha</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Ocotea brachybotrya</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0	-	0	1	1	1	0
<i>Ocotea calliscypha</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1
<i>Ocotea corymbosa</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0,1	0	0	1,2	2,3	1	0
<i>Ocotea daphnifolia</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0	-	0	0	0	1	0
<i>Ocotea diospyrifolia</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0	-	0	1,2	2,3	1	0
<i>Ocotea glomerata</i>	0	4	0	0	1	4	1	1	0	0	-	0	1	1	1	0
<i>Ocotea guianensis</i>	0	4	0	0	1	4	1	1	0	0	-	0	1	1	1	0
<i>Ocotea helicterifolia</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Ocotea heydeana</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Ocotea indecora</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0,1	0	1	0	0	1	0
<i>Ocotea insularis</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0	-	0	0	0	1	0
<i>Ocotea lancifolia</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0,1	0	0	1	1	1	1
<i>Ocotea laxa</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0,1	0	0	2	3	1	0
<i>Ocotea longifolia</i>	0	4	0	0	1	4	1	1	0	0	-	0	1	1	1	0,1
<i>Ocotea minarum</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0,1	0	0	0	0	1	0
<i>Ocotea nitida</i>	0	4	0	0	1	4	1	1	0	0	-	0	1	1	1	1
<i>Ocotea odorifera</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0,1	0	1	0	0	1	1
<i>Ocotea percoriacea</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0	-	0	1	1	1	0
<i>Ocotea pluridomatiata</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	2	3	1	0
<i>Ocotea pomaderroides</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
<i>Ocotea porosa</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0,1	0	1	0	0	1	0
<i>Ocotea prolifera</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0,1	0	1	0	0	1	0,1
<i>Ocotea puberula</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0	-	0	1	1	1	0
<i>Ocotea pulchella</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0,1	0	0	1	1	1	0

Tabela 1C. Matriz de dados morfológicos

Espécies/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Ocotea quixos</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	4	0	0	1
<i>Ocotea rhynchophylla</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea silvestris</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea spixiana</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea tristis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea velloziana</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0,1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Ocotea veraguensis</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	4	0	0	1
<i>Paraia bracteata</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	2,4	0	0	1
<i>Parasassafras confertiflora</i>	0	0	1	1	0	1	0	0,1	?	2	1	0	2,4	0	0	1
<i>Persea americana</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	4	0	0	1
<i>Persea major</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	4	0	0	1
<i>Persea pseudofasciculata</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	4	0	0	1
<i>Pleurothyrium cinereum</i>	0	0	0	1	1	0	1	1	2	0	1	0	4	2	0	1
<i>Pleurothyrium insigne</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	2	0	1	0	4	2	0	1
<i>Rhodostemonodaphne capixabensis</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Rhodostemonodaphne crenaticupula</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Rhodostemonodaphne kunthiana</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Rhodostemonodaphne negrensis</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Rhodostemonodaphne parvifolia</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	1	-	4	0	0	1
<i>Rhodostemonodaphne peneia</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	0	4	0	0	1
<i>Rhodostemonodaphne praeclara</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	-	4	0	0	1
<i>Rhodostemonodaphne recurva</i>	0	0	0	1	1	0	0	?	1	2	1	-	1,2,3,4	0	0	1
<i>Rhodostemonodaphne scandens</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	-	4	0	0	1
<i>Sassafras albidum</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2	1	0	4	0	0	1
<i>Systemonodaphne geminiflora</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	2,4	0	0	1
<i>Umbellularia californica</i>	0	0	0	1	0	0	0	0,1	?	0	1	0	4	0	0	1
<i>Urbanodendron bahiense</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	4	0	1	1
<i>Urbanodendron verrucosum</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	2,3,4	0	1	1

Tabela 1C. Continuação

Espécies/Caracteres	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
<i>Ocotea quixos</i>	1	4	0	0	0	4	1	1	0	?	?	1	0	0	1	1
<i>Ocotea rhynchophylla</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Ocotea silvestris</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
<i>Ocotea spixiana</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0,1	0	0	1	1	1	0
<i>Ocotea tristis</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0,1	0	0	1	1	1	0
<i>Ocotea velloziana</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
<i>Ocotea veraguensis</i>	1	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1
<i>Paraia bracteata</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Parasassafras confertiflora</i>	0	2,4	0	0	0	2,4	0	1	0	0	-	0	1	2	1	0
<i>Persea americana</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	1	0	0	0	0	-
<i>Persea major</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	1	0	0	0	0	-
<i>Persea pseudofasciculata</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	1	0	0	0	0	-
<i>Pleurothyrium cinereum</i>	0	4	2	0	0	4	2	1	1	0	-	1	0	0	1	1
<i>Pleurothyrium insigne</i>	0	4	2	0	0	4	2	1	1	0	-	0	0	0	1	0
<i>Rhodostemonodaphne capixabensis</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0	-	0	1	2	1	0
<i>Rhodostemonodaphne crenaticupula</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0	-	0	1	2	1	0
<i>Rhodostemonodaphne kunthiana</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0	-	0	1	2	1	0
<i>Rhodostemonodaphne negrensis</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	0	-	0	1	2	1	0
<i>Rhodostemonodaphne parvifolia</i>	-	4	0	0	0	4	1	1	1	0	-	0	2	3	1	0
<i>Rhodostemonodaphne peneia</i>	-	4	0	0	0	4	1	0	-	0	-	0	2	3	1	0
<i>Rhodostemonodaphne praeclara</i>	-	4	0	0	0	4	1	0	-	0	-	0	2	3	1	0
<i>Rhodostemonodaphne recurva</i>	-	1,2,3,4	0	0	0	4	1	1	0	0	-	0	1	2	?	?
<i>Rhodostemonodaphne scandens</i>	-	4	0	0	0	4	1	1	1	0	-	0	1,2	2,3	1	0
<i>Sassafras albidum</i>	0	4	0	0	0	4	0	1	0	0,1	0	0	2	3	1	0
<i>Systemonodaphne geminiflora</i>	0	2,4	0	0	1	2,4	1	1	0	0	-	0	0	0	1	1
<i>Umbellularia californica</i>	0	4	0	0	0	4	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Urbanodendron bahiense</i>	0	4	0	1	0	4	2	1	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Urbanodendron verrucosum</i>	0	2,3,4	0	1	0	2,3,4	2	1	0	0	-	0	0	0	1	1

Capítulo 4

Mudanças taxonômicas e nomenclaturais no grupo *Ocotea indecora* (Lauraceae)*

Resumo

Seguindo uma recente revisão do grupo *Ocotea indecora* (Lauraceae), algumas mudanças taxonômicas e nomenclaturais têm sido feitas. Nós apresentamos aqui os sinônimos resultantes, juntos com 14 lectotipificações e uma nova combinação.

Abstract

Following a recent revision of *Ocotea indecora* group (Lauraceae), some taxonomic and nomenclatural changes have been done. We present here the resulting synonyms, together with 14 lectotypifications, and a new combination.

4.1. Introdução

Ocotea Aubl. é o maior gênero neotropical de Lauraceae do Novo Mundo, compreendendo 300-350 espécies neotropicais mais 50-60 espécies africanas (Rohwer, 1993; Madriñán, 2004). Ele é altamente diversificado nas florestas pluviais da Mesoamérica ao sudeste do Brasil (Rohwer, 1986; Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Vicentini & van der Werff, 2000; van der Werff, 2002; Baitello & Marcovino, 2004; Madriñán, 2004; Assis *et al.*, 2005; Quinet, 2005, 2006), mas não é bem definido taxonomicamente. A circunscrição moderna do gênero começou com Mez (1889), que tratou *Ocotea* em uma circunscrição muito mais ampla do que as de Nees von Esenbeck (1833, 1836) ou Meissner (1864, 1866). Quase 100 anos mais tarde, Rohwer (1986) organizou o gênero em grupos informais. A despeito da atenção dada à circunscrição dos táxons, procedimentos nomenclaturais têm sido negligenciados, resultando, algumas vezes, em situações intrincadas. Mudanças taxonômicas e nomenclaturais adotadas para resolvê-las são aqui apresentadas. Acrônimos dos herbários seguem Holmgren & Holmgren (1998).

* Novon, em revisão.

4.2. Mudanças taxonômicas e nomenclaturais

4.2.1. *Ocotea fasciculata* (Nees) Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 248. 1889. *Oreodaphne fasciculata* Nees, Linnaea 21: 521. 1848. *Mespilodaphne fasciculata* (Nees) Meisn. DC. Prodr. 15(1): 108. 1864. TIPO: Guiana. “am Ufer des Flusses Rupununi”, Mai. 1843, *Schomburgk 1286* (lectótipo, designado aqui, K [quatro exsicatas]; isoelectótipo, B pro parte [duas exsicatas]).

Cinnamomum bahiense Vattimo-Gil, Rodriguésia 29(42): 128. 1977. TIPO: Brasil. Bahia, Itamaraju, fazenda Boa Vista, 21 Jul. 1971, *Monteiro 23489* (holótipo, RB; isótipo, SPF). **sin. nov.**

Ocotea complicata (Meisn.) Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 247. 1889. *Mespilodaphne complicata* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 103. 1864. TIPO: Brasil. s.l., s.d., *Riedel 766* (lectótipo, designado aqui, G; isoelectótipos, B, LE; provável isoelectótipo, K); [sintipo remanescente, Brasil. Bahia, “in sylvis Catingas ad Sincorâ locis altis”, 1818, *Martius s.n.* (M)]. **sin. nov.**

Ocotea duckei Vattimo-Gil, Rodriguésia 23(35): 243. 1961. TIPO: Brasil. Ceará, Serra do Baturité, Bico Alto, ponta superior, 1000 m elev., Ago. 1908, *Ducke s.n.* (holótipo, RB 20020; isótipo, HBG). **sin. nov.**

Ocotea nunesii Vattimo-Gil, Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro 15: 142. 1957. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro, Governador Portela (Vila), Monte Sinai, 1935, *Nunes 222* (holótipo, RB; isótipos, HBG, SPF). **sin. nov.**

Nees von Esenbeck (1833) descreveu *Oreodaphne fasciculata* com base em *Schomburgk 1286*, mas não designou o holótipo. A coleção em B está misturada, com materiais de *Ocotea fasciculata* e de *Oreodaphne schomburgkiana* var. *sparsifolia* Nees. Todavia, o tipo de *Oreodaphne schomburgkiana* var. *sparsifolia* é *Schomburgk 1274* (Nees von Esenbeck, 1848). Conseqüentemente, *Schomburgk 1286* em K, o qual não está misturado, foi selecionado como lectótipo de *Ocotea fasciculata*.

Meissner (1864) citou *Ayendron firmulum* Nees & Mart., excluindo seu tipo, *Sellow s.n.*, na sinonímia de *Mespilodaphne complicata*. Isso está de acordo com o Art. 52 do CINB (McNeill et al., 2006). Meissner (1864) também incluiu *Ocotea firmula* Mart. na sinonímia, mas esse é um *nomen nudum*. Portanto, *Mespilodaphne complicata* é um nome legítimo e *Ocotea complicata* é com base nele.

- 4.2.2. *Ocotea indecora* (Schott) Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 249. 1889. *Persea indecora* Schott in Spreng., Syst. Veg. 4(2): 405. 1827. *Oreodaphne indecora* (Schott) Nees, Syst. Laur. 407. 1836. *Mespilodaphne indecora* (Schott) Meisn., DC. Prodr. 15(1): 102. 1864. *Ocotea pretiosa* var. *indecora* (Schott) Vattimo-Gil, Rodriguésia 25(37): 87. 1966. TIPO: Brasil. s.l., s.d., *Schott s.n.* (holótipo, B).
- Mespilodaphne indecora* var. *cannella* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 103. 1864. TIPO: Brasil. s.l., s.d., *Schott 4347* (lectótipo, designado aqui, NY).
- Mespilodaphne indecora* var. *intermedia* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 102. 1864. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro, 1832, *Riedel s.n.* (lectótipo, designado aqui, K; prováveis isoelectótipos, LE, NY).
- Mespilodaphne indecora* var. *laxa* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 102. 1864. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro, 1832, *Riedel 481* (lectótipo, designado aqui, LE; isoelectótipos, C, G pro parte [três exsicatas], K [duas exsicatas], P, US; provável isoelectótipo, W).
- Mespilodaphne indecora* var. *minor* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 102. 1864. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro, Tinguá, s.d., *Schott 5600* (lectótipo, designado aqui, M; isoelectótipo, BR); [síntipos remanescentes, Brasil. Rio de Janeiro, Serra dos Órgãos, 1832, *Lhotsky 147* (G); s.l., 1830, *Gaudichaud s.n.* (G); *Martin s.n.* (não localizado); s.l., s.d., *Schott s.n.* (B); Guyana. “Am Ufer des Flusses Rupununi”, 1843, *Schomburgk 1274* (B, K)].
- Mespilodaphne indecora* var. *stricta* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 102. 1864. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro, Jul. 1832, *Riedel 483* (lectótipo, designado aqui, G [duas exsicatas]; isoelectótipos, C, K, LE, NY); [síntipos remanescentes, Brasil. s.l., s.d., *Schott 5610* (M, US)].
- Ocotea elegans* Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 253. 1889. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro, “Serra da Estrella”, 2 Mai. 1880, *Glaziou 12133* (lectótipo, designado aqui, P [três exsicatas]; isoelectótipos B [duas exsicatas], BR, C, K); [síntipos remanescentes, Brasil. Minas Gerais, 1816-1821, *Saint-Hilaire C^l. 74* (P [duas exsicatas]); Rio de Janeiro, Nova Friburgo, Nov. 1842, *Claussen 79* (P); Nova Friburgo, 2 Ago. 1887, *Glaziou 17192* (B, BR, C, HBG, K [duas exsicatas], P [três exsicatas]); Petrópolis, 3 Fev. 1880, *Glaziou 12121* (B, C, K, P); “Serra da Estrella”, 2 Mai. 1880; Rio de Janeiro, 1843, *Weddel 230* (P); São Paulo, Santos, Mai. 1875, *Mósen 3792* (HBG, P, S [quatro exsicatas])). **sin. nov.**

Mez (1889) combinou *Mespilodaphne indecora* var. *cannella* com *Acrodictidium geminiflorum* Mez, subsequêntemente combinado em *Phyllostemonodaphne geminiflora* (Mez.) Kosterm. (Kostermans, 1936). Rohwer (1988) considerou *Mespilodaphne indecora* var. *cannella* como um sinônimo duvidoso de *Phyllostemonodaphne geminiflora*. *Ocotea* e

Phyllostemonodaphne Kosterm. não são facilmente distinguidos quando em estado vegetativo, embora uma característica diagnóstica do grupo *O. indecora*, o crescimento rítmico dos ramos (vide Capítulo 5), contrasta abruptamente com o crescimento contínuo em *Phyllostemonodaphne*. O material tipo, *Schott 4347*, o qual está estéril, parece ter crescimento rítmico e nós preferimos tratar *Mespilodaphne indecora* var. *cannella* como sinônimo de *Ocotea indecora*. A única coleção conhecida de *Schott 4347* está armazenada em NY e é aqui selecionada como o lectótipo.

Entre os sintipos prováveis de *Mespilodaphne indecora* var. *intermedia* (Meissner, 1864), *Riedel s.n.* em K foi selecionado como lectótipo, porque ele tem estruturas vegetativas e reprodutivas mais representativas e conservadas.

Mespilodaphne indecora var. *laxa* foi descrita com base em *Riedel 481*, mas Meissner (1864) não designou o holótipo. *Riedel 481* armazenado em G é composto por três exsicatas, duas correspondentes à *Ocotea indecora* e a outras à *Phyllostemonodaphne geminiflora* (Mez, 1889; Rohwer, 1988). Rohwer (1988) também afirmou que *Riedel 481* em K está também misturado, com materiais de *Ocotea indecora* e de *Phyllostemonodaphne geminiflora*. Embora we consideramos a coleção de K constituída exclusivamente de materiais de *Mespilodaphne indecora* var. *laxa*, nós selecionamos a coleção de LE como lectótipo, porque não à suspeita de sua identidade e as estruturas vegetativas e reprodutivas estão consideravelmente bem representativas e conservadas.

Mespilodaphne indecora var. *minor* foi descrita com base nos sintipos *Gaudichaud s.n.*, *Lhotsky 147*, *Martin s.n.*, *Schomburgk 1274*, *Schott 5600* e *Schott s.n.* (Meissner, 1864). Entre esses, *Martin s.n.* não foi encontrado em quaisquer herbários, *Schott s.n.* é o tipo de *Persea indecora* Schott e *Schomburgk 1274* é o tipo de *Oreodaphne schomburgkiana* var. *sparsifolia* (Ness von Esenbeck, 1848). Para evitar desordem nomenclatural e porque ele é o melhor material numerado viável, *Schott 5600* em M foi selecionado como o lectótipo da variedade.

Mez (1889) usou várias coleções quando descreveu *Ocotea elegans*, sem apontar o holótipo. Entre elas, *Glaziou 12133* em P foi selecionado como lectótipo, por causa da caligrafia de ambos Glaziou e Mez, seus órgãos vegetativos e reprodutivos são representativos e conservados, e ele é morfológicamente correspondente aos espécimes descritos como *Ocotea elegans* em vários trabalhos (e.g., Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Baitello & Marcovino, 2004; Quinet, 2006). Entre os sintipos remanescente, as seguintes coleções foram excluídas de nossa circunscrição de *Ocotea indecora*: *Glaziou 12121* e *Saint-Hilaire C^l.74* são considerados uma espécie nova (Assis & Mello-Silva, dados não publicados, b), *Mósen 3792* é *Ocotea catharinensis* Mez, e *Weddel 230* é *Ocotea fasciculata*.

4.2.3. *Ocotea lanata* (Nees & Mart.) Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 254. 1889. *Oreodaphne lanata* Nees & Mart., Linnaea 8: 43. 1833. *Mespilodaphne lanata* (Nees & Mart.) Meisn., DC. Prodr. 15(1): 102. 1864. TIPO: Brasil. s.l., s.d., *Sellow 458*. (lectótipo, designado aqui, B; isolectótipo, K [duas exsicatas]); [síntipos remanescentes, Brasil. s.l., s.d., *Sellow 3* (P); s.l., s.d., *Sellow s.n.* (B, E, K)].

Entre os prováveis síntipos originais de *Oreodaphne lanata* encontrados nos herbários europeus, nós designamos *Sellow 458* em B como lectótipo, porque ele tem a caligrafia de Nees von Esenbeck.

4.2.4. *Ocotea leucophloea* (Nees & Mart.) L. C. S. Assis & Mello-Silva, **comb. nov.** *Mespilodaphne leucophloea* Nees & Mart., Linnaea 8: 45. 1833. *Mespilodaphne indecora* var. *leucophloea* (Nees & Mart.) Meisn., DC. Prodr. 15(1): 103. 1864. TIPO: Brasil. s.l., s.d., *Sellow 1372* (holótipo, B; isótipo, K).

O único material original provável de *Mespilodaphne leucophloea* é *Sellow 1372*, encontrado, no momento, nos herbários B e K. Somente a coleção em B tem a caligrafia de Nees von Esenbeck e, portanto, foi considerada holótipo.

4.2.5. *Ocotea odorifera* (Vell.) Rohwer, Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg 20: 111. 1986. *Laurus odorifera* Vell., Fl. Flumin. 164. 1829; Icon. 4: 58. 1831. TIPO: Prancha 58 de J. M. C. Vellozo, Fl. Flumin. Icon. 4. 1831 (lectótipo, designado por Rohwer, 1986).

Aydendron suaveolens Nees, Linnaea 8: 37. 1833. *Ocotea pretiosa* Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 250. 1889, *nom. illeg.* TIPO: Brasil. s.l., s.d., *Sellow s.n.* (lectótipo, designado aqui, G [duas exsicatas]; isolectótipos, B, BR).

Mespilodaphne pretiosa var. *latifolia* Nees, Linnaea 8: 45. 1833. TIPO: Brasil. s.l., s.d., *Sellow 168* (lectótipo, designado aqui, B [duas exsicatas]); [síntipos remanescentes, Brasil. São Paulo, “Ypanema”, *Sellow 1388* (B [três exsicatas]); s.l., s.d., *Sellow s.n.* (G)].

Mespilodaphne pretiosa var. *longifolia* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 103. 1864. *Ocotea pretiosa* var. *longifolia* (Meisn.) Vattimo-Gil, Rodriguésia 25(37): 86. 1966. TIPO: Brasil. São Paulo, “in sylvis prope S. Carlos non-infrequens”, Jan. 1834, *Riedel 1867* (holótipo, LE n.v.; isótipos, C, G [duas exsicatas], NY, P; provável isótipo, K).

Ao descrever *Mespilodaphne pretiosa* Nees & Mart., Nees von Esenbeck (1833) tratou na sua sinonímia *Laurus quixos* Lam. (Lamarck, 1973), um binômio mais velho do que *Mespilodaphne pretiosa* por 40 anos, portanto, tornando *M. pretiosa* um nome ilegítimo (Art. 52 do CINB, McNeill et al., 2006). Subseqüentemente, Nees von Esenbeck (1836) descreveu *Mespilodaphne pretiosa* var. *angustifolia* com base em *Humboldt 1018* (B – herbário Willdenow 7784) e *Martius s.n.* (M), os mesmos materiais usados para descrever *M. pretiosa*. *Humboldt 1018* é o holótipo de *Cryptocarya canelilla* Kunth, basônimo de *Laurus canelilla* (Kunth) Nees e *Aniba canelilla* (Kunth) Mez (Mez, 1889; Kubitzki & Renner, 1982). Também *Martius s.n.* é *Aniba canelilla*. Assim, aqueles nomes não são relacionados à *Ocotea odorifera*.

Concomitantemente, Nees von Esenbeck (1833) descreveu *Mespilodaphne pretiosa* var. *latifolia* com base nos prováveis sítipos originais *Sellow 168*, *Sellow 1388* e *Sellow s.n.* Entre esses sítipos, nós selecionamos como lectótipo *Sellow 168*, porque essa coleção tem a caligrafia de Nees von Esenbeck, e a presença de inflorescências é coerente com a descrição original. Apesar de *Mespilodaphne pretiosa* var. *latifolia* estar sob um epíteto específico ilegítimo, ele é legítimo (Arts. 27.2 e 52.2 do CINB, McNeill et al., 2006). A mesma conclusão é para ser aplicada a *Mespilodaphne pretiosa* var. *longifolia* descrita por Meissner (1864) e com base em *Riedel 1867*.

Quando tentou propor a combinação nova *Ocotea pretiosa*, Mez (1889) excluiu de sua circunscrição *Mespilodaphne pretiosa* var. *angustifolia*, a qual ele colocou em *Aniba canelilla*. Ao ter feito isso, ele automaticamente excluiu os sítipos de *Mespilodaphne pretiosa*, desta forma criando um táxon novo, *Ocotea pretiosa* Mez. Todavia, ele inclui em sua sinonímia um nome mais velho, *Aydendron suaveolens* Nees, portanto, tornando *Ocotea pretiosa* um nome ilegítimo (Art. 52 do CINB, McNeill et al., 2006).

Vattimo (1966) transferiu *Mespilodaphne pretiosa* var. *longifolia* para *Ocotea pretiosa* var. *longifolia*, sem citar o basônimo. Por causa disso, a variedade proposta não é validamente publicada (Art. 33.4 do CINB, McNeill et al., 2006).

Sellow s.n. é o sítipo de *Aydendron suaveolens* (Nees von Esenbeck, 1833). A coleção em G foi selecionada como lectótipo, porque ela tem a caligrafia de Nees von Esenbeck e tem folhas, flores e frutos consideravelmente bem representativos e conservados.

4.2.6. *Ocotea porosa* (Nees & Mart.) Barroso, Rodriguésia 12(24): 140. 1949. *Oreodaphne porosa* Nees & Mart., Linnaea 8: 44. 1833. *Phoebe porosa* (Nees & Mart.) Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 205. 1889. *Cinnamomum porosum* (Nees & Mart.) Kosterm., Reinwardtia

6: 23. 1961. TIPO: Brasil, s.l., s.d., *Sellow 4861* (lectótipo, designado aqui, B [duas exsicatas]); [sintipo remanescente, Brasil. s.l., s.d., *Sellow 4989* (B [duas exsicatas])].

Entre os prováveis sintipos usados por Nees von Esenbeck (1833) para descrever *Oreodaphne porosa*, nós selecionamos *Sellow 4861* como lectótipo. Além de ter a caligrafia de Nees von Esenbeck, a coleção tem flores que são coerentes com a descrição original. Rohwer (1986) citou que o sintipo remanescente, *Sellow 4989*, está armazenado em B e K, mas nós não o encontramos no último herbário.

4.2.7. *Ocotea virgultosa* (Nees) Mart. ex Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 252. 1889. *Nectandra virgultosa* Nees, Syst. Laur. 304. 1836. TIPO: Brasil. Minas Gerais, “in sylvulis udis depressis, Capões dictis”, s.d., *Martius s.n.* (M).

Oreodaphne nitidula var. *cuneifolia* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 136. 1864. TIPO: Brasil. s.l., s.d., *Sellow s.n.* (lectótipo, designado aqui, B); [sintipo remanescente, Brasil. Minas Gerais, “Caldas, in campis”, 1845, *Widgren 391* (BR)]. **sin. nov.**

Oreodaphne nitidula var. *lanceolata* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 136. 1864. TIPO: Brasil. Minas Gerais, Set. 1854, *Lindberg 461* (lectótipo, designado aqui, BR); [sintipo remanescente, Brasil. *Sellow s.n.* (B)]. **sin. nov.**

Entre os sintipos usados por Meissner (1864) para descrever *Oreodaphne nitidula* var. *cuneifolia*, nós designamos *Sellow s.n.* como lectótipo, porque ele apresenta cúpulas, que são coerentes com a descrição original. Para *Oreodaphne nitidula* var. *lanceolata*, nós designamos *Widgren 391* como lectótipo, porque ele está numerado e é bem representativo e conservado.

4.3. Referências

- Assis L.C.S., R.C. Forzza, van der Werff, H. 2005. A família Lauraceae na Reserva Biológica da Represa do Gramma, Descoberto, Minas Gerais, Brasil. Bol. Bot. Univ. São Paulo 23, 113-139.
- Baitello, J.B., Marcovino, J.R. 2004. Lauraceae: *Ocotea* Aubl. Em Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Giulietti, A.M., Melhem, T.S. (Eds.), Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo, Vol. 3. FAPESP, RiMa, São Paulo, pp. 179-208 (“2003”).
- Barroso, L.J. 1949. Chave para a determinação de gêneros indígenas e exóticos da família

- Lauraceae no Brasil. *Rodriguésia* 12, 137-146.
- Holmgren, P.K., Holmgren, N.H. 1998 [continuamente atualizado]. Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih>.
- Kostermans, A.J.G.H. 1936. Revision of the Lauraceae I. *Recueil. Trav. Bot. Néerl.* 33: 719-757.
- Kubitzki, K., Renner, S. 1982. Lauraceae I (*Aniba* and *Aiouea*). *Fl. Neotrop. Monogr.* 31, 1-125.
- Lamarck, J. B. A. P. M. 1793. *Encyclopédie Méthodique. Botanique.* Panckoucke & Plomteux, Paris & Liège.
- Madriñán, S. 2004. Lauraceae. Em: Smith, N. Mori, S.A., Stevenson, D.W., Heald, S.V. (Eds.) *Flowering Plants of the Neotropics.* Princeton University Press, Princeton, p. 204-206
- McNeill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., Demoulin, V., Hawksworth, D.L., Marhold, K., Nicolson, D.H., Prado, J., Silva, P.C., Skog, J. E., Wiersema, J.H., Turland, N.J. (editores) 2006. *International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code) Adopted by the Seventeenth International Botanical Congress Vienna, Austria, July 2005.* A. R. G. Gantner Verlag , Ruggell. [Regnum Veg. 146]
- Meissner, C.F. 1864. Lauraceae. Em: De Candole, A. (Ed.), *Prodromus Systematis Regni Vegetabilis*, Vol. 15. Victoris Masson et Filii, Paris, pp. 1-260.
- Meissner, C.F. 1866. Lauraceae et Hernandiaceae. Em: Martius, C.F.P., Eichler, A.W. (Eds.), *Flora Brasiliensis*, Vol. 5, Pars 2. Frid. Fleischer, Leipzig, pp. 137-319.
- Mez, C. 1889. Lauraceae americanae. *Jahrb. Bot. Gart. Berlin* 5, 1-556.
- Nees von Esenbeck, C.G.D. 1833. *Revisio laurinarum ab Sellowio in Brasilia collectarum et iam in Herbario Regio Berolinensi asservatarum.* *Linnaea* 8, 36-51.
- Nees von Esenbeck, C.G.D. 1836. *Systema Laurinarum.* Sumtibus Veitii Sociorum, Berlin.
- Nees von Esenbeck, C.G.D. 1848. *Flora der Aequinoctial-Gegenden der neuen Welt, von Joh. Friedr. Klotzsch.* *Linnaea* 21, 487-526.
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32, 793-810.
- Quinet, A. 2005. Sinopse taxonômica da família Lauraceae no Estado do Rio de Janeiro. *Acta Bot. Bras.* 19, 563-572.
- Quinet, A. 2006. Lauraceae na Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* 57, 543-568.

- Rohwer, J.G. 1986. Prodromus einer monographie der gattung *Ocotea* Aubl. (Lauraceae), sensu lato. Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg 20, 1-278.
- Rohwer, J.G. 1988. The genera *Dicypellium*, *Phyllostemonodaphne*, *Systemonodaphne*, and *Urbanodendron* (Lauraceae). Bot. Jahrb. Syst. 110, 157-171.
- Rohwer, J.G. 1993. Lauraceae. Em: Kubitzki, K., Rohwer, J.G., Brittrich, V. (Eds.), The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 2. Springer-Verlag, Berlin, pp. 366-391.
- van der Werff, H. 2002. A synopsis of *Ocotea* (Lauraceae) in Central America and Southern Mexico. Ann. Missouri Bot. Gard. 89, 429-451.
- Vattimo, I. 1957. Lauraceae do Estado do Rio de Janeiro. Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro 15, 113-160.
- Vattimo, I. 1961. O gênero *Ocotea* Aubl. no Nordeste do Brasil (Lauraceae). Rodriguésia 23, 241-252.
- Vattimo, I. 1966. Lauraceae do Estado da Guanabara. Rodriguésia 25, 75-122.
- Vattimo, I. 1977. Três novas espécies de Lauraceae brasileiras. Rodriguésia 29, 127-131.
- Vicentini, A., van der Werff, H. 2000. New species of Lauraceae from central Amazonia, Brazil. Novon 10, 264-297.

Capítulo 5

Uma revisão do grupo *Ocotea indecora* (Lauraceae)*

Resumo

Uma revisão do grupo *Ocotea indecora* (Lauraceae) é apresentada. Sob uma circunscrição filogenética, o grupo é morfologicamente definido pelo crescimento rítmico dos ramos, abrangendo 20 espécies com centro de diversidade na floresta atlântica do sudeste do Brasil. Chave de identificação, descrições, bem como comentários sobre a circunscrição, distribuição, habitat, fenologia e relações taxonômicas de suas espécies são fornecidos.

Abstract

A revision of *Ocotea indecora* group (Lauraceae) is presented. Under a phylogenetic circumscription, the group is morphologically defined by the rhythmic growth of branchlets, encompassing 20 species with centre of diversity in Atlantic forest from southeastern Brasil. Identification key, descriptions, as well as comments on its circumscription, distribution, habitat, phenology, and taxonomic relationships of its species are provided.

5.1. Introdução

Ocotea Aubl. é o maior gênero de Lauraceae do Novo Mundo, e compreende 300-350 espécies neotropicais mais 50-60 espécies africanas (Rohwer, 1993; Madriñán, 2004). O gênero é altamente diversificado nas florestas pluviais da Mesoamérica ao sudeste do Brasil (Rohwer, 1986; Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Vicentini & van der Werff, 2000; van der Werff, 2002; Baitello & Marcovino, 2004; Madriñán, 2004; Assis *et al.*, 2005; Quinet, 2005, 2006), mas não é taxonomicamente bem definido, sendo caracterizado pelos estames com quatro sacos polínicos arranjados em linhas verticais, flores dialitépalas, diclinas a monoclinais, das quais a maioria falta papilas (van der Werff, 1991, 2000). A circunscrição moderna de *Ocotea* começou com Mez (1889) que, em um trabalho influente e monumental, tratou *Ocotea* em uma circunscrição muito mais ampla do que aquela de Nees (1833, 1836) ou Meissner (1864, 1866, 1848). Quase 100 anos mais tarde, Rohwer (1986) organizou o gênero em grupos informais.

Desde que o número elevado de espécies impõe um obstáculo para uma revisão completa do gênero, revisões dos grupos propostos por Rohwer (1986) têm sido implementadas (e.g.,

* A ser submetido ao *Annals of the Missouri Botanical Garden*.

Rohwer, 1991; van der Werff, 1999). Além disso, tratamentos sistemáticos são indispensáveis não apenas para melhorar o conhecimento de *Ocotea* e concomitantemente Lauraceae mas também para fornecer suporte a outros estudos, tais como inventários, conservação, filogenética e biogeografia. Nesse contexto, uma revisão do grupo *Ocotea indecora* é aqui apresentada. Sete espécies novas descritas (Assis & Mello-Silva, dados não publicados, a, b, c) e mudanças taxonômicas e nomenclaturais (vide Capítulo 4) complementam esse tratamento. Sob uma circunscrição filogenética (vide Capítulo 3), o grupo é morfologicamente definido pelo crescimento rítmico dos ramos e é agora consideravelmente mais amplo do que aquele de Rohwer (1986), compreendendo 20 espécies distribuídas desde a Colômbia e Trindade e Tobago até o Paraguai, com centro de diversidade na floresta atlântica do sudeste do Brasil. Chave de identificação, descrições, bem como comentários sobre a circunscrição, distribuição, habitat, fenologia e relações taxonômicas de suas espécies são fornecidos.

5.2. Materiais e métodos

A revisão presente é resultante da análise de ca. 550 coleções armazenadas nos herbários B, BM, BR, C, CEPEC, CESJ, CVRD, E, ESA, ESAL, FLOR, FUEL, G, GB, GFJP, GUA, HAS, HASU, HB, HBG, HBR, ICN, K, LE*, M, MBM, MO* NY*, OXF, P, PACA, R, RB, RFA, S, SP, SPF, SPSF, UEC, UPGB, US*, W (Holmgren & Holmgren, 1998). Herbários marcados com asterisco (*) não foram visitados, mas fotografias digitais de suas coleções-tipo foram vistas.

A morfologia vegetativa e reprodutiva foi baseada em Radford *et al.* (1974), Hallé *et al.* (1978), Weberling (1992), bem como Rohwer (1986, 1993), van der Werff (1991) Madriñán (2004) e Assis *et al.* (2005). Os espécimes foram analisados por meio de um estereoscópio OLYMPUS SZ60. Para a realização das medidas, materiais herborizados foram reidratados em água fervente. Dados relativos à altura e hábito foram extraídos das exsicatas. Eletromicrografias dos órgãos florais foram obtidas por meio de um microscópio eletrônico de varredura Zeiss DSM 970. Pode ser difícil visualizar o crescimento rítmico dos ramos em coleções pobremente representativas. É necessário abrir o receptáculo para ter certeza se ele é ou não piloso.

Obras e periódicos botânicos foram abreviados respectivamente segundo Stafleu & Cowan (1976-1988) e Bridson & Smith (1991). Citações dos autores de táxons seguem Brummitt & Powell (1992).

A classificação das vegetações seguem Veloso *et al.* (1992), Giulietti *et al.* (1997) e Oliveira-Filho & Fontes (2000). Os mapas de distribuição geográfica foram construídos no programa ArcGis (ArcMap ver. 9.2).

5.3. Posição sistemática e circunscrição filogenética

Rohwer (1986) circunscreveu o grupo *O. indecora*, com sete espécies, pela presença de papilas em toda a antera, enquanto outros grupos possuiriam papilas apenas no ápice das anteras. Todavia, essa caracterização nem sempre é eficaz, pois *O. lanata*, incluída no grupo *O. indecora*, pode ter papilas apenas no ápice das anteras e *O. lobbii* e *O. porosa*, posicionadas em outros grupos, têm papilas dispostas esparsamente em toda extensão das anteras.

No contexto da sistemática moderna, análises filogenéticas moleculares (Chanderbali *et al.*, 2001, (Li & Christophel, 2000; Rohwer, 2000; Chanderbali *et al.*, 2001; Li *et al.*, 2004; Rohwer & Rudolph, 2005) e combinadas (morfologia e moléculas) (vide Capítulo 3) foram simuladas para reavaliar as circunscrições genéricas de Lauraceae. Em ambas as abordagens, *Ocotea* emerge como polifilético. As espécies dióicas do gênero, entre as quais a espécie-tipo, *O. guianensis* Aubl., aparecem relacionadas às espécies de *Endlicheria* Nees e *Rhodostemonodaphne* Rohwer & Kubitzki, e as espécies hermafroditas, como aquelas do grupo *O. indecora*, aparecem próximas de gêneros tais como *Aniba* Aubl., *Dicypellium* Nees & Mart., *Licaria* Aubl., *Paraia* Rohwer, Richter & van der Werff e *Urbanodendron* Mez. No entanto, mais evidências e amostragem de táxons são necessários antes que uma circunscrição filogenética possa ser providenciada (vide Capítulo 3).

O grupo *O. indecora* foi representado em Chanderbali *et al.* (2001) por um único espécime, Lorea 5578, identificado como *O. odorifera*, mas agora considerado uma espécie nova, *O. callyscipha* (Assis & Mello-Silva, dados não publicados c). Subseqüentemente, cinco espécies, *O. callyscipha*, *O. indecora*, *O. odorifera*, *O. prolifera* e *O. ramosissima*, taxonomicamente posicionadas dentro do grupo *O. indecora* (Rohwer, 1986; Assis *et al.*, 2005; Assis & Mello-Silva, dados não publicados a, b, c) foram amostradas (vide Capítulo 3). Na análise morfológica, o grupo é parafilético, e a inclusão de duas espécies de *Ocotea* subgen. *Dendrodaphne* Beurl. torna-o monofilético (vide Capítulo 3; Fig. 2). Na análise da rmlTS, o grupo não é monofilético e uma politomia obscurece a relação de *O. indecora* com as outras espécies do grupo. Todavia, essas outras espécies estão dentro de um clado mais inclusivo, irmão de *Ocotea insularis* (Meisn.) Mez (vide Capítulo 3; Fig. 3). Finalmente, o grupo emerge como parafilético na análise simultânea, mas a inclusão de *O. porosa* torna-o monofilético (vide Capítulo 3; Fig. 4) Entre essas hipóteses conflitantes, o monofiletismo do grupo é sustentado e justificado pela análise combinada, seguindo assim o princípio de evidência total (Rieppel, 2009; vide Capítulos 3 e 4).

Como previamente comentado, Rohwer (1986) circunscreveu o grupo *O. indecora* pelas anteras papilosas. A otimização das papilas no cladograma resultou no estado ‘ausente’ como

plesiomórfico e ‘presente’ como apomórfico. Papilas nas anteras tiveram origens múltiplas no complexo *Ocotea* e não definem o grupo *O. indecora*. Ao invés disso, papilas em anteras e tépalas (Fig. 1 A-E) é sinapomorfia de um nível mais inclusivo de universalidade, que inclui o grupo *O. indecora*. Em uma classificação filogenética, esse clado com flores papilosas corresponderia a um novo gênero (vide Capítulo 3).

Nesse clado, a sinapomorfia morfológica que define o grupo *O. indecora* é o crescimento rítmico dos ramos (Fig. 1F), que está associado com a presença de catafilos e com a distribuição agrupada das folhas no ápice dos ramos. Todavia, a otimização do crescimento dos ramos é ambígua e esse crescimento pode ter aparecido independentemente em *O. indecora* e no clado constituído por *O. callyscipha*, *O. odorifera*, *O. prolifera* e *O. ramosissima*, ou se originado uma vez e ter sido perdido em *O. porosa*. Diferentes argumentos priorizam reversões ou convergências de caracteres ambíguos. Pinna (1991) defende que reversões mantêm a hipótese de homologia primária. Agnarsson & Miller (2008) preferem relativizar a opção por convergência ou reversão, segundo a complexidade do caráter. Tem sido assumido que estruturas complexas são mais fáceis de serem perdidas do que obtidas (Agnarsson & Miller, 2008), mas o crescimento rítmico é uma condição que apareceu e desapareceu múltiplas vezes em Lauraceae. Uma única origem dessa disposição de crescimento dentro do clado com flores papilosas, no entanto, sustentaria o monofiletismo e a circunscrição do grupo *O. indecora*, com reversão em *O. porosa* que, embora membro do grupo, não apresenta o estado de caráter que o definiria. Por esse motivo, Meissner (1864, 1866) jamais inclui *O. porosa* como um membro de Verticillatae, que abrigava espécies do grupo *O. indecora* e era definido pela filotaxia “verticilada”, na verdade um arranjo de folhas alternas e agrupadas no ápice devido ao crescimento rítmico (Hallé *et al.*, 1978; vide Capítulo 3).

Convergências também oferecem problemas. O grupo *O. indecora* apresenta anteras e tépalas papilosas. Entretanto, papilas nas anteras e tépalas ocorrem também no clado *Ocotea* subgen. *Dendrodaphne*, e crescimento rítmico ocorre independentemente no clado *Paraia* / *Ocotea* subgen. *Dendrodaphne*. A ocorrência dessas convergências gera dificuldades de posicionamento de espécies não incluídas nas análises filogenéticas. As similaridades entre esses grupos foram previamente discutidas (Rohwer, 1986; Baitello, 1993). No entanto, *Ocotea* subgen. *Dendrodaphne* tem estames ligulados como sinapomorfia, enquanto o grupo *O. indecora* tem estames estipitados, uma plesiomorfia dentro do complexo *Ocotea*. Além disso, *Ocotea* subgen. *Dendrodaphne*, *Dicypellium*, *Paraia*, *Systemonodaphne* e *Urbanodendron* (Rohwer, 1988) constituem um clado com cúpulas de margem dupla como uma de suas sinapomorfias, enquanto a maioria das espécies do grupo *O. indecora* tem cúpulas com uma única margem, uma condição plesiomórfica.

Figura 1. *Ocotea porosa* – A. Anteras papilosas no ciclo I; *Ocotea lobbii* – B. Anteras papilosas no ciclo I; *Ocotea odorifera* – C. Anteras papilosas no ciclo I – D. Detalhe das papilas nas anteras do ciclo I; *Ocotea complicata* – E. Papilas nas anteras do ciclo I; *Ocotea sassafras* – F. Crescimento rítmico dos ramos. Coleções – A. Ribas & Luz 1546 (MBM); B. Hatschbach 48361 (MBM); C-D. Assis et al. 1167 (SPF); E. Assis et al. 1185 (SPF); F. Assis et al. 1157 (SPF). Barra de escalas – A-C. 100 μm – D. 25 μm – E. 50 μm – F. 3 cm.

Juntamente com as seis espécies incluídas na análise filogenética (vide Capítulo 4), mais 14 espécies, não incluídas nas análises e todas com crescimento rítmico dos ramos, são aqui tratadas indutivamente como pertencentes ao grupo. Nessa sua primeira circunscrição filogenética, o grupo *O. indecora* compreende 20 espécies desde a Colômbia e Trindade e Tobago até o Paraguai, com centro de diversidade na floresta atlântica do sudeste do Brasil (Fig. 2).

5.4. Conceito de espécie

O conceito de adotado é o Conceito Taxonômico de Espécie, no qual uma espécie é definida por uma característica ou uma combinação de características exclusivas no esforço de explicar uma espécie natural (cf. Rieppel, 2007; vide Capítulo 2). Distribuição geográfica e habitat são usados para complementar a circunscrição da espécie.

5.5. Chave para as espécies do grupo *O. indecora*

1a. Ramos com crescimento contínuo; catafilos ausentes; frutos esferóides. - 15. *Ocotea porosa*

1b. Ramos com crescimento rítmico; catafilos presentes; frutos elipsóides a ovóides, raramente esferóides ou obovóides.

2a. Arbustos, raramente arvoretas, 1-8(-12) m alt.; pecíolo 0-7(-17) mm compr., geralmente abaixo de 7 mm; lâmina foliar plana, ápice 0-6 mm compr., arredondado, obtuso a agudo, raramente levemente caudado; campo rupestre, cerrado, mussununga e restinga, ocasionalmente (*O. virgultosa*) floresta atlântica semidecidual.

3a. Lâmina 3-5 vezes mais longa do que larga; aréolas 1-2,7 mm diâm.; receptáculo glabro; Colômbia. ----- 4. *Ocotea celastroides*

3b. Lâmina 1,5-3(-3,5) vezes mais longa do que larga; aréolas 0,1-0,6 mm diâm.; receptáculo glabro a piloso; Bahia e sudeste do Brasil.

4a. Pecíolo (4-)7-17 mm compr.; domácias geralmente presentes na lâmina foliar; superfície externa do receptáculo pilosa; cúpulas (0,5-)0,8-1,1 X (1,1-)1,4-1,7 cm, com uma única margem; frutos 1,7-2 X (1-)1,3-1,5 cm; mussununga e restinga; Espírito Santo. -----
----- 1. *Ocotea arenicola*

4b. Pecíolo 0-7 mm compr.; domácias ausentes, raramente presentes, na lâmina foliar; superfície externa do receptáculo glabra a pilosa; cúpulas 0,1-0,7 X 0,4-1,1 cm, com uma única ou dupla margem; frutos 0,9-1,6 X 0,5-1 cm; campo rupestre, cerrado, mussununga, restinga e floresta semidecidual; Bahia e sudeste do Brasil

5a. Pecíolo presente, 0,8-2 mm larg.; base da lâmina foliar aguda, obtusa a arredondada, raramente cordada; cúpulas com margem dupla; mussununga e restinga. -----
----- 11. *Ocotea lobbii*

5b. Pecíolo ausente a presente, 0,7-3,2 mm larg.; base da lâmina foliar aguda a obtusa;

cúpula com uma única margem (não vistas em *O. pumila*); campo rupestre, cerrado e floresta semidecidual.

6a. Arbusto ca. 1 m alt.; pecíolo 2-3,2 mm larg.; lâmina com ângulos das nervuras secundárias com a primária 30-60°; superfície externa do receptáculo esparsa a densamente pilosa; ápice das anteras 0,05-0,1 mm compr.; campo rupestre; Bahia. -----

----- 17. *Ocotea pumila*

6b. Arbustos a arvoretas, 1,8-7 m alt.; pecíolo 0,7-1,7 mm larg.; lâmina com ângulos das nervuras secundárias com a primária 45-90°; superfície externa do receptáculo glabra, esparsa a densamente pilosa; ápice das anteras 0,05-0,5 mm compr.; campo rupestre, cerrado e floresta semidecidual; Minas Gerais e São Paulo.

7a. Ramos jovens densamente pilosos; domácias ausentes na lâmina foliar; face abaxial dos catafilos pilosa; superfície externa do receptáculo esparsa a densamente pilosa; ápice das anteras 0,2-0,5 mm compr.; campo rupestre; Minas Gerais. -----

----- 6. *Ocotea colophanthera*

7b. Ramos jovens glabros a esparsamente pilosos; domácias ausentes a presentes na lâmina foliar; face abaxial dos catafilos glabra a pilosa; superfície externa do receptáculo glabra a glabrescente; ápice das anteras 0,05-0,1 mm compr.; cerrado e floresta semidecidual; Minas Gerais e São Paulo. ----- 20. *Ocotea virgultosa*

2b. Árvores a arvoretas, raramente arbustos, 2-32 m alt.; pecíolo (2-)7-20, geralmente acima de 7 mm compr.; lâmina foliar plana a arcuada, ápice (0-)6-27 mm compr., caudado a levemente caudado, raramente agudo, emarginado ou obtuso; florestas amazônica, de galeria, atlântica ombrófila, semidecidual, decidual e mista de *Araucaria*, ocasionalmente (*O. fasciculata*) caatinga, campinarana, campo rupestre, cerradão, cerrado e restinga.

8a. Ramos jovens e velhos, e pecíolo densamente pilosos; face abaxial da lâmina foliar glabrescente, esparsa a densamente pilosa. ----- 9. *Ocotea lanata*

8b. Ramos jovens glabros a esparsamente pilosos, ramos velhos glabros a glabrescentes; pecíolos glabros a esparsamente pilosos; face abaxial da lâmina foliar glabra a glabrescente.

9a. Superfície externa do receptáculo glabra.

10a. Face abaxial dos catafilos esparsa a densamente pilosa, margens pilosas; superfície interna do receptáculo esparsa a densamente pilosa.

11a. Lâmina foliar arcuada, raramente plana, coriácea, raramente cartácea; anteras 0,3-1 mm compr.; florestas amazônica, de galeria, atlântica ombrófila, semidecidual e

decidual, caatinga, campinarana, campo rupestre, cerradão, restinga e savana; Bolívia, Brasil, Guiana, Suriname, Trindade e Tobago e Venezuela. ----- 7. *Ocotea fasciculata*
11b. Lâmina sempre plana, cartácea; anteras 0,5-1,7 mm compr.; floresta atlântica ombrófila, semidecidual e mista de *Araucaria*.

12a. Ramos jovens creme a amarelos; ritidomas presentes, sempre conspícuos, nos ramos jovens e nas inflorescências; base da lâmina foliar fortemente atenuada, raramente aguda, aréolas 1-2,7 mm diâm.; floresta ombrófila; cidade do Rio de Janeiro.

----- 10. *Ocotea leucophloea*

12b. Ramos jovens marrons a acinzentados, raramente creme; ritidomas ausentes a presentes, inconspícuos a conspícuos, nos ramos jovens e nas inflorescências; base da lâmina foliar aguda, obtusa a arredondada, aréolas 0,2-1(-1,5) mm diâm.; florestas ombrófila, semidecidual e mista de *Araucaria*; sul da Bahia e sudeste do Brasil e Paraguai.

13a. Árvores a arvoretas 3-20 m alt; ritidomas ausentes, raramente presentes, inconspícuos, nos ramos jovens e nas inflorescências; lâmina foliar (2,5-)4-12,5(-13,5) X (0,9-)1,2-3,5(-4,5) cm, 2-3(-4) vezes mais longa do que larga, elípticas a estreitamente elípticas ou ovais, base aguda, raramente obtusa, domácias ausentes a presentes na lâmina foliar; estilete 0,2-1,3 mm compr.; floresta ombrófila e semidecidual; sul da Bahia e sudeste do Brasil e Paraguai.----- 8. *Ocotea indecora*

13b. Arvoretas 2-7 m alt; ritidomas presentes, conspícuos, nos ramos jovens e nas inflorescências; lâmina foliar (7-)8,5-24,5(-28,5) X (1,1-)1,8-5,9(-6,1) cm, (3-)4-5 vezes mais longa do que larga, estreitamente elíptica a oblanceolada, raramente elíptica, domácias ausentes na lâmina foliar; estilete 0,2-0,5 mm compr.; floresta semidecidual; Espírito Santo, Minas Gerais e Rio de Janeiro. -----

----- 19. *Ocotea sassafras*

10b. Face abaxial dos catafilos glabras, margens ciliadas a glabras; superfície interna do receptáculo glabra, esparsa a densamente pilosa.

14a. Lâmina foliar arcuada, raramente plana, coriácea, raramente cartácea; domácias ausentes a presentes na lâmina foliar; superfície interna do receptáculo densamente pilosa, raramente glabra; anteras 0,3-1 mm compr.; florestas amazônica, de galeria, atlântica ombrófila, semidecidual e decidual, caatinga, campinarana, campo rupestre, cerradão, restinga e savana; Bolívia, Brasil, Guiana, Suriname, Trindade e Tobago e Venezuela. ----- 7. *Ocotea fasciculata*

14b. Lâmina plana, cartácea, raramente coriácea; domácias ausentes na lâmina foliar; superfície interna do receptáculo glabra, glabrescente a densamente pilosa; anteras 0,5-1,4 mm compr.; cúpulas com uma única margem; floresta atlântica ombrófila, semidecidual e mista de *Araucaria*; Brasil e Paraguai.

15a. Lâmina foliar com ângulos das nervuras secundárias com a primária 55-87°; superfície interna do receptáculo densamente pilosa; cúpulas com uma única margem; floresta ombrófila; Espírito Santo. ----- 5. *Ocotea ciliata*

15b. Lâmina foliar com ângulos das nervuras secundárias com a primária 25-75°; superfície interna do receptáculo glabra a glabrescente; cúpulas com uma única ou inconspicuamente dupla margem; floresta ombrófila e semidecidual; sul da Bahia e sudeste do Brasil.

16a. Ramos jovens marrons, raramente acinzentados; pecíolo 1,3-2,5(-3,5) mm larg., lâmina foliar 4,5-22,5 X 0,8-7,9 cm, base aguda, obtusa a arredondada, venação primária plana a proeminente; catafilos 0,5-12 X 0,5-8,5 mm; inflorescências axilares, brácteas das coflorescências foliares a escamiformes; cúpulas com inconspicuamente dupla margem. ----- 14. *Ocotea odorifera*

16b. Ramos jovens creme, acinzentados a verdes, raramente marrons; lâmina foliar 4,5-14,5 X 1,1-4,5 cm; base aguda, venação primária imersa a plana, raramente proeminente; catafilos 2,5-7 X 1-3 mm; inflorescências axilares a terminais, brácteas das coflorescências escamiformes; cúpulas com uma única ou inconspicuamente dupla margem. ----- 16. *Ocotea prolifera*

9b. Superfície externa do receptáculo pilosa.

17a. Alta proliferação de ramos jovens presente durante o estágio de floração; frutos esferóides a obovóides; restinga; Bahia. ----- 18. *Ocotea ramosissima*

17b. Alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração ausente; frutos elipsóides a obovóides, raramente esferóides; florestas amazônica, de galeria, atlântica ombrófila, semidecidual, decidual e mista de *Araucaria*, ocasionalmente (*O. fasciculata*) caatinga, campinarana, campo rupestre, cerradão, restinga e savana; Bolívia, Brasil, Guiana, Paraguai, Suriname, Trindade e Tobago e Venezuela.

18a. Lâmina arcuada, raramente plana; face abaxial das tépalas esparsa a densamente pilosa; cúpula com dupla margem e tépalas persistentes; florestas ombrófila e semidecidual; Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo.

19a. Brácteas das coflorescências foliares a escamiformes; tépalas esparsa a

densamente pilosas, persistentes e revolutas na maturidade dos frutos; floresta ombrófila; Bahia, Espírito Santo e Rio de Janeiro. ----- 12. *Ocotea marcescens*

19b. Brácteas das coflorescências escamiformes; tépalas esparsamente pilosas, persistentes e involutas na maturidade dos frutos; florestas ombrófila e semidecidual; São Paulo. ----- 13. *Ocotea mosenii*

18b. Lâmina plana; raramente arcuada; face abaxial das tépalas glabra a esparsamente pilosa; cúpulas com uma única margem, raramente inconspicuamente dupla, tépalas decíduas após o desenvolvimento dos frutos; florestas amazônica, de galeria, atlântica ombrófila, semidecidual, decidual e mista de *Araucaria*, ocasionalmente (*O. fasciculata*) caatinga, campinarana, campo rupestre, cerradão e restinga; Bolívia, Brasil, Guiana, Paraguai, Suriname, Trindade e Tobago e Venezuela.

20a. Lâmina foliar arcuada, raramente plana, coriácea, raramente cartácea; anteras 0,3-1 mm compr.; cúpulas com uma única margem; florestas amazônica, de galeria, atlântica ombrófila, semidecidual e decidual, caatinga, campinarana, campo rupestre, cerradão e restinga; Bolívia, Brasil, Guiana, Suriname, Trindade e Tobago e Venezuela. - 7. *Ocotea fasciculata*

20b. Lâmina sempre plana, cartácea; anteras 0,5-1,7 mm compr.; cúpulas com uma única margem, raramente com margem dupla; florestas ombrófila, semidecidual e mista de *Araucaria*; Brasil e Paraguai.

21a. Lâmina foliar com 10-16 pares de nervuras secundárias; aréolas 0,2-0,5 mm diâm.; cúpulas com margem dupla; floresta semidecidual; Minas Gerais. 3. -----
----- *Ocotea calliscypha*

21b. Lâmina foliar 5-12(-14) pares de nervuras secundárias; aréolas (0,2-)0,7-2(-1,5) mm diâm.; cúpulas com uma única margem; florestas ombrófila, semidecidual e mista de *Araucaria*; Brasil e Paraguai.

22a. Lâmina com 5-10 pares de nervuras secundárias; superfície interna do receptáculo glabra a esparsamente pilosa; cúpulas 1,5-1,6(-2) cm compr., com margem inteira ou dividida após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas esparsa a densamente dispostas na superfície das cúpulas; florestas ombrófila e semidecidual; Espírito Santo e São Paulo. - 2. *Ocotea beulahiae*

22b. Lâmina com 7-14 pares de nervuras secundárias; superfície interna do receptáculo esparsa a densamente pilosa; cúpulas 0,5-1,4 cm compr., com margem inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas ausentes, raramente

esparsamente dispostas na superfície das cúpulas; florestas ombrófila, semidecidual e mista de *Araucaria*; Brasil e Paraguai.

23a. Árvores a arvoretas 3-20 m alt; ritidomas ausentes, raramente presentes, inconspícuos, nos ramos jovens e nas inflorescências; lâmina foliar (2,5-)4-12,5(-13,5) X (0,9-)1,2-3,5(-4,5) cm, 2-3(-4) vezes mais longa do que larga, elípticas a estreitamente elípticas ou ovais, base aguda, raramente obtusa, domácias ausentes a presentes nas axilas das nervuras secundárias com a primária; estilete 0,2-1,3 mm compr.; floresta ombrófila e semidecidual; sul da Bahia e sudeste do Brasil e Paraguai. ----- 8. *Ocotea indecora*

23b. Arvoretas 2-7 m alt; ritidomas presentes, conspícuos, nos ramos jovens e nas inflorescências; lâmina foliar (7-)8,5-24,5(-28,5) X (1,1-)1,8-5,9(-6,1) cm, (3-)4-5 vezes mais longa do que larga, estreitamente elíptica a oblanceolada, raramente elíptica, domácias ausentes nas axilas das nervuras secundárias com a primária; estilete 0,2-0,5 mm compr.; floresta semidecidual; Espírito Santo, Minas Gerais e Rio de Janeiro. ----- 19. *Ocotea sassafras*

Figura 2. Distribuição geográfica do grupo *Ocotea indecora*.

5.6. Tratamento taxonômico

5.6.1. *Ocotea arenicola* L.C.S. Assis & Mello-Silva, sp. nov. TIPO: Brasil. Espírito Santo: Guarapari, Parque Ecológico de Setiba, restinga, 26 Nov. 1992 (fr), *Souza 410* (holótipo, SPF; isótipo, CVRD).

Fig. 3

Árvores a arbustos, (3-)5-7(-12) m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons a acinzentados, esparsa a densamente pilosos, ritidomas ausentes, ramos velhos acinzentados, glabros. Folhas: pecíolo (4-)7-17 X 1-2 mm, glabro, glabrescente a esparsamente piloso; lâmina 2,5-8,7(-10) X (0,6-)1,1-3,8(-4,6) cm, 1,5-2 vezes mais longa do que larga, elíptica, raramente oboval, plana, cartácea, base aguda a obtusa, ápice (0-)2-5 mm compr., levemente caudado, arredondado a obtuso, face adaxial glabra, venação primária proeminente, plana a imersa, face abaxial glabra a glabrescente, nervuras secundárias 6-10 pares, ângulos com a nervura primária 35-70°, aréolas 0,2-0,5 mm diâm., domácias geralmente presentes. Catafilos 1-5 X 1-2 mm, face abaxial densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências 1-5,3 cm compr., botrióides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, a extra-axilares, raques esparsa a densamente pilosas, ritidomas ausentes, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores 4-7(-12) mm compr.; pedicelo 1,5-3,5(-10) mm compr.; receptáculo 0,8-2 X 1-2 mm, ambas superfícies esparsa a densamente pilosas ou superfície interna glabra; tépalas 1,2-4 X (0,7-)1-2 mm, elípticas, oblongas, obovais, ovais a estreitamente elípticas, face adaxial esparsa a densamente pilosa, face abaxial esparsamente pilosa; estames 9, ciclos I e II 0,8-1,3 mm compr., filetes 0,3-0,7 mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras 0,4-0,7 X 0,4-0,7 mm, elípticas, oblongas, circulares a quadrangulares, esparsamente papilosas, ápice ca. 0,1 mm compr., emarginado, obtuso a arredondado, raramente truncado, sacos polínicos superiores introrsos, sacos polínicos inferiores latero-introrsos, ciclo III 0,8-1,3 mm compr., filetes 0,4-0,7 mm compr., esparsamente pilosos, anteras 0,5-0,6 X 0,4-0,6 mm, elípticas, oblongas, quadrangulares a transversalmente oblongas, glabras a esparsamente papilosas, ápice arredondado, emarginado a obtuso, sacos polínicos superiores latrorsos, latero-extrorsos a latero-apicais, sacos polínicos inferiores latrorsos a latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV), 0,5-0,8(-1,1) mm compr., clavados a filiformes, esparsa a densamente pilosos; ovário 0,9-1,3 mm compr., elipsóide, estilete 0,3-0,8 mm compr. Cúpulas (0,5-)0,8-1,1 X (1,1-)1,4-1,7 cm, hemisféricas, margem única, inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas ausentes, tépalas decíduas. Frutos 1,7-2 X (1-)1,3-1,5 cm, elipsóides.

Figura 3. *Ocotea arenicola* – A. Ramo florífero – B. Ramo frutífero – C. Detalhe da face abaxial da superfície foliar – D. Detalhe das domácias na face abaxial da superfície foliar – E. Detalhe da flor – F. Face adaxial da tépala do ciclo externo – G. Face adaxial da tépala do ciclo interno – H. Gineceu – I. Face abaxial do estame do ciclo I – J. Face abaxial do estame do ciclo II – K. Face adaxial do estame do ciclo III – L. Face adaxial do estaminódio do ciclo IV. A, C-L. ilustração do parátipo *Assis & Pereira 618* (SPSF); B. ilustração do holótipo *Souza 410* (SPF).

Distribuição geográfica e habitat. *Ocotea arenicola* é endêmica do estado do Espírito Santo, onde ela cresce nas áreas de vegetação arenosa próximas ao mar, geralmente chamadas restinga ou, mais localmente, na vegetação chamada mussununga ou nativo. Estas últimas ocorrem em elevações de 5 a 30 m, circundadas pela floresta de tabuleiro, ca. 40 km distante do nível do mar (Fig. 4).

Fenologia. Tem sido coletada com flores ou frutos de março a novembro.

Espécimes examinados. BRASIL. **Espírito Santo:** Conceição da Barra, arredores, restinga, 19 Out. 1983 (fl), *Hatschbach & Guimarães 47002* (MBM, MO não visto); Área 157 da Companhia Aracruz Celulose, restinga, 24 Ago. 1993 (fr), *Pereira et al. 4741* (SPSF, VIES não visto); Área 157 da Companhia Aracruz Celulose, restinga, 25 Out. 1993 (fl), *Pereira et al. 5139* (SPSF, VIES não visto); Guarapari, Setiba, Parque Estadual Paulo C. Vinha, restinga, plano, solo arenoso, 5 Set. 1998 (fl), *Assis & Pereira 618* (SPSF, VIES não visto); Itaúnas, restinga arbórea, 5-10 m elev., 24 Ago. 1987 (fl), *Hatschbach & Cervi 51436* (MBM, MO não visto); Linhares, Reserva Biológica da Companhia Vale do Rio Doce, área de nativo F, vegetação arbustivo-arbórea com clareiras, 16 Set. 1987 (fl), *Araújo & Domingos 8116* (GUA, SPF); Estrada Jueirana Vermelha, próximo ao rio Barra Seca, pasto velho, nativo, 31 Jul. 1985 (fl), *Farias 67* (CVRD, MO não visto, SPF); Estrada Jueirana Vermelha, ao lado do rio Barra Seca, antigo Porto Velho, nativo, 31 Ago. 1993 (fr), *Folli 1972* (CVRD, SPF); Estrada Jueirana Vermelha, próximo ao rio Barra Seca, mussununga, 24 Jul. 2003 (fr), *Siqueira 28* (CVRD, SPF); Estrada Jueirana Vermelha, km 2.5, mussununga, 24 Jul. 2003 (fl), *Saimer 10* (CVRD, SPF); Final da estrada Bomba d'Água, lado direito da estrada, 19°06'37.9"S, 39°53'16.9"W, 27 m elev., 7 Jul. 2006 (fr), *Assis et al. 1166* (CVRD, SPF); Margem do rio Barra Seca, em vegetação de campo nativo, com solo arenoso, 19°04'58"S, 39°53'2"W, 16 m elev., 31 Out. 2007 (fr), *Mansano et al. 07/429* (MBM não visto, MO não visto, NY não visto, RB, SPF); Presidente Kennedy, Praia das Neves, mata seca de restinga, 9 Mai. 1990 (fl), *Vinha 838* (CVRD, MO não visto, SPF); Vitória, Restinga de Interlagos II, Bairro Jucu, lado oposto ao Araçás, restinga alta em mosaico, 10 Out. 1986 (fr), *Weinberg 3502* (SPF, SPSF); Reserva Ecológica Camburi, restinga, 7 Mai. 1990 (fl), *Vinha 821* (CVRD, MO não visto, SPF); Restinga, 1 Mar. 1998 (fr), *Lorenzoni s.n.* (ESA 49431, SPF, SPSF).

Figura 4. Distribuição geográfica de *Ocotea arenicola*, *O. lanata* e *O. ramosissima*.

Dentro do grupo *O. indecora*, *O. arenicola* é distinguida pela forma do ápice foliar e pecíolo, presença de domácias (exceto em *Araújo 8116* e *Lorenzoni s.n.* ESA 49431), indumento do receptáculo, e forma das cúpulas e frutos. Ela é principalmente semelhante à *O. lobbii*, uma espécie de ampla distribuição, desde a Bahia até Santa Catarina, que pode também crescer nas vegetações de restinga e mussununga. Todavia, *O. lobbii* tem pecíolos mais curtos, de 1 até 5 mm compr., folhas sempre faltando domácias, superfície externa do receptáculo glabra a pilosa, cúpulas menores, 0,1-0,7 X 0,4-0,9 cm, com margem dupla, e frutos menores, 0,9-1,1 X 0,5-0,6 cm.

5.6.2. *Ocotea beulahiae* Baitello, Rev. Inst. Flor. São Paulo 5(1): 59. 1993. TIPO: Brasil. São Paulo: Matão, fazenda Palmares, mata mesófila, 4 Jun. 1962 (fl), *Costa & Lopes s.n.* (holótipo, SPSF 8076).

Árvores, 12-24 m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons a acinzentados, glabros a esparsamente pilosos, ritidomas ausentes, ramos velhos marrons a acinzentados, glabros. Folhas: pecíolo (3-)7-13(-20) X 1,2-1,5(-2,3) mm, glabro a glabrescente; lâmina (4,5-)6,7-16,5(-18,5) X (1,3-)2-4(-5) cm, 3-4,5 vezes mais longa do que larga, estreitamente elíptica, raramente estreitamente oboval, plana a bulada, cartácea, base aguda, ápice (0-)4-7 mm compr., caudado a levemente caudado, raramente arredondado ou emarginado, face adaxial glabra, venação primária proeminente, face abaxial glabra a glabrescente, nervuras secundárias 5-10 pares, ângulos com a nervura primária (25-)40-70°, aréolas 0,5-0,8(-1,2) mm diâm., domácias geralmente ausentes. Catafilos 1-5 X 1,5-2 mm, face abaxial densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências 1,4-3,9 cm compr., botrióides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, raramente terminais, raques esparsamente pilosas, ritidomas ausentes, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores 3-6 mm compr.; pedicelo ausente a presente, (0,2-)0,5-2 mm compr.; receptáculo 0,5-2 X 1-2(-3) mm, superfície externa esparsa a densamente pilosa, superfície interna glabra, glabrescente a esparsamente pilosa; tépalas 2-3 X 1-2 mm, elípticas a ovais esparsamente papilosas em ambas superfícies; estames 9, ciclos I e II (0,8-)1,4-1,7 mm compr., filetes 0,2-0,6 mm compr., glabros a esparsamente pilosos, anteras 0,7-1,3 X (0,5-)0,8-1 mm, elípticas a ovais, esparsamente papilosas, ápice 0,1-0,3 mm compr., agudo, obtuso a arredondado, sacos polínicos superiores introrsos, sacos polínicos inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III 0,9-1,3 mm compr., filetes 0,3-0,7 mm compr., glabros a esparsamente

pilosos, anteras 0,5-0,7 X 0,4-0,7 mm, oblongas, transversalmente oblongas a obtusangulares, esparsamente papilosas, ápice emarginado a truncado, sacos polínicos superiores latrorsos, sacos polínicos inferiores latrorsos a latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, 0,7-0,8 mm compr., clavados, esparsamente pilosos; ovário 1,2-1,5 mm compr., elipsóide a obovóide, estilete 0,4-0,5 mm compr. Cúpulas 1,5-1,6(-2) X 1,5-1,9 cm, hemisféricas, margem única, inteira a dividida após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas esparsa a densamente dispostas, tépalas decíduas. Frutos 2-2,5 X 1,4-1,5 cm, elipsóides.

Distribuição e habitat. *Ocotea beulahiae* tem distribuição disjunta na floresta ombrófila de terras baixas de tabuleiro, no estado do Espírito Santo, e na floresta semidecidual baixomontana, no estado de São Paulo (Fig. 5).

Fenologia. Tem sido coletada com flores de maio a junho e frutos de agosto a novembro.

Espécimes examinados. BRASIL. **Espírito Santo:** Linhares, Reserva Biológica da Companhia Vale do Rio Doce, rodovia BR-101, km 120, estrada Cinco Folhas, km 1.082, mata de tabuleiro, 29 Nov. 1982 (fr), *Silva 363* (CVRD, MO não visto); Estrada Contra-mão, em frente ao refeitório, mata de tabuleiro, 11 Jul. 1990 (fl), *Folli 240* (CVRD, MO não visto, SPF, SPSF, UEC); Estrada Municipal do Canto Grande, km 0.057, mata de tabuleiro, 31 Mai. 1982 (fl), *Folli 378* (CVRD, MO não visto, SPF). **São Paulo:** Campinas, Distrito de Sousas, mata Ribeirão Cachoeira, condomínio Colinas do Atibaia, 15 Out. 1999 (fr), *Filho & Batista 74* (UEC); Floresta estacional semidecidual, 17 Ago. 1996 (fr), *Santos 21* (UEC); 4 Out. 1996 (fr), *Santos 78* (UEC).

Dentro do grupo *O. indecora*, *O. beulahiae* é distinguida pelas folhas com 5-10 pares de nervuras secundárias, superfície interna do receptáculo glabra a pilosa, cúpulas 1,5-2 cm compr., com margem inteira a dividida, e frutos 2-2,5 cm compr. Ela é semelhante à *O. indecora*, que tem folhas com 7-14 pares de nervuras secundárias, superfície interna do receptáculo pilosa, cúpulas menores, de 0,6 até 1,4 cm compr., com margem sempre inteira, e frutos menores, de 1,2 até 2 cm compr. Espécimes de *O. beulahiae* têm sido, algumas vezes, mal identificados como *O. odorifera*. À primeira vista, ambas espécies são similares, porém a primeira tem a superfície externa do receptáculo e a face abaxial dos catafilos pilosas, e cúpulas com uma única margem, enquanto a última tem a superfície externa do receptáculo e a face abaxial dos catafilos

glabras, e cúpulas com margem dupla inconspícua. Coleções do Espírito Santo apresentam a lâmina levemente bulada, com a face abaxial nítida, e cúpulas com margem dividida, enquanto aquelas de São Paulo apresentam a lâmina plana, com a face abaxial fosca, e cúpulas com margem inteira. Somente *Folli 240* tem domácias nas folhas.

Figura 5. Distribuição geográfica de *Ocotea beulahiae*, *O. leucophloea* e *O. sassafras*.

5.6.3. *Ocotea calliscypha* L.C.S. Assis & Mello-Silva, sp. nov. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Itambé do Mato Dentro, Sant'Ana do Rio Preto, Cabeça de Boi, terras de José Agostinho, alto do morro, vegetação aberta, perturbada, 19°23'46,9"S, 43°24'07,4"W, 23 Out. 2008 (fr), *Santos & Marques 380* (holótipo, SPF; isótipos, K, MO, RB).

Fig. 6

Árvores a arvoretas, 8-12 m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens negros a acinzentados, glabros, glabrescentes a esparsamente pilosos, ritidomas ausentes, ramos velhos acinzentados, glabros. Folhas: pecíolo (5-)11-18(-22) X 1,5-2,5 mm, glabro a glabrescente; lâmina (3,1-)10-16,3 X (1,3-)3-4,3(-5,1) cm, 2-4 vezes mais longa do que larga, estreitamente elíptica a oboval, plana, cartácea, base aguda a obtusa, raramente arredondada, ápice (0-)5-10 mm compr., caudado a levemente caudado, raramente arredondado ou emarginado, face adaxial glabra, venação primária proeminente, face abaxial glabra, nervuras secundárias 10-16 pares, ângulos com a nervura primária 35-75°, aréolas 0,2-0,5 mm diâm., domácias ausentes. Catafilos ca. 5 X 1,5 mm, face abaxial esparsa a densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências 2,7-8,5 cm compr., botriíoides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, a extra-axilares, raques esparsamente pilosas, ritidomas ausentes, brácteas das coflorescências escamiformes, raramente foliares. Flores 3,8-9 mm compr.; pedicelo 1-6 mm compr.; receptáculo 1-2 X 1-2,5 mm, superfície externa esparsamente pilosa, superfície interna glabra; tépalas 1,5-2 X 0,5-1,5 mm, elípticas, ovais a oblongas, face adaxial esparsa a densamente papilosa, face abaxial glabra, glabrescente a esparsamente pilosa; estames 9, ciclos I e II 0,9-1,5 mm compr., filetes 0,4-0,6 mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras 0,5-0,7 X 0,5-0,6 mm, elípticas, oblongas a ovais, esparsamente papilosas, ápice 0,05-0,1 mm compr., agudo, emarginado, obtuso, arredondado a truncado, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III 1-1,5 mm compr., filetes 0,4-0,7 mm compr., densamente pilosos, anteras 0,5-0,7 X ca. 0,5 mm, elípticas, oblongas a trapeziformes, esparsamente papilosas, ápice emarginado, arredondado a truncado, sacos polínicos superiores laterosorsos, sacos polínicos inferiores latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV), 0,5-0,7 mm compr., clavados, esparsa a densamente pilosos; ovário 1-1,2 mm compr., elipsóide, estilete 0,5-0,8 mm compr. Cúpulas 0,9-1,6 X 1,5-2,1 cm, obcônicas, margem dupla, conspícua e espessa, inteira a levemente ondulada após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas densamente dispostas, tépalas decíduas. Frutos imaturos 0,8-1,2 X 0,8-1 cm, elipsóides a ovóides.

Figura 6. *Ocotea calliscypha* – A. Ramo florífero – B. Ramo frutífero – C. Detalhe da face abaxial da superfície foliar – D. Detalhe da flor – E. Face adaxial da tépala do ciclo externo – F. Face adaxial da tépala do ciclo interno – G. Gineceu – H. Face abaxial do estame do ciclo I – I. Face abaxial do estame do ciclo II – J. Face adaxial do estame do ciclo III – K. Face adaxial do estaminódio do ciclo IV. A, C-K. ilustração do parátipo Lorea 5578 (SPSF); B. ilustração do holótipo Santos & Marques 380 (SPF).

Distribuição e habitat. *Ocotea calliscypha* habita a floresta semidecidual baixo-montana em Minas Gerais. A coleção *Duarte 8632* é referente ao campo rupestre, mas possivelmente ela é proveniente da floresta semidecidual circundada pelo campo rupestre (Fig. 7).

Fenologia. Tem sido coletada com flores em janeiro e outubro e com frutos em outubro, novembro e março.

Espécimes examinados. BRASIL. **Minas Gerais:** Belo Horizonte, Parque Ecológico da CEMIG, aprox. 3 km ao SE de Belo Horizonte, mata, 20 Jan. 1995 (fl), *Lorea 5578* (MO não visto, SPSF); Itambé do Mato Dentro, Distrito de Sant'Ana do Rio Preto, Cabeça de Boi, subida do morro das terras de José Agostinho, pela parte esquerda da mata, 19°23'46.9"S, 43°24'07.4"W, 16 Mar. 2008 (fr), *Santos & Serafim 322* (BHCB, K, NY); Terras de José Agostinho, alto do morro, 23 Out. 2008 (fl), *Santos & Marques 390* (SPF); Ouro Preto, Serra de Ouro Preto para Belo Horizonte, formação rupestre, 27 Nov. 1964 (fr), *Duarte 8632* (GUA).

Ocotea calliscypha é distinguida de outras espécies do grupo *O. indecora* pelos 10-16 pares de nervuras secundárias, folhas com aréolas 0,2-0,5 mm diâm., face abaxial dos catafilos pilosa, receptáculo piloso externamente e glabro internamente, ápice das anteras ca. 0,1 mm compr., e cúpulas com margem dupla e espessa. *Ocotea calliscypha* é bastante similar à *O. indecora* e *O. odorifera*, e, algumas vezes, ela tem sido mal identificada, e.g., por Chanderbali *et al.* (2001, p. 110), que classificou um de seu parátipos como a última espécie. Entretanto, *O. indecora* tem 7-12(-14) pares de nervuras secundárias, aréolas 0,5-1,5 mm diâm., superfície interna do receptáculo pilosa, superfície externa do receptáculo glabra a pilosa, ápice das anteras 0,1-0,5 mm compr., e cúpulas com uma única margem. Por sua vez, *Ocotea odorifera* tem a face abaxial dos catafilos e a superfície externa do receptáculo glabras, ápice das anteras 0,1-0,4 mm compr., e cúpulas com margem dupla inconspícua.

Figura 7. Distribuição geográfica de *Ocotea calliscypha*, *O. marcescens* e *O. mosenii*.

5.6.4. *Ocotea celastroides* (Meisn.) Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 275. 1889. *Oreodaphne celastroides* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 126. 1864. TIPO: Colômbia. Santa Marta: “Sierra Nevada”, s.d. (fl), *Purdie s.n.* (holótipo, K; isótipo, NY).

Hábito desconhecido. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons a acinzentados, glabros, glabrescentes a esparsamente pilosos, ritidomas ausentes, ramos velhos marrons a acinzentados, glabros. Folhas: pecíolo 2-5(-7) X 1-1,7 mm, glabro, glabrescente a esparsamente piloso; lâmina (2,3-)3,7-7,1 X 1-2(-2,5) cm, 3-5 vezes mais longa do que larga, estreitamente elíptica a oboval, plana, cartácea, base aguda, raramente obtusa, ápice 0-4 mm compr., agudo a obtuso, raramente arredondado ou levemente caudado, face adaxial glabra, venação primária plana a proeminente, face abaxial glabra, nervuras secundárias 7-14 pares, ângulos com a nervura primária 45-80(-90°), aréolas 1-2,7 mm diâm., domácias ausentes. Catafilos 1-7 X 0,5-3 mm, face abaxial esparsa a densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências 4-5 cm compr., botriíodes, nas axilas dos catafilos ou das folhas, a extra-axilares, raques glabras, ritidomas ausentes, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores 8-10 mm compr.; pedicelo 5-7 mm compr.; receptáculo 1-1,2 X 1,5-2,3 mm, ambas superfícies glabras; tépalas 1,5-2,5 X 1,5-2,3 mm, elípticas a ovais, face adaxial densamente papilosa, face abaxial glabra; estames 9, ciclos I e II ca. 1,3 mm compr., filetes ca. 0,5 mm compr., esparsamente pilosos, anteras ca. 0,8 X 0,7 mm, circulares a quadrangulares, esparsamente papilosas, ápice ca. 0,05 mm compr., arredondado, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos, ciclo III ca. 1,5 mm compr., filetes ca. 0,7 mm compr., esparsamente pilosos, anteras ca. 0,7 X 0,5 mm, oblongas, glabras, ápice emarginado a truncado, sacos polínicos superiores latrorsos a latero-extrorsos, sacos polínicos inferiores latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV), clavados a filiformes, esparsamente pilosos; ovário elipsóide a obovóide. Cúpulas não vistas. Frutos não vistos.

Distribuição e habitat. *Ocotea celastroides* é conhecida apenas da coleção-tipo (Fig. 8).

Fenologia. Desconhecida.

Ocotea celastroides é distinguida de outras espécies do grupo *O. indecora* pelas folhas 3-5 vezes mais longa do que larga, com aréolas 1-2,7 mm diâm., e receptáculo glabro. Ela assemelha-se à *O. lobbii* e *O. pumila*. Todavia, *O. lobbii* tem folhas 2-3 vezes mais longa do que larga, aréolas 0,1-0,6 mm diâm., e superfície interna do receptáculo pilosa. Ainda, *Ocotea pumila* tem aréolas 0,1-0,5 mm diâm. e ambas superfícies do receptáculo pilosas. Além disso, *O. lobbii* ocorre nas restingas da Bahia até Santa Catarina, Brasil; e *O. pumila* ocorre nos campos rupestres do estado da Bahia, Brasil.

Figura 8. Distribuição geográfica de *Ocotea celastroides*.

5.6.5. *Ocotea ciliata* L.C.S. Assis & Mello-Silva, sp. nov. TIPO: Brasil. Espírito Santo: Guarapari, ES-477, estrada que liga Rodovia do Sol (ES-060) à rodovia BR-101, a ca. 3 km da Rodovia do Sol, fazenda Bonanza, ca. 20°32'S, 40°25'W, 18 Mai. 2000 (fl & fr), *Fiaschi, Pirani, Mafezoli & Petacci 271* (holótipo, SPF; isótipos, K, MO, NY, RB).

Fig. 9 e 10A e B

Arvoretas, 3-7 m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons a acinzentados, glabros, esparsa a densamente pilosos, ritidomas ausentes, raramente presentes, inconspícuos, ramos velhos marrons a acinzentados, glabros. Folhas: pecíolo 4-10(-13) X 0,8-1 mm, glabro; lâmina (4,5-7-13,7(-16,8) X (1,2-)1,8-4,8(-5,5) cm, 1,5-4,5 vezes mais longa do que larga, elíptica a estreitamente elíptica, plana, cartácea, base aguda a obtusa, ápice 7-15 mm compr., agudo a caudado, face adaxial glabra, venação primária proeminente, face abaxial glabra, nervuras secundárias 10-13 pares, ângulos com a nervura primária 55-87°, aréolas 0,3-1,2 mm diâm., domácias ausentes. Catafilos 1-6 X 0,5-1,2 mm, face abaxial glabra, margens ciliadas, raramente glabras. Inflorescências 1,2-2,6(-3,5) cm compr., botriíodes a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, raques glabras a esparsamente pilosas, ritidomas ausentes a presentes, inconspícuos a conspícuos, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores 4-7 mm compr.; pedicelo 0,5-3 mm compr.; receptáculo 1-1,8 X 2-2,8 mm, superfície externa glabra, superfície interna densamente pilosa; tépalas 2,2-2,9(-3,3) X 1,2-1,7 mm, ovais, estreitamente ovais, oblongas ou obovais, face adaxial esparsa a densamente papilosa, face abaxial glabra; estames 9, ciclos I e II 1,2-1,6 mm compr., filetes (0,2-)0,4-0,7 mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras 0,7-1,2 X (0,4-)0,7-1,1 mm, circulares, elípticas, ovais a amplamente ovais, esparsa a densamente papilosas, ápice 0,1-0,3 mm compr., agudo, obtuso a arredondado, sacos polínicos superiores introrsos, sacos polínicos inferiores latero-introrsos, ciclo III 1-1,5 mm compr., filetes 0,3-0,6 mm compr., glabrescentes a esparsamente pilosos, anteras 0,6-0,8 X 0,3-0,7 mm, elípticas, oblongas, obtrapeziformes a ovais, esparsamente papilosas, ápice truncado, raramente arredondado, sacos polínicos superiores e inferiores latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, (0,4-)0,6-0,9 mm compr., clavados a fusiformes, esparsa a densamente pilosos; ovário 0,9-1,1 mm compr., elipsóide, obovóide a ovóide, estilete (0,3-)0,6-0,7 mm compr. Cúpulas (0,8-)1,7-1,9 X (1,5-)1,9-2 cm, obcônicas, margem única, inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas ausentes, raramente esparsamente dispostas, tépalas decíduas. Frutos 2-2,1 X 1,2-1,8 cm, elipsóides.

Figura 9. *Ocotea ciliata* – A. Ramo florífero – B. Ramo frutífero – C. Detalhe da face abaxial da superfície foliar – D. Detalhe da face abaxial do catafilo – E. Detalhe da flor – F. Face adaxial da tépala do ciclo externo – G. Face adaxial da tépala do ciclo interno – H. Gineceu – I. Face abaxial do estame do ciclo I – J. Face abaxial do estame do ciclo II – K. Face adaxial do estame do ciclo III – L. Face adaxial do estaminódio do ciclo IV. A-L. ilustração do holótipo *Fiaschi et al. 271* (SPF).

Figura 10. *Ocotea ciliata* – A. Inflorescências – B. Frutos; *Ocotea colophanthera* – C. Hábito – D. Ramo florífero; *Ocotea fasciculata* – E. Ramos floríferos senescentes; *Ocotea lobbii* – F. Ramo frutífero. A-B. Assis *et al.* 1163 (SPF); C-D. Assis *et al.* 1000 (SPF). E. Assis *et al.* 1185 (SPF); F. Assis *et al.* 1165 (SPF). Fotos por Arthur Valente (C-D) e Marcelo Trovó (A-B, E-F).

Distribuição geográfica e habitat. *Ocotea ciliata* é endêmica da floresta ombrófila de terras baixas, incluindo a floresta de tabuleiro, no estado do Espírito Santo (Fig. 11).

Fenologia. Ela floresce de maio a setembro e frutifica de maio a junho.

Espécimes examinados. BRASIL. **Espírito Santo:** Linhares, Reserva Biológica da Companhia Vale do Rio Doce, rodovia BR-101, km 120, estrada Gávea, km 16.324, centro ou lado esquerdo do bloco 4, ensaio de prod. sustent., mata de tabuleiro, 22 Set.1982 (fl), *Folli 399* (CEPEC, CVRD, MO não visto, SPF); Estrada Sapucaia Vermelha, km 1.8, mata de tabuleiro, 17 Jul. 2002 (fl), *Folli 4292* (CVRD, MO não visto, SPF); Estrada Flamengo, próximo ao laboratório de sementes, lado esquerdo da estrada, 19°09'02.1"S, 40°04'15"W, 70 m elev., floresta de tabuleiro, 7 Jul. 2006 (fl & fr), *Assis et al. 1163* (B, CVRD, NY, RB, SPF).

Dentro do grupo *O. indecora*, *O. ciliata* pode ser distinguida pelos ângulos das nervuras secundárias com a nervura primária 55-87°, catafilos glabros na face abaxial, com margens ciliadas, receptáculo glabro externamente e densamente piloso internamente, e cúpulas com uma única margem. Ela é semelhante à *O. indecora*, a qual, entretanto, tem ângulos das nervuras secundárias com a nervura primária 20-72(-80°), domácias ausentes a presentes, superfície abaxial dos catafilos esparsa a densamente pilosa, e superfície externa do receptáculo glabra a pilosa. As margens ciliadas dos catafilos, motivo pelo qual a espécie é nomeada, são também presentes em *O. fasciculata*, *O. odorifera* e *O. prolifera*. Mas *O. fasciculata* tem folhas arcuadas, geralmente coriáceas, e anteras menores 0,3-1 mm compr.; por sua vez, *O. odorifera* e *O. prolifera* têm ângulos das nervuras secundárias com a primária 30-75°, superfície interna do receptáculo glabra a glabrescente, e cúpulas com margem inconspicuamente dupla. Coleções da floresta de tabuleiro, em Linhares, podem apresentar a lâmina mais espessa e larga do que a coleção-tipo. Além disso, a coleção-tipo tem a face adaxial das tépalas densamente papilosas e ritidomas conspícuos nas inflorescências, que são ausentes em todos outros espécimes.

Figura 11. Distribuição geográfica de *Ocotea ciliata* e *O. odorifera*.

5.6.6. *Ocotea colophanthera* L.C.S. Assis & Mello-Silva, sp. nov. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Rio Preto, Serra da Caveira d'Anta, Fazenda da Tiririca, 21°58'83"S, 43°56'08"W, campo rupestre, 15 Nov. 2003 (fl), *Salimena, Nobre & Neto 1268* (holótipo, SPF; isótipo, CESJ).

Fig. 12 e 10C e D

Arbustos, 1,8-2 m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons, densamente pilosos, ritidomas presentes, conspícuos, ramos velhos marrons a acinzentados, glabros a glabrescentes. Folhas: pecíolo 1-5(-7) X 0,7-1,4 mm, glabrescente, esparsa a densamente piloso; lâmina (2,3-)3-6,5(-8) X 0,8-2,9(-3,3) cm, 2-3 vezes mais longa do que larga, elíptica a estreitamente elíptica, raramente oboval, plana, cartácea, base aguda a obtusa, ápice (0-)2-6 mm compr., agudo, caudado, levemente caudado a obtuso, raramente arredondado, face adaxial glabra, venação primária proeminente, face abaxial glabra, glabrescente a esparsamente pilosa, nervuras secundárias 6-11 pares, ângulos com a nervura primária 60-75(-90°), aréolas 0,2-0,5 mm diâm., domácias ausentes. Catafilos 2-5 X 1,5-2 mm, face abaxial densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências 1,8-4,2(-5,5) cm compr., botrióides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, a extra-axilares, raques esparsamente pilosas, ritidomas ausentes a presentes, inconspícuos, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores 4-8 mm compr.; pedicelo 1-4 mm compr.; receptáculo (0,5-)1-1,3 X 1-2 mm, superfície externa esparsa a densamente pilosa, superfície interna densamente pilosa; tépalas 2-3 X (0,8-)1-1,5(-2) mm, elípticas, obovais a ovais, face adaxial esparsamente papilosa, face abaxial glabra a esparsamente pilosa; estames 9, ciclos I e II 1,3-1,6(-1,9) mm compr., filetes 0,3-0,5 mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras (0,7-)1-1,2(-1,5) X (0,4-)0,7-0,8(-1,1) mm, elípticas a ovais, esparsamente papilosas, ápice 0,2-0,5 mm compr., agudo a arredondado, sacos polínicos superiores introrsos, sacos polínicos inferiores latrorsos a latero-introrsos, ciclo III 0,9-1,5(-1,7) mm compr., filetes 0,4-0,5 mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras 0,7-1 X 0,4-0,5(-0,7) mm, oblongas, raramente elípticas, glabras a esparsamente papilosas, ápice arredondado a truncado, raramente agudo, sacos polínicos superiores latrorsos, sacos polínicos inferiores latrorsos a latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, 0,8-1 mm compr., clavados, densamente pilosos; ovário 0,7-0,9 mm compr., elipsóide, estilete 0,5-0,6 mm compr. Cúpulas ca. 0,6 X 1,1 cm, hemisféricas a obcônicas, margem única, inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas ausentes, tépalas decíduas. Frutos ca. 1,6 X 1 cm, elipsóides.

Figura 12. *Ocotea colophanthera* – A. Ramo florífero – B. Ramo frutífero – C. Detalhe da face abaxial da superfície foliar – D. Detalhe da flor – E. Face adaxial da tépala do ciclo externo – F. Face adaxial da tépala do ciclo interno – G. Gineceu – H. Face abaxial do estame do ciclo I – I. Face abaxial do estame do ciclo II – J. Face adaxial do estame do ciclo III. A, C-J. ilustração do holótipo *Salimena et al. 1268* (SPF); B ilustração do parátipo *Antunes 93* (SPF).

Distribuição e habitat. *Ocotea colophanthera* é representada por poucas coleções provenientes do campo rupestre da Serra da Caveira d'Anta, município de Rio Preto, Minas Gerais, e por dois sintipos remanescentes de *O. elegans*. Esses são *Saint-Hilaire C^l.74*, de Minas Gerais, e *Glaziou 12121*, uma árvore, provavelmente de Petrópolis, no estado do Rio de Janeiro (Assis & Mello-Silva, dados não publicados, a), embora todos outros materiais similares a *Glaziou 12121* serem arbustos de Minas Gerais (Fig. 13).

Fenologia. Ela floresce de novembro a fevereiro e frutifica de fevereiro a abril.

Espécimes examinados. BRASIL. **Minas Gerais:** Rio Preto, Funil, Serra da Caveira d'Anta, arredores da fazenda Tiririca, campo rupestre, 22 Fev. 2004 (fl, fr), *Assis et al. 1000* (CESJ, NY, SPF); 24 Apr. 2004 (fr), *Antunes et al. 93* (CESJ, SPF); S.l., s.d. (fl), *Saint-Hilaire C^l.74* (P). **Rio de Janeiro:** Petrópolis, 3 Fev.1880 (fl), *Glaziou 12121* (B, C, K, P) (localidade duvidosa).

Ocotea colophanthera pode ser distinguida das outras espécies do grupo *O. indecora* pelos ramos jovens densamente pilosos, receptáculo piloso, ápice das anteras dos ciclos I e II 0,2-0,5 mm compr., e cúpulas com uma única margem. Ela assemelha-se à *O. virgultosa*, que tem ramos jovens glabros, glabrescentes a esparsamente pilosos, face abaxial dos catafilos glabra a pilosa, com margens ciliadas a pilosas, superfície externa do receptáculo glabra a glabrescente, e ápice das anteras 0,05-0,1 mm compr. Além disso, *O. virgultosa* cresce na floresta semidecidual e cerrado, nos estados de Minas Gerais e São Paulo. *Ocotea colophanthera* é também similar à *O. lobbii*, uma espécie de ampla distribuição, ocorrendo na restinga e mussununga da Bahia até Santa Catarina. Todavia, *O. lobbii* tem ramos jovens glabros a esparsamente pilosos, receptáculo glabro a piloso, ápice das anteras ca. 0,1 mm compr., e cúpulas com margem dupla.

Figura 13. Distribuição geográfica de *Ocotea colophanthera*, *O. lobbii*, *O. pumila* e *O. virgultosa*.

- 5.6.7. *Ocotea fasciculata* (Nees) Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 248. 1889. *Oreodaphne fasciculata* Nees, Linnaea 21: 521. 1848. *Mespilodaphne fasciculata* (Nees) Meisn. DC. Prodr. 15(1): 108. 1864. TIPO: Guyana. “am Ufer des Flusses Rupununi”, Mai. 1843 (fl), *Schomburgk 1286* (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, K [quatro exsiccatas]; isolectótipos, B pro parte [duas exsiccatas]).
- Cinnamomum bahiense* Vattimo-Gil, Rodriguésia 29(42): 128, 1977. TIPO: Brasil. Bahia, Itamaraju, fazenda Boa Vista, 21 Jun. 1971 (fl), *Monteiro 23489* (holótipo, RB; isótipo, SPF).
- Ocotea complicata* (Meisn.) Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 247. 1889. *Mespilodaphne complicata* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 103. 1864. TIPO: Brasil. s.l., s.d. (fl), *Riedel 766* (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, G; isolectótipos, B, LE; provável isolectótipo, K).
- Ocotea duckei* Vattimo-Gil, Rodriguésia 23(35): 243. 1961. TIPO: Brasil. Ceará, Serra do Baturité, Bico Alto, ponta superior, 1000 m elev., Ago. 1908 (fl), *Ducke s.n.* (holótipo, RB 20020; isótipo, HBG).
- Ocotea nunesii* Vattimo-Gil, Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro 15: 142. 1957. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro, Governador Portela (Vila), Monte Sinai, 1935 (fl), *Nunes 222* (holótipo, RB; isótipos, HBG, SPF).

Fig. 10E

Árvores, arvoretas a arbustos, 2-20(-32) m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens negros, marrons a acinzentados, glabros, glabrescentes, esparsa a densamente pilosos, ritidomas ausentes a presentes, inconspícuos, ramos velhos marrons a acinzentados, glabros a esparsamente pilosos. Folhas: pecíolo (2-)5-15(-18) X (0,5-)1-3 mm, glabro, glabrescente a esparsamente piloso; lâmina (1,2-)3,2-15,5(-18,2) X (0,8-)1,7-6,7(-7,9) cm, 2-4 vezes mais longa do que larga, elíptica, oval, raramente elíptica ou oval, arcuada, raramente plana, coriácea, raramente cartácea, base aguda a obtusa, ápice (0-)4-13(-16) mm compr., caudado, levemente caudado, raramente emarginado ou arredondado, face adaxial glabra, venação primária proeminente, plana a imersa, face abaxial glabra, glabrescente, raramente papilosa, nervuras secundárias 7-14 pares, ângulos com a nervura primária 25-75°, aréolas 0,2-0,7(-1) mm diâm., domácias

presentes a ausentes. Catafilos (1-)2-7 X (0,5-)1-2,5(-4) mm, face abaxial glabra, raramente esparsa a densamente pilosa, margens ciliadas a pilosas. Inflorescências (0,8-)1,2-8,3(-10,6) cm compr., botrióides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, a extra-axilares, raques glabrescentes a esparsamente pilosas, ritidomas ausentes a presentes, inconspícuos, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores (3-)4-9(-12,5) mm compr.; pedicelo presente, raramente ausente, (0,3-)1-6,4(-7,5) mm compr.; receptáculo (0,5-)1-2(-2,5) X 0,8-2,5(-3) mm, superfície externa glabra, esparsa a densamente pilosa, superfície interna densamente pilosa, raramente glabra; tépalas (1-)2-4,2 X (0,6-)1-2,5(-2,8) mm, elípticas, obovais, ovais a estreitamente elípticas, obovais ou ovais, face adaxial esparsa a densamente papilosa, face abaxial glabra a glabrescente; estames 9, ciclos I e II 0,7-1,3(-1,5) mm compr., filetes 0,2-0,6(-0,7) mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras (0,3-)0,6-1 X (0,3-)0,6-0,8(-0,9) mm, circulares, elípticas, oblongas, obovais, ovais a quadrangulares, esparsamente papilosas, ápice 0,05-0,2 mm compr., arredondado, emarginado, obtuso a truncado, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III (0,7-)1-1,7 mm compr., filetes (0,2-)0,4-0,6(-1) mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras (0,3-)0,6-0,7(-1) X (0,4-)0,5-0,7(-0,9) mm, elípticas, oblongas, obtrapeziformes, ovais, a transversalmente elípticas ou oblongas, glabras, esparsa a densamente papilosas, ápice arredondado, emarginado, obtuso a truncado, sacos polínicos superiores latrorsos, latero-extrorsos a latero-apicais, sacos polínicos inferiores latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, (0,5-)0,6-0,8(-1,1) mm compr., clavados a filiformes, densamente pilosos; ovário (0,5-)1-1,5(-1,9) mm compr., elipsóide a obovoide, estilete (0,3-)0,6-1(-1,3) mm compr. Cúpulas (0,5-)1-1,1 X (1-)1,4-1,6(-2) cm, hemisféricas a obcônicas, margem única, inteira, raramente dividida após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas ausentes, esparsa a densamente dispostas, tépalas decíduas. Frutos (1-)1,4-2,2 X (0,6-)1-1,6 cm, elipsóides a ovóides.

Distribuição geográfica e habitat. *Ocotea fasciculata* cresce em várias formações vegetacionais, tais como floresta amazônica no Brasil, Guiana, Suriname e Venezuela; campinarana amazônica; savana na Bolívia; bem como cerradão e floresta decidual, nos estados do Ceará, Maranhão, Paraíba, Pernambuco, Piauí e Rio Grande do Norte; campo rupestre, restinga, florestas de galeria, ombrófila e semidecidual de terras baixas e baixo-montana, nos estados de Goiás, Bahia, Espírito Santo e Rio de Janeiro. Ela também tem sido coletada no jardim botânico de Trindade e Tobago (Fig. 14).

Figura 14. Distribuição geográfica de *Ocotea fasciculata*.

Fenologia. Floresce e frutifica durante todo ano.

Espécimes examinados. BOLÍVIA. **La Paz:** Province of S. Yungas, Basin of Rio Bopi, San Bartolomé (near Calisaya), 750-900 m elev., 22 Jan. 1989 (fr), *Krukoff 10049* (NY not seen, S); BRASIL. **Alagoas:** Mata Grande, floresta estacional semidecidual, Folha SC.24-X-C, Ponto 6, 10°10'S, 37°48'W, 22 Out. 1981 (fr), *Gonçalves 245* (MBM). **Amazonas:** Alto rio Aracá, sub-afluente do rio Negro, mata de caatinga em formação, beira do rio, 1 Nov. 1952 (fr), *Fróes & Addison 29231* (RB). **Bahia:** Arraial da Ajuda/Porto Seguro, restinga, 15 Jun. 1962 (fl), *Duarte 6853* (K, NY não visto, RB, SPF); Belmonte, mata costeira, 30 Jun. 1966 (fl), *Belém & Pinheiro 2451* (CEPEC, HBG); 6 Jul. 1966 (fl), *Belém & Pinheiro 2474* (CEPEC, HBG); Camamu, proximidades da Praia de Pratigi, 16 Nov. 2002 (fl), *Fiaschi et al. 1160* (CEPEC, SPF); Ilhéus, Estrada do Japu, Mata do Cururupa, 19 Ago. 1970 (fl), *Santos 1011* (CEPEC, RB); Mata higrófila with piaçava palms, 15 km S of Ilhéus/Pontal, 4 Ago. 1984 (fl & fr), *Webster & Voeks 25122* (CEPEC); Fazenda Guanabara, junto à fazenda Barra do Manguinho, ramal com a estrada no km 10 da rodovia Ilhéus/Olivença, lado direito, 4 km a oeste da rodovia, mata estragada, 7 Mar. 1985 (fr), *Silva et al. 1872* (CEPEC, RB); Barra do Manguinho, ramal com a estrada no km 10 da rodovia Pontal/Olivença, coletas 3.5 km a oeste da praia, restinga, 11 Fev. 1993 (fr), *Silva et al. 2919* (CEPEC, MO não visto); Mata da Esperança, ca. 2 km NNE do Banco da Vitória, mata higrófila sul bahiana, 8 Jun. 1995 (fl), *Sant'Ana et al. 563* (CEPEC, G, MBM); Itacaré, Campo Cheiroso, 14 km north of Serra Grande off of road to Itacaré, restinga forest over white sand, edge of forest, 15 Nov. 1992 (fr), *Thomas et al. 9478* (CEPEC, MO não visto); Jacobina, entrada a 8 km da rodovia Jacobina/Capim Grosso, Distrito de Itaitu, 20 km da rodovia "Cachoeira Véu da Noiva", mata de galeria intercalada por rochas, 27 Out. 1995 (fl), *Jardim et al. 749* (CEPEC, SPF); Jacobina, Serra do Tombador, campo rupestre, Folha SC.24-Y-C, Ponto 17F, 11°06'S, 40°45'W, 29 Ago. 1981 (fl), *Gonçalves 146* (MBM); Marau, mata costeira, 9 Mai. 1966 (fl), *Belém & Pinheiro 2089* (CEPEC, HBG); *Belém & Pinheiro 2102* (HBG, RB, SPF); Mucuri, 4 km a W de Mucuri, restinga, Folha SE-24 (18-40d), 13 Set. 1978 (fr), *Mori et al. 10461* (CEPEC, HBG, RB); Nova Viçosa, km 19 da rodovia Nova Viçosa/Posto da Mata, BR-101, restinga arbórea, primitiva, Folha SE-24 (18-39a), 20 Jun. 1980 (fl), *Silva & Santos 784* (CEPEC, HBG, RB); Prado, restinga arbórea, 13 Dez. 1988 (fr), *Fonseca & Guedes 1145* (ALCB não visto, CEPEC); Salvador, Dunas do Abaeté, 24 Out. 1997 (fr), *Guedes & Dirceu 5541* (ALCB não visto, CEPEC, MBM); Santa Cruz Cabralia, ca. 13.7 km da Ponta de Santo Antônio, rodovia para Belmonte, restinga arbórea sofrendo corte seletivo, 19 Jun. 2005 (fl), *Jardim et al. 4628* (CEPEC); Santo Antônio de Jesus, Santo Amaro, fourrés en prairie

marécageuse, 27 Dez. 1975 (fl & fr), *Bamps 5058* (BR); Una, estrada Olivença/Una, 26 km ao S de Olivença, próximo ao nível do mar, restinga, 31 Dez. 1980 (fl), *Mori & Benton 13264* (CEPEC, HBG, RB); 33 km após Olivença, rodovia Ilhéus/Una, fazenda após a segunda ponte após a Reserva de Una, orla de mata, local aberto, 12 Fev. 1994 (fl), *Moraes et al. 895* (CEPEC, ESA, K, NY, SPF, SPSF); Ligação da rodovia BA-001 a Pedra do Una, restinga arbórea, 15 Jun. 2003 (fl), *Hatschbach et al. 75353* (C, G, HBG, MBM, MO não visto, SPF, W); Rodovia BA-001 que liga Una a Ilhéus, estrada vicinal à direita, em direção a Pedras do Una, ca. 300 m da entrada da estrada vicinal 1ª direita, 15°16'12"S, 39°03'04.3"S, 66 m elev., restinga arbórea, Jul. 2006 (fl & fr), *Assis et al. 1185* (B, CEPEC, K, MO, NY, RB, SPF); "In sylvis Catingas ad Sincorâ locis altis", 1818 (fr), *Martius s.n.* (M). **Ceará:** Chapada do Araripe, cerradão, 29 Ago. 1971 (fl), *Gifford & Fonseca 309* (E); (fl), *Gifford & Fonseca 312* (E); 16 Set. 1957 (fl & fr), *Guedes 592* (RB); Pacoti, Mata da Serrinha, 14 Jun. 1957 (fl & fr), *Guedes 380* (RB); Serra do Araripe, carrasco, s.d. (fr), *Lützelburg 26104* (M); s.d. (fl & fr), *Lützelburg 26114* (M); Serra do Baturité, 700-800 m elev., *Ducke s.n.* (RB 19997). **Espírito Santo:** Barra de São Francisco, Córrego das Palmas, terreno de Roberto Strey, 23 Nov. 2000 (fr), *Kollmann & Bausen 3388* (MBML não visto, UEC); Camburi, Reserva Ecológica de Camburi, restinga, 7 Mai. 1990 (fl), *Vinha 809* (SPSF, VIES não visto); Linhares, Reserva Biológica da Companhia Vale do Rio Doce, rodovia BR-101, km 120, mata de tabuleiro, estrada Aceiro Calimã, ao lado da entrada da Calimã, km 0.2, 17 Mar. 1997 (fr), *Folli 2964* (CVRD, SPF); Estrada Gávea, km 14.791, 13 Fev. 1985 (fr), *Farias 59* (CEPEC, CVRD, ESA, SPF); Km 21.922, 5 Dez. 1991 (fl), *Folli 299* (CVRD, SPF); Estrada Jacarandá, km 0.643, 25 Nov. 1985 (fl), *Farias 92* (CVRD, SPF); Estrada Municipal do MME, km 1.8, 17 Fev. 2004 (fr), *Folli 4754* (CVRD, SPF); Estrada Paraju, km 0.402, 20 Jan. 1984 (fr), *Folli 491* (CVRD, SPF, UEC); Estrada Peroba Osso, km 1.6, mata de tabuleiro, 14 Jan. 2004 (fl), *Folli 4733* (CVRD, SPF); Estrada Santa Teresinha, km 1.043, 25 Nov. 1985 (fr), *Farias 91* (CVRD, SPF, UEC); Retiro/Aracruz, restinga, 29 Apr. 1992 (fl), *Pereira et al. 3360* (SPSF, VIES não visto); Santa Teresa, Estação Ecológica de Santa Lúcia, trilha abaixo da cachoeira, 11 Mai. 2000 (fr), *Demuner & Bausen 1050* (MBML não visto, UEC); Vulsugana Velha, Estação Biológica de Santa Lúcia, baixo da cachoeira, 550 m elev., 11 Fev. 1999 (fr), *Kollmann et al. 1930* (MBML não visto, UEC). **Goiás:** Goiás Velho, Serra Dourada, 12 Jul. 1964 (fl), *Duarte & Mattos 8375* (HB, RB, SPF). **Maranhão:** Grajaú, 52 km S of Arame and 78 km N of Grajaú along highway 006, 5°12'N, 46°12'W, 13 Mar. 1983 (fl), *Schatz et al. 920* (INPA não visto, K, MG não visto, NY não visto); FUNAI, a 40 km da cidade do Arame, 14 Mai. 1983 (fl), *Vilhena et al. 1006* (INPA not see, K, MG não visto); Fazenda São

Raimundo, 32 km from Bacabal on Bacabal/Lagoa da Pedra road, MA-245, partially disturbed vegetation on dry hillsides, 4°17'S, 45°08'W, 30 Set. 1980 (fr), *Daly et al. D384* (HBG, MG não visto, NY não visto). **Pará:** Monte Alegre, savana entre km 1 e 7 da estrada para Col. Agric. Nac., 5 Mai. 1953 (fr), *Lima 53/1334* (K); Santarém, in vicinibus Santarém, Jan. 1850 (fr), *Spruce 224* (M); (fl), *Spruce 631* (K, P); (fr), *Spruce 645* (M); 1851 (fl & fr), *Spruce 888* (K); Boca do rio Tapajós, terrenos da SUDAM, capoeira alta terra firme, solo arenoso, 10 Ago. 1969 (fr), *Silva & Sousa 2211* (HBG, MG não visto, NY não visto, S); Alter do Chão, às proximidades da serra Piroca, 15 Ago. 1978 (fr), *Vilhena 319* (HBG, MG não visto, NY não visto). **Paraíba:** Areias, 24 Fev. 1955 (fl), *Moraes 1567* (S, SP, SPSF); João Pessoa, Hotel Pitimbu Praia Mar, mata no alto do morro, nos terrenos do hotel, 22 Jul. 2001 (fl), *Mello-Silva et al. 1834* (SPF); Mataraca, mata de restinga, 18 Jun. 1991 (fr), *Oliveira-Filho 507* (ESAL, SPF); Santa Rita 20 km do centro de João Pessoa, usina São João, Tiribizinho, tabuleiro, vegetação herbácea arbustiva, 7°57'S, 35°00'W, 30-60 m elev., 23 Fev. 1993 (fr), *Agra & Gois 1537* (K). **Pernambuco:** Ipojuca, próximo à Praia de Porto de Galinhas, mata, 25 Nov. 1992 (st), *Pompéia s.n.* (CEPEC 69449); Serra Negra, floresta, 29 Mai. 1971 (fr & fr), *Heringer et al. 965* (RB). **Piauí:** São Raimundo Nonato, Serra da Capivara, caatinga arbórea alta, 10 Fev. 1984 (fl), *Emperaire 2477* (RB); 9 Jul. 1984 (fl), *Emperaire 2569* (K, NY não visto, RB, SPF). **Rio de Janeiro:** Jacarepaguá, Pedra do Itaúna, restinga arbustiva, 20 Ago. 1980 (fr), *Araújo & Carauta 3943* (GUA); Rio de Janeiro, 1843 (fr), *Weddel 230* (P); Mata do Horto Florestal, 10 Fev. 1928 (fr), *Kuhlmann s.n.* (RB 95790, SPF); 5 Nov. 1930 (fl), *Kuhlmann s.n.* (K, MBM, MO, RB 95791, SPF); Saquarema, Restinga de Ipitangas, R.E.E. de Jacarepié, 22 Set. 1990 (fr), *Farney & Gomes 2433* (GUA, RB); Vassouras, distrito de Andrade Pinto, fazenda Ubá, Mata do Niemeyer, 23 Fev. 1986 (fr), *Ribeiro 770* (GUA, MO não visto). **Rio Grande do Norte:** Martins, Serra do Martins, floresta estacional decidual, 7 Set. 1984 (fr), *Pinto et al. 291/84* (GUA, RB). **Roraima:** Caracarái, high forest, high land, 9 Mar. 1948 (fl), *Fróes 23036* (RB); Maracá, Ilha de Maracá, SEMA Ecological Reserve, terra firme forest, proctor plot 1., 3°22'N, 61°26'W, 23 Apr. 1987 (fr), *Milliken 81* (K). GUIANA. **Essequibo:** Upper Essequibo region, Rewa river, near Corona falls, forest on loamy sand, 3°10'N, 58°40'W, 160 m elev., 31 Ago. 1999 (fl & fr), *Jansen-Jacobs et al. 5675* (B, U não visto). SURINAME. Zuid River, "Pisie" tree overhanging riparian vegetation, 2 km above confluence with Lucie River, 3°10'N-3°20'N, 56°29'W-56°49'W, 220 m elev., 3 Jul. 1963 (fr), *Maguire et al. 54057* (NY não visto, S); Wihelmina Gebergte, "kaneelpisie", granitic outcrop in forested hills, 9 km N, Lucie River, 12 km W of Oost River, 3°36'N-3°41'W, 56°30'W-56°34'N, 275 m elev., 17 Jul. 1963 (fl), *Maguire et al. 54271* (K, NY

não visto, P, S); Zuid River, in riverine forest, 2 km above confluence with Lucie River, 3°10'N-3°20'N, 56°29'W-56°49'W, 220 m elev., 18 Set. 1963 (fl), *Irwin et al.* 55858 (K, NY não visto, S). TRINDADE E TOBAGO. **Port-of-Spain:** botanic garden, Jul. 1959 (st), *Kostermans* 15050 (BR, P). VENEZUELA. **Bolivar:** Autónomo Piar, San Lorenzo Pica en Dirección Este, 3 km. bosque medio en lomería entallada, 6°53'38"N, 62°46'50"W, 290-310 m elev., 20 Mai. 1989 (fr), *Nava* 1565 (HBG); Cerro Pichaco, N. of Las Nieves, 45 km N. of Tumeremo, altiplanicie de Nuria, summit of wood rocky (igneous) cerro between Las Nieves and base of slopes, southern of Cerro Pichaco, 100-300 m elev., 31 Jan. 1961 (fr), *Steyemark* 88911 (NY não visto, S); 11 Fev. 1962 (fr), *Steyemark* 89290 (NY não visto, S); Summit of west-facing wooded escarpment, E. of Miamo, leading to Hato de Nuria, altiplanicie de Nuria, cloud forest, 500-600 m elev., 16 Jan. 1961 (fl & fr), *Steyemark* 88552 (NY não visto, S). **Sucre:** Montaña de Mochima, quebrada bosqueada, al Sur de Mochima, 20 km al Sureste de Cumamá, 10°20'N, 64°29'W, 280 m elev., 16 Set. 1973 (fl), *Steyemark et al.* 108477 (HBG, VEN não visto).

Ocotea fasciculata é distinguida das outras espécies do grupo *O. indecora* pelas folhas geralmente arcuadas e coriáceas, superfície interna do receptáculo densamente pilosa (exceto *Gonçalves* 146), anteras 0,3-1 mm compr., cúpulas com uma única margem, e frutos elipsóides a ovóides. Ela assemelha-se à *O. ramosissima*, que tem alta proliferação de ramos jovens durante o estágio de floração, e frutos esferóides a obovóides. *Ocotea fasciculata* é também similar à *O. ciliata*, *O. indecora*, *O. odorifera* e *O. prolifera*, mas essas espécies têm folhas sempre planas; superfície interna do receptáculo glabra a glabrescente, e anteras geralmente maiores, 0,5-1,7 mm compr.

Ocotea fasciculata é altamente polimórfica, de acordo com diferentes tipos de ambiente. A lâmina foliar é geralmente arcuada, mas a condição plana é encontrada na colação-tipo e em algumas coleções da amazônia (e.g. *Milliken* 81) e caatinga (e.g., *Moraes* 1567). Nas coleções de vegetações secas, e.g., *Assis* 1185, *Fonseca & Guedes* 1145, *Gonçalves* 146, ela é coriácea, enquanto naquelas de habitat úmido pode ser cartácea a coriácea. A superfície abaxial dos catafilos é basicamente esparsa a densamente pilosa, mas em algumas coleções da Bahia (e.g., *Silva* 784, *Thomas* 9470) ela é glabra com margens ciliadas. *Gonçalves* 146 e *Duarte* 8375 têm flores menores, de 3-5 mm compr. A superfície externa do receptáculo é pilosa na maioria das coleções, mas é glabra a glabrescente nas coleções da amazônia (e.g., *Maguire* 54271) e campo rupestre da Bahia (*Gonçalves* 146). Somente *Gonçalves* 146 tem a superfície

interna do receptáculo glabra. Cúpulas variam de hemisféricas, e.g., *Folli 4754*, *Pinto 291/84*, a obcônicas, e.g., *Gonçalves 245*, *Silva 1872*. Frutos menores são encontrados em *Guedes 592* e *Pinto 291/84*,

5.6.8. *Ocotea indecora* (Schott) Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 249. 1889. *Persea indecora* Schott in Spreng., Syst. Veg. 4(2): 405. 1827. *Oreodaphne indecora* (Schott) Nees, Syst. Laur. 407. 1836. *Mespilodaphne indecora* (Schott) Meisn., DC. Prodr. 15(1): 102. 1864. *Ocotea pretiosa* var. *indecora* (Schott) Vattimo-Gil, Rodriguésia 25(37): 87. 1966. TIPO: Brasil. s.l., s.d. (fl), *Schott s.n.* (holótipo, B).

Mespilodaphne indecora var. *cannella* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 103. 1864. TIPO: Brasil. s.l., s.d. (fl), *Schott 4347* (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, NY).

Mespilodaphne indecora var. *intermedia* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 102. 1864. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro: 1832 (fl), *Riedel s.n.* (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, K; prováveis isoelectótipos, LE, NY).

Mespilodaphne indecora var. *laxa* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 102. 1864. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro: 1832 (fl), *Riedel 481* (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, LE; isoelectótipos, C, G pro parte [três exsicatas], K [duas exsicatas], P, US; provável isoelectótipo, W).

Mespilodaphne indecora var. *minor* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 102. 1864. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro, Tinguá, s.d. (fl), *Schott 5600* (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, M; isoelectótipo, BR).

Mespilodaphne indecora var. *stricta* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 102. 1864. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro: Jun. 1832 (fl), *Riedel 483* (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, G [duas exsicatas]; isoelectótipos, C, K, LE, NY).

Ocotea elegans Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 253. 1889. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro: “Serra da Estrella”, 2 Mai. 1880 (fl), *Glaziou 12133* (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, P [três exsicatas]; isoelectótipos, B [duas exsicatas], BR, C, K).

Árvores a arvoretas, raramente arbustos, 2,5-30 m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons, creme a acinzentados, glabros, glabrescentes, esparsa a densamente pilosos, ritidomas ausentes, raramente presentes, inconspícuos, ramos velhos marrons a acinzentados, glabros, glabrescentes

a esparsamente pilosos. Folhas: pecíolo 3-15 X 0,5-1,7 mm, glabro, glabrescente a esparsamente piloso; lâmina (2,5-)4-12,5(-13,5) X (0,9-)1,2-3,5(-4,5) cm, 2-4 vezes mais longa do que larga, elíptica, estreitamente elíptica ou oboval, plana, cartácea, base aguda, raramente obtusa, ápice (0-)7-16(-20) mm compr., caudado a levemente caudado, raramente agudo, emarginado a arredondado, face adaxial glabra, venação primária proeminente, raramente plana, face abaxial glabra a glabrescente, nervuras secundárias 7-12(-14) pares, ângulos com a nervura primária 20-72(-80°), aréolas 0,3-1,5 mm diâm., domácias presentes a ausentes. Catafilos 1-6(-9) X 0,8-1,5(-2) mm, face abaxial esparsa a densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências (0,7-)1,5-6 cm compr., botrióides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, raramente extra-axilares, raques glabras, glabrescentes a esparsamente pilosas, ritidomas ausentes, raramente presentes, inconspícuos, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores (3,5-)4,7-9(-11) mm compr.; pedicelo presente, (0,5-)1-6 mm compr.; receptáculo 0,8-2,2 X 1-3(-3,5) mm, superfície externa glabra, glabrescente, esparsa a densamente pilosa, superfície interna esparsa a densamente pilosa; tépalas 1-3,4(-4) X (0,8-)1,1-2,4(-3,5) mm, elípticas, oblongas, ovais, a estreitamente elípticas, oblongas ou ovais, face adaxial esparsamente papilosa, face abaxial glabra a glabrescente; estames 9, ciclos I e II (0,8-)1-1,5(-1,8) mm compr., filetes (0,1-)0,2-0,6 mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras 0,6-1,4(-1,6) X 0,4-1,2 mm, circulares, elípticas, obovais a ovais, esparsamente papilosas, ápice 0,1-0,5 mm compr., agudo, arredondado, emarginado a obtuso, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III 0,9-1,6(-2) mm compr., filetes 0,2-0,7 mm compr., esparsamente pilosos, anteras 0,5-1,3(-1,7) X (0,4-)0,7-0,9(-1,2) mm, oblongas a quadrangulares, raramente circulares, elípticas, obtrapeziformes a ovais, esparsamente papilosas, ápice arredondado, emarginado, obtuso a truncado, sacos polínicos superiores latrorsos, latero-extrorsos a latero-apicais, sacos polínicos inferiores latrorsos a latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, 0,4-1,3 mm compr., clavados a filiformes, esparsamente pilosos; ovário 0,5-1,3(-1,9) mm compr., elipsóide a obovóide, estilete (0,2-)0,4-0,8(-1,3) mm compr. Cúpulas 0,6-1,4 X 1-1,8(-2) cm, hemisféricas a obcônicas, margem única, inteira, raramente ondulada após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas ausentes, raramente esparsamente dispostas, tépalas decíduas. Frutos 1,2-2 X (0,9-)1,4-1,5 cm, elipsóides.

Distribuição e habitat. *Ocotea indecora* é amplamente distribuída nas florestas ombrófila e semidecidual, de terras baixas, submontanas, baixo- e alto-montanas, e na floresta mista de

Araucaria, do sul da Bahia ao sudeste do Brasil e Paraguai (Fig. 15).

Fenologia. Tem sido coletada com flores e frutos durante todo ano.

Espécimes examinados. BRASIL. **Bahia**: Almadina, rodovia Almadina/Ibitupã, entrada ca. 5 km W da sede do município, fazenda Cruzeiro do Sul, Serra de Sete-Paus, ca. 8 km da entrada, área do inventário florestal e fitossociológico, mata higrófila, 21-25 Jan. 1998 (fr), *Jardim et al.* 1265 (CEPEC, RB). **Espírito Santo**: Fundão, Goiapabá-Açu, chapada, mata baixa, 800 m elev., 15 Jul. 1998 (fl), *Kollmann et al.* 216 (MBML não visto, RB); Linhares, Portal do Ipiranga, 20 Jun. 1996 (fl), *Dutra et al.* 44 (SPSF, VIES não visto); Reserva Biológica da Companhia Vale do Rio Doce, rodovia BR-101, km 120, mata de tabuleiro, estrada *Bombacopsis*, lado esquerdo da estrada, 19°09'11"S, 40°04'25.3"W, 78 m elev., "mussununga", *Assis et al.* 1168 (CVRD, NY, SPF); Estrada Peroba Amarela, km 1.01, 17 Ago. 1982 (fr), *Silva* 336 (CVRD, SPF); Próximo a um guaiti e massaranduba situada no barranco, 10 Ago. 1973 (fl), *Spada* 288/73 (CVRD, SPF, UEC); Estrada Peroba-Amarela, lado esquerdo da estrada, próximo ao lago, 19°10'16.5"S, 39°59'12.4"W, 50 m elev., 8 Jul. 2006 (st), *Assis et al.* 1175 (SPF); Santa Teresa, Alto São Lourenço, Sítio da Cachoeira (Lídio), terreno íngreme, próximo à cachoeira, 25 Out. 2000 (fl), *Demuner et al.* 1508 (MBML não visto, RB); Aparecidinha, terreno de L. Bringhenti, beira de estrada, 750 m elev., 6 Out. 1998 (fr), *Kollmann et al.* 695 (MBML não visto, RB); 16 Jun. 1998 (fr), *Kollmann et al.* 2602 (MBML não visto, RB); Estação Biológica de Santa Lúcia, trilha Bonita, 27 Out. 1999 (fl), *Demuner et al.* 194 (MBML não visto, RB); Mata Fria, Ter. Clério Loss, lado direito do asfalto, terreno íngreme, área de clareira, 9 Dez. 1999 (fl), *Demuner & Bausen* 307 (MBML não visto, RB); Mata do Museu de Biologia Mello Leitão, perto do bairro Alvorada, 19 Mai. 2000 (fl), *Bausen* 143 (MBML não visto, RB); Mata do Tabajara, 22 Mar. 2000 (fr), *Demuner et al.* 822 (MBML não visto, RB); Nova Lombardia, Reserva Biológica Augusto Ruschi, 800 m elev., 18 Set. 2001 (fl), *Kollmann et al.* 4768 (MBML não visto, RB); 26 Set. 2001 (fl), *Kollmann et al.* 4755 (MBML não visto, RB); Santo Antônio, terreno do Boza, mata de encosta, 15 Jun. 1999 (fl), *Kollmann et al.* 2550 (MBML não visto, RB); Santa Lúcia, trilha Bonita, 3 Set. 1998 (fl), mata de encosta, *Kollmann et al.* 466 (MBML não visto, RB); Valsugana Velha, Estação Biológica de Santa Lúcia, área 2, parcela 84, mata de encosta, 650 m elev., 19 Mar. 1999 (fr), *Kollmann & Bausen* 2192 (ESA, MBML não visto, RB, SPSF).

Figura 15. Distribuição geográfica de *Ocotea indecora*.

Minas Gerais: Alto Caparaó, mata de serra, 4 Mai. 1981 (fr), *Heringer 18183* (HBG, IBGE não visto); Lavras, Mata do Capivari, Dez. 1997 (fl), *Santos 35* (ESAL, SPF); Marliéria, Campolina, 10 Apr. 2003 (fr), *França & Stehmann 298* (BHCB não visto, MBM); São Pedro dos Ferrões, borda de mata, 20°12'08"S, 43°31'24"W, 450 m elev., 10 Dez. 2000 (fl & fr), *Quinet s.n.* (RB 366387, SPF); Viçosa, Mata da Prefeitura, interior da mata natural secundária, 6 Jun. 1980 (fl), *Ramalho 1793* (RB). **Paraná:** Altônia, encosta próxima às margens do rio Inhacanga, floresta estacional semidecidual, 500 m elev., 22 Out. 1995 (fr), *Ziller 949* (SPSF); Arapongas, Campinho, fragmento de 3 ha., 750 m elev., 28 Out. 1997 (fl), *Kinupp 223* (FUEL, SPF, SPSF); Fazenda Santa Cecília, beira do pasto, 15 Mai. 2000 (fl & fr), *Francisco et al. s.n.* (FUEL 33039, RB, SPF); Balsa Nova, São Luis do Purunã, capão, 1 Jun. 1981 (fl), *Hatschbach 43919* (C, GB, MBM); Bocaiúva do Sul, Serra de São Miguel, mata pluvial, transição para araucarieto, 8 Jun. 1988 (fl), *Hatschbach & Cordeiro 52135* (C, GB, HBG, MBM, S); Campo Largo, Caverna de Pinheirinho, capoeira no Vale do Ribeira, encosta de morro, floresta ombrófila densa, 495 m elev., 23 Apr. 1996 (fl), *Slovenski & Tiepolo 303* (EFC não visto, MBM); Congonhinhas, fazenda Planalto-Beira da Represa, 9 Dez. 1997 (fr), *Souza et al. s.n.* (ESA, FUEL 21280, SPSF); Curiúva, sítio Torre Alta, borda da mata, 24 Nov. 1999 (fr), *Pavão et al. 21* (FUEL, SPF); Fênix, Irapoã, mata pluvial das margens do rio Ivaí, 3 Jun. 1963 (fl), *Hatschbach 10101* (MBM, RB); Guaratuba, Serra de Araraquara, mata pluvial, encosta de morro, 25 Jun. 1968 (fl), *Hatschbach 19423* (C, GB, HBG, MBM, RB); Rio Itararé, mata, 14 Apr. 1983 (fl), *Kummrow 2297* (BR, C, MBM); Jaguapitã, mata ciliar, 21 Out. 1997 (fr), *Francisco et al. s.n.* (FUEL 32308, SPF); Lobato, Fazenda do Remanso, propriedade dos Irmãos Ferraz, 20 Ago. 1962 (fl), *Gomes & Mattos 1217* (RB, SPF); Londrina, Floresta dos Irmãos Godoy, 2 Out. 1985 (fl), *Silva 897* (FUEL, SPF, UEC); 7 Jun. 1989 (fl), *Silva & Silva 218* (FUEL, K, SPSF); Bosque do IAPAR, 7 Dez. 1987 (fl), *Aparisi s.n.* (FUEL 5210, SPF); Morretes, Estrada da Graciosa, alto da serra, mata pluvial, 27 Mai. 1980 (fl), *Hatschbach 43004* (BR, C, GB, MBM, S, UEC); Barro Branco, mata encosta de morro, 900 m elev., 26 Apr. 1984 (fl), *Hatschbach 47829* (BR, MBM, RB, SPSF); Ortiqueira, Sítio do Basílio, 3 Mai. 2000 (fr), *Paiva et al. s.n.* (FUEL 26846, SPF); Paranaguá, rio Cambará, mata pluvial, vertente atlântica, 50 m elev., 28 Mai. 1968 (fl), *Hatschbach 19248* (BR, C, GB, MBM, RB, UEC); Encosta de morro, 24 Out. 1968 (fr), *Hatschbach 20118* (C, GB, HBG, MBM, RB); Perobal, mata pluvial, 23 Jun. 1967 (fl), *Hatschbach 16637* (MBM, RB); Piraraquara, Mananciais da Serra, 6 Mai. 1975 (fl), *Kuniyoshi 3965* (MBM, RB); São João do Triunfo, 8 Nov. 1987 (fr), *Hatschbach 17786* (MBM, RB); São José dos Pinhais, Castelhanos, 30 Dez. 1975 (fr), *Richter 49* (RB); Guaricana, mata pluvial, 24 Mar. 1986 (fl), *Silva & Carvalho 102* (C, MBM, RB); São Mateus do Sul, Tezoura, erval, 25

Jun. 1969 (fl), *Hatschbach & Occhioni* 21673 (C, HBG, MBM, S); Sertanópolis, fazenda Ferraz, 30 Out. 1992 (fr), *Silva s.n.* (FUEL 20247, SPF); Tapejara, mata pluvial, rica em Myrtaceae, 26 Ago. 1967 (fr), *Hatschbach* 16994 (MBM, RB); Tijucas do Sul, Ambrósio, mata de araucária, 27 Mar. 1990 (fl), *Silva & Hatschbach* 837 (C, MBM). **Rio de Janeiro:** Alto Macaé, s.d. (fl), *Glaziou* 17732 (C, K, P); S.d. (fl), *Glaziou* 18438 (C, K, P); Cachoeiro de Macacu, fazendas consorciadas Sertão, mata ciliar, 22°27'07"S, 42°50'12"W, 132 m elev., 10 Out. 2000 (fl), *Pereira* 36/039 (RFA, SPF); Casimiro de Abreu, estrada Casimiro de Abreu/Lumiar, mata secundária, 13 Ago. 1986 (fl), *Martinelli et al.* 11641 (RB, SPF); Macaé, oitavo distrito/Sana, cabeceira do rio Sana, mata de encosta, 22°15'27"S, 43°10'05"W, 550 m elev., 18 Dez. 2001 (fl), *Quinet s.n.* (RB 366378); Magé, Distrito de Piabetá, 22°34'07"S, 42°50'12"W, 200 m elev., 28 Nov. 2000 (fl), *Quinet* 46/54 (RFA, SPF); Floresta pluvial atlântica, 22°35'46"S, 43°08'02"W, 200 m elev., 28 Dez. 2001 (fr), *Quinet s.n.* (RB 366390); Terceiro distrito, Paraíso, Centro de Primatologia do RJ, floresta higrófila de encosta íngreme, margens do rio Paraíso, 19 Out. 1984 (fl), *Farney et al.* 517 (K, RB); 7 Nov. 1984 (fl), *Martinelli et al.* 10272 (K, RB); 6 Dez. 1984 (fl), *Martinelli et al.* 10599 (K, RB); 26 Jun. 1986 (fl), *Giordano & Oliveira* 104 (RB); Nova Friburgo, Distrito de Boa Esperança de Cima, beira da estrada, 29 Jun. 1999 (fl), *Lobão & Paula* 452 (RB, SPF); Distrito de São Pedro da Serra, vila Boa Esperança, estrada para Barra do Sana, beira da estrada, 14 Out. 2001 (fl), *Fiaschi et al.* 929 (SPF); Distrito de Tinguá, Reserva Biológica, estrada entre Represa de Serra Velha e a Represa de Reunião, 25 Apr. 2002 (fl), *Bovini et al.* 2179 (RB); Reserva Ecológica Municipal de Macaé de Cima, estrada para Macaé de Cima, km 6, floresta de encosta, 18 Out. 1988 (fl), *Lima & Caruzo* 3443 (F não visto, MBM, MO não visto, RB, SPSF); Estrada para o sítio Sophronites, 3 km após o hotel fazenda São João, 22°00'S, 43°03'W, 30 Nov. 1990 (fl), *Lima et al.* 4008 (F não visto, MO não visto, RB, SPSF); Fazenda Sophronites, 19 Ago. 1987 (fr), *Pessoa* 267 (BHCB não visto, NY not sen, RB, SPF); 26 Out. 1989 (fl), *Araújo et al.* 90 (RB); Quinto distrito, mata de encosta, 22°22'03"S, 43°26'60"W, 600 m elev., 18 Ago. 2000 (fl), *Quinet* 490 (RB, RFA, SPF); Sítio Fazenda Velha, 22°00'S, 43°03'W, 13 Set. 1989 (fl), *Lima* 3704 (GUA, HBG, MO não visto, SP, SPF, SPSF); 25 Out. 1989 (fl & fr), *Araújo* 79 (K, RB); 26 Out. 1989 (fl), *Araújo* 99 (K, RB); Nov. 1842 (fl), *Claussen* 79 (P); S.d. (fl), *Glaziou* 14206 (B, C, E, K, P); 2 Ago. 1887 (fl), *Glaziou* 17192 (B, BR, C, HBG, K, P); Nova Iguaçu, estrada para Boa Esperança, margem do rio Boa Esperança, 11 Dez. 2001 (fl), *Neto et al.* 1562 (RB, SPF); Petrópolis, Serra de Petrópolis, 18 Dez. 1931 (fr), *Paulino* 2312 (NY não visto, RB, SPF); Rio Claro, Distrito de Lídice, afloramento rochoso, 22°51'21"S, 44°10'34"W, 680 m elev., 4 Jan. 2002 (fl), *Pereira* 04/139 (RFA, SPF); Rio de

Janeiro, Mata do Horto Florestal, 26 Mai. 1927 (fr), *Pessoal do Horto Florestal s.n.* (COL não visto, F não visto, HBG, IPA não visto, K, MBM, MO não visto, NY não visto, RB 136978, SI não visto, SP); 20 Jul. 1927 (fl), *Pessoal do Horto Florestal s.n.* (RB 146880, SPF); 19 Nov. 1927 (fr), *Antenor 1585* (K, NY não visto, RB, SPF); 24 Ago. 1933 (fl), *Kuhlmann s.n.* (RB 110593); Caminho do Boi, trilha ecológica, 25 Out. 1994 (fl), *Silva & Matheus s.n.* (RB 392127); Mesa do Imperador, 23 Set. 1958 (fl), *Pereira 4305* (HB); Parque Estadual Maciço da Pedra Branca, Morro da Mesa, floresta secundária, cerca de 50 anos, no colo entre dois morros, 300 m elev., 5 Mar. 2005 (fr), *Solórzano et al. 62* (RB, SPF); Reserva Biológica Poço d'Antas, 4 Set. 1981 (fl), *Mautone & Guimarães s.n.* (NY não visto, RB 335338, SPF); Tijuca, 18 Set. 1869 (fl), *Glaziou 3907* (C, K); Vertente sul do Sumaré, 24 Nov. 1970 (fl), *Sucre 7347* (CEPEC, CTES não visto, F não visto, HUEFS não visto, INPA não visto, K, MBM, MO não visto, NY não visto, SP, SPF, UB não visto, UPB não visto); Mata da Encosta, 19 Set. 1987 (fl), *Gomes et al. 236* (RB, SPF); Virada do sanatório, rumo ao horto florestal, mata, 15 Out. 1927 (fr), *Antenor 1594* (NY não visto, RB, SPF); São Pedro da Aldeia, Set. 1881 (fl), *Glaziou s.n.* (R 48829); 1867 (fl), *Glaziou 886* (BR); Teresópolis, Serra dos Órgãos, Campo das Bromélias, 25 Nov. 1942 (fl), *Pereira 189* (HB, NY não visto, RB, SPF); 20 Dez. 1945 (fr), *Pereira 447* (K, MBM, MO não visto, NY não visto, RB, SPF); Fazenda Boa Fé, mata, 14 Ago. 1942 (fl & fr), *Mello-Filho 40* (R); Mata secundária, 2 Nov. 1968 (fr), *Sucre 4039* (MO não visto, RB, SPF); S.d. (fl), *Schwacke 4360* (R). **Rio Grande do Sul:** Taquara, 11 Nov. 1947 (fr), *Schultz 581* (ICN); Torres, Perdida, mata atlântica de encosta, 21 Mai. 1992 (fl), *Jarenkow 2117* (ESA, ICN não visto, PEL não visto). **São Paulo:** Alto da Serra, Dez. 1917 (fl), *Schwebel 64* (K, M, P, R, S, SP, SPF); Campinas, Bosque do Jequitibá, 15 May. 1978 (fl), *Mathes 8516* (R, RB, UEC); Claros, sítio Palmira, próximo ao rio Claro, mata pluvial, interior da floresta, 16 Jun. 2001 (fl), *Mello-Silva et al. 1826* (SPF); Jundiá, Reserva Biológica Municipal da Serra do Japi, 23°15'S, 46°15'W, 2 Apr. 1999 (fr), *Leite 466* (UEC); Palhereiros, camping Ana Paula, trilha da mata, 23°54'0"S, 47°53'06"W, 19 Apr. 1995 (fl), *Godoy et al. 477* (PMSP não visto, UEC); Pariquera-Açu, Estação Experimental do IAC, floresta atlântica, 24°36'30"S, 47°53'06"W, 20 Jul. 1995 (fl), *Ivanauskas 244* (UEC); 1 Jun. 1996 (fl), *Ivanauskas & Mazine 809* (ESA, RB, UEC); Propriedade de Antônio Provinski, floresta atlântica, 1 Jun. 1996 (fl), *Ivanauskas & Mazine 815* (ESA, RB, UEC); São Miguel Arcanjo, Parque Estadual Carlos Botelho, orla da estrada de serviço, 10 Jun. 1991 (fl), *Moraes 454* (ESA, SPSF); Beira de serviço, antes da estrada da orla, 19 Jun. 1991 (fl), *Moraes 461* (ESA, SPSF); São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, floresta ribeirinha ao longo do rio Mambu, 13 Apr. 2001 (fl & fr), *Romão et al. 630* (ESA, SPF,

SPSF, UEC); Parque Santo Dias, Trilha da Administração, borda da mata, 26 Mar. 1992 (fl), *Garcia 6* (PMSP não visto, SPF); São Roque, mata de altitude, 7 Jul. 1978 (fl), *Leitão-Filho et al. 5097* (BHCB não visto, SPF). **Santa Catarina:** Blumenau, Bom Retiro, mata da Companhia Hering, 250 m elev., 3 Jun. 1960 (fl), *Klein 2445* (B, G, HBR, RB); Brusque, mata, 50 m elev., 2 Out. 1945 (fr), *Reitz 3015* (HBR, S); Mata do Hoffmann, 50 m elev., 6 Out. 1949 (fr), *Veloso 45* (RB); 9 Out. 1949 (fl), *Klein 6* (HBR, RB); 5 Mai. 1951 (fl), *Klein 17* (HBR, RB); Azambuja, mata, 100 m elev., 4 Out. 1961 (fr), *Reitz & Klein 2666* (HBR, RB); Governador Celso Ramos, Jordão, mata, 250 m elev., 19 Mai. 1971 (fl), *Klein & Bresolin 9565* (HBR, RB); Ibirama, Horto Florestal I.N.P., mata, 250 m elev., 14 Jun. 1956 (fl), *Klein 2080* (B, HBR, K, M, RB); Joinville, estrada Dona Francisca, mata, 17 Apr. 1958 (fl), *Reitz & Klein 6667* (HBR, RB); Lajes, Alto da Serra, Encruzilhada, mata, 900 m elev., 14 Jul. 1962 (fl), *Reitz & Klein 13262* (HBR, RB); Lauro Müller, Vargem Grande, 350 m elev., mata, 11 Jun. 1959 (fl), *Reitz & Klein 8854* (HBR, RB); (fl), *Reitz & Klein 8858* (HBR, RB); Palhoça, Pilões, mata, 350 m elev., 5 Apr. 1956 (fl), *Reitz & Klein 3014* (HBR, RB); 8 Jun. 1956 (f), *Reitz & Klein 3286* (HBR, RB); Paulo Lopes, Bom Retiro, mata, 300 m elev., 17 Out. 1973 (fr), *Bresolin 865* (FLOR, HBR, RB); Rio do Sul, Alto Matador, 700 m elev., 12 Set. 1958 (fr), *Reitz & Klein 7134* (FLOR, HBR, RB); 18 Out. 1958 (fr), *Reitz & Klein 7350* (HBR, RB); Sombrio, Pirão Frio, mata, 12 Mai. 1960 (fl), *Reitz & Klein 9654* (HBR, RB); Vidal Ramos, Sabiá, mata, 7 Apr. 1958 (fl), *Reitz & Klein 6635* (HBR, RG); S.l., s.d. (fl & fr), *Gaudichaud s.n.* (G); S.l., s.d. (fl), *Schott 5610* (M). **PARAGUAI.** **San Pedro:** Sustainable Forest Systems site, cerrado for west on road sandy soil, 23°46'52"S, 56°03'13"W, 29 Jun. 1996 (fr), *Zardini & Guerrero 45212* (AS não visto, B, MO não visto).

Dentro do grupo *O. indecora*, *O. indecora* é distinguida pelos ramos geralmente faltando ritidomas, folhas 2-3 vezes mais longa do que larga, com base aguda, raramente obtusa, 10-14 pares de nervuras secundárias, ângulos com a nervura primária 25-75°, aréolas 0,3-1,5 mm diâm., ambas superfícies abaxial dos catafilos e interna do receptáculo pilosas, estilete 0,2-1,3 mm compr., e cúpulas 0,6-1,4 com compr. Como previamente discutido, ela é semelhante à *O. beulahiae* e *O. ciliata*. Além disso, *O. indecora* é similar à *O. sassafras*, a qual tem ramos jovens e inflorescências com ritidomas conspícuos, lâmina (3-)4-5 vezes mais longa do que larga, estreitamente elíptica a oblanceolada, raramente elíptica, com base aguda, obtusa a arredondada, faltando domácias, e estilete 0,2-0,5 mm compr.

Ocotea indecora é uma espécie comum e altamente variável. Sua coleção-tipo, as coleções-tipo das variedades de *Mespilodaphne indecora*, tratadas aqui como seus sinônimos,

mais algumas coleções dos estados do Espírito Santo, Minas Gerais e Rio de Janeiro têm ramos glabros a glabrescentes, folhas sem domácias, raques das inflorescências glabras a glabrescentes, e superfície externa do receptáculo glabra. Por outro lado, a coleção-tipo de *O. elegans* e outras coleções dos estados da Bahia ao Rio Grande do Sul, e Paraguai têm folhas sem domácias, raques das inflorescências esparsa a densamente pilosas, e superfície externa do receptáculo pilosa. Embora esses dois extremos de variação morfológica sejam reconhecidos, coleções de Santa Teresa, no Espírito Santo, e Serra dos Órgãos, no Rio de Janeiro, mostram toda variação previamente descrita, de tal forma que uma separação clara e eficaz é impraticável. Em geral, as lâminas são elípticas a estreitamente elípticas, mas elas podem ser obovais em algumas coleções e.g., *Kuhlmann s.n.* RB 110593, *Pessoal do Horto Florestal s.n.* RB 146880. Coleções com frutos elipsóides a ovóides têm sido geralmente registradas, mas poucas, e.g., *Mello-Filho 40*, têm frutos esferóides.

5.6.9. *Ocotea lanata* (Nees & Mart.) Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 254. 1889. *Oreodaphne lanata* Nees & Mart., Linnaea 8: 43. 1833. *Mespilodaphne lanata* (Nees & Mart.) Meisn., DC. Prodr. 15(1): 102. 1864. TIPO: Brasil. s.l., s.d. (fr), *Sellow 458* (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, B; isoelectótipo, K [duas exsicatas]).

Arvoretas, raramente arbustos, 2-8 m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens densamente pilosos, ramos velhos marrons a acinzentados, esparsa a densamente pilosos, ritidomas ausentes. Folhas: pecíolo 3-15 X 0,5-1,7 mm, densamente piloso; lâmina (4-)5,5-16,8(-18) X (1,2-)1,6-4,8(-5,5) cm, 2-3(-4) vezes mais longa do que larga, elíptica, estreitamente elíptica, raramente oboval, plana, cartácea, base aguda, raramente obtusa, ápice (0-)4-20 mm compr., caudado, levemente caudado a agudo, raramente arredondado, face adaxial glabra, glabrescente a esparsamente pilosa, venação primária proeminente, face abaxial glabra, glabrescente, esparsa a densamente pilosa, nervuras secundárias (7-)10-13 pares, ângulos com a nervura primária 25-65°, aréolas 0,2-0,8 mm diâm., domácias ausentes. Catafilos (0,3-)0,7-1,2 X 0,2-0,6 mm, face abaxial densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências (0,9-)1,3-5 cm compr., botriíides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, raques densamente pilosas, ritidomas ausentes, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores 4-8(-9) mm compr.; pedicelo (1-)2-5 mm compr.; receptáculo 1-2 X 2-2,2(-3) mm, superfícies externa e interna densamente pilosas; tépalas (2-)2,8-4(-4,5) X (1-)1,2-3 mm, elípticas, ovais, a estreitamente elípticas ou ovais, face adaxial

esparsamente papilosa, raramente glabra, face abaxial esparsamente pilosa; estames 9, ciclos I e II 1,4-2,2(-2,5) mm compr., filetes (0,1-0,4-0,7(-1) mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras (1-1,5-1,8(-2,1) X 0,6-1,4(-1,7) mm, circulares, elípticas, obovais, ovais a obovais, esparsamente papilosas, ápice 0,2-0,6 mm compr., agudo, obtuso a arredondado, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III (1,3-)2-2,1 mm compr., filetes (0,2-0,5-0,8(-1) mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras (0,5-)0,8-1,5 X 0,9-1(-1,2) mm, elípticas, oblongas a obtrapeziformes, glabras a esparsamente papilosas, ápice arredondado a truncado, sacos polínicos superiores laterosorsos a latero-extrorsos, sacos polínicos inferiores latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, 0,7-1 mm compr., filiformes, densamente pilosos; ovário (0,6-)1-1,3 mm compr., elipsóide, estilete (0,6-)1-1,2(-1,5) mm compr. Cúpulas 0,6-0,8 X 0,9-1,3 cm, hemisféricas a obcônicas, margem única, inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas ausentes, tépalas decíduas. Frutos 1-1,4 X 0,6-1 cm, elipsóides.

Distribuição e habitat. *Ocotea lanata* é nativa da floresta ombrófila de terras baixas e submontana, e da floresta semidecidual de terras baixas, submontana e baixo-montana, de Minas Gerais a Santa Catarina, exceto para *Bresolin 164*, registrada na vegetação de restinga (Fig. 4).

Fenologia. Tem sido coletada com flores de janeiro a agosto e frutos em agosto.

Espécimes examinados. BRASIL. **Minas Gerais:** Lima Duarte, São José dos Lopes, Fazenda da Serra, Pasto do Areião, Jan. 1995 (fl), *Almeida 154* (GUA, SPF). **Paraná:** Guaratuba, Divisa, mata pluvial de encosta de morro, 200 m elev., 18 Jan. 1970 (fl), *Hatschbach 23359* (BR, C, GB, MBM, SPF). **Rio de Janeiro:** Petrópolis, Serra dos Órgãos, 8 Mar. 1888 (fl), *Glaziou 19774* (P). **São Paulo:** Barra do Turvo, salto Chico Salu, floresta atlântica, 15 Jan. 1999 (fl), *Silva & Abe 2848* (C, G, MBM); Moji das Cruzes, Fazenda de Parati, Museu Florestal Octavio Vecchi, mata à margem do rio Parati, 20 Apr. 1943 (fl), *Pickel 1840* (RB); Monte Alegre do Sul, Estação Experimental do IAC, região montanhosa, mata, 16 Mar. 1995 (fl), *Bernacci et al. 1291* (IAC não visto, SPF); Santa Izabel, 24 Ago. 1936 (fl), *Kuhlmann s.n.* (RB 114263, SP); São Paulo, Água Funda, Jardim Botânico de São Paulo, 3 Fev. 1931 (fl), *Hoehne 235* (RB); 18 Apr. 1961 (fl), *Mattos & Mattos 8890* (K, SP, SPF); Instituto de Botânica, mata estacional semidecidual, 15 Fev. 2005 (fl), *Assis & Groppo Jr. 1096* (K, NY, SPF); Parque Santo Dias, borda da mata, próxima à horta, 15 Jan. 1993 (fl), *Garcia 318* (PMSP não visto, SPF); S.l., s.d. 1832 (fl), *Riedel s.n.* (C, K, P). **Santa Catarina:** Araranguá, Sombrio, ‘in silvula

arenosa', 6 Fev. 1946 (fl), *Rambo s.n.* (B, PACA 31543, S); Brusque, Azambuja, mata, 80 m elev., 12 Ago. 1953 (fr), *Reitz & Klein 934* (E, HBR, S); Florianópolis, rio Vermelho, Ilha de Santa Catarina, capoeira, na beira da duna, 27 Fev. 1985 (fl), *Silva et al. 337* (FLOR, MBM); Garopaba, Siriú, dunas, 1-10 m elev., 16 Mar. 1971 (fl), *Bresolin 164* (FLOR, MBM, RB); Lauro Müller, Uruçanga, Pinhal da Cia., 300 m elev., 16 Jan. 1959 (fl), *Reitz & Klein 4099* (B, BR, HBR, K, RB); Palhoça, Morro do Cambirela, mata, 300 m elev., 25 Apr. 1972 (fl), *Klein 10178* (FLOR, RB); Pântano do Sul, mata, 250 m elev., 20 Jan. 1970 (fl), *Bresolin 107* (FLOR, RB); Paulo Lopes, Bom Retiro, 400 m elev., 15 Jan. 1972 (fl), *Klein & Bresolin 10647* (HBR, FLOR, RB); 300 m elev., 19 Fev. 1973 (fl), *Klein & Bresolin 10819* (FLOR, HBR, MBM, RB); S.L., s.d. (fl), *Sellow 3* (P).

Entre as espécies do grupo *O. indecora*, *O. lanata* é facilmente reconhecida pelo pecíolo e ramos jovens e velhos densamente pilosos. Ela assemelha-se a espécimes pilosos de *O. indecora*, que, por sua vez, têm ramos velhos e pecíolos glabros a esparsamente pilosos. Estames em *O. lanata* são relativamente maiores do que em *O. indecora*. *Bresolin 164*, da restinga do estado de Santa Catarina, possui lâminas menores, 4,5-7 cm compr., com ápice arredondado, enquanto as outras coleções das florestas ombrófila e semidecidual possuem lâmina maiores e ápice caudado. Coleções do estado de São Paulo têm a face abaxial da lâmina foliar de densamente pilosa, e.g., *Garcia 318*, a glabra, e.g., *Bernacci 1291*.

5.6.10. *Ocotea leucophloea* (Nees & Mart.) L.C.S. Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4. *Mespilodaphne leucophloea* Nees & Mart., Linnaea 8: 45. 1833. *Mespilodaphne indecora* var. *leucophloea* (Nees & Mart.) Meisn., DC. Prodr. 15(1): 103. 1864. TIPO: Brasil. s.l., s.d. (st), *Sellow 1372* (holótipo, B; isótipo, K).

Árvores. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens creme a amarelos, glabros, glabrescentes a esparsamente pilosos, ritidomas presentes, conspícuos, ramos velhos creme, glabros. Folhas: pecíolo 3-13 X 0,7-1 mm, glabro a glabrescente; lâmina (3,2-)4,2-10,2(-14) X (1,2-)1,9-3,7(-4,3) cm, 2-5(-5,5) vezes mais longa do que larga, estreitamente elíptica, oboval a oval, plana, cartácea, base fortemente atenuada, raramente aguda, ápice (0-)5-10 mm compr., caudado, raramente agudo ou arredondado, face adaxial glabra, venação primária proeminente, face abaxial glabra, nervuras secundárias 7-11 pares, ângulos com a nervura primária 20-70°,

aréolas 1-2,7 mm diâm., domácias ausentes. Catafilos 1,5-3(-7) X 1-2 mm, face abaxial esparsa a densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências (1,6-)3-7 cm compr., botrióides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, raques glabras, glabrescentes a esparsamente pilosas, ritidomas presentes, conspícuos, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores 6,5-10,5 mm compr.; pedicelo presente, (2-)4,5-6(-7) mm compr.; receptáculo 1,2-1,5(-2) X 2-3 mm, superfície externa glabra, superfície interna densamente pilosa; tépalas 2,5-3,3(-4) X 1-1,7(-3) mm, elípticas, oblongas, ovais, a estreitamente elípticas, oblongas ou ovais, face adaxial esparsamente pilosa, face abaxial glabra; estames 9, ciclos I e II 1,2-1,6 mm compr., filetes 0,1-0,4 mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras 1-1,3 X 0,6-0,8(-1) mm, elípticas, oblongas a ovais, esparsamente papilosas, ápice 0,2-0,3 mm compr., agudo, obtuso a arredondado, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III 1,3-1,6 mm compr., filetes 0,4-0,5 mm compr., densamente pilosos, anteras 0,9-1,1 X 0,6-0,8 mm, oblongas, ovais a quadrangulares, esparsamente papilosas, ápice arredondado a truncado, sacos polínicos superiores latrorsos, latero-extrorsos a latero-apicais, sacos polínicos inferiores latrorsos a latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, 0,6-0,7 mm compr., filiformes, densamente pilosos; ovário 1,1-1,4 mm compr., elipsóide, estilete 0,4-0,5 mm compr. Cúpulas não vistas. Frutos não vistos.

Distribuição e habitat. *Ocotea leucophloea* cresce na floresta ombrófila de terras baixas no município do Rio de Janeiro (Fig. 5).

Fenologia. Tem sido coletada com flores em julho e setembro.

Espécimes examinados. BRASIL. **Rio de Janeiro:** Rio de Janeiro, Mata do Horto Florestal, 12 Set. 1929 (fl), *Victorio 1579* (NY não visto, RB, SPF); Esquerda do Talhão 24, 17 Jul. 1941 (fl), *Silva et al. 950* (BHCB não visto, NY não visto, RB, SPF); Próximo ao Bosque do Jequitibá, 9 Jul. 1934 (fl), *Lages 124* (RB).

Nees von Esenbeck (1833) descreveu *Mespilodaphne leucophloea*, enquanto Meissner (1864) rebaixou-a à variedade de *Mespilodaphne indecora*. Recentemente, seu status específico tem sido restabelecido no gênero *Ocotea* (vide Capítulo 4). *Ocotea leucophloea* é distinguida das outras espécies do grupo *O. indecora* pelos ramos jovens creme a amarelos, ritidomas conspícuos nos ramos jovens e nas raques das inflorescências, base da lâmina foliar fortemente atenuada, raramente aguda, e aréolas 1-2,7 mm diâm. Ela assemelha-se à *O. indecora* e *O.*

sassafras. Entretanto, *O. indecora* geralmente falta ritidomas conspícuos, a base da lâmina é aguda, raramente obtusa, e as aréolas variam de 0,3-1(-1,5) mm diâm. *Ocotea sassafras* tem geralmente ramos jovens marrons, base da lâmina aguda, obtusa a arredondada, e aréolas 0,5-1(-1,5) mm diâm. Folhas em *O. sassafras* são relativamente maiores do que em *O. leucophloea*.

5.6.11. *Ocotea lobbii* (Meisn.) Rohwer, Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg 20: 113, 1986, *Oreodaphne lobbii* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 136. 1864. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro: s.l., 1840-1841 (fl), *Lobb* 30 (holótipo, K; isótipo, NY).

Ocotea opaca Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 246. 1889. TIPO: Brasil. Bahia: “in solo arenoso sylvarum, pr. Caravelas”, s.d., *Sellow* 1567 (holótipo, B; isótipo, P).

Fig. 10F

Arvoretas a arbustos, (1,5-)1,8-8(-10) m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons, glabros, esparsa a densamente pilosos, ritidomas ausentes a presentes, inconspícuos, ramos velhos marrons a acinzentados, glabros. Folhas: pecíolo 1-4(-5) X 0,8-2 mm, glabro, glabrescente a esparsamente piloso; lâmina (1,1-)1,3-6,3(-7,4) X (0,4-)0,6-3,4(-4) cm, 1,5-3(-3,5) vezes mais longa do que larga, elíptica a oboval, plana, cartácea, base obtusa, arredondada a cordada, raramente aguda, ápice 0-2(-4) mm compr., obtuso a arredondado, raramente levemente caudado, face adaxial glabra, venação primária plana a proeminente, face abaxial glabra a glabrescente, nervuras secundárias 6-10 pares, ângulos com a nervura primária 40-87°, aréolas 0,1-0,6 mm diâm., domácias ausentes. Catafilos 2,5(-3) X (0,5-)1-2(-3) mm, face abaxial esparsa a densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências (1,1-)1,5-6(-7) cm compr., botriíides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, a extra-axilares, raques glabrescentes a esparsamente pilosas, ritidomas ausentes a presentes, inconspícuos, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores (3,5-)5-12(-17) mm compr.; pedicelo presente, (0,8-)1-8(-13) mm compr.; receptáculo (0,5-)1-2 X (1-)1,5-2,2(-3) mm, superfície externa glabra, glabrescente a esparsamente pilosa, superfície interna esparsa a densamente pilosa; tépalas (1,5-)2-3(-3,5) X (1-)1,5-2 mm, elípticas, oblongas, obovais a ovais, face adaxial esparsa a densamente papilosa, face abaxial glabra, glabrescente a esparsamente pilosa; estames 9, ciclos I e II (0,7-)0,9-1,4 mm compr., filetes 0,2-0,3(-0,5) mm compr., glabros a esparsamente pilosos, anteras (0,5-)0,7-1 X 0,4-0,7(-0,8) mm, circulares, elípticas a ovais, esparsamente papilosas, ápice 0,05-0,1 mm compr., agudo, emarginado, obtuso a arredondado, raramente

truncado, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III 0,9-1,3(-1,6) mm compr., filetes 0,4-0,8(-1) mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras 0,4-0,8 X 0,4-0,7 mm, elípticas, oblongas, obovais, ovais, quadrangulares a trapeziformes, glabras a esparsamente papilosas, ápice arredondado, emarginado, obtuso a truncado, sacos polínicos superiores latrersos, sacos polínicos inferiores latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, (0,5-)0,7-1 mm compr., clavados a filiformes, esparsa a densamente pilosos; ovário 0,7-0,9(-1,1) mm compr., elipsóide, estilete (0,4-)0,7-1,1 mm compr. Cúpulas (0,1-)0,2-0,7 X 0,4-0,9 cm, obcônicas, margem dupla, inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas ausentes, tépalas decíduas, raramente persistentes. Frutos 0,9-1,1 X 0,5-0,6 cm, elipsóides.

Distribuição e habitat. *Ocotea lobbii* é amplamente distribuída e cresce nas vegetações de restinga e mussununga, da Bahia até Santa Catarina (Fig. 13).

Fenologia. Tem sido coletada com flores de maio a outubro e com frutos em janeiro, junho e outubro.

Espécimes examinados. BRASIL. **Bahia:** Betânia, Estrada que liga Betânia a Canavieiras, ca. 3.9 km de Betânia, lado esquerdo da estrada, 15°30'37.5"S, 39°11'53"W, 116 m elev., restinga arbóreo-arbustiva, 9 Jul. 2006 (fr), *Assis et al. 1176* (CEPEC, K, MO, NY, RB, SPF); Canavieiras, entre rodovia BR-101 e Canavieiras, 10 km de Betânia, restinga arbustiva, 12 Jun. 2003 (fl), *Hatschbach et al. 75198* (C, G, HBG, MBM, S, SPF); Caravelas, aeroporto de Caravelas, 1962 (fl), *Duarte 6608* (NY não visto, RB, SPF); Rodovia para Nanuque, restinga, 19 Jun. 1985 (fl), *Hatschbach & Silva 49489* (BR, C, K, MBM); Ibiquara, Capão da Volta, capão de campo, 19 Set. 1984 (fl), *Hatschbach 48361* (C, BR, K, MBM, S); Maraú, mata costeira, 9 Mai. 1966 (fl), *Belém & Pinheiro 2987* (HBG); Estrada que liga Itacaré a Maraú, km 4, restinga arbórea, transição para campo de restinga, 14°14'42"S, 39°00'56"W, 24 Jul. 2001 (fl & fr), *Silva et al. 4363* (CEPEC, UESC não visto); Prado, km 15-25 da rodovia para Itamaraju, campo de restinga, 12 Ago. 1995 (fl), *Hatschbach et al. 63027* (MBM, MO não visto). **Espírito Santo:** Conceição da Barra, arredores, restinga, 19 Out. 1983 (fl), *Hatschbach & Guimarães 47029* (MBM, S); Linhares, DOCEMADE, em fomação de "nativo", 3 Nov. 1972 (st), *Sucre 8404* (RB, SPF); Reserva Biológica da Companhia Vale do Rio Doce, rodovia BR-101, km 120, área de campo nativo, com solo arenoso, lençol freático a ca. 50 cm, dominado por *Lagenocarpus rigidus* e *Panicum* sp., com arbustos esparsa, 16 Out. 1992 (fl & fr), *Pirani & Esteves 2618* (CVRD, MO não visto, SPF); Estrada Aceiro Projeto 01, nativo, 27 Jun. 2001 (fl), *Folli 3950* (CVRD, SPF);

Estrada Gávea, nativo, 22 Jun. 1994 (fr), *Folli 2338* (CVRD, SPF); Estrada Municipal Nativo Imbiriba, km 0.5, Nativo, 6 Jan. 1999 (fr), *Folli 3329* (CVRD, SPF); Nativo, lado direito da estrada, vegetação denominada “nativo” em transição com “mussununga”, 39°57’46.7”S, 19°12’35.5”W, 27 m elev., 7 Jul. 2006 (fr), *Assis et al. 1165* (SPF); 16 Out. 1992 (fl & fr), *Folli 1691* (CVRD, SPF); São Mateus, ligação rodovia BR-101 a Ponta do Ipiranga, restinga, 15 Out. 1992 (fl), *Hatschbach et al. 58081* (C, HBG, MBM); Vitória, Restinga de Camburi/Vitória, 5 Ago. 1988 (fl), *Pereira et al. 1748* (SPSF, VIES não visto); 30 Ago. 1988 (fl), *Pereira 1782* (SPSF, VIES não visto). **Paraná:** Paranaguá, Pontal do Sul, mata pluvial de planície litorânea, 9 Ago. 1965 (fl), *Hatschbach 12743* (C, GUA, MBM). **Santa Catarina:** Guaruva, rodovia Guaratuba/Itapua, mata pluvial de planície litorânea, 3-5 m elev., 28 Ago. 1988 (fl), *Silva 537* (C, HBG, MBM, S, SPSF). **São Paulo:** Bertioga, Riviera de São Lourenço, floresta de restinga paludosa sobre solo turfoso, degrada, 20 Out. 1999 (fr), *Martins 567* (SPSF).

Dentro do grupo *O. indecora*, *O. lobbii* é distinguida pela lâmina com base aguda, obtusa, arredondada a cordada, e cúpulas com margem dupla. Como previamente discutido, ela é similar à *O. colophanthera* e *O. arenicola*. Ela também se assemelha à *O. virgultosa*, a qual tem cúpula com uma única margem e ocorre em floresta semidecidual e cerrado de Minas Gerais e São Paulo, particularmente, na Serra da Mantiqueira. Baitello & Marcovino (2004) trataram coleções da floresta semidecidual e cerrado do estado de São Paulo como *O. lobbii*, mas elas são aqui consideradas *O. virgultosa*. Somente a coleção de *O. lobbii*, *Martins 567*, é registrada na restinga de São Paulo. Hábitos de arbustos a arvoretas, de 1,5 a 5 m de alt., são comuns, mas *Martins 567*, de São Paulo, e *Hatschbach 48361*, do estado da Bahia, alcançam 8 e 10 m, respectivamente. Em geral, o ápice da lâmina foliar é arredondado, enquanto em *Hatschbach 48361* e *63027*, ambas coleções da Bahia, têm o ápice arredondado a levemente caudado. As folhas são mais estreitas em *Martins 567*. A base foliar é basicamente aguda, obtusa a arredondada, mas em *Pereira 1748* ela é cordada. Coleções da Bahia, Espírito Santo e Santa Catarina têm a superfície externa do receptáculo glabra, glabrescente a esparsamente pilosa, enquanto naquelas de São Paulo e Paraná ela é densamente piloso.

5.6.12. *Ocotea marcescens* L.C.S. Assis & Mello-Silva, sp. nov. TIPO: Brasil: Espírito Santo: Linhares, Reserva Biológica da Companhia Vale do Rio Doce, rodovia BR-101, km 120, estrada Bicuiba, km 0,91, mata de tabuleiro, 4 Ago. 2004 (fr), *Folli 5090* (holótipo, SPF; isótipo, CVRD).

Fig. 16 e 17A

Árvores, 20-30 m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons, esparsa a densamente pilosos, ritidomas ausentes, ramos velhos marrons a acinzentados, glabros. Folhas: pecíolo 3-15 X 1,5-2 mm, glabro, glabrescente a esparsamente piloso; lâmina (2,1-)2,6-7,8(-8,5) X (0,8-)1,4-4,1 cm, 1,2-2(-3) vezes mais longa do que larga, elíptica a oval, raramente orbicular ou estreitamente elíptica, arcuada, raramente plana, cartácea a coriácea, base obtusa a arredondada, ápice (0-)3-15 mm compr., caudado, levemente caudado, raramente emarginado ou arredondado, face adaxial glabra, venação primária proeminente, face abaxial glabra a glabrescente, nervuras secundárias 7-11 pares, ângulos com a nervura primária 45-60(-80°), aréolas 0,5-1,7 mm diâm., domácias ausentes. Catafilos 1-5 X 1-2 mm, face abaxial densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências (1,5-)2,1-9 cm compr., botriíides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, a extra-axilares, raques esparsa a densamente pilosas, ritidomas ausentes, brácteas das cuflorescências foliares a escamiformes. Flores (4-)7-13,5(-15) mm compr.; pedicelo (0,5-)1,5-8,5(-10) mm compr.; receptáculo 0,8-2 X 1,2-2,5 mm, superfície externa densamente pilosa, superfície interna esparsa a densamente pilosa; tépalas 2,2-4,2 X (0,8-)1,2-2,5 mm, elípticas, oblongas, obovais a ovais, face adaxial densamente papilosas, face abaxial esparsa a densamente pilosa; estames 9, ciclos I e II 0,9-1,6 mm compr., filetes (0,05-)0,1-0,6 mm compr., raramente ausentes, densamente pilosos, anteras 0,6-1,1 X 0,5-1 mm, elípticas, circulares, oblongas, ovais, quadrangulares a transversalmente oblongas, esparsa a densamente papilosas, ápice 0,1-0,3 mm compr., arredondado, agudo, obtuso a truncado, sacos polínicos superiores introrsos, sacos polínicos inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III 0,8-1,4 mm compr., filetes (0,05-)0,3-0,7 mm compr., raramente ausentes, esparsa a densamente pilosos, anteras 0,4-0,8 X 0,4-0,7 mm, oblongas, transversalmente oblongas, obovais, obtrapeziformes a quadrangulares, raramente elípticas ou transversalmente elípticas, esparsamente papilosas, ápice arredondado, emarginado, obtuso a truncado, sacos polínicos superiores latrorsos a latero-extrorsos, sacos polínicos inferiores latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, (0,4-)0,6-1 mm compr., clavados a fusiformes, esparsa a densamente pilosos; ovário 0,8-1,4 mm compr., elipsóide, estilete 0,4-0,9 mm compr. Cúpulas 0,7-1,1 X 0,8-1,3 cm, hemisféricas, margem dupla, inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas esparsamente dispostas a ausentes, tépalas persistentes e revolutas. Frutos 1,5-1,8 X 0,7-1 cm, elipsóides a ovóides.

Distribuição e habitat. *Ocotea marcescens* cresce na floresta ombrófila de terras baixas, incluindo a floresta de tabuleiro, nos estados da Bahia e Espírito Santo, e disjuntamente na floresta ombrófila de terras baixas e sub-montana no estado do Rio de Janeiro (Fig. 7).

Fenologia. Tem sido coletada com flores de junho a setembro e frutos de maio a junho.

Espécimes examinados. BRASIL. **Bahia:** Itabela/Eunápolis, saída de Itabela/Eunápolis, 1 km da rodovia BR-101, lado leste, 13 Set. 1968 (fl), *Almeida & Santos 29* (CEPEC, RB); Una, km 40 of the rodovia Rio Branco/Una, fazenda Dendhevea, mata, 11 Set. 1974 (fl), *Santos 2801* (CEPEC, RB). **Espírito Santo:** Linhares, Reserva Biológica da Companhia Vale do Rio Doce, rodovia BR-101, km 120, estrada Macanaíba-pele-de-sapo, km 3.45, mata de tabuleiro, 14 Set. 1973 (fl), *Spada 307/73* (CVRD, SPF); Estrada Mantegueira, km 0.403, mata de tabuleiro, 25 Ago. 1981 (fl), *Folli 321* (CVRD, SPF, UEC); Estrada Orelha-de-macaco, km 0.426, 3 Set. 1981 (fl), *Folli 323* (CVRD, SPF); 10 Jun. 1982 (fr), *Folli 379* (CVRD, SPF); Estrada Roxinho, km 0.254, 15 Mai. 1982 (fr), *Silva 328* (CVRD, SPF, UEC); Estrada Bicuíba, km 0.9. mata de tabuleiro, 4 Ago. 2005 (fr), *Folli 5089* (CVRD, SPF); Estrada Bicuíba, lado esquerdo da estrada, 19°09'27.8"S, 40°02'20.6"W, 74 m elev., floresta de tabuleiro, 7 Jul. 2006 (fr), *Assis et al. 1164* (CVRD, K, SPF). **Rio de Janeiro:** Rio de Janeiro, Horto Florestal, 27 Jun. 1927 (fl & fr), *Pessoal do Horto Florestal s.n.* (K, MBM não visto, MO não visto, NY não visto, RB 139859, SI não visto, SPF); S.l., s.d. (st), *Sellow 1370* (B).

Figura 16. *Ocotea marcescens* – A. Ramo florífero – B. Ramo frutífero – C. Detalhe da face abaxial da superfície foliar – D. Detalhe da flor – E. Face adaxial da tépala do ciclo externo – F. Face adaxial da tépala do ciclo interno – G. Gineceu – H. Face abaxial do estame do ciclo I – I. Face abaxial do estame do ciclo II – J. Face adaxial do estame do ciclo III – K. Face adaxial do estaminódio do ciclo IV. A, C-K. ilustração do parátipo *Folli 321* (SPF); B. ilustração do holótipo *Folli 5090* (SPF).

Entre as espécies do grupo *O. indecora*, *O. marcescens* é distinguida pela face adaxial das tépalas esparsa a densamente papilosa, brácteas das coflorescências foliares a escamiformes, e cúpulas com margem dupla ornada com tépalas persistentes e revolutas, portanto, o epíteto específico. Ela assemelha-se à *O. mosenii*, endêmica do estado de São Paulo, a qual tem a face abaxial das tépalas esparsamente pilosa, brácteas das coflorescências sempre escamiformes, e as tépalas, embora também persistentes, são involutas. Ambas espécies têm folhas geralmente arcuadas, assemelhando-se à *O. fasciculata*, que, diferentemente delas, tem cúpulas com uma única margem e tépalas decíduas. Cúpulas com margem dupla são também encontradas, mas inconspicuamente, em *O. odorifera* e *O. prolifera*. Todavia, essas duas espécies têm folhas planas e tépalas decíduas no estágio de frutificação. O indumento é creme nas coleções da Bahia e Espírito Santo, enquanto naquela do Rio de Janeiro ele é ferrugíneo.

5.6.13. *Ocotea mosenii* Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 373. 1889. TIPO: Brasil. São Paulo: Santos, 12 Jan. 1874 (fr), *Mósen* 2926 (lectótipo designado por Rohwer, 1986, B; isolectótipo, S).

Ocotea conferta Coe-Teixeira, Loefgrenia 4: 1. 1962. TIPO: Brasil. São Paulo: São Paulo, Pinheiros, 23 Jun. 1934 (fl), *Gehrt s.n.* (holótipo, SP 33526; isótipos, HBG, MO, P, SPF).

Árvores. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons a acinzentados, glabros, glabrescentes a esparsamente pilosos, ritidomas ausentes a presentes, inconspícuos, ramos velhos acinzentados a marrons, glabros. Folhas: pecíolo 7-14 X 1,4-2,5 mm, glabro a glabrescente; lâmina (5,3-)7-11 X 2-3,5(-5,2) cm, 2,5-3,5 vezes mais longa do que larga, elíptica, arcuada, raramente plana, coriácea, base aguda a obtusa, ápice 5-16 mm compr., caudado a levemente caudado, face adaxial glabra, venação primária proeminente, face abaxial glabra, nervuras secundárias 8-12 pares, ângulos com a nervura primária 30-50°, aréolas 0,4-1,5 mm diâm., domácias ausentes. Catafilos 1-5 X 1-2 mm, face abaxial densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências 3-8 cm compr., botrióides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, a extra-axilares, raques esparsamente pilosas, ritidomas ausentes, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores 4-9(-12) mm compr.; pedicelo presente, 2-7(-9) mm compr.; receptáculo 1-2 X 1,2-2,8 mm, superfície externa glabra, esparsa a densamente pilosa, superfície interna densamente pilosa; tépalas 2,5-4(-4,2) X 1,2-2(-3) mm, elípticas, obovais, ovais, a estreitamente elípticas, obovais

ou ovais, face adaxial esparsa, raramente densamente papilosas, face abaxial esparsamente pilosa; estames 9, ciclos I e II 1,2-1,7 mm compr., filetes (0,2-)0,3-0,5(-0,6) mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras (0,6-)0,8-1,1 X 0,6-0,8(-1) mm, circulares, elípticas, oblongas, obovais, ovais a quadrangulares, esparsamente papilosas, ápice (0,1-)0,2-0,3 mm compr., obtuso a arredondado, raramente truncado, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III 1-1,3 mm compr., filetes 0,5-0,7 mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras 0,5-0,7 X 0,5-0,8 mm, oblongas, obovais, quadrangulares a transversalmente oblongas, esparsamente papilosas, ápice arredondado, emarginado, obtuso a truncado, sacos polínicos superiores latrorsos, sacos polínicos inferiores latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, 0,8-0,9 mm compr., clavados a filiformes, esparsa a densamente pilosos; ovário 1-1,2 mm compr., elipsóide, estilete 0,9-1,1 mm compr. Cúpulas 0,5-1 X 1-1,9 cm, hemisféricas a obcônicas, margem dupla, inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas ausentes, tépalas persistentes e involutas. Frutos 0,7-0,9 X 0,5-0,6 cm, elipsóides.

Distribuição e habitat. *Ocotea mosenii* é endêmica das florestas ombrófila e semidecidual de terras baixas e submontana no estado de São Paulo (Fig. 7).

Fenologia. Tem sido coletada com flores em agosto e frutos em janeiro.

Espécimes examinados. BRASIL. **São Paulo:** São Paulo, Cidade Jardim, Ago. 1941 (fl), Hoehne 695 (K, SP).

Ocotea mosenii é intimamente relacionada à *O. marcescens*, e suas diferenças têm sido previamente notadas. Rohwer (1986) tratou *O. mosenii* e *O. conferta* como sinônimo e provável sinônimo de *O. complicata*, respectivamente. Recentemente, Baitello & Marcovino (2004) posicionaram *O. conferta* como sinônimo de *O. mosenii* e distinguíram esta última de *O. complicata*. A sinonimização de *O. conferta* em *O. mosenii* é aqui defendida, mas *O. complicata* é assumida como sinônimo de *O. fasciculata*. Por causa das folhas arcuadas, *O. mosenii* assemelha-se à *O. complicata*. No entanto, a primeira tem cúpulas com margem dupla e tépalas persistentes, enquanto a última tem cúpulas com uma única margem e tépalas decíduas. Além disso, *O. mosenii* e *O. fasciculata* são alopátricas.

Figura 17. *Ocotea marcescens* – A. Hábito; *Ocotea odorifera* – B. Ramo florífero – C. Frutos; *Ocotea ramosissima* – D. Fruto; *Ocotea sassafras* – E. Ramos floríferos – F. Fruto. A. Assis et al. 1164 (SPF); B-C. Assis et al. 1167 (SPF); D. Assis et al. 1184 (SPF); E. Assis et al. 1159; F. Assis et al. 1157 (SPF). Fotos por Livia Temponi (B) e Marcelo Trovó (A, C, D-F).

- 5.6.14. *Ocotea odorifera* (Vell.) Rohwer, Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg 20: 111. 1986. *Laurus odorifera* Vell., Fl. Flumin. 164. 1829; Icon. 4: 58. 1831. TIPO: Prancha 58 de J. M. C. Vellozo, Fl. Flumin. Icon. 4. 1831 (lectótipo designado por Rohwer, 1986).
- Aydendron suaveolens* Nees, Linnaea 8: 37, 1833, *Ocotea pretiosa* Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 250. 1889. *nom. illeg.* TIPO: Brasil. s.l., s.d. (fl & fr), *Sellow s.n.* (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, G [duas exsicatas]; isoelectótipos, B, BR).
- Mespilodaphne pretiosa* var. *latifolia* Nees, Linnaea 8: 45. 1833. TIPO: Brasil. s.l., s.d. (fl), *Sellow 168* (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, B [duas exsicatas]).
- Mespilodaphne pretiosa* var. *longifolia* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 103. 1864. *Ocotea pretiosa* var. *longifolia* (Meisn.) Vattimo-Gil, Rodriguésia 25(37): 86. 1966. TIPO: Brasil. São Paulo: “in sylvis prope S. Carlos non-infrequens”, Jan. 1834 (fl & fr), *Riedel 1867* (holótipo, LE não visto; isótipos, C, G [duas exsicatas], NY, P; provável isótipo, K).

Fig. 17B e C

Árvores a arvoretas, (5-)7-15(-22) m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens e velhos marrons, raramente acinzentados, glabros, ritidomas ausentes a presentes, inconspícuos. Folhas: pecíolo (3-)4-17(-20) X 1,3-2,5(-3,5) mm, glabro; lâmina (4,5-)5,3-20(-22,5) X (0,8-)1-7,2(-7,9) cm, 2-4(-5) vezes mais longa do que larga, elíptica, oboval, a estreitamente elíptica ou oboval, plana, cartácea, raramente coriácea, base aguda, raramente obtusa ou arredondada, ápice (0-)6-15(-20) mm compr., agudo, obtuso, caudado a levemente caudado, raramente emarginado ou arredondado, face adaxial glabra, venação primária plana a proeminente, face abaxial glabra, nervuras secundárias 8-16 pares, ângulos com a nervura primária 30-75°, aréolas 0,2-0,5(-0,7) mm diâm., domácias ausentes. Catafilos (0,5-)3-9(-12) X (0,5-)2-4(-8,5) mm, face abaxial glabra, margens ciliadas, raramente glabras. Inflorescências (1-)2-7,5(-12,2) cm compr., botrióides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, a extra-axilares, raques glabras, ritidomas ausentes a presentes, inconspícuos, brácteas das coflorescências escamiformes a foliares. Flores 4-11(-14) mm compr.; pedicelo presente, raramente ausente, (0,2-)1-6(-7) mm compr.; receptáculo (0,8-)1-2(-3) X (0,8-)1-2,3 mm, superfície externa glabra, superfície interna glabra a glabrescente; tépalas (1,5-)1,8-3,2(-4) X 1-1,7(-2) mm, elípticas, oblongas, obovais, ovais, a estreitamente elípticas, oblongas, obovais ou ovais, face adaxial esparsamente papilosa, face abaxial glabra; estames 9, ciclos I e II (1-)1,4-1,8(-2,2) mm compr., filetes 0,2-0,7(-0,9)

mm compr., glabros a esparsamente pilosos, anteras (0,5-)0,9-1,3(-1,4) X 0,4-0,9(-1) mm, circulares, elípticas a ovais, raramente oblongas ou obovais, esparsamente papilosas, ápice 0,1-0,4 mm compr., agudo, arredondado a obtuso, raramente truncado, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III 1,1-1,8(-2) mm compr., filetes (0,3-)0,4-0,7(-1,1) mm compr., glabros a esparsamente pilosos, anteras (0,3-)0,5-0,9(-1,2) X 0,3-0,7(-0,8) mm, elípticas, oblongas, obtrapeziformes, ovais, quadrangulares, a transversalmente elípticas ou oblongas, esparsamente papilosas, ápice arredondado, emarginado a truncado, raramente obtuso, sacos polínicos superiores e inferiores latrorsos a latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, 0,4-1(-1,5) mm compr., clavados a filiformes, glabros a esparsamente pilosos; ovário (0,5-)0,8-1,4(-1,6) mm compr., elipsóide, estilete 0,3-0,9 mm compr. Cúpulas (0,8-)1,2-1,5(-1,8) X (0,8-)1-1,8(-2) cm, hemisféricas a obcônicas, margem inconspicuamente dupla, inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas esparsa a densamente dispostas, tépalas decíduas. Frutos 0,7-0,9 X 0,5-0,6 cm, elipsóides.

Distribuição e habitat. *Ocotea odorífera* é amplamente distribuída, crescendo nas florestas ombrófila e semidecidual de terras baixas, submontada e alto-montana, e floresta mista de *Araucaria*, no sudeste e sul do Brasil (Fig. 11).

Fenologia. Floresce e frutifica durante todo ano.

Espécimes examinados. BRASIL. **Minas Gerais:** Baependi, Toca dos Urubus, 2 Fev. 2005 (fr), *Ferreira 850* (CESJ, SPF); Barroso, Mata do Baú, 25 Set. 2001 (fr), *Assis & Ladeira 267* (BHCB, CESJ, MO); Betim, ao longo do rio Paraoapeba, mata virgem em pequena mancha deixada nas colinas, 20 Ago. 1957 (fl), *Fróes 33255* (RB); Bias Fortes, Sítio das Areias, setor nordeste da Serra da Ibitipoca, área de pasto com algumas manchas de mata, 20 Apr. 2002 (fr), *Araújo 210* (CESJ, MO não visto, SPF); Caldas, 5 Mai. 1869 (fl), *Regnell s.n.* (C); 5 Out. 1879 (fr), *Mósen 706* (P, S); Capitólio, mata sempre verde, 5 Out. 1960 (fl), *Klinger s.n.* (BHCB 68470, SPF); Caratinga, Estação Biológica de Caratinga, 1 Dez. 1984 (fr), *Andrade 280* (BHCB não visto, BR); Coronel Pacheco, Estação Experimental de Coronel Pacheco, 20 Set. 1955 (fl), *Gomes s.n.* (RB 97641, SPF); Mata do Fundão, 12 Out. 1955 (fl), *Gomes 2439* (RB); Estação Experimental de Cunha, 4 Set. 1945 (fr), *Heringer s.n.* (RB 78422); 10 Set. 1952 (fr), *Heringer s.n.* (RB 79078); Descoberto, Reserva Biológica da Represa do Gramma, borda da mata, próximo ao curso d'água na cachoeira, 9 Jun. 2001 (fr), *Castro et al. 481* (CESJ, SPF); Próximo à divisa da reserva, 25 Ago. 2001 (fl), *Castro et al. 596* (CESJ, ESA, HUFU, MBM, MO, RB, SP, SPF);

22 Set. 2002 (fl & fr), *Assis et al. 571* (CESJ, MBM, RB, SP, SPF); 9 Mar. 2003 (fr), *Assis et al. 737* (CESJ, RB); Felício dos Santos, Comunidade de Cotó, cerrado, 18 Jun. 2002 (fr), *Costa 364* (SPF); Guapé, 10 Out. 1990 (fl), *Teixeira s.n.* (ESA 6641); Itabira, Alto do Cruzeiro, canga, área de mineração, rocha ferruginosa, 31 Jan. 1943 (fr), *Magalhães 4874* (NY não visto, RB, SPF); Itamonte, fazenda Fonseca, 800 m elev., 28 Jan. 1942 (fr), *Barros 566* (RB); Lagoa Santa, in silva ad Lagoa Santa, 23 Jan. 1865 (fr), *Warming 694* (C); Lavras, Escola Superior de Agricultura, 29 Set. 1976 (fr), *Heringer 15982* (HBG, IBGE não visto); Lima Duarte, Parque Estadual da Serra da Ibitipoca, Mata Grande, 24 Jan. 2007 (fr), *Forzza et al. 4421* (RB, SPF); Interior da floresta, 15 Jul. 2005 (fr), *Assis et al. 1114* (SPF); São José dos Lopes, Fazenda da Serra, alto da serra, 27 Set. 1994 (fl), *Almeida 31* (GUA); Ouro Preto, 5 Dez. 1897 (fr), *Schwacke 13793* (RB); APA Cachoeira das Andorinhas, Serra da Brígida, área de grotta, beira de riacho, floresta estacional semidecidual, 12 Set. 2007 (fl), *Siqueira 475* (RB, UFOP não visto); Monte Belo, fazenda Monte Alegre, 3 Out. 1981 (fr), *Vieira 198* (GUA); Paraisópolis, 21 Ago. 1940 (fl), *Carvalho 19* (RB); Rio Novo, 19 Set. 1895 (fl), *Schwacke 11889* (RB); S.d. (fl), *Araújo s.n.* (RB 110848); Rio Vermelho, Pedra Menina, Fazenda da Vargem da Angélica, Morro da Virada do Mato Virgem, interior da mata de encosta, 14 Out. 1984 (fl), *Isejima et al. CFCR5506* (SPF); Serra do Ambrósio, Morro da Virada do Mato Virgem, mata de encosta, 31 Jul. 1985 (fr), *Pirani et al. CFCR7817* (MO não visto, SPF); Santa Rita do Ibitipoca, próximo ao Sítio do Léo, borda de mata em regeneração, 17 Ago. 2002 (fr), *Araújo & Valente 219* (CESJ, SPF); São Sebastião do Paraíso, estrada vicinal após Posto do Sol, borda da estrada, 16 Fev. 2000 (fr), *Moraes 2118* (ESA, SPF); Tiradentes, Fazenda do Dijalma, próximo à estrada de acesso a Vitoriano Veloso, mata ou pastagem, 21 Jul. 1994 (fl), *Barbosa 2155* (RB); Viçosa, UFV, 10 Out. 1934 (fl), *Kuhlmann s.n.* (RB 136586); 19 Set. 1980 (fl), *Ramalho 873* (RB); S.l., 1845 (fr), *Widgren s.n.* (BR, S); S.l, s.d. (fl), *Glaziou 19773* (C). **Paraná:** Bocaiúva do Sul, margem do rio Capivari, mata de encosta de morro, 14 Jan. 1969 (fl), *Hatschbach 20734* (BR, C, HBG, MBM); Rio Capivari, 25°05'21.8"S, 48°49'21.9"W, 21 Nov. 2000 (fl), *Moraes et al. 2332* (ESA, SPF); Campina Grande do Sul, mata, 17 Jan. 1966 (fl), *Hatschbach 6650* (C, MBM); Campo Largo, pr. Cons. São Silvestre, in silva, 20 Jan. 1962 (fl), *Hatschbach 8875* (B, HB, MBM); Cerro Azul, cabeceira do Rio do Tigre, mata, 19 Jan. 1982 (fl), *Kummrow 1671* (GB, HBG, MBM); Estrela, mata pluvial, 5 Mai. 1977 (fr), *Hatschbach 39909* (C, MBM); Colombo, floresta ombrófila mista, 8 Fev. 1985 (fl), *Los s.n.* (MBM 174148); Lapa, Johanisdorff, capão, 19 Jan. 1997 (fl), *Hatschbach 33678* (C, MBM); Palmyra, mata, 20 Dez. 1929 (fl), *Gurgel s.n.* (RB 46362, SPF); Piraquara, Capoeira, mata, 4 Fev. 1981 (fl), *Kummrow 1444* (C, MBM, SPF);

Ponta Grossa, Vila Velha, entre rochas, 13 Ago. 1965 (fl), *Reitz & Klein 17541* (B, HBR); 17 Jan. 1909 (fl), *Dusén 7561* (P); 20 Fev. 1910 (fr), *Dusén 9515* (S); *Dusén 1917* (G, K); Rio Branco do Sul, Serra do Caeté, mata com *Araucaria*, 10 Jan. 1978, *Hatschbach 40702* (BR, HBG, MBM); Mata encosta de colinas, 23 Jan. 1980 (fl), *Hatschbach 42722* (HBG, MBM); São João do Triunfo, mato branco, 8 Nov. 1967 (fr), *Hatschbach 17787* (B, C, K, MBM, RB); São José dos Pinhais, Castelhanos, floresta atlântica, 7 Fev. 1998 (fl), *Silva et al. 2255* (B, G, HBG, MBM); Rio Pequeno, matinha à beira do campo gramíneo, 12 Mar. 1971 (fr), *Hatschbach 26536* (C, MBM); São Mateus do Sul, bosque alterado com araucárias, 26 Fev. 1987 (fr), *Caballero 1334* (G); Mata, 1929 (st), *Gurgel s.n.* (RB 58022); São Miguel do Iguaçu, mata, 11 Fev. 1976 (fl), *Richter 111* (RB); Tijucas do Sul, Saltinho, mata, 28 Apr. 1950 (fr), *Hatschbach 6998* (MBM, RB); Tunas do Paraná, Parque das Lauráceas, floresta atlântica, 5 Out. 199 (fr), *Silva & Abe 3093* (B, C, G, MBM). **Rio de Janeiro:** Nova Friburgo, Macaé de Cima, floresta pluvial tropical costeira, nascente do Rio das Flores, 18 Jun. 1986 (fr), *Martinelli et al. 11736* (RB); 27 Nov. 1986 (fr), *Martinelli et al. 11947* (RB, SPF); Nova Iguaçu, Reserva Biológica do Tinguá, Estrada do Ouro, trilha para o Riacho dos Bobos, Mato Escuro, vale entre as Serras de Tinguá e Coto, 22°23'15"S, 43°28'08"W, 800 m elev., 14 Nov. 2001 (fr), *Lima et al. 5934* (RB, SPF); Petrópolis, raiz da Serra de Petrópolis, 15 Nov. 1928 (fl), *Occhioni 297* (RB); Rio de Janeiro, bairro Inhamé, pasto do sr. Werner, 5 Jan. 1955 (fl), *Kuhlmann 12* (NY não visto, RB, SPF); Estrada da Guanabara, Estrada do Redentor, 10 Jul. 1961 (fl), *Duarte 9870* (RB); Estrada do Corcovado, 23 Set. 1958 (fl), *Pereira et al. 432* (B, K, RB); Parque Nacional da Serra da Tijuca, Estrada da Vista Chinesa, ca. km 2.7, 18 Jul. 2001 (fr), *Gouveia & Fracalanza 3* (GUA); Ao lado da guarita Passo das Pedras, 14 Out. 1992 (fl), *Oliveira & Paciornik 595* (GUA, SPF); 17 Jun. 1997 (fr), *Oliveira 1050* (GUA, SPF); Estrada do Redentor, atrás do Portão das Sapucais, 23 Nov. 1993 (fr), *Oliveira 801* (GUA, SPF); Reserva Florestal Vista Chinesa, Alto da Boa Vista, Estrada da Vista Chinesa, 30 Set. 1996 (fl), *Oliveira 1204* (GUA, SPF); Vertente oeste, nos limites da reserva, 13 Jun. 2000 (fr), *Oliveira et al. 1607* (GUA, SPF); Terezópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, 22 Out. 1942 (fl), *Barros 1063* (RB). **Rio Grande do Sul:** Arroio do Sol, Rondinha Nova, na costa da lagoa Itapeva, s.d. (fl), *Mondin 2527* (HASU, SPF); Dom Pedro de Alcântara, Porto Colônia, mata, 31 Jan. 1999 (fl), *Marodin & Rossoni 441* (ICN); Machadinho, propriedade de Elias Polo, 24 Mai. 2000 (fr), *Kem s.n.* (HAS, ICN 19800); Marcelino Ramos, Mata do Sétimo Céu, 22 Dez. 1991 (fl), *Jarenkow 2009* (ESA, MBM, PEL não visto); Rio do Tigre, 29 Jan. 1955 (fl), *Kuhlmann 2* (RB); Santa Cruz do Sul, Serra do Matador, mata, 800 m elev., 20 Dez. 1958 (fr), *Reitz 6056* (HBR, RB); Torres, Limoeiro, interior

de mato, 17 Jun. 1978 (fl), *Waechter 866* (ICN); Perdida, faixa de mata entre estrada e riacho, na planície, 8 Fev. 1992 (fl), *Jarenkow 2042* (ESA, MBM, PEL não visto). **Santa Catarina:** Benedito Novo, Alto Benedito Novo, nascentes do rio Zinco, mata, 8 Fev. 1973 (fl), *Bresolin & Roco 694* (HBR, FLOR, RB); Blumenau, Passo Liso, fazenda Faxinal (Florestal R.H. Ltda.), Alto Garcia, 700 m elev., 11 Ago. 1987 (fr), *Reis & Reis 605* (FLOR, MBM); Bom Retiro, Lomba Alta, potreiro, 800 m elev., 5 Fev. 1963 (fl), *Reitz 6719* (HBR, MBM, RB); Brusque, Mata da Azambuja, 50 m elev., 27 Jan. 1950 (fl), *Klein 13* (HBR, RB); Corupá, Correa, mata, 600 m elev., 13 Jan. 1958 (fl), *Reitz & Klein 6217* (HBR, RB); Ibirama, Horto Florestal I.N.P., 10 m elev., mata, 6 Mar. 1956 (fr), *Klein 1883* (HBR, RB); 300 m elev., 14 Jun. 1956 (fr), *Klein 2079* (B, BR, G, HBG, K, MBM, RB); Posto Indígena de Ibirama, 18 Jan. 1976 (fl), *Richter 88* (RB); Imaruí, Águas Mornas, mata, 250 m elev., 16 Jan. 1973 (fr), *Klein & Bresolin 10698* (FLOR, HBR, MBM); Itajaí, Morro da Fazenda, mata, 14 Mai. 1954 (fr), *Reitz & Klein 1845* (HBR, RB, S); 300 m elev., 12 Ago. 1954 (fr), *Klein 813* (B, HBR, RB); 600 m elev., 13 Jan. 1958 (fl), *Reitz 6247* (B, BR, G, HBR, K); Itupurava, 8 Fev. 1955 (fl), *Kuhlmann 30* (NY não visto, RB, SPF); Lauro Müller, Vargem Grande, mata, 350 m elev., 11 Jun. 1959 (fr), *Reitz & Klein 8857* (HBR, RB); Nova Teutônia, 12 Dez. 1943 (fl), *Plaumann 266* (RB); Palhoça, Pilões, mata, 300 m elev., 23 Fev. 1956 (fr), *Reitz & Klein 2758* (HBR, RB); 250 m elev., 5 Apr. 1956 (fl), *Reitz & Klein 3045* (HBR, RB); Papanduva, Serra do Espigão, mata, 1000 m elev., 3 Jan. 1962 (fl), *Reitz & Klein 11403* (B, HBR); Porto União, São Miguel, mata, 800 m elev., 16 Set. 1962 (fr), *Klein 3088* (HBR, RB); Serra do Matador, mata, 700 m elev., 12 Set. 1958 (fr), *Reitz & Klein 7130* (HBR, RB); 5 Fev. 1955 (fl), *Gemballa s.n.* (HBG, MO não visto, SPF 15550); Seara, beira da estrada, mata, 500 m elev., 1 Fev. 1962 (fl), *Reitz & Klein 12176* (HBR, RB); Sombrio, Pirão Frio, mata, 10 m elev., 8 Jan. 1960 (fl), *Reitz & Klein 9442* (B, HBR, RB); Vidal Ramos, Sabiá, mata, 750 m elev., 14 Jun. 1957 (fr), *Reitz & Klein 4292* (HBR, RB); 650 m elev., 12 Jun. 1958 (fl), *Reitz & Klein 6307* (HBR, MBM, RB). **São Paulo:** Iperó, “Ypanema”, s.d. (fr), *Sellow 1388* (B); Jundiaí, Parque Municipal da Serra do Japi, 23°13'55"S, 46°57'54"W, 983 m elev., floresta estacional semidecidual, 19 Out. 2004 (fl), *Assis et al. 1067* (B, K, MBM, MO, NY, RB, SPF); Limeira, Horto da Faculdade de Farmácia, 8 Set. 1943 (fl), *Hoehne 1166* (G, HBG, MO não visto, RB, SPF); Moji-Guaçu, fazenda Campininha, Mata do Córrego do Bonato, 18 Set. 2000 (fl), *Moraes 2248* (ESA, SPSF); Pariquera-Açu, Estação do IAC, mata atlântica de planície, 10 Fev. 1995 (fr), *Leitão-Filho et al. s.n.* (SPF, UEC 33373); Paulínia, fazenda Saltinho, mata de planalto, 20 Set. 1977 (fl), *Gibbs & Leitão-Filho 5993* (RB, UEC); Jardim Botânico de São Paulo, 26 Out. 1931 (fl), *Hoehne 359* (G, RB, SP); Mata da COHAB,

ex-propriedade do Instituto Adventista, estrada de Itapeirica, 20 Ago. 1984 (fl), *Rossi et al.* 247 (SPF); Serra da Cantareira, s.d. (fl), *Brioso* 122 (SPF); S.L., 1 Mar. 1874 (fr), *Mósen* 1584 (S); 1 Ago. 1864 (fr), *Mósen* 2563 (C, P, S).

Ocotea odorifera é distinguida das outras espécies do grupo *O. indecora* pelos ramos jovens marrons, raramente acinzentados, pecíolo 1,3-2,5(-3,5) mm larg., lâmina 4,5-22,5 X 0,8-7,9 cm, base aguda, obtusa a arredondada, venação primária plana a proeminente, catafilos 0,5-12 X 0,5-8,5 mm, com a face abaxial glabra, inflorescências axilares, brácteas das coflorescências escamiformes a foliares, e cúpulas com margem inconspicuamente dupla. Ela assemelha-se à *O. prolifera*, a qual tem ramos jovens creme, acinzentados a verdes, raramente marrons, pecíolo 0,7-1,5 mm larg., lâmina 4,5-14,5 X 1,1-4,5 cm, base aguda, venação primária imersa, achatada, raramente proeminente, catafilos 2,5-7 X 1-3 mm, inflorescências axilares a terminais, brácteas das coflorescências escamiformes, e cúpulas com uma única a inconspicuamente dupla margem. Além disso, espécimes de *O. odorifera* exalam um odor forte e adocicado que geralmente permanece nos materiais de herbário e não é encontrado em *O. prolifera*. A forma das folhas possui maior variação morfológica em *O. odorifera*. Lenticelas na superfície externa das cúpulas são esparsas e densamente dispostas, como respectivamente visto em *Assis* 571 e *Moraes* 2118. *Ocotea odorifera*, conhecida como canela-sassafrás, é recurso de madeira e safrol, óleo usado na perfumaria, e metil-eugenol, de ação germicida (Rizzini & Mors, 1976).

5.6.15. *Ocotea porosa* (Nees & Mart.) Barroso, Rodriguésia 12(24): 140. 1949. *Oreodaphne porosa* Nees & Mart., Linnaea 8: 44. 1833. *Phoebe porosa* (Nees & Mart.) Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 205. 1889. *Cinnamomum porosum* (Nees & Mart.) Kosterm., Reinwardtia 6: 23. 1961. TIPO: Brasil, s.l., s.d. (fl), *Sellow* 4861 (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, B [duas exsicatas]).

Árvores a arvoretas, 4-15 m alt. Ramos com crescimento contínuo, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons, creme a acinzentados, esparsa a densamente pilosos, ritidomas presentes, inconspícuos a conspícuos, ramos velhos creme a acinzentados, glabros. Folhas: pecíolo (6-)10-15 X 1,5-2 mm, glabro; lâmina (3-)5-11 X (0,8-)1,2-3 cm, (2,5-)4-5(-6) vezes mais longa do que larga, estreitamente elíptica, plana, cartácea, base fortemente atenuada, ápice (2-)5-15 mm compr., caudado, levemente caudado, raramente agudo, face adaxial glabra, venação primária proeminente, face abaxial

glabra, nervuras secundárias 6-11 pares, ângulos com a nervura primária (15-)25-40°, aréolas 0,1-0,5 mm diâm., domácias geralmente presentes. Catafilos ausentes. Inflorescências 2,5-5,5 cm compr., botrióides a tirsóides, nas axilas das folhas a extra-axilares, raques esparsamente pilosas, ritidomas ausentes, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores 6-9(-11) mm compr.; pedicelo presente, 2,5-6 mm compr.; receptáculo 1-1,5(-2) X 1,3-2(-3) mm, superfície externa esparsamente pilosa, superfície interna densamente pilosa; tépalas 1,5-2,5 X 1,2-1,5 mm, elípticas a ovais, face adaxial esparsa a densamente papilosas, face abaxial glabrescente a esparsamente pilosa; estames 9, ciclos I e II 1,1-1,8 mm compr., filetes 0,2-0,8 mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras (0,6-)0,8-1,1 X 0,7-0,8 mm, elípticas a oblongas, esparsamente papilosas, ápice 0,05-0,1 mm compr., arredondado, emarginado a truncado, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III 1,5-2(-2,3) mm compr., filetes 1-1,3 mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras 0,8-1 X 0,5-0,6 mm, oblongas, esparsamente papilosas, raramente glabras, ápice emarginado a truncado, sacos polínicos superiores e inferiores latrorsos a latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, 0,8-1 mm compr., filiformes, raramente clavados, esparsa a densamente pilosos; ovário 1,1-1,5(-1,8) mm compr., elipsóides, obovóide a esferóide, estilete 1-1,2 mm compr. Cúpulas 0,4-0,5 X 0,9-1 cm, pateliformes, raramente obcônicas, margem única, inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas ausentes, tépalas decíduas. Frutos (1,3-)1,6-2 X (1,3-)1,6-2 cm, esferóides.

Distribuição e habitat. *Ocotea porosa* cresce nas florestas ombrófila e semidecidual sub-montana, baixo-montana e alto-montana, e floresta mista de *Araucaria*, no sudeste e sul do Brasil (Fig. 18).

Fenologia. Floresce de agosto a janeiro e frutifica de dezembro a março.

Espécimes examinados. BRASIL. **Minas Gerais:** Dionísio, Parque Estadual do Rio Doce, mata pluvial úmida, primária, 29 Nov. 1976 (fl), *Heringer 16013* (HBG, UB não visto); **Paraná:** Balsa Nova, Campina da Cascavel, mata de borda da cuesta devoniana, 8 Set. 1976 (fl), *Hatschbach 39176* (HBG, MBM); Serra São Luiz do Purunã, junto aos paredões de arenito, 28 Out. 1996 (fl), *Ribas & Luz 1546* (G, HBG, MBM); Bocaiúva do Sul, Serra da Bocaina, transição de floresta ombrófila mista com floresta ombrófila densa, base de morro, 16 Jan. 2004 (fr), *Ribas et al. 5826* (MBM, W); Clevelândia, granja Palmar, mata de *Araucaria*, 5 Mar. 1991 (fr), *Silva & Kricum 938* (B, MBM, W); Curitiba, Jardim Botânico, interior do capão, 30

Jan. 1995 (fr), *Silva 1426* (B, G, HBG, MBM); 20 Set. 1996 (fl), *Silva 1732* (HBG, MBM); Museu de História Natural de Curitiba, Bairro Capão das Imbuías, 23 Fev. 2005 (fr), *Assis 1097* (SPF); Guarapuava, Palmeirinhas, mata, 22 Out. 1960 (fl), *Hatschbach 7438* (HBG, MBM); Guaratuba, Serra da Araçatuba, 31 Jan. 1960 (fl), *Hatschbach 6883* (K, MBM); Inácio Martins, Gurapuavinha, araucarieto, 21 Jan. 1989 (fr), *Hatschbach et al. 67516* (B, HBG, M, MBM); Palmeira, Col. Wietmarsum, capão, 22 Out. 1965 (fl), *Hatschbach 13040* (HB, K, MBM); Piraí do Sul, Serra das Furnas, 1200 m elev., mata, 18 Dez. 1965 (fr), *Reitz & Klein 17959* (B, HBR); Piraquara, Nova Tirol, mata, 29 Out. 1977 (fl), *Hatschbach 40415* (HBG, MBM); Ponta Grossa, Vila Velha, base on sandstone cliffs, ca. 25°13'S, 50°02'W, 890-920 m elev., 14 Jan. 1965 (fr), *Smith et al. 14474* (B, US não visto); Rio Branco do Sul, Serra do Votuvoru, Mata dos Peraus, 9 Out. 1975 (fl), *Hatschbach 3702* (HBG, MBM); União da Vitória, rio Iguaçu, 1 Nov. 1970 (fl), *Hatschbach 265* (BR, MBM). **Santa Catarina:** Caçador, Rio do Tigre, imbuial, 800 m elev., 25 Out. 1962 (fl), *Reitz & Klein 13790* (G, HBR); Catanduvás, forest, east of Catanduvás, ca. 27°03'S, 51°45'W, 700-800 m elev., 7 Nov. 1964 (fl), *Smith & Klein 12993* (M, US não visto); Curitiba, pinheiral north of Santa Cecília on the Estrada de Rodagem Federal, 900-1200 m elev., 6 Dez. 1956 (fl), *Smith & Klein 8378* (K, US não visto); Irani, Campo de Irani, gallery forest, ca. 26°57'S, 51°50'W, 700-900 m elev., 8 Nov. 1964 (fl), *Smith & Klein 13047* (B, BR, US não visto, W); Joaçaba, Catanduvás, imbuial, 900 m elev., 28 Dez. 1963 (fr), *Reitz & Klein 16364* (B, HBR); Lajes, alto da serra, mata pluvial, 900 m elev., 4 Dez. 1962 (fl), *Klein 3171* (B, HBR); Lebon Régis, Rio dos Patos, pinhal, 900 m elev., 29 Out. 1952 (fl), *Reitz & Klein 13857* (B, HBR); Papanduva, residência Fuck, pinhal, 750 m elev., 25 Out. 1962 (fl), *Reitz & Klein 13523* (B, HBR); Porto União, imbuial, 800 m elev., 26 Out. 1962 (fl), *Reitz & Klein 13651* (HBR, M); São José, Serra da Boa Vista, matinha, 1000 m elev., 26 Dez. 1960 (fl), *Reitz & Klein 10579* (B, G, HBR, K, M). **São Paulo:** São Paulo, Parque do Estado, 22 Ago. 1944 (fl), *Hoehne s.n.* (SPF 11315, W).

Dentro do grupo *O. indecora*, *O. porosa* é facilmente conhecida pela perda do crescimento rítmico dos ramos. Entre as espécies hermafroditas de *Ocotea* com flores papilosas no sudeste e sul do Brasil, *O. porosa* e *O. indecora* são as únicas a terem frutos esferóides. Cúpulas obcônicas e frutos menores, ca. 1 cm diâm., são encontrados em *Klein 9734*, do estado de Santa Catarina. *Ocotea porosa*, conhecida como canela-imbuia, é um importante recurso de madeira de alta qualidade (Baitello & Marcovino, 2004).

Figura 18. Distribuição geográfica de *Ocotea porosa*.

5.6.16. *Ocotea prolifera* (Nees & Mart.) Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 250. 1889.
Mespilodaphne prolifera Nees & Mart., Linnaea 8: 46. 1833. TIPO: Brasil. s.l., s.d. (fl),
Sellow 1373 (lectótipo designado por Rohwer, 1986, B; isoelectótipo, K).

Árvores a arvoretas, 5-20 m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens e velhos creme, acinzentados a verdes, raramente marrons, glabros, ritidomas ausentes. Folhas: pecíolo (2-)5-10(-15) X 0,7-1,5 mm, glabro; lâmina (4,5-)5-13,5(-14,5) X (1,1-)1,7-3,7(-4,5) cm, 3-4,5 vezes mais longa do que larga, elíptica, a estreitamente elíptica ou oboval, plana, cartácea, base aguda, ápice (0-)5-17 mm compr., caudado, raramente agudo ou arredondado, face adaxial glabra, venação primária imersa, plana, raramente proeminente, face abaxial glabra, nervuras secundárias 11-15 pares, ângulos com a nervura primária 25-70°, aréolas 0,2-0,5 mm diâm., domácias ausentes. Catafilos 2,5-4,7(-7) X 1-2(-3) mm, face abaxial glabra, margens ciliadas, raramente glabras. Inflorescências (1,3-)1,7-5,3(-6) cm compr., botrióides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, a terminais, raques glabras, ritidomas ausentes, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores 3,5-9(-10) mm compr.; pedicelo presente, (0,2-)1-4(-6) mm compr.; receptáculo 1-2 X (0,8-)1-2 mm, superfície externa glabra, superfície interna glabra a glabrescente; tépalas 1,7-2,8(-3,1) X 1,1-2,5(-2,8) mm, elípticas, obovais a ovais, raramente elípticas, obovais ou ovais, face adaxial esparsamente papilosa, face abaxial glabra, estames 9, ciclos I e II 0,8-1,4(-1,8) mm compr., filetes 0,1-0,7 mm compr., glabros a esparsamente pilosos, anteras 0,5-0,9(-1,2) X 0,6-1 mm, circulares, elípticas, obovais a ovais, esparsamente papilosas, ápice 0,1-0,3 mm compr., agudo, arredondado a obtuso, raramente emarginado, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III 1-1,9 mm compr., filetes 0,3-0,8 mm compr., esparsamente pilosos, anteras 0,4-0,8 X (0,2-)0,4-0,7 mm, oblongas, obovais a obtrapeziformes, esparsamente papilosas, ápice arredondado, emarginado a truncado, sacos polínicos superiores e inferiores latrorsos a latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, 0,5-0,8 mm compr., clavados a filiformes, glabros a esparsamente pilosos; ovário 0,8-1,5 mm compr., elipsóide a obovóide, estilete 0,3-0,8 mm compr. Cúpulas 0,7-1,2 X 0,8-1,4(-1,6) cm, hemisféricas, margem única inconspicuamente dupla, inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas esparsamente dispostas, tépalas decíduas. Frutos 0,7-0,9 X 0,5-0,6 cm, elipsóides.

Distribuição e habitat. *Ocotea prolifera* é amplamente distribuída, crescendo na florestas ombrófila e semidecidual de terras baixas (incluindo a floresta de tabuleiro), sub-montana e baixo-montana, no sul do estado da Bahia, e sudeste e sul do Brasil (Fig. 19).

Fenologia. Tem sido coletada com flores e frutos durante todo ano.

Espécimes examinados. BRASIL. **Bahia:** Ilhéus, Área do CEPEC (Centro de Pesquisas do Cacau), km 22 da rodovia Ilhéus/Itabuna (BR-415), região da mata higrófila sul bahiana, Quadra I', 25 Ago. 1981 (fl & fr), *Hage & Brito 1223* (CEPEC); Jussari, rodovia Jussari/Palmira, entrada ca. 7.5 km, Fazenda Teimoso, 1.5 km E da entrada, Reserva do Patrimônio Natural Serra do Teimoso, 15°10'S, 39°35'W, 400 m elev., floresta semidecidual, 16-17 Jan. 1999 (fl), *Jardim et al. 1935* (CEPEC, SPF); Serra do Teimoso, 7.5 km N then W of Jussari on road to Palmira, then 2 km S to fazenda Teimoso, then 20 min. walk to Reserva da Fazenda Teimoso, 15°09'S, 39°31.4'W, 300 m elev., semideciduous forest, 31 Jan. 1999 (fl), *Thomas 11884* (CEPEC, RB). **Espírito Santo:** Linhares, refúgio biológico Sooretama, 9-10 Ago. 1965 (fr), *Sobrinho 1063* (GUA, SPF); Reserva Biológica da Companhia Vale do Rio Doce, rodovia BR-101, km 120, estrada Gávea, km 16, mata de tabuleiro, 21 Jan. 2000 (fr), *Folli 3557* (CVRD, SPF); E 221, km 3.25, Talhão 203, 3 Fev. 1978 (fl & fr), *JS 041/78* (RB); Reserva Florestal de Sooretama, mata virgem, *Belém 1548* (CEPEC); São Mateus, fazenda Alegria, Elvécio Praga, Mata da Gual, 4 Jul. 1924 (fr), *Mattos f. & Magnanini* s.n. (RB 87929, SPF); São Pedro Palácios, Boa Vista, Set. 1950 (fr), *Vieira 56* (RB p.p). **Minas Gerais:** Caratinga, Reserva Biológica de Caratinga, mata atlântica, 22 Nov. 1984 (fl), *Andrade & Lopes 536* (BHCB não visto, ESA, SPSF); Picada da Braúna, 24 Mai. 1984 (fr), *Andrade & Lopes 220* (SPSF); Monte Belo, mato Lagoa, fazenda Lagoa, 10 Fev. 1987 (fl), *Vieira 1054* (UEC); Viçosa, Mata da Prefeitura, mata secundária, 6 Dez. 1979 (fl), *Ramalho 1698* (RB). **Paraná:** Astorga, mata, 29 Jan. 1950 (fl), *Hatschbach 1829* (MBM); Cerro Azul, mata Preta, mata secundária, 12 Jan. 1982 (fl), *Hatschbach 44529* (GB, MBM); Road from Cerro Azul to Mato Preto, evergreen forest along river and on nearby slopes, 6 Jan. 1982 (fl), 24°50'S, 49°10'W, *Landrum 4086* (MBM, NY não visto, RB); Ibiporã, fazenda Doralice, beira da estrada que corta a mata próximo, 2 Mar. 1995 (fl), *Dias & Mansano* s.n. (FUEL 17577, RB, SPF); Lobato, fazenda Remanso, propriedade dos Irmãos Ferraz, 18 Jul. 1962 (fr), *Gomes & Mattos 1180* (RB); Londrina, Bosque I, interior do bosque, próximo ao terminal da rua, 24 Nov. 1986 (fr), *Perri & Dias* s.n. (ESA, FUEL 3634, SPF); Centro da cidade, rua Piauí, resquício de floresta estacional semiecidual, 7 Mar. 2005 (fl & fr), *Assis 1100* (B, K, MBM, MO, NY, RB, SPF); Fazenda Figueira-Paiquerê, fragmento 02, 23°32'27"S, 50°58'32"W, 11 Apr. 2003 (fr), *Lovato et al. 321* (FUEL, SPF); Fragmento 11, 20 Mai. 2003

(fr), *Lovato et al.* 185 (FUEL, SPF); Remanescente de floresta estacional semidecidual, 6 Mar. 2003 (fr), *Viani et al.* 332 (ESA); Parque Estadual Mata dos Godoy, 13 Mar. (fl), 1986, *Rodas et al.* 42 (FUEL, SPF); 17 Fev. 1989 (fl), *Silva* 189 (FUEL, SPF); 16 Jul. 1997 (fr), *Kinupp et al.* 640 (ESA, FUEL, SPF); Patrimônio, 11 Mar. 1915 (fr), *Dusén s.n.* (S); Rancho Alegre, rio Congonhas, mata ciliar, 12 Dez. 1997 (fr), *Silva et al. s.n.* (FUEL 21279, SPF, UEC); São Sebastião da Amoreira, córrego Lambari, 23 Set. 1996 (fr), *Silva et al.* 1985 (FUEL, SPF, SPSF); Vivendas do Arvoredo, 23 Fev. 1986 (fl), *Silva & Soares* 965 (FUEL, SPF). **Rio de Janeiro:** São Pedro da Aldeia, São Mateus, estrada para Macaé, Fazenda da Caveira, floresta de baixada, 30 Jul. 1987 (fl), *Lima & Caruzo* 3105 (RB). **São Paulo:** Agudos, Fazenda da Cia. Cervejaria Brahma, borda de mata mesófila semidecídua, 22 Nov. 1996 (fl), *Christianini & Hernánsez* 452 (SPSF); Amparo, fazenda Palmital, na borda da mata, 23 Mar. 2000 (fr), *Moraes* 2126 (ESA, SPF, SPSF); Anhembi, fazenda Barreiro Rico, mata, 15 Dez. 1981 (fl), *César s.n.* (UEC 27633); Assis, Parque Buracão, 20 Mai. 1990 (fr), *Oliveira s.n.* (FUEL 8467, SPF); Bauru, Reserva Florestal de Bauru, floresta mesófila semidecídua, 4 Nov. 1980 (fr), *Cavassan* 108 (UEC); Campinas, Distrito de Sousas, mata Ribeirão Cachoeira, condomínio Colinas do Atibaia, 6 Jun. 2000 (fl), *Filho* 158 (UEC); Paraguaçu-Paulista, Estação Experimental, Região da Água da Cachoeira, Braço do Tatu, 25 Out. 1994 (fr), *Pastore* 545 (SPF, SPSF); Fazenda São José, 1 km W of rio São Mateus and a few km N of main highway (Raposo Tavares) at km 484, remnant forest grove of 21 hectares, primary with some trees removed, old trees to 30 m tall, with secondary trees to 12-15 m tall, 8 Fev. 1965 (fr), 22°32'-33'S, 50°48'-49'W, 425-450 m elev., *Eiten et al.* 5903 (K); Santa Cruz do Rio Pardo, sítio Saito, bairro Córrego Grande, 2 Jun. 1990 (fr), *Saito s.n.* (FUEL 8448, SPF); Santa Rita do Passa Quatro, s.d. (fr), *Hammendorff s.n.* (S); Santo Antônio da Posse, fazenda Palmital, 22°34'50.2"S, 46°49'29"W, 23 Jan. 2001 (fl), *Moraes* 2363 (ESA, MO não visto, SPSF); São João da Boa Vista, estrada para Andradadas, em pastagem, 12 Jan. 2001 (fr), *Moraes* 2492 (ESA); Teodoro Sampaio, Parque Estadual do Morro do Diabo, na sede, no pequeno arboreto natural, 29 Nov. 1984 (fl), *Aguiar & Pastore s.n.* (SPF, SPSF 8802); Porto Angelim, 13 Ago. 1985 (fr), *Baitello & Pastore* 125 (RB, SPSF); 26 Fev. 1986 (fr), *Baitello* 175 (SPSF, UEC); Rodovia, Arlindo Beril, ca. 8 km da cidade, trilha para o Morro do Diabo, mata latifoliada tropical, 18 Mai. 1995 (fr), *Kirizawa & Lopes* 3156 (UEC); Tolosa, sede, 22 Nov. 1988 (fl), *Fonseca s.n.* (SPSF 13561); Timburi, fazenda Domiciana, 23°13'53.9"S, 49°38'04.2"W, 14 Jun. 1995 (fr), *Tamashiro et al.* 1253 (UEC).

Figura 19. Distribuição geográfica de *Ocotea prolifera*.

O único provável material original de *Mespilodaphne prolifera* é Sellow 1373, incorporado nos herbários de B e K, ambos com a caligrafia de Nees von Esenbeck. Rohwer (1986) indicou o exemplar em B como holótipo. Dessa maneira, ele efetuou sua lectotipificação, embora não fosse sua intenção. *Ocotea prolifera* é intimamente relacionada à *O. ciliada* e *O. odorifera*, e suas diferenças têm sido previamente comentadas. No entanto, a análise filogenética de Assis & Mello-Silva (vide Capítulo 3), *O. prolifera* emergiu como irmã de *O. ramosissima*, e uma explicação para isso é a congruência de dados moleculares dentro do clado papiloso. De fato, dentre 32 caracteres morfológicos definidos (vide Capítulo 3), apenas a margem da cúpula (única ou dupla) é variável dentro desse clado. Todas coleções identificadas por Baitello & Marcovino (2004) como *O. indecora* são aqui tratadas como *O. prolifera*. A venação primária nas coleções dos estados do Rio de Janeiro, São Paulo e Paraná são geralmente imersas, enquanto aquelas da Bahia, Espírito Santo e Minas Gerais são planas a proeminentes. A maioria das coleções tem ramos creme, acinzentados a verdes, enquanto somente em *Landrum 4086* eles são marrons.

5.6.17. *Ocotea pumila* L.C.S. Assis & Mello-Silva, sp. nov. TIPO: Brasil. Bahia: Palmeiras, Cachoeira da Fumaça, vala de afloramento rochoso, 9 Jan. 2000 (fl), *Conceição 686* (holótipo, SPF; isótipo, MO não visto).

Fig. 20

Arbusto, ca. 1 m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons, esparsa a densamente pilosos, ritidomas ausentes, ramos velhos marrons, glabros. Folhas: pecíolo presente, raramente ausente, 2-4 X 2-3,2 mm, glabrescente, esparsa a densamente piloso, lâmina, (3-)5-9,2 X (1,3-)2-3,5 cm, 2-3(-3,5) vezes mais longa do que larga, estreitamente elíptica, elíptica a oboval, plana, cartácea a coriácea, base aguda, ápice 0-2 mm compr., agudo a obtuso, raramente levemente caudado ou arredondado, face adaxial glabra, venação primária plana a proeminente, face abaxial glabra, nervuras secundárias 6-10 pares, ângulos com a nervura primária 30-60°, aréolas 0,1-0,5 mm diâm., domácias ausentes. Catafilos 1-6 X 1-3 mm, face abaxial densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências 3,3-9,3 cm compr., botriíodes a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, a extra-axilares, raques esparsamente pilosas, ritidomas ausentes, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores 4-7 mm compr.; pedicelo 2-4 mm compr.; receptáculo 0,8-1 X 1,2-2 mm, superfície externa esparsa a densamente pilosa, superfície interna densamente pilosa; tépalas 1,5-2,5 X 1-1,5(-2) mm, elípticas, obovais a ovais, face adaxial glabra, glabrescente a esparsamente papilosa no ápice, face abaxial esparsa a densamente pilosa; estames 9, ciclos

I e II 1,2-1,5(-1,8) mm compr., filetes 0,5-0,7 mm compr., esparsamente pilosos, anteras 0,5-0,8(-1) X 0,4-0,7 mm, elípticas, glabras a esparsamente papilosas, ápice ca. 0,1 mm compr., arredondado a obtuso, sacos polínicos superiores introrsos, sacos polínicos inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III 1,4-1,5(-1,7) mm compr., filetes 0,7-0,8 mm compr., glabros a esparsamente pilosos, anteras 0,7-0,8 X 0,4-0,5 mm, elípticas a oblongas, glabras, raramente esparsamente papilosas, ápice arredondado, emarginado a truncado, sacos polínicos superiores latrorsos, sacos polínicos inferiores latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV), 0,7-0,9 mm compr., filiformes, esparsa a densamente pilosos; ovário 0,8-1,2(-1,5) mm compr., elipsóide, estilete (0,4-)0,6-1 mm compr. Cúpulas não vistas. Frutos não vistos.

Distribuição e habitat. *Ocotea pumila* é conhecida apenas da coleção-tipo (Fig. 13).

Fenologia. Tem sido coletada com flores em janeiro.

Dentro do grupo *O. indecora*, *O. pumila* pode ser distinguida pelo seu hábito arbustivo, ca. 1 m alt., pecíolo 2-3,2 mm larg., folhas geralmente estreitamente elípticas, com base aguda, ápice geralmente agudo a obtuso, ângulos das nervuras secundárias com a primária 30-60°, aréolas 0,1-0,5 mm diâm., e receptáculo piloso. Nas espécies do grupo *O. indecora*, as anteras são geralmente conspicuamente papilosas, mas em *O. pumila* papilas elas são inconspícuas. *Ocotea pumila* é similar à *O. celastroides* da Colômbia, mas além da distribuição disjunta, esta tem pecíolos 1-1,7 mm larg., ângulos das nervuras secundárias com a primária 45-80(-90°), aréolas 1-2,7 mm diâm., e receptáculo glabro. Ela também se assemelha à *O. lobbii*, que, em contraste, é um arbusto ou árvore, 1,5-10 m alt., com pecíolos mais estreitos, de 0,8-2 mm larg., folhas elípticas, com base obtusa a arredondada, raramente aguda a cordada, ápice geralmente arredondado, e ângulos das nervuras secundárias com a primária 40-87°. As folhas são geralmente maiores em *O. pumila* do que em *O. lobbii*. Ainda, *Ocotea lobbii* e *O. pumila* são alopatricas.

Figura 20. *Ocotea pumila* L.C.S. Assis & Mello-Silva – A. Ramo florífero. B. Detalhe da face abaxial da superfície foliar. C. Detalhe da flor. D. Face adaxial da tépala do ciclo externo. E. Face adaxial da tépala do ciclo interno. F. Gineceu. G. Face abaxial do estame do ciclo I. H. Face abaxial do estame do ciclo II. I. Face adaxial do estame do ciclo III. J. Face adaxial do estaminódio do ciclo IV. A-I, ilustração do holótipo *Conceição 686* (SPF).

5.6.18. *Ocotea ramosissima* L.C.S. Assis & Mello-Silva, sp. nov. TIPO: Brasil. Bahia: Canavieiras, entrada à direita, ca. 14 km na estrada de Canavieiras para Una, ca. 3,2 km da entrada, Região do Cotovelo, 15°33'S, 38°58'W, 18 Fev. 2003 (fl), *Fiaschi, Paixão, Sant'Ana & Jardim 1319* (holótipo, SPF; isótipo, CEPEC);

Fig. 21 e 17D

Árvores a arvoretas, (4-)10-12 m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens presente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons a acinzentados, densamente pilosos, ritidomas presentes, inconspícuos a conspícuos, ramos velhos marrons, glabros. Folhas: pecíolo 4-13 X 0,6-1,2 mm; lâmina (2,6-)3,2-12,6 X (1-)1,8-3,5 cm, 2,5-3,5 vezes mais longa do que larga, estreitamente elíptica, plana, raramente arcuada, cartácea, base aguda a obtusa, ápice (3-)5-15 mm compr., caudado a levemente caudado, face adaxial glabra, venação primária proeminente a plana, face abaxial glabra a glabrescente, nervuras secundárias 8-12 pares, ângulos com a nervura primária 30-80°, aréolas 0,2-0,6 mm diâm., domácias presentes, raramente ausentes. Catafilos 1-4 X 1-1,5 mm, face abaxial esparsa a densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências 1-3,1 cm compr., botrióides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, a extra-axilares, raques esparsamente pilosas, ritidomas ausentes, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores 4-8 mm compr.; pedicelo 1,5-4 mm compr.; receptáculo (0,3-)0,5-1 X 0,8-1,3 mm, superfície externa esparsamente pilosa, superfície interna densamente pilosa; tépalas 2-4 X (0,7-)1-1,5 mm, estreitamente elípticas a ovais, face adaxial esparsa a densamente papilosa, face abaxial glabrescente a esparsamente pilosa; estames 9, ciclos I e II 0,9-1,5 mm compr., filetes 0,4-0,7 mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras 0,5-0,7 X 0,5-0,6 mm, elípticas, oblongas a ovais, esparsamente papilosas, ápice 0,05-0,1 mm compr., agudo, arredondado, emarginado obtuso atruncado, raramente truncado, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III 1-1,5 mm compr., filetes 0,4-0,8 mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras 0,5-0,6 X 0,4-0,6 mm, elípticas, oblongas a ovais, glabras a esparsamente papilosas, ápice emarginado, arredondado a truncado, sacos polínicos superiores laterosorsos a latero-apicais, sacos polínicos inferiores extrorsos a latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV), 0,5-1 mm compr., clavados a filiformes, ou similares às anteras do ciclo III, densamente pilosos; ovário 0,7-1 mm compr., elipsóide, estilete 0,5-0,7 mm compr. Cúpulas 0,4-0,8 X 0,9-1,4 cm, hemisféricas a obcônicas, margem única, inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas raramente presentes e esparsamente dispostas, tépalas decíduas. Frutos 1-1,3 X 1-1,2 cm, esferóides a obovóides.

Figura 21. *Ocotea ramosissima* L.C.S. Assis & Mello-Silva – A. Ramo florífero – B. Ramo frutífero – C. Abaxial da superfície foliar – D. Detalhe da face abaxial da superfície foliar – E. Detalhe da flor – F. Face adaxial da tépala do ciclo externo – G. Face adaxial da tépala do ciclo interno – H. Gineceu – I. Face abaxial do estame do ciclo I – J. Face abaxial do estame do ciclo II – K. Face adaxial do estame do ciclo III – L. Face adaxial do estaminódio do ciclo IV. A, C-L. ilustração do holótipo *Fiaschi et al. 1319* (SPF); B. ilustração do parátipo *Assis 1184* (SPF).

Distribuição e habitat. *Ocotea ramosissima* é endêmica da restinga no estado da Bahia (Fig. 4).

Fenologia. Tem sido coletada com flores em fevereiro e com frutos de abril a junho.

Espécimes examinados. BRASIL. **Bahia:** Cairu, rodovia Nilo Peçanha-Cairu, km 14-18, região de mata higrófila sul baiana, capoeira alta em solo arenoso, 50 m elev., 29 Apr. 1980 (fr), Santos *et al.* 3566 (CEPEC, RB); Canavieiras, rodovia que liga Canavieiras a Una, estrada vicinal à direita, ca. 14 km de Canavieiras, ca. 3.2 km of the entrada da estrada vicinal à direita, Região do Cotovelo, 15°33'25.4"S, 38°58'01.8"W, elev. 6m, restinga arbórea, 9 Jul. 2006 (fr), Assis, Borges & Trovó 1184 (B, CEPEC, HBG, K, MO, NY, RB, SPF); Ilhéus, 7.3 km SW of Olivença on road to Vila Brasil, 14°59'02"S, 39°02'27"W, disturbed restinga forest on slope, 21 Mai. 1995 (fr), Thomas *et al.* 10933 (CEPEC, NY não visto, SPF).

Ocotea ramosissima é intimamente relacionada à *O. fasciculata*, e suas diferenças têm sido previamente comentadas.

5.6.19. *Ocotea sassafras* (Meisn.) Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 247. 1889. *Mespilodaphne sassafras* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 126. 1864. TIPO: Rio de Janeiro: Cantagalo, "ad Santa Gallo", 1859 (fl & fr), Peckolt 6 (lectótipo designado por Rohwer, 1986, B; isoelectótipo, BR [cinco exsicatas]).

Aniba longifolia Schwacke & Mez, Arb. Bot. Gar. Breslau 1: 110. 1892. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Rio Novo, s.d. (fr), Schwacke 6678 (holótipo, B).

Fig. 17E e F

Arvoretas, 2-7 m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons, raramente creme, esparsamente pilosos, ritidomas presentes, conspícuos, ramos velhos marrons a acinzentados, glabros a glabrescentes. Folhas: pecíolo (3-)5-11(-13) X 1-2,5 mm, glabro, glabrescente a esparsamente piloso; lâmina (7-)8,5-24,5(-28,5) X (1,1-)1,8-5,9(-6,1) cm, (3-)4-5 vezes mais longa do que larga, estreitamente elíptica, oblanceolada, raramente elíptica, plana, cartácea, base aguda, obtusa a arredondada, ápice (0-)8-20(-27) mm compr., caudado, raramente agudo, emarginado ou arredondado, face adaxial glabra, venação primária proeminente, face abaxial glabra, nervuras secundárias 9-13 pares, ângulos com a nervura primária 25-70°, aréolas 0,3-1(-

1,5) mm diâm., domácias ausentes. Catafilos 2-7(-10,5) X 1-3 mm, face abaxial esparsa a densamente pilosa, margens pilosas. Inflorescências (2,1-)5,6-12(-16,5) cm compr., botrióides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, raques glabras, glabrescentes a esparsamente pilosas, ritidomas presentes, conspícuos, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores (5-)8-17(-21,1) mm compr.; pedicelo presente, (1-)2,5-10(-16,5) mm compr.; receptáculo 1-2 X 1,3-2,3(-3) mm, superfície externa glabra, superfície interna esparsa a densamente pilosa; tépalas 2-4(-5) X 1-2,2 mm, elípticas, obovais a ovais, raramente elípticas, obovais ou ovais, face adaxial esparsa a densamente papilosa, face abaxial glabra; estames 9, ciclos I e II 1-1,6(-1,9) mm compr., filetes presentes a ausentes, 0,1-0,5(-0,8) mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras 0,8-1,3(-1,5) X 0,6-0,9(-1,1) mm, circulares, elípticas, oblongas a ovais, esparsa a densamente papilosas, ápice 0,1-0,3 mm compr., agudo, obtuso a arredondado, raramente truncado, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III (0,9-)1,1-1,6(-2) mm compr., filetes 0,1-0,5(-0,8) mm compr., densamente pilosos, anteras 0,8-1,2(-1,4) X 0,4-0,8(-1) mm, oblongas, obtrapeziformes, ovais a quadrangulares, esparsamente papilosas, ápice emarginado a truncado, raramente arredondado, sacos polínicos superiores e inferiores latrorsos a latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV) a ausentes, 0,5-0,8 mm compr., clavados a filiformes, densamente pilosos; ovário (1,1-)1,4-1,8(-2,2) mm compr., elipsóide, estilete 0,2-0,5 mm compr. Cúpulas (0,5-)0,8-1,2 X 1,1-1,5(-1,9) cm, hemisféricas a obcônicas, margem única, inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas ausentes, tépalas decíduas. Frutos 1,9-2 X 1,1-1,2 cm, elipsóides.

Distribuição e habitat. *Ocotea sassafras* cresce na floresta semidecidual sub-montana e baixo montana nos estados do Espírito Santo, Minas Gerais e Rio de Janeiro. Ela é endêmica da floresta atlântica da parte baixa da bacia Paraíba do Sul (Fig. 5).

Fenologia. Floresce e frutifica na estação seca, de fevereiro a novembro.

Espécimes examinados. BRASIL. **Espírito Santo:** Cachoeiro de Itapemirim, Burarama, Estação Experimental de Bananal do Norte (EMCAPA), floresta pluvial tropical, na submata, 21 Fev. 1994 (fl & fr), *Moraes et al.* 900 (ESA, NY não visto, SP, SPF, SPSF). **Minas Gerais:** Carangola, fazenda Santa Rita, interior da floresta tropical pluvial, 10 Set. 1991 (fl), *Leoni et al.* 1642 (ESA, GFJP, HB, SPF, SPSF); Coronel Pacheco, Estação Experimental, Mata do Fundão, 25 Nov. 1955 (fl), *Gomes* 2520 (RB, SPF); (fl), *Gomes* 2386 (RB, SPF); (fl), *Gomes* 2387 (RB, SPF); Descoberto, Reserva Biológica da Represa do Grama, próximo ao curso d'água, 26 Nov.

2000 (fl), *Forzza & Meireles 1702* (CESJ, MO, RB, SPF); Trilha principal, partindo da Casa do Seu Luiz, próximo ao curso d'água, 21°25'54"S, 42°47'18"W, 550 m elev., 6 Mar. 2004 (fl & fr), *Forzza et al. 2931* (RB); 22 Nov. 2002 (fr), *Assis et al. 573* (CESJ); Faria Lemos, fazenda Santa Rita, interior da floresta estacional semidecidual, Ago. 2002 (fl), *Leoni 5096* (GFJP, RB); Picada do Córrego, ca. 100 m da entrada da picada, floresta estacional semidecidual, 20°45'20.4"S, 42°03'21.7"W, 4 Jul. 2006 (fl), *Assis et al. 1159* (SPF); Trilha principal, ca. 200 m da entrada da trilha, 20°45'24"S, 42°05'19"W, 742 m elev., 4 Jul. 2006 (fr), *Assis et al. 1157* (K, NY, RB, SPF); Juiz de Fora, *Warming 285* (W); Rio Novo, "in sylva primaeva ad ribeirão prope Rio Novo", Set. 1884 (fr), *Schwacke 10919* (RB); Tombos, Fazenda da Cachoeira, 24 Jul. 1935 (fl), *Mello-Barreto 1738* (HB, MBM); S.l., 1884 (fl), *Araújo 23* (R). **Rio de Janeiro:** Cantagalo, 1879 (fr), *Warming s.n.* (W); S.l., 1887 (fl), *Glaziou 16316* (BR, G, K, P).

Rohwer (1986) indicou *Peckolt 6* em B como holótipo de *Mespilodaphne sassafras*. Dessa forma, ele efetuou sua lectotipificação, embora ele não teve a intenção. *Ocotea sassafras* assemelha-se à *O. indecora*, e suas diferenças têm sido previamente comentadas. Coleções identificadas como *O. aff. indecora* em *Assis et al.* (2005) são *O. sassafras*. A coleção-tipo e *Mello-Barreto 1738* têm folhas maiores, com base obtusa a arredondada; enquanto as outras coleções têm folhas menores, com base aguda a obtusa. A superfície externa do receptáculo é sempre glabra, exceto em *Moraes 900*, que é esparsamente pilosa.

5.6.20. *Ocotea virgultosa* (Nees) Mart. ex Mez, Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5: 252. 1889. *Nectandra virgultosa* Nees, Syst. Laur. 304. 1836. TIPO: Brasil. Minas Gerais, "in sylvulis udis depressis, Capões dictis", s.d. (fr), *Martius s.n.* (holótipo, M).

Oreodaphne nitidula var. *cuneifolia* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 136. 1864. TIPO: Brasil. s.l., s.d. (fr), *Sellow s.n.* (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, B).

Oreodaphne nitidula var. *lanceolata* Meisn., DC. Prodr. 15(1): 136. 1864. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Set. 1854 (fl), *Lindberg 461* (lectótipo, designado por Assis & Mello-Silva, vide Capítulo 4, BR).

Arvoretas a arbustos, 3-7 m alt. Ramos com crescimento rítmico, alta proliferação de ramos jovens ausente durante o estágio de floração, ramos jovens marrons a acinzentados, glabros, glabrescentes a esparsamente pilosos, ritidomas ausentes a presentes, inconspícuos, ramos velhos marrons a acinzentados, glabros. Folhas: pecíolo 2-5(-7) X 1,3-1,7 mm, glabro

a glabrescente; lâmina 3-10(-11,5) X 1,1-3,1(-4) cm, 2-3,5 vezes mais longa do que larga, elíptica, oboval, a estreitamente elíptica ou oboval, plana, cartácea, base aguda, raramente obtusa, ápice 0-5 mm compr., obtuso, arredondado, raramente levemente caudado, face adaxial glabra, venação primária proeminente, face abaxial glabra, nervuras secundárias 7-12 pares, ângulos com a nervura primária 45-70°, aréolas 0,2-0,4 mm diâm., domácias ausentes, raramente presentes. Catafilos (1-)3-4(-6) X (0,5-)1-2 mm, face abaxial glabra, esparsa a densamente pilosa, margens ciliadas a pilosas. Inflorescências 1,6-6,2 cm compr., botrióides a tirsóides, nas axilas dos catafilos ou das folhas, a extra-axilares, raques glabras, glabrescentes a esparsamente pilosas, ritidomas ausentes, brácteas das coflorescências escamiformes. Flores 4-7 mm compr.; pedicelo presente, 1-4 mm compr.; receptáculo (0,8-)1-1,5 X (0,7-)1-2 mm, superfície externa glabra a glabrescente, superfície interna esparsamente pilosa; tépalas 1,5-2,8 X (0,8-)1-1,8(-2) mm, elípticas, obovais a ovais, raramente elípticas, obovais ou ovais, face adaxial esparsa a densamente papilosa, face abaxial glabra; estames 9, ciclos I e II (0,8-)1-1,2 mm compr., filetes 0,2-0,5 mm compr., esparsa a densamente pilosos, anteras 0,6-0,9 X 0,4-0,8 mm, circulares, elípticas a ovais, esparsamente papilosas, ápice 0,05-0,1 mm compr., arredondado, agudo a obtuso, raramente emarginado, sacos polínicos superiores e inferiores introrsos a latero-introrsos, ciclo III 0,8-1(-1,2) mm compr., filetes 0,4-0,6 mm compr., densamente pilosos, anteras 0,5-0,8 X 0,5-0,8 mm, circulares, elípticas, oblongas, quadrangulares a transversalmente elípticas, esparsamente papilosas, ápice emarginado a truncado, raramente arredondado, sacos polínicos superiores e inferiores latrorsos a latero-extrorsos, estaminódios 3 (ciclo IV), (0,5-)0,7-0,8 mm compr., clavados, esparsa a densamente pilosos; ovário 0,7-1 mm compr., elipsóide a obovóide, estilete 0,3-0,5 mm compr. Cúpulas (0,2-)0,3-0,4(-0,6) X (0,5-)0,8-1,1 cm, hemisféricas a obcônicas, margem única, inteira após o desenvolvimento dos frutos, lenticelas ausentes a esparsamente dispostas, tépalas decíduas. Frutos 0,9-1 X 0,6-0,7 cm, elipsóides.

Distribuição e habitat. *Ocotea virgultosa* cresce na floresta estacional semidecidual baixo- e alto-montana, e no cerrado, particularmente na Serra da Mantiqueira, nos estados de Minas Gerais e São Paulo (Fig. 13).

Fenologia. Tem sido coletada com flores de agosto a setembro e frutos em janeiro, novembro e dezembro.

Espécimes examinados. BRASIL. **Minas Gerais:** Caldas, 30 Dez. 1845 (fl & fr), *Regnell 1396* (BR, M, P, S); 1 Dez. 1875 (fl), *Mósen 4361* (S); “In campis”, 1845 (fl), *Widgren 391* (BR);

Camanducaia, estrada para São Mateus, mata próximo ao rio, 22 Out. 2001 (fl), *Stehmann & Castro 2995* (BHCB não visto, MO não visto, SPF); Careçu, margem da rodovia Fernão Dias, 22 Nov. 1983 (fr), *Vilela & Carvalho s.n* (SPF 176609); Estrada Itamonte/Brejo-da-Lapa, Parque Nacional do Itatiaia, km 10, encosta de mata primária, 22 Out. 1998 (fl), *Esteves 982* (R); Monte Verde, afloramento da Pedra Partida, 19 Set. 2001 (fl), *Meireles et al. 580* (UEC); 16 Out. 2001 (fl), *Meireles et al. 654* (UEC); Poços de Caldas, campo, 21°50'22"S, 46°33'53"W, 27 Ago. 1980 (fl), *Tamashiro et al. 128* (ESA, UEC); S.l., 1845 (fl), *Widgren s.n.* (P, S); 20 Dez. 1873 (fr), *Mósen 1586* (S); S.l., 30 Set. 1875 (fl), *Mósen 705* (S). **São Paulo:** Estrada para Amparo, 9 Jul. 1991 (fl), *Filho s.n.* (SPSF 14662); Loreto, s.d. (fl), *Vechii s.n.* (SPF 14331); Moji-Mirim, 12 Ago. 2000 (fl), *Moraes 2178* (ESA, SPSF); Bairro Mirante, 22°27'01.9"S, 46°56'18.7"W, 23 Jan. 2001 (fr), *Moraes 2364* (ESA, SPF); S.l., s.d. (fl), *Vechii 56* (SPF); S.l., s.d. (fr), *Sellow s.n.* (B).

Ocotea virgultosa assemelha-se à *O. colophanthera* e *O. lobbii*, e suas diferenças têm sido previamente destacadas. *Filho s.n.* (SPSF 14662) tem folhas relativamente maiores, de 5,5-10,6 cm compr. A face abaxial dos catafilos varia de glabra a glabrescente, e.g., *Stehmann 2995* e *Filho s.n.* (SPSF 14662), de Minas Gerais e São Paulo, a densamente pilosa, e.g. *Moraes 2178*, de São Paulo.

5.7. Referências

- Agnerarsson, I., Miller, J. 2008. Is ACCTTRAN better than DELTRAN? *Cladistics* 24, 1032-1038.
- Assis, L.C.S., Mello-Silva, R. dados não publicados a. Three new species of *Ocotea* (Lauraceae) from the “campos rupestres” of Brasil. *Brittonia*.
- Assis, L.C.S., Mello-Silva, R. dados não publicados b. Two new species of *Ocotea* (Lauraceae) from the Brazilian “restinga”. *Novon*: em revisão.
- Assis, L.C.S., Mello-Silva, R. dados não publicados c. Three new species of *Ocotea* (Lauraceae) from the Brazilian Atlantic forest. *Rodriguésia*: em revisão.
- Assis, L.C.S., R.C. Forzza, van der Werff, H. 2005. A família Lauraceae na Reserva Biológica da Represa do Grama, Descoberto, Minas Gerais, Brasil. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 23, 113-139.
- Baitello, J.B. 1993. Nova Lauraceae para o Estado de São Paulo, Brasil: *Ocotea beulahiae*

- Baitello. Rev. Inst. Flor. São Paulo 5, 59-63.
- Baitello, J.B., Marcovino, J.R. 2004. Lauraceae: *Ocotea* Aubl. Em: Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Giulietti, A. M., Melhem, T.S. (Eds.), Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo, Vol. 3. FAPESP, RiMa, São Paulo. ("2003"), pp. 179-208.
- Bridson, G.D.R., Smith, E.R. 1991. Botânico-Periodicum-Huntianum/Supplementum. Carnegie Mellon University, Pittsburgh.
- Brummitt, R.K., Powell, C.E. 1992. Authors of Plant Names. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Chanderbali, A.S., van der Werff, H., Renner, S.S. 2001. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: evidence from the chloroplast and nuclear genomes. Ann. Missouri Bot. Gard. 88, 104-134.
- de Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. Cladistics 7, 367-394.
- Giulietti, A.M., Pirani, J.R., Harley, R.M. 1997. Espinhaço Range Region, Eastern Brasil. Em: Davis, S.D., Heywood, V.H., Herrera-Macbryde, O., Villa-Lobos, J., Hamilton, A.C. (Eds.), Centres of Plant Diversity. A Guide and Strategy for their Conservation. The Americas. Vol. 3, IUCN Publication Unity, Cambridge.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A., Tomlinson, P.B. 1978. Tropical Árvores and Forests. An Architectural Analysis. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Holmgren, P.K., Holmgren, N.H. 1998 [continuamente atualizado]. Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih>.
- Li, J., Christophel, D.C. 2000. Systematic relationships within the *Litsea* complex (Lauraceae): a cladistic analysis on the basis of morphological and leaf cuticle data. Austral. Syst. Bot. 13, 1-13.
- Li, J., Christophel, D.C., Conran, J.G., Li, H. 2004. Phylogenetic relationships within the 'core' Laureae (*Litsea* complex, Lauraceae) inferred from sequences of the chloroplast gene *matK* and nuclear ribosomal DNA ITS regions. Plant Syst. Evol. 246, 19-34.
- Madriñán, S. 2004. Lauraceae. Em: Smith, N., Mori, S.A., Stevenson, D.W., Heald, S.V. (Eds.), Flowering Plants of the Neotropics. Princeton University Press, Princeton.
- Meissner, C.F. 1864. Lauraceae. Em: De Candolle, A. (Ed.), Prodromus Systematis Regni Vegetabilis, Vol. 15. Victoris Masson et Filii, Paris, pp. 1-260.
- Meissner, C.F. 1866. Lauraceae et Hernandiaceae. Em: Martius, C.F.P., Eichler, A.W. (Eds.), Flora Brasiliensis, Vol. 5, Pars 2. Frid. Fleischer, Leipzig, pp. 137-319.

- Mez, C. 1889. Lauraceae americanae. Jahrb. Bot. Gart. Berlin 5, 1-556.
- Nees von Esenbeck, C.G.D. 1833. Revisio laurinarum ab Sellowio in Brasilia collectarum et iam in Herbario Regio Berolinensi asservatarum. Linnaea 8, 36-51.
- Nees von Esenbeck, C.G.D. 1836. Systema Laurinarum. Sumtibus Veitii Sociorum, Berlin.
- Nees von Esenbeck, C.G.D. 1848. Flora der Aequinoctial-Gegenden der neuen Welt, von Joh. Friedr. Klotzsch. Laurineae. Linnaea 21, 487-526.
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brasil and the influence of climate. Biotropica 32, 793-810.
- Quinet, A. 2005. Sinopse taxonômica da família Lauraceae no Estado do Rio de Janeiro. Acta Bot. Bras. 19, 563-572.
- Quinet, A. 2006. Lauraceae na Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. Rodriguésia 57, 543-568.
- Radford, A.E., Dickinson, W.C., Massey, J.R., Bell, C.R. 1974. Vascular Plant Systematics. Happer & How Publishers, New York.
- Rieppel, O. 2007. Species: kinds of individuals or individuals of a kind. Cladistics 23: 373-384.
- Rieppel, O. 2009. 'Total evidence' in phylogenetic systematics. Biol. Philos.: no prelo.
- Rizzini, C.T., Mors, W.B. 1976. Botânica Econômica. Editora Pedagógica e Universitária, Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Rohwer, J.G. 1986. Prodrömus einer monographie der gattung *Ocotea* Aubl. (Lauraceae), sensu lato. Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg 2, 1-278.
- Rohwer, J.G. 1988. The genera *Dicypellium*, *Phyllostemonodaphne*, *Systemonodaphne*, and *Urbanodendron* (Lauraceae). Bot. Jahrb. Syst. 110, 157-171.
- Rohwer, J.G. 1991. Borderline cases between *Ocotea*, *Nectandra*, and *Phoebe* (Lauraceae): the "marginal" species of the *Ocotea helicterifolia*-group including the *O. heydeana*-group. Bot. Jahrb. Syst. 112, 365-397.
- Rohwer, J.G. 1993. Lauraceae. Em: Kubitzki, K., Rohwer, J.G., Bittrich, V. (Eds.), The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 2. Springer-Verlag, Berlin, pp. 366-391.
- Rohwer, J.G. 2000. Toward a phylogenetic classification of the Lauraceae: Evidence from *mat*-K sequences. Syst. Bot. 25, 60-71.
- Rohwer, J.G., Rudolph, B. 2005. Jumping gerera: the phylogenetic positions of *Cassytha*, *Hypodaphnis*, and *Neocinnamomum* (Lauraceae) based on different analyses of *trnK* intron sequences. Ann. Missouri Bot. Gard. 92, 153-178.

- Stafleu, F.A., Cowan, R.S. 1976-1988. Taxonomic Literature. Ed. 2 Vols. 1-7. Bohn. Scheletema & Holkema, Utrecht-Antwerpen.
- van der Werff, H. 1991. A key a the genera of Lauraceae in the New World. Ann. Missouri Bot. Gard. 78, 377-387.
- van der Werff, H. 1999. New taxand combinations in the *Ocotea helicterifolia* (Lauraceae) species group. Novon 9, 571-583.
- van der Werff, H. 2002. A synopsis of *Ocotea* (Lauraceae) in Central Americ and Southern Mexico. Ann. Missouri Bot. Gard. 89, 429-451.
- Veloso, H.P., Filho, A.L. R.R., Lima, J.C.A. 1991. Classificação da Vegetação Brasileira, Adaptada um Sistema Universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro.
- Vicentini, A., van der Werff, H. 2000. New species of Lauraceae from central Amazonia, Brasil. Novon 10, 264-297.
- Weberling F. 1992. Morphology of Flores and Inflorescências. Cambridge University Press, Cambridge.

5.8. Lista de espécies

1. *Ocotea arenicola* L.C.S. Assis & Mello-Silva
2. *Ocotea beulahiae* Baitello
3. *Ocotea calliscypha* L.C.S. Assis & Mello-Silva
4. *Ocotea celastroides* (Meisn.) Mez
5. *Ocotea ciliata* L.C.S. Assis & Mello-Silva
6. *Ocotea colophanthera* L.C.S. Assis & Mello-Silva
7. *Ocotea fasciculata* (Nees) Mez
8. *Ocotea indecora* (Schott) Mez
9. *Ocotea lanata* (Nees & Mart.) Mez
10. *Ocotea leucophloea* (Nees & Mart.) L.C.S. Assis
11. *Ocotea lobbii* (Meisn.) Rohwer
12. *Ocotea marcescens* L.C.S. Assis & Mello-Silva
13. *Ocotea mosenii* Mez
14. *Ocotea odorifera* (Vell.) Rohwer
15. *Ocotea porosa* (Nees & Mart.) Barroso

16. *Ocotea prolifera* (Nees & Mart.) Mez
17. *Ocotea pumila* L.C.S. Assis & Mello-Silva
18. *Ocotea ramosissima* L.C.S. Assis & Mello-Silva
19. *Ocotea sassafras* (Meisn.) Mez
20. *Ocotea virgultosa* (Nees) Mart. ex Mez

5.9. Índice de exsiccatas

Agra 1537 (7); Aguiar s.n. SPSF 8802 (16); Almeida 29 (12), 31 (14), 154 (9); Andrade 220 (16), 280 (14), 536 (16); Antenor 1585 (8), 1594 (8); Antunes 93 (6); Aparisi s.n. FUEL 5210 (8); Araújo 23 (19), 79 (8), 90 (8), 99 (8), 210 (14), 219 (14), 8116 (1), s.n. RB 110848 (14); Assis 267 (14), 571 (14), 573 (19), 618 (1), 737 (14), 1000 (6), 1067 (14), 1096 (9), 1100 (16), 1114 (14), 1157 (19), 1159 (19), 1163 (5), 1164 (12), 1165 (11), 1166 (1), 1168 (8), 1175 (8), 1176 (11), 1184 (18), 1185 (7).

Baitello 125 (16), 175 (16); Bamps 5058 (7); Barbosa 2155 (14); Barros 566 (14), 1063 (14); Bausen 143 (8); Belém 1548 (16), 2089 (7), 2102 (7), 2474 (7), 2987 (11); Bernacci 1291 (9); Bovini 2179 (8); Bresolin 107 (9), 164 (9), 694 (14), 865 (8); Briosio 122 (14).

Caballero 1334 (14); Carvalho 19 (14); Castro 481 (14), 596 (14); Cavassan 108 (16); César s.n. UEC 27633 (16); Christianini 452 (16); Claussen 79 (8); Conceição 686 (17); Costa 364 (14), s.n. SPSF 8076 (2).

Daly D384 (7); Demuner 194 (8), 307 (8), 822 (8), 1050 (7), 1508 (8) ; Dias s.n. FUEL 17577 (16); Duarte 6608 (11), 6853 (7), 8632 (3), 9870 (14); Ducke s.n. RB 19997 (7), s.n. RB 20020 (7); Dusén 1917 (14), 7561 (14), 9515 (14), s.n. S (16); Dutra 44 (8).

Eiten 5903 (16); Empereire 2477 (7), 2569 (7); Esteves 982 (20).

Farias 59 (7), 67 (1), 91 (7), 92 (7); Farney 517 (8), 2433 (7); Ferreira 850 (14); Fiaschi 271 (5), 929 (8), 1160 (7), 1319 (18); Filho 74 (2), 158 (16), s.n. SPSF 14662 (20); Folli 240 (2), 299 (7), 321 (12), 323 (12), 378 (2), 379 (12), 399 (5), 491 (7), 1691 (11), 1972 (1), 2338 (11), 2964 (7), 3329 (11), 3557 (16), 3950 (11), 4292 (5), 4733 (7), 4754 (7), 5089 (12), 5090 (12); Fonseca 1145 (7), s.n. SPSF 13561 (16); Forzza 1702 (19), 2931 (19), 4421 (14); França 298 (8), 3675 (7); Francisco s.n. FUEL 32308 (8), s.n. FUEL 33039 (8); Fróes 23036 (7), 29231 (7), 33255 (14).

Garcia 6 (8), 318 (9); Gaudichaud s.n. G (8); Gehrt s.n. SP 33526 (13); Gemballa s.n. SPF 15550 (14); Gibbs 5993 (14); Gifford 309 (7), 312 (7); Giordano 104 (8); Glaziou 886 (8), 3907

(8), 12121 (6), 12133 (8), 14206 (8), 16316 (19), 17192 (8), 17732 (8), 18438 (8), 19774 (9), s.n. R 48829 (8); Godoy 477 (8); Gomes 236 (8), 1180 (16), 1217 (8), 2386 (19), 2387 (19), 2439 (14), 2520 (19), s.n. RB 97641 (14); Gouveia 3 (14); Guedes 380 (7), 592 (7), 5541 (7); Gurgel s.n. RB 46362 (14), s.n. RB 58022 (14).

Hage 1223 (16); Hatschbach 265 (15), 1829 (16), 3702 (15), 6650 (14), 6883(15), 6998 (14), 7438 (15), 8875 (14), 10101 (8), 12743 (11), 13040 (15), 16637 (8), 16994 (8), 17786 (8), 17787 (14), 19248 (8), 19423 (8), 20118 (8), 20734 (14), 21673 (8), 23359 (9), 26536 (14), 33678 (14), 39176 (15), 39909 (14), 40415 (15), 40702 (14), 42722 (14), 43004 (8), 43919 (8), 44529 (16), 47002 (1), 47029 (11), 47829 (8), 48361 (11), 49489 (11), 51436 (1), 52135 (8), 58081 (11), 63027 (11), 67516 (15), 75198 (11), 75353 (7); Heringer 965 (7), 15982 (14), 16013 (15), 18183 (8), s.n. RB 78422 (14), s.n. RB 79078 (14); Hoehne 235 (9), 359 (14), 695 (13), 1166 (14), s.n. SPF 11315 (15).

Isejima CFCR5506 (14); Irwin 55858 (7); Ivanauskas 244 (8), 809 (8), 815 (8).

Jansen-Jacobs 5675 (7); Jardim 749 (7), 1265 (8), 1935 (16), 4628 (7); Jarenkow 2009 (14), 2042 (14), 2117 (8); JS 041/78 (16).

Kem s.n. ICN 19800 (14); Kinupp 223 (8), 640 (16); Kirizawa 3156 (16); Klein 6 (8), 13 (14), 17 (8), 813 (14), 1883 (14), 2079 (14), 2080 (8), 2445 (8), 3088 (14), 3171 (15), 9565 (8), 10647 (9), 10698 (14), 10819 (9); Klinger s.n. BHCB 68470 (14); Kollmann 216 (8), 466 (8), 695 (8), 1930 (7), 2192 (8), 2550 (8), 2602 (8), 3388 (7), 4755 (8), 4768 (8); Kostermans 15050 (7); Kuhlmann 2 (14), 12 (14), 30 (14), s.n. RB 95790 (7), s.n. RB 95790 (7), s.n. RB 110593 (8), s.n. RB 114263 (9); s.n. RB 136586 (14), Kummrow 1444 (14), 1671 (14), 2297 (8); Kuniyoshi 3965 (8).

Lages 124 (10); Landrum 4086 (16); Leitão-Filho 5097 (8), s.n. UEC 33373 (14); Leite 466 (8); Leoni 1642 (19), 5096 (19); Lima 53/1334 (7), 3105 (16), 3443 (8), 3704 (8), 4008 (8), 5934 (14); Lindberg 461 (20); Lobão 452 (8); Lobb 30 (11); Lorea 5578 (3); Lorenzoni s.n. ESA 49431 (1); Los s.n. MBM 174148 (14); Lovato 185 (16), 321 (16); Lützelburg 26104 (7), 26114 (7).

Magalhães 4874 (14); Maguire 54057 (7), 54271 (7); Mansano 07/429 (1); Marodin 441 (14); Martinelli 10272 (8), 10599 (8), 11641 (8), 11736 (14), 11947 (14); Martins 567 (11); Martius s.n. M (7), s.n. M (20); Mathes 8516 (8); Mattos 8890 (9); Mattos f. s.n. RB 87929 (16); Mautone s.n. RB 335338 (8); Meireles 580 (20), 654 (20); Mello-Barreto 1738 (19); Mello-Filho 40 (8); Mello-Silva 1826 (8), 1834 (7); Milliken 81 (7); Mondin 2527 (14); Monteiro 23489 (7); Moraes 454 (8), 461 (8), 895 (7), 900 (19), 1567 (7), 2118 (14), 2126 (16), 2178

(20), 2248 (14), 2332 (14), 2363 (16), 2364 (20), 2492 (16); Mori 10461 (7), 13264 (7); Mosen 705 (20), 706 (14), 1584 (14), 1586 (20), 2563 (14), 2926 (13), 4361 (20).

Nava 1565 (7); Neto 1562 (8); Nunes 222 (7).

Occhioni 297 (14); Oliveira 595 (14), 801 (14), 1050 (14), 1204 (14), 1607 (14), s.n. FUEL 8467 (16), s.n. FUEL 8467 (16); Oliveira-Filho 507 (7).

Paiva s.n. FUEL 26846 (8); Pastore 545 (16); Paulino 2312 (8); Pavão 21 (8); Peckolt 6 (19); Pereira 04/139 (8), 36/039 (8), 189 (8), 432 (14), 447 (8), 1748 (11), 1782 (11), 3360 (7), 4305 (8), 4741 (1), 5139 (1); Perri s.n. FUEL 3634 (16); Pessoa 267 (8); Pessoal do Horto Florestal s.n. RB 136978 (8), s.n. RB 139859 (12) s.n. RB 146880 (8); Pickel 1840 (9); Pinto 291/84 (7); Pirani 2618 (11), CFCR7817 (14); Plaumann 266 (14); Pompéia s.n. CEPEC 69449 (7); Purdie s.n. K (4).

Quinet 46/54 (8), 490 (8), s.n. RB 366378 (8), s.n. RB 366387 (8), s.n. RB 366390 (8).

Ramalho 873 (14), 1698 (16), 1793 (8); Rambo s.n. PACA 31543 (9); Regnell I396 (20), s.n. C (14); Reis 605 (14); Reitz 934 (9), 1845 (14), 2666 (8), 2758 (14), 3014 (8), 3015 (8), 3045 (14), 3286 (8), 4099 (9), 4292 (14), 6056 (14), 6217 (14), 6247 (14), 6307 (14), 6635 (8), 6667 (8), 6719 (14), 7130 (14), 7134 (8), 7350 (8), 8854 (8), 8857 (14), 8858 (8), 9442 (14), 9654 (8), 10579 (15), 11403 (14), 12176 (14), 13262 (8), 13523 (15), 13651 (15), 13790 (15), 13857 (15), 16364 (15), 17541 (14), 17959 (15); Ribas 1546 (15), 5826 (15); Ribeiro 770 (7); Richter 49 (8), 88 (14), 111 (14); Riedel 481 (8), 483 (8), 766 (7), 1867 (14), s.n. LE, K, NY (8), s.n. C, K, P (9); Rodas 42 (16); Romão 630 (8); Rossi 247 (14).

Saimer 10 (1); Saint-Hilaire C¹74 (6); Saito s.n. FUEL 8448 (16); Salimena 1268 (6); Sant'Ana 563 (7); Santos 21 (2), 35 (8), 78 (2), 322 (3), 380 (3), 390 (3), 2801 (12), 3566 (18); Schomburgk 1286 (7); Schott 4347 (7), 5600 (8), 5610 (8), s.n. B (8); Schwacke 4360 (8), 6678 (19), 10919 (19), 11889 (14), 13793 (14); Schultz 581 (8); Schwebel 64 (8); Sellow 3 (9), 168 (14), 458 (9), 1370 (12), 1372 (10), 1373 (16), 1388 (14), 1567 (11), s.n. B, BR, G (14), s.n. B (20), s.n. B (20); Silva 102 (8), 189 (16), 218 (8), 328 (12), 337 (9), 363 (2), 537 (11), 784 (7), 837 (8), 897 (8), 938 (15), 950 (10), 965 (16), 1426 (15), 1732 (15), 1872 (7), 1985 (16), 2255 (14), 2848 (9), 2919 (7), 3093 (14), 4363 (11), s.n. FUEL 20247 (8), s.n. FUEL 21279 (16) s.n. RB 392127 (8); Siqueira 28 (1), 475 (14); Slovenski 303 (8), Smith 8378 (15), 12993 (15), 13047 (15), 14474 (15); Sobrinho 1063 (16); Solórzano 62 (8); Souza 410 (1), s.n. FUEL 21280 (8); Spada 288/73 (8), 307/73 (12); Stehmann 2995 (20); Sucre 4039 (8), 7347 (8), 8404 (11).

Tamashiro 128 (20); 1253 (16); Teixeira s.n. ESA 6641 (14); Thomas 9478 (7), 10933 (18), 11884 (16).

Vechii 56 (20); s.n. SPF 14331 (20); Veloso 45 (8); Viani 332 (16); Victorio 1579 (10); Vieira 56 (16); 198 (14); 1054 (16); Vilela s.n SPF 176609 (20); Vilhena 319 (7); 1006 (7); Vinha 809 (7); 821 (1); 838 (1).

Waechter 866 (14); Warming 694 (14); s.n. W (19); Webster 25122 (7); Weddel 230 (7); Weinberg 3502 (1); Widgren 391 (20); s.n. BR, S (14); s.n. P, S (20).

Considerações finais

Táxons e homólogos podem ser construídos ambos como ‘espécies naturais’ e como indivíduos. Metafisicamente, ambas construções não são mutuamente exclusivas. Todavia, dentro de um domínio de discurso empírico-pragmático e teórico-explicativo, a abordagem de ‘espécies naturais’ ou ‘agrupamentos de espécies com propriedade homeostática’ é recomendada, porque ela motiva uma plethora de aspectos relativos à sistemática e evolução. Esses aspectos são homologia (táxica e transformativa), modularidade, o renascimento da morfologia comparativa e descritiva, classificações filogenéticas, conhecimento e conservação da biodiversidade, bem como a continuidade essencial da filosofia com a ciência empírica.

O renascimento da morfologia na sistemática filogenética é dependente de abordagens científico-filosóficas, bem como políticas, econômicas, sociais e educacionais. A perspectiva ‘funderentista’, que abrange e integra ambas teorias da coerência – lógica e avaliativa – e correspondência – empírica e factual – é atrativa e indispensável para o renascimento da morfologia. De fato, uma série de aspectos na linguagem da sistemática contemporânea estão relacionados à síntese dessas teorias, tais como o teste de congruência, o conceito de sinapomorfia, análises separadas e combinadas, a ligação entre evidência, filogenia e classificação, paleontologia, conceito de caráter, avaliação de homologia, semaforonte, modularidade, taxonomia e a construção das ‘espécies naturais’. A sistemática morfológica é uma ciência multidimensional que abrange e liga uma plethora de disciplinas e teorias. Evolução morfológica é mais do que somente mapear caracteres sobre cladogramas moleculares. Ela é embasada em evidência teórica, causal e conceitual sólida associada à coerência lógica e avaliativa em uma tentativa de justificar hipóteses de relação.

A filogenia do complexo *Ocotea* (Lauraceae) e a revisão do grupo *Ocotea indecora* foram tratadas como um estudo de caso, no qual as abordagens científico-filosóficas previamente discutidas foram investigadas e contextualizadas. Apesar do número crescente de análises filogenéticas, uma ligação entre filogenia e classificação ainda não foi estabelecida em Lauraceae. No entanto, a análise combinada ou de evidência total dos dados morfológicos e moleculares (rnITS) revelou uma perspectiva futura promissora para o estabelecimento dessa ligação. Essa primeira análise combinada de morfologia e moléculas do complexo *Ocotea* resultou na descoberta de sinapomorfias morfológicas para a maioria dos subclados, gerou novas idéias e discussões com respeito à avaliação de homologia embasada em estudos de genética, biologia do desenvolvimento e modularidade, ao uso de ‘indels’ e à necessidade da análise de novas regiões

moleculares, e confirmou o valor da evidência para ambas reconstrução da filogenia e hipótese de evolução de caráter. *Ocotea* é polifilético e a amostragem de suas espécies, principalmente hermafroditas, é fundamental para a construção de uma nova classificação dos gêneros de Lauraceae do Novo Mundo. Revisões sistemáticas das espécies tradicionalmente posicionadas em *Ocotea* são poucas e, portanto, essenciais. Uma classificação filogenética dentro do complexo *Ocotea* resultaria na recircunscrição, sinonimização, restabelecimento e criação de gêneros. Holisticamente, a sistemática de Lauraceae necessita de ambos estudos evolutivo-filogenéticos e taxonômico-nomenclaturais, para substituir os grupos não-monofiléticos (nominais) pelos monofiléticos (naturais), subsidiando o conhecimento e a conservação da biodiversidade.

Apesar de um número relativamente pequeno de espécies ter sido amostrado, a análise combinada de morfologia e rnlITS revelou um grupo *O. indecora* parafilético, porém monofilético com a inclusão de *O. porosa*. Exemplificando um problema de otimização ambígua, o crescimento rítmico dos ramos foi determinado, por razão pragmaticamente classificatória, como a única sinapomorfia morfológica do grupo. O posicionamento de *O. porosa* dentro do clado foi inesperado, implicando na reversão para o crescimento contínuo. Sob uma circunscrição filogenética associada a uma revisão sistemática, o grupo *O. indecora* abrange 20 espécies, com centro de diversidade na floresta atlântica do sudeste do Brasil. Problemas nomenclaturais intrincados foram solvidos, 14 lectotipificações e uma combinação nova efetuadas, 7 espécies novas descritas, bem como uma chave de identificação, descrições e comentários sobre a taxonomia, fenologia, distribuição e habitat das espécies do grupo apresentados.

Portanto, a presente tese forneceu subsídios empíricos, pragmáticos, teóricos, explicativos e conceituais, integrando e motivando abordagens indispensáveis e promissoras para a sistemática biológica, em geral, e para a de Lauraceae, em particular.

Resumo

Abordagens como homologia, construção de táxons e reconstrução da filogenia podem ser contextualizadas e investigadas por meio de uma conexão histórica e atual entre sistemática e filosofia. A presente tese defende essa conexão científico-filosófica, tendo como estudo de caso ambos o complexo *Ocotea*, que abrange 13 gêneros e 750 espécies predominantemente neotropicais, e o grupo *Ocotea indecora*, com 20 espécies e centro de diversidade na floresta atlântica do sudeste do Brasil. O capítulo 1 discute a conceitualização de táxons e homologias (táxica e transformativa) como ambos indivíduos e ‘espécies naturais’ (ou ‘agrupamentos de espécies com propriedade homeostática’). Embora essas conceitualizações não sejam mutuamente exclusivas metafisicamente, a perspectiva das ‘espécies naturais’ é defendida, enquanto a dos indivíduos desafiada, com base em uma motivação por aspectos empírico-pragmáticos e teórico-explicativos em sistemática e evolução. O capítulo 2 foca no renascimento da morfologia na sistemática filogenética, com base em duas teorias da verdade em epistemologia, i.e., coerência e correspondência, chamando para a unificação de ambas as teorias partir de uma teoria ‘funderentista’ de justificação epistêmica das hipóteses de relação filogenética. O papel e o significado da morfologia também são discutidos no contexto de análises separadas e combinadas, paleontologia, ‘espécies naturais’, conceito de caráter, homologia, sinapomorfia, semaforonte, modularidade e taxonomia. O renascimento da morfologia não é apenas dependente de uma perspectiva científico-filosófica mas também depende de uma reforma política, econômica, social e educacional na sistemática contemporânea. O capítulo 3 é uma filogenia do complexo *Ocotea* com análise combinada de dados morfológicos e da região nuclear ribossômica ITS. São discutidos o papel e o significado das evidências morfológica e molecular, das análises separadas e combinadas, bem como modularidade e homologia. Subclados dentro do complexo *Ocotea* são inferidos e delimitados por sinapomorfias morfológicas. Uma perspectiva de classificação filogenética dos gêneros do complexo *Ocotea* também é fornecida. O capítulo 4 trata de mudanças taxonômicas e nomenclaturais no grupo *O. indecora*, basicamente sinonimizicações, lectotopificações e uma nova combinação. O capítulo 5 é uma revisão do grupo *O. indecora*, com base na análise de ca. 550 coleções. Chave de identificação, descrições, bem como comentários sobre a circunscrição, distribuição, habitat, fenologia e relações taxonômicas das espécies do grupo são fornecidos.

Abstract

Approaches as homology, construction of taxa, and phylogeny reconstruction can be contextualized and investigated through a historical and current connection between systematics and philosophy. The present thesis defends this scientific-philosophical connection, having as study case both the *Ocotea* complex, which embraces 13 genera and 750 species predominantly Neotropical, and the *Ocotea indecora* group, with 20 species and centre of diversity in the Atlantic forest from Southeastern Brazil. The chapter 1 discusses the conceptualization of taxa and homologies (taxic and transformative) as both individuals and natural kinds (or ‘homeostatic property cluster kinds’). Although these conceptualizations are not mutually exclusive metaphysically, the perspective of natural kinds is endorsed, whereas that of individuals challenged, based on the motivation for empirical-pragmatic and theoretical-explanatory aspects in systematics and evolution. The chapter 2 focuses on the renaissance of morphology in phylogenetic systematics based on two theories of truth in epistemology, i.e., coherence and correspondence, calling for a unification of both theories from a ‘fundherentist’ theory of epistemic justification of hypotheses of phylogenetic relationship. The role and meaning of morphology are also discussed in the context of separate and combined analyses, paleontology, natural kinds, character concept, homology, synapomorphy, semaphoront, modularity, and taxonomy. The renaissance of morphology is not only dependent on a scientific-philosophical perspective but it is also dependent on a political, economic, social, and educational reform in contemporary systematics. The chapter 3 is a phylogeny of the *Ocotea* complex with combined analysis of morphology and ITS nuclear ribosomal region. The role and meaning of morphological and molecular evidence, separate and combined analyses, as well as modularity and homology are discussed. Subclades within the *Ocotea* complex are inferred and delimited by morphological synapomorphies. A perspective of phylogenetic classification of the genera of the *Ocotea* complex is provided. The chapter 4 treats of taxonomic and nomenclatural changes in the *O. indecora* group, basically synonyms, lectotypifications, and a new combination. The chapter 5 is a revision of *O. indecora* group based on the analysis of ca. 550 collections. Identification key, descriptions, as well as comments on its circumscription, distribution, habitat, phenology, and taxonomic relationships of its species are provided.