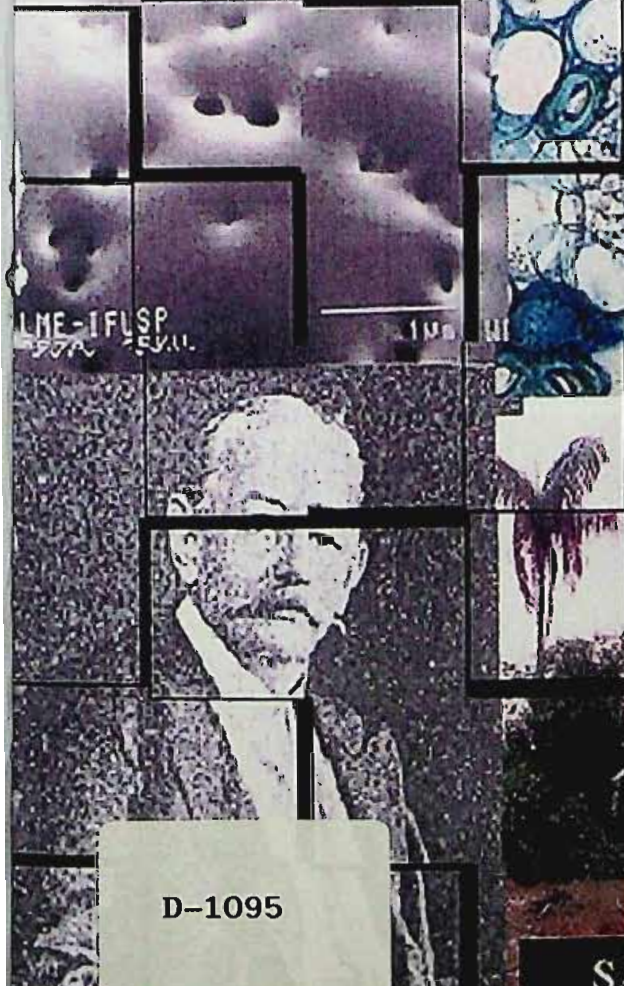


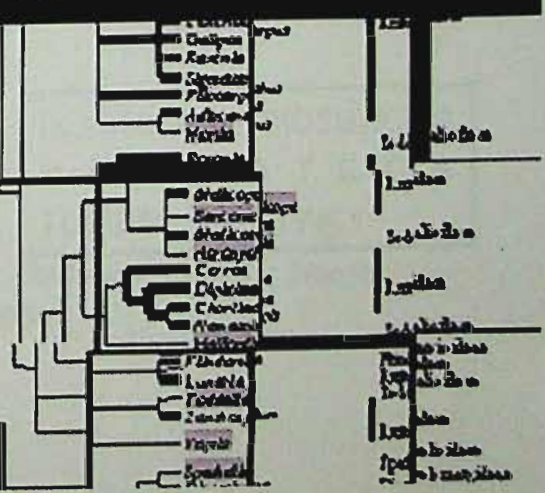


MILTON GROPPO
FILOGENIA DE RUTACEAE
E REVISÃO DE *HORTIA*
VAND.



D-1095

SÃO PAULO, 2004



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO



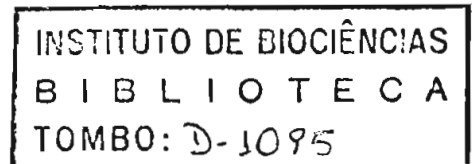
MILTON GROPPA

Several handwritten signatures and initials in black ink, including a large signature on the right and several smaller ones below it.

FILOGENIA DE RUTACEAE E REVISÃO DE
HORTIA VAND.

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas, área de Botânica

Orientador: Prof. Dr. José Rubens Pirani



Defesa: 17.11.2004

SÃO PAULO, AGOSTO DE 2004

Aos meus pais, Milton e Deoclésia.

À Cíntia, minha esposa.

Aos meus filhos, Cecília, Pedro e Mariana

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. José Rubens Pirani, pela orientação, confiança, incentivos e pela liberdade concedida aos seus alunos.

À Jacquelyn Kallunki (New York Botanical Garden), minha co-orientadora informal, pelo seu auxílio constante e entusiástico em vários aspectos do meu trabalho. Agradeço também pelo envio de amostras de *Casimiroa* e *Skimmia*.

À CAPES e à FAPESP, pelas concessão das bolsas de estudo.

À Fundação Botânica Margaret Mee, pelo auxílio durante a minha estada em Kew e pelo financiamento para a visita a herbários europeus. Ao Michael Daily, pela imensa boa vontade e todo o apoio logístico.

À Profa. Dra. Maria Luiza Salatino (Laboratório de Fitoquímica e Sistemática Molecular, IB – USP), pela orientação nas técnicas de análise macromolecular; ao colega Emerson Pansarin (Universidade Estadual de Campinas), pela valiosas trocas de idéias, sugestões e por ter me arranjado os programas de análise e edição de seqüências.

Ao Dr. Thomas G. Hartley (Herbarium Australiense, CSIRO, Canberra, Austrália), pelo envio de amostras de plantas australianas (*Acronychia*, *Flindersia*, *Halfordia*, *Melicope*, *Sarcomelicope*); ao Prof. Jair Mafezoli (Universidade Federal do Ceará), pelo envio de amostra de *Sigmatanthus trifoliatius*.

À Profa. Dra. Mariana Cabral de Oliveira e à pós-doutoranda (agora professora) Fungyi do Laboratório de Ficologia do IB-USP, pelo uso do freezer a -80°C para acondicionamento das amostras de ADN.

À Prof. Dra Verônica A. Angialossy e ao Prof. Dr. Gregório Cecantini do Laboratório de Anatomia Vegetal do IB-USP, por permitir o uso do laboratório; às amigas Patrícia Soffiatti e Cláudia Vecchi, pela ajuda e orientação nos cortes anatômicos.

À Tivvy Harvey, Martin Cheek, John Beaman, Simon Mayo, Nicholas Hind e Daniela Zappi, pesquisadores do RBG-Kew, pela grande ajuda e conversas eventuais; à Suzana Baena (RBG-Kew) pelo mapa de distribuição de *Hortia brasiliiana* e *H. oreadica*.

À Victoria Noble (herbário BM), Cecile Aupic e Marc Pignal (herbário P), pelo auxílio durante a visita a esses herbários.

À Maria Alexandra S. C. Escudeiro (Museu Nacional de História Natural, Lisboa), pelo exame da coleção de Domenico Vandelli.

Aos curadores de herbários pelo empréstimo de exsicatas, especialmente ao curador do herbário do New York Botanical Garden (NY), pela doação ao SPF de importantes coleções de *Hortia*.

Ao Prof. Dr. Pedro K. Kiyohara, do Laboratório de Microscopia do Instituto de Física da USP, pelo uso do microscópio eletrônico de varredura e à técnica Simone P. Toledo, por sua assistência e paciência na tomada das fotos.

Às instituições e pessoas pelo auxílio precioso no trabalho de campo: Rosângela e Soter Sarquis (IEPA, Macapá-AP); Regina Célia (EMBRAPA-Belém-PA); Carlos Cid-Ferreira e Rogério Gribel (INPA, Manaus-AM), Ana Angélica Barbosa (HUFU, Uberlândia-MG); Maria Cristina T. B. Messias (OUPR, Ouro Preto-MG); André M. Carvalho (CEPEC, Ilhéus-BA), Wagner Sciarra e colegas (Fazenda Fischer, Onda Verde-SP); Hélio Boudet-Fernandes (MBML, Santa Teresa-ES), Renato de Jesus (Linhares-ES), entre outros.

Ao mateiro Antônio T. Mello, por ter me hospedado em sua casa quando da visita à Manaus.

À Dra. Maria Amélia Cruz-Barros e à pesquisadora Ângela Corrêa do Instituto de Botânica de São Paulo, pela orientação no trabalho de pólen e pela acolhida no seu laboratório.

À técnica Sílvia R. Blanco, pela imensa ajuda na obtenção das seqüências. Sua experiência e boa vontade de ajudar sempre em muito facilitaram o trabalho. Não sei como agradecer!

À Edith Kapinos, responsável pelo banco de ADN de plantas do RBG-Kew (Jodrell Laboratory), por toda a ajuda com as amostras e por ter permitido o uso do laboratório; ao Dion, pela pequena orientação no Jodrell.

Ao Eduardo Kickhöfel, pelas excelentes ilustrações no capítulo 1 e à Lúcia Lohmann pela revisão dos Abstracts.

Aos brasileiros de Kew, Cinthia Sotters, Jovita, Amélia e Cecília, pelas conversas e apoio na minha estada. Agradecimentos especiais ao Edgley César, meu irmão de pensamento e guia turístico eventual, pela ajuda que facilitou muitas coisas. Valeu por tudo!

Aos colegas do Instituto de Botânica, especialmente Ana Paula Prata e Elizeth Anunciação.

Aos meus colegas de laboratório, professores, estagiários, pós-graduandos e funcionário (Abel), pelas conversas, trocas de idéias e ajudas, notadamente Maria Fernanda, Mariana Fantinati, Maria Ana Farinaccio e Mara Magenta.

Ao Amauri, amigo e colega de coletas, pela mão dada na impressão das árvores do capítulo de filogenia, pelo empréstimo da impressora e por várias “quebradas de galho”.

À “Dona” Sílvia, mãe da minha esposa, pela ajuda com as crianças em algumas fases do trabalho.

À minha tia Ana Maria, por todo carinho e ajuda.

À Cristiane, por ser minha irmã.

Aos meus pais, pelo apoio e amor irrestrito.

À Cíntia, minha esposa, por toda a compreensão, carinho e pela nossa vida a dois.

Aos meus filhos, Cecília, Pedro e Mariana. Vocês são o significado de tudo.

ÍNDICE

Introdução geral	1
Capítulo 1. Revisão taxonômica de <i>Hortia</i> Vand. (Rutaceae)	
Resumo/Abstract	4
Introdução	4
Material e métodos	6
Morfologia	6
Polinização e dispersão	19
Tratamento taxonômico	21
Chave para as espécies	22
<i>Hortia brasiliana</i> Vand. ex DC.	23
<i>Hortia coccinea</i> Spruce ex Engl.	27
<i>Hortia excelsa</i> Ducke	28
<i>Hortia longifolia</i> Spruce ex Engl.	31
<i>Hortia neblinensis</i> Maguire & Boom	34
<i>Hortia nudipetala</i> Groppo	35
<i>Hortia oreadica</i> Groppo, Kallunki & Pirani	36
<i>Hortia regia</i> Sandwith	40
<i>Hortia superba</i> Ducke	41
<i>Hortia vandelliana</i> Groppo	44
Bibliografia	47
Lista de exsicatas	49
Índice de nomes científicos em <i>Hortia</i>	52
Capítulo 2. Morfologia polínica em espécies de <i>Hortia</i> (Rutaceae)	
Resumo/Abstract	53
Introdução	53
Material e métodos	54
Resultados e discussão	55
Literatura citada	60
Materiais testemunhas (apêndice 1)	62
Capítulo 3. Filogenia e classificação de Rutaceae baseadas em duas regiões não codificantes do ADN de cloroplasto	
Resumo/Abstract	65
Introdução	66
Material e métodos	70
Resultados	73
Discussão	79
Conclusões	97
Literatura citada	99
Nova proposta de classificação (apêndice 1)	104

Materiais testemunhas (apêndice 2)	105
Conclusão geral	108
Resumo	109
Abstract	110

Apêndices –artigos científicos

1. “Synonymy of *Hortia arborea* with *H. brasiliana* (Rutaceae) and a new species from Brazil” (aceito) 111
2. “Two new species of *Hortia* (Rutaceae) from Amazonia (aceito) 120
3. “Lectotypifications and synonymy in *Hortia* Vand. (Rutaceae) (enviado) 127

ÍNDICE DE FIGURAS E TABELAS

Capítulo 1. Revisão taxonômica de *Hortia* Vand. (Rutaceae)

Fig. 1. Fotografias no campo de <i>H. brasiliana</i> e <i>H. oreadica</i>	12
Fig. 2. Fotografias no campo de <i>H. excelsa</i> , <i>H. longifolia</i> e <i>H. superba</i>	13
Fig. 3. Fotografias de cortes anatômicos em folhas de <i>Hortia</i>	14
Fig. 4. Eletromicrografias de flor, folha e tricomas de <i>Hortia</i>	16
Fig. 5. Prancha de <i>H. brasiliana</i> e <i>H. coccinea</i>	29
Fig. 6. Prancha de <i>H. excelsa</i> , <i>H. longifolia</i> e <i>H. neblinensis</i>	32
Fig. 7. Prancha de <i>H. nudipetala</i> , <i>H. oreadica</i> e <i>H. vandelliana</i>	39
Fig. 8. Prancha de <i>H. regia</i> e <i>H. superba</i>	43
Fig. 9. Distribuição geográfica das espécies de <i>Hortia</i>	46

Capítulo 2. Morfologia polínica em espécies de *Hortia* (Rutaceae)

Tab. 1. Valores para os eixos P e E	56
Tab. 2. Valores para os colpos, endoaberturas e exina	57
Fig. 1. Distribuição das medidas do eixo P	58
Fig. 2. Distribuição das medidas do eixo E	58
Fig. 3. Grãos de pólen em <i>H. brasiliana</i> , <i>H. coccinea</i> , <i>H. excelsa</i> e <i>H. longifolia</i>	63
Fig. 4. Grãos de pólen em <i>H. nudipetala</i> , <i>H. oreadica</i> , <i>H. regia</i> , <i>H. superba</i> e <i>H. vandelliana</i>	64

Capítulo 3. Filogenia e classificação de Rutaceae baseadas em duas regiões não codificantes do ADN de cloroplasto

Tab. 1. Classificação infrafamiliar de Engler	69
Tab. 2. Quadro-resumo dos resultados obtidos	74
Fig. 1. Árvore de consenso da análise do íntron do <i>rps-16</i>	76
Fig. 2. Árvore de consenso da análise da região <i>trnL-trnF</i>	77
Fig. 3. Árvore de consenso da análise combinada	78
Fig. 4. Árvore mostrando comprimento dos ramos na análise combinada	80
Tab. 3. Sumário das tribos de Rutoideae	89
Fig. 5. Plotagem de algumas características morfológicas na árvore de consenso da análise combinada	95

Apêndice 1

Fig. 1. Prancha de <i>H. oreadica</i>	118
Fig. 2. Distribuição geográfica de <i>H. brasiliana</i> e <i>H. oreadica</i>	119

Apêndice 2

Fig. 1. Prancha de <i>H. nudipetala</i>	124
Fig. 2. Prancha de <i>H. vandelliana</i>	125
Fig. 3. Distribuição geográfica de <i>H. nudipetala</i> e <i>H. vandelliana</i>	126

INTRODUÇÃO GERAL

Rutaceae é uma família com 150 gêneros e 1500-1600 espécies, com larga distribuição nas regiões tropicais e subtropicais do mundo. Poucos gêneros estão presentes em regiões temperadas. É mais conhecida entre nós pelo gênero *Citrus*, com várias espécies produtoras de variedades de laranjas, limões, tangerinas, cidras, agrupadas pela denominação de cítricos, de elevada importância econômica. A popular arruda (algumas espécies do gênero *Ruta*), tão usada em rituais afro-brasileiros e na crença do povo é também da família, sendo o seu gênero típico. Gêneros neotropicais são importantes economicamente, em especial pela madeira clara de alto valor, destacando-se o pau-amarelo (*Euxylophora*), o pau-marfim (*Balfourodendron*) e o guarantã (*Esenbeckia*).

Do ponto de vista da sistemática, Rutaceae ainda parece estar longe de ser bem entendida. Desde a última classificação de Engler (1931), que em extensa monografia dividiu Rutaceae em 7 subfamílias e tratou todos os seus gêneros, informações de diversas fontes vêm se avolumando, provenientes não só de dados morfológicos, mas também anatômicos, quimiotaxonômicos, citogenéticos e mais recentemente de análises macromoleculares, que apontam para a necessidade de profunda revisão da classificação intrafamiliar. Mudanças na delimitação de gêneros também tem ocorrido, notadamente nos últimos 30 anos, principalmente com os trabalhos de I. Williams no sul da África (Diosmeae), W. Mziray com as Toddaliinae africanas e T. G. Hartley (Euodieae, Flindersiae) e P. G. Wilson (Boroniaceae) na Australásia. Especificamente para a região neotropical, os trabalhos de J. A. Kallunki e J. R. Pirani sobre os gêneros de Galipeinae (as Cuspariinae de Engler) têm contribuído para uma melhor delimitação dos gêneros dessa subtribo, a mais diversa da região neotropical.

O presente trabalho está inserido nesse entendimento da família Rutaceae, partindo do estudo de um gênero neotropical, *Hortia*. Está dividido em capítulos, para facilitar a leitura e a posterior publicação do seu conteúdo. São eles:

Capítulo 1. Revisão taxonômica de *Hortia*. Esse trabalho é uma revisão “clássica”, com avaliação da nomenclatura, tipificações, descrições, delimitação de espécies, chave de identificação, ilustrações e mapas com distribuição geográfica, resultante de análise de material de herbário e intenso trabalho de campo, realizado em vários estados (AM, AP, BA, ES, GO, MG, MS, PA, SP). Esse gênero foi escolhido por ser o único gênero neotropical da subtribo Toddaliinae, segundo a classificação de Engler (1931), e por nunca ter sido objeto de revisão. Trata-se de um gênero exclusivamente neotropical, com a maioria das suas espécies ocorrendo na região amazônica, caracterizadas por serem espécies lenhosas, quase todas arbóreas, de folhas simples chegando a 1 metro ou mais de comprimento em algumas espécies, agrupadas no ápice dos ramos, inflorescências terminais amplas, corimbiformes, muito vistosas, com flores 5-meras avermelhadas a róseas, isostêmones, com 5 carpelos totalmente unidos, sendo o fruto uma baga com epicarpo coriáceo. Essas últimas três características (flor isostêmones, gineceu totalmente sincárpico, fruto indeiscente) é que levaram Engler (1931) a posicionar *Hortia* em Toddaliinae, sendo o fruto do tipo baga único entre as Rutaceae nativas do

neotrópico. São reconhecidas dez espécies, a maioria delas ocorrendo no Brasil. Este trabalho foi realizado no Laboratório de Sistemática do Instituto de Biociências-USP, e incluiu a visita a herbários europeus (BM, K, P). O texto está formatado para publicação na revista *Brittonia*.

Capítulo 2. Estudo palinológico de *Hortia*, envolvendo todas as 10 espécies do gênero. A análise confirmou publicações prévias de que o gênero é estenopolínico, com grãos de pólen subprolatos a euprolatos, 3-colporados, com exina muito espessa e padrão psilado-perforado de ornamentação. Apesar do gênero ser bem caracterizado palinologicamente, o pólen de todas as espécies mostrou grande similaridade, sem variações significativas no padrão de ornamentação da exina, número e forma das aberturas e medidas. As características polínicas também não fornecem informações para o posicionamento de *Hortia* em uma classificação intrafamiliar. Todas as análises foram feitas no Laboratório de Palinologia do Instituto de Botânica de São Paulo, sob a orientação da Dra. Maria Amélia Cruz-Barros e da pesquisadora Ângela A. M. S. Correa.

Capítulo 3. Filogenia e classificação de Rutaceae baseada em duas regiões não codificantes do ADN de cloroplasto. Este trabalho foi inicialmente delineado visando posicionar o gênero *Hortia* na família Rutaceae, com a utilização do método cladístico e dados moleculares, além de uma reavaliação da subtribo Toddaliinae *sensu* Engler (1931). O posicionamento de *Hortia* nessa subtribo era insatisfatório e à medida que progrediam os meus estudos em Rutaceae, tornava-se claro que Engler alocou em Toddaliinae gêneros da África, Australásia e América que eram filogeneticamente menos relacionados entre si do que com gêneros de outras tribos e até de outras subfamílias. Para um estudo do parentesco desses gêneros, vários outros gêneros de outras subtribos deveriam ser incluídos na análise, o que foi feito através de trabalho de coleta e contatos com outros pesquisadores brasileiros e principalmente estrangeiros. Representantes de todas as subfamílias, tribos e quase todas as subtribos de Rutaceae *sensu* Engler (1931) e Swingle & Reece (1967, para a subfamília Aurantioideae) foram incluídos, além de *Cneorum* e *Ptaeroxylon*, sugeridos no estudo de Chase *et al.* (1999) como pertencentes a Rutaceae, posicionamento acatado por APG II (2003). As análises isoladas do íntron do gene *rps-16* e da região *trnL-trnF* e dos dados combinados, além de evidências principalmente da quimiotaxonomia, citogenética e dados macromoleculares de outros fragmentos (notadamente para *rbcL* e *atpB*, Chase *et al.* 1999) possibilitaram não só um melhor entendimento da filogenia da família, mas também uma proposição de circunscrição mais adequada para o grupo, com uma nova proposta de classificação infrafamiliar, diante da necessidade de abandonar a classificação de Engler (1931). As análises foram realizadas no Laboratório de Fitoquímica e Sistemática Molecular do Instituto de Biociências (USP), com a colaboração da Profa. Dra. Maria Luíza Salatino. A consulta à biblioteca do RBG-Kew em muito enriqueceu esse capítulo. O texto está formatado para publicação na revista *American Journal of Botany*.

Os apêndices 1, 2 e 3 são trabalhos enviados e aceitos (1 e 2) para publicação, com descrição de espécies novas, sinonimizações e lectotipificações no gênero *Hortia*. O conteúdo desses artigos é diretamente relacionado com a revisão do gênero contida no capítulo 1.

Apesar do projeto inicial para o capítulo de filogenia ter sido grandemente expandido (de uma subtribo para toda a família Rutaceae), os resultados obtidos foram extremamente compensadores. Novas questões surgiram, e espera-se que os dados e discussões contidas no presente trabalho sirvam de base para novos estudos filogenéticos dessa família tão complexa taxonomicamente.

Referências:

- APG II. 2003. An updated of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.
- Chase, M. W., Morton, M. M. & Kallunki, J. A. 1999. Phylogenetic relationships of Rutaceae: a cladistic analysis of the subfamilies using evidence from *rbcL* and *atpB* sequence variations. *American Journal of Botany* 86(8): 1191-1199.
- Engler, A. 1931. Rutaceae. In Engler, H.G.A. & Prantl, K. (eds) Die natürlichen Pflanzenfamilien ed. 2, 19a. Wilhelm Engelmann. Leipzig p. 187-359.
- Swingle, W. T. & Reece, P. C. 1967. The botany of *Citrus* and its wild relatives. In W. Reuther, H. J. Webber & L. D. Bachelor (eds.) the Citrus industry, vol. 1, History, world distribution, botany, and varieties, p. 190-430. University of California, Berkeley, California, USA.

CAPÍTULO 1

REVISÃO TAXONÔMICA DE *HORTIA* VAND. (RUTACEAE)¹

Resumo. Uma revisão taxonômica do gênero *Hortia* (Rutaceae) é apresentada. Trata-se de um táxon neotropical, com a maioria das suas espécies ocorrendo na região amazônica, caracterizadas por serem espécies lenhosas, quase todas arbóreas, de folhas simples agrupadas próximo ao ápice dos ramos, inflorescências terminais lenhosas, amplas e vistosas, flores avermelhadas a róseas e frutos bagas com glândulas oleíferas abundantes. São reconhecidas neste trabalho dez espécies para o gênero, a maioria delas ocorrendo no Brasil. Chave para as espécies, descrições, ilustrações, sinônimos e comentários sobre a fenologia, distribuição geográfica, usos econômicos e ecologia de cada espécie são apresentados.

Abstract. A taxonomic revision of the genus *Hortia* (Rutaceae) is presented. *Hortia* is a neotropical taxon; most of the species occur in the Amazonian region. The species are woody, almost all trees, with simple leaves crowded near the apices of the branches, showy broad corymbose terminal inflorescences, reddish to pink flowers, and baccate fruits with abundant oils glands. Ten species are recognized here, most of them occurring in Brazil. Key to the species, descriptions, synonyms, illustrations, as well as comments on the geographic distribution, ecology and economic uses of each species are presented.

INTRODUÇÃO

Hortia é um gênero exclusivamente neotropical, composto por 10 espécies, distribuídas desde o Panamá e norte da América do Sul (em especial na Amazônia), até o centro e leste do Brasil (ver figura 9). São plantas na maioria arbóreas, sendo também encontrados arbustos, caracterizadas por apresentar ramos ascendentes e pouco ramificados, com folhas simples, geralmente grandes, patentes a eretas, concentradas no ápice dos ramos. As flores são sempre bissexuadas, actinomorfas, isostêmones, com pétalas livres, carnosas, geralmente hirsutas ou vilosas na face adaxial ou com indumento restrito a um tufo na porção basal da face adaxial. O fruto é sempre do tipo baba, de epicarpo coriáceo com numerosas glândulas oleíferas, lembrando uma laranja ou limão, e meso e endocarpo suculentos. Tal tipo de fruto diferencia os representantes do gênero *Hortia* de todos os outros gêneros de Rutaceae nativos da América do Sul. Um histórico taxonômico do gênero é apresentado no **Apêndice 1** (Groppo *et al.* não publicado)

O aspecto mais notável das plantas desse gênero são, talvez, as inflorescências corimbiformes, sempre terminais, muito amplas, com eixos robustos, dotadas de flores vermelhas a róseas. A robustez das inflorescências pode estar relacionada ao tipo de polinização dessas espécies (como *Hortia oreadica* Groppo,

¹ As espécies e sinonímias novas, além de mudanças nomenclaturais, não são aqui consideradas validamente publicadas, tanto nesse capítulo quanto nos subseqüentes (apêndices inclusive).

Kallunki & Pirani), realizada na maioria por insetos, mas também por aves, que chegam a andar sobre elas quando da coleta do néctar, transportando o pólen nas patas (Barbosa 1999).

O gênero *Hortia* foi posicionado por Engler (1874) na tribo Toddalieae da Série III, por apresentar flores com gineceu sincárpico, 5-carpelar e fruto indeiscente. Essa tribo seria a base para o estabelecimento da subfamília Toddalioideae, proposta por Engler em 1896. Na mesma publicação, Engler divide a subfamília em cinco subtribos (com uma única tribo, Toddalieae), posicionando *Hortia* na subtribo Toddaliinae, por apresentar, além das características citadas acima, flores actinomorfas, bissexuadas e haplostêmones, com fruto tipo "drupa" (na realidade baga). Engler (1931) posicionou outros 12 gêneros nesta subtribo, quase todos do Velho Mundo; *Hortia* é da região neotropical e *Casimiroa edulis* La Llave ex Lex. atinge a América Central (Costa Rica como limite sul).

Silva *et al.* (1988), em trabalho mais recente baseado em química de metabólitos secundários, posicionam *Hortia* junto a outros gêneros pertencentes à subfamília Rutoideae, em um agrupamento informal denominado "*Cusparia*-tribe". No mesmo trabalho os gêneros da subtribo Toddaliinae aparecem pulverizados em outras tribos informais. Morton & Kallunki (1993), ao analisar as características polínicas da subtribo Cuspariinae (hoje Galipeinae), que continha a maioria dos gêneros da "*Cusparia*-tribe" de Silva *et al.* (1988), concluíram que o grupo apresenta grande variabilidade polínica, mas que não caberia posicionar *Hortia* (também analisado) em Cuspariinae com base na palinologia. Análises utilizando as regiões *trnL-trnF* e o íntron do *rps-16* (capítulo 3) indicam que *Hortia* constitui um grupo monofilético e irmão a *Adiscanthus* (Galipeae, Rutoideae), sendo mais relacionada filogeneticamente com gêneros de Rutaceae neotropicais do que com outros representantes de Toddaliinae.

Vandelli (1788) descreveu *Hortia* de uma maneira muito sucinta, sem citar um epíteto para seu novo gênero nem espécimes examinados. Essa primeira descrição deu margem a confusões na tipificação do gênero e na correta aplicação dos nomes *H. arborea* Engl. e *H. brasiliana* Vand. ex DC., sanadas por Groppo *et al.* (ver Apêndice 1). Após a descrição de Vandelli, novas espécies foram descritas para o gênero (Taubert 1892, Huber 1909, Ducke 1822, Sandwith 1931, Gleason 1933, Ducke 1935a, 1935b, Cuatrecasas 1962, Maguire & Boom 1989, Groppo *et al.* Apêndice 1, Groppo & Pirani, Apêndice 2), elevando para 15 o número de nomes validamente publicados para o gênero. Além desses trabalhos de descrição de espécies novas, o gênero *Hortia* foi tratado, do ponto de vista taxonômico, também em trabalhos que englobam a família Rutaceae como um todo ou em floras locais, como Engler (1874, 1896 e 1931), Cowan (1967), Albuquerque (1968, 1976), Porter & Elias (1979) e Pirani (1999 e 2002).

Este trabalho tem por objetivos prover uma revisão do gênero *Hortia*, visando atualizar a sua nomenclatura, além de fornecer dados conhecimentos sobre morfologia, circunscrição das espécies, distribuição geográfica, habitats preferenciais e ecologia, além de possíveis usos econômicos para as espécies do gênero.

MATERIAL E MÉTODOS

A revisão de *Hortia* foi realizada com base na análise de materiais depositados em herbários estrangeiros e nacionais, citados ao longo do texto, além de coletas e observações realizadas em campo. Alguns espécimes ("material representativo") estão citados por completo na parte da espécie correspondente e no final do texto uma lista de todas as exsicatas analisadas é fornecida. As estruturas foram estudadas com auxílio de um microscópio estereoscópico. Todas as análises das estruturas foram realizadas no Laboratório de Sistemática Vegetal do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

Nas descrições utilizou-se Radford *et al.* (1974) e Hickey (1979) para a definição dos termos sobre folhas, indumento e outras estruturas. Apenas estruturas adultas ou completamente desenvolvidas de materiais coletados ou previamente depositadas em herbários foram utilizados. As medidas de folhas foram tomadas diretamente de materiais herborizados. As flores e frutos de materiais herborizados foram reidratados em água fervente com algumas gotas de glicerina antes de serem realizados os desenhos e medições. Foi dada preferência sempre à utilização de materiais frescos coletados e fixados em álcool 70°. A definição da inflorescência seguiu os conceitos de Weberling (1989). Spuji (1994) foi utilizado para a definição do tipo de fruto. Dados como altura da planta, diâmetro do fuste, cor das estruturas como flor e fruto, ambiente em que ocorre, altitude e local de ocorrência foram retirados de exsicatas e literatura, além de serem observados em campo. Os nomes populares e possíveis usos econômicos foram retirados da literatura e das exsicatas, estando citadas no corpo do texto. As obras *princeps* foram abreviadas de acordo com Stafleu & Cowan (1976-1988), sendo utilizado Bridson & Smith (1991) para a abreviação dos periódicos. As citações dos autores de táxons seguem as recomendações de Brummitt & Powell (1992).

Cortes anatômicos de folhas foram realizados em algumas espécies. As lâminas foram montadas de acordo com a metodologia proposta por Kraus *et al.* (1998). Eletromicrografias de folhas e tricomas foram obtidas em um microscópio eletrônico de varredura Jeol JSM 840A no Laboratório de Microscopia, Instituto de Física da Universidade de São Paulo (São Paulo, Brasil).

MORFOLOGIA

HÁBITO

Quase todas as espécies do gênero são arbóreas, algumas de grande porte, como *Hortia excelsa* Ducke, das matas de terra firme do Pará e Amapá, que pode chegar a 38 m de altura (Rabelo & Cardoso 2000). A maioria das espécies amazônicas chega a ca. 20m, como *H. longifolia* Engl., *H. superba* Ducke e *H. coccinea* Engl. Os indivíduos de *H. longifolia* e *H. superba* atingem porte menor quando ocorrem em formações mais

abertas, como nas campinas da região amazônica, sobre solos arenosos. *H. longifolia* pode assumir porte arbustivo ("shrubby tree", como citado em *Thomas et al. 5447*) com vários ramos simples ou pouco ramificados de 3-7 m de altura partindo de uma base lenhosa a poucos centímetros do solo. *H. nudipetala* provavelmente adquire o mesmo hábito, com menor porte (2-3m de altura). Já *H. oreadica* possui hábito arbustivo com um sistema subterrâneo bem desenvolvido. *H. brasiliana* exibe hábito preferencialmente arbóreo, porém os indivíduos que ocorrem em locais sujeitos a corte ou queimadas induzidas em áreas mais abertas exibem hábito arbustivo, sem a base lenhosa grossa de *H. oreadica* Groppo *et al.*, atingindo porém maior altura (ca. 2,5m).

Os ramos de todas as espécies do gênero são muito característicos, ascendentes e pouco ramificados, exibindo as folhas espiraladamente arrançadas no ápice, lembrando espécies de *Himatanthus* (Apocynaceae). Essas características, aliadas às folhas coriáceas, geralmente amplas, patentes ou eretas, facilitam a sua visualização em campo, mesmo a certa distância.

Cada ramo caulinar de *Hortia* tem crescimento monopodial. Ramificações laterais vão surgindo à medida que a planta cresce. Entretanto, como as inflorescências são terminais, o crescimento ulterior de cada ramo se processa pela atividade de gemas subjacentes às inflorescências.

CASCA E LENHO, MADEIRA.

A casca morta (externa) é sulcada a suberosa (*H. neblinensis* Maguire & Boom) nas espécies arbóreas de grande porte (*H. excelsa*, *H. regia*, indivíduos mais desenvolvidos de *H. brasiliana*), com sulcos longitudinais e transversais bem desenvolvidos, formando pequenas placas. A espessura da casca externa pode chegar a 2,5 cm (indivíduos de *H. brasiliana* observados em campo). A cor pode variar de acinzentada a castanho-escuro, ocorrendo variação na mesma espécie em diferentes regiões. Nas espécies de árvores mais baixas ou nos indivíduos jovens de espécies altas, a casca é pouco irregular, tendendo a lisa. Em *H. oreadica* os ramos são ocráceos, com pequenos sulcos longitudinais pequenos e finos. Em todas as espécies a casca morta do ápice dos ramos é marcada pelas cicatrizes foliares deltóides a quase circulares, exibindo as marcas dos feixes vasculares em "U", livres.

A casca viva (interna) geralmente é pouco distinta ou indistinta do lenho. Quando distinta, possui um tom amarelado um pouco mais pálido. Em *H. longifolia* a casca interna é muito distinta, de cor alaranjada (ca. 0,8-1 cm de espessura), com pequenas estrias brancas e avermelhadas longitudinais (indivíduos observados em matas de terra firme e campinas de Manaus).

O lenho de todas as espécies é amarelado (cor mantida inclusive no sistema subterrâneo de *H. oreadica*, ver figuras 1D, 1I e 2J) pálido, como em muitos outros gêneros da família Rutaceae, o que justifica alguns nomes populares dados a algumas espécies, como em *H. excelsa*: pau-amarelo (Record & Hess 1940) e pau-marfim (Albuquerque 1976, citada erroneamente como *H. superba*). O cerne e o albúrnio são indistintos,

podendo estar envolvidos externamente por uma película esbranquiçada (*H. longifolia*). Quando recém cortados, o lenho e a casca interna exalam um cheiro adocicado, forte ou fraco. Em *H. excelsa* esse cheiro lembra a aguardente de cana, daí outro nome popular para essa espécie: cachaceiro (Ducke 1918, Record & Hess 1940). Em *H. longifolia* é reportado cheiro suave de "pimenta de cheiro" (Assunção *et al.* 533), porém isso não foi notado em indivíduos analisados em campo.

A madeira é muito pesada em *H. brasiliiana* (densidade 1,02g/cm³), dura, com textura média, uniforme, grã direita, de média resistência mecânica e muito sujeita ao apodrecimento quando exposta (Lorenzi 1998). Essa caracterização é essencialmente a mesma para a madeira de *H. superba* analisada por Record & Hess (1940), que indicam que a mesma é fácil de ser trabalhada ou dividida. O uso comercial da madeira é muito pequeno. Segundo Lorenzi (1998), a madeira de *H. arborea* (= *H. brasiliiana*) é empregada apenas localmente para serviços de marcenaria leve, usos internos de construção civil, lenha e carvão. É utilizada também como vigas e postes ou mourões (Mexia 4612). Segundo Record & Hess (1940), a madeira de *H. superba* possui qualidades semelhantes à do "maple" (ácer ou bordo-sacarino, gênero *Acer*, Aceraceae ou atualmente Sapindaceae *s.l.*), porém seu uso comercial é dificultado pela "escassez" de indivíduos da espécie.

FOLHAS

As folhas das espécies de *Hortia* são simples, alternas, de margem inteira, patentes a eretas, dispostas de maneira espiralada, mais concentradas na porção distal dos ramos. Geralmente são de tamanho considerável, amplas a estreitas, podendo atingir mais de 1 m de comprimento em algumas espécies amazônicas (*H. excelsa* e *H. superba*). Em *H. oreadica*, *H. coccinea*, *H. vandelliana* Groppo e *H. nudipetala* Groppo elas são geralmente menores, não ultrapassando 30 cm de comprimento. As folhas em ramos com inflorescências são sempre menores, ocorrendo diminuição do tamanho até a base da mesma (ver figura 5C). A lâmina possui consistência (sub-)coriácea a fortemente coriácea (*H. vandelliana*), sendo sempre discolor, com a face adaxial geralmente lustrosa, verde-escura, a abaxial de um verde pálido. A superfície pode variar de lisa (maioria das espécies) a bulada (*H. superba*, fracamente bulada ou plana em *H. excelsa*). As glândulas oleíferas, típicas da família Rutaceae, estão espalhadas por toda a lâmina, sendo facilmente visíveis em campo como pontos translúcidos, com exceção das espécies com folhas muito espessas (como *H. longifolia*, *H. excelsa* e *H. superba*)

Quase todas as espécies do gênero possuem folhas glabras. Exceções importantes são *H. excelsa* e *H. superba*, com a face abaxial das folhas pilosas (figura 4B e C). Os tricomas são cilíndricos, simples, retos, com base pouco alargada, capitados (sob estereomicroscópio), a cabeça muito pequena em relação ao resto. Estão espalhados por toda a lâmina, sendo mais comuns sobre as nervuras secundárias e terciárias. Em *H. superba* eles tendem a ser mais longos e abundantes que em *H. excelsa*. Em *H. regia* há tricomas esparsos restritos à nervura principal, próximo à base, na face abaxial.

A maioria das espécies possui lâmina com base atenuada a longamente atenuada, decurrente no pecíolo. Este último é sempre espessado na base, geralmente semi-cilíndrico. Nas espécies amazônicas de folhas amplas e em *H. oreadica* está virtualmente ausente, ou é de difícil distinção. Exceções importantes são *H. coccinea* e *H. nudipetala*, onde o pecíolo é bem evidente.

A nervação é sempre broquidódroma. A nervura principal é robusta, plana a proeminente na face adaxial e proeminente a muito proeminente na abaxial. As nervuras secundárias são retas ou arqueadas, geralmente paralelas, em ângulo moderado (estreito a moderado em *H. vandelliana*), proeminentes ou imersas no mesofilo. Em muitas espécies, os arcos distais das nervuras unem-se em linha mais ou menos reta próximo à margem foliar, formando uma nervura infra-marginal evidente, muito proeminente em algumas espécies. Em todas as espécies são encontradas nervuras intersecundárias, retas, geralmente alcançando os arcos

As nervuras terciárias podem ser evidentes ou não, algumas vezes formando um retículo evidente em ambas as faces (*H. nudipetala*). Em *H. vandelliana* as nervuras secundárias e terciárias não são evidentes em ambas as faces, dada a consistência fortemente coriácea da lâmina.

Dede (1962), ao estudar o padrão de venação foliar em espécies de 80 gêneros de Rutaceae, relacionou a estrutura espacial das nervuras com as cavidades secretoras, encontrando sete padrões de venação para a família. Segundo esse estudo, *H. brasiliiana* (única espécie do gênero analisada) possuiria o padrão do tipo I ("sunburst venation pattern"), caracterizado por possuir as nervuras terminando no limite da cavidade, em um desenho próximo ao sol (a cavidade) e seus raios (as nervuras). Segundo ele, esse tipo de nervação é raro em Rutaceae, sendo encontrado similar apenas em espécies de *Ptelea*.

As folhas são dorsiventrais, com o parênquima paliçádico bem distinto do lacunoso; as glândulas são bem evidentes em corte (figura 3A). Os estômatos estão localizados apenas na face abaxial (figura 4A). Em espécies com folhas maiores (como indivíduos analisados de *Hortia excelsa*, *H. longifolia* e *H. superba*) ocorre crescimento secundário (figura 3C), provavelmente para aumentar a sustentação em folhas de até 1m de comprimento.

Em todas as espécies analisadas foi observada a formação de cordões de floema (*H. brasiliiana*, *H. longifolia*, *H. oreadica*) ou feixes vasculares (ou seja, com tecido floemático e xilemático, *H. excelsa*, *H. superba*) inclusos no parênquima medular (nervura mediana) das folhas (ver figura 3B, C, E, F). Essas estruturas são pela primeira vez reportadas para Rutaceae (cf. figura 3D, de *Esenbeckia grandiflora*, sem essas estruturas) sendo provável autapomorfia do gênero. A posse de tais estruturas pode estar ligada à necessidade de transporte mais efetivo de seiva em folhas muito amplas e de vida mais longa (como deve ocorrer em *Hortia*, Flávia G. de Pinna, comunicação pessoal). A ocorrência de tais estruturas em *H. oreadica*, uma espécie de cerrado, poder indicar talvez uma origem de ancestrais de folhas mais amplas. Alternativamente, a aquisição de tais estruturas pode ter auxiliado na colonização de áreas em ambientes mais chuvosos e estáveis, presente nas áreas de floresta amazônica. A origem e distribuição dessas estruturas deve ser melhor estudada.

INFLORESCÊNCIAS

As inflorescências no gênero *Hortia* são amplas, vistosas, terminais, corimbiformes, longo-pedunculadas, multifloras, com ramos (sub-)lenhosos, muito ramificadas nas maioria das espécies. O tamanho pode variar muito, de ca. 8-9 cm de comprimento e diâmetro em *H. coccinea* e *H. nudipetala*, chegando a ca. 90 cm de diâmetro em *H. superba*. Geralmente os ramos são complanados a quase cilíndricos e portam pequenas fissuras longitudinais. Os ramos da inflorescência vão diminuindo de espessura em direção ao topo, sem haver distinção na espessura entre o eixo principal e os ramos laterais em um mesmo nível.

Em materiais de herbário muitas vezes tem-se a falsa impressão de que as inflorescências são axilares, ocorrendo próximas ao ápice do ramo, notadamente quando já em estágio de infrutescência. Isso se deve ao desenvolvimento de um ou dois ramos originados de gemas axilares localizadas abaixo das inflorescências, que permaneceram dormentes durante a floração e que podem começar a se desenvolver em ramos durante a frutificação.

O eixo principal é de difícil visualização em meio à inflorescência, pois não possui dominância aparente sobre os ramos laterais (ver figuras 1A, 2B, E e H). Muitas vezes ele se encontra deslocado para o lado oposto à primeira ramificação, quando ela é alterna. Dificulta ainda a sua visualização o fato dos ramos laterais possuírem a mesma espessura do eixo principal no ponto de ramificação. Entretanto, o eixo principal pode ser evidenciado acompanhando as brácteas que subtendem as ramificações. Os ramos da inflorescência podem estar ramificados alternadamente ou de maneira suboposta ou oposta, em ângulo próximo a 50°-60° em relação ao eixo de origem.

As inflorescências têm sido referidas como panículas (Taubert 1892, Huber 1909, Ducke 1922, 1935a e 1935b, Porter & Elias 1979, Maguire & Boom 1989), panículas corimbosas (Engler 1874, Albuquerque 1968 e 1976), panículas umbeliformes (Lemée 1931), corimbosas-paniculadas (Sandwith 1931, Cuatrecasas 1962), corimbosas (de Candolle 1824), corimbiformes (Engler 1874, Gleason 1933, Albuquerque 1968 e 1976) e tirsóides (Pirani 1999). De acordo com os conceitos de Weberling (1989) as inflorescências podem ser definidas como **pleiotirsóides**: tirsos determinados (tirsóides) heterocládicos onde ocorre a repetição em todos os ramos laterais do padrão de ramificação do eixo principal, e cujos ramos terminam em cimeiras dicasiais. Os ramos laterais (**paracládios**) podem exibir várias ordens de ramificação, ou seja, várias ordens de paracládios são formadas. Em inflorescências muito ramificadas, chega-se até a paracládios de 6ª ou 7ª ordem.

Os ramos laterais proximais de qualquer ordem são sempre mais ramificados e mais alongados que os distais. Com isso, todos os ápices dos ramos atingem aproximadamente a mesma altura ou o centro da inflorescência é pouco elevado. Aliado ao fato de que as ramificações ocorrem em diferentes "ângulos de rotação" (ou seja, as ramificações são "tridimensionais") nas diferentes ordens de paracládios, temos um pleiotirsóide com aspecto de corimbo (por isso dito corimbiforme). Essa tridimensionalidade no padrão de

ramificação da inflorescência, aliada à remoção de ramos usualmente praticada para facilitar a prensagem, e à queda de flores na secagem dificulta o seu entendimento em materiais herborizados.

As últimas ramificações são sempre cimeiras dicasiais, geralmente com 7-8 flores, uma central e duas tríades laterais (figura 7K), os eixos das tríades dispostos perpendicularmente em relação ao eixo do dicásio. As bractéolas (profilos) no pedicelo de cada flor são em número de duas, opostas, deltóides, coriáceas, com a forma das brácteas distais da inflorescência.

Muitas vezes a flor central dos dicásios 7-floros pode estar ausente e então apenas as tríades são notadas. Outras vezes há o desenvolvimento de flores a partir da axila dos profilos (bractéolas) das flores laterais dos dicásios, tornando-os mais ramificados (com 8 a 10 flores). A flor central, que geralmente está localizada abaixo das tríades, abre primeiro, seguida pelas flores centrais das tríades e por último das laterais. Esse padrão de abertura das flores ocorre em todos os ápices dos ramos da inflorescência, sem nenhuma dominância aparente. Com isso, a abertura das flores na superfície da inflorescência nunca é concentrada em um ponto, sendo de maior intensidade quando da abertura das flores laterais das tríades.

Os ramos laterais nas diferentes ordens de paracládios são sempre subtendidos por brácteas. Essas brácteas são na maioria deltóides e coriáceas, diminuindo de tamanho em direção ao topo da inflorescência. Podem ocorrer brácteas foliáceas em algumas espécies com inflorescências muito ramificadas nos ramos proximais (inflorescências frondosas). Em algumas espécies é comum a ocorrência de brácteas proximais coriáceas aglomeradas na base da inflorescência, como em *H. oreadica*, *H. brasiliiana* e *H. longifolia*, mas estas não estão sempre presentes.

As brácteas, principalmente as localizadas na porção proximal da inflorescência (brácteas proximais), apresentam-se muitas vezes "deslocadas" para baixo em relação à ramificação que subtendiam. Desse modo, o eixo lateral parece surgir de um modo "extra-axilar". Isso se dá pelo alongamento exagerado do eixo de origem e do eixo da ramificação após a sua formação (figura 8K). Como a bráctea permanece sobre o mesmo ponto anterior ao alongamento, o efeito final é o seu "deslocamento" (na realidade quem se "deslocou" foi o ramo). Esse fenômeno, de acordo com Weberling (1989) é denominado **concaulescência**, um tipo de metatopia (isto é, deslocamento de qualquer órgão por processos congênitos).

Quando da frutificação, ocorre espessamento adicional dos ramos, especialmente na porção proximal da agora infrutescência. O espessamento também ocorre nos pedicelos dos frutos, propiciando sua sustentação. Após a frutificação e queda dos frutos a estrutura lenhosa da inflorescência resseca e se destaca da planta. Dada sua grande lignificação permanece um tempo considerável no solo até a sua decomposição.

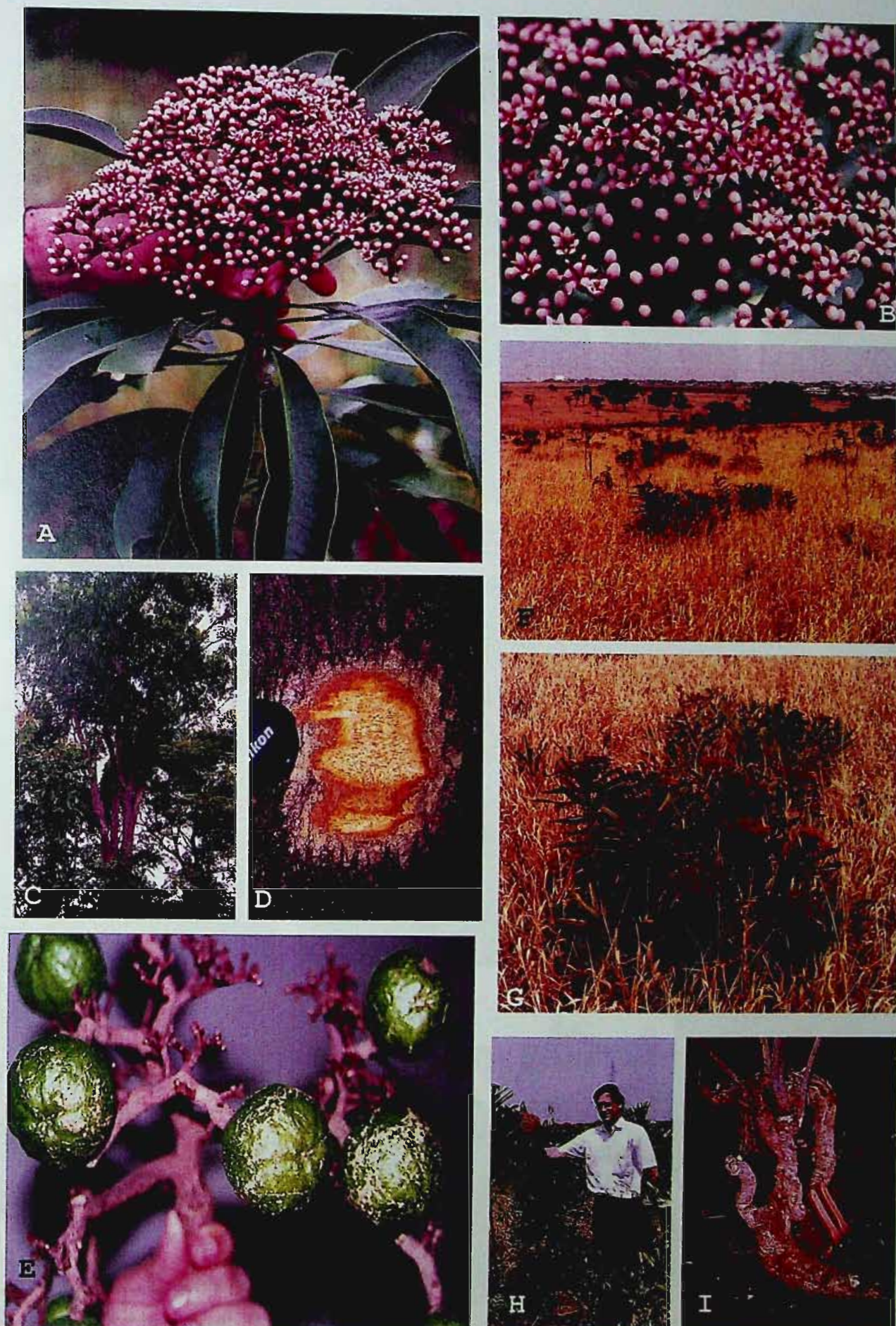


Fig. 1. *Hortia brasiliana*. A. Inflorescência. B. Detalhe da inflorescência, notar filetes em rosa mais forte. C. Indivíduo de cerca de 20m. D. Detalhe da cor do lenho. E. Frutos. *Hortia oreadica*. F. População na localidade típica. G, H. Indivíduos com inflorescências. I. Sistema subterrâneo. A-C, E Mucugê-BA, D. Mariana-MG; F-H Uberlândia- MG; I Rio Verde-GO. Fotos A-E, P. Soffiatti, as outras do autor.



Fig. 2. A-C. *Hortia excelsa*. A. Indivíduo ca. 20 m (seta). B. Inflorescência. C. Detalhe da nervação, notar nervura infra-marginal. D-F *Hortia longifolia*. D. Indivíduo em Campina. E. Inflorescência. F. Detalhe do pecíolo espessado na base. G. Planta jovem H-J. *Hortia superba*. H. Ramo com inflorescência, no detalhe, flor abrindo com tricomas (interior) esbranquiçados. I. indivíduo em Mata de Terra Firme degradada. J. Detalhe da cor do lenho, corte de ca. 20 cm. Fotos do autor. A-C. Porto Grande-AP, D-J Manaus-AM. Fotos do autor, exceto B e E, J. R. Pirani



Fig. 3. Cortes anatómicos transversais de folhas de *Hortia* (exceto E, de *Esenbeckia*), todos da nervura mediana, exceto A. *Hortia brasiliiana*. A. Folha em corte transversal, mostrando parênquima paliçádico (pp), parênquima lacunoso (pl) e glândula oleífera (go). *H. longifolia*. B. Nervura central e cordões de floema (setas) no parênquima. C. Crescimento secundário, no detalhe, cordões de floema (setas). *H. brasiliiana*. D. Região da nervura principal com cordões de floema incluído (cf). *Esenbeckia grandiflora*. E. Região da nervura mediana, exemplo de estrutura sem cordões de floema. *Hortia excelsa*. F. Feixe vascular incluído no parênquima da nervura mediana, mostrando floema (fl) e xilema (xi). A-D. M. Groppo 759, B-C M. Groppo 951. E. M. Groppo 1149. F. M. Groppo 1129. Escalas: A. 0,3mm. B. 1mm. C (incluindo detalhe), D, E. 0,5mm. F. 0,7mm.

FLORES

Perianto. As flores em *Hortia* são relativamente pequenas, pediceladas, actinomorfas, diclamídeas, róseas a avermelhadas, algumas vezes com o interior esbranquiçado (*H. superba*). As flores são na maioria 5-meras, mas flores 4-meras ocasionais foram reportadas pela primeira vez em *H. brasiliana* e *H. oreadica*. Tanto o cálice quanto a corola portam glândulas punctiformes, algumas vezes muito evidentes na forma de pequenas verrucosidades.

O cálice é cotiliforme ou urceolado, coriáceo, com lobos de prefloração quincuncial, arredondados, deltóides a largamente deltóides, geralmente com margem ciliada e ápice apiculado. Em *H. longifolia* muitas vezes o apículo está ausente, sendo os lobos arredondados. Em *H. neblinensis* ele é muito robusto e verrucoso. A cor do cálice geralmente acompanha a cor dos eixos das inflorescências, sendo acastanhado ou rosado. Em todas as espécies é persistente no fruto.

As pétalas são livres, carnosas, valvares, alternas aos lobos do cálice, deltóides a oblongas. No ápice ocorre a formação de um apículo pelo dobramento das margens das pétalas que termina em um prolongamento na forma de acúmen ou múcron inflexo. Na antese as pétalas gradativamente assumem uma posição reflexa, chegando a tocar os lobos do cálice na sua máxima reflexão. Em quase todas as espécies a nervura central da pétala é proeminente na face adaxial.

A face abaxial das pétalas é sempre glabra, mas em quase todas as espécies a face adaxial é tomentosa, vilosa ou com indumento restrito a um tufo na porção basal da face adaxial. A única exceção é *H. nudipetala*, com pétalas inteiramente glabras. Os tricomas são cilíndricos e há uma correspondência entre a distribuição deles nas pétalas e sua ornamentação. Nas espécies onde os tricomas são lisos, estes estão restritos a um tufo na porção basal das pétalas (*H. brasiliana*, *H. longifolia*, *H. oreadica* e *H. vandelliana*); nas espécies com tricomas verruculosos, eles estão a distribuição tos ou mais raramente curvos, dispostos em tufo na porção mediana-basal ou espalhados por quase toda a face adaxial, exceto nas bordas das pétalas. Seu tamanho pode variar de 0,2 mm a pouco mais de 1 mm nas espécies estudadas. Sua cor também é variável, de esbranquiçados (*H. superba*) a púrpureos (maioria das espécies). Em *H. brasiliana* a cor pode variar de púrpura a esbranquiçada. Gleason (1933) refere cor castanha para os tricomas de *H. colombiana* (= *H. brasiliana*), devendo tratar-se de material herborizado.

Androceu. Os estames são livres, em número igual ao das pétalas e alternos a elas, todos funcionais. Não ocorrem estaminódios. O filetes são espessados, em geral adaxialmente achatados e convexos abaxialmente, inseridos em pequenas depressões ou interrupções no disco hipogínico. Possuem coloração mais escura que as pétalas, róseos a avermelhados. As anteras são versáteis, introrsas, oblongas ou lanceoladas, de deiscência longitudinal, com o conectivo dilatado, amareladas mesmo antes da exposição do pólen.

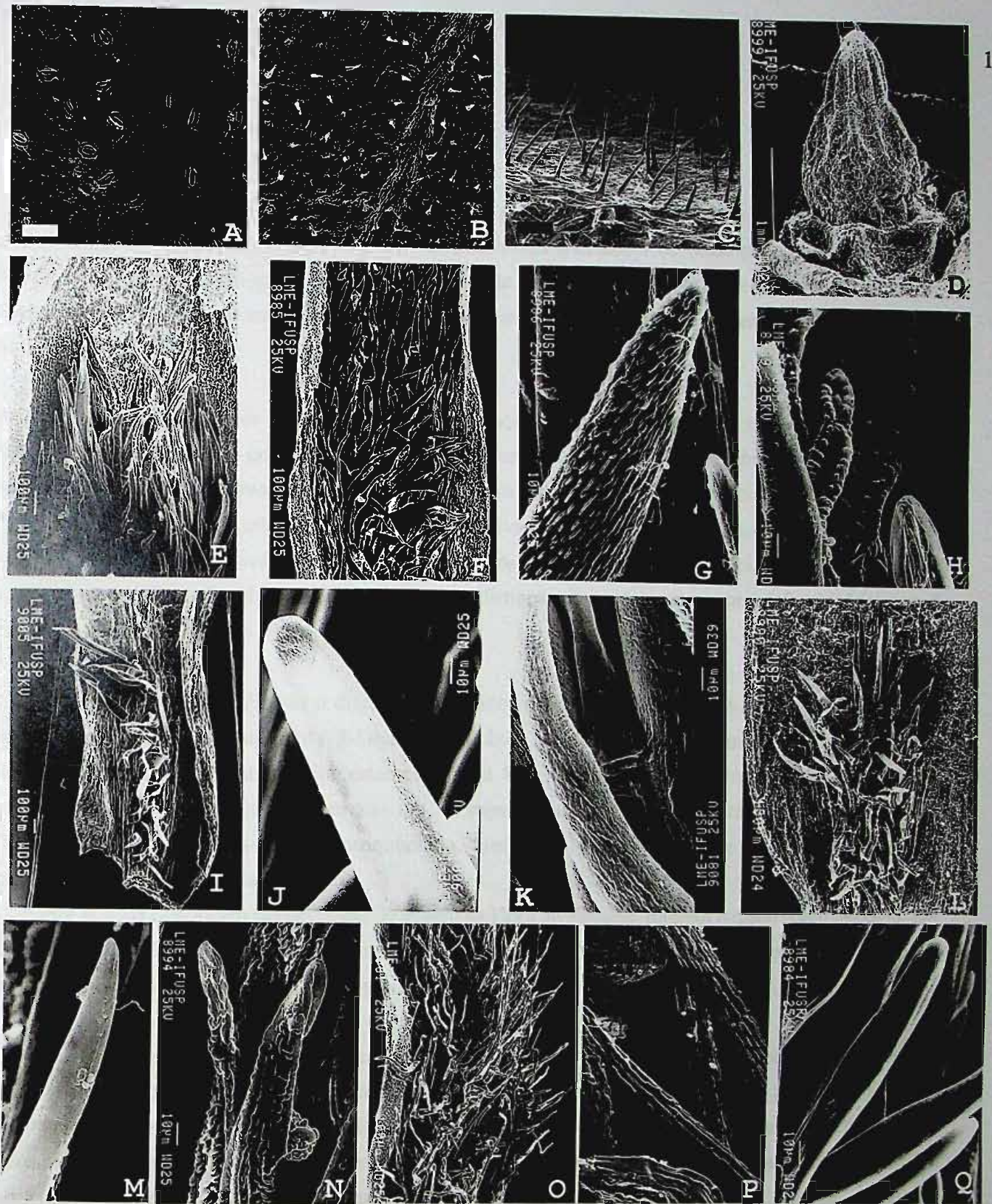


Fig. 4. Eletromicrografias de *Hortia*. *Hortia brasiliana*. A. Estômatos na face abaxial foliar. *H. excelsa*. B. Tricomas na face abaxial foliar. *H. superba*. C. Tricomas na face abaxial foliar. *H. brasiliana*. D. Estigma, ovário e disco (di). E-Q. Tricomas na face adaxial das pétalas, vista geral e/ou detalhes dos tricomas. E. *H. brasiliana* (M. Groppo 759) F-G *H. coccinea*. H. *H. excelsa*. I-J *H. longifolia*. K *H. neblinensis*. L-M. *H. oreadica*. N. *H. regia*. O-P *H. superba*. Q. *H. vandelliana* A, D-E. Groppo 759, B, H. Rabelo & Cardoso 2900. C, O-P. Groppo 950. F-G. Ducke s.n. RB 23761. I-J. Soares 128. K. Silva & Brazão 60881 (tipo). L-M. Nartens 691 N. Henkel & Chin 481. Q. Cid 8538 (tipo). Barra de escalas: A, 0,4mm. B-C. 1mm. Escalas em M e P as mesmas de Q.

Na antese, após a abertura das pétalas e antes que elas se tornem reflexas, os filetes crescem rapidamente, permanecendo eretos, atingindo até pouco mais de duas vezes o tamanho no botão pouco antes da antese. Atingem o tamanho máximo quando da completa expansão reflexiva das pétalas. Nesse estágio as anteras se abrem, liberando o pólen. As anteras, sendo versáteis, sofrem uma ligeira reflexão, expondo a massa polínica e facilitando a polinização.

Pólen. O gênero *Hortia* pode ser definido como estenopolínico, possuindo um tipo polínico característico dentro da família Rutaceae: grão de pólen prolato, 3-colporado, com padrão de escultura da exina punctato-psilado, tamanho médio a grande e parede muito espessada. Análises realizadas por Groppo *et al.* (Capítulo 2) em todas as espécies do gênero confirmaram as observações de Barth (1983), na afirmação de que não ocorrem variações significativas com respeito à escultura da exina, dimensões (entre ca. 37 a 63 μm no maior eixo), número e forma das aberturas, inviabilizando a distinção de espécies em grupos infra-genéricos com base na estrutura polínica.

Disco e ginóforo. Em *Hortia* o disco é hipogínico, completamente adnato ou quase ao ginóforo ou à base do ovário, geralmente 5-lobado, os lobos arredondados ou agudos, intercalados por depressões no local de inserção dos estames (figura 4D). O formato geralmente é cotiliforme, bem evidente na maioria das espécies, exceto em *H. superba*, onde é muito reduzido e anular. Após a fecundação, o disco torna-se mais pronunciado. Um curto ginóforo eleva o ovário em maior ou menor grau, dependendo da espécie.

Porter & Elías (1979), em sua descrição do gênero na Flora do Panamá, referem o disco como nectário. De fato, é muito provável que o disco seja nectarífero, pois em campo foi observado que ele possui cor amarelo-creme, lustrosa, em flores com abundante produção de néctar.

Gineceu. O gineceu em *Hortia* é sincárpico, 5-carpelar e 5-locular, ocasionalmente 4-carpelar e 4-locular em flores 4-meras esporádicas em *H. brasiliiana* e *H. oreadica*, glabro. O ovário é verde, possuindo formato geralmente ovóide ou elipsóide, estando circundado pelo disco no seu $\frac{1}{4}$ a $\frac{1}{5}$ proximal, elevado pelo ginóforo em maior ou menor grau. O estilete pode ser muito reduzido a indistinto (*H. brasiliiana*) ou colunar. A região estigmática é claramente distinta, contrastando pela cor viva, destacada do resto do gineceu, rósea ou avermelhada, semelhante à cor dos filetes e um pouco mais escura que as pétalas.

Os lóculos do ovário são 2-ovulados, mas não raro um dos óvulos do lóculo está abortado, fato que levou Vandelli (1788) e de Candolle (1824) a considerar os lóculos 1-ovulados. Os óvulos são anátropos, crassinucelados, bitegmentados, sobrepostos, o superior ascendente e o inferior pêndulo, inseridos na porção mediana do lóculo, em placentação axial. Sua forma é cônica, mas em vários materiais com óvulos abortados estes se apresentam deformados.

A posição dos óvulos já havia sido corretamente interpretada por Saint-Hilaire (1824). Engler (1874) faz menção apenas à sobreposição dos óvulos, mas na prancha referente a *H. arborea* (= *H. brasiliensis*) na *Flora brasiliensis* (tábula 38) os óvulos superiores e inferiores aparecem pêndulos, de formato obcônico, ou seja, presos ao funículo pela sua porção mais estreita, e não mais larga, como realmente são. Engler também menciona que o lóculo está dividido no meio por um "falso septo transversal incompleto" (tradução de Albuquerque 1976), mencionado também por Lemée (1931), que nada mais é que a massa formada pelos dois funículos juntos na porção mediana do ovário. Contudo, nessa mesma prancha de *H. arborea* não aparece esse falso septo no desenho do ovário em corte longitudinal.

Fruto. O fruto de *Hortia* é muito distinto em relação aos outros gêneros de Rutaceae nativos do Brasil. Pode ser definido como uma baga, globosa a ovóide, de até ca. 6 cm de comprimento (*H. superba*), com epicarpo coriáceo e rugoso, portando abundantes glândulas oleíferas, lembrando uma laranja imatura (*Citrus aurantium* L.) ou uma cidra pequena (*C. medica* L.). O mesocarpo e o endocarpo são fibrosos a esponjosos em frutos imaturos, mas no fruto plenamente desenvolvido eles formam uma polpa carnosa e suculenta, esverdeada, com cheiro característico e desagradável, de sabor azedo-amargo, com os lóculos indistintos na polpa. Na maturidade continua verde ou torna-se amarelado (Sandwith 1931, na descrição original de *H. regia*). As sementes, cerca de 5 a 7 por fruto, sobrepostas, são facilmente removidas do interior da polpa.

Na maioria das vezes, entretanto, o fruto de *Hortia* é referido como drupa ou drupáceo (e.g. Engler 1871, 1894, 1931, Ducke 1922, Lemée 1931, Record & Hess 1940, Albuquerque 1968, 1976, Porter & Elias 1979, Pirani 1999). Exceções são Cuatrecasas (1962), que na descrição original de *H. chocoensis* descreve o fruto como "baga hesperiforme" e Lorenzi (1998), que refere baga para *H. arborea*. Segundo Barroso *et al.* (1999) o fruto de *Hortia* é um drupóide, onde "há a formação de um nukulânio oblongo, com cerca de 5-8 cm de comprimento, de textura lenhosa, anguloso no ápice. O pirênio (*sic*) 5-locular é distinto pela coloração escura". Essas afirmações acima devem refletir o exame de frutos imaturos das diversas espécies do gênero ou de frutos com sementes não viáveis, que caem da planta sem se desenvolver por completo, como observado em indivíduos de *H. longifolia* e *H. superba* de áreas de campina em Manaus. Nos frutos imaturos ou com sementes inviáveis, o mesocarpo e o endocarpo permanecem fibrosos, com aspecto esponjoso, dando a falsa impressão de serem drupas ou drupáceos na maturidade.

Semente e embrião. As sementes em *Hortia* são cônicas, de ca. 0,8-1,2 cm de comprimento. A testa é crustácea, enegrecida, rugulosa, o interior rugoso, com duas lamelas evidentes em corte transversal, originadas dos dois tegumentos do óvulo. O hilo é circular ou anelado, posicionado no meio de uma emarginação mais ou menos evidente na base da semente ou pouco deslocado para um dos lados. A micrópila é pouco evidente, em forma de um anel no ápice da semente. A rafe não é visível.

Na região do hilo há a formação de um tecido esbranquiçado, hialino, que pode chegar até a porção mediana da semente. Este tecido foi notado por Saint-Hilaire (1824), que comenta, de modo correto, sobre a

sua rápida dessecação, o que o deixou em dúvida em nomeá-lo como arilo ou falso arilo. De fato, esse tecido só é notado em materiais frescos ou fixados, tendo sido também referido na coleção de *Guedes et al. PCD 754 (H. brasiliiana)*. Como ele se origina da extremidade do funículo, junto à região do hilo, pode ser definido como arilo, se bem que incipiente. Barroso *et al* (1999) comentam que é muito difícil, sem os recursos da ontogenia e anatomia, descobrir e determinar a origem de certas excrescências das sementes, comentando que é duvidoso considerar importante a diferença entre arilo e arilóide (que seriam estruturas carnosas formadas em torno da exostoma da micrópila, por exemplo).

O embrião é cotiledonar, reto, axial, localizado no centro da semente. Os cotilédones são expandidos, ovais, carnosos e complanados. A radícula é globosa ou quase, localizada acima dos cotilédones, na porção apical e mais aguda da semente, ou seja, ela é superior, como em todas as Rutaceae. A posição da radícula facilita a interpretação da posição da semente no fruto, pois muitas vezes, ao ser retirada a semente da polpa succulenta fica-se em dúvida a respeito da sua correta orientação. O endosperma é carnosos, desenvolvido, dividido em duas partes, envolvendo o embrião completamente. Tanto o embrião quanto o endosperma são esbranquiçados.

Cromossomos. Número cromossômico para o gênero ($x=12$) é conhecido apenas para *H. oreadica*, em material coletado em cerrado de Uberlândia, Minas Gerais (Forni-Marins & Martins 2000). Esse número contrasta com valor de $x=18$, que é o número básico mais comumente encontrado na família (Stace *et al.* 1993). Forni-Martins & Martins (2000) queriam verificar a hipótese da flora herbácea-subarbustiva do cerrado ser mais antiga que a arbórea-arbustiva, essa última hipoteticamente derivada de elementos da Mata Atlântica e Amazônica. Isso se traduziria por números cromossômicos mais altos nas plantas de cerrado do que nas florestas. Essa idéia foi exposta por Morawetz (1990), que afirmou existir uma relação entre poliploidia e fatores ambiental restritivos, sendo importante para a especiação de plantas tropicais em áreas de cerrado, manguezais e dunas. Forni-Marins & Martins (2000) não encontraram variações significativas nos números cromossômicos de táxons relacionados de cerrado e áreas de floresta, propondo a existência de um fluxo bi-direcional de elementos de cerrado e floresta no tempo evolutivo. Estudos cromossômicos nas outras espécies de *Hortia* poderiam ser úteis para apoiar essa hipótese.

POLINIZAÇÃO E DISPERSÃO

Algumas características, como ausência de tubo, leve odor e néctar abundante sugerem que as flores de *Hortia* possam ser entomófilas, de acordo com a classificação de Pijl (1972). De fato, em algumas exsicatas há a informação de que as flores de *H. brasiliiana* e *H. oreadica* são visitadas por insetos ou mais precisamente abelhas (Harley *et al.* 15567, Heringer *et al.* 6932 e 6985, Pereira & Alvarenga 3396). Barbosa (1999), entretanto, em trabalho realizado com *H. oreadica* (citada com *H. brasiliiana*) na região de Uberlândia, Minas Gerais, observou que muitas vezes aves da ordem Passeriformes são os polinizadores

efetivos, chegando a pousar nas inflorescências robustas e recolher o néctar abundante. Segundo essa pesquisadora, as anteras abrem e expõem a massa de pólen, envolvida por alguma substância viscosa, que adere às patas dos pássaros e é carregada para outras flores.

Os frutos carnosos de *Hortia* parecem amadurecer completamente apenas no solo. Em *H. brasiliiana* ele é referido como alimento de pacas e cutias (*Furlan et al. CFCR 447*, *Guedes et al. PCD 754*) e na região de Grão-Mogol, Minas Gerais, a espécie é conhecida como “lima d’anta” (J.R.Pirani, com. pess.). Em recente trabalho, Melo & Tabarelli (2001), ao estudar a dispersão e estrutura da população de *H. arborea* (= *H. brasiliiana*) no Parque Estadual Dois Irmãos, em Recife, relataram que o único dispersor identificado foi a cutia (*Dasyprocta prymnolopha*). Os autores relatam que a maioria dos frutos comidos estava entre 0 e 8 m de distância das matrizes, que possuíam copas ente 2 e 8 metros de circunferência. O mesmo padrão foi encontrado na chuva de frutos e no banco de sementes, ou seja, que caíam ou estavam enterrados na maioria sob a copa das matrizes. Nos experimentos de germinação, observou-se que a taxa era de 0% para as sementes plantadas na submata e de apenas 8% entre as plantadas em clareiras, ou seja, taxas muito baixas de germinação, como já apontado por Lorenzi (1998) para a espécie. Os resultados de Melo & Tabarelli (2001) sugerem que o recrutamento de novos indivíduos deve estar restrito a clareiras naturais. Ressaltam, porém que como a maioria dos frutos, caídos ou removidos pelo dispersor, concentra-se sob a planta-mãe, as possibilidades de recrutamento dependem, em grande parte, da queda da matriz ou pelo menos de parte da copa, abrindo clareiras. Este fato talvez explique em parte o padrão gregário de *H. brasiliiana* em algumas populações da Chapada Diamantina ou de outras áreas observado em campo.

TRATAMENTO TAXONÔMICO

Hortia Vand., Fl. lusit. et brasil. Spec 14. 1788.

Tipo: *Hortia brasiliiana* Vand. ex DC.

Árvores ou arbustos; ramos eretos, glabros, com numerosas cicatrizes na região distal; lenho amarelado, exalando fraco cheiro adocicado quando cortado. Folhas alternas, dispostas espiraladamente no ápice dos ramos, eretas a patentes, simples, discolors, fortemente coriáceas a cartáceas, nervação pinada broquidódroma, com numerosas pontuações translúcidas distribuídas pela lâmina (glândulas oleíferas). Inflorescências terminais, pleiotirsóides ramosos e corimbiformes, amplos, multifloros, com eixos sublenhosos a lenhosos, complanados a cilíndricos, geralmente fissurados. Flores bissexuadas, (4)5-meras, actinomorfas, pediceladas, róseas a avermelhadas, o interior às vezes alvo, glabras, exceto pelas pétalas geralmente pilosas na face adaxial; cálice gamossépalo cotiliforme ou urceolado, coriáceo, quincuncial, lobos deltóides a largamente deltóides, geralmente apiculados; pétalas livres, valvares, carnosas, reflexas na maturidade, ápice apiculado, geralmente com tricomas aglomerados na porção basal ou em toda a face adaxial, raro ausentes (*H. nudipetala*); estames (4)5, alternipetalos; filetes geralmente de cor mais escura que as pétalas, espessados, adaxialmente convexos, abaxialmente cilíndricos, inseridos no disco hipogínico; anteras oblongas, versáteis, conectivo dilatado; disco pouco a muito desenvolvido, cotiliforme ou anular, adnato a um ginóforo curto ou indistinto; gineceu glabro, sincárpico, (4)5-carpelar, (4)5-locular, óvulos por lóculo 2, sobrepostos, anátropos, o superior ascendente, o inferior pêndulo; estilete 1, (4)5-lobado, capitado a reduzido. Fruto baga, epicarpo coriáceo com numerosas glândulas oleíferas, meso e endocarpo carnosos, suculentos; sementes 4-7 por fruto, cônicas, testa crustácea, enegrecida, rugulosa, o interior rugoso; endosperma carnoso, escasso, dividido em duas partes, envolvendo o embrião completamente; embrião cotiledonar, reto, axial, localizado no centro da semente; cotilédones expandidos, ovais, carnosos e complanados; radícula superior, curta, localizada acima dos cotilédones, na porção apical e mais aguda da semente.

Gênero neotropical com 10 espécies, ocorrendo desde o Panamá até o centro-leste do Brasil, com extremo sul no litoral de São Paulo, a maioria das espécies presentes na região amazônica, em áreas de mata de terra firme, em áreas de mata montanas e submontanas, áreas inundáveis de rios, na Mata Atlântica brasileira e em cerrados do Brasil Central, em altitudes próximas ao nível do mar até aproximadamente 1800 m nos sopés andinos.

Chave para as espécies

1. Folhas pubérrulas a pubescentes na face abaxial, esparsamente tricomas na face adaxial; nervura infra-marginal muito proeminente.
2. Lâmina fortemente bulada; últimas ramificações da inflorescência mais delgadas (ca. 2 mm diâm.); pétalas vilosas na face adaxial, tricomas 1-1,2 mm compr.; gineceu oblongo a ovóide (Amazônia Central brasileira) 9. **H. superba**
2. Lâmina plana ou fracamente bulada; últimas ramificações da inflorescência mais robustas (ca. 3-4 mm diâm.); pétalas tomentosas na face adaxial, tricomas 0,5-0,6 mm compr.; gineceu ovóide; (Amapá, norte do Pará, Amazonas e Peru) 3. **H. excelsa**
1. Folhas glabras, ocasionalmente (*H. regia*) pubérrulas na porção basal da nervura principal da face abaxial; nervura infra-marginal pouco proeminente ou ausente.
3. Folhas oblanceoladas a quase lineares, 8-9 vezes mais compridas que largas, grandes (40-84,6 cm compr.); nervuras terciárias não evidentes, imersas no mesófilo 4. **H. longifolia**
3. Folhas oblanceoladas, oblongas, obovais, a largamente obovais, no máximo 7 vezes mais compridas que largas, de comprimento variável; nervuras terciárias evidentes, se não evidentes, então folhas obovais e menores (até ca. 22 cm compr.)
4. Folhas 52-95,5 cm compr., oblanceoladas; eixo das inflorescências e pedicelos pubérrulos.
5. Folhas glabras; cálice verrucoso 5. **H. neblinensis**
5. Folhas pubérrulas na porção basal da nervura central da face abaxial; cálice não verrucoso; 8. **H. regia**
4. Folhas raramente alcançando 41 cm compr., oblanceoladas, obovais, estreitamente oblongas a largamente obovais; eixo das inflorescências e pedicelos glabros.
6. Folhas (sub)sésseis, pecíolo até 4 mm compr.; arbustos formando moitas com sistema subterrâneo bem desenvolvido (cerrados do Brasil Central) 7. **H. oreadica**
6. Folhas pecioladas, pecíolo maior que 1 cm compr.; árvores de mata ou arbustos e arvoretas de margens inundáveis de rios ou savanas amazônicas.
7. Folhas com nervuras 3^{árias} proeminentes em ambas as faces.
8. Pétalas totalmente glabras; folhas estreitamente oblongas a oblanceoladas; arbustos de até 3 m (campinas inundáveis do alto Rio Negro, Brasil) 6. **H. nudipetala**
8. Pétalas com tufo de tricomas na base da face adaxial; folhas obovais, oblanceoladas, a largamente obovais; árvores de mata. 1. **H. brasiliana**
7. Folhas com nervuras 3^{árias} não proeminentes em ambas as faces, imersas no mesófilo (nordeste do estado do Amazonas, Brasil e Venezuela)
9. Pétalas tomentosas em toda a face adaxial, tricomas 0,2-0,3 mm compr.; botões oblongos; folhas coriáceas; nervuras 2^{árias} em ângulo moderado (53°-63°) 2. **H. coccinea**
9. Pétalas com tufo de tricomas na base da face adaxial, tricomas 0,5-0,9 mm compr.; botões ovóides; folhas fortemente coriáceas; nervuras 2^{árias} em ângulo estreito a moderado (35°-53°) 10. **H. vandelliana**

1. **Hortia brasiliana** Vand. ex DC. Prodr. 1: 732. 1824. Tipo: Brasil, Minas Gerais [provavelmente próximo a Mariana], sem coletor, sem data (holótipo: P-JU, foto (F neg. 35742) em IAN, MO).

Hortia arborea Engl. in Mart., Fl. bras. 12(2): 183, tab. 38, fig. 2. 1874. Tipo: "in provincia Rio de Janeiro in silvis ad Macahé," sem data, *Riedel* 468 (Lectótipo K, foto NY neg. 2870; Isolectótipos, GH, LE--n.v, P.; fotos do material destruído de B [F neg. 12493] em F, GH, IAN, MO, NY, SPF); Sintipo, "In provincia Rio de Janeiro ad Canta Gallo", sem data, *Peckolt s.n.* (B, destruído)

Hortia colombiana Gleason, Phytologia 1: 25. 1933. TIPO: Colombia, Boyacá, Upper Chapón, alt. 1500-1800m, 5 Ago 1932 (fl.), *Lawrence* 392 (holótipo NY, isótipos BM, F, GH, K, MO, foto do isótipo de MO em NY, neg. 12677).

Hortia chocoensis Cuatr., Brittonia 14: 50. 1962. TIPO: Colombia, Chocó, Rio Negro, between Quibdó and Tutunendo, 80m elevation, 4 abril 1958 (fl, fr.), *Cuatrecasas & Llano* 24210 (holótipo US, 3 lâminas; isótipos COL e U; foto do holótipo e do isótipo de U no SPF).

Figuras 1A-E, 5A-J.

Árvore ou arvoreta 4-22(-30)m; fuste até 40 cm diâm.; casca externa fissurada, castanha ou acinzentada, casca interna amarelo-pálida, indistinta a pouco distinta do lenho; ramos glabros, esparsamente fissurados. **Folhas** coriáceas, 11,5-29,2(-41)x3-9(-11) cm, glabras; lâmina oboval, largamente oboval a oblanceolada, ápice arredondado a obtuso, raro emarginado, margem inteira, revoluta, espessada, base longamente atenuada, decurrente no pecíolo; nervura principal espessa, plana na face adaxial, proeminente na adaxial; nervuras secundárias 18-25 de cada lado, quase retas, sob ângulo moderado a largo (60°-69°), proeminentes em as ambas faces, não unidas em nervura infra-marginal; nervuras terciárias proeminentes; pecíolo triangular, 1-2,5(-3) cm, espessura 4-5 mm, espessado na base, alado para o ápice, não fissurado. **Inflorescência** 10-19 cm compr., 15-31cm larg., ramos cilíndricos, castanho-avermelhados, com fissuras transversais pequenas, abundantes; espessura do eixo na base 1,2-1,5 cm, 0,2 cm após 4a ramificação; brácteas e bractéolas deltóides, as proximais 2mm compr., 3mm larg., concentradas ou não na base da inflorescência; brácteas distais e bractéolas ca. 1x1 mm, ciliadas; pedicelos 1-2 mm. **Flores** ca. 13 mm diâm., botão ovóide, 6-8 mm compr.; cálice urceolado, lobos (4)5, 1,5-2 mm compr., obtusos, acuminados, ciliados; pétalas (4)5, róseo-púrpuras a vináceas, oblongas, ca. 6x2 mm, com um tufo de tricomas na base da face adaxial; tricomas alvos a púrpura, retos, 0,5-0,9 mm compr.; nervura média evidente na face ventral; apículo ca. 1 mm, mucronado; filetes (4)5, ca. 7x1 mm, inseridos no ápice do disco; anteras ca. 2,5mm comp., oblongas; disco cotiliforme, carnosos, ca. 1mm diâm., totalmente adnato ao ginóforo e base do ovário, (4)5-lobado, lobos arredondados; gineceu ovóide, ca. 3x2mm, imerso no disco no ¼ proximal; ovário (tetra)pentagonal, pouco elevado pelo curto ginóforo; estilete muito reduzido ou até 0,5mm, e aí (4)5-lobado.

Fruto globoso a obovóide, 4,5-5,5x4,5 cm, verde quando maduro; sementes 0,7-1,1x0,3-0,5 cm; cotilédones ca. 5x3 mm.

Distribuição, habitat, fenologia: *H. brasiliiana* é a espécie de *Hortia* com a maior distribuição geográfica conhecida, sendo encontrada no Brasil, desde Pernambuco (um registro) e Bahia até o Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo (um registro), com disjunção na Bolívia (dois registros, em Beni), Colômbia, Equador (um registro) e Panamá. No Brasil habita a Mata Atlântica, em áreas de restinga ou de encostas e "mata de tabuleiro" até as matas mesófilas de planalto, chegando às matas submontanas na Cadeia do Espinhaço, em Minas Gerais e Bahia, em altitudes que variam de 50 m (litoral) até 1120 m (na Cadeia do Espinhaço). Na Colômbia, Equador, Bolívia e Panamá ocorre na Floresta Amazônica, em matas de terra firme, e nas florestas montanas e submontanas da Cordilheira dos Andes, em altitudes próximas do nível do mar até ca. 1800 m. Segundo Lorenzi (1998), é espécie muito freqüente na Zona da Mata de Minas Gerais, principalmente no vale do rio Doce, onde pode ocorrer em populações quase puras. Floresce durante quase o ano todo, com maior predominância nos meses de janeiro a junho (Brasil) e novembro a março (nos demais países), com maior representatividade de frutos de julho a setembro (março a junho nas coleções extra-brasileiras).

Nomes vulgares: BOLÍVIA, depto. Beni: **isonaranja** (em chácobo, *Stijhoorn 691* e *Bergeron 14*), **catcha** (em espanhol, *Stijhoorn 691*). BRASIL: **durão** (*Santos 133, 651*), **paratudo**, **pratudo** (Lorenzi 1998, várias exsicatas provenientes de Minas Gerais e Bahia) **para-tudo-vermelho** (*Folli 52*), **laranjinha** (*Lima 49-264*), **coronel** (Lorenzi 1998, sul da Bahia), **casca d'anta** (Lorenzi 1998, exsicatas provenientes de Minas Gerais e Rio de Janeiro), **lima d'anta** (*Furlan et al. CFCR 447*), **limão-bravo** (algumas exsicatas da Bahia), **limão-de-forquilha** (*Fernandes & Mattos s.n.*), **limeirinha** (*Arouck-Ferreira 39*), **tiborna** (*Moreira 831, Arouck-Ferreira 831*). COLÔMBIA: **pacó** (*Cuatrecasas & Llano 24210*, Cuatrecasas 1962, na descrição original de *H. chocoensis*). EQUADOR: **cucharillo terug** (índios Awá, *Tipaz 1222*). PANAMÃ: **nusmas** (índios kuna, *Nevers 7428, 7438 e 7481*).

Usos: segundo Lorenzi (1998), a madeira de *H. brasiliiana* é empregada apenas localmente para serviços de marcenaria leve, usos internos de construção civil, lenha e carvão. É utilizada também para confecção de vigas e postes ou mourões (*Mexia 4612*). No Brasil a casca de *H. brasiliiana* é retirada para serem fabricados remédios caseiros, principalmente contra febre (Pio-Corrêa 1984) e malária (*Fróes 12627*, exsicata de NY). Não é raro, em coletas, encontrar indivíduos com um dos lados do tronco com a casca raspada na porção basal para esse fim. Na Bolívia (Beni) é utilizado um decocto da raiz para o tratamento de diarreias, vômitos e problemas do fígado (*Stijhoorn 691*).

Ilustrações: Engler (1874), Lorenzi (1998, fotos coloridas), ambos como *H. arborea*

Hortia brasiliiana é mais conhecida pelo sinônimo *H. arborea* Engl. (ver comentários no **Apêndice 1**). É caracterizada pelas folhas obovais, oblanceoladas a largamente obovais, largas, pelas inflorescências com numerosas fissuras longitudinais, flores com cálice urceolado, o ovário ovóide com estilete ausente a cônico, muito reduzido. As folhas podem sofrer grande variação do tamanho, sendo que as de espécimes analisados na Cadeia do Espinhaço (Brasil) apresentam folhas menores quando comparados com espécimes coletados no litoral da Bahia e Zona da Mata de Minas Gerais. Nos caracteres florais a espécie é quase idêntica à *H. oreadica* (erroneamente conhecida como *H. brasiliiana*, ver **Apêndice 1**) que possui estilete um pouco mais desenvolvido e ovário não pentagonal, possuindo porém frutos de dimensões menores.

Em materiais examinados em exsicatas e observações de campo foi constatada a presença de flores 4-meras ocasionais. A presença dessas flores não está, aparentemente, relacionada a uma região geográfica, pois foram constatadas em materiais provenientes de diferentes regiões.

Os indivíduos encontrados na Cadeia do Espinhaço atingem geralmente alturas menores se comparados com aqueles encontrados no litoral e Zona da Mata Mineira. Isso está provavelmente relacionado com características edáficas e pluviométricas de cada região. Na porção baiana da Cadeia do Espinhaço foram observados indivíduos aparentemente arbustivos de *H. brasiliiana*. Entretanto, parece que tais indivíduos estão em área de corte e queimada induzida periódica, sendo encontrados em "carrascais" ou em beira de estradas. Nesse sentido, tais indivíduos arbustivos seriam na verdade árvores cortadas ou queimadas que rebrotaram. Em certos trechos foram observados indivíduos de 15m em área de mata degradada, em solo com muita serapilheira e indivíduos "arbustivos" na beira da estrada.

Apesar da aparente disjunção, *H. colombiana* Gleason e *H. chocoensis* Cuatr. são consideradas sinônimos de *H. brasiliiana*. Gleason (1933), na descrição original de *H. colombiana*, comenta que essa espécie é muito similar à *H. brasiliiana*, diferindo porém por apresentar flores maiores, folhas pecioladas e inflorescências sem brácteas. A referência a folhas pecioladas (obviamente em oposição à folhas sésseis) indica que ele estava se referindo à *H. oreadica*. De qualquer forma, a referência de flores maiores para *H. colombiana* não é verdadeira nem em relação à *H. brasiliiana* nem *H. oreadica*. O formato, tamanho de folhas e pecíolo do tipo de *H. colombiana* e de outros materiais analisados provenientes da Colômbia, Equador, Bolívia, Panamá e norte do Brasil estão dentro da variação desses caracteres para *H. brasiliiana*. As características florais são idênticas entre as duas espécies, inclusive os tricomas na face adaxial das pétalas, formato do ovário e comprimento do estilete. A referência a inflorescências sem brácteas é estranha, pois o tipo de *H. colombiana* as possui em todas as ramificações da inflorescência. Gleason deve ter feito referência à brácteas na base da inflorescência, que podem ocorrer ou não em *H. brasiliiana*.

Cuatrecasas (1962) também compara sua nova espécie com *H. brasiliiana* (provavelmente também *H. oreadica*), diferindo por possuir folhas com nervação mais marcada, folhas pecioladas, brácteas da inflorescência menores e obtusas, cálice quase truncado e estiletos quase inexistente. A análise do material tipo de *H. chocoensis* e de outras coletas realizadas em Chocó, Colômbia (a maioria identificada previamente

como *H. colombiana* Gleason) demonstrou que as características distintivas de *H. chocoensis*, assim com *H. colombiana*, caem dentro da variação de *H. brasiliana*. Alguns materiais apresentaram folhas largamente obovais, mas mesmo em Chocó existe uma grande variação no formato foliar.

Hortia badinii M.A. Lisboa é um *nomen nudum* que aparece em todas as exsicatas provenientes do OUPR (e.g. *Badini & Zurlo s.n.* OUPR 7681) e em algumas publicações como Waterman & Grundon (1983). Este nome, de acordo com informações pessoais de pesquisadores da Universidade de Ouro Preto (Minas Gerais, Brasil), foi dado por Lisboa para designar indivíduos de *Hortia* com tricomas brancos nas flores (ao invés de róseos). Análises morfológicas e observações em campo realizada na cidade de Mariana (a "localidade típica" dessa espécie, em Minas Gerais), não sustentam o reconhecimento desse táxon.

Outras coleções representativas examinadas: BOLÍVIA. **Beni:** Vaca Diez, Alto-Ivón, 11°45'S, 66°02'W, 200msm. Jun 1992 (fl., fr.), *Bergeron 14* (LPB, NY).

BRASIL. **Bahia:** Andaraí-Mucugê, estrada velha, 6 Dez 1980 (fl, fr), *Furlan et al. CFCR 447* (NY, SPF); Barra da Estiva, alt. ca. 1100m, 41°18'W, 13°35'S, 28 Jan 1974 (fl), *Harley et al. 15567* (K, IPA); Cairu, 25 Out 1984 (fl, fr), *Silva & Santos 1788* (CEPEC, MBM); Encruzilhada, 15°44'S, 41°09'W, 960m alt., 9 Ago 1984 (fr), *Lima & Santos 162* (HRB, ICN, MBM); Ibicoara, 12°35' S, 41°23' W, 21 Out 1986 (botões), *Assis et al. 423* (ICN); Ilhéus, Mata da Esperança, 14°46'55"S, 39°04'09"W, ca. 50m alt., 27 Set 1994 (fl), *Thomas et al. 10634* (MBM, NY, SPF); entre Ituaçu e Barra da Estiva, 13°42'15"S, 41°18'07"W, ca. 1033 m, 16 Maio 2001 (fl, fr), *Groppo Jr. et al. 750* (SPF); Lençóis, 7km N de Lençóis, 12°31'02"S, 41°21'41"W, 11 Out 1987 (fl), *Queiroz et al. 1972* 11 Oct 1987 (HUEFS, SPF); Marau, 5 Out 1965 (fl), *Belém 1839* (IAN); Morro do Chapéu, 11°39'43"S, 40°52'13"W, alt. 870m, 11 Jul 2000 (fl), *Carneiro-Torres et al. 204* (HUEFS); Mucugê, rodovia BA-142, 13°30'26"S, 41°20'50"W, ca. 1120m, 17 Maio 2001 (fl), *Groppo Jr. et al. 759* (SPF); Porto Seguro, km 6 do ramal da BR 5, 15 Nov 1963 (fl, fr), *Duarte 8025* (HB, R, RB, SP, UEC); Santa Cruz de Cabralia, 220m alt., 17 Out 1978 (fl), *Mori et al. 10768* (IPA); Seabra, estrada Seabra-Tanquinho, 2 Jun 1982 (fl), *Fernandes & Matos s.n.* (EAC,SPF); Una, Maruim, 12 Maio 1981 (estéril), *Mori et al. s.n.* (CEPEC). **Espírito Santo:** Domingos Martins, 15 Jan 1947 (fl), *Roth 1725* (RB); Linhares, Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce, 13 Nov 1978 (fl), *Folli 52* (CVRD, INPA, RB, SPF); Santa Teresa, Estação Biológica de Santa Lúcia, 11 Abril 1988 (fr), *Boudet-Fernandes 2442* (MBML, MO). **Minas Gerais:** Acaiaca, 19 Abril 1974 (fl) *Badini & Zurlo s.n.* (OUPR 7681); Berilo, 30 Abril 1991 (fl), *Carvalho & Silva 247* (BHCB); Bom Jesus da Madeira, 20°43'S 42°25'W, 850m alt, 13 Mar 1994 (fl) *Leoni 2486* (GFJP, SPF); Catas Altas da Noruega, 14 Mar 1971 (fl) *Badini s.n.* (OUPR 7675); Caratinga, 11 May 1989 (fl), *Pequeno & Costa 243* (BHCB); idem, 15 Abril 1992 (fl), *Costa e Silva et al. 19970* (BHCB); Congonhas do Norte, estrada para Cruz dos Alves, 18°53'S 43°43'W, 1000m alt, 2 Mar 1998 (fl) *Pirani et al. 4153* (NY,SPF); Coronel Pacheco, Estação Experimental de Café, 15 Maio 1941 (fl), *Heringer 602* (SP); Descoberto, Reserva Biológica da Represa do Grama, 11 Jan 2001 (fl), *Castro et al. 96F* (CESJ, SPF); Mar de Espanha, 1 Abril 1961 (fl), *Sick 785* (HB); Grão-Mogol, próximo ao campo de aviação, ca. 1000m alt, 16°37'S, 42°52'W, 28 Maio 1989 (fl), *Prado et al. CFCR 12059* (F, BHCB, SPF); Itambé do Mato Dentro, 19°21'S, 43°19'W, 950m alt, 23 Set 1981 (fl), *Almeida 173* (HUEFS, RB); Mariana, 26 Mar 2001 (fl, fr), *Groppo Jr. & Ulwin 655* (SPF); Minas Novas, Reserva Biológica de Acauã/IEF, s.d. (fr) *Stehmann et al. 1449 SR-162* (BHCB, SPF); Rio Novo, 1848 (fl), *Araújo s.n.* (R); Rio Vermelho, Carvalhais, 19 Jun 1985 (fl) *Menandro 95* (CVRD); Serro, a 20km da cidade, 19 Mar 1963 (fl), *Mendes-Magalhães 18939* (HB, IAS, NY); São Gonçalo do Rio Abaixo, Abril 1987 (fl) *Pedralli et al. 8* (HXBH); Tombos, 2 Maio 1941 (botões), *Oliveira s.n.* (IAN 15080); Viçosa, Escola de Agricultura, 15 Abril 1930 (fl), *Mexia 4612* (VIC); Virgem da Lapa, Campo Alegre, 22 Nov 1964 (fl), *Duarte 8559 & Pereira 9329* (HB). **Pernambuco:** Recife, Mata de Dois Irmãos, 15 Jul 1949 (fl), *Lima 49-264* (IAN, IPA). **Rio de Janeiro:** Miguel Pereira, distrito de Governador Portella, 1931 (fl), *Machado Nunez 131* (R); Pirai ("Pirahy") 11 Jan 1934 (estéril), *Peckolt s.n.* (R); Rio de Janeiro, 1946 (fl), *Kuhlmann s.n.* (R, RB); Santa Maria Madalena, distrito de Santo Antônio de

Imbé, Abril 1932 (fl), *Brade & Santos Lima 11788* (R); Serra dos Órgãos, 3 Maio 1880 (fl) *Glaziou 11849* (K, P, R); Teresópolis, Bôa-Fé, 14 May 1943 (fl), *Velloso 417* (R). São Paulo: rodovia Bertioiga-São Sebastião, 18 Maio 1972 (fl), *Souza s.n.* (IAC 22823).

COLÔMBIA. **Chocó:** 32km S of Quibdó on Quibdó-Istmina road, alt. 50m, 8 Jan 1979 (fl.), *Gentry & Renteria 23817* (HUA, MO, NY); Carretera Quibdó-Guayabal, Duatá, Orillas del río Duatá, alt. 40m, 26 Abril 1975 (fr.), *Forero 1233* (COL, MO); **Valle:** bajo Calima, road to Juanchaco Palmeras, 3°55'N, 77°02'W, alt. ca. 50m, 18 Jul 1984 (estéril), *Gentry 48296* (CUVC). Remedios, Sitio La Calera, Desviación de la Carretera Remedios-Zaragoza hacia Segovia, 7°06'N, 74°45'W, 900 msm, 16-17 Dez 1997 (estéril), *Roldán 3067* (HUA).

EQUADOR. **Carchi.** Tulcan Cantón, Paroquia Tobar Donoso, Reserva Indígena Awá, 01°00'N, 78°24'W, 650-100m, 12-28 Jun 1992 (fr.), *Tipaz 1222* (BRIT, MO, QCNE). Cordillera del Cóndor, 1 km al oeste del desacamento militar Cóndor Mirador, Cuenca alta del Rio Tundayme, 03°37'53"S, 78°24'07"W, alt. 1750m, 16 Dez 2000 (botões), *Cerna 430* (NY, MO).

PANAMÁ. **Colón,** Santa Rita Ridge road, 4 miles from Transishmian highway to Agua Clara weather station, alt. ca 500m, 11 Dez 1973 (fl.) *Gentry 8848* (MO 2x); **Panamá:** Alto de Pacora, 21 Mar 1997 (fr.), *Galdames 3759* (F, NY); **San Blas,** Cangandi, 9°24'N, 79°24'W, elev. 30 m, 27 Mar 1986 (fl.) *Nevers 7438* (MO); El Llano-Cartí road, km 26,5, 9°19'N, 78°55'W, elev. 175m, 9 Mar 1985 (fr.), *Nevers 5072* (MO, NY)

2. **Hortia coccinea** Spruce ex Engl. in Mart. & Eichl., Fl. bras. 12(2): 183. 1874. Tipo: Brasil, Amazonas "secus Rio Negro, inter Barcellos et San Gabriel", Dez 1851 (fl), *Spruce 2006* (holótipo B, destruído; lectótipo K, isolectótipos BM, C n.v., GH 2x, K, MG, NY 2x; foto do lectótipo de K em NY; foto do isolectótipo de C em GH e MO (ambos neg. 22048).

Figura 5K-S

Arbusto a arvoreta 1-2m alt; ramos glabros, esparsamente fissurados. **Folhas** coriáceas, 15,2-22,1x3,4-7,9 cm, glabras; lâmina elíptica a oboval, ápice acuminado a agudo, raro retuso, margem inteira a subcrenulada, espessada, base atenuada; nervura principal espessa, plana na face adaxial, proeminente na abaxial; nervuras secundárias 15-18 de cada lado, curvas, sob ângulo moderado (53°-63°), pouco evidentes a não evidentes em ambas as faces, unidas em nervura infra-marginal não evidente; nervuras terciárias não proeminentes, imersas no mesofilo; pecíolo triangular, 1,8-4,2 cm, espessura 4-5 mm, pouco espessado na base, com pequena ala vestigial em toda extensão. **Inflorescência** 10-13 cm compr., 7-9 cm larg., ramos cilíndricos, com fissuras transversais pequenas, abundantes; espessura do eixo na base 0,8 cm, 0,1-0,2 cm após 4a ramificação; brácteas e bractéolas deltóides, as proximais 2 mm compr., 3 mm larg.; brácteas distais e bractéolas ca. 1x1 mm, ciliadas; pedicelos 2-3 mm. **Flores** ca. 14 mm diâm., botão oblongo, ca. 8 mm compr.; cálice cotiliforme, 5 lobos ca. 1,5 mm compr., agudos, acuminados, ciliados; pétalas 5, róseo-purpúreas, elíptico-oblongas, ca. 7x2 mm, tomentosas em toda a face adaxial; tricomas escarlates (Engler 1874), apressos, 0,2-0,3 mm compr.; nervura média não evidente; apículo 1 mm, afilado; filetes ca. 9x0,9 mm, inseridos no porção lateral do disco; anteras 2,5 mm compr., oblongas; disco cotiliforme, ca. 0,6 mm diâm., totalmente adnato ao ginóforo e à base do ovário, hialino, 5-lobado pelas cicatrizes da inserção dos estames; gineceu ovóide, ca. 5x2 mm, imerso no disco no ¼ proximal; ovário inconspicuamente 5-lobado, elevado pelo ginóforo; estilete 5-

lobado, ca. 1 mm, região estigmática reta; óvulos estriado-reticulados, ca. 0,7 mm compr, cônicos. **Frutos** maduros não vistos.

Distribuição, habitat, fenologia: espécie conhecida de poucas coletas da região norte-noroeste da Floresta Amazônica, da região do rio Negro, estado do Amazonas (Brasil), entre os municípios de Barcelos e São Gabriel da Cachoeira, ocorrendo nas margens inundáveis de seus afluentes e na Venezuela, na bacia dos rios Casiquiare e Orinoco, em altitudes de 13-140m, nas savanas amazônicas sobre solos arenosos e formações vegetacionais ribeirinhas. Coletada com flores nos meses de setembro a fevereiro, frutos (imatuross) em fevereiro.

Hortia coccinea é caracterizada por suas folhas relativamente pequenas (ca. 15 a 22 cm de compr.), distintamente pecioladas, pelos botões oblongos e pelas pétalas tomentosas em toda a face adaxial. O ginóforo é evidente e maior se comparado com outras espécies do gênero. O disco é hialino, muito característico, totalmente adnato ao ginóforo e à base do ovário, com os estames inseridos na sua porção lateral.

Informações sobre as lectotipificações no **Apêndice 3**.

Outros materiais examinados: BRASIL. **Amazonas**: rio Curicuariary, afluente do rio Negro, 16 Out 1931 (fl.), *Ducke s.n.* (K, INPA 50602, P, RB 23761).

VENEZUELA. **Amazonas**: Cerro Yapacana, Rio Orinoco, alt. 13 m, 31 Dec 1950 (botões), *Maguire et al.* 30492 (NY); Casiquiare, 50km above mouth of rio Pacimoni, 120m alt, 27 Nov 1953 (botões), *Maguire et al.* 36650 (F, K, NY, RB); idem, 120 m alt., 27 Nov 1953 (botões), *Maguire et al.* 36657 (NY); idem, rios Pacimoni-Yatua, 100-140m elevation, 7 Feb 1954 (fl., fr. imatuross), *B. Maguire* 37564 (NY! 2x); idem, Laguna del Paciba, 10 Feb 1991 (fl.), *Collela et al.* 2071 (NY, SPF); Atabapo, laja Cúcuta, 03°12'N, 67°24'W, 100msnm, Set 1989 (fl.), *Velazco* 1055 (NY).

3. *Hortia excelsa* Ducke, Arch. do Jardim Botânico do Rio de Janeiro 3: 182. 1922. TIPO: Brasil, Pará, "in silvis primaevis prope Gurupá", 12 Ago 1918, *Ducke s.n.* (holótipo RB 17193!, 2 lâminas, isótipos BM, MG, foto do isótipo de MG em NY e SPF)

Figuras 2A-C, 6A-F.

Árvore 20-38m; fuste ca. 40 cm diâm.; casca externa fissurada, acinzentada, casca interna amarelo-pálida, indistinta do lenho; ramos glabros, esparsamente fissurados. **Folhas** coriáceas, 60-120x15-24cm, plana a fracamente bulada, pubérulas na face abaxial, com tricomas esparsos na adaxial; lâmina oblanceolada, ápice arredondado, raro acuminado, margem inteira, espessada, revoluta a fortemente revoluta na base, base longamente atenuada; nervura principal espessa, pouco proeminente na face adaxial, muito proeminente na abaxial; nervuras secundárias 40-55 de cada lado, quase retas, sob ângulo moderado a largo (58°-70°), sulcadas na face abaxial, proeminentes na adaxial, unidas em nervura infra-marginal muito proeminente;

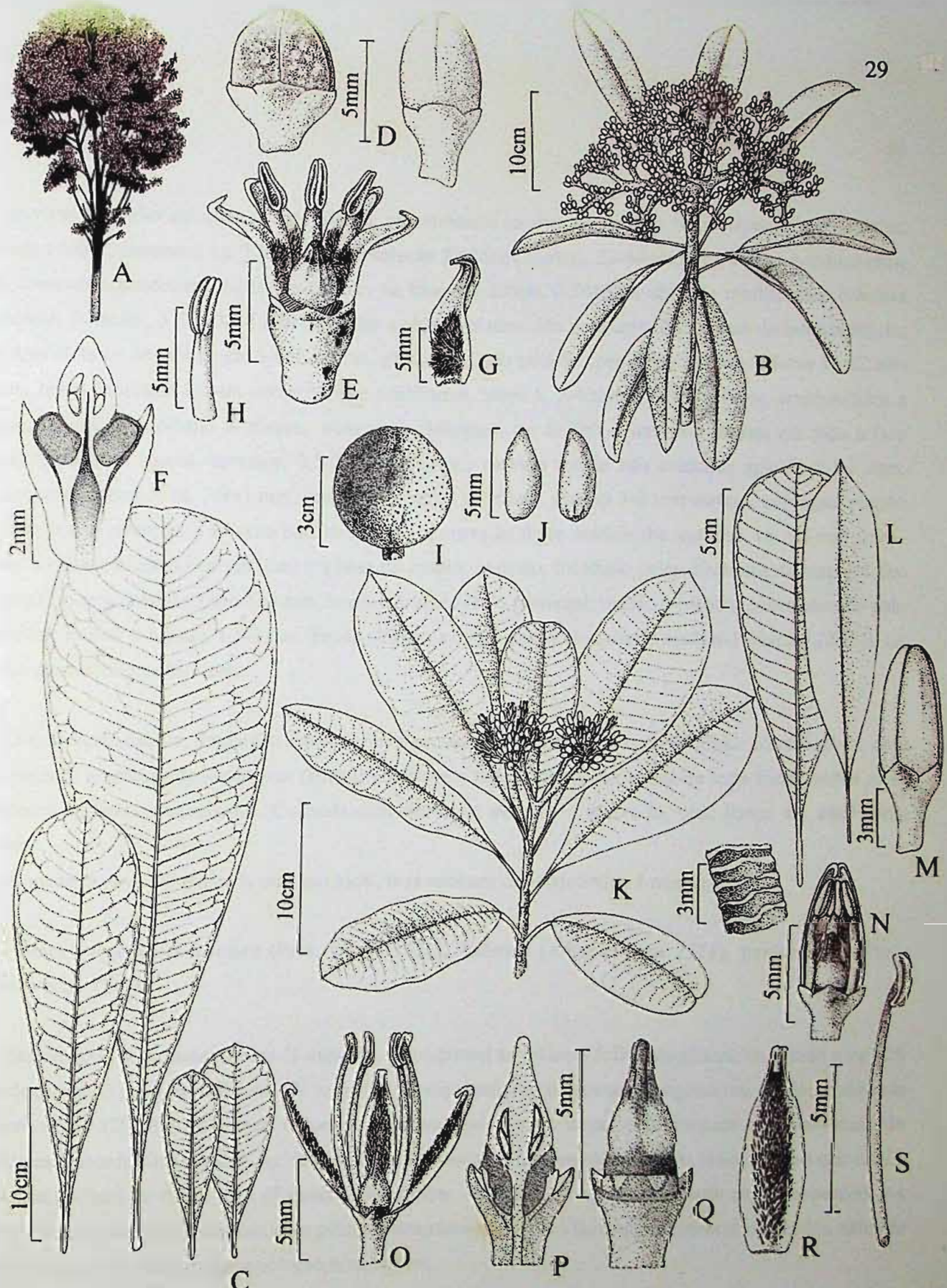


Fig. 5. *Hortia brasiliana*. A. Hábito, note ramos ascendentes. B. Inflorescência. C. Dois pares de folhas de diferentes materiais, as folhas menores em cada par retiradas próximo da inflorescência. D. Botões. E. Flor, uma pétala e dois estames removidos. F. Gineceu em corte longitudinal. F. Pétala, notar tufo de tricomas. H. Estame. I. Fruto J. Semente em duas vistas. *Hortia coccinea*. K. Hábito L. Folhas em diferentes materiais M. Botão N. Botão aberto, uma pétala e dois estames removidos. O. Flor em antese, duas pétalas e um estame removidos. P. Gineceu em corte longitudinal. Q. Gineceu, notar cicatrizes da inserção dos estames no disco. R. Pétala, face adaxial. S. Estame. [(A-basedo em foto de Lorenzi (1998, p. 301); B, D (botão à direita) e E-H Groppo 750 (SPF); C. par à esquerda, Groppo & Ubwin 655 (SPF), par à direita, Groppo 751 (SPF); D. botão à esquerda Gentry & Renteria 23817 (MO), 1-3 Groppo 759 (SPF); K, M-S Ducke s.n. (INPA 23761); L. folha à esquerda Spruce 2006 (NY), folha à direita Maguire & Wurdack 36650 (RB)].

nervuras terciárias sulcadas na face adaxial, proeminentes na abaxial; pecíolo muito espessado, triangular, 0-8mm compr., espessura ca. 1,0cm. **Inflorescência** 20-26cm compr., 23-44cm larg., ramos complanados, não fissurados, pubérulos; espessura do eixo na base 1,2-2,0cm, 0,3-0,5cm após 4ª ramificação; brácteas proximais foliáceas, 3-3,5x0,9-1,5cm, deltóides a oblanceoladas, não concentradas na base da inflorescência; brácteas distais e bractéolas ca. 3-6x1,5-3mm, geralmente não ciliadas; pedicelos 3-6 mm. **Flores** 15-22 mm diâm., botão ovóide, 9-13 mm compr.; cálice cotiliforme, lobos 5, 3-4 mm compr., obtusos, arredondados a truncados, ciliados; pétalas 5, róseas, oblongas a deltóides, ca. 6-10x4-6 mm, tomentosas em toda a face adaxial; tricomas róseos, apressos, 0,5-0,6 mm compr.; nervura média não evidente; apículo 1,5-2 mm, mucronado; filetes 5, ca. 7-9x1 mm, inseridos no ápice do disco; anteras 3-4 mm compr., oblongas, porção inferior pouco prolongada além da base do filete, não curvada; disco cotiliforme, carnoso, ca. 1,5 mm diâm., quase totalmente adnato ao ginóforo e à base do ovário, carnoso, 5-lobado pelas cicatrizes da inserção dos estames; gineceu ovóide, ca. 4-5x3 mm, imerso no disco no ¼ proximal; ovário 5-lobado, pouco elevado pelo ginóforo; estilete 5-lobado, 1,5-2 mm. **Fruto** globoso a ovóide, amarelo quando maduro (*Vásquez 22857*), ca. 4x3,5 cm; sementes não vistas.

Distribuição, habitat, fenologia: espécie com algumas coletas nos estados do Amapá e norte do Pará, com um registro no estado do Amazonas (Brasil) e outro em Loreto, Peru, em matas de terra firme, sobre solos argilosos ou arenosos-argilosos. Coletada com flores de outubro a fevereiro, com frutos em abril (uma coleta).

A madeira deve ser utilizada para uso local, mas nenhum uso econômico é reportado.

Nomes vulgares: **cachaceiro** (Pará, Ducke 1922), **folheiro** (Amapá, *Rosa 1314*), **pau-marfim** (Pará, Prance *et al.* 1559).

Essa espécie é, juntamente com *H. superba*, a que possui as maiores folhas do gênero, chegando a ter 120 cm de compr. É muito semelhante à *H. superba*, principalmente nos caracteres vegetativos, sendo geralmente árvore maior (20-38m alt.), com folhas buladas um pouco mais largas e geralmente com densidade de tricomas menor na face abaxial. As inflorescências possuem as últimas ramificações mais robustas que em *H. superba* (3-5mm de diâm. após 4ª ramificação contra ca. 2mm após 4ª ramificação em *H. superba*). As flores são maiores em *H. excelsa*, com pétalas tomentosas em toda a face adaxial (exceto na borda), além de características do ovário e disco colocados na chave.

As coleções *Fróes 33785* e *Vásquez et al. 22857* (Borba, no Amazonas e Loreto, Peru respectivamente) poderiam indicar distribuições disjuntas dessa espécie, mais coletadas no Amápa e Pará. É mais provável, porém, que essa distribuição seja reflexo da ausência de coletas em grande parte da Amazônia.

Outros materiais representativos examinados: BRASIL. **Amapá**, Oiapoque, BR-156, road between Calçoene and Oiapoque, ca. 3°0'N, 51°30'W, 6 Dez 1984 (fl.), *Rabelo & Cardoso 2900* (F, K, MG, NY,

HAMAB); contagem entre Porto Planchon e Serra do Navio, 10-15 Dez 1976 (estéril), *Rosa 1314* (MG, foto no SPF); Porto Grande, estrada Macapá-Serra do Navio, 00°38'28,7"N, 51°48'34"W, alt. ca. 120m alt, 28 Nov 2002 (estéril), *Grosso Jr. et al. 1129* (HAMAB, SPF). **Amazonas**, Borba, região do rio Madeira, rio Canumã, 12 Nov 1957 (fl.), *Fróes 33785* (IAN). **Pará**, Gurupá, rio Camutá afluente do Pucuruí, 28 Set 1997 (botões), *Almeida & Oliveira 2001* (IAN, MG); Gurupá *in silvis humosis non inundatis*, 27 Fev. 1923 (infl. velha), *Ducke s.n.* (B, destruído, RB 10518, foto do material de B no F, GH, IAN, MO, NY e SPF, todos neg. 12494); Ilha do Breu, rio Pacajá and Muirapiranga, 50°38'-50°50'W, 2°33'-2°50'S, 6 Dez 1965 (botões), *Prance et al. 1559* (F, K, NY, IAN).

PERU. **Loreto**: Maynas Province, Distrito Sargento Lores, Constancia, 04°09'29"S, 72°57'41"W, 123m alt., 10 Abr 1997 (infl. velha, fr.) *Vásquez et al. 22857* (MO, NY).

4. **Hortia longifolia** Spruce ex Engl. in Mart. & Eichl., Fl. Bras. 12(2): 184. 1874. Tipo: Brasil, "prope Barra", prov. Rio Negro, Mar - Ago 1851, Spruce 1484 - holótipo B, destruído, lectótipo K; isolectótipos BM, C n.v., GH, K 2x, MG, NY; foto do lectótipo em NY (neg. 2872); foto do isolectótipo de C em F, GH, IAN e MO (todos neg. 22049).

Hortia duckei Huber. Boletim do Museu Emilio Goeldi 5(2): 424. 1909. Tipo: Brasil, Pará, *in silvis prope Faro*, 17 Ago 1907, *Ducke s.n.* - holótipo MG 8379, isótipos G, INPA 12464, RB 211775; foto do isótipo de G em GH, IAN, MO, NY (todos neg. 26425), fotos do holótipo de MG e do isótipo do INPA no SPF

Hortia megaphylla Taub., Bot. Jahrb. 15 (2) (Beibl. 34): 6. 1892. Tipo: Brasil, Manaus, Schwacke III.472 (ciatdo no protólogo como Glaziou 13656, "environs of Rio de Janeiro") - holótipo B, destruído, lectótipo P; isolectótipos K, R.

Figuras 2D-G, 6G-P.

Árvore ou arbusto 4-18(-25) m; fuste 6-25(-32) cm diâm.; casca externa fissurada, acinzentada, casca interna alaranjada com pequenas estrias longitudinais alvas ou avermelhadas, muito distinta do lenho; ramos glabros, inconspicuamente fissurados, fissuras longitudinais, diminutas. **Folhas** coriáceas, 40-84,6x4,5-9 cm, glabras; lâmina oblanceolada a quase linear, ápice agudo a obtuso, raro arredondado ou acuminado, margem inteira, espessada, revoluta, base longamente atenuada, decurrente para o pecíolo; nervura principal robusta, plana a pouco sulcada na face adaxial, proeminente na abaxial; nervuras secundárias 28-36 de cada lado, retas, paralelas, sob ângulo moderado (59°-62°), pouco proeminentes em ambas faces, unidas em nervura inframarginal evidente; nervuras terciárias não evidentes, imersas no mesofilo; pecíolo semi-cilíndrico, 1,6-4,2 cm compr., espessura ca. 5 mm, espessado na base, alado no ápice, não fissurado. **Inflorescência** ca. 20-27 cm compr., 22-50 cm larg., ramos róseos a avermelhados, cilíndricos a levemente complanados, com fissuras transversais pequenas e esparsas; espessura do eixo na base 1,5-2 cm, 0,2-0,3 cm após 4a ramificação; brácteas e bractéolas deltóides, as proximais 9-17 mm compr., 4 mm larg., carenadas, coriáceas, aglomeradas na base da inflorescência; brácteas e bractéolas ca. 1x1-2 mm, não ciliadas; pedicelos ca. 3 mm. **Flores** 7-8 mm diâm., botão oblongo, ca. 7mm comp.; cálice cotiliforme, lobos 5 ca. 1 mm compr., agudos, acuminados

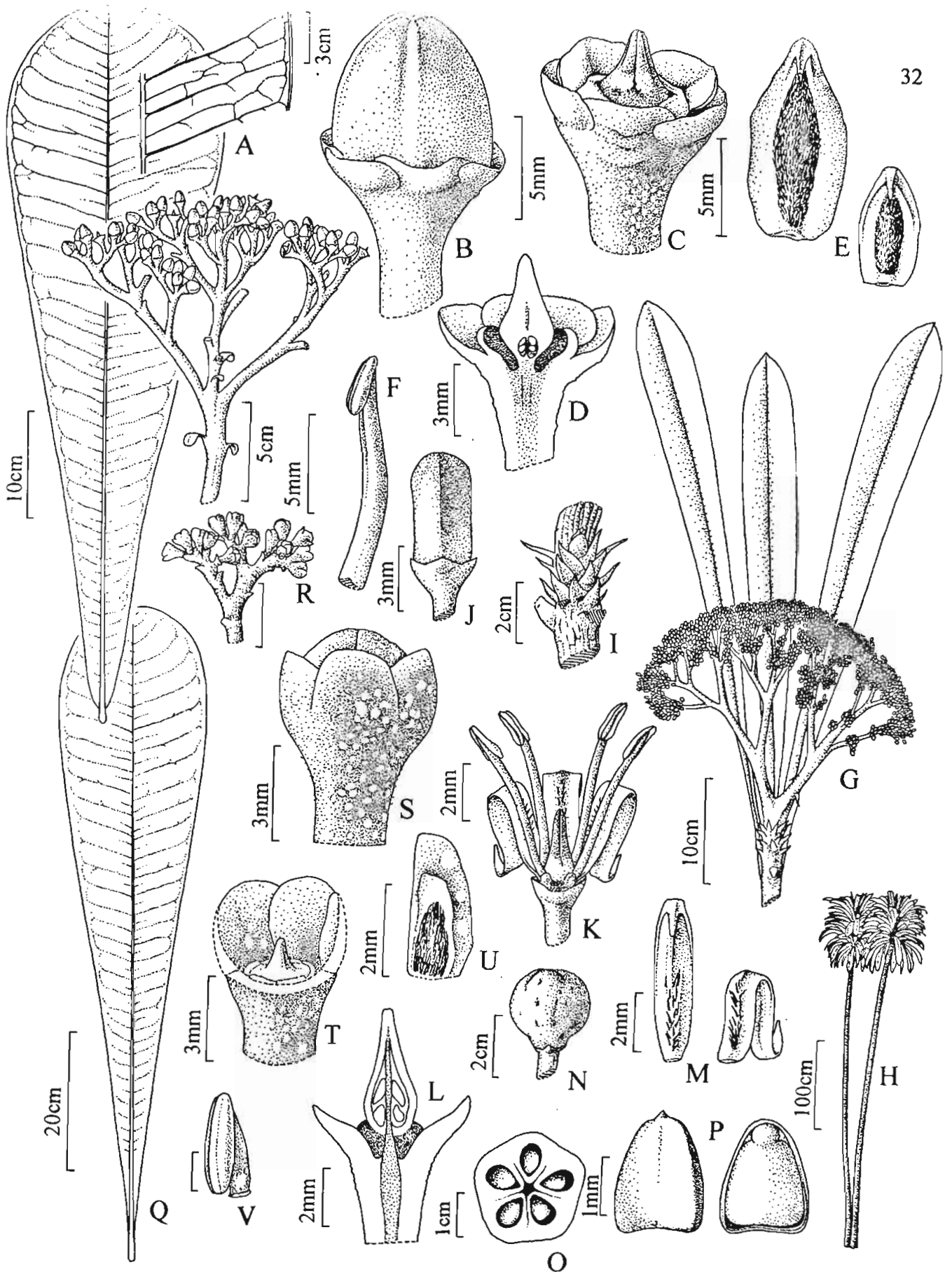


Fig. 6. *Hortia excelsa*. A. Hábito B. Botão. C. Flor, pétalas e estames removidos. D. Gineceu em corte longitudinal. E. Pétalas em dois indivíduos diferentes. F. Estame. *Hortia longifolia*. G. Folhas e inflorescência. H. Hábito em vegetação de campina. I. Brácteas na base da inflorescência. J. Botão. K. Flor, duas pétalas e um estame removido. L. Flor em corte longitudinal. M. Pétalas, à esquerda no botão, à direita em flor aberta. N. Fruto imaturo. O. Fruto em corte transversal. P. Semente e semente em corte mostrando embrião. *Hortia neblinensis*. Q. Folha, R. Parte da inflorescência. S. Botão T. Cálice e ovário. U. Pétala em botão imaturo. V. Estame em botão imaturo. [A-F (pétala à esquerda) Rabelo & Cardoso 2900 (HAMAB); F (pétala à direita) Miranda-Bastos 235 (IAN); G, J-M Soares 128 (INPA); H, N-O Groppo 895 (SPF); I Monteiro & Mello s.n. (INPA 50131). P Fróes 22130 (IAN); Q-V Silva & Brazão 60881 (NY)

ou não, não ciliados; pétalas 5 róseas, oblongas, ca. 7-7,5x2 mm, com um tufo de tricomas esparsos na base da face adaxial; tricomas róseos, curvos a retos, não apressos, ca. 0,3 mm compr.; nervura média não evidente; apículo 1 mm, afilado; filetes 5 ca. 6-7x1 mm, inseridos no ápice do disco; anteras 1,7-2 mm compr., cremes, lanceoladas; disco cotiliforme, pouco desenvolvido, 5-lobado, ca. 1 mm diâm., quase totalmente adnato ao ginóforo e ovário; gineceu obclavado, 2,5-3x1,5 mm; imerso no disco no ¼ proximal; ovário elipsóide, 5-lobado, pouco elevado pelo disco; estilete 5-lobado, ca. 1 mm. **Fruto** globoso, ca. 2,5x3 cm, verde quando maduro; sementes 0,7x0,5 cm; embrião não visto.

Distribuição, habitat, fenologia: da parte mais ocidental do Pará ao leste e centro do estado do Amazonas, ao longo do rio Amazonas ou seus afluentes, na Amazônia Central, chegando até o norte do Mato Grosso, também no domínio da Floresta Amazônica e Roraima (um registro). Habita matas de terra firme e campinas, sob solos argilosos a arenosos. Floresce preferencialmente de junho até setembro, com frutos de outubro a dezembro.

Espécie caracterizada pelas folhas muito longas e oblanceoladas a quase lineares, longamente atenuadas, dispostas de maneira patente no ápice dos ramos longos e pouco ramificados. Tais atributos destacam os indivíduos em áreas de mata, facilitando seu reconhecimento em campo. A casca interna alaranjada com pequenas estrias longitudinais alvas e avermelhadas, muito distinta do lenho também são atributos peculiares a essa espécie. A ampla inflorescência terminal é muito vistosa, e os ramos ficam atropurpúreos no material herborizado.

H. longifolia é preferencialmente arbórea, mas em áreas de campina foram observados arbustos desta espécie, com ramos longos, de até 7 m de altura, partindo de uma base lenhosa a poucos centímetros do solo (ver figura 2D). Em indivíduos de terra firme foi observado que se trata de uma espécie de subdossel.

Informações sobre a lectotipificação e sinônimos contidas no **Apêndice 3**.

Outros materiais representativos examinados: BRASIL. **Amazonas**: Itacoatiara, 5 Jul 1913 (fl.), *Ducke s.n.* (RB 13617); Itapiranga, Campina dos Padres, 02°15'S, 59°00'W, 11 Ago 1986 (fr), *Thomas et al. 5447* (INPA, MG, NY); Manaus, Distrito Agropecuário, Reserva 1501 (km 41) da WWF/INPA, Projeto da Dinâmica Biológica dos Fragmentos Florestais, 2°24'26"-2°25'31"S, 59°43'40"- 59°45'50'W, ca. 50-125m alt, 6 Dez 1989 (fl), *Nepsch da Cunha et al. 300* (INPA); idem, Reserva Florestal Ducke, estrada Manaus-Itacoatiara, km 26, 02°53'S 59°58'W, 2 Jul 1997 (botões), *Assunção et al. 533* (INPA, K, MBM, MG, MO, NY, R, RB, SPF, U); idem, Tarumãzinho, 30 Nov 2001 (estéril), *Grosso Jr. et al. 895*; região de Parintins, lago do Tracajá, 2 Fev 1957 (fr) *Fróes 33548* (IAN); margem esquerda do rio Nhamundá, 8 Jul 1975 (fl), *Assunção & Coelho 78* (INPA). **Mato Grosso**, margem esquerda do rio Juruena, 26 Jun 1977 (estéril), *Rosa & Santos 2221* (MG); entre Amarantes e três Buritis e entre José Bonifácio e rio Roosevelt, Maio-Jun 1918 (fl.) *Kuhlmann 2005* (R, RB); **Pará**, Faro, 21 Maio 1911 (fl.), *Ducke s.n.* (RB 13618); Porto Trombetas-Viveiro, estrada da Mina km 05, 11 Jun 1986 (fl.) *Soares 128* (INPA); idem, rio Mapuera, 01°05'S, 57°18'W, 15 Ago 1986 (fr.), *Cid et al. 7771* (INPA, MBM, NY); idem, rio Trombetas, Tapagem, 09 Jul 1980 (fl.), *Cid et al. 1416* (INPA); Terra Santa, 4 Jul 1975 (botões), *Assunção & Coelho 36* (INPA); Alto Tapajós, Rio Cururu, Missão Campo da Tabua, 13 Jul 1959 (botões), *Egler 845* (IAN, MG); Cachoeira do Portão, Rio Curuaúna, Região do Planalto de Santarém, 30 Out 1954 (fr), *Fróes 31261* (IAN). **Roraima**: (antigo território do Rio Branco) Porto Alegre, rio Amajary, 23 Mar 1948 (fr.), *Fróes 23130A* (NY).

5. *Hortia neblinensis* Maguire & Boom, Mem. New York Bot. Gard. 51: 121. 1989. Tipo: Brasil, Amazonas, Serra Pirapucu, Comissão de Limites Marker BR-1, 1250m, 26 Jan 1966 (botões), *Silva & Brazão 60881* (holótipo NY; isótipos K, MG, MO n.v., U, VEM n.v.)

Figura 6Q-V

Árvore 25 m, fuste ca. 40 cm diâm.; ramos glabros, suberosos. **Folhas** coriáceas, (61-)91,5-95,5x(12-)17-20cm, glabras; lâmina oblanceolada, ápice arredondado, margem inteira, espessada, revoluta, base longamente atenuada; nervura principal espessa, plana a pouco proeminente na face adaxial, muito proeminente na abaxial; nervuras secundárias ca. 55 de cada lado, quase retas, sob ângulo moderado a largo (62°-70°), planas na face adaxial, pouco proeminentes na face abaxial, unidas em nervura infra-marginal pouco proeminente; nervuras terciárias planas em ambas as faces; pecíolo muito espessado, triangular, ca. 1,2 cm compr., espessura ca. 1 cm, grosseiramente fissurado. **Inflorescência** ca. 21 cm compr., 14,5cm cm larg., ramos complanados, fissurados longitudinalmente, pubérulos; espessura do eixo na base ca. 2 cm, 0,4 cm após 4a ramificação; brácteas proximais foliáceas, ca. 3 x 1,5 cm, deltóides, não concentradas na base da inflorescência; brácteas distais e bractéolas 2-3 x 1-2 mm, ciliadas; pedicelos ca. 2 mm compr., pubérulos. **Flores** maduras não vistas; botão ovóide, não completamente desenvolvido, 6-8 mm compr.; cálice urceolado, robusto, verrucoso, lobos 5, ca. 2 mm compr., arredondados a apiculados, ciliados; pétalas (imaturas) 5, avermelhadas, ovais, ca. 4-5x4-2,6 mm, tomentosas até pouco mais da metade da face adaxial; tricomas apressos, 0,5-1 mm compr.; apículo ca. 1 mm, mucronado; filetes 5, ca. 1,5 mm compr., inseridos no ápice do disco; anteras 2-2,5 mm compr., oblongas; disco cotiliforme, ca. 2 mm diâm., totalmente adnato ginóforo e à base do ovário, carnoso, 5-lobado pelas cicatrizes da inserção dos estames; gineceu obclavado, ca. 4x2 mm, imerso no disco no ¼ proximal; ovário 5-lobado, pouco elevado pelo ginóforo; estilete 5-lobado, ca. 1 mm. **Fruto** não observado.

Distribuição, habitat, fenologia: *H. neblinensis* é conhecida apenas da coleção tipo, coletada próximo ao Pico da Neblina, Brasil. É vegetativamente semelhante à outras espécies amazônicas de folhas amplas, especialmente com *H. regia*, compartilhando com esta última as grandes folhas oblanceoladas com nervura infra-marginal pouco proeminente e eixos das inflorescências pubérulos. Difere, entretanto, por possuir folhas completamente glabras (pubérulas na nervura principal na face abaxial em *H. regia*), pétalas tomentosas até pouco mais da metade da face adaxial (totalmente tomentosas na face adaxial em *H. regia*) e principalmente pelo cálice robusto, verrucoso. A análise das características florais é prejudicada pela coleta apenas de botões não totalmente formados. Coletada com botões em janeiro.

Conhecida apenas da coleção-tipo.

6. *Hortia nudipetala* Groppo, *sp. nova* inédita (aceito pela Novon, ver Apêndice 2). Tipo: Brasil, Amazonas: São Gabriel da Cachoeira, alto Rio Negro, Rio Uaupés, Igarapé Tubuarí, acima do Seringal Pago, 22 Nov 1987 (fl) H. C. de Lima, M. L. Kawasaki, J. Ramos & R. P. de Lima 3278 (holótipo SPF; isótipo INPA, NY, RB)

Figura 7A-H.

Arbusto 2-3m alt; ramos glabros, esparsamente fissurados. **Folhas** cartáceas, 15,8-24,1x2,9-3,6 cm, glabras; lâmina estreitamente oblonga a oblanceolada, ápice arredondado a retuso, apiculado ou não, margem inteira, espessada, revoluta no ½ proximal, base atenuada; nervura principal espessada, plana na face adaxial, proeminente na adaxial; nervuras secundárias 18-22 de cada lado, retas, paralelas, sob ângulo moderado (55°-64°), proeminentes em ambas as faces, unidas em nervura inframarginal proeminente; nervuras terciárias formando retículo proeminente em ambas faces; pecíolo 1,4-3 cm, espessura 1,5-2 mm, espessado na base, com pequena ala vestigial no ápice, fissuras transversais diminutas na face adaxial. **Inflorescência** ca. 5,4 cm compr., 8cm larg., ramos levemente complanados, com fissuras transversais pequenas, esparsas; espessura do eixo na base 0,5 cm, 0,2 cm após 4a ramificação; brácteas e bractéolas deltóides, as proximais 1 mm compr., 3 mm larg.; brácteas distais e bractéolas ca. 1x1 mm, ciliadas; pedicelos 2 mm. **Flores** ca. 8 mm diâm., botão ovóide, ca. 6 mm compr.; cálice cotiliforme, 5 lobos ca. 1 mm compr., obtusos, acuminados, ciliados; pétalas 5 carmim, triangulares, ca. 6x2,5 mm, totalmente glabras; nervura média evidente na face adaxial; apículo 0,6 mm, triangular; filetes 5 ca. 5x1 mm, inseridos no ápice do disco; anteras 1,5 mm compr., oblongas; disco cotiliforme, ca. 1 mm diâm., adnato ao ginóforo e base do ovário em quase toda a extensão, exceto no ápice, 5-lobado; gineceu ca. 5x2 mm, ovóide, imerso no disco no ¼ proximal; ovário inconspicuamente 5-lobado, pouco elevado pelo ginóforo; estilete inconspicuamente 5-lobado, ca 1 mm. **Frutos** maduros não vistos.

Distribuição, habitat e fenologia: *Hortia nudipetala* é conhecida até agora apenas de poucas coleções provenientes do alto Rio Negro, no município de São Gabriel da Cachoeira, Amazonas, Brasil, em margens de rios periodicamente inundadas de alguns afluentes do Rio Negro, como o Uaupés, e em alguns igarapés, em terrenos arenosos. Ocorre também em campinas. Espécimes foram coletados com flores em novembro, janeiro a março, com frutos imaturos em março.

Hortia nudipetala é distinta de todas as outras espécies do gênero por apresentar pétalas totalmente glabras, sem a pilosidade característica na face adaxial das outras espécies do gênero. É, à primeira vista, semelhante a *H. oreadica*, pelo hábito arbustivo, folhas com lâmina estreitamente oblongas a lanceoladas, de tamanho mais ou menos compatível. Entretanto, as folhas são distintamente pecioladas e a lâmina possui nervuras terciárias proeminentes formando um reticulado característico e nervura infra-marginal evidente,

bem diferente das folhas de *H. oreadica*. Além disso, são espécies completamente alopatridas, *H. oreadica* ocorrendo em cerrados e campos sujos do Brasil Central, bem mais ao sul.

Outros materiais examinados (parátipos): BRASIL. Amazonas: São Gabriel da Cachoeira, Rio Negro, Igarapé Toury (Tubuari), 18 Mar 1952 (fl.), *Fróes 27916* (IAN); idem, Igarapé Tuari (Tubuari), lado oposto à ilha de Aparecida, 00° 20'N, 67° 19'W, 6 Nov 1987 (fl.), *Rodrigues 10878* (NY); rio Uaupés, Taracuá, Jan-Fev 1948 (fl, fr imaturos) *Schultes & López 9687* (GH, MO).

7. *Hortia oreadica* Groppo, Kallunki & Pirani, sp. nova inédita (aceito pela Brittonia, ver Apêndice 1). Tipo: Brasil, Minas Gerais, Uberlândia, bairro Segismundo Pereira, avenida João Naves de Ávila, entroncamento para Araxá e Patrocínio com rodovia BR-050, ao lado do viaduto Délio Menicucci, 18°56'19,3"S, 48°13'17,9"W, ca. 867m, 26 Junno 2001, *M. Groppo 805* (holótipo SPF, isótipos K, NY, MBM, RB).

Figuras 1F-1, 7I-S

Arbustos (0,1-0,3-2 m altura; ramos eretos, glabros, surgindo de uma base lenhoso próximo ao solo; sistema subterrâneo bem desenvolvido, formando moitas; cascas externa fissurada, ocrácea, casca interna amarelo-pálido, indistinta ou pouco distinta do lenho. **Folhas** coriáceas, glabras, (sub-)sésseis; lâmina (8-)14-25x2-4cm, oblanceolada, raro estreitamente oblonga, ápice arredondado a obtuso, margem inteira, revoluta, espessada, base atenuada; nervura principal espessa, proeminente na face abaxial, plana a pouco proeminente na adaxial; nervuras secundárias 13-18(-23) pares, quase retas, sob ângulo moderado a largo (57°-68°), proeminentes, nervuras terciárias proeminentes em ambas as faces; pecíolo 0-4 mm, espessado na base. **Inflorescência** 6-15 cm x 8-26 cm, ramos cilíndricos, transversalmente fissurados, glabros; espessura do eixo na base 0,8-1,1cm 0,2cm após a 4a ramificação; brácteas proximais deltóides, não foliáceas, agrupadas ou não na base da inflorescência, ca. 2x3 mm; brácteas distais e bractéolas ca. 1x1 mm, ciliadas; pedicelos 1-2 mm. **Flores** (4)5-meras, ca. 9-12mm diâm.; botão ovóide; cálice urceolado, (4)5-lobado, lobos ca. 1,5mm, obtusos a agudos, acuminados, ciliados; pétalas (4)5, róseas a vináceas, oblongas, 5,5-6 x 2 mm, com um tufo de tricomas na porção basal da face adaxial; nervura média evidente na face adaxial; apículo ca. 1 mm; tricomas róseos, retos, 0,4-0,9 mm compr.; filetes (4)5, 6-7x1mm, inseridos no ápice ou lado do disco; anteras ca. 2,5mm compr, oblongas; disco cotiliforme, carnos, ca. 1mm diâm., totalmente adnato ao ginóforo muito reduzido e base do ovário; (4)5-lobado, lobos arredondados; gineceu ovóide, ca. 3-2mm compr., pouco elevado pelo curto ginóforo; estilete ccolunar, ca. 1mm. Fruto obovóide, ca. 2-3 x 2 cm, verde quando maduro; sementes ca. 8-4mm, cotilédones ca. 4,5-3 mm, ovais.

Distribuição, habitat, fenologia: *H. oreadica* é encontrada nos cerrados e campos sujos do Brasil Central, em Goiás, Distrito Federal, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Rondônia e leste de Minas Gerais, entre 700-1300 m de altitude. Também ocorre ocasionalmente em áreas de cerrado mais desenvolvido (cerradões) e

campos rupestres em Minas Gerais. Engler (1874) citou essa espécie (como *H. brasiliiana*) para a Bahia, mas nenhum material examinado proveniente deste estado pode ser identificado como tal. Albuquerque (1968) erroneamente citou essa espécie para o Rio de Janeiro e Espírito Santo. É encontrada com flores em vários meses do ano, com maior predominância de maio a agosto, com frutos geralmente de setembro a dezembro.

Nomes vulgares: **quina** (Saint-Hilaire 1824, Engler 1874, Albuquerque 1968), **quina-do-campo** (Ule 1951, Pio-Correa 1984), **para-tudo** (Oliveira et al. s.n. R 183984), algumas vezes erroneamente referida como "caju-bravo" (confusão com *Anacardium spp.* e.g. em Macedo et al. 1998).

Ilustrações: Saint-Hilaire (1824), Engler (1874, fruto e semente).

Hortia oreadica foi por muito tempo conhecida na literatura botânica como *H. brasiliiana* Vand. ex DC., nome aplicado hoje corretamente à uma espécie arbórea de matas (ver Groppo et al., Apêndice 1). Trata-se de um arbusto com o sistema subterrâneo bem desenvolvido, sendo a única espécie do gênero a ocorrer nos cerrados e campos sujos do Brasil Central. *H. oreadica* possui uma base lenhosa (uma estrutura caulinar) ao nível do solo com vários ramos monopodiais simples ou pouco ramificados, ascendentes e lenhosos, formando moitas com 10cm a 2m de altura. Em observação de campo realizada em Jatá (Goiás), foi verificado que supostos indivíduos eram na realidade clones formados por uma parte do sistema subterrâneo que corre paralelo ao solo à ca. 50 cm do solo. Assim, grandes populações dessa espécie são formadas em algumas áreas de campos sujos e cerrados do Brasil. Em testes com lugol foi verificado que esse sistema subterrâneo é muito rico em amido. A presença desse sistema subterrâneo, junto com uma grande capacidade de regeneração constituem adaptações que capacitam os indivíduos desta espécie a suportar episódios de fogo periódico que ocorrem na estação seca nos cerrados e campos sujos.

H. oreadica e *H. brasiliiana* possuem características florais muito semelhantes, entretanto *H. oreadica* possui estilete evidentes (geralmente muito reduzido em *H. brasiliiana*). Os frutos de *H. oreadica* são menores (ca. 2-3 x 2 cm contra 4,5-5,5 x 4,5 cm em *H. brasiliiana*). As folhas são essencialmente sésseis e mais estreitas. O hábito e o ambiente onde as duas espécies ocorrem são diferentes, sendo *H. brasiliiana* uma espécie com indivíduos de 4-20 m de altura, ocorrendo preferencialmente em áreas de florestas (maiores comentários no tratamento de *H. brasiliiana*). As duas espécies são, além disso, alopatridas

Assim como *H. brasiliiana* foram constatadas flores 4-meras ocasionais nas inflorescências. Tal fato, como naquela espécie, não está ligado a nenhuma região geográfica específica.

É referido que a casca de *H. oreadica* é amarga, usada pelas populações locais como tônico, para dores estomacais e como febrífugo, sendo um substituto da quina verdadeira (*Cinchona spp.* – Rubiaceae – informações em Pio-Correa 1984). Saint-Hilaire (1824) já apontava como inútil o uso da casca no tratamento de febres.

Outras coleções representativas examinadas: **BRASIL. DISTRITO FEDERAL:** Brasília, bacia do Rio São Bartolomeu, 4 Feb 1981 (fl), *Heringer et al. 6138* (IBGE, K, MG, MO, NY, US); Samambaia, 11 Ago 1995 (fr) *Rezende 65* (CEN). **GOIÁS:** Alexânia, BR-060, trecho entre Alexânia-Brasília, 16°06'S, 48°24'W, 13 Mar 1978 (buds), *Magnano 226* (RB, UEC); Caldas Novas, Chapada do St. Marco, s.d., *Pohl 892* (NY); Chapadão do Céu, Mineiros, Parque Nacional das Emas, 17°49' - 18° 28'S 52°39'W- 53°10'W, 1 Feb 1999 (fl), *Batalha 2765* (SP); Corumbá de Goiás, ca. 15 km (straight line) N of Corumbá de Goiás, Serra dos Pirineus, 1250-1300m alt, 14 Maio 1973 (fl), *Anderson 10245* (INPA, NY, R); Cristalina, 14 Jul 1988 (fl), *Filgueiras & Alvarenga 1451* (IBGE, R); Davinópolis, localidade de Santa Rita do Passa Quatro, rodovia GO-139, 11 Feb 2000 (fl), *Hatschbach et al. 70302* (MBM); entre Forquilha e Fornos, 31 Ago 1894 (fl) *Glaziou 20799* (R); Itarumã, ca. 51°25'W 18°42'S, estrada municipal, entrocamento com a GO-184-Itarumã até Verdinho, ca. 650-700m alt., 28 Ago 1993 (fl), *Silva 1020* (SPF); Luiziania, 28 Jul 1964A (fl), *Duarte 8216*, *Mattos 693* (HB, R, RB); Patrocínio, Santa Fé, 17 Jul 1947 (fr), *Oliveira s.n.* (R 183984); Pirenópolis, Serra do Pirineus, 1350m alt, 07 Dez 1987 (fr), *Morellato et al. 19905* (UEC); Rio Verde, estrada para Jataí, BR-060, 17°49'34,7"S, 51°20'07,7"W, ca. 762m alt, 21 Jan 2001 (sterile), *Grosso Jr. et al. 458* (SPF); Serranópolis, Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN), Pousada das Araras, Fazenda Pedreiras, 560m alt, 20 Ago 1998 (fr), *Silva et al. 3924* (IBGE, SPF); Silvânia, 16°44'S, 48°33'W, 21 Mar 1989 (botões), *Alvarenga et al. 193* (IBGE, R). **MATO GROSSO:** Chapada dos Guimarães, estrada do rio da Casca próximo à Embratel, 9 Maio 1979 (fl), *Macedo et al. 1098* (UEC, UFMT); Tapurah, MT-010, 37 km após o trevo com a Serra do Caiabiu, 12°36'S, 56°18'W, 8 Jun 1997 (fl), *Souza et al. 17343* (ESA, SPF). **MATO GROSSO DO SUL:** Campo Grande, nascente do Guabirola, 15 Jul 1997 (fl) *Rezende & Dias 8* (CGMS, SPF). **MINAS GERAIS:** Araguari, rodovia BR-050, entre km 33 e 34, 18°38'52"S, 48°07'58"W, 935m alt, 5 Nov 2001 (fl), *Magenta & Magenta-Neto 318* (SPF); entre Araxá e Perdizes, 2 Mar 1979 (fl), *Benson & Castanheira 9865* (MBM, UEC); Nova Ponte, 18 Out 1986 (fl) *Stehman & Teixeira s.n.* (HXBH 6206); Paracatu, ca. 17°20'S 47°20'W, Fazenda Ponte Nova (km 25 de Rodovia Paracatu/Guarda Mor) , ca. 750m alt., 6 Maio 1996 (fl), *Pereira & Alvarenga 3396* (IBGE, SPF); Patos de Minas, distrito de Santana de Patos, 19 Jun 1936 (fl), *Mello-Barreto 4502* (R); Patrocínio, 5 km W da cidade, s.d. (fl), *Mendes Magalhães 19104* (HB, NY); Perdizes, Fazenda Boa Vista, 19°20'S 47°16'W, 935 m alt, divisa da rodovia asfaltada, 24 Jun 1997 (fl), *Martins 691* (SPF); Uberaba, n.d. (fl), *Brina & Teixeira s.n.* (BHCB 35001, SPF 122478); Uberlândia, 14 Maio 1998 (fl) *Vieira 135* (HUFU, SPF); idem, estrada Br-050, entre Uberaba e Uberlândia, perto do entroncamento Araxá e Patrocínio, ca. 18°50'S, 48°17'W, ca. 860m, 15 Nov 2001 (fl, fr) *Grosso Jr. & Marcato 846* (SPF); Unai, Fazenda São Miguel (grupo Votorantim) ca. 950 m alt, 23 Abr 1992 (fl) *Pereira & Alvarenga 2056* (IBGE, R); região do Paranaíba, no locality, 1892 (sterile) *Ule 751* (R). **RONDÔNIA:** Vilhena, Fazenda Alvorada, 14 km de Vilhena, 28 Maio 1984 (fl), *Rosário et al. 653* (MG). **Sem localidade especificada:** Prov. Goyas, Minas, 1834, *Riedel* s.n (NY); *Riedel*, talvez 1019 citada em Engler 1874 (NY).

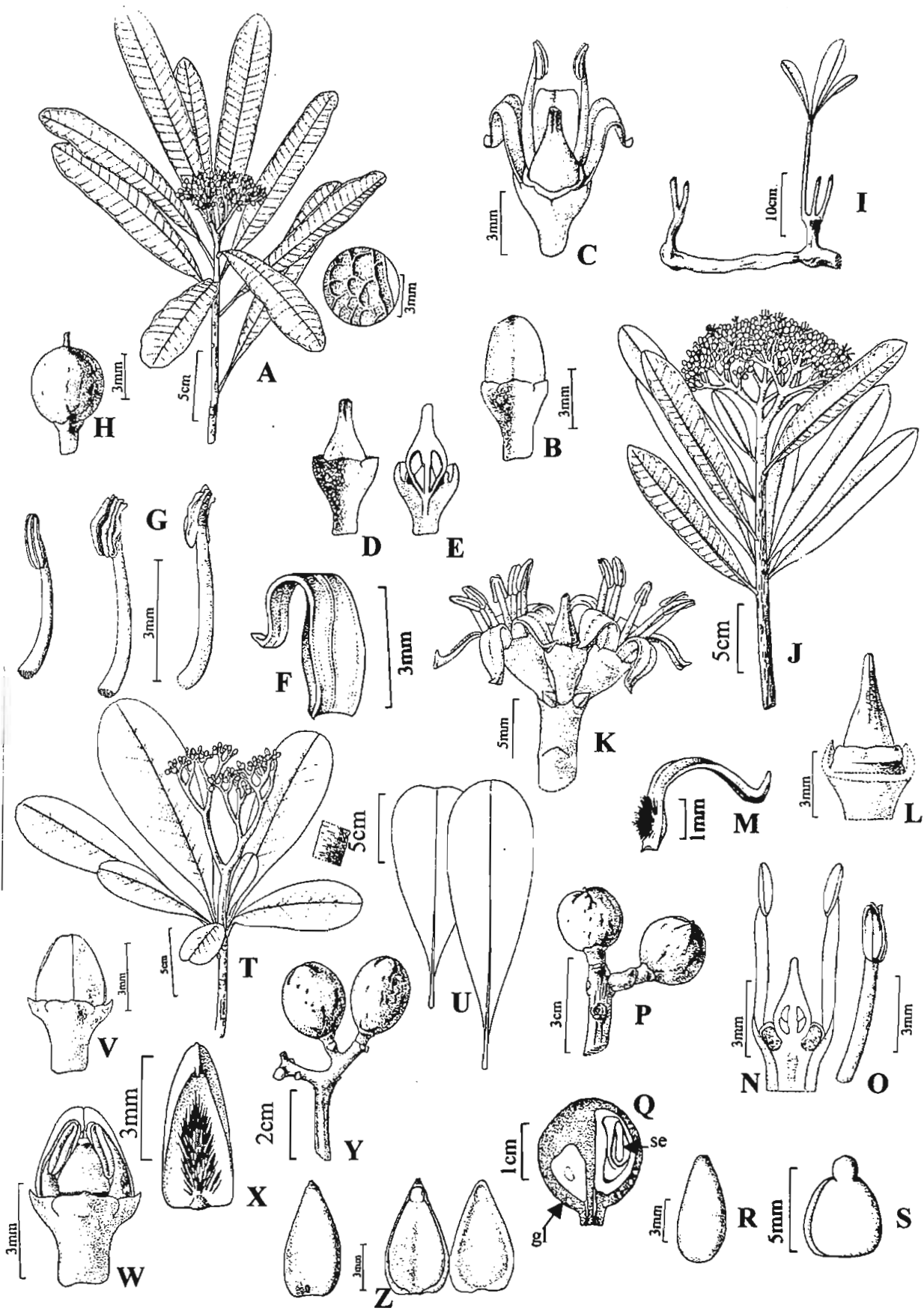


Fig. 7. *Hortia nudipetala*. A. Hábito e detalhe da nervação na face abaxial da folha. B. Botão. C. Flor, 2 pétalas e 3 estames removidos D. Gineceu. E. Gineceu em corte longitudinal. F. Pétala. G. Estames, com tecas abertas e fechadas. H. Futo imaturo ainda com estilete. *H. oreadica*. I. Porção do caule subterrâneo e dois ramos ascendentes. J. Ramo com inflorescência. K. Triade de flores. L. Ovário e disco. M. Pétala. N. Flor em corte longitudinal. O. Estame. P. Frutos. Q. Fruto em corte longitudinal, mostrando semente (se) e glândulas no epicarpo (gl). R. Semente. S. Embrião, notar cotilédones complanados. *H. vandelliana*. T. Hábito; à direita fissuras no eixo da inflorescência. U. Folhas. V. Botão. W. Botão, 2 pétalas e estames removidos. X. Pétala. Y. Frutos. Z. Sementes; à direita semente aberta com endosperma rebatido. [(A-G Lima et al. 3278 (SPF); H. Schultez & López 9687 (GH); I-O Groppo Jr. 805 (SPF); P-S Groppo Jr. & Marcato 846 (SPF); V-X Cid et al. 8538 (SPF); U. folha à esquerda Silva et al. 532 (INPA), à direita Murça-Pires et al. 16945 (INPA); Y-Z Murça-Pires et al. 16945 (INPA)].

8. **Hortia regia** Sandwith, Kew Bull. 1931, p. 184. Tipo: Guiana, Wallaba forest on sandy ridge, Moraballi Creek, Essequibo River, 11 Nov 1929 (fl), *Sandwith 596* (holótipo K, foto em NY neg. 2874!).

Figura 8A-H

Árvore 10-20m; ramos glabros. **Folhas** coriáceas, 52-94x9,5-13,5cm, pubérgulas na porção basal da nervura principal da face abaxial; lâmina oblanceolada, ápice arredondado, raro acuminado, margem inteira, espessada, revoluta a fortemente revoluta na base; nervura principal espessa, plana a pouco proeminente na face adaxial, muito proeminente na abaxial; nervuras secundárias 40-60 de cada lado, quase retas, sob ângulo moderado a largo (61°-72°), proeminentes na face abaxial, pouco proeminentes na adaxial, unidas em nervura infra-marginal não proeminente; nervuras terciárias proeminentes em ambas as faces; pecíolo muito espessado, 5-8mm compr., espessura ca. 1,2cm, grosseiramente fissurado. **Inflorescência** 18-30cm compr., 22-35cm larg., ramos complanados, não fissurados, pubérgulos; espessura do eixo na base 0,7-1,3cm, 0,3-0,5cm após 4a ramificação; brácteas proximais foliáceas, 2,3-6,5x0,8-1,5cm, deltóides a oblanceoladas, não concentradas na base da inflorescência; brácteas distais e bractéolas ca. 1-2x1 mm, ciliadas; pedicelos ca. 2 mm. **Flores** ca. 17 mm diâm., botão ovóide, 6-9 mm compr.; cálice cotiliforme, lobos 5, ca. 2 mm compr., obtusos a truncados, arredondados, ciliados; pétalas 5, róseas, elíptico-oblongas, ca. 8-10x4 mm, tomentosas em toda a face adaxial; tricomas róseos, adpressos, 0,9-1 mm compr.; nervura média não evidente; apículo 1,3 mm, mucronado; filetes 5, ca. 7-8x1 mm, inseridos no ápice do disco, aplanados abaxialmente, convexos adaxialmente; anteras c.a 4 mm compr., oblongas, porção inferior muito prolongada além da base do filete, bífida, ligeiramente curvada; disco cotiliforme, ca. 1,5 mm diâm., totalmente adnato ginóforo e à base do ovário, carnoso, 5-lobado pelas cicatrizes da inserção dos estames; gineceu obclavado, ca. 4x2 mm, imerso no disco no ¼ proximal; ovário 5-lobado, pouco elevado pelo ginóforo; estilete 5-lobado, 1,2-1,5 mm. **Fruto** globoso a ovóide, ca. 5x5 cm, amarelado quando maduro; sementes não vistas.

Distribuição, fenologia, habitat: espécie distribuída pela Guiana (coletas na região dos rios Essequibo e Demerara) e Venezuela (um registro de coleta, no departamento de Bolívar). É encontrada em mata de terra firme ou em matas de galeria, às vezes na borda de regiões pantanosas, sobre solos arenosos, em altitudes que variam de 0 a 600m. Sandwith (1931) comentou que essa espécie encontrava-se espalhada por todos os tipos de florestas em Moraballi Creek, Guiana. Coletada com flores em agosto, outubro, dezembro (maior expressividade) e fevereiro, frutos coletados em fevereiro.

Nomes vulgares: Guiana: **Warunanna**, **warunana** (índios Arawak), **bush orange** (Sandwith 1931), **wild orange** (*Henkel 481 & Chin*).

Hortia regia é outros dos táxons amazônicos com folhas amplas, no que se assemelha a *H. superba*, *H. excelsa*, *H. neblinensis* e *H. longifolia*. Difere, entretanto, das duas primeiras por não possuir tricomas na face abaxial das folhas (restritos à porção basal da nervura mediana), e não ter a lâmina bulada. Suas folhas são mais estreitas (com exceção de *H. longifolia*) que das outras espécies. As flores guardam semelhanças com *H. excelsa*, no tocante à forma do ovário e tricomas nas pétalas, mas a porção inferior das anteras é bifida, prolongada e ligeiramente curva, o que a diferencia de todas as demais espécies do gênero.

Segundo Sandwith (1931) e *Henkel & Chin 481*, os frutos são comestíveis, semelhantes a uma lima nas suas dimensões.

Outros materiais examinados. **Guiana:** Greenheart forest, Moraballi Creek, Essequibo River, near Bartica, alt. sea level, 19 Out 1929 (fl.), *Sandwith 489* (K, NY!, RB!, parátipo); Mora-morabukea forest, Moraballi Creek, Essequibo River, 16 Ago 1929 (estéril), *Sandwith 12* (K, RB, parátipo). Essequibo Island-W. Demerara, 06°30'N, 58°39'W, 0-15m, 12 Dez 1992 (fl.), *Henkel 48 & Chin* (F, K, US); idem, lower 7m of Tiger Creek, tributary of Essequibo (west bank), 06°30'N, 58°39'W, elev. 0-15m, 12 Dez 1992 (fl.) *Henkel 481 & Chin* (NY); Cuyuni-Mazaruni, Mazaruni River, between Imbaimadai and Iruwa River, 05°42'N, 60°17'W, elev. 550-600m, 29 Dez 1989 (fl), *Gillespie 2924 & Smart* (NY); upper Demerara River, 12 Dez 1908 (fl.), s.c (provavelmente *Anderson 153*, parátipo)(NY); Mazaruni Station, 20 Fev 1941 (fl., fr.), s.c. (F 634, NY 2689).

Venezuela: Bolivar, Carretera El Dorado- Sta Helena de Uairé (ou Sta. Elena de Ubirén), km 109, alt. 540m, 16 Ago 1957 (fl), *Trujillo 3568* (F, MY (foto no NY!), VEN).

9. *Hortia superba* Ducke, Arq. Inst. Biol. Veget. (Rio de Janeiro) 1(3): 207. 1935. Tipo: Brasil, Amazonas, Manaus, "loco estrada do Aleixo, in silva nom inundabile", 8 Mar 1935 (fl), *Ducke s.n.* (holótipo RB 23767, isótipos K, P, U; foto do holótipo no SPF, foto do isótipo de P no GH e IAN (ambos neg. 35724), foto do isótipo de U no SPF)

Figuras 2H-J, 8I-S

Árvore 5-25m; fuste até 25cm diâm.; casca externa fissurada, acinzentada, casca interna amarelo-pálida, pouco distinta do lenho; ramos glabros. **Folhas** coriáceas, 51-104(-120)x11,5-22cm, fortemente buladas, pubescentes na face abaxial, com tricomas esparsos na adaxial; lâmina oblanceolada, ápice arredondado, raro agudo, margem inteira, espessada, revoluta a fortemente revoluta na base, base longamente atenuada; nervura principal espessa, pouco proeminente na face adaxial, muito proeminente na abaxial; nervuras secundárias 30-43 de cada lado, quase retas, sob ângulo moderado a largo (60°-68°), sulcadas na face abaxial, proeminentes na adaxial, unidas em nervura infra-marginal muito proeminente; nervuras terciárias sulcadas na face adaxial, proeminentes na abaxial; pecíolo muito espessado, 0-1cm compr., espessura ca. 1,3cm. **Inflorescência** 35-40cm compr., 40-50cm larg., ramos complanados, não fissurados, pubérulos; espessura do eixo na base 1,5-2cm, ca. 2mm após 4a ramificação; brácteas proximais foliáceas, 1,5-6,5x0,4-1cm, deltóides a oblanceoladas, não concentradas na base da inflorescência; brácteas distais e bractéolas ca. 2-4x1-3mm, geralmente não ciliadas; com tricomas esparsos, 3-6 mm. **Flores** ca. 17 mm diâm., botão ovóide, 5-9 mm

compr.; cálice róseo, cotiliforme a urceolado, lobos 5, 1,5 mm compr., agudos, apiculados ou não, ciliados; pétalas 5, róseas, elíptico-oblongas, 7-10x2-3 mm, vilosas em toda a face adaxial; tricomas esbranquiçados, 1-1,2 mm compr.; nervura média evidente na face adaxial; apículo ca. 1 mm, afilado; filetes 5, ca. 9-12x1 mm, inseridos no lado do disco; anteras 1-1,5 mm compr., oblongo-elípticas, porção inferior pouco prolongada além da base do filete, não curvada; disco muito reduzido e indistinto do ginóforo, anular, abaixo do ovário, totalmente adnato ao ginóforo; gineceu oblongo a ovóide, ca. 3-4x2 mm, não imerso no disco; ovário 5-lobado, pouco elevado pelo ginóforo; estilete distinto, 5-lobado, 1,2-1,6 mm; óvulos rugulosos, ca. 0,9 mm compr, cônicos. **Fruto** obovóide, ca. 7-7,5x5,5-6 cm, verde quando maduro; sementes 1,1-1,5x0,4-0,5cm; cotilédones ca. 7-8x3 mm.

Distribuição, habitat, fenologia: *H. superba* é conhecida apenas da região de Manaus, na Amazônia Central. Ocorre preferencialmente em matas de terra firme, às vezes em igapós, sobre solo argiloso, arenoso-argiloso ou humoso. Floresce em vários meses do ano, com preferência de março a junho, com frutos em outubro e dezembro.

H. superba é caracterizada pelas folhas amplas, fortemente buladas, pubescentes na face abaxial e esparsamente tricomas na adaxial. As inflorescências possuem eixos complanados, sendo muito amplas. As flores possuem as pétalas vilosas na face adaxial, com os tricomas esbranquiçados e os estames possuem as anteras relativamente pequenas, se comparadas com as outras espécies do gênero. O disco é muito reduzido, anular e indistinto do ginóforo, localizado abaixo do ovário.

A madeira, apesar de da boa qualidade, não possui uso comercial pela sua escassez (Record & Hess 1940), devendo ter apenas uso local. A árvore é muito ornamental, especialmente quando em flor, possuindo ótimas qualidades paisagísticas.

A mesma descrição contida em Ducke (1935a) aparece em um volume da *Tropical Woods* (Ducke 1935b). Não há nome vulgar reportado para essa espécie.

Outros materiais representativos examinados: BRASIL. Amazonas: estrada 2F -1km, liga Manaus-Itacoatiara a Manaus-Caracará ca. km 49, 30 Mar 1978 (fl.) *Silva et al.* 2343 (INPA); Manaus, km 31 da rodovia para Itacoatiara, estrada de terra para o Tinga, ca. 2°53'S, 59°58'W, 20 Dez 2001 (fl.) *Grosso Jr et al.* 950 (SPF); Manaus, Jun 1932 (fl.), *Ducke* 82 (GH); idem, 2 Dez 1942 (fr) *Ducke* 445 (IAN); idem, estrada do Aleixo, km 5, 12 Mar 1943 (fl) *Ducke* 455 (F, IAN, MG, NY, R, RB, foto do material de MG no NY); estrada Manaus-Itacoatiara, km 150, 14 Maio 1972 (fl), *Loureiro et al.* s.n. (INPA 35776).

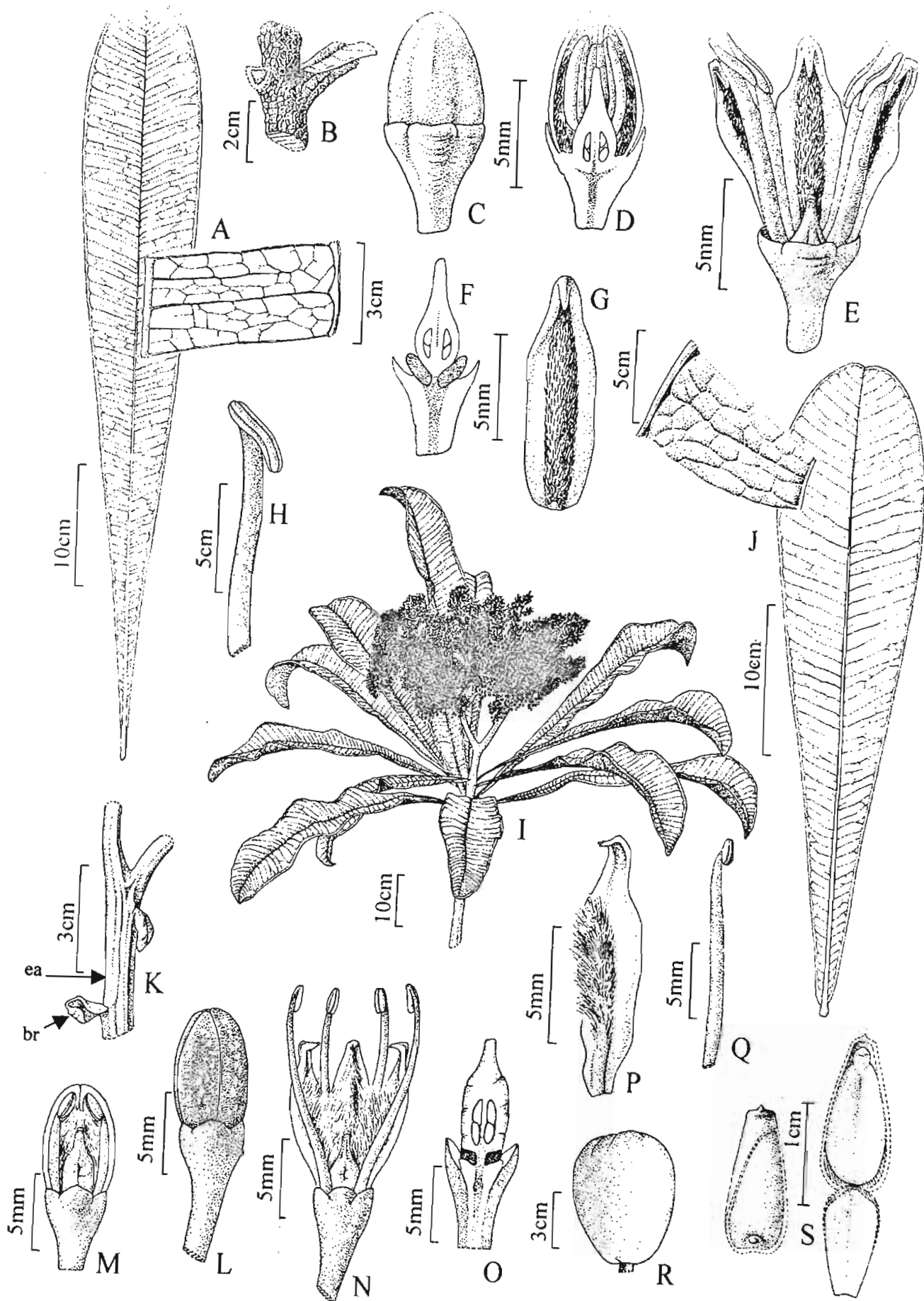


Fig. 8. *Hortia regia*. A. Folha com detalhe da nervação. B. Parte do ramo, mostrando inserção das folhas. C. Botão. D. Botão em corte longitudinal. E. Flor em antese. F. Gineceu em corte longitudinal. G. Pétala. H. Estame. *Hortia superba*. I. Hábito. J. Folha e detalhe da lâmina bulada. K. Parte de um dos ramos da inflorescência, setas indicando bráctea (br) e região com eixo alongado (ea), ver comentários em inflorescência. L. Botão. M. Botão, uma pétala e dois estames removidos. N. Flor em antese. O. Gineceu em corte longitudinal. P. Pétala. Q. Estame. R. Fruto. S. Semente, à direita semente aberta mostrando embrião e o endosperma rebatido. [A *Sandwith* 489 (RB); B-D *Giullespie* 2924 (NY); E-H *Henkel & Chin* 481 (NY); I-Q *Grosso Jr. et al.* 950 (SPF); R-S *Ducke* 445 (IAN).

10. *Hortia vandelliana* Groppo, sp. nova inédita (aceito pela Novon, Apêndice 2). Tipo: Brasil, Amazonas, São Paulo de Olivença, alto Rio Solimões, platô ao sul da cidade, estrada para a localidade de Bom Fim, 25 Nov 1986 (botões), C. A. Cid et al. 8538 (holótipo SPF, isótipos HAMAB, INPA 2x, NY)

Figura 7T-Z.

Árvore 4-20m alt., fuste até 60 cm diâm.; ramos esparsamente fissurados, glabros. **Folhas** fortemente coriáceas, 12,3-22,2x4,1-7,2 cm, glabras; lâmina oboval, ápice arredondado ou retuso, margem inteira, espessada, revoluta no ½ proximal, base atenuada, decurrente para o pecíolo; nervura principal robusta, plana na face adaxial, proeminente na adaxial; nervuras secundárias 10-12 de cada lado, curvas, sob ângulo estreito a moderado (35°-53°), mais agudas para o ápice, não proeminentes em ambas as faces, imersas no mesófilo, nervura infra-marginal inexistente; nervuras terciárias não proeminentes, imersas no mesófilo; pecíolo, triangular, 1,2-2 cm, espessura 2-3 mm, espessado na base, geralmente alado. **Inflorescência** 9-13 cm compr., 6-11 cm larg., ramos cilíndricos, fissurados transversalmente; espessura do eixo na base 0,6-0,7 cm, 0,2 cm após 4a ramificação; brácteas e bractéolas deltóides, as proximais 3 mm compr., 5 mm larg.; brácteas distais e bractéolas ca. 0,5x1 mm, ciliadas; pedicelos 1,5 mm. **Flores** ca. 8 mm diâm., botão ovóide a cônico, ca. 5 mm compr.; cálice cotiliforme, 5 lobos ca. 1 mm compr., obtusos, acuminados, não ciliados; pétalas 5, róseas (Cid et al. 8538), deltóides, ca. 4x2,5 mm, com um tufo de tricomas na porção basal da face adaxial; tricomas retos, 0,5-0,9 mm compr.; nervura média não evidente; apículo 1 mm, mucronado; filetes ca. 6x0,9 mm, inseridos no ápice do disco; anteras ca. 2,5 mm compr., oblongas; disco anelado, 5-lobado, ca. 1 mm diâm., totalmente adnato ao ginóforo e base ovário; gineceu ovóide, ca. 3x2 mm; imerso no disco no ¼ proximal; ovário incospicuamente 5-lobado, pouco elevado pelo curto ginóforo; estilete 5-lobado, ca. 1 mm. **Fruto** ovóide a globoso, ca. 3,5x3,5 cm, verde quando maduro; sementes ca. 8x6 mm; cotilédones 5-6x4 mm.

Distribuição, habitat, fenologia: dois dos seis espécimes de *Hortia vandelliana* (a coleção tipo e Silva 532) foram coletados no leste do estado do Amazonas, na bacia do Rio Solimões, em caatinga amazônica e em mata de terra firme; outras duas coleções (Ribeiro 1026 e Fróes 28029) são provenientes das margens de rios da bacia do Rio Negro, sobre solos argilosos ou arenosos. Outros dois registros são do departamento do Amazonas, Venezuela e outro da cadeia Cura-ci-ha (ca. 600m de altitude) no estado de Roraima, Brasil. Coletada com flores em junho e novembro, com frutos em fevereiro, março e julho.

O formato, dimensões e nervação dessa espécie são similares aqueles de *Hortia coccinea*. *H. vandelliana* difere, entretanto, pelo pecíolo muitas vezes indistinto da lâmina (vs. claramente distinto), flores menores (8 mm vs. 14 mm de diâmetro) pelas pétalas triangulares (vs. oblongas), com tricomas mais longos (0,5-0,9 vs. 0,2-0,3 mm) e restritos a um tufo na base da face adaxial (vs. face adaxial inteiramente tomentosa).

As flores de *Hortia vandelliana* são menores que as de *H. brasiliana* (8 mm vs. 13 mm in diameter), mas similares em todos os outros aspectos. In *H. vandelliana* as nervuras 2^{árias} e 3^{árias} estão imersas no mesófilo,

sendo evidentes e proeminentes em *H. brasiliana*. Em *H. vandelliana* (vs. *H. brasiliana*) as nervuras 2^{árias} divergem da nervura principal em um ângulo menos obtuso [35-53(60°) vs. 60-69°] e os frutos são menores (ca. 3.5 x 2.5 cm vs. 4.5—5.5 x 4.5 em *H. brasiliana*) e globosos a obovóides (vs. elipsóides).

Outros materiais examinados (parátipos): BRASIL. **Amazonas:** Carauari, Pocó Juruá I, 50°norte, 08 Jul 1980 (fr), *Silva et al.* 532 (INPA); luareté, margem do rio Uaupés, *Ribeiro 1026* (MG); São Gabriel da Cachoeira, rio Içana, perto da cachoeira Malacacheta, 26 Mar 1952 (fr), *Fróes 28039*, (IAN); São Paulo de Olivença, alto Rio Solimões, platô ao sul da cidade, estrada para a localidade de Bom Fim, 25 Nov 1986 (botões), *Cid et al.* 8538 (HAMAB, INPA 2x, NY, SPF). **Roraima:** rio Uraricoera, Serra Cura-ci-ha, 63°31'W, 600 m alt, 11 Mar 1979 (fr), *Murça-Pires et al.* 16945 (INPA, MBM, MG).

VENEZUELA. **Amazonas:** Guainía; along road from Maroa to Yabita, ca. 700 m from Yabita, *P. Acevedo-Rodriguez, G. Aymard, P. E. Berry & R. Schargel 10285* (NY).

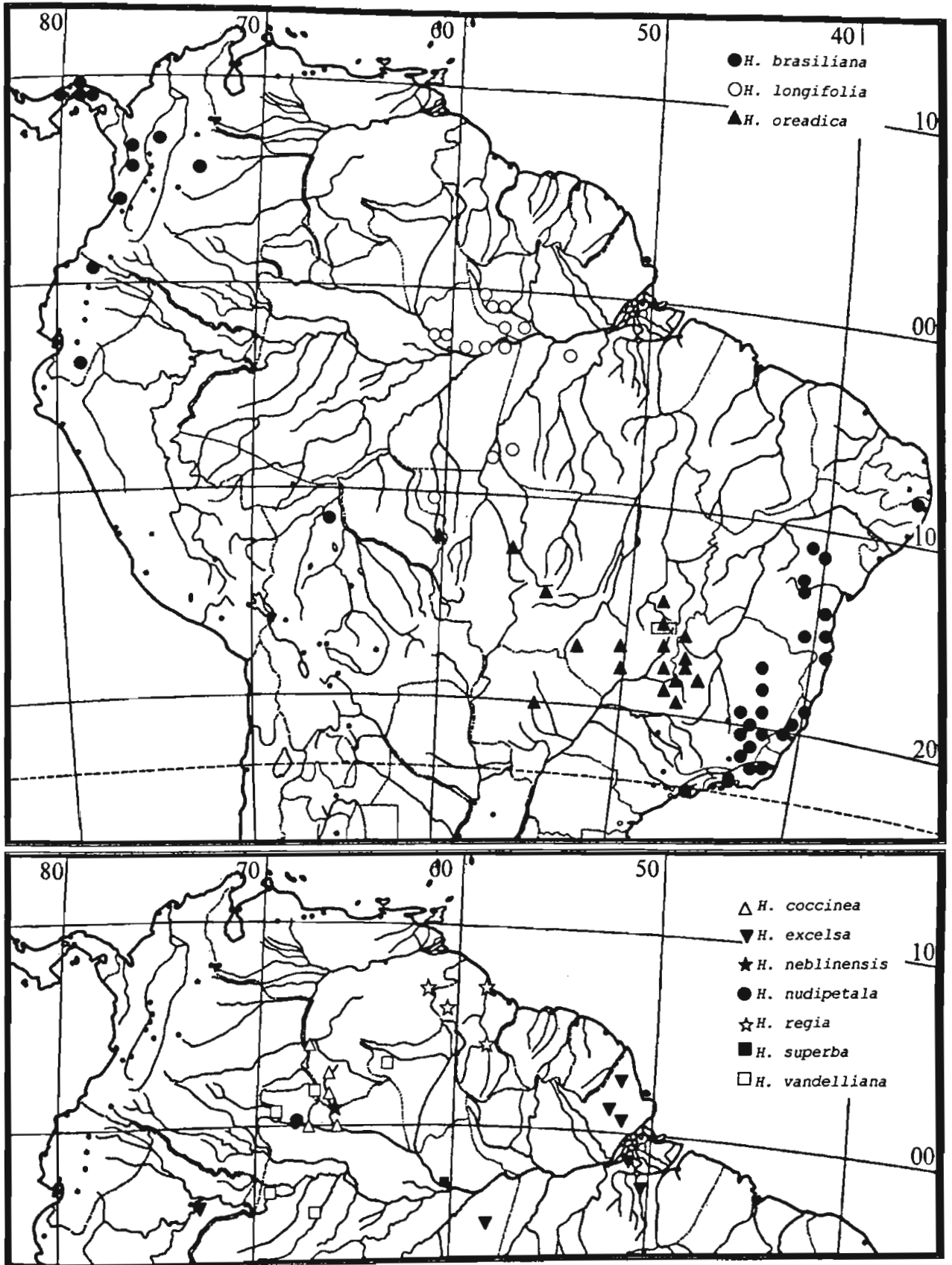


Fig. 9. Distribuição geográfica das espécies de *Hortia*.

BIBLIOGRAFIA

- Albuquerque, B. W. P. de. 1968. Rutaceae do estado da Guanabara. An. Acad. Bras. Ci. 40(4): 499-530.
- Albuquerque, B. W. P. de. 1976. Revisão taxonômica das Rutaceae do estado do Amazonas. Acta Amazon. 6(3), supl.: 1-67.
- Barbosa, A. A. A. 1999. *Hortia brasiliiana* (Vand.) Rutaceae: polinização por aves Passeriformes no cerrado do sudeste brasileiro. Revista Brasil. Bot. 22(1): 99-105.
- Barroso, G. M., Morim, M. P., Peixoto, A. L. & Ichaso, C. L. F. 1999. Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Editora da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Bridson, G. D. R. & Smith, E. R. 1991. Botanic-Periodicum-Huntianum. Carnegie Mellon University, Pittsburgh.
- Brummitt, R. K. & Powell, C. E. 1992. Authors of plant names. Royal Botanic Gardens, Kew
- Cowan, R. S. 1967. Rutaceae of the Guayana Highland. Mem. New York Bot. Gard. 14(3): 1-14.
- Cuatrecasas, J. 1962. Studies in South American Plants-VI. Brittonia 14: 50-57.
- De Candolle, A. P. 1824. Prodomus systematis naturalis regni vegetabiliss. Pars I. Treutell et Würtz, Paris. p. 732.
- Dede, R. A. 1962. Foliar venation patterns in the Rutaceae. Amer. J. Bot. 49: 490-497.
- Ducke, A. 1922. Plantes nouvelles ou peu connues de la région amazonienne (II^e parte). Arch. Jar. Bot. Rio de Janeiro 3: 3-281.
- Ducke, A. 1935a. Plantes nouvelles ou peu connues de la région amazonienne (VII^{ème} série) Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 1(3): 205-212.
- Ducke, A. 1935b. New forest trees of the brazilian amazon. Trop. Woods 43: 21.
- Engler, A. 1874. Rutaceae. In Martius, C.F.P. & Eichler, A.G. (eds) Flora brasiliensis. Monachii. Typographia Regia, v.12, pt.2, p. 75-196, tabs. 14-39.
- Engler, A. 1896. Rutaceae. In Engler, H.G.A. & Prantl K. (eds) Die natürlichen Pflanzenfamilien. Wilhelm Engelmann. Leipzig. T.3, Ab.5, ed.1, p.95-201, 357.
- Engler, A. 1931. Rutaceae. In Engler, H.G.A. & Prantl, K. (eds) Die natürlichen Pflanzenfamilien ed. 2, 19a. Wilhelm Engelmann. Leipzig p. 187-359.
- Forni-Martins, E. R. & Martins, F. R. 2000. Chromosome studies on Brazilian *cerrado* plants. Gen. Mol. Biol. 23(4): 947-955.
- Gleason, H. A. 1933. Studies on the Flora of Northern South America-XVIII: plantae lawranceanae colombianae. Phytologia 1: 25.
- Hickey, L. J. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In A. Gray (ed.) Synoptical Flora of North America 1(2). American Book Company. New York. p. 25-39.
- Huber, J. 1909. Materiaes para a flora amazonica VII. Plantae Duckeanae austro-guianenses. Bol. Mus. Paraense Emilio Goeldi 5(2): 294-436.
- Kraus, J. E., Sousa, H. C., Rezende, M. H., Castro, N. M., Vecchi, C. & Luque, R. 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant materials. Biotech. & Histochem. 73: 235-243.
- Lemmée, A. 1931. Dictionnaire descriptif et synonymique des genres de plants phanérogames Tome III. Imprimerie Commerciale et Administrative, Brest.
- Lorenzi, H. 1998. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. vol 2. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- Maguire, B. & Boom, B. M. 1989. Rutaceae. In Maguire, B. Botany of the Guayana Highland-part XIII. Mem. New York Bot. Gard. 51: 121-122.
- Melo, F. P. L. de & Tabarelli, M. 2001. Biologia de dispersão e estrutura de uma população de *Hortia arborea* Engl. (Rutaceae) In Resumos do 52^o Congresso Nacional de Botânica, João Pessoa.
- Morawetz, W. 1990. Accumulation of polyploid species in the cerrado vegetation of Brazil as compared with the surrounding forests. IN: VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, Campinas, 1990, Programas e Resumos: 49.
- Morton, C. M. & Kallunki, J. A. 1993. Pollen morphology of the subtribe Cuspariinae (Rutaceae). Brittonia 45(4): 286-314.

- Pijl, L. van der** 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin.
- Pirani, J. R.** 1999. Estudos taxonômicos em Rutaceae: Revisão de *Helieta* e *Balfourodendron* (Pteleinae); Análise cladística de Pteleinae; Sinopse de Rutaceae do Brasil. Tese de Livre-docência. Universidade de São Paulo.
- Pirani, J. R.** 2002. Rutaceae. In M. G. L. Wanderley, G. J. Shepherd & A. M. Giuliatti (coords.) Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. Hucitec. São Paulo, vol. 2, p. 281-308.
- Porter, D. M. & Elias, T. S.** 1979. Flora of Panama: Rutaceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 66: 123-164.
- Radford, A. E., Dickinson, W. C., Massey, J. R. & Bell, C. R.** 1974. Vascular plant systematics. Harper & How Publishers. New York.
- Record, S. J. & Hess, R. W.** 1940. American woods of the family Rutaceae. Trop. Woods 64: 1-28.
- Sandwith, N. Y.** 1931. Rutaceae. Kew Bull. (1931): 184-185.
- Saint-Hilaire, A.** 1824. Plantes usuelles des brasiiliens. Grimbert Libraire. Paris.
- Silva, M. F. G. F. da, Gottlieb, O. R. & Ehrendorfer, F.** 1988. Chemosystematics of the Rutaceae: suggestions for a more natural taxonomy and evolutionary interpretation of thefamily. Pl. Syst. Evol. 161: 97-134.
- Spujt, R.W.** 1994. A systematic treatment of fruit types. Mem. New York Bot. Gard. 70: 1-181.
- Stace, H. M., Armstrong, J. A. & James, S. H.** 1993. Cytoevolutionary patters in Rutaceae. Pl. Syst. Evol. 187: 1-28.
- Stafleu, F. A. & Cowan, R. S.** 1976-1988. Taxonomic literature. Ed. 2 Vols. 1-7. Bohn. Scheletema & Holkema, Utrecht/Antwerpen.
- Taubert, P.** 1892. Plantae Glaziovianae novae vel minus cognitae. Beiblatt zu den Botanischen Jahrbücher 34, Band XV, Heft 2: 3-6.
- Vandelli, D.** 1788. Florae Lusitanicae et Brasiliensis specimen. Typographia Academico-Regia, Conimbricæ (Coimbra).
- Waterman, P.G. & Grundon,** 1983. Chemistry and chemical taxonomy of the Rurales. Academic Press, London.
- Weberling, F.** 1989. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge University Press, Cambridge.

Lista de exsiccatas

Os números entre parênteses correspondem ao número de cada espécie no corpo do texto:

1. *Hortia brasiliana*

2. *H. coccinea*

3. *H. excelsa*

4. *H. longifolia*

5. *H. neblinensis*

6. *H. nudipetala*

7. *H. oreadica*

8. *H. regia*

9. *H. superba*

10. *H. vandelliana*

Acevedo-Rodriguez, P. et al.: 10285 (10)

Albuquerque, B.W.P.: s.n. INPA 5529 IAN 94763 (9)

Albuquerque, V.R. de: 11 (7)

Almeida, E. de F.: 173 (1)

Almeida, S. S. & Oliveira, A.G. de.: 2001 (3)

Alvarenga, D. et al.: 193 (7)

Amorim, A.M. et al.: 1332 (1)

Anderson, W.R.: 8014 (7)

Arantes, A.A. & Marra, K.: 175 (7)

Araújo, A.: 154 (1)

Araújo, F. de P.L.: s.n. R 71168 (1)

Arouck-Ferreira, J.D.C.: 39 (1)

Assis, J.S. de et al.: 423 (1)

Assunção, P.A.C.L. et al.: 533 (4)

Assunção, S. & Coelho, D.: 36, 78 (4)

Badini, J. & Silva, J.L.: s.n. OUPR 7670, 23105 (1)

Badini, J. & Zurlo, C.: s.n. OUPR 7681, s.n. OUPR 22468, s.n. OUPR 22473 (1)

Badini, J. et al.: s.n. OUPR 7676, s.n. OUPR 22467, s.n. OUPR 22470, s.n. OUPR 22471 (1)

Badini, J.: s.n. OUPR 7674, s.n. OUPR 7675, s.n. OUPR 7680, s.n. OUPR 23104 (1)

Barbosa, A.A.A.: 166, 430 (7)

Batalha, M.A.: 2765, 3004, 3179, 3311 (7)

Bautista, H.P.: 1336, PCD 3601 (1)

Belém, R.P.: 1839, 3751 (1), 1921 (7)

Benson, W. & Castanheira, H.: 9865 (7)

Bergeron, S.: 14 (1)

Black, G.A. & Ledoux, P.: 50-10600 (4)

Boudet-Fernades, H.Q.: 2442 (1)

Brade, A.C. & Santos-Lima: 11788 (1)

Brazão, J.E.M.: 11, 59

Brina, A.E. & Teixeira, E.M.: s.n. BHC B 35001 SPF 122478 (7)

C.M.M.: 307 (1)

Carneiro-Torres, D.S. et al.: 204 (1)

Carvalho, A.M. de et al.: PCD 942 (1)

Carvalho, M.G. & Silva, S.T.: 247 (1)

Castro, R.M. et al.: 96F (1)

Ceccantini, G.: 242 (7)

Cid-Ferreira, C.A. et al. (também C.A. Cid): 1416, 7771, 11232 (4) 8538 (10),

Coelho, D. & Cabral: 787 (9)

Coelho, D.: s.n. INPA 3864 (4)

Coelho, L.: s.n. INPA 992 (1.4), 1981 (1.9)

Collela, M. et al.: 2071 (2)

Cordeiro, I. et al.: CF CR 10161 (1)

Correia, C.M.B. et al.: 338 (1)

Costa, L.V. et al.: s.n. BHC B 19970 ESA 72427 (1) (inclui Costa e Silva, L.V. et al)

Cuatrecasas, J. & Llano, M.: 24210 (1)

Cunha, C.N. da et al.: 1304 (7)

Duarte, A.P. & Mattos, A.: 8216 (7)

Duarte, A.P.: 8025, 8559 (1), 5727, 10753 (7)

- Duarte, L. & Silva-Santos, R.: 151 (7)
 Duarte, L.: 909 (7)
 Ducke, A.: s.n. RB 23544 (1), s.n. RB 23761 (2), s.n. RB 211733, s.n. RB 19518 (3), s.n. MG 11688, s.n. MG 12522, s.n. RB 13617, s.n. RB 13618, s.n. RB 17728, s.n. MG 8379 INPA 12464, s.n. RB 23766 (4), 82, 445, 455, s.n. RB 23767 (9)
 Egler, S.G. *et al.*: s.n. RB 23761 INPA 50602 (2) 461 (4)
 Egler, W.A. & Raimundo: 845 (4)
 Espina, J. *et al.*: 1515 (1)
 Eupunino, A.: 29 (1)
 Farah, F.T. *et al.*: 380, 449, 569, 948 (7)
 Ferreira, M.B.: 600, 838 (7)
 Fiaschi, P. & Costa, C.B.: 384 (7)
 Filgueiras, T.S. & Alvarenga, D.: 1433, 1451 (7)
 Folli, D.A.: 52 (1)
 Fonseca, S.G.: 843 (7)
 Forero, E. *et al.*: 1233 (1)
 Forest dept.: 3370 (8)
 Freire-Fierro, A. *et al.*: 1777 (1)
 Fróes, R.L.: 12627, 12730/70, 19959 (1), 33785 (3), 23130, 31261, 33548, 33900 (4), 27916 (7), 28039 (10)
 Funch, L.S. & Funch, R.: 89, 175 (1)
 Furlan, A *et al.*: CFCR² 447 (1)
 Galdames, C. *et al.*: 3759 (1)
 García-Cossio, F.: 79 (1)
 Garcia-Kirkbride, M.C.: 1175 (7)
 Gentry, A. & Dwyer, J.D.: 9505 (1)
 Gentry, A. & Renteria, E.: 23817 (1)
 Gentry, A. *et al.*: 8848 (1.1), 48296 (1)
 Gillespie, L.J. & Smart, D.R.: 2924 (8)
 Glaziou: 11849 (1), 13656 (4)³, 20799 (7)
 Goodland, R.: 318 (7)
 Gottsberger, I. & Gottsberger, G.: 34-25990 (7)
 Groppo Jr., M. *et al.*: 750, 751, 759, 760, 1043, 1045 (1), 1129 (3), 895, 930, 951 (4), 458 (7), 950 (9)
 Groppo Jr., M.: 805, 808, 809 (7)
 Groppo Jr., & Marcato, A.C.: 846 (7)
 Groppo, Jr., M. & Ulwin, M.: 655 (1)
 Guedes, M.L. *et al.*: PCD⁴ 354, PCD753, PCD754 (1)
 Guimarães, F.: s.n. HUFU 6159 (7)
 Guimarães, J.L.G.: 187 (7)
 Harley, R.M. *et al.*: 15567, 22464(1)
 Hatschbach, G. *et al.*: 62077, 70302 (7)
 Hatschbach, G.: 41486 (1), 36698, 43860 (7)
 Henkel, T.W. & Chin, M.: 48, 481 (8)
 Heringer, E.P. *et al.*: 6138, 6932, 6985 (7)
 Heringer, E.P.: 602, 12240 (1), 6707, 8363/557, 8400/594, 8558/752, 13900, 14598, s.n. RB 116394 (7)
 Irwin, H.S. *et al.*: 8646, 9729, 10624A, 10997, 13119, 13345, 13455 (7)
 Ivanauskas, N.M. *et al.*: 2084 (7)
 Jardim, T.G. *et al.*: 25 (1)
 João Paulo: 53 (7)
 Kuhlmann, J.G.: s.n. VIC 1734, s.n. VIC 2279, s.n. RB 103084 (1), 2005 (4), s.n. RB103085 (7)
 Labouriau, L. & Valio: 1202 (7)
 Lawrence, A.E.: 392 (1)
 Leitão-Filho, H.F. *et al.*: 7926 (1)
 Lenza, E.O. & Barbosa, A.A.A.: 15, 204 (7)
 Leoni, L.S.: 2486 (1)
 Leopoldino, F. de P.: s.n. RB 42938 (7)
 Lima, D. de A.: 49-264 (1)
 Lima, H.C. de *et al.*: 3278 (7)
 Lima, H.C. de: 1012 (1)
 Lima, J.C. & Messias-Santos, M.: 162 (1)
 Lisboa, M.A.: s.n. OUPR 26999 (1)
 Lopes, D.: s.n. HUFU 18101 (7)
 Lopes, W.P. *et al.*: s.n. VIC 17043 (1)
 Loureiro, A. *et al.*: s.n. INPA 35776 (9)

² CFCR: Coleção Fanerogâmica de Campos Rupestres

³ Na realidade Schwacke III.472

⁴ PCD: Projeto Chapada Diamantina

- Luiz: s.n. MG 23003 (4)
Macedo, A.: 944 (7)
Macedo, M. et al.: 1098 (7)
Macedo, W.: 42 (7)
Machado Nunes: 131 (1)
Magenta, M. & Magenta-Neto, J.E.: 318 (7)
Magnano, H.: 226, 301 (7)
Maguire, B. et al.: 30492, 36650, 36657, 37564 (2)
Martins, L.A.: 691 (7)
Mattos Silva, L.A. et al.: 2747 (1)
Mattos-Silva, L.A. & Santos, T.S.dos: 1788 (1)
Mefazzo, A.F.O.: 31 (7)
Mello Barreto: 1746 (1), 4502 (7)
Melo, E. & França, F.: 576 (7)
Melo, E. et al.: 1319 (1)
Menandro, M.S.: 95 (1)
Mendes-Magalhães: 18939 (1), 8994, 19014 (7)
Mexia, Y.: 4612, 5278 (1)
Miranda Bastos: 235, 2235, 2187 (3)
Monteiro, O.P. & Melo, F.C.: s.n. INPA 50131 (4)
Morellato, L.P.C. et al.: 19905 (7)
Mori, S.A. & Boom, B.M.: 14303 (1)
Mori, S.A. et al.: 10330, 10768, 12692, 13962 (1)
Mota, A.L.P.: 2180, 2214 (7)
Neill, D.: 430 (1)
Nepsch da Cunha, N.M. et al.: 300 (4)
Nevers, G. de et al.: 5072, 5284, 7428, 7438, 7481 (1)
Nevers, G.: 4294 (1)
Oliveira, J.E. de: s.n. IAN 15080 (1), s.n. R 183984 (7)
Orlandi, R.M.: PCD 638, 1499 (1)
Parentoni, R. et al.: 5713 (7)
Peckolt, O.: s.n. R 71498 (1)
Pedralli, G. et al.: 8 (1)
Pequeno, P.H.A. & Costa, L.V.: 243 (1)
Pereira, B.A.S. & Alvarenga, D.: 2056, 3396 (7)
Pereira, E.: 1336 (1), 2164⁵ (1 ou 7)
Pirani, J.R. & Mello-Silva, R.: CFCR 10854 (1)
Pirani, J.R. et al.: 2361, 4153, 4672, CFCR 852, CFCR 7357 (1) 3662 (9)
Pires, J.M. et al.: 9400 (7), 16945 (10)
Pohl: 892d (7)
Prado, J.: CFCR 12059 (1)
Prance, G.T. et al.: 1559 (1.3)
Queiróz, L.P. de et al.: 1972 (1.1)
Queiróz, L.P. de & Nascimento, N.S.: 4206 (1.1)
Rabelo, B.V. & Cardoso, R.: 2900 (3)
Ramalho, F.B.: 212 (1)
Ramalho, R.S. & Rodrigues, G.: 1124 (1)
Revilla, J. *et al.*: 6980 (4)
Rezende, J.M.: 65, 70 (7)
Rezende, V.M. & Dias, F.A.: 8 (7)
Ribeiro, B.G.S.: 1026 (1)
Riedel: 468 (1), 2464, s.n. prov. 1019 (7)
Rodrigues, E.: 8146 (9)
Rodrigues, G. & R.S.Ramalho 1020 (1)
Rodrigues, W. & Chagas, J.: 2809 (4)
Rodrigues, W.A.: 10878 (7), 6711 (9),
Roldán, F.J. et al.: 3067 (1)
Rosa, N.A. & Santos, M.R.: 2221 (4)
Rosa, N.A.: 1314 (3)
Rosa, P.: s.n. RB 181052 (1)
Rosário, C.S. et al.: 653 (7)
Roth, Pe. L.: 1725 (1)
Rylands, A. & Hage, J.L.: 154/1980 (1)
Sandwith, N.Y.: 12, 489 (8)
Santos, E.: 133, 651 (1), 1775 (7)
Santos, R.S.: s.n. HB 28591 (7)
Santos, T.S. dos: 2177 (1)
Sarmiento, A.C. & Bautista, H.P.: 831 (1)
Schultes, R.E. & López, F.: 9687 (6)

⁵ Material com etiqueta trocada: (1) no herbário GUA, (7) no herbário RB

- Schwacke: 11963 (1), III.472 (4),
 Sick, H.: 785 (1.1)
 Silva, A.F. & Fontes, N.R.L.: s.n. VIC 13291, s.n. VIC 13294 (1)
 Silva, A.S.L. da et al.: 532 (10)
 Silva, M. et al.: 2343 (9)
 Silva, M.A. da et al.: 3924 (7)
 Silva, M.F. et al.: 785 (9)
 Silva, M.G. & Rosário, C.: 4601 (7)
 Silva, M.R.: 1020 (7)
 Silva & Brazão: 60881 (5)
 Soares, E.: 128 (4)
 Souza, H.M. de: s.n. IAC 22823 (1)
 Souza, V.C. et al.: 17343 (7)
 Spruce: 2006 (2), 1484 (4)
 Stehman & Teixeira: s.n. HXBH 6206 (7)
 Stehmann, J.R. et al.: 1449 (1)
 Stijhoorn, E.: 691 (1)
 Sucre, D. et al.: 10126 (1)
- Thomas, W. W. et al.: 10634, 10747, 12207 (1), 5447 (4),
 Thomaz, L.D.: 1594 (1)
 Tipza, G. et al.: 1222 (1)
 Trujillo, B.: 3568 (1.8)
 Ule, E.: 751 (1.7), 8926 (1.4)
 Vásquez, R. et al.: 22857 (3)
 Velazco, J.: 1055 (2)
 Velloso, H.: 417 (1)
 Veloso, H.: 1214, 1814 (7)
 Vieira, R.C.: 135 (7)
 Vilela, U.U.A.: 39 (7)
 Vinha, S. G.: 16 (1)
 Vinha, S. G. da & Pinheiro, R.S.: 164 (1)
 Wood, J. R. I. et al.: 16548 (7)
 sem coletor: (talvez Anderson, C.W. 153): (8), BHCB 1625 (7), F 634 NY 2689 (8), D428 Kew record number 2423 (8)

Índice de nomes científicos em *Hortia*

Nomes aceitos em **negrito**, sinônimos e nome inválido em *itálico*. Números à frente dos sinônimos e nome inválido são os números das espécies aceitas neste trabalho.

- | | |
|--|----------------------------------|
| <i>Hortia arborea</i> Engl. (1) | 4. <i>H. longifolia</i> |
| <i>H. badinii</i> M. A. Lisboa, <i>nomen nudum</i> (1) | <i>H. megaphylla</i> Taub. (4) |
| 1. <i>H. brasiliensis</i> Vand. ex DC. | 5. <i>H. neblinensis</i> |
| 2. <i>H. coccinea</i> Spruce ex Engl. | 6. <i>H. nudipetala</i> |
| <i>H. colombiana</i> Gleason (1) | 7. <i>H. oreadica</i> |
| <i>H. chocoensis</i> Cuatr. (1) | 8. <i>H. regia</i> |
| <i>H. duckei</i> Huber (4) | 9. <i>H. superba</i> |
| 3. <i>H. excelsa</i> | 10. <i>H. vandelliana</i> |

CAPÍTULO 2

MORFOLOGIA POLÍNICA EM ESPÉCIES DE *HORTIA* (RUTACEAE)

Resumo. Um estudo palinológico de todas as 10 espécies do gênero neotropical *Hortia* Vand. (Rutaceae) foi realizado. A análise confirmou informações em publicações prévias de que o gênero é estenopolínico, com grãos de pólen subprolatos ou prolatos, 3-colporados, com exina muito espessa e padrão de ornamentação psilado-perforado. Apesar do gênero ser bem caracterizado palinologicamente, o pólen de todas as espécies mostrou grande similaridade, sem variações significativas no padrão de ornamentação da exina, número e forma das aberturas e medidas. As características polínicas também não fornecem informações para o posicionamento de *Hortia* em uma classificação intrafamiliar

Abstract. A palynological study covering all 10 species of the neotropical genus *Hortia* Vand. (Rutaceae) was made. The analysis confirmed previous findings that the genus is estenopalynous, with subprolate to prolate, 3-colporate grains, with a very thick exine and a psilate-perforate pattern of sculpturing. Even though the genus is well characterized palynologically, the pollen of the all species are very similar, with little variation in the sculpture of exine, number and form of apertures and measurements. Pollen characteres were also uninformative in relation to the positioning of *Hortia* into an intrafamilial classification.

INTRODUÇÃO

Hortia Vand. (Rutaceae) é um gênero tradicionalmente incluído na subfamília Toddaliioideae, subtribo Todaliinae (*sensu* Engler 1931), tendo sido revisado (capítulo 1). As 10 espécies que compõe o gênero estão distribuídas desde o Panamá até o estado de São Paulo, Brasil, a maioria na Amazônia. São plantas lenhosas, quase todas arbóreas, de folhas simples chegando a 1 metro ou mais de comprimento em algumas espécies amazônicas, agrupadas no ápice dos ramos, inflorescências terminais amplas, corimbiformes, muito vistosas, com flores 5-meras avermelhadas a róseas, geralmente com um tufo de tricomas na base da face adaxial das pétalas (ou com tricomas em toda a face adaxial), isostêmones, com 5 carpelos totalmente unidos, sendo o fruto uma baga com epicarpo coriáceo. Essas últimas três características (flor isostêmone, gineceu totalmente sincárpico, fruto indeiscente) é que levaram Engler (1931) a posicionar *Hortia* em Toddaliinae, sendo o fruto do tipo baga único entre as Rutaceae nativas do neotrópico.

Barth (1982) foi a primeira autora a estudar o pólen de *Hortia*, em uma publicação com breves comentários de diversos gêneros e espécies brasileiras de Rutaceae. A mesma autora também publicou três artigos caracterizando alguns gêneros de Rutaceae que ocorrem no Brasil, como *Zanthoxylum* (Barth 1980), *Dictyoloma* e *Hortia* (Barth 1983) e *Pilocarpus* (Barth 1985). No estudo de *Hortia*, Barth analisou

1980), *Dictyoloma* e *Hortia* (Barth 1983) e *Pilocarpus* (Barth 1985). No estudo de *Hortia*, Barth analisou o pólen de 5 espécies do gênero, não encontrando qualquer característica que pudesse justificar a separação de grupos de espécies com absoluta segurança.

Morton & Kallunki (1993) realizaram um estudo polínico detalhado de gêneros da subtribo neotropical Cuspariinae (=Galipeinae, subfamília Rutoideae, ver Kallunki & Pirani 1998). As autoras observaram uma grande diversidade morfológica entre os gêneros do grupo. No mesmo trabalho, elas analisaram três espécies de *Hortia*, cuja transferência da subfamília Toddalioidae para a tribo Cusparieae (=Galipeae) havia sido sugerida por similaridade na química de metabólitos secundários por Da Silva *et al.* (1988). Entretanto, as características do pólen de *Hortia* não ofereceram sustentação para tal transferência. Análises utilizando as regiões *trnL-trnF* e o íntron do *rps-16* (capítulo 3) indicam que *Hortia* constitui um grupo monofilético e irmão a *Adiscanthus* (Galipeae, Rutoideae), sendo mais relacionada filogeneticamente com gêneros de Rutaceae neotropicais do que com outros representantes de Toddaliinae.

O objetivo desse artigo é estudar as espécies do gênero *Hortia*, detalhando as conclusões de Barth (1982, 1983) e Morton & Kallunki (1993) com uma amostragem maior de espécies e espécimes do gênero, buscando caracteres e estados de caracteres úteis para uma análise filogenética do grupo.

MATERIAL E MÉTODOS

Todas as 10 espécies de *Hortia* reconhecidas na revisão do gênero feita por Groppo (capítulo 1) foram analisadas e/ou observadas: *Hortia brasiliana* Vand. ex DC., *H. coccinea* Spruce ex DC., *H. excelsa* Ducke, *H. longifolia* Spruce ex Engl., *H. neblinensis* Maguire & Boom, *H. nudipetala* Groppo, *H. oreadica* Groppo, Kallunki & Pirani, *H. regia* Sandwith, *H. superba* Ducke e *H. vandelliana* Groppo. O pólen de todas as amostras foi retirado de exsicatas depositadas em herbários públicos. Uma lista com todas as referências de materiais-testemunha é fornecida no Apêndice 1 (final desse capítulo)

Apenas anteras de botões em pré-antese foram utilizadas, para evitar contaminação nas amostras. Para cada espécie foram analisadas amostras de pólen de 5 diferentes espécimes, quando possível (sete para *Hortia brasiliana*, a espécie com a distribuição mais ampla). Um espécime de cada espécie (chamado aqui de “material de referência”) foi escolhido para as descrições e fotografias. Grãos de pólen de *H. neblinensis*, conhecida apenas da coleção-tipo (apenas com botões muito jovens), foram observados ao microscópio óptico (“MO”), mas não mensurados ou fotografados, pois sempre colapsaram após acetólise.

Os grãos de pólen foram acetolisados de acordo com procedimento de Erdtman (1952). Após a acetólise, foram montados em glicerina sobre 3 a 5 lâminas e selados com parafina. As medições dos grãos foram tomadas em um microscópio Olympus, dentro de um período máximo de uma semana, dado

o freqüente inchaço de grãos após esse período (Melhem & Matos 1972, Salgado-Labouriau 1973). As medidas dos eixos polar (“P”) e equatorial (“E”), foram tomadas em 25 grãos nos materiais de referência. Para as medidas de abertura, endoabertura e espessura das diferentes camadas da exina, foram utilizados apenas 10 grãos. Para os materiais restantes de cada espécie (“material de comparação”) foram tomadas apenas 10 medidas para P e E.

As medidas nos materiais de referência e de comparação foram utilizados para definir o formato e as classes de tamanho do pólen, de acordo com as definições de Barth & Melhem (1988). Fotomicrografias do pólen em MO foram obtidas com uma câmera Olympus acoplada a um computador pessoal. Todas as análises e tomadas de fotomicrografias de MO foram realizadas no Laboratório de Palinologia do Instituto de Botânica (São Paulo, Brasil).

As análises com microscopia eletrônica de varredura (“MEV”) foram feitas com a utilização de pólen retirado de anteras desidratadas ou de grãos acetolizados estocados em glicerina. Os grãos acetolizados foram lavados em água destilada e desidratados em série alcoólica (álcool 50°, 70°, 90° e 100°). Os grãos (acetolizados ou não) foram montados em suportes (“stubs”) e cobertos com ouro em pó. Eletromicrografias foram obtidas em um microscópio eletrônico de varredura Jeol JSM 840A no Laboratório de Microscopia, Instituto de Física da Universidade de São Paulo (São Paulo, Brasil). As imagens em MEV foram utilizadas para definir os termos para escultura da exina e aberturas, de acordo com terminologia de Barth & Melhem (1988) e Punt *et al.* (1999). A estrutura da exina foi discutida principalmente com base nos resultados de Morton & Kallunki (1993).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os grãos de pólen das espécies de *Hortia* estudados mostraram-se muito similares (figuras 3 e 4). O pólen no gênero pode ser assim caracterizado: grãos solitários, radialmente simétricos, isopolares, subprolatos a prolatos ($P/E = 1,2-1,8$), de tamanho médio a grande (35,8-68,3 μ m), com âmbito retangular em vista equatorial, arredondados nos cantos, 3-colporados. Os colpos são longos e retos, invaginados, geralmente com muitos grânulos polimórficos cobrindo sua superfície. As endoaberturas são alongadas e conspícuas. Os valores para os eixos e a razão P/E para todas as espécies e espécimes estão sumarizados na Tabela 1, enquanto que as medidas para os colpos, endoaberturas e exina estão na Tabela 2.

Sob MEV a ornamentação da exina mostrou padrão psilado-perfurado em todas as espécies, algo rugulado em alguns grãos, com lumens (puncta) pouco freqüentes em relação ao número de columelas. Os grãos de *Hortia coccinea*, *H. nudipetala* e *H. oreadica* (figuras 3G, 4C e 4F, respectivamente) apresentaram-se levemente ondulados. Os lumens são circulares e pequenos (figura 4G), sendo em *H. brasiliana* (figura 3D) e em *H. vandelliana* (figura 4M) menos freqüentes que nas outras espécies.

Em MO os grãos de pólen mostram exina com ornamentação tectada-perfurada em todas as espécies,

exceto em *Hortia regia*, com padrão rugulado (figura 4I). A estrutura da exina é columelada com teto delgado. A nexina é mais espessa que a sexina, especialmente ao redor das endoaberturas, formando uma costa (Figuras 3B e C). A nexina 1 (1,0-1,3 μ m) e nexina 2 (1,0-1,6 μ m) geralmente representam 60-70% da espessura total da exina. A estrutura da exina é columelada, com teto e columela mais delgados que a nexina. Os grãos de *H. neblinensis*, observados apenas em MO, mostraram o mesmo padrão de ornamentação da exina e número de aberturas.

Tabela 1. Valores (em μ m) para os eixos polar (P) e equatorial (E) em espécies de *Hortia*. () - média aritmética; n - número de grãos medidos. O primeiro material listado de cada espécie é o material de referência.

Espécies e amostras	n	P (μ m)	E (μ m)	P/E
<i>H. brasiliana</i>				
1- Castro 96F	25	42,3-(45,8)-49,5	23,9-(26,9)-29,1	1,7
2- Souza s.n. (IAC 22823)	10	39,8-(43,7)-51,9	29,5-(31,5)-35,6	1,4
3- Menandro 95	10	48,1-(49,3)-51,9	30,0-(31,7)-33,9	1,6
4- Vinha 16	10	51,1-(54,3)-57,7	32,8-(34,8)-37,5	1,6
5- Bautista PCD3601	10	43,9-(46,9)-50,5	28,9-(30,6)-32,5	1,5
6- Nevers 4294	10	46,2-(47,8)-50,0	30,0-(31,3)-32,8	1,5
7- Gentry & Renteria 23817	10	52,8-(55,1)-58,1	33,8-(36,1)-39,2	1,5
<i>H. coccinea</i>				
1- Ducke s.n. (INPA 50602)	25	42,8-(45,1)-50,3	28,0-(29,7)-32,7	1,5
2- Maguire 37584	10	46,6-(48,8)-50,5	25,3-(27,3)-29,5	1,8
3- Maguire 36657	10	43,6-(44,9)-46,6	23,9-(25,3)-26,1	1,8
4- Maguire 36650	10	42,7-(44,3)-45,8	24,2-(25,6)-26,9	1,7
<i>H. excelsa</i>				
1- Rabelo & Cardoso 2900	25	48,3-(52,0)-54,1	30,2-(33,1)-36,4	1,6
2- Miranda-Bastos 235	10	48,7-(49,8)-51,6	33,9-(35,7)-36,7	1,4
3- Miranda-Bastos 2187	10	48,7-(50,4)-53,4	32,7-(34,8)-36,6	1,4
<i>H. longifolia</i>				
1- Cid 11232	25	44,5-(46,9)-48,6	30,6-(34,1)-48,1	1,4
2- Assunção & Coelho 78	10	43,3-(44,9)-46,3	29,1-(31,2)-33,8	1,4
3- Cunha 300	10	46,2-(49,2)-51,2	31,9-(34,5)-35,5	1,4
4- Monteiro & Mello s.n. (INPA 50131)	10	45,3-(47,6)-50,0	30,3-(31,5)-32,3	1,5
5- Soares 128	10	44,1-(45,5)-48,4	29,4-(30,5)-31,4	1,5
<i>H. nudipetala</i>				
1- Lima <i>et al.</i> 3248	25	52,3-(54,9)-57,8	28,7-(30,8)-32,2	1,8
2- Schultés & López 9687	10	60,8-(64,6)-68,3	38,4-(39,7)-42,5	1,6
<i>H. oreadica</i>				
1- Batalha 3179	25	43,1-(46,1)-49,1	24,7-(26,8)-28,3	1,7
2- Macedo 944	10	47,0-(49,7)-53,9	28,3-(30,7)-32,8	1,6
3- Albuquerque 11	10	46,4-(50,5)-54,4	30,8-(34,3)-41,4	1,5
4- Anderson 8014	10	52,3-(52,3)-57,0	33,1-(35,5)-40,5	1,5
5- Hatschbach 43860	10	44,1-(46,6)-47,5	27,2-(28,2)-29,7	1,7
<i>H. regia</i>				
1- Henkel & Chin 481	25	37,6-(41,9)-43,8	27,0-(30,0)-35,8	1,4
2- Gillespie & Smart 2924	10	35,8-(37,0)-39,1	29,8-(30,1)-32,0	1,2

Espécies e amostras	n	P (μm)	E (μm)	P/E
<i>H. superba</i>				
1- Loureiro s.n. (INPA 35776)	25	54,1-(58,8)-61,9	30,8-(33,8)-37,3	1,7
2- Groppo Jr. 950	10	50,6-(53,4)-55,0	30,9-(32,8)-34,4	1,6
3- Silva 2343	10	46,3-(49,5)-52,5	26,2-(29,9)-34,7	1,7
4- Coelho 1981	10	43,3-(45,6)-48,7	24,5-(26,3)-27,3	1,7
5- Coelho & Cabral 787	10	46,7-(48,7)-52,0	27,0-(30,3)-32,8	1,6
<i>H. vandelliana</i>				
1- Cid <i>et al.</i> 8538	25	55,8-(59,7)-63,4	32,8-(35,8)-38,1	1,7

Tabela 2: Valores (em μm) para os colpos, endoabertura e exina e suas camadas em espécies de *Hortia* para os materiais de referência.

Espécies	Colpo		Exina			
	compr. x larg.	compr. x larg.	teto	sexina	nexina 1	nexina 2
<i>H. brasiliiana</i>	33,0x2,2	2,5x9,7	0,5	1,4	1,1	1,1
<i>H. coccinea</i>	29,3x2,8	3,8x8,7	0,5	1,2	1,0	1,0
<i>H. excelsa</i>	30,0x2,1	3,8x7,7	0,5	1,8	1,4	1,5
<i>H. longifolia</i>	28,5x2,5	4,3x10,5	0,6	1,3	1,0	1,3
<i>H. nudipetala</i>	38,7x2,0	4,6x12,7	0,6	1,5	1,3	1,2
<i>H. oreadica</i>	32,6x1,6	3,1x8,2	0,5	1,3	1,3	1,2
<i>H. regia</i>	20,8x1,8	2,0x6,0	0,6	1,4	1,1	1,1
<i>H. superba</i>	39,1x2,2	4,0x10,5	0,7	1,6	1,3	1,1
<i>H. vandelliana</i>	39,2x2,3	4,1x8,0	0,5	1,4	1,3	1,6

Como pôde ser visto na tabela 1, os espécimes de *Hortia regia* apresentaram os grãos menores (P) com média de 37,0 e 41,9 μm para os dois espécimes analisados. Um espécime de *H. nudipetala* (Schultze & López 9687) apresentou os maiores valores para P, com média de 64,6 μm .

Quando todos os espécimes de todas as espécies são comparados, entretanto, intergradações nos valores de P e E largamente ocorrem (figuras 1 e 2), assim como a razão P/E. Barth (1983), utilizando os valores de P, agrupou as espécies de *Hortia* analisadas por ela em dois subtipos polínicos: *H. coccinea* e *H. superba*, com grãos de tamanho médio e *H. arborea* (= *H. brasiliiana*), *H. brasiliiana* (*H. oreadica* nestes estudo) e *H. longifolia* com grãos de tamanho grande. Esses dois subgrupos corresponderiam bem com a distribuição e tipo de ornamentação dos tricomas na face adaxial das pétalas (ausentes apenas em *H. nudipetala*): o primeiro grupo corresponderia a espécies com pétalas tomentosas ou vilosas em toda a face adaxial, com tricomas verrucosos (características também presentes em *H. excelsa*, *H. neblinensis* e *H. regia*); e o segundo, com apenas um tufo de tricomas na base da face adaxial, estes lisos (presentes também em *H. vandelliana*). Entretanto, o uso de mais espécies e amostras neste estudo não sustenta a classificação de Barth (1983), por conta da intergradação dos valores de P verificados.

Figura 1. Distribuição das medidas do eixo polar (P, em μm), classificadas em ordem crescente de médias nos grãos de pólen de *Hortia*. Barras correspondem ao intervalo entre o valor mínimo e máximo encontrado para cada espécime; \blacklozenge - média aritmética entre os valores encontrados. As primeiras duas letras do epíteto representam a espécie, números correspondem aos espécimes citados na Tabela 1 (ex.: *H.re2* é espécime de *H. regia* citado na Tabela 1)

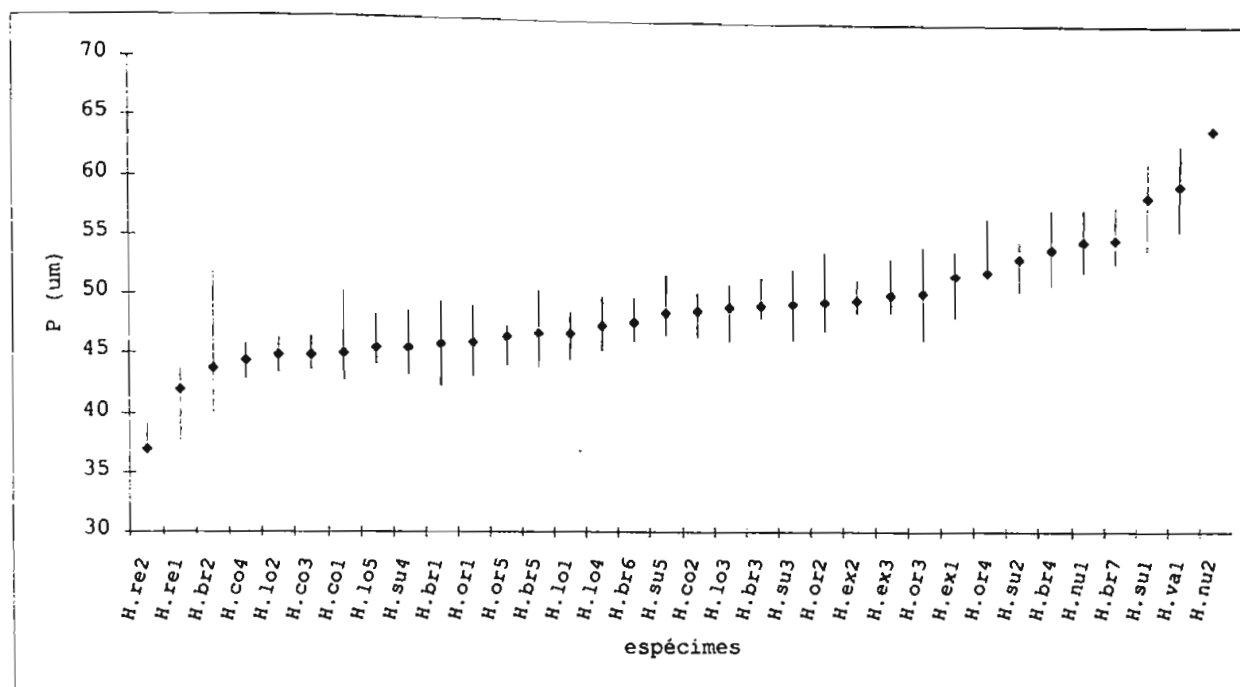
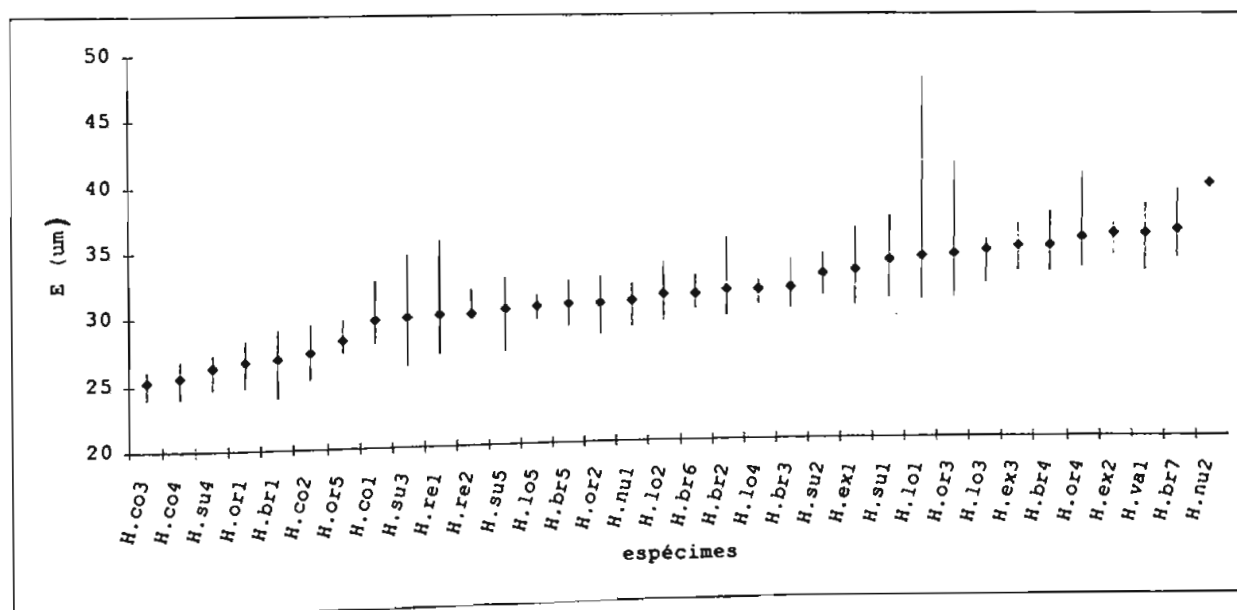


Figura 2. Distribuição das medidas do eixo polar (E, em μm), classificadas em ordem crescente de médias nos grãos de pólen de *Hortia*. Legendas como na Figura 1.



Os valores para os eixos P e E diferem das de Morton & Kallunki (1993), que apresentaram valores menores (entre 29,3 e 42,8 μ m para P em 3 espécies analisadas), sendo mais próximos aos obtidos por Barth (1983). As diferenças soamantidas inclusive em duas coleções analisados por Morton & Kallunki (1993) e o presente estudo: Rabelo & Cardoso 2900 (*Hortia excelsa*), e Hatschbach 43860 (*H. oreadica*) com valores de P 30-45% menores do que os verificados aqui, afetando a razão P/E.. Estas discrepâncias podem surgir da técnica de preparação dos grãos e diferentes critérios na tomada das medidas (afetadas por fenômenos ópticos como a difração da luz). De qualquer modo, os valores de P e E não foram úteis para agrupar as espécies no gênero.

O comprimento dos colpos e endoabertura são mais curtos em *Hortia regia*, sendo mais longos em *H. brasiliana*, *H. nudipetala* e *H. superba*, apresentando uma variação de quase 100% entre esses dois extremos. Outros valores, como para as medidas de largura de colpos e endoaberturas apresentaram grande variação nos espécimes analisados (tabela 2).

Os valores para a espessura das nexina 1 e 2 (quase iguais aqui para todas as espécies) são diferentes dos encontrados por Barth (1983). Naquele estudo a nexina 1 sempre é 4 a 5 vezes mais espessa que a nexina 2. Esta discrepância pode ser creditada, novamente, à difração de luz no estudo em MO, além de diferentes critérios para a delimitação das camadas. De fato, Barth (1983) comenta que a nexina 2 em *Hortia* é muito delgada, mas densa em MO, e que os valores para sua espessura podem ser aumentados pela difração. Os valores para a espessura das diferentes camadas da exina também não puderam ser utilizados para agrupar espécies no gênero.

De acordo com Barth (1983), o padrão de superfície dos grãos de *Hortia arborea* (= *H. brasiliana*) e *H. longifolia* é o mesmo, *H. superba* possui grãos com mais puncta por unidade de superfície e *H. brasiliana* (aqui *H. oreadica*), puncta maiores e numerosos. A autora, entretanto, não fez nenhum estudo de puncta/área de superfície. O que foi observado no presente estudo é que *H. brasiliana* e *H. vandelliana* possuem aparentemente menos puncta por unidade de superfície (figuras 3D e 4M), quando comparado com outras espécies. Entretanto, essas diferenças são muito tênues, não justificando o agrupamento de espécies com base nessa característica.

Os grãos de pólen em *Hortia* estão sempre envolvidos por uma substância lipídica viscosa (ver figura 3H). Barbosa (1999), em estudo realizado com populações de *H. oreadica* no cerrado de Uberlândia (Minas Gerais) afirma que tal substância está diretamente relacionada com o mecanismo de polinização dessa espécie. A autora observou que muitas vezes pássaros são os polinizadores efetivos, quando aterrizam nas amplas inflorescências e coletam néctar. De acordo com esse estudo, as anteras abrem e expõem a massa de grãos de pólen envolvida pela substância viscosa, que adere às patas dos pássaros, sendo então carregada para outras flores. A massa de pólen pode ser também transportada por outros tipos de polinizadores, como abelhas, muitas vezes reportadas nas etiquetas das exsicatas visitando flores de espécies do gênero.

A ornamentação e estrutura da exina em *Hortia*, caracterizada por um padrão psilado-perforado com puncta escassos (em relação às columelas) e circulares, com teto bem desenvolvido (de acordo com Morton & Kallunki 1993), é diferente de todos os grãos de Rutaceae analisados até agora. Em Rutaceae o padrão de ornamentação mais comum é o reticulado (de acordo com levantamento feito por Morton & Kallunki 1993), que ocorre em grupos muitas vezes não tão próximos filogeneticamente. Alguns dos gêneros incluídos na subtribo Toddaliinae estudados por Erdtman (1972), como *Sargentia* (= *Casimiroa*) e *Skimmia*, mostram grãos estriados-reticulados (em MO), bem diferentes dos de *Hortia*. Toddaliinae, de acordo com a circunscrição de Engler (1931), engloba gêneros de diferentes continentes com frutos indeicentes do tipo baga ou drupa, sendo um grupo polifilético com base em dados de metabólitos secundários (e. g. Da Silva *et al.* 1988) e análises macromoleculares (Chase *et al.* 1996; Scott *et al.* 2000).

Grãos de pollen perforados são encontrados em *Euxylophora* (Barth 1982, Morton & Kallunki 1993) e *Rauia* (Morton & Kallunki 1993), ambos da subtribo neotropical Galipeinae, subfamília Rutoideae. Esses gêneros possuem grãos com puncta muito freqüentes, não escassamente perforados como em *Hortia*. Apesar de dados moleculares de ADN de cloroplasto (ver capítulo 3) sugerir um relacionamento mais próximo entre *Hortia* e outros gêneros de Galipeinae (como *Adiscanthus*), dados polínicos não fornecem informações sobre o posicionamento de *Hortia* em uma classificação intrafamiliar.

LITERATURA CITADA

- Barbosa, A. A. A. 1999. *Hortia brasiliiana* (Vand.) Rutaceae: polinização por aves Passeriformes no cerrado do sudeste brasileiro. *Revista Brasil. Bot.* 22(1): 99-105.
- Barth, O. M. 1980. Pollen morphology of Brazilian Rutaceae: *Zanthoxylum* (*Fagara*). *Pollen et Spores* 22(3-4): 425-436.
- Barth, O. M. 1982. Variações polínicas em espécies brasileiras da família Rutaceae. *Bol. Inst. Geoci. Univ. São Paulo* 13: 129-134.
- Barth, O. M. 1983. Pollen morphology of Brazilian Rutaceae: *Dictyoloma* and *Hortia*. *Pollen et Spores* 24(3-4): 409-420.
- Barth, O. M. 1985. Pollen morphology of Brazilian Rutaceae: *Pilocarpus*. *Pollen et Spores* 27: 145-154.
- Barth, O. M. & Melhem, T. S. 1988. Glossário Ilustrado de Palinologia. Editora da Unicamp, Campinas.
- Chase, M. W., Morton, M. M. & Kallunki, J. A. 1999. Phylogenetic relationships of Rutaceae: a cladistic analysis of the subfamilies using evidence from rbcL and atpB sequence variations. *Amer. J. Bot.* 86(8): 1191-1199.
- Da Silva, M. F. G. F., Gottlieb, O. R. & Ehrendorfer, F. 1988. Chemosystematics of the Rutaceae: suggestions for a more natural taxonomy and evolutionary interpretation of the family. *Pl. Syst. Evol.* 161: 97-134.
- Engler, H. G. A. 1931. Rutaceae. In H. G. A. Engler & K. Prantl. (eds.) *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig. Wilhelm Engelmann, v. 19a, ed. 2, p. 187-359.
- Erdtman, G. 1960. The acetolysis method: a revised description. *Svensk. Bot. Tidskr.* 54: 561-564.
- Erdtman, G. 1972. Pollen morphology and plant taxonomy. Hafner Publ. Co., New York.
- Holmgren, P. K., Holmgren, N. H. & Barnett, L. C. 1990. *Index Herbariorum*. Part 1: the Herbaria of the World. New York Botanical Garden. Bronx, New York.
- Kallunki, J. A. & Pirani, J. R. 1998. Synopsis of *Angostura* Roem. & Schult. and *Conchocarpus* J. C. Mikan (Rutaceae). *Kew. Bull.* 53(2): 257-334.
- Melhem, T. S. & Matos, M. E. R. 1972. Variabilidade de forma nos grãos de pólen de *Eriope crassipes* Benth. – Labiatae. *Hoehnea* 2: 1-10.

- Morton, C. M. & Kallunki, J. A. 1993. Pollen morphology of the subtribe Cuspariinae (Rutaceae). *Brittonia* 45(4): 286-314.
- Punt, W., Blackmore, S. Nilsson, S. & Le Thomas, A. 1999. Glossary of pollen and spores terminology. (www.biol.ruu.nl/~palaeo/glossary/glos-int.htm).
- Salgado-Labouriau, M. L. 1973. Contribuição à Palinologia dos cerrados. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Scott, K. D., McIntyre, C. L. & Playford, J. 2000. Molecular analyses suggest a need for a significant rearrangement of Rutaceae subfamilies and a minor reassessment of species relationships within *Flindersia*. *Plant Syst. Evol.* 223: 15-27

Apêndice I: Materiais-testemunhas utilizados neste estudo. Acrônimos segundo Holmgren *et al.* (1990). O pólen foi retirado da exciscata depositada no herbário em negrito, quando dois ou mais herbários são citados para um espécime.

Hortia brasiliana Vand. ex DC. BRAZIL. Bahia: Marauá, 3 Ago 1967, S.G. da Vinha 16 (CEPEC); Mucugê, 12°55'00"S, 41°18'04"W, 14 Julho 1996, H.P. Bautista *et al.* PCD3601 (ALCB, CEPEC, **SPF**). Minas Gerais: Descoberto, 11 Jan 2001, R. M. Castro *et al.* 96F (CESJ, **SPF**); Rio Vermelho, 19 Jun 1985, *Menandro 95* (CEPEC, CVRD). São Paulo. Rodovia Bertoga-São Sebastião, 18 Maio 1972, H. M. de Souza n. n. (IAC 22823). COLÔMBIA. Chocó: 32km S of Quibdó, alt. 50m, 8 Jan 23817, A. Gentry & E. Rentería 23817 (HUA, **MO**, NY). PANAMÁ. San Blas, 9°19'N, 78°55'W, 18 Nov 1984, G. de Nevers 4294 (**MO**, NY). *H. coccinea* Spruce ex Engl. BRAZIL. Amazonas: Rio Curicuariary, afluente do rio Negro, 16 Dez 1931, A. Ducke s.n. (RB 23761, **INPA** 50602). VENEZUELA. Amazonas: Ríos Pacimoni-Yatua, Casiquiare, 27 Nov 1953, B. Maguire *et al.* 36657 (NY); *idem*, 27 Nov 1953, B. Maguire *et al.* 36650 (F, NY, RB); *idem*, 7 Fev 1954, B. Maguire *et al.* 37564 (NY). *H. excelsa* Ducke. BRAZIL. Amapá: Oiapoque, ca. 3°0'N, 51°30'W, 6 Dez 1984, B.V. Rabelo & R. Cardoso 2900 (F, **HAMAB**, MG, NY). Amapá, sem localidade, 1956, A. de Miranda-Bastos 2187 (F 2x, **IAN**, **RB**); *idem*, s.d., A. de Miranda-Bastos 235 (**IAN**). *H. longifolia* Spruce ex Engl. BRAZIL. Amazonas: Manaus, Reserva Biológica de Campina, 2°60'S, 60°01'W 30 Abril 1996, C.A. Cid 11232 (**INPA**); margem esquerda do rio Nhamundá, 8 Julho 1975, S. Assumpção & D. Coelho 78, fl. (**INPA**); Manaus, Distrito Agropecuário, 2°24'26"-2°25'31"S, 59°43'40"-59°45'50"O, ca. 50-125m alt, 6 Dez 1989, N. M. N. da Cunha *et al.* 300 (**INPA**); Manaus, estrada Manaus-Itacoatiara 5 Julho 1975, O P. Monteiro & F.C. Melo s. n (**INPA** 50131); Porto Trombetas, 11 Junho 1986, E. Soares 128 (**INPA**). *H. neblinensis* Maguire & Boom: BRAZIL. Amazonas: Serra Pirapucu, ca. 1250m, 26 Jan 1966 N.L. Silva & U. Brazão 60881 (K, **MG**, **MO**, NY, VEM, tipo). *H. nudipetala* Groppo. BRAZIL. Amazonas: São Gabriel da Cachoeira, Igarapé Tiburá, 22 Nov 1987, H.C. Lima *et al.* 3278 (**INPA**, NY, RB, **SPF**, tipo); *idem*, Rio Uaupés 28 Jan a 20 Fev 1948, R. E. Schultes & F. López 9687 (**GH**, **MO**). *H. oreadica* Groppo, Kallunki & Pirani: BRAZIL. Distrito Federal: Brasília, 7 Abril 1984, V. R. de Albuquerque 11 (**SPF**). Goiás: Chapadão do Céu, Parque Nacional das Emas, 17°49'-18°28'S 52°39'W-53°10'W, 6 Abril 1999, M. A Batalha 3179 (**SPF**); Cristalina, Serra dos Cristais, alt. 1060m, 3 Abril 1973, W. R. Anderson 8014 (HB, NY, **MBM**). Minas Gerais: Uberlândia, 7 Fev 1947, A. Macedo 944 9SP); *idem*, 14 Abril 1981, G. Hatschbach 43860 (**MBM**, UEC). *H. regia* Sandwith. GUYANA. Essequeibo Isl.-W. Demerara, 06°30'N, 58°39'W, alt. 0-15m, 12 Dez 1992, T. W. Henkel & M. Chin 481 (NY); Cuyuni-Mazaruni, Mazaruni River, 05°42'N, 60°17'W, alt. 550-600 m, 29 Dez 1989, L. J. Gillespie & D. R. Smart 2924 (NY). *H. superba* Ducke. BRAZIL. Amazonas, estrada Manaus-Itacoatiara 15 Maio 1972, A. Loureiro *et al.* s. n. (**INPA** 35776); Manaus, 2°53'S, 59°58'W, 20 Dez 2001, M. Groppo Jr *et al.* 950 (**SPF**); *idem*, 30 Março 1978, M. Silva *et al.* 2343 (**INPA**); *idem*, 22 Junho 1983, L. Coelho 1981 (**INPA**); *idem*, estrada Manaus-Caracará, 1976, D. Coelho & Cabral 787 (**INPA**). *H. vandelliana* Groppo. BRAZIL. Amazonas: São Paulo de Olivença, alto Rio Solimões, 25 Nov 1986, C.A. Cid *et al.* 8538 (**HAMAB**, **INPA** 2x, NY, **SPF**, tipo).

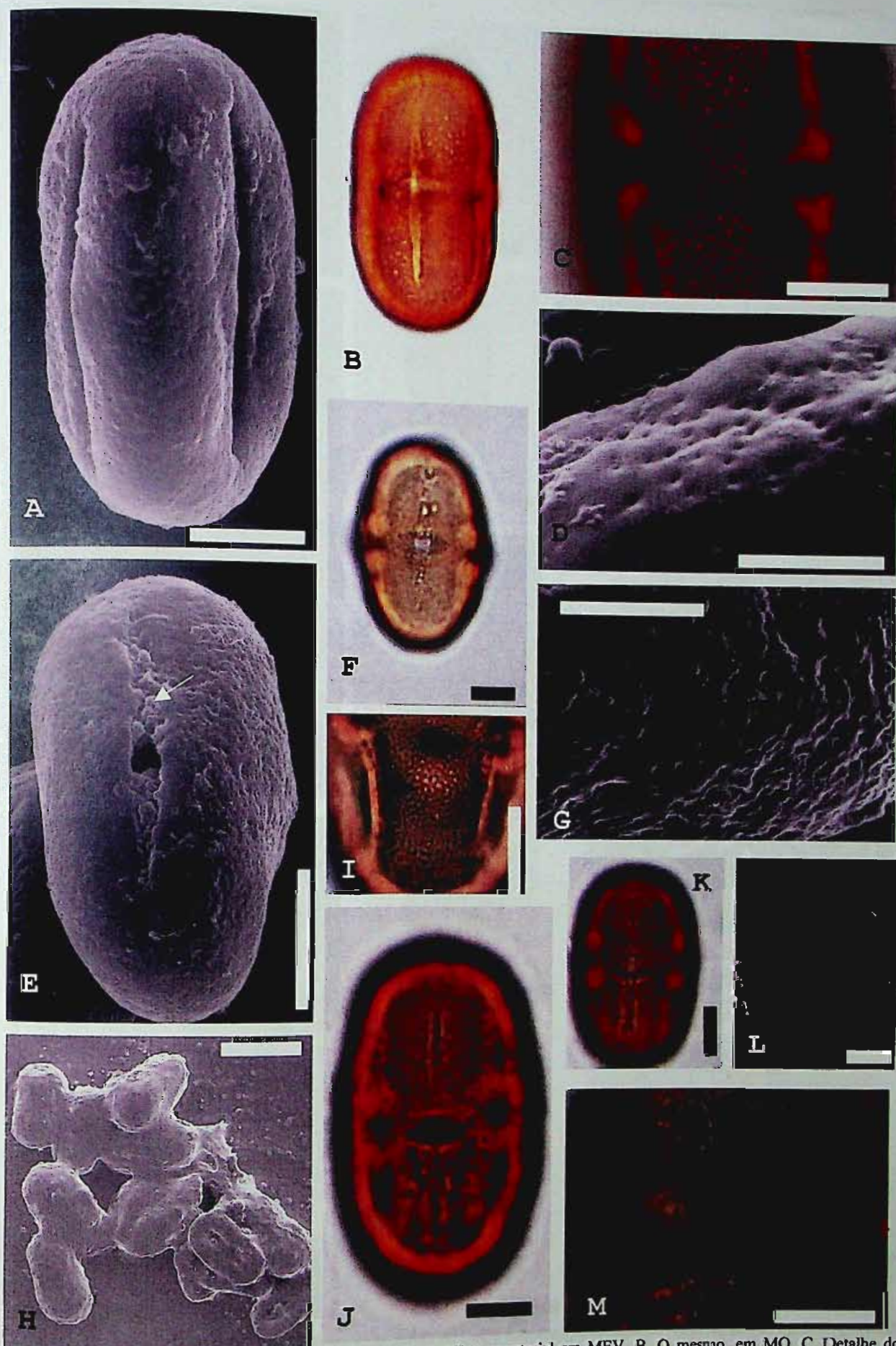


Fig. 3. Pólen em *Hortia*. A-D. *H. brasiliensis* (Castro 96F). A. Vista equatorial em MEV. B. O mesmo, em MO. C. Detalhe do mesocolpo em MO, foco baixo. D. O mesmo em MEV. E-G. *H. coccinea* (Ducke s.n. INPA 50602). E. Vista equatorial em MEV, mesocolpo em MO, foco baixo. F. O mesmo em MO. G. Detalhe da ornamentação da exina. H-J. *H. excelsa* (Rabelo & Cardoso 2900). H. Massa polínica de grãos não-acetolizados envolvidos em substância viscosa lipídica. I. Mesocolpo em MO, foco baixo. J. Vista equatorial em MO. K-M. *H. longifolia* (Cid *et al.* 11232). K. Vista equatorial em MO. L. Vista polar, as 3 aberturas visíveis. M. Mesocolpo e parte do cólporo em MO (Barras de escala: A-C, E, F, L-M = 10µm; D, G = 5µm; H = 50µm)

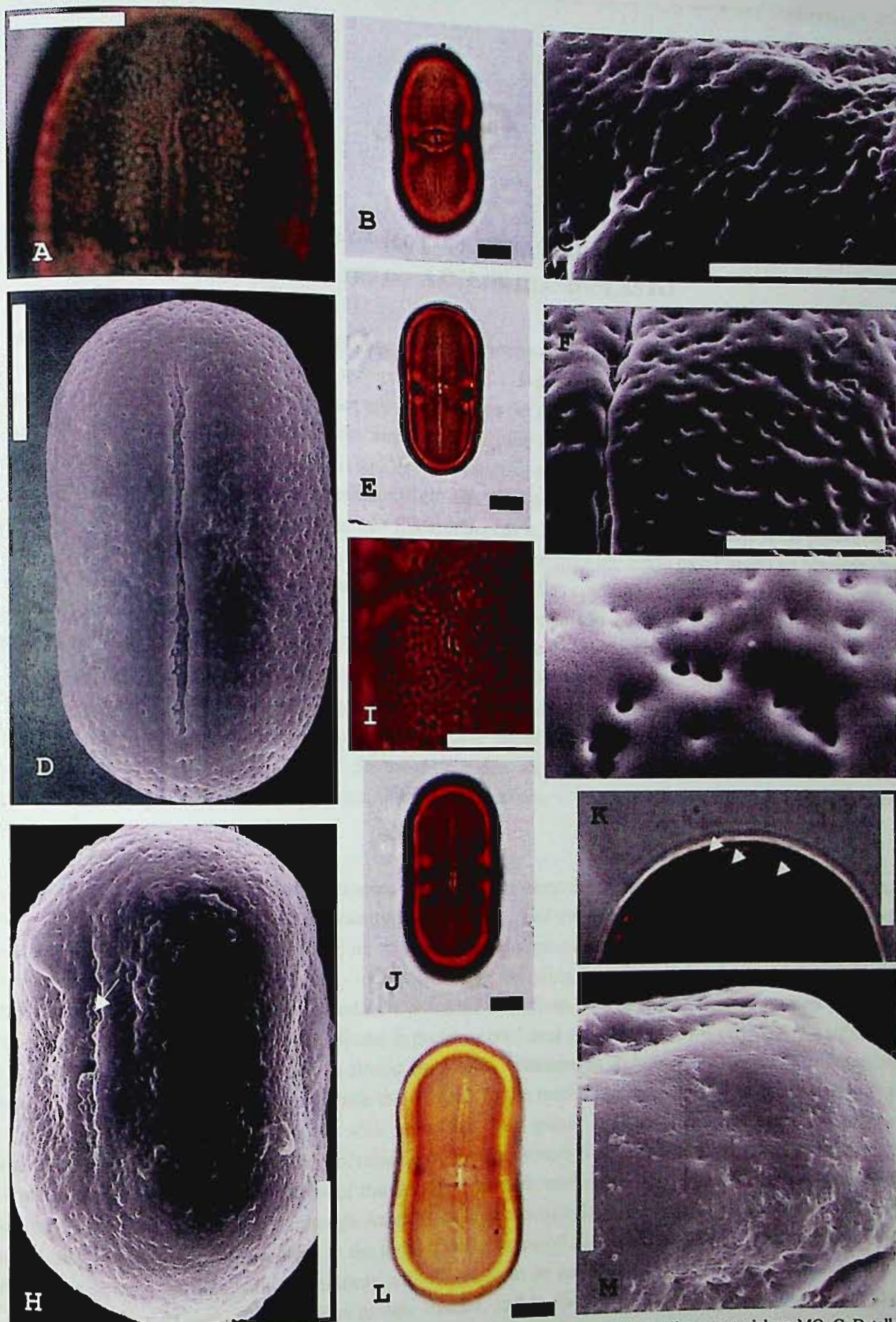


Fig. 4. Pólen em *Hortia*. A-C. *H. nudipetala* (Lima et al. 3248). A. Colpo e mesocolpo em LM. B. Vista equatorial em MO. C. Detalhe da ornamentação da exina, em MEV. D-G. *H. oreadica* (Batalha 3179D). D. Vista equatorial em MEV, notar cólporo estreito. E. O detalhe dos puncta circular. F. Ornamentação da exina, com parte do cólporo, em MEV. G. Detalhe dos puncta circular. H-I. *H. regia* (from mesmo em MO. F. Ornamentação da exina, com parte do cólporo, em MEV. G. Detalhe dos puncta circular. H. Vista equatorial em MEV, notar cólporo mais curto. I. Mesocolpo em MO. J-K. *H. superba* (Loureiro s.n. Henkel & Chin 481). J. Vista equatorial em MO. K. Corte óptico da exina, setas mostrando (da camada mais externa para a mais interna) INPA 35776). J. Vista equatorial em MO. K. Corte óptico da exina, setas mostrando (da camada mais externa para a mais interna) INPA 35776). L-M. *H. vandelliana* (Cid et al. 8538). L. Vista equatorial em MO. M. Ornamentação da exina em detalhe. (Barras de escala: A, B, D, H-M = 10µm; C, F = 5µm; G = 2µm).

CAPÍTULO 3

FILOGENIA E CLASSIFICAÇÃO DE RUTACEAE BASEADAS EM DUAS REGIÕES NÃO CODIFICANTES DO ADN DE CLOROPLASTO

Resumo. Uma análise filogenética de Rutaceae, incluindo representantes de todas as subfamílias, tribos e a maioria das subtribos (59 gêneros, 65 espécies, mais que 1/3 dos gêneros estimados para a família) foi realizada. Esta análise utilizou duas regiões não codificantes do ADN do cloroplasto: o íntron do *rps-16* e a região *trnL-trnF*. Este estudo incluiu uma amostragem maior da subfamília Toddalioideae e de grupos neotropicais do que estudos anteriores. As árvores de consenso obtidas nas análises isoladas e combinadas são congruentes e concordam com os resultados obtidos com análises de seqüências de *rbcL* e *atpB* em estudos anteriores. Esta filogenia confirma que Simaroubaceae e Meliaceae são as famílias mais próximas a Rutaceae, e que *Cneorum*, *Ptaeroxylon*, *Spathelia* e *Dictyoloma* formam um clado basal irmão ao restante das Rutaceae. Com excessão de Aurantioideae, nenhuma das subfamílias com mais de um gênero surgiram como monofiléticas. Características do gineceu, sementes e embriões não são de valor para a circunscrição das subfamílias. Conseqüentemente, a classificação subfamiliar vigente não pode ser sustentada, propondo-se aqui o reconhecimento de apenas duas subfamílias: Rutoideae e Spathelioideae. Apesar de monofilética, Aurantioideae é reduzida à tribo e incluída em Rutoideae por causa do posicionamento de *Ruta*. Além disso, a circunscrição das tribos e algumas subtribos em Rutoideae também deverão ser revistas. Os resultados aqui obtidos são discutidos à luz da distribuição geográfica dos vários grupos estudados, e à luz de dados provenientes do registro fóssil, cariológicos, quimiosistemáticos, e de dados moleculares provenientes de outros estudos.

Abstract. A phylogenetic analysis of Rutaceae, including representatives of all subfamilies, tribes and most subtribes (59 genera and 65 species, representing more than 1/3 of the genera in the family) was conducted. This analysis used DNA sequence data from two non-coding regions of the chloroplast genome, the *rps16* intron and the *trnL-trnF* region. This study included a larger sampling from the subfamily Toddalioideae and from Neotropical groups than previous studies. Consensus trees from both separated and combined analyses are congruent and consistent with results found in previous *rbcL* and *atpB* studies. This phylogeny confirmed that Simaroubaceae and Meliaceae are the closest families to Rutaceae, as well as that *Cneorum*, *Ptaeroxylon*, *Spathelia* and *Dictyoloma* form a basal clade that is sister to the remaining Rutaceae. With the exception of Aurantioideae, none of the subfamilies with more than one genus is monophyletic. Characters of the gynoecium, fruit, seeds and embryo are not reliable for the circumscription of subfamilies. As a consequence, the traditional subfamilial classification of the family is revised, and only two subfamilies are recognized: Rutoideae and Spathelioideae. Even though Aurantioideae is monophyletic, this was reduced to a tribal rank (Aurantieae) and included in Rutoideae in the light of the position of *Ruta*. Additionally, the circumscription of tribes and some subtribes within Rutoideae will also need to be reevaluated. The results are discussed in the light of the distribution of the various groups studied, and in the light of the fossil record, caryology, quimiotaenonomy and other available molecular data.

INTRODUÇÃO

A família Rutaceae é constituída por ca. 150 gêneros e 1500-1600 espécies, distribuídas principalmente pelas regiões tropicais e subtropicais do mundo todo, com maior abundância na América Tropical, Sul da África e Austrália (Porter & Elias 1979, Judd *et al.* 2002). Muitos dos membros dessa família possuem importância econômica, notadamente espécies do gênero *Citrus*, com frutos comestíveis (diversas variedades e cultivares de laranjas, limões, tangerinas, limas), além de fonte de óleos voláteis; *Pilocarpus*, fonte de pilocarpina (alcalóide utilizado no tratamento de glaucoma); *Angostura* e *Galipea* (preparo das amargas angosturas, antifebris); espécies dos gêneros *Boronia* e *Ruta* (arruda), utilizadas para extração de óleos essenciais, a última também em rituais afro-brasileiros e na credence popular; espécies dos gêneros *Flindersia*, *Zanthoxylum*, *Balfourodendron* e *Eucylophora*, utilizadas na indústria madeireira, as duas últimas de excelente qualidade. Além desses usos, espécies dos gêneros *Boronia*, *Choisya*, *Clausena*, *Correa*, *Murraya*, *Poncirus*, *Ravenia*, *Skimmia* e *Triphasia*, entre outras, são utilizadas como ornamentais em várias partes do mundo.

Nas classificações mais recentes, Rutaceae tem sido posicionada em Rutales ou Sapindales, as duas com diferentes circunscrições dependendo do autor (*eg.* Cronquist 1968, Takhtajan 1983, Dahlgren 1989, Thorne 1992), principalmente pela presença constante de folhas compostas e flores com disco nectarífero bem desenvolvido. Análises de seqüências de *rbcL* e *atpB* realizadas por Chase *et al.* (1993) e Gadek *et al.* (1996) sustentam a monofílese de Sapindales *sensu lato* (circunscrição mais próxima à de Cronquist 1968) e a inclusão de Rutaceae, juntamente com outras famílias, como Anacardiaceae, Burseraceae, Meliaceae, Sapindaceae e Simaroubaceae (APG II 2003). Rutaceae compartilha com Meliaceae e Simaroubaceae substâncias amargas derivadas de triterpenóides tetracíclicos (Waterman 1983), sendo distinta, porém, pela presença usual de folhas glandular-punctadas e de cavidades secretoras de óleos voláteis em vários órgãos (Judd *et al.* 2002).

Rutaceae foi objeto de estudo de Engler, que apresentou a sua primeira classificação intrafamiliar na *Flora brasiliensis* (Engler 1874), com adições posteriores (Engler 1896, 1931a). Na classificação de 1931 (mantida com leves modificações por Scholz 1964 e sumarizada na Tabela 1), Engler dividiu Rutaceae em 7 subfamílias, baseado principalmente no número e grau de conação dos carpelos, estrutura do fruto e histologia glandular: Aurantioideae, Dictyolomatoideae, Flindersioideae, Rhabdodendroideae, Rutoideae, Spathelioideae e Toddalioideae. Rhabdodendroideae (constituída pelo gênero *Rhabdodendron*, com três espécies amazônicas) foi definitivamente excluída de Rutaceae (*cf.* Prance 1968, 1972, Fay *et al.* 1997), constituindo a família Rhabdodendraceae (Caryophyllales *sensu* APG II 2003).

Flindersioideae, Dictyolomatoideae e Spathelioideae também têm sido objeto de controvérsias sobre a sua inclusão ou não em Rutaceae. *Flindersia* e *Chloroxylon* (trópicos do Velho Mundo, Australásia e região malaia), os dois gêneros incluídos em Flindersioideae, são caracterizados principalmente pelo gineceu malaia), os dois gêneros incluídos em Flindersioideae, são caracterizados principalmente pelo gineceu sincárpico (com 1-muitos óvulos por lóculo), frutos capsulares de deiscência loculicida (*Chloroxylon*) ou septicida (*Flindersia*), pelas sementes aladas e glândulas oleíferas lisígenas. A similaridade superficial do tipo

de fruto e semente com *Cedrela* e *Toona* fez com que os dois gêneros fossem incluídos em Meliaceae por botânicos mais antigos (e.g. Bentham & Hooker 1862). Engler (1931a) reteve esses gêneros em Rutaceae pela presença de folhas glandular-punctadas, posicionamento seguido por Hartley (1969) em relação a *Flindersia*, principalmente em razão de características químicas apontadas por Price (1963) e Ritchie (1964). Lal & Narayana (1994), ao compararem a anatomia floral de *Flindersia* e *Chloroxylon* com *Cedrela* (Meliaceae), sugerem que eles poderiam ser segregados em uma família distinta (Flindersiaceae), como fizeram alguns autores (Airy-Shaw 1965; Takhtajan 1983).

Dictyoloma (único gênero de Dictyolomatoideae, restrito à América do Sul) é caracterizado pelos estames com apêndice basal, gineceu com carpelos conatos apenas pelo estilete, com muitos óvulos por lóculo, fruto onde cada carpelo abre pela sutura ventral, sementes aladas e glândulas oleíferas esquizógenas. *Spathelia* (gênero único de Spatheliodeae), com espécies presentes na América do Sul até as ilhas do Caribe, é caracterizado pelos estames apendiculados, ovário sincárpico, com um ou dois óvulos por carpelo, fruto indeiscente alado e glândulas oleíferas lisígenas. Esses dois gêneros foram incluídos em Simaroubaceae por Planchon (1846), em razão dos filetes com apêndices basais. Mesmo Engler (1874) manteve inicialmente *Dictyoloma* em Simaroubaceae, posicionamento alterado mais tarde (1896, 1931). Entretanto, Metcalfe & Chalk (1950), com base em anatomia, sugerem que *Dictyoloma* deveria ser mantido em Simaroubaceae.

O posicionamento dos gêneros de Aurantioideae, Rutoideae e Toddalioideae em Rutaceae tem se mantido nos sistemas mais modernos. Aurantioideae (e não Citroideae, ver Mabberley 1998, p. 133), com cerca de 33 gêneros nativos dos trópicos do Velho Mundo e Australásia, foi definida por Engler (1931a) pelo ovário sincárpico, com 1-2 óvulos (raro mais) óvulos por lóculo, fruto indeiscente e carnosos, algumas vezes (na subtribo Citrinae) com vesículas ricas em sumo (hesperídio), raro com epicarpo muito duro (*Aegle*), além das glândulas esquizolisígenas. Devido a razões econômicas, é o grupo mais estudado, com uma delimitação controversa das suas tribos e subtribos. A classificação mais recente e utilizada é a de Swingle & Reece (1967), que reconhecem duas tribos e seis subtribos.

Os gêneros incluídos em Rutoideae (a maior das subfamílias, com cerca de 87 gêneros e mais de 1200 espécies distribuídas pelas regiões temperadas e tropicais de todo o mundo), são definidos pela presença geral de 4-5 carpelos com dois óvulos por carpelo e fruto deiscente (exceto em alguns gêneros, como *Dutailleya*, *Haplophyllum* e *Pitavia*) e glândulas esquizolisígenas. É comum no grupo a deiscência do fruto ao longo da sutura ventral, sem eixo persistente, com endocarpo muitas vezes elástico se destacando do resto do pericarpo e ejetando a semente (autocoria). Trata-se do grupo com maior número de tribos e subtribos (ver Tabela 1). Toddalioideae, com cerca de 12 gêneros também presentes nas regiões tropicais e temperadas de todo o mundo, possui representantes com carpelos total a parcialmente unidos com 1-2 óvulos por lóculo e fruto do tipo baga, drupa ou sâmara e glândulas lisígenas.

Apesar de adotada até hoje, dados de diversas fontes têm demonstrado que a divisão das subfamílias de Engler (1931a) é artificial, especialmente quanto ao reconhecimento de Toddalioideae. Moore (1936), com Engler (1931a) é artificial, especialmente quanto ao reconhecimento de Toddalioideae. Revisões base na anatomia floral, critica a divisão de Rutaceae em subfamílias e tribos de Engler (1931a). Revisões feitas por Hartley (1974, 1981, 1982a) indicaram que alguns gêneros com ovário sincárpico e frutos

indeiscentes (como *Acronychia*, *Phellodendron* e *Toddalia*) são mais intimamente relacionados com gêneros de ovário apocárpico e frutos deiscentes (como *Melicope*, *Tetradium* e *Zanthoxylum*). Stace *et al.* (1993), em um levantamento do número de cromossomos em Rutaceae, mostraram que existem similaridades entre os gêneros das tribos Zanthoxyleae (Rutoideae) e Toddalieae (Toddalioidae). Em um estudo de química de metabólitos secundários, grandemente influenciado pelas conclusões do livro de Waterman & Grondon (1983), Da Silva *et al.* (1988) propuseram a eliminação de Toddalioidae e a inclusão dos seus gêneros em Rutoideae (como depois fizeram Quader *et al.* 1991 e Thorne 1992) e a criação de vários grupos informais. Apesar de severamente criticado por Waterman (1990), o estudo de Da Silva *et al.* (1988) foi a primeira tentativa séria de abandonar o sistema de classificação engleriano para Rutaceae.

Mais recentemente, Chase *et al.* (1999), utilizando dados de seqüências de *rbcL* e *atpB*, mostraram fortes evidências de que, com exceção de Aurantioideae, todas as outras subfamílias e várias tribos *sensu* Engler (ou qualquer outra circunscrição proposta) não são monofiléticas, além de sustentar a inclusão de *Cneorum* (Cneoraceae), *Ptaeroxylum* (Ptaeroxylaceae) e *Harrisonia* (Simaroubaceae) em Rutaceae. Scott *et al.* (2000), utilizando dados do espaçador intergênico da região *trnL-trnF* também demonstraram a necessidade de reavaliação das subfamílias.

Para acessar a filogenia de Rutaceae foram escolhidas, no presente estudo, duas regiões não codificantes do ADN do cloroplasto, a região *trnL-trnF* e o íntron do gene *rps-16*. A região *trnL-trnF* é formada pelo íntron *trnL* e o espaçador intergênico *trnL-trnF* (Taberlet *et al.* 1991). O íntron do *rps-16* é um íntron do grupo II, utilizado pela primeira vez em estudos filogenéticos por Oxelman *et al.* (1997). Essas regiões não codificantes possuem uma taxa de evolução maior quando comparada as codificantes, como o *rbcL* (1,93-11,72 vezes mais rápida em certos gêneros de Graminae, ver Gielly & Taberlet 1994 e referências neste). Com isso, esses fragmentos têm sido empregados preferencialmente em nível intrafamiliar, com boa resolução (*e.g.* Andersson & Rova 1999; Baker *et al.* 2000, Wallander & Albert 2000, Asmussen & Chase 2001). Para Rutaceae, ambos os fragmentos foram utilizados por Morton *et al.* (2003) em estudo das Aurantioideae, o íntron da região *rps-16* (e o espaçador *atpB-rbcL*) por Samuel *et al.* (2001) também para Aurantioideae e o espaçador da região *trnL-trnF* por Scott *et al.* (2000) em estudo envolvendo as subfamílias.

Ao uso dessas duas regiões de ADN associa-se aqui uma amostragem maior de gêneros, incluindo mais representantes da subfamília Toddalioidae (como Pteleinae, não amostrada antes e *Hortia*, único representante neotropical de Toddaliinae) e das subtribos neotropicais Galipeinae e Pilocarpinae (ambas representante neotropical de Toddaliinae) e das subtribos Galipeae, Rutoideae, amostrados apenas por *Pilocarpus* em estudos macromoleculares anteriores). Com isso, pretende-se reavaliar a classificação de Engler (1931a) para as subfamílias e testar a circunscrição de Rutaceae. Espera-se que os resultados obtidos, associados a evidências de outras fontes, permitam traçar uma nova classificação intrafamiliar e alcançar um melhor entendimento da história evolutiva e filogenética da família.

Tabela 1. Classificação infrafamiliar de Engler (1931a), excluindo Rhabdodendroideae (=Rhabdodendraceae). Swingle & Reece (1967) para a classificação de Aurantioideae. Números entre parênteses são números aproximados de gêneros em cada grupo. Apenas gêneros incluídos nesse estudo são mostrados

Aurantioideae (33)
Tribo Citreae (28)
Subtribo Balsamocitrinae (7) – <i>Aegle</i> , <i>Afraegle</i> , <i>Balsamocitrus</i> , <i>Swinglea</i>
Subtribo Citrinae (13) – <i>Atalantia</i> , <i>Citrus</i> , <i>Hesperethusa</i> , <i>Microcitrus</i> , <i>Poncirus</i>
Subtribo Triphasiinae (8) – <i>Pamburus</i> , <i>Triphasia</i> , <i>Wenzelia</i>
Tribo Clauseneae (5)
Subtribo Clauseninae (3) – <i>Clausena</i> , <i>Glycosmis</i> , <i>Murraya</i>
Subtribo Merriliinae (1) – <i>Merrellia</i>
Subtribo Micromelinae (1) – <i>Micromelum</i>
Dictyolomatoideae (1)
Tribo Dictyolomatea (1) – <i>Dictyoloma</i>
Flindersioideae (2)
Tribo Flindersieae (2) – <i>Choroxyton</i> , <i>Flindersia</i>
Rutoideae (87)
Tribo Boronieae (17)
Subtribo Boroniinae (5) – <i>Boronia</i>
Subtribo Correinae (1) – <i>Correa</i>
Subtribo Diplolaeninae (1) – <i>Diplolaena</i>
Subtribo Eriostemoninae (7) – <i>Leonema</i> , <i>Philotheca</i>
Subtribo Nematolepidinae (2) – <i>Chorilaena</i> , <i>Nematolepis</i>
Tribo Diosmeae (11)
Subtribo Calondendrinae (1)
Subtribo Diosminae (9) – <i>Agathosma</i> , <i>Coleonema</i>
Subtribo Empleurinae (1)
Tribo Galipeae* (28)
Subtribo Galipeinae* (24) – <i>Adiscanthus</i> , <i>Angostura</i> , <i>Conchocarpus</i> , <i>Galipea</i> , <i>Ravenia</i> , <i>Sigmatanthus</i>
Subtribo Pilocarpinae (4) – <i>Esenbeckia</i> , <i>Metrodorea</i> , <i>Pilocarpus</i>
Tribo Ruteae
Subtribo Dictaminae (1) – <i>Dictamnus</i>
Subtribo Rutinae (6) – <i>Ruta</i>
Tribo Zanthoxyleae (30)
Subtribo Choisyinae (5) – <i>Choisya</i> , <i>Medicosma</i>
Subtribo Euodiinae (20) – <i>Melicope</i> , <i>Sarcomelicope</i> , <i>Zanthoxylum</i>
Subtribo Lunasiinae (1) – <i>Lunasia</i>
Subtribo Pitaviinae (1)
Spathelioideae (1)
Tribo Spathelieae (1) – <i>Spathelia</i>
Toddalioideae (12)
Tribo Toddalieae (12)
Subtribo Amyridinae (1)
Subtribo Oriciinae
Subtribo Phellodendrinae (1)
Subtribo Pteleinae (3) – <i>Balfourodendron</i> , <i>Helieta</i> , <i>Ptelea**</i>
Subtribo Sohnreynae***
Subtribo Toddaliinae (7) – <i>Acronychia</i> , <i>Casimiroa****</i> , <i>Halfordia</i> , <i>Hortia</i> , <i>Skimmia</i> , <i>Toddalia</i> , <i>Vepris*****</i>

*Cuspariaceae e Cuspariinae em Engler (1931a); ** constituída apenas por *Sohnreya* (= *Spathelia*, cf. Cowan & Brizicky 1960); *** inclui *Taravalia* (cf. Bailey 1962); **** inclui *Sargentia* (cf. Chiang 1989); ***** inclui *Oricia* e *Diphasia* (os dois gêneros de Oriciinae), *Stauranthus* e *Teclea* (Amyridinae), *Araliopsis*, *Diphasiopsis*, *Humboldtiodendron* e *Toddaliopsis* (Toddaliinae), todos (exceto *Humboldtiodendron*, em sinonímia anterior) sinonimizados por Mziray (1992).

automático ABI-3100 (Applied Biosystems-HITACHI). O ciclo utilizado para todas as amostras foi o mesmo de Scott *et al.* (2000): 25 ciclos de 96° (10s), 50°C (15s) e 60°C (4min).

As seqüências foram analisadas e editadas com o auxílio do programa Biological Sequence Alignment Editor (BioEdit), v.5.0.9 (©Tom Hall 1997-2001). Cada fragmento foi examinado isoladamente e de maneira cuidadosa, para verificar a concordância entre os sítios nas diferentes fitas. Os limites para os dois fragmentos foram estabelecidos por comparação com outras seqüências depositadas no Genbank.

Escolha dos terminais - Representantes de todas as subfamílias, tribos e de quase todas as subtribos de Rutaceae (*sensu* Engler 1931a, Swingle & Reece 1967 para as tribos e subtribos de Aurantioideae) foram incluídos na análise (tabela 1). Um esforço foi feito para a inclusão do gênero típico de cada grupo, conseguido na maioria dos casos. Uma maior amostragem de gêneros para a subfamília Toddalioidae, em particular da subtribo Toddaliinae (tabela 1) foi realizada, dada a suposta não-monofilese desses agrupamentos. Cinco espécies de *Hortia*, único gênero de Toddaliinae da América do Sul e recentemente revisado (ver capítulo 1), foram incluídas na análise. Seis representantes da subtribo Galipeinae (em substituição ao nome ilegítimo Cuspariinae, *cf.* Kallunki & Pirani 1998), não amostrada em nenhum estudo filogenético anterior também foram utilizados. A maioria das seqüências das Aurantioideae foi obtida do Genbank, particularmente do estudo de Morton *et al.* (2003). Além disso, seqüências de *Cneorum* e *Ptaeroxylon*, assinaladas antes respectivamente como Cneoraceae e Ptaeroxylaceae, e incluídas em Rutaceae em APG II (2003) também foram incluídas.

A princípio haviam sido escolhidos como grupos externos espécies dos gêneros *Carapa*, *Cedrela*, *Guarea* (Meliaceae) e *Simaba* (Simaroubaceae *s.s.*, Fernando & Quinn 1995), representantes de famílias consistentemente incluídas em Sapindales (Gadek *et al.* 1996, APG II 2003, Savolainen *et al.* 2000). Entretanto, como *Dictyoloma* e *Spathelia* já haviam sido posicionados em Simaroubaceae por alguns autores (ver introdução), e *Flindersia* e *Chloroxylon* em Meliaceae, optou-se pela manutenção dos gêneros de Meliaceae e Simaroubaceae não como grupos externos a Rutaceae, mas sim internos. Isso possibilitou o teste da correta circunscrição de Rutaceae, já que no estudo de Chase *et al.* (1999), Meliaceae e Simaroubaceae (além de Anacardiaceae, Burseraceae e Sapindaceae) aparecem *a priori* no grupo externo. Espécies de *Cupania* e *Allophylus*, pertencentes a Sapindaceae, uma família hipoteticamente mais distante de Rutaceae/Simaroubaceae/Meliaceae, foram escolhidas como grupos-externos.

Com isso, foram utilizados 71 terminais na análise do íntron do *rps-16*, representando 59 gêneros de Rutaceae (65 espécies), mais 3 de Meliaceae e 1 de Simaroubaceae, além de 2 grupos externos (Sapindaceae). Para *TrnL-TrnF* foram analisados apenas 70 terminais, pois não foi possível obter seqüência para *Leionema*. O número de gêneros analisados em Rutaceae corresponde a pouco mais de 1/3 da estimativa de gêneros para a família. As fontes dos materiais e materiais-testemunha, além dos códigos de acesso ao Genbank para os grupos internos externos estão contidas em apêndice no final do trabalho¹.

¹ As seqüências obtidas nesse estudo ainda são inéditas, devendo ser submetidas ao GenBank antes da publicação do trabalho.

Alinhamento das seqüências - Inicialmente foram escolhidas, para cada fragmento, 13 seqüências que, com base nas classificações de Engler (1931a) e Swingle & Reece (1967), mas principalmente no estudo de Chase *et al.* (1999) representassem a “maior diversidade taxonômica” para as Rutaceae e outras famílias incluídas na análise (*Adiscanthus*, *Agathosma*, *Boronia*, *Cedrela*, *Chloroxylon*, *Citrus*, *Cneorum*, *Cupania*, *Hortia brasiliana*, *Lunasia*, *Murraya*, *Simaba*, *Spathelia* e *Zanthoxylum*). Essas seqüências foram então alinhadas grosseiramente com as facilidades do programa Clustal X (Thompson *et al.* 1997) e depois manualmente acertadas. Assim foi possível visualizar as regiões mais conservadas e as mais variáveis em cada conjunto de dados. As outras seqüências foram então individualmente adicionadas a esse bloco inicial, no mesmo processo de “ajuste grosseiro” e posterior “ajuste fino” manual. Inserções e deleções (“indels”) foram assinaladas com traços (“-”). Regiões com elevada homoplasia e séries longas de “A”s e “T”s (variáveis entre espécies e/ou causadas por erros de leitura no seqüenciamento, ver Kelchner & Wendel 1996) foram excluídas dos alinhamentos.

Análise filogenética - Utilizou-se o programa PAUP* v.4.0b10 (Swofford 2002) para todas as análises, com Máxima Parcimônia como critério de otimização e busca heurística. Todos os caracteres foram considerados como não ordenados, com pesos iguais para as mudanças (“Parcimônia de Fitch”, Fitch 1971). Os intervalos (“gaps”) foram tratados como dados ausentes, não tendo sido utilizada qualquer codificação para eles. Uma análise preliminar utilizando 10000 replicatas com adição simples de seqüências (uma árvore retida por duplicata) foi implementada, com as opções “multrees” e “steepest descent” não selecionadas, para identificar as árvores de menores escores. Em seguida, esse escore foi tomado como base para a análise definitiva. Nessa análise foi utilizado o algoritmo “tree-bisection-reconnection” (TBR) para permutação dos ramos, com as opções “steepest descent” e “multrees” selecionadas, com 100 replicatas de adição aleatória e 10 árvores retidas em cada replicata. Todas as análises foram programadas para reter apenas as primeiras 10000 árvores, valor atingido em alguns casos. Análises de “bootstrap” (Felsenstein 1985) foram implementadas para verificar a robustez dos ramos em cada conjunto de dados, com 1000 replicatas (10 árvores retidas por replicata), adição simples de seqüências e “subtree-pruning-regrafting” (SPR) como algoritmo de troca de ramos. Para reduzir o tempo computacional foi escolhida a opção “amb-” (ramos colapsarem se o seu comprimento mínimo for zero). Os seguintes valores arbitrários foram escolhidos para as categorias de sustentação de bootstrap: fraca sustentação (50-74%), sustentação moderada (75-84%), forte sustentação (85-100%).

Os resultados para os dois fragmentos foram comparados quanto à sua congruência com a análise das árvores de consenso estrito e valores de bootstrap, já que testes como o de homogeneidade de partição (ILD, Austin 2002). De outro modo, a inspeção visual de árvores obtidas com diferentes fragmentos ou outras fontes de informação tem sido utilizada (Whitten *et al.* 2000, Muellner *et al.* 2003). No caso de ocorrerem incongruências, examina-se o valor de bootstrap desses ramos. Se a sustentação deles é considerada fraca (até

74% nesse estudo) os dados são considerados combináveis, e o conflito é interpretado como fruto do acaso (Mason-Gamer & Kellog 1996).

RESULTADOS

rps-16- O comprimento do intron do *rps-16* variou, entre as espécies estudadas de Rutaceae, de 814pb (*Aegle*) até 932pb (*Agathosma*). O alinhamento inicial das espécies envolveu 1345 posições, tendo sido excluídas as posições 1-88, 197-203, 210-212, 22-228, 411-440, 588-602, 63-678, 886-901, 1019-1086, 1210-1223 e 1294-1345. O alinhamento definitivo resultou em uma matriz com 998 caracteres, sendo 418 constantes, 224 variáveis, mas não informativos para a parcimônia e 356 variáveis e informativos (36% do total dos caracteres). O conteúdo G+C para as seqüências de Rutaceae foi de ca. 35%. A análise obteve 1883 árvores igualmente parcimoniosas com 1569 passos, índice de consistência (IC) = 0,56 e índice de retenção (IR) = 0,64 (Tabela 2). Na árvore de consenso estrito (Figura 1), Meliaceae/Rutaceae/Simaroubaceae aparecem em um clado com forte sustentação, com “bootstrap” (BS) de 100%. Rutaceae (englobando *Cneorum* e *Ptaeroxylon*) aparece como grupo monofilético (BS 61%), dividido em dois cladros. O primeiro (clado A na Figura 1) é um ramo basal (BS 61%) formado por dois ramos fortemente sustentados, *Dictyoloma* (Dictyolomatoideae)/*Spathelia* (Spatheliodeae) (BS 100%) e *Cneorum/Ptaeroxylon* (BS 100%). O outro clado (B), com forte sustentação (BS 100%), engloba os representantes das subfamílias Aurantioideae, Flindersioideae, Rutoideae e Toddalioidae. Aqui (onde ocorrem seis ramos em politomia) apenas Aurantioideae aparece como grupo monofilético (clado D), com forte sustentação (BS 100%). Além disso, quase todas as tribos englerianas (Diosmeae como exceção) não constituem grupos monofiléticos. *Casimiroa*, *Skimmia* (Toddalioidae) e *Dictamnus* (Ruteae, Rutoideae) aparecem como grupos não resolvidos; *Ruta* (Ruteae, Rutoideae) e *Chloroxylon* (Flindersioideae) formam um clado (E) com sustentação moderada (BS 83%). O ramo remanescente (BS < 50%) encerra uma politomia com 6 ramos. Um deles (J, BS < 50%) engloba vários gêneros do Velho Mundo e Australásia, com *Toddalia* (Toddalioidae) e *Zanthoxylum* (Zanthoxyleae, Rutoideae) na sua base (clado P, BS 98%), em seguida com as duas espécies de *Vepris* (Toddalioidae, clado O, BS 98%) e depois com gêneros da Australásia e região malaia (clado Q, BS 53%). Nesse clado (Q), surgem três ramos em politomia, um com *Lumasia* (Zanthoxyleae, Rutoideae), o segundo com fraca sustentação (BS 70%, clado T), englobando *Boronia* (Boroniaceae, Rutoideae), espécies de *Medicosma*, *Melicope*, *Sarcomelicope* (Zanthoxyleae, Rutoideae), *Acronychia* (Toddalioidae) e *Flindersia* (Flindersioideae). O outro ramo, com forte sustentação (BS 87%, clado U) congrega *Halfordia* (Toddalioidae) e um clado (BS 72%) com 6 gêneros da tribo Boroniaceae, (Rutoideae). Os cladros remanescentes da politomia do clado E são essencialmente formados por grupos neotropicais. Um deles (BS < 50%) é formado por *Pilocarpus* (Galipeae, Rutoideae) e dois ramos fortemente sustentados, um com *Agathosma* e *Coleonema* (Diosmeae, Rutoideae, do sul da África, BS 100%, clado L) e outro (BS 97%, clado K) com os gêneros *Esenbeckia* e *Metrodorea* (Galipeae, Rutoideae) e *Balfourodendron* e *Helietta*

(Toddalioideae). O clado M (BS 92%) engloba 5 gêneros de Galipeae (Rutoideae) e o N (BS 100%) *Adiscanthus* (Galipeae, Rutoideae) e as 5 espécies de *Hortia* (Toddalioideae).

Tabela 2. Quadro-resumo das análises filogenéticas do intron do *rps-16*, da região *trnL-trnF* e da análise combinada para Rutaceae

Informações	intron do <i>rps-16</i>	<i>trnL-trnF</i>	Combinada
No. de terminais	71	70	69
Caracteres totais	998	1174	2172
Caracteres constantes	418	580	1009
Caracteres variáveis, não informativos	224	269	492
Caracteres variáveis, informativos	356	325	671
No. de árvores	1883	>10000	7469
No. de passos	1569	1245	2792
Índice de consistência (IC)	0,56	0,65	0,60
Índice de retenção (IR)	0,64	0,75	0,69
No. de clados com bootstrap $\geq 85\%$	18	19	25
No. de clados com bootstrap $\geq 50\%$	34	38	39

trnL-trnF- O comprimento da região *trnL-trnF* variou, entre as espécies estudadas de Rutaceae de 822pb (*Ptelea*) até 1044pb (*Poncirus*). O alinhamento inicial das espécies envolveu 1428 posições, tendo sido excluídas as posições 1-69, 258-310, 876-891, 1051-1067, 1281-1297 e 1354-1428. O alinhamento definitivo resultou em uma matriz com 1174 caracteres, sendo 580 constantes, 269 variáveis, mas não informativos para a parcimônia e 325 variáveis e informativos (27,7% do total de caracteres). O conteúdo G+C para as seqüências de Rutaceae foi de ca. 37%. A análise obteve mais de 10000 árvores igualmente parcimoniosas com 1245 passos, IC = 0,65 e IR = 0,75 (Tabela 2). A árvore de consenso estrito (Figura 2) engloba vários clados comuns com os obtidos na análise do intron do *rps-16*, confirmando a monofilese de Rutaceae (BS 84%), englobando *Cneorum* e *Ptaeroxylon*. O clado A presente na análise do intron do *rps-16* não aparece aqui, sendo quebrado em dois ramos fortemente sustentados (os dois com BS 100%), *Dictyoloma/Spathelia* e *Cneorum/Ptaeroxylon*. O clado B (Aurantioideae/Flindersioidae/Rutoideae/Toddalioideae) é mantido (BS 100%), mas com melhor resolução. Aurantioideae aparece como grupo monofilético (BS 100%, clado D), formando com *Ruta* e *Chloroxylon* (clado E, BS 97%) um ramo com forte sustentação (C, BS 87%). O clado F (BS 69%) é dividido em dois ramos, um com *Casimiroa*, *Dictamnus* e *Skimmia* (BS 60%, clado G) e o outro (BS 86%, clado H), dividido em vários ramos comuns aos obtidos na análise do intron deo *rps-16*, com uma exceção importante o clado formado por *Lunasia* e *Flindersia* (R, BS 77%) na base de um clado com outros gêneros preferencialmente australasianos (clado Q, BS 74%); *Agathosma* e *Coleonema* (Diosmeae, Rutoideae) aparecem novamente como clado fortemente sustentado (L, BS 99%), assim como *Esenbeckia*, *Metrodorea*, *Balfourodendron* e *Helietta* (clado K, BS 92%), *Adiscanthus* e as espécies de *Hortia* (clado N, BS 99%), as duas espécies de *Vepris* (BS 97%) e 5 gêneros de Galipeae (Rutoideae, clado M, BS 91%). *Toddalia*, *Zanthoxylum*, *Pilocarpus*, *Choisya* e *Ptelea* aparecem como grupos não resolvidos.

Análise combinada – Os resultados obtidos para os dois fragmentos foram considerados combináveis, não tendo sido encontradas incongruências pronunciadas entre eles. 20 clados comuns foram obtidos nas árvores de consenso estrito para o íntron do *rps-16* e da região *trnL-trnF* (comparar Figuras 1 e 2). Na análise combinada foram excluídas as seqüências de *Leionema* (representada apenas pela seqüência do íntron do *rps-16*) e *Philotheca*, representada em cada análise por seqüências de espécies diferentes (ver Apêndice). Entretanto, as seqüências de *Flindersia*, apesar de provenientes de espécies diferentes foram utilizadas, em virtude da boa hipótese de monofilese para o gênero (Scott *et al.* 2000). A análise combinada foi realizada, portanto, com 69 terminais. A matriz de dados combinado contou com 2172 caracteres, sendo 1009 constantes, 492 variáveis, mas não informativos para a parcimônia e 671 caracteres informativos (30,9% do total de caracteres), que resultou em 7469 árvores igualmente parcimoniosas (2792 passos), com IC = 0,60 e IR = 0,69 (Tabela 2). Na árvore de consenso estrito (Figura 3) o clado A é mantido (BS 58%), englobando dois clados (cada um com BS 100%), *Spathelia* (Spathelioideae)/*Dictyoloma* (Dictyolomatoideae) e *Cneorum/Ptaeroxylon*. O clado B, com forte sustentação (BS 100%) engloba representantes de Aurantioideae, Flinderioideae, Rutoideae e Toddalioideae. Mais uma vez, apenas Aurantioideae aparece como grupo monofilético, fortemente sustentado (clado D, BS 100%), com quase todas as tribos também aparecendo como não-monofiléticas. *Ruta* (Ruteae, Rutoideae) e *Chloroxylon* (Flinderioideae) formam um clado (E, BS 99%) grupo-irmão das Aurantioideae. Esses dois grupos formam o clado C, com forte sustentação (BS 85%). O clado F (BS 80%) é formado pelo clado G (BS 84%), que contém *Casimiroa* e *Skimmia* (Toddalioideae) e *Dictamnus* (Ruteae, Rutoideae) além do clado H (BS 96%). Esse último clado é dividido em dois ramos (I e J), ambos com bootstrap < 50%. O clado I contém 6 ramos em politomia, que engloba os gêneros neotropicais, com exceção de *Ptelea*, da América do Norte e *Agathosma* e *Coleonema* do sul da África (Diosmeae, Rutoideae, clado L, BS 100%). O clado K (BS 100%), formado por *Esenbeckia*, *Metrodorea* (Galipeinae, Rutoideae) e *Balfourodendron* e *Helietta* (Toddalioideae) é repetido aqui, além dos clados M (BS 100%), com 5 espécies de Galipeae (Rutoideae) e o clado N (BS 100%) com *Adiscanthus* e as espécies de *Hortia*. O clado J contém vários grupos australasianos (clado Q), sendo muito semelhante ao encontrado na análise isolada da região *trnL-trnF*, porém com os clados O (BS 100%) com as duas espécies de *Vepris* (Toddalioideae) e P (BS 99%) formado por *Zanthoxylum* (Zanthoxyleae, Rutoideae) e *Toddalia* (Toddalioideae) em uma tricotomia. O clado Q (BS 88%), possui um grupo basal formado por *Flindersia* (Flinderioideae) e *Lunasia* (Zanthoxyleae, Rutoideae) irmão ao clado S (BS 92%), dividido em dois ramos fortemente sustentados (T e U, BS 100 e 98%, respectivamente), muito semelhantes aos encontrados nas análises isoladas (ver Figuras 1 e 2), confirmando a polifilese de Boronioae (Rutoideae), e a inclusão de dois gêneros de Toddalioideae da Australásia (*Acronychia* e *Halfordia*) entre os demais representantes desse clado (das tribos Zanthoxyleae e Boronioae, ambos Rutoideae).

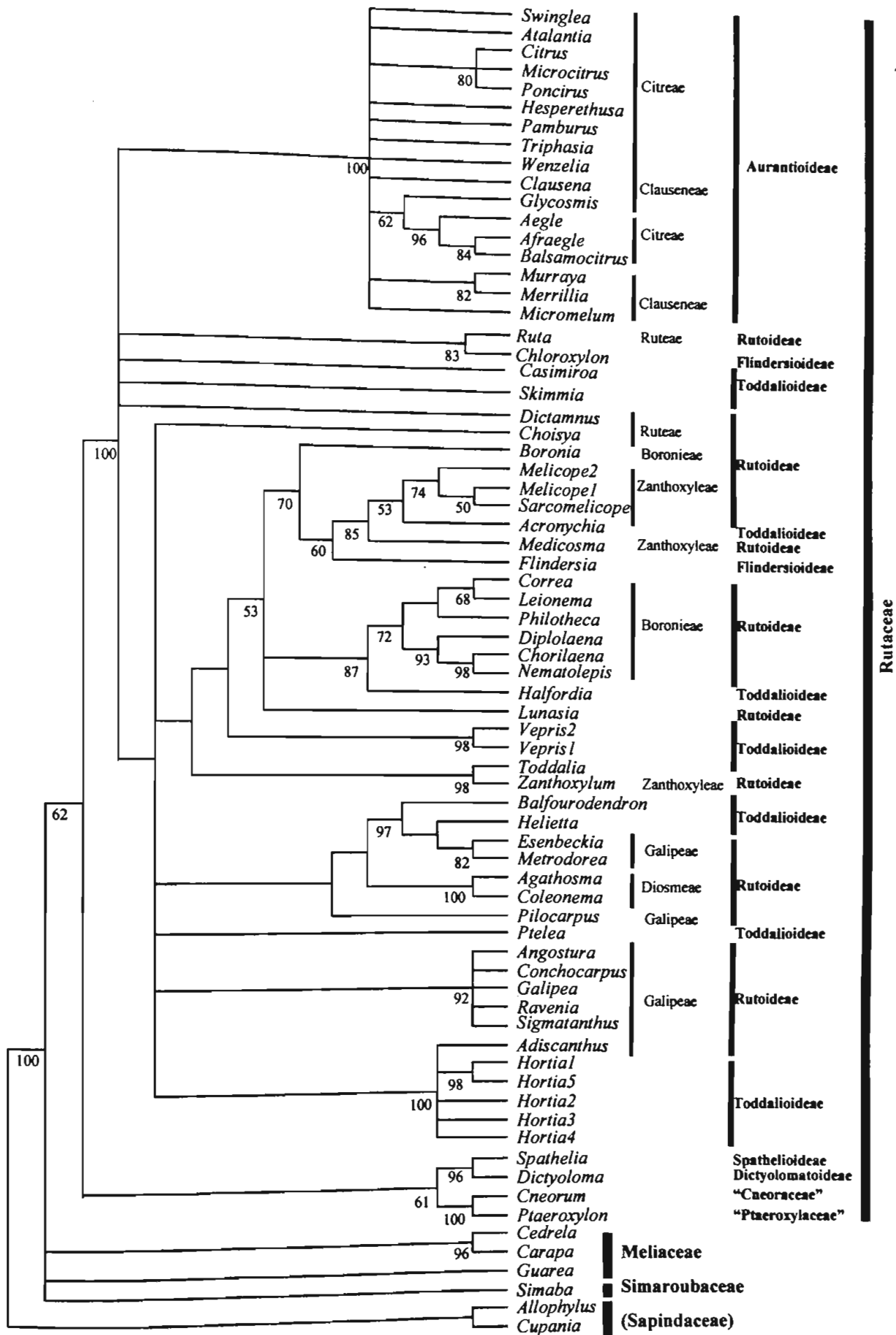


Figura 1. Árvore de consenso estrito das 1883 árvores igualmente mais parcimoniosas (1569 passos, IC = 0,56, IR = 0,64) da análise do íntron do *rps-16* do ADN do cloroplasto para Rutaceae. Classificação das subfamílias e tribos de acordo com Engler (1931) e Swingle & Reece (1967, para Aurantioideae). Tribos só mostradas em subfamílias com mais de uma tribo. Números abaixo dos ramos são valores de bootstrap, mostrados apenas quando $\geq 50\%$.

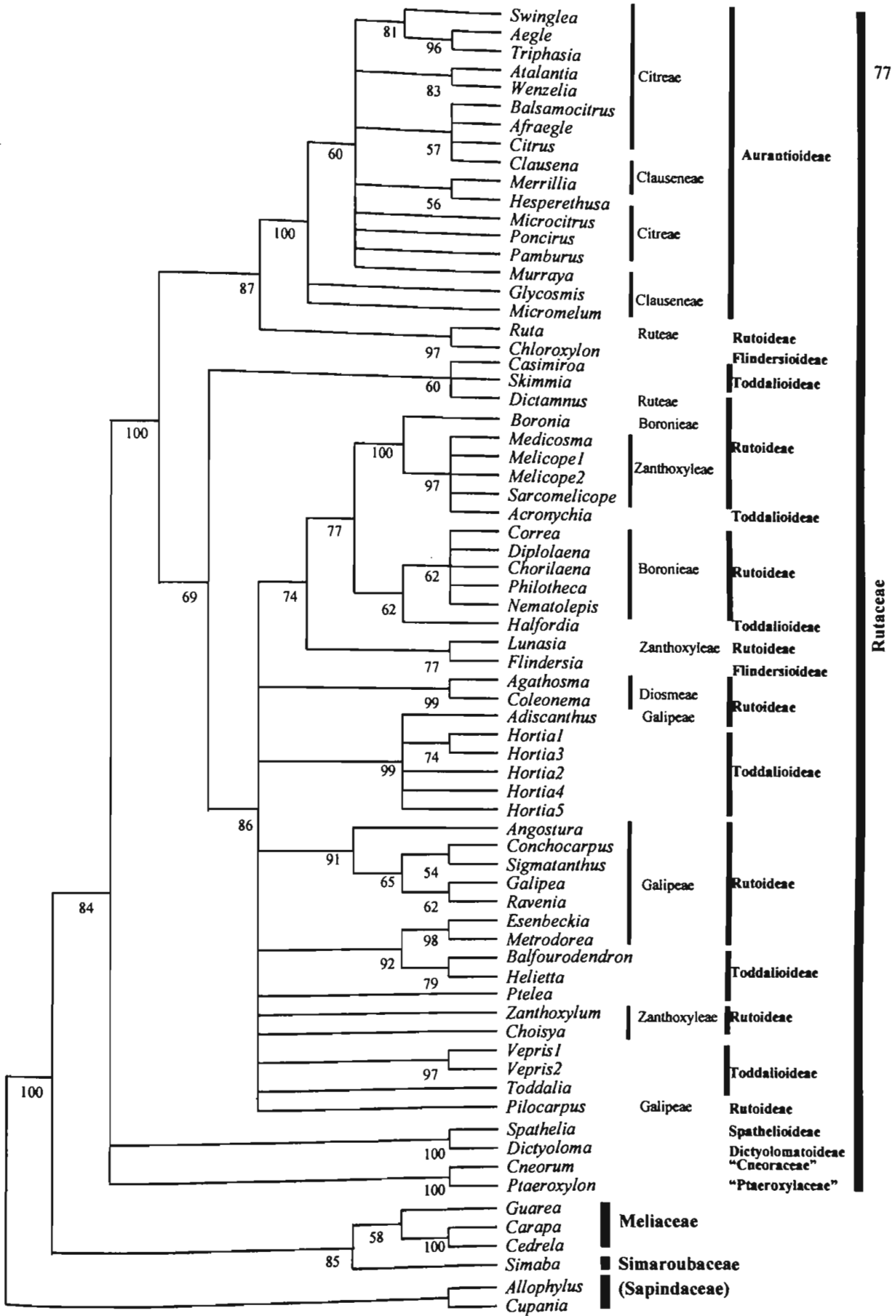


Figura 2. Árvore de consenso estrito das mais de 10000 árvores igualmente mais parcimoniosas (1245 passos, IC = 0,65, IR= 0,75) da análise da região *trnL-trnF* do ADN do cloroplasto para Rutaceae. Classificação das subfamílias e tribos de acordo com Engler (1931) e Swingle & Reece (1967, para Aurantioideae). Tribos só mostradas em subfamílias com mais de uma tribo. Números abaixo dos ramos são valores de bootstrap, mostrados apenas quando $\geq 50\%$.

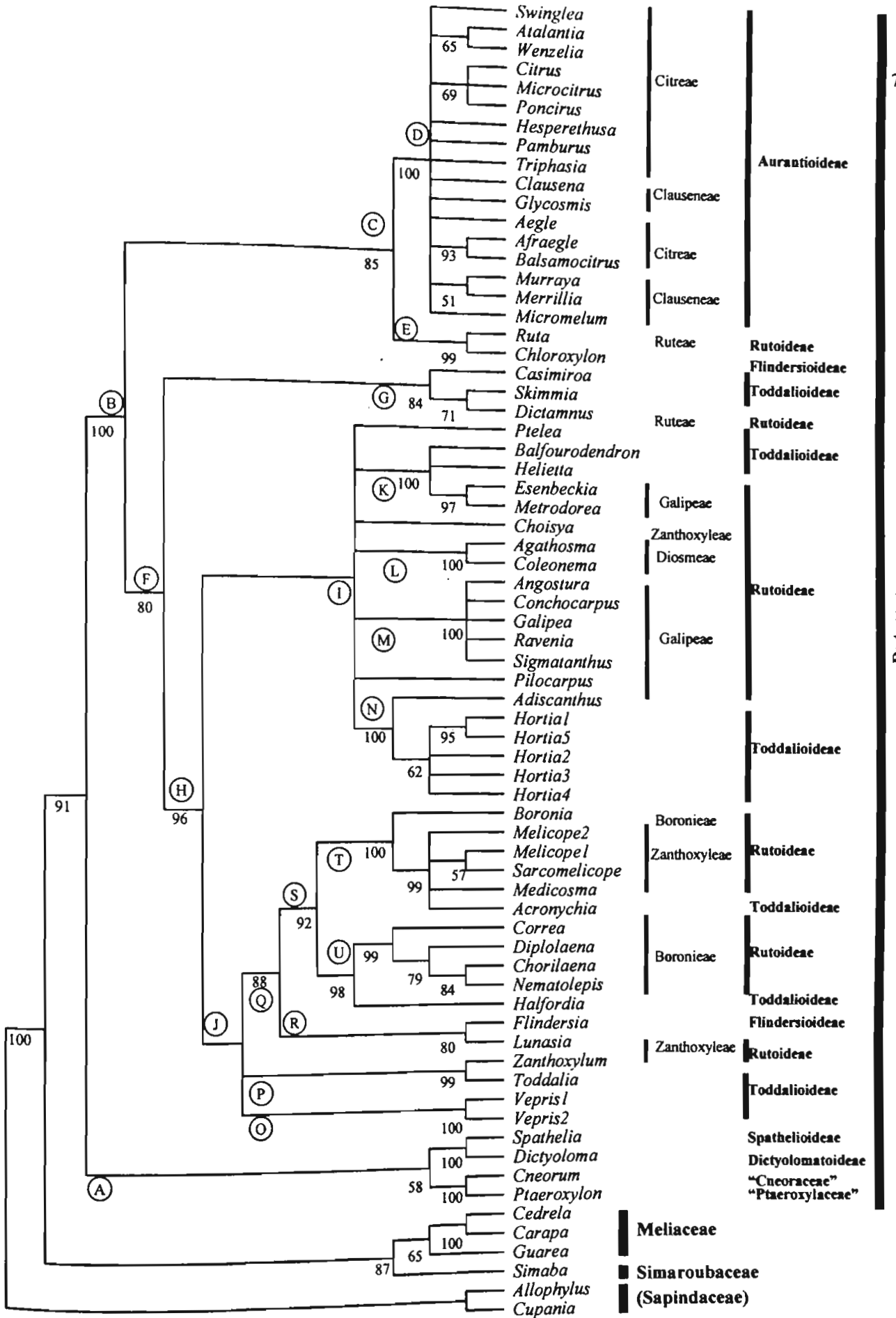


Figura 3. Árvore de consenso estrito das 7469 árvores igualmente mais parcimoniosas (2792 passos, IC = 0,60, IR= 0,69) da análise combinada do íntron do *rps-16* e da região *trnL-trnF* do ADN do cloroplasto para Rutaceae. Classificação das subfamílias e tribos combinada do íntron do *rps-16* e da região *trnL-trnF* do ADN do cloroplasto para Rutaceae. Classificação das subfamílias e tribos combinada do íntron do *rps-16* e da região *trnL-trnF* do ADN do cloroplasto para Rutaceae. Tribos só mostradas em subfamílias com mais de uma de acordo com Engler (1931) e Swingle & Reece (1967, para Aurantioideae). Tribos só mostradas em subfamílias com mais de uma de acordo com Engler (1931) e Swingle & Reece (1967, para Aurantioideae). Tribos só mostradas em subfamílias com mais de uma de acordo com Engler (1931) e Swingle & Reece (1967, para Aurantioideae). Alguns clados estão marcados com letras. Números abaixo dos ramos são valores de bootstrap, mostrados apenas quando $\geq 50\%$.

A Tabela 2 mostra, para cada uma das três análises (as duas isoladas e a combinada), o número de clados com “bootstrap” maior ou igual a 50% e maior ou igual a 85%. Em ambos os casos a análise combinada portou mais ramos com $BS \geq 50$ e $\geq 85\%$ (39 e 25, respectivamente), além de uma maior resolução interna, com menor número de politomias na árvore de consenso (comparar Figuras 1, 2 e 3).

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos sobre Rutaceae, tanto com referência à análise isolada dos dois fragmentos quanto à análise combinada mostra que, com exceção de Aurantioideae, todas as outras subfamílias não monogenéricas *sensu* Engler (1931a), ou para qualquer outra circunscrição anterior não correspondem a grupos monofiléticos. Isso também é verdade para as tribos, onde apenas Diosmeae aparece como grupo monofilético, as outras tribos aparecendo com não-monofiléticas ou não resolvidas (como Citreae e Clauseneae, em Autantioideae). Os resultados são congruentes com os obtidos por Chase *et al.* (1999) com o uso de *rbcL* e *atpB* (ver a Figura 3 daquele trabalho, p. 1194), porém com uma resolução melhor e maior amostragem.

As árvores obtidas nas análises independentes para *trnL-trnF* e para o íntron do *rps-16* são largamente congruentes. As incongruências pronunciadas ocorreram em dois casos: entre as espécies de *Hortia* e o posicionamento de *Aegle* e *Triphasia*. Essas incongruências podem ser explicadas pelo pequeno comprimento dos ramos no clado com as espécies de *Hortia* e da subfamília Aurantioideae em geral. Isso pode ser percebido no filograma de uma das árvores mais parcimoniosas obtidas na análise combinada (Figura 4). Como muitas regiões não codificantes do genoma do cloroplasto, o íntron do *rps-16* e a região *trnL-trnF* possuem pequena variação para resolver problemas infra-genéricos, pelo menos em grupos com divergência recente (geralmente menos de 5 m.a., ver Small *et al.* 1998, Wallander & Albert 2000, Richardson 2001), o que parece acontecer nesses grupos. O íntron do *rps-16* mostrou ter mais caracteres informativos, mas com valores de IC e IR menores que para a região *trnL-trnF* (Tabela 2). Assim, os dois fragmentos tiveram, grosso modo, o mesmo desempenho. A dificuldade maior para alinhar as seqüências para o íntron do *rps-16* fez com que mais regiões fossem removidas, e o número de sítios utilizados fosse menor. Entretanto, os dois fragmentos foram considerados úteis na análise infrafamiliar de Rutaceae.

A análise combinada demonstrou ser superior às análises independentes. Isso ocorreu por conta da baixa incongruência entre os resultados obtidos para os dois fragmentos. A homoplasia presente em cada conjunto de dados foi diluída (apesar dos índices de consistência e de retenção na análise combinada serem intermediários dentre as análises isoladas) e a sustentação dos ramos mais fracos aumentou. Assim, a discussão foi baseada nos resultados da análise combinada, notadamente na árvore de consenso, dado o grande número de árvores obtidas (mais de 7000). Outras fontes de dados também foram utilizadas na discussão.

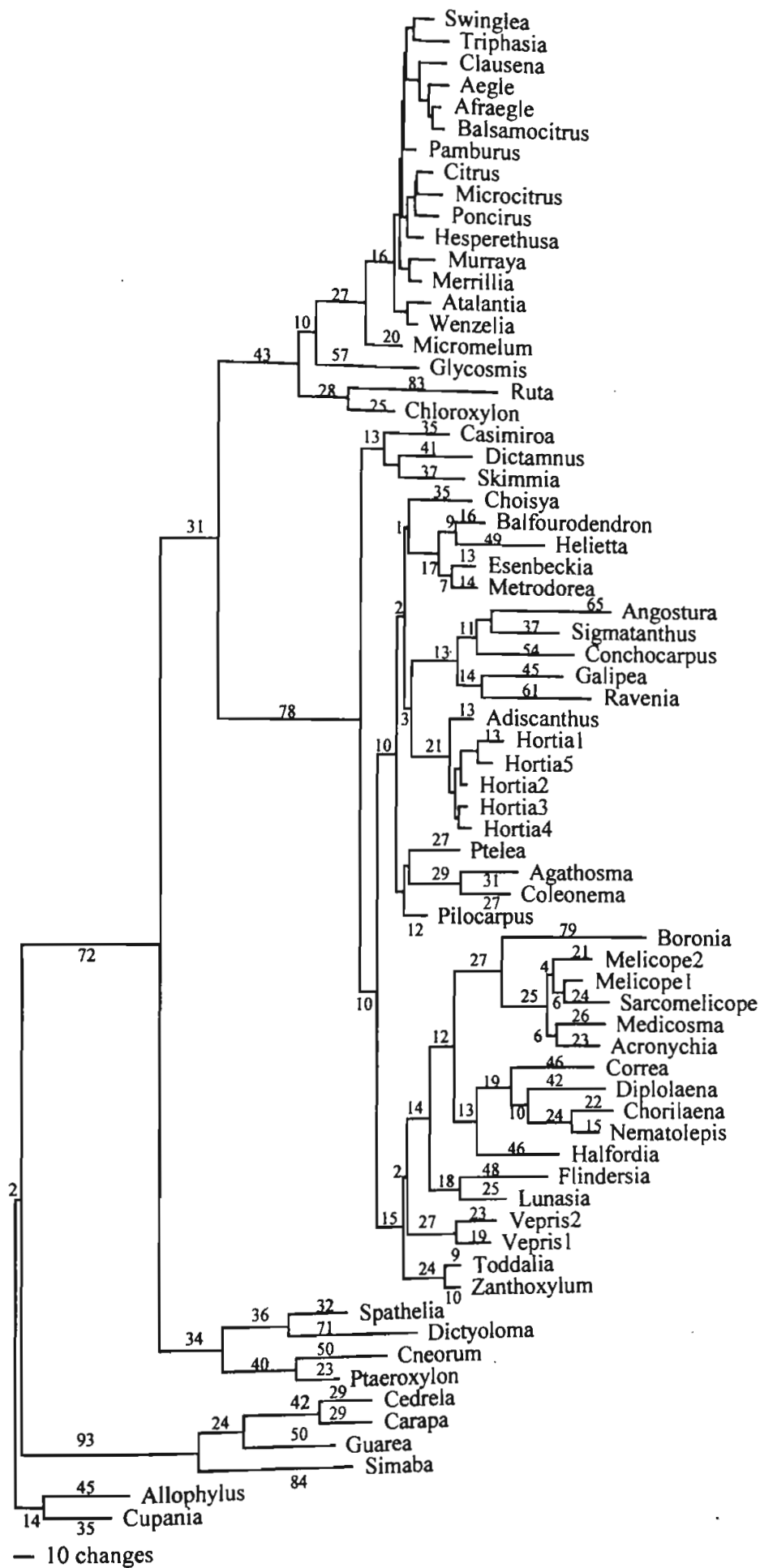


Figura 4. Filograma de uma das (escolhida aleatoriamente) 7469 árvores igualmente mais parcimoniosas obtidas na análise combinada do íntron do *rps-16* e da região *trnL-trnF* do ADN do cloroplasto para Rutaceae, mostrando comprimento dos ramos (nem todos mostrados). Barra de escala representa 10 mudanças.

Relações com outras famílias. Meliaceae e Simaroubaceae (com amostragem limitada) apareceram consistentemente como grupo-irmão de Rutaceae. De fato, a inclusão desses gêneros no grupo-externo não alterou a topologia das árvores. Como dito na introdução, Rutaceae compartilha com Meliaceae e Simaroubaceae substâncias amargas derivadas de triterpenóides tetracíclicos (Waterman 1983). Outras características químicas na distribuição de alcalóides, cumarinas e limonóides sustentam essa proximidade (ver artigos no livro de Waterman & Grundon 1983). Estudos macromoleculares de Gadek *et al.* (1996) mostraram Simaroubaceae como grupo irmão de Rutaceae, e Chase *et al.* (1999), Meliaceae e Simaroubaceae. A proximidade de Simaroubaceae e Rutaceae também é apoiada pela morfologia e anatomia do gineceu (Ramp 1988 *apud* Chase *et al.* 1999). Em Meliaceae, o posicionamento de *Carapa* e *Cedrela* em um clado fortemente sustentado (com *Guarea* mais distante) é apoiado por dados morfológicos (Pennington *et al.* 1981, Pennington & Styles 1975) e macromoleculares (Muellner *et al.* 2003). Ambos são da mesma subfamília (Swietenioideae), sendo *Guarea* posicionada em Melioideae. Entre outras famílias, Rutaceae, Meliaceae, Simaroubaceae e Sapindaceae formam a ordem Sapindales (circunscrição próxima de Cronquist 1968) confirmada por vários estudos envolvendo dados moleculares (Gadek *et al.* 1996, Källersjö *et al.* 1998, Savolainen *et al.* 2000) e seguida por APG II (2003).

Circunscrição de Rutaceae: O resultados obtidos nas análises independentes e combinada confirmaram, com forte sustentação, a inclusão de *Dictyoloma* (Dictyolomatoideae) e *Spathelia* (Spathelioideae) em Rutaceae, e não em Simaroubaceae como sugerido por autores mais antigos (*e.g.* Planchon 1846, Bentham & Hooker 1862). Esse posicionamento é também apoiado pela química de metabólitos secundários. *Dictyoloma* e *Spathelia* não produzem quassinóides (Waterman 1983), triterpenóides típicos de Simaroubaceae *s.s.* Por outro lado, ambos produzem limonóides e alcalóides encontrados em Rutaceae (Adam *et al.* 1973, Vieira *et al.* 1988). Com a inclusão desses dois gêneros, entretanto, torna-se necessário que *Cneorum* (Cneoraceae) e *Ptaeroxylon* (Ptaeroxylaceae) também sejam incluídos para que a monofílese de Rutaceae seja alcançada. Esses resultados corroboram os encontrados em Chase *et al.* (1999) e o posicionamento destes dois últimos gêneros em Rutaceae por APG II (2003). *Cneorum* possui número cromossômico $2n = 36$, talvez tetraplóide de um número básico $x=9$, que ocorre em Rutaceae (Aurantioideae), número mais raro em Simaroubaceae e Meliaceae (além de ocorrer em outras famílias fora de Sapindales, como Aquifoliaceae, Malpighiaceae e Rhamnaceae, Lobreau-Callen *et al.* 1978). Os gêneros das outras 4 subfamílias também são incluídos em Rutaceae, com forte sustentação, inclusive *Chloroxylon* e *Flindersia* (Flindersioideae), não justificando o seu posicionamento em Meliaceae ou em uma família própria (Flindersiaceae), como sugerido por alguns autores (Airy-Shaw 1965, Takhtajan 1983).

Para direcionar a discussão, serão utilizados os termos “Rutaceae basais” e “Rutaceae nucleares”, que correspondem aos dois primeiros clados internos surgidos nas análises para essa família. Além disso, os nomes das tribos de subfamílias com uma só tribo (Dictyolomatoideae, Flindersioideae, Spathelioideae e Toddalioideae) serão omitidos, e as discussões dessas subfamílias serão estendidas às tribos Dictyolomateae, Flindersieae, Spathelieae e Toddalieae, respectivamente.

As Rutaceae basais: Dictyoloma, Spathelia, Cneorum e Ptaeroxylon – *Spathelia* e *Dictyoloma* (ambos da região neotropical) formam um clado fortemente sustentado nas análises independentes e combinada. Essa proximidade é fortemente sustentada por dados químicos. Os alcalóides, limonóides e cromonas isolados de *Dictyoloma vandellianum* são muito semelhantes aos extraídos de *Spathelia sorbifolia*, mostrando a proximidade desses dois gêneros (Vieira *et al.* 1990). O reconhecimento de duas subfamílias distintas para esses gêneros não é, todavia, apropriado. Dictyolomatoideae e Spathelioideae (ambas monogenéricas *sensu* Engler 1931a) são por definição monofiléticas. Entretanto, elas aparecem como parte de um grupo maior, formado também por *Cneorum* (com 3 espécies na região do mediterrâneo e Cuba) e *Ptaeroxylon* (representada apenas por *P. obliquum*, da África do Sul ao NE da Tanzânia), ambos assinalados como família distintas (Cneoraceae e Ptaeroxylaceae) ou em Rutaceae *sensu* APG II (2003). Esse grupo, basal em relação ao restante das Rutaceae, também está presente em estudos envolvendo *rbcL* e *atpB* (Chase *et al.* 1999), que também engloba *Harrisonia* (ca. 3 espécies na África Tropical, SE da Ásia e Austrália tropical, não amostrada aqui). *Harrisonia* foi por muito tempo assinalado em Simaroubaceae (*e.g.* Engler 1931b), mas transferido para Rutaceae (subfamília Spathelioideae) por Thorne (1992), principalmente por causa de características químicas, posicionamento apoiado pelo estudo de Chase *et al.* (1999). Esse gênero possui espécies que produzem limonóides e cromonas do grupo de *Ptaeroxylon*, uma combinação rara encontrada apenas em *Cneorum*, *Spathelia* (Taylor 1983, Da Silva & Gottlieb 1987) e *Dictyoloma* (Vieira *et al.* 1990). *Ptaeroxylon* não produz limonóides, mas possui cromonas como as acima, além de cumarinas típicas de Rutaceae (Waterman 1983). Taylor (1983) considerou as evidências químicas para indicar que *Harrisonia* e *Spathelia* ocupavam “uma região de junção não muito clara” entre Rutaceae, Cneoraceae e Ptaeroxylaceae. Antes de representar um elo entre essas famílias, esses dois últimos táxons devem ser incluídos em Rutaceae, constituindo um ramo basal. Sinapomorfias morfológicas para esse grupo não são conhecidas, mas a ocorrência de folhas pinadas ou bipinadas (exceto em *Cneorum*, com folhas simples) é comum, além de flores diclinas e estames com apêndice basais (ausentes em *Cneorum* e *Ptaeroxylon*), presentes também em Simaroubaceae (*e.g.* *Simaba* e *Simarouba*). Os frutos são muito diversos, indeiscentes do tipo drupa (*Cneorum*) ou sâmara (*Spathelia*) ou deiscentes do tipo folículo com o endocarpo se destacando do resto do pericarpo (*Dictyoloma*, com sementes aladas reniformes) até cápsulas com sementes dotadas de ala terminal (*Ptaeroxylon*).

Outros dois gêneros (*Cedrelopsis* e *Bottegoa*) não amostrados aqui e assinalados para Ptaeroxylaceae (*e.g.* Verdcourt & Davies 1996), poderiam fazer parte desse clado basal. *Cedrelopsis* (com 7 espécies restritas a Madagascar) não contém limonóides ou protolimonóides, mas possui espécies que produzem cromonas do mesmo grupo de *Ptaeroxylon* (Taylor 1983). *Bottegoa* (representada apenas por *B. insignis*, da Etiópia e Somália) foi excluída de Sapindaceae e posicionada em Ptaeroxylaceae após detalhados estudos morfológicos, anatômicos e palinológicos de Van Der Ham *et al.* (1995). Características químicas de morfológicos, anatômicos e palinológicos de Van Der Ham *et al.* (1995). Características químicas de *Bottegoa* são ainda desconhecidas. Os dois gêneros possuem espécies com folhas pinadas (bipinadas em *Bottegoa*) e flores diclinas (algumas bissexuais em *Bottegoa*), mas sem apêndices basais nos filetes.

Cedrelopsis, como *Ptaeroxylon*, possui sementes com ala terminal. Apesar de Ptaeroxylaceae já aparecer como sinônimo sob Rutaceae no APG II (2003), um estudo mais amplo envolvendo aqueles dois gêneros é desejável para confirmar o seu posicionamento e possível inclusão no clado basal de Rutaceae.

A aceitação desse grupo basal em Rutaceae (e conseqüentemente uma circunscrição mais ampla da família) deve passar por uma discussão do caráter cavidades secretoras de óleos voláteis e pelos seus estados (presença/ausência). A posse de tais cavidades em vários órgãos (geralmente mais visíveis nas folhas na forma de pontos) é considerada sinapomorfia da família (Judd *et al.* 2002), e grosso modo, “define” uma Rutaceae. Estão indubitavelmente presentes nas Rutaceae nucleares, além de *Spathelia* e *Dictyoloma*, ou seja, nas Rutaceae *sensu* Engler (1931a). *Harrisonia* (pelo menos *H. perforata*) possui folhas glandular-punctadas (segundo referências contidas em Fernando *et al.* 1995), que correspondem a cavidades secretoras intercelulares (Van der Harm 1995). Entretanto, tais cavidades não ocorrem em *Cneorum* e *Ptaeroxylon*, nem tampouco em *Bottegoa* e *Cedrelopsis* (Metcalf & Chalk 1950, Van der Harm *et al.* 1995). Nesses gêneros ocorrem células oleíferas isoladas nas folhas (também em *Harrisonia*), presentes do mesmo modo em Simaroubaceae (“células secretoras”) e mais raramente em Meliaceae (Metcalf & Chalk 1950, Carlquist 1988, Van der Harm *et al.* 1995). Em *Cedrelopsis*, entretanto, várias espécies (senão todas) possuem pontuações translúcidas nas folhas (ver Leroy *et al.* 1990), aparentemente de estrutura desconhecida. Em Rutaceae podem ocorrer ou não (Metcalf & Chalk 1950), enquanto que células “resinosas” ocorrem apenas em *Cneoridium* (Ruteae, Rutoideae, Metcalf & Chalk 1950, Carlquist 1988). As hipóteses de perda das cavidades na linhagem de *Cneorum* e *Ptaeroxylon* ou da aquisição das cavidades em duas linhagens distintas, ou seja, no clado *Spathelia/Dictyoloma* e no clado das Rutaceae nucleares, são igualmente mais parcimoniosas. A existência de diferenças na formação dessas cavidades (lisígenas, esquizógenas, esquizolisígenas) poderia indicar que tais estruturas apareceram em diferentes momentos da história da família, favorecendo a segunda hipótese. Entretanto, a ontogenia de tais estruturas não está suficientemente clara, sofrendo críticas de alguns autores (ver na discussão de Rutoideae/Toddalioideae abaixo), necessitando de mais estudos para acessar sua história mais provável na filogenia da família.

As Rutaceae nucleares - O segundo grande clado interno é formado por representantes das 4 subfamílias remanescentes, grupo também presente em Chase *et al.* (1999), constituindo o núcleo das Rutaceae. Aqui a presença de cavidades secretoras de óleos voláteis (glândulas) é constante e cromonas estão restritas a *Flindersia* e *Skimmia*, além de *Maclurodendron* (Zakaria 2001), um gênero segregado de *Acronychia* por Hartley (1982b). Entretanto, das subfamílias de Engler presentes nesse clado, apenas Aurantioideae aparece como monofilética. Dois grandes cladogramas surgiram: um (clado C) formado por Aurantioideae, *Ruta* (Rutoideae) e *Chloroxylon* (Flindersioideae) e o outro (clado F) pelos gêneros de Rutoideae, Toddalioideae e *Flindersia* (Flindersioideae).

Aurantioideae (clado D) - Em todas as análises *Aurantioideae* aparece como grupo fortemente sustentado. Esse resultado é corroborado por diversas fontes de dados. Um levantamento de Stace *et al.* (1993) mostrou que o número básico de cromossomos para subfamília é constante e igual a 9. Guerra (1987) notou que a estrutura do núcleo interfásico dos representantes de *Aurantioideae* é muito homogêneo. Outros estudos com dados macromoleculares também sustentam *Aurantioideae* como grupo monofilético (Chase *et al.* 1999, Scott *et al.* 2000, Samuel *et al.* 2001, Morton *et al.* 2003). Estudos com flavonóides (Grieve & Scora 1980) e alcalóides (Waterman 1975) também corroboram a monofilese de *Aurantioideae*, onde de maneira geral ocorre pouca variação de quinonas e maior acumulação de cumarinas, acridonas e flavonóides (Da Silva *et al.* 1988), além de várias amidas características (Waterman 1975). Características morfológicas, além daquelas citadas na introdução, incluem flores usualmente brancas, aromáticas e sementes sem endosperma, às vezes com poliembrionia (ocorrência de 2 ou mais embriões de origem nucelar, Swingle & Reece 1967).

A delimitação dos grupos internos de *Aurantioideae* (tribos e subtribos) é bem mais complicada. O número de tribos reconhecidas varia consideravelmente: uma em Engler (1931a), duas em Swingle & Reece (1967) e 8 em Tanaka (1936). Da Silva *et al.* (1988), com base em metabólitos secundários, dividiram *Aurantioideae* em 6 “tribos” informais. Samuel *et al.* (2001), com base em seqüências do espaçador intergênico *atpB/rbcL* do íntron do *rps-16* e dados químicos, questionaram a delimitação para as tribos de Swingle & Reece (1967), sugerindo que *Murraya* e *Merrillia* (grupos-irmãos nesse e naquele estudo) deveriam ser retiradas de *Clauseneae* (constituindo “*Clauseneae s.s.*”) e incluídas em *Citreae* (“*Citreae s.l.*”). Esse arranjo das tribos se encaixaria melhor com dados químicos apresentados por esses autores (*Clauseneae s.s.* com alcalóides carbazólicos, *Citreae s.l.* sem esses alcalóides), além de dados cromossômicos de Guerra *et al.* 2000 (*Clauseneae s.s.* com pequena quantidade de heterocromatina no núcleo e escassas bandas cromossômicas quando comparado a *Citreae s.l.*). Morton *et al.* (2003), utilizando os mesmos fragmentos do presente estudo, não corroboraram a delimitação das duas tribos de Samuel *et al.* (2001). Assim, aparentemente as características morfológicas utilizadas por Swingle & Reece (1967) para definir as tribos não são boas para definir grupos monofiléticos, sendo essencialmente gradista: *Clauseneae* (que agrupa gêneros com características mais “primitivas”), com folhas compostas imparipinadas, ausência de espinhos axilares, raque geralmente não alada, ovário com 2-5 lóculos, 1-2 óvulos por lóculo (exceto *Merrillia*) e *Citreae* (gêneros mais “evoluídos”), com folhas simples ou 1-3 folioladas, geralmente com espinhos axilares, raque não alada, ovário com 2-20 lóculos e 1-18 óvulos em cada lóculo.

O posicionamento de *Citrus*, *Microcitrus* e *Poncirus* (todos da subtribo *Citrineae*, parte dos “verdadeiros frutos cítricos” de Swingle & Reece, com fruto baga do tipo hesperídio) em um clado não é surpresa. Mabberley (1998), analisando os caracteres utilizados para a separação desses gêneros coloca na sinonímia de *Citrus* os gêneros *Eremocitrus* (monotípico), *Fortunella* e *Microcitrus* (todos criados por Swingle), argumentando que também *Poncirus* (monotípico) poderia ser posicionado em *Citrus*. Araújo *et al.* (2001) utilizando dados de *trnL-trnF* apoiaram a inclusão de todos esses gêneros (*Poncirus* inclusive) em *Citrus*.

No presente estudo, as relações aparecem, de maneira geral, insuficientemente resolvidas, em uma grande politomia no clado D na árvore de consenso, sendo temerário discutir a monofilese das tribos *sensu* Swingle

& Reece (1967). O comprimento dos ramos entre os clados dessa subfamília são significativamente mais curtos do que os obtidos em outros grupos (figura 4), tanto nesse estudo como nos estudos moleculares supracitados. Os comprimentos maiores aparecem no ramo de *Glycosmis* (57 mudanças) e depois *Micromelum* (20 mudanças), ramos basais em relação às outras Aurantioideae, que surgiram na análise de *trnL-trnF* (Fig. 2) e em várias árvores da análise combinada (por ex., na figura 4) mas não no consenso (figura 3). Isso sugere que os membros de Aurantioideae possuem divergência mais recente do que nos outros grupos (como já ressaltado), o que explicaria a sua maior uniformidade morfológica e o seu número básico cromossômico invariável. Sugere-se aqui que fragmentos genômicos de evolução mais rápida (nucleares ou plastidiais) sejam utilizados para elucidar as relações entre os grupos e melhor circunscrição dos gêneros. Discussões mais aprofundadas sobre as tribos e subtribos de Aurantioideae podem ser encontradas nos trabalhos supracitados de Samuel *et al.* (2001) e Morton *et al.* (2003).

Flindersioideae e o posicionamento de Ruta - A presente análise confirmou o posicionamento em Rutaceae de *Flindersia* e *Chloroxylon* (Flindersiosidae), como mostraram os estudos de Chase *et al.* (1999) e Scott *et al.* (2000) para *Flindersia*. As semelhanças superficiais dos frutos capsulares e sementes aladas com aqueles encontrados na tribo Cedreleae (Meliaceae) devem ser interpretados, portando, como convergências. Hartley (1969) comenta que os frutos de *Cedrela* e *Toona* (Cedreleae, Meliaceae) são diferentes daqueles de Flindersioideae por possuir um eixo central persistente (carpóforo ou columela) não encontrado em *Flindersia* e *Chloroxylon*. A suposta posição intermediária entre Meliaceae e Rutaceae advogada por alguns autores com base na anatomia floral (Lal & Narayana 1994) e estudos de anatomia de lenho (Harrar 1937) também foi refutada. O estudo de Da Silva *et al.* (1988) recomendou a retenção desses dois gêneros em Rutaceae, pois ambos possuem cumarinas e alcalóides antranílicos derivados, típicos de Rutaceae e ausentes em Meliaceae. Taylor (1982) informa que *Chloroxylon* possui apreciáveis quantidades de xantiletina, cumarina típica de Rutaceae e que *Flindersia* contém alcalóides e protolimonóides também encontrado nesta família. Erdtman (1966), também com base na morfologia polínica, posicionou os dois gêneros em Rutaceae (ao invés de Meliaceae).

Apesar de incluídos consistentemente em Rutaceae, os dois gêneros não aparecem próximos na presente análise, confirmando novamente os resultados de Chase *et al.* (1999) de que Flindersioideae é polifilética. *Flindersia* aparece como mais próximo de *Lunasia* (Zanthoyleae, Rutoideae, clado R) na análise combinada, enquanto que *Chloroxylon* é grupo-irmão de *Ruta* (Ruteae, Rutoideae). *Chloroxylon* (com 3 espécies restritas ao sul da Índia e Madagascar) é similar a *Flindersia* (17 espécies, presentes nas Molucas, Nova Guiné, leste da Austrália e Nova Caledônia) em vários aspectos, por ter espécies com folhas compostas pinadas (presentes em várias espécies de *Flindersia*), inflorescências terminais, flores bissexuais, 6 óvulos por carpelo, gineceu plenamente sincárpico, fruto capsular com sementes aladas sem esclerotesta, endosperma ausente e embrião reto com cotilédones largos e complanados. Entretanto, difere de *Flindersia* por ter 10 (v. 5) estames funcionais, ovário 3-carpelar (v. 5-carpelar) e fruto cápsula 3-locular de deiscência loculicida (v. 5-locular de deiscência septicida). Os óvulos em *Chloroxylon* não são produzidos em uma placenta protudente e o fruto

não tem o dissepimento parcial que ocorre nos frutos encontrados em *Flindersia*, além de contar com um fino eixo central no fruto, ausente em *Flindersia* (informações de Hartley 2001). O número cromossômico básico em *Chloroxylon* é 10, contrastando com 18 em *Flindersia* (Stace *et al.* 1993). Assim parece conclusivo que a similaridade nas características dos frutos em Flindersioideae é devida a convergência, não justificando o agrupamento desses dois gêneros em uma subfamília distinta. O posicionamento de *Lunasia* (Zanthoxyleae, Rutoideae, uma espécie da Austrália, Filipinas e região malaia) como grupo irmão de *Flindersia* (clado R) já havia sido obtido no estudo de Chase *et al.* (1999). Entretanto, as características morfológicas de *Lunasia* (entre elas folhas simples, flores 3-meras, 3-carpelares, dispostas em glomérulos congestos, fruto folículo com endocarpo elástico e sementes não aladas) são completamente diferentes de *Flindersia*, não se conhecendo características morfológicas que corroborem esse agrupamento.

O posicionamento de *Ruta* (ca. 7 espécies da região mediterrânea) mais próximo de gêneros de Aurantioideae do que com as outras Rutoideae já havia sido sugerido em estudos macromoleculares anteriores (Fernando *et al.* 1995, Gadek *et al.* 1996). Entretanto, o seu posicionamento junto a *Chloroxylon* (clado E) em um clado irmão do clado de Aurantioideae (formando o clado C) só foi amostrado anteriormente no estudo de Chase *et al.* (1999). Os dois gêneros possuem características muito diversas, incluindo hábito herbáceo-arbustivo em *Ruta* (v. arbóreo em *Chloroxylon*), folhas pinatipartidas ou pinatissectas em *Ruta* (v. pinadas), sementes não aladas em *Ruta* (v. aladas) e endosperma presente em *Ruta* (v. ausente). Entretanto, os dois gêneros possuem flores com pétalas unguiculadas e côncavas, estames em dobro do número das pétalas, onde os estames opositipétalos são menores e encaixados na concavidade das pétalas, além de um disco urceolado muito desenvolvido e ovário com mais de 2 óvulos por lóculo. Mais significativo, os dois gêneros possuem 10 como número básico de cromossomos (Stace *et al.* 1993), um número só encontrado até agora em *Boenninghausenia* (Rutineae, Ruteae, Rutoideae), um gênero da mesma subtribo de *Ruta* e muito similar morfológicamente a este. Deste modo, ao invés de convergência, o número básico de cromossomos (10) pode ser provável sinapomorfia desse clado.

O agrupamento de *Chloroxylon* e *Ruta* com Aurantioideade não é apoiado por dados morfológicos, e essa relação não havia sido sugerida antes dos estudos macromoleculares. Entretanto, Morawetz (1986) sugeriu que $x=10$, encontrado em *Chloroxylon* era derivado de uma disploidia originária de $x=9$, encontrado até agora em Aurantioideae, *Haplophyllum* (considerado por alguns autores como subgênero de *Ruta*) e *Thamnosma* (ambos da mesma subtribo de *Ruta*). Deste modo, o número cromossômico básico $x=10$ ou 9 poderia ser possível sinapomorfia do clado (Aurantioideae (*Ruta*, *Chloroxylon*)).

Rutoideae e *Toddalioideae*. Os gêneros pertencentes a Rutoideae (exceto *Ruta*) e Toddalioideae, mais *Flindersia* (Flindersioideae), formaram um clado moderadamente sustentado na análise combinada (BS 80), mas com longo comprimento de ramo (ver filograma na Fig. 4). Entretanto, os resultados obtidos indicam que a delimitação de Engler (1931a) para essas duas subfamílias, baseada principalmente na deiscência do fruto e separação dos carpelos em algum grau (Rutoideae) em oposição à indeiscência do fruto e ovário plenamente sincárpico (Toddalioideae) não é sustentada. Isso é corroborado pelas evidências morfológicas, químicas,

cariológicas e moleculares apontadas na introdução. Hartl (1957) demonstrou as grandes diferenças no desenvolvimento do fruto indeiscente de *Skimmia* e *Ptelea* (ambos Toddalioideae). Zavaleta-Mancera & Engleman (1991) notaram que o endocarpo de *Casimiroa* (Toddalioideae) é formado por camadas de células diferentes daquelas que formam o endocarpo nos frutos de *Skimmia*, ou seja, não são estruturas homólogas. Adicionalmente, evidências de registros fósseis (sementes) indicam que *Toddalia* (Toddalioideae) teria maior afinidade com *Zanthoxylum* e “*Evodia*” (*Euodia*) *sensu* Engler (1931a), ambos Rutoideae (Zanthoxyleae) do que com *Phellodendron* e *Acronychia* (Toddalioideae). As características das cavidades (glândulas) oleíferas indicadas por Engler (1931a) para diagnosticar as duas subfamílias (esquizolisígenas em Rutoideae, lisígenas em Toddalioideae) também parecem não se sustentar. Scholz (1964) reconhece apenas a condição lisígena para as duas subfamílias e Hartley (2001b) comenta que o modo de formação das glândulas oleíferas não seria diagnóstico acima do nível de espécie.

Com isso, torna-se evidente que as características do fruto (deiscente/indeiscente) e grau de conação dos carpelos não é apropriada para definir as duas subfamílias. Gêneros com frutos deiscentes e ovário apocárpico ou (sub)apocárpico aparecem muitas vezes como grupos-irmãos de outros com frutos e ovários sincárpicos, em clados com forte sustentação, e. g. *Toddalia/Zanthoxylum* (clado P), *Adiscanthus/Hortia* (clado N), entre outros. Com isso, a separação ou conação dos carpelos e a deiscência ou indeiscência dos frutos deve ter ocorrido em vários momentos da história evolutiva do grupo, como já sugerido por diversos autores. É interessante notar que Engler (1931a) posicionou *Sohnreya* (constituindo *per se* a subtribo Sohnreyiinae) em Toddalioideae por causa dos frutos indeiscentes e ovário sincárpico, mas esse gênero hoje é considerado sinônimo de *Spathelia* (Spathelioideae, cf. Cowan & Brizicky 1960), presente aqui nas Rutaceae basais.

A ocorrência de endocarpo elástico (e conseqüente ejeção da semente, autocoria) em diversos grupos também parece ter ocorrido de forma independente. Endocarpo destacado do resto do pericarpo (mas não elástico) ocorre também em *Dictyoloma*. A presença ou ausência de endosperma nas sementes, utilizada por Engler (1931a) para definir algumas tribos, também parece seguir esse padrão (ver Figura 5), assim como a ocorrência de sementes aladas com ala terminal, presentes, além dos gêneros assinalados por Engler (1931a) em Flindersioideae, também em *Tetractomia* (6 espécies em Sumatra, península malaia e Ilhas Salomão) um gênero segregado de *Melicope* por Hartley (1979) e *Ptaeroxylon*, claramente convergências e autapomorfias desses gêneros. O estabelecimento da polaridade dos outros estados de caráter para características do ovário (grau de conação dos carpelos), frutos (deiscentes/indeiscentes) e endosperma (ausente/presente) é difícil em nível familiar, devendo ser analisado nos clados internos menores. Do mesmo modo, agrupamentos sugeridos com base em características químicas e cariológicas muitas vezes são conflitantes no seu resultado (cf. Da Silva *et al.* 1988, Stace *et al.* 1993). O número cromossômico básico mais comum é $x=18$ (mas com muitas variantes), presente em diversos grupos, sendo considerado “ancestral” para Rutaceae por Stace *et al.* (1993).

Ao invés de características morfológicas, um forte componente geográfico pode ser notado nos resultados para os clados internos maiores do clado F (G, H, I e J), mais evidente na análise combinada. O clado G congrega dois gêneros de áreas temperadas do Hemisfério Norte (*Skimmia* e *Dictamnus*) além de *Casimiroa*

(presente no México até Costa Rica). O seu grupo irmão é o clado H (fortemente sustentado), que engloba gêneros que ocorrem nas áreas tropicais e subtropicais da África, Ásia, América e Oceania. A divisão do clado G, por sua vez, reflete uma separação nítida entre gêneros americanos (exceto *Dictyoloma*, *Spathelia* e *Zanthoxylum*, o último pantropical), sobretudo neotropicais (clado I) e os gêneros que ocorrem nos trópicos do Velho Mundo, Australásia e outras áreas da Oceania (clado J). Exceção no primeiro clado são as Diosmeae (sul da África até Tanzânia e Quênia), que aparecem mais próximas do clado com espécies americanas. Fósseis (sementes) indubitavelmente pertencentes a Rutaceae, atribuídos a gêneros viventes de Zanthoxyleae (Rutoideae) e Toddalioidae, são conhecidos em sedimentos datados desde o Cretáceo superior (ca. 80 m.a., Tiffney 1980, Gregor 1989 e artigos citados neste), época que a Laurásia ainda existia e a separação dos subcontinentes gonduânicos já estava em processo. Essa estimativa do tempo geológico para os fósseis de Rutaceae é maior do que o tempo estimado (entre 60-80 m.a. com a utilização de relógio molecular em seqüências de *rbcL*) para a derivação dos grupos de Sapindales (Davies *et al.* 2004). De qualquer modo, a antiguidade de Rutaceae parece sustentar, no clado F, a hipótese de maior proximidade de alguns grupos laurásianos (clado G) do que com os gonduânicos analisados (clado H). A divisão do grupo gonduânico em um grupo preferencialmente americano (I) e outro dos trópicos do Velho e Novíssimo Mundo (J) é concordante com a teoria de deriva das áreas continentais (ver Pielou 1979), com posterior colonização eventual das áreas eurásianas por elementos gonduânicos. A proximidade maior de Diosmeae com os grupos americanos contrasta com *Vepris* (preferencialmente africano), mais próximo dos grupos da Ásia e Oceania. Entretanto, *Vepris* possui espécies não só na África (maioria), mas também em Madagascar e Ilhas Comores, além de fósseis na Índia, África Tropical e Europa (sementes) datados desde 30 m.a. até o Holoceno (Gregor 1989).

As tendências apontadas acima são nítidas na árvore dos dados combinados apresentada no estudo de Chase *et al.* (1999), incluindo a proximidade maior de Diosmeae com os grupos americanos analisados e *Zanthoxylum* (pantropical) em um clado basal em relação ao dos grupos preferencialmente australásianos na análise combinada. Entretanto, a amostragem extremamente limitada de grupos neotropicais naquele estudo (apenas *Pilocarpus* analisado), além da não inclusão de *Vepris* e outros gêneros, não possibilitou análises mais aprofundadas. É importante ressaltar que os cladogramas I e J possuem valores de “bootstrap” menores que 50%, além de comprimentos de ramos muito curtos nas árvores obtidas na análise combinada (10-15 mudanças no filograma da figura 4) em comparação com outros cladogramas obtidos. Apesar disso, a obtenção desses resultados com quatro diferentes regiões do ADN do cloroplasto (*rbcL*, *atpB*, *rps-16* e *trnL-trnF*) são muito significativas.

A tentativa de associar a biogeografia dos grupos com características morfológicas está presente na classificação de Engler (1931a) para as tribos de Rutoideae. Engler deu ênfase não só a características morfológicas das plantas (como hábito, ausência ou presença de endosperma, número de óvulos por lóculo, características do embrião e cotilédones), mas também a distribuição geográfica dos grupos (ver Tabela 3), com exceção de Zanthoxyleae, onde essa correlação é menos evidente. O reconhecimento de Toddalioidae com exceção de Zanthoxyleae, onde essa correlação é menos evidente.

como táxon segregado ajudou a quebrar a unidade desses grupos, levando a uma artificialidade grande nos agrupamentos englerianos, o que se refletiu nos resultados obtidos.

Tabela 3. Sumário das tribos de Rutoideae, suas características e distribuição geográfica, de acordo com a classificação de Engler (1931a).

Tribo	Características morfológicas principais					Distribuição geográfica e ambiente preferencial
	Hábito	Óvulos por lóculo	Endosperma	Simetria da corola	Outras características distintivas apontadas	
Boroniaceae	Ervas ou subarbustos	1-2	Presente e abundante	Actinomorfa	Cotilédones lineares	Austrália, Nova Caledônia. áreas secas dominadas por vegetação arbustiva
Cuspariaceae (=Galipeae)	Arbustos ou árvores, raro ervas anuais (<i>Ertela</i>)	1-2	Ausente ou escasso	Tendência à zigomorfa	Embrião curvo, radícula retraída entre os cotilédones	América tropical e subtropical. áreas de florestas úmidas
Diosmeaceae	Ervas ou subarbustos, raro árvores (<i>Calodendrum</i>)	1-2	Ausente	Actinomorfa	Cotilédones carnosos	Sul da África (Província do Cabo) até Leste da África (Quênia), preferencialmente em áreas secas e pedregosas
Rutaceae	Ervas, raro arbustos	Geralmente mais de 2	Presente	Actinomorfa (zigomorfa em <i>Dictamnus</i>)		Regiões temperadas secas do Velho e Novo Mundo. <i>Cneoridium</i> no deserto da Califórnia
Zanthoxyleae*	Árvores ou arbustos	1-2	Usualmente Presente	Actinomorfa	Flores pequenas, esverdeadas ou alvo-esverdeadas, cotilédones largos e complanados	Trópicos e subtropicais do mundo todo, preferencialmente em florestas

* "Xanthoxyleae" em Engler (1931a)

Casimiroa, *Skimmia* e *Dictamnus* (clado G) - O agrupamento de *Dictamnus* (Rutaceae, Rutoideae) com *Casimiroa* e *Skimmia* (Toddalioideae) em um clado segregado dos outros gêneros que compõe o clado H é apoiado pelos resultados obtidos por Chase *et al.* (1999) para *rbcL* e *atpB*. *Dictamnus* (1-2 espécies, da Europa até norte da China) e *Skimmia* (4 espécies, do leste do Himalaia até sul do Vietnã e Filipinas) estão presentes em áreas temperadas do Velho Mundo, mas possuem características morfológicas muito distintas, o que inclui, além do fruto deiscente e carpelos (sub)apocárpicos, o hábito herbáceo-subarbusivo em *Dictamnus* (v. arbustivo-arbóreo em *Skimmia*), folhas pinadas (v. simples) corola zigomorfa (v. actinomorfas) e mais de 2 óvulos por lóculo (v. 1-2 óvulos por lóculo). *Casimiroa* possui características morfológicas mais próximas a *Skimmia*, exceto pelas folhas geralmente digitadas. Entretanto, a formação do endocarpo nos dois gêneros é diferente, não sendo estruturas homólogas (Zavaleta-Mancera & Engelman 1991), como já comentado. *Casimiroa* e *Dictamnus* possuem 18 como número básico de cromossomos (15 em *Skimmia*), comentado. *Casimiroa* e *Dictamnus* possuem 18 como número básico de cromossomos (15 em *Skimmia*), comentado. Estudos químicos não apontaram relações entre esses gêneros (ver artigos no livro de Waterman & Grundon 1983 e Da Silva *et al.* 1988). O suposto parentesco entre *Skimmia* e *Halfordia* (Toddalioideae, presente aqui entre os gêneros australasianos) sugerido por Taylor (1987) com base em similaridades superficiais nas folhas, flores e frutos não foi sustentado pelos resultados obtidos. De fato,

diferenças decisivas entre esses dois gêneros nas características do pólen e sementes são relatadas por Hartley (2001a). Estudos mais aprofundados deste grupo são necessários para averiguar suas relações filogenéticas.

Dictamnus (Dictaminae) e *Ruta* (Rutinae) foram os dois gêneros de Ruteae incluídos na análise. As similaridades entre as subtribos Dictaminae (monogenérica) e Rutinae (6 gêneros) são pequenas além daquelas utilizadas por Engler (1931a, ver tabela 3) para definir Ruteae. *Dictamnus* possui flores zigomorfas, grandes e vistosas, enquanto que em Rutinae as flores são sempre actinomorfas e menos chamativas. A anatomia floral de *Ruta* e *Dictamnus* é diversa (Moore 1936), assim como a estrutura da semente (Corner 1976), a distribuição de metabólitos secundários (Da Silva *et al.* 1988) e número cromossômico (Stace *et al.* 1993). Todos esses dados corroboram a polifilese de Ruteae, como observado nos resultados obtidos aqui e em Chase *et al.* (1999). Em Rutinae existe uma grande diferenciação morfológica, geográfica e no número de cromossomos (Stace *et al.* 1993) e apesar de aparentemente formarem um grupo coeso do ponto de vista químico (Waterman 1983), suas relações ainda estão para ser estudadas.

O clado I e os grupos neotropicais - O agrupamento dos gêneros neotropicais *Esenbeckia* e *Metrodorea* (Galipeae, Rutoideae) com os também neotropicais *Balfourodendron* e *Helietta* (Toddalioidae) em um clado fortemente sustentado (clado K) é apoiado por similaridades florais e na estrutura do lenho. Apesar de posicionados em Rutoideae por conta dos frutos deiscentes (cápsulas), *Esenbeckia* e *Metrodorea* possuem flores com ovário sincárpico (carpelos unidos apenas na base em algumas espécies de *Esenbeckia*), como *Helietta* e *Balfourodendron*. As flores nos 4 gêneros são pequenas e creme-esverdeadas, actinomorfas, isostêmones com disco cupular semelhante, agrupadas em inflorescências terminais multifloras (tirso ou panículas). Por conta dessas similaridades, espécimes floríferos de *Esenbeckia* com folhas trifolioladas são constantemente confundidos com *Helietta* e *Balfourodendron*, ambos com esse tipo de folha (informações em Pirani 1998), confusão que não ocorre com coleções frutíferas: *Esenbeckia* e *Metrodorea* com cápsulas, *Balfourodendron* e *Helietta* com sâmaras 4-aladas e samários com (3)4-5 mericarpos, respectivamente. Por conta dos frutos alados e folhas trifolioladas, Engler (1931a) posicionou *Balfourodendron* e *Helietta*, juntamente com *Ptelea* (1-3 espécies nos Estados Unidos e México) na subtribo Pteleinae (Toddalioidae). Outra similaridade são os cotilédones estreito-oblongos que ocorrem nos 3 gêneros. Entretanto, *Ptelea* (gênero-tipo da subtribo) não agrupa constitui grupo com *Balfourodendron* e *Helietta* segundo a presente análise, tornando o Pteleinae *sensu Engler* polifilético. O fruto de *Ptelea* é uma sâmara onde a ala é periférica (ou vestigial) circundando todo o núcleo seminífero, ou seja, a similaridade com frutos de *Balfourodendron* e *Helietta* é superficial. Ocorrem também diferenças significativas no disco (ginoforóide em *Ptelea*, cupular em *Balfourodendron* e *Helietta*) e detalhes no ovário (ver Pirani 1998). *Pilocarpus*, juntamente com *Esenbeckia*, *Balfourodendron* e *Helietta*) e detalhes no ovário (ver Pirani 1998). *Pilocarpus*, juntamente com *Esenbeckia* e *Metrodorea* (e *Raulinoa*, não analisado) formam a subtribo Pilocarpinae, uma das duas tribos englerianas de Galipeae. Apesar de compartilhar (além daquelas características citadas para Galipeae na tabela 3) com *Esenbeckia* e *Metrodorea* as flores actinomorfas, isostêmones, os estames livres e o embrião uncinado, *Pilocarpus* difere desses dois gêneros (muito similares morfológicamente) pelas inflorescências em racemo, ocorrência de espécies com folhas pinadas (que não ocorrem em *Esenbeckia* e *Metrodorea*), disco totalmente

adnato ao ovário (em oposição a apenas apresso), tendência de redução do número de óvulos por lóculo de 2 para 1, frutos do tipo folículo com 1(-5) mericarpos e pelo embrião piloso (contra glabro) em algumas espécies. *Pilocarpus* também difere desses gêneros pela presença de alcalóides do tipo imidazolas, que ocorrem em Rutaceae apenas em *Casimiroa* (Price 1963). Por conta dessas diferenças pronunciadas, Kaastra (1982, p. 21) aventou a hipótese de retirar os outros gêneros de Pilocarpinae tomando essa tribo monogenérica. A maior proximidade de *Esenbeckia* e *Metrodorea* com *Helieta* e *Balfourodendron* do que com *Pilocarpus* obtida aqui corrobora a idéia de Kaastra. O agrupamento de *Pilocarpus* com *Ptelea* e os gêneros de Diosmeae em várias árvores (por ex., na figura 4, com comprimento de ramo muito curto), mas não no consenso, deve ser mais bem estudado.

Quase todos os gêneros de Galipeinae (a outra subtribo de Galipeae, Cuspariinae em Engler 1931a) incluídos na análise estão presentes no clado M, fortemente sustentado. Essa subtribo é o grupo mais diversificado de Rutaceae na região neotropical (28 gêneros, ca. 130 espécies). Como características, pode-se listar uma tendência a zigomorfia, conação das pétalas em uma corola tubular, adnação dos filetes com a corola, redução dos números de estames de 5 para 2 por esterilização, anteras com apêndices basais e os cotilédones plicados. O ovário pode ser apocárpico ou sincárpico, assim como os frutos, que podem ser cápsulas (derivadas de um gineceu sincárpico, como em *Galipea*) ou folículos (maioria). Assim como no grau de conação dos carpelos, todas as características citadas acima para Galipeinae possuem exceções, não sendo universais na subtribo.

As espécies de *Hortia* (Toddaliioidee, 10 espécies preferencialmente Amazônicas) apareceram como um grupo monofilético nas análises. São espécies muito próximas morfologicamente, compartilhando características como as folhas simples e grandes (alguns com ca. 1 m de comprimento), inflorescências terminais vistosas multifloras, flores na maioria róseas, pétalas com a face adaxial geralmente pilosa, ovário plenamente sincárpico e fruto baga. Além disso, as espécies de *Hortia* são, até agora, as únicas em Rutaceae com cordões de floema e feixes vasculares inclusos no parênquima medular das folhas (ver capítulo 1), provável autapomorfia do gênero. Por conta do tipo de fruto, *Hortia* sempre teve uma posição taxonômica controversa entre as espécies nativas de Rutaceae na América do Sul. Engler (1931a) posicionou *Hortia* (pelo fruto indeiscente e ovário sincárpico) na subtribo Toddaliinae (subfamília Toddaliioideae), sendo o único representante americano dessa subtribo. Por causa de características químicas, Da Silva *et al.* (1988), posicionaram *Hortia* na “tribo informal *Cusparia*”, que engloba, além de *Hortia*, os gêneros da tribo Galipeae, ou seja, mais próximo de grupos neotropicais do que de outros membros de Toddaliinae (definitivamente polifilética). Esse posicionamento é corroborado pelos resultados aqui obtidos.

Adiscanthus (gênero monotípico da Amazônia), o único gênero que não permaneceu no mesmo clado que as restantes Galipeinae nas análises, possui características que seriam consideradas exceções na subtribo, como flores actinomorfas, pétalas livres, anteras sem apêndices, disco muito reduzido (em oposição a disco geralmente cupular) e cotilédones não plicados. De fato, Morton & Kallunki (1993) comentam a dificuldade de posicionar *Adiscanthus* em algum grupo interno a Galipeinae. O seu posicionamento, como grupo irmão das espécies de *Hortia* em um clado (o N) fortemente sustentado, refere novamente à artificialidade da

classificação de Engler (1931a) para Rutoideae e Toddalioideae, pois *Adiscanthus* possui frutos do tipo folículo (portanto deiscente) derivado de um ovário subapocárpico, em oposição ao fruto baga (indeiscente) e ovário plenamente sincárpico em *Hortia*. Em comum, os dois gêneros possuem as folhas simples, pétalas livres e valvares, face adaxial pilosa das pétalas, inflorescências terminais com pronunciada concaulescência dos ramos e ramos vegetativos pouco ramificados.

Os membros da tribo Galipeae (com exceção de *Pilocarpus*), acrescidos de *Balfourodendron*, *Helieta* e *Hortia* (todos Toddalioideae) formaram um clado em diversas árvores na análise combinada (ver figura 4), que poderíamos chamar de “Galipeae expandidas”. Entretanto, esse clado não está presente na árvore de consenso (figura 3). Similaridades químicas já comentadas (Da Silva *et al.* 1998) sustentam essas relações, menos para os dois representantes de Pteleinae (*Balfourodendron* e *Helieta*). Análises mostram que esse grupo é muito diversificado palinologicamente, cada gênero com um tipo polínico particular (Barth 1982, Morton & Kallunki 1993). A diferenciação cromossômica em Galipeae (talvez a maior até agora nas tribos da família) é muito grande, com número básico variando de 15, 18, 58 (em Galipeinae, *cf.* Stace *et al.* 1993) até números menores em *Hortia* ($x=12$, Forni-Martins & Martins 2000). Essas acentuadas diferenciações na morfologia, palinologia e no número de cromossomos do grupo vem de encontro com os comprimentos longos dos ramos terminais (ver figura 4) o que poderia indicar um tempo geológico grande na derivação desses grupos.

Choisya (ca. 4-5 espécies mexicanas) e *Medicosma* (25 espécies na Austrália, Nova Guiné e Nova Caledônia) foram os dois gêneros da subtribo Choisyinae (tribo Zanthoxyleae, Rutoideae) incluídos na análise. As características utilizadas por Engler (1931a) para definir essa subtribo (presença de flores relativamente grandes, brancas, actinomorfas e sépalas decíduas) são insatisfatórias. A posição dos dois gêneros obtida na análise é mais condizente com a sua distribuição geográfica, *Choisya* com uma posição isolada entre os grupos americanos e *Medicosma* incluído entre os grupos preferencialmente australasianos (ver comentários abaixo), o que corrobora a não-monofilese da subtribo e por extensão de Zanthoxyleae. *Dutailleya* (2 espécies da Nova Caledônia), foi incluído por Engler nessa subtribo pelas características das flores citadas acima, apesar de ter flores e carpelos unidos e fruto drupa (o que sugeriria sua inclusão em Toddalioideae). As evidências químicas e tendências evolutivas apontadas por Da Silva *et al.* (1998 p. 125) para definir a “tribo informal *Choisya*” (que englobaria os representantes de Choisyinae e Pitaviinae, monotípica do Chile) não se sustenta pelos dados obtidos

Diosmeae (clado L) – O posicionamento de *Adenandra* e *Coleonema* (Diosmeae) em um clado fortemente sustentado em todas as análises é corroborado por diversas fontes de dados. Diosmeae é um grupo morfológica e geograficamente bem coerente centrado no sul da África. São em geral ervas perenes ou subarbustos (árvores em *Calodendrum*), sempre com folhas simples, flores quase sempre actinomorfas, geralmente diclamídeas (monoclamídeas em *Empleurum*), sementes sem endosperma e embrião com cotilédones carnosos. Os frutos são quase sempre folículos (derivados de ovários subapocárpico) com endocarpo elástico. A exceção novamente é *Calodendrum*, com uma cápsula derivada de ovário sincárpico,

cujas valvas abrem-se da base. É frequente em Diosmeae a presença de glândulas no ápice dos estames (ver chave em Williams 1984). Waterman (1983) e Da Silva *et al.* (1988) informam que a tribo é caracterizada quimicamente pela falta de quinolonas e alcalóides e uma redução nas cumarinas.

Em Diosminae (9 gêneros) e Empleurinae (1 gênero após a exclusão de *Empleuridium* de Rutaceae por Goldblatt *et al.* 1985) a ocorrência de plantas relativamente pequenas com crescimento secundário reduzido e folhas coriáceas estreitas são especializações comparáveis a de outras plantas não relacionadas da vegetação esclerofítica da Flora do Cabo (Goldblatt *et al.* 1985). A uniformidade morfológica da tribo é quebrada por *Calodendrum* (Calodendrinae, 2 espécies do sul da África até a Tanzânia e Quênia), que além das características citadas, possui flores bem maiores com um ginóforo muito pronunciado. O número cromossômico de *Calodendrum* ($x=27$) contrasta com o de outros gêneros de Diosmeae (entre 13 e 17, Stace *et al.* 1993). Na análise de Scott *et al.* (2000) com o uso do espaçador da região *trnL-trnF* *Calodendrum* aparece como grupo-irmão de *Coleonema* (os dois gêneros de Diosmeae analisados) apenas na árvore de "Neighbour joining". No estudo de Chase *et al.* (1999) *Calodendrum* e *Adenandra* (o último Diosminae) aparecem em um clado na análise para *atpB*, mas junto com *Phellodendron* (Toddalioideae) na de *rbcL* e análise combinada. Assim, apesar das fortes indicações da monofilese de Diosmeae, estudos envolvendo especificamente *Calodendrum* são desejáveis para confirmar a monofilese de Diosmeae.

Toddalia, *Zanthoxylum* e as "proto-Rutaceae" – O posicionamento de *Toddalia* (gênero típico de Toddalioideae, com uma espécie do leste da África até as Filipinas) e *Zanthoxylum* (Zanthoxyleae, Rutoideae, ca. 200 espécies, pantropical, com algumas espécies em regiões temperadas) em um clado com forte sustentação (o clado P) é apoiado por várias fontes de dados. Apesar de posicionados em subfamílias diferentes por Engler (1931a) por conta das características do ovário (apocárpico a subapocárpico em *Zanthoxylum*, sincárpico em *Toddalia*) e frutos (deiscentes em *Zanthoxylum*, indeiscente em *Toddalia*), ambos possuem muitas características morfológicas em comum: constante presença de acúleos no caule e folhas, flores unissexuais pequenas e creme-esverdeadas dispostas em inflorescências paniculadas multifloras (racemos em alguns *Zanthoxylum*), disco anular geralmente reduzido, além do suprimento vascular escasso nas flores (Moore 1936). Características cariológicas (Stace *et al.* 1993) também apóiam a proximidade dos dois gêneros. *Toddalia* e *Zanthoxylum* diferem, além das características das flores e frutos, no hábito (arbóreo em *Zanthoxylum*, lianas em *Toddalia*) e pelas folhas 3-folioladas em *Toddalia* (geralmente pinadas em *Zanthoxylum*).

Significativas características químicas apontadas por vários trabalhos (Fish & Waterman 1973, Waterman 1975, 1983, 1990, Da Silva *et al.* 1988), dentre elas a posse de alcalóides benziltetrahydroisoquinolínicos (1-BTIQ) têm sustentado a proximidade de *Toddalia* e *Zanthoxylum*. Waterman (1975) considerou que a posse desses alcalóides é primitiva em Rutaceae (e em Rutales *sensu* Takhtajan 1983), com subsequente substituição por alcalóides derivados do ácido antranílico (típicos de Rutaceae), cumarinas e triterpenóides. Essa hipótese é amplamente discutida no livro de Waterman & Grundon (1983) e no trabalho de Da Silva *et*

al. (1988)². A posse de tais alcalóides levou Waterman a cunhar o termo “proto-Rutaceae” para o grupo de gêneros onde ocorrem esses metabólitos, que conta, além de *Toddalia* e *Zanthoxylum*, com *Fagaropsis*, *Phellodendron* e *Tetradium* (Ng *et al.* 1987). A suposta “ancestralidade” desse grupo (representado aqui por *Toddalia* e *Zanthoxylum*) advogada por esses pesquisadores na filogenia de Rutaceae não é sustentada na presente análise. A posição de *Phellodendron* (Toddalioidae, ca. 3 espécies no Japão, China e leste da Rússia) é próxima de *Zanthoxylum* no estudo de Scott *et al.* (2000) apenas na árvore de “Neighbour joining” e no estudo de Chase *et al.* (1999) apenas para *atpB*. Estudos envolvendo os outros gêneros de “proto-Rutaceae” são requeridos para elucidar o posicionamento desses gêneros.

As espécies de Vepris (clado P) – As duas espécies africanas de *Vepris* (Toddaliinae, Toddalioidae, mais de 60 espécies) formaram um clado fortemente sustentado em todas as análises. “*Vepris2*” era incluída em *Teclea* (*T. simplicifolia* Verd.) até o estudo de Mziray (1992). Nesse estudo, apoiado por dados morfológicos, palinológicos, químicos, citológicos e anatômicos Mziray (1992) sinonimizou diversos gêneros de Toddaliinae africanos em *Vepris* (ver nota de rodapé na tabela 1), de 3 subtribos de Toddalioidae diferentes. Esse autor demonstrou que as características utilizadas para definir os gêneros e as subtribos Oriciinae, Amyridinae e Toddaliinae na África (número de estames e estaminódios, número e grau de conação dos carpelos, número de lóculos no ovário) não eram adequadas, devido a intergradação dessas características entre as espécies nos diferentes gêneros. De fato, Kokwaro (1982, p. 24) citava a possível ocorrência de híbridos intergenéricos entre espécies de *Diphasia*, *Teclea* e *Vepris*. Entre as características mais destacadas de *Vepris sensu lato* estão a presença de folhas alternas (raro opostas) 1-3-folioladas, a forte ocorrência de flores 4-meras e unissexuadas, ovário muitas vezes reduzido a um carpelo e fruto drupáceo. O número cromossômico básico $x=18$ (com $2n=36$) também parece ser constante (ver Stace *et al.* 1993).

Dagne *et al.* (1988), em estudo químico das Toddalioidae africanas, informam que o perfil químico dos alcalóides entre os gêneros *Araliopsis*, *Diphasia*, *Oricia*, *Oriciopsis*, *Teclea* e *Vepris* era muito correlato e diferente de *Fagaropsis* e *Toddalia* pela posse, desses últimos, de alcalóides 1-BTIQ (ver comentário sobre as “proto-Rutaceae”). Essas características químicas foram cruciais no estudo de Mziray (1992), que reconheceu apenas *Fagaropsis* (com folhas imparipinadas e opostas), *Toddalia* e *Vepris sensu lato* entre as Toddalioidae africanas. Por outro lado, as supostas similaridades químicas das espécies hoje incluídas em *Vepris* com os gêneros da Australásia e SE asiático *Acronychia* e *Bauerella* (= *Sarcomelicope*, Hartley 1982a), apontadas por Da Silva *et al.* (1988) e criticadas por Waterman (1990) não foram corroboradas.

² Hegnauer (1983) chega a afirmar que Rutales, pela posse dos alcalóides 1-BTIQ em alguns gêneros de Rutaceae, ocupavam uma posição intermediária entre as ordens Magnoliales-Ranunculales-Papaverales (onde os alcalóides 1-BTIQ estavam completamente desenvolvidos) e Araliales-Asterales, onde esses alcalóides estão ausentes e as cumarinas são mais avançadas, hipótese não aceitável com os conhecimentos atuais da filogenia das angiospermas.

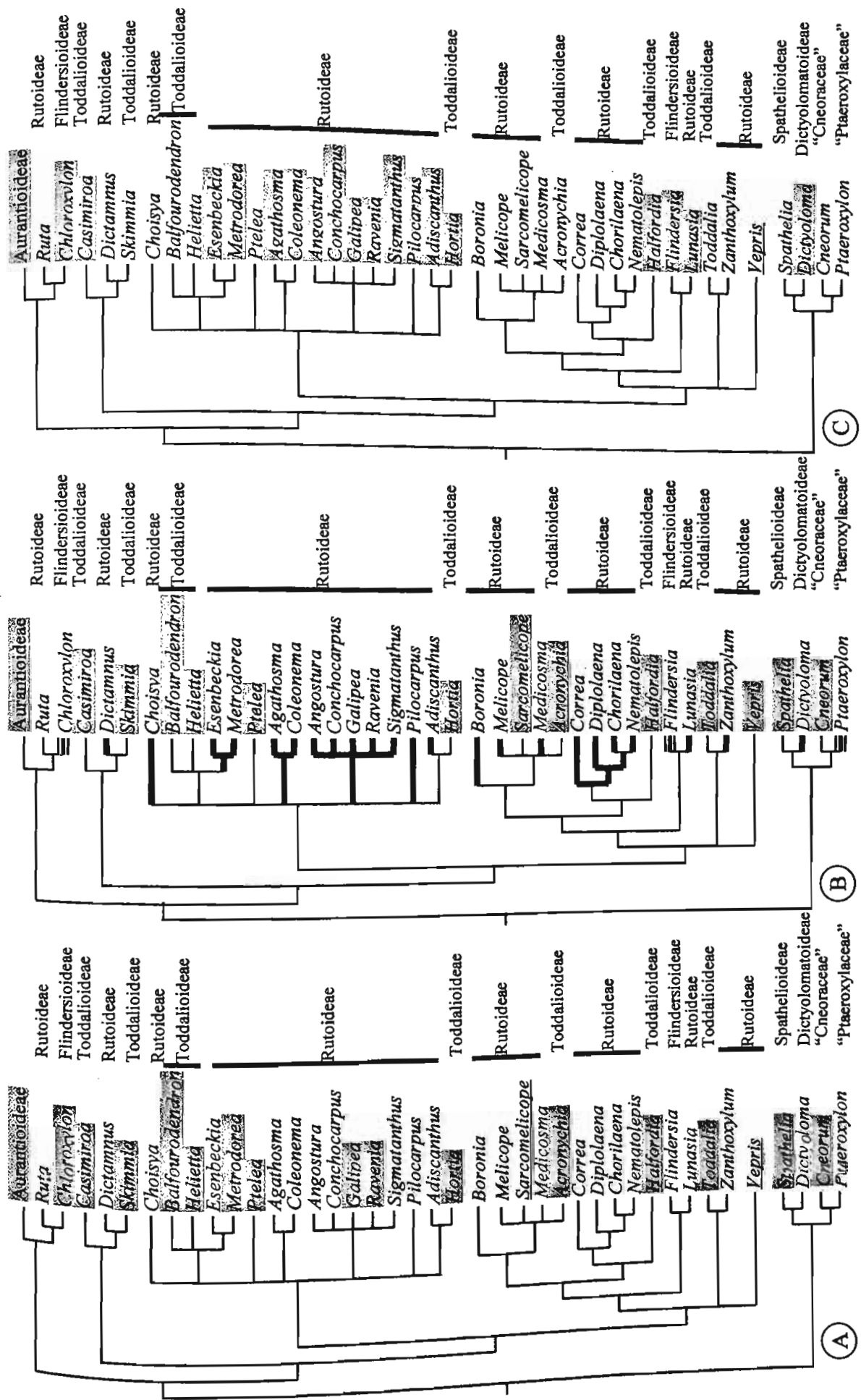


Figura 5. Algumas características utilizadas por Engler (1931a) para definir grupos infrafamiliares em Rutaceae, plotadas na árvore de consenso da análise combinada. A. ovário com algum grau de apocarpiation versus ovário plenamente sincárpico (em cinza), sublinhado: polimórfico. B. fruto deiscente v. indeiscente (em cinza), sublinhado: polimórfico; ramos mais espessos indicam endocarpo destacado do resto do pericarpo, linha tripla indica sementes aladas com ala terminal. C. semente com endosperma v. endosperma escasso ou ausente (em cinza), sublinhado: polimórfico.

Os grupos preferencialmente australasianos – A associação das espécies de *Acronychia* (Toddaliaceae), *Medicosma Melicope* e *Sarcomelicope* (Zanthoxyleae, Rutoideae) em um clado fortemente sustentado é amplamente apoiada por várias revisões de Hartley (1974, 1975, 1981, 1982a, 1982b, 1985, 2001a, 2001b), o que confirma novamente a inadequação do uso de caracteres como grau de conação dos carpelos e deiscência dos frutos para o reconhecimento de subfamílias e tribos *sensu* Engler (1931a). Nesse grupo Hartley (artigos citados acima) inclui *Euodia* (Zanthoxyleae, Rutoideae), um gênero com delimitação ampla em Engler (1931a), mas agora restrito a sete espécies preferencialmente australasianas (Hartley 2001a). As características morfológicas apontadas por Hartley (2001b) para diferenciar as espécies desse grupo (e para outros gêneros da região australasiana-malaia, incluindo *Zanthoxylum*) são gerais para Rutaceae: flores diclamídeas, pétalas e estames livres, anteras geralmente sem apêndices basais (comuns em Boronieae *sensu* Engler 1931a) e carpelos com um lóculo. Características químicas também revelam certas similaridades entre as espécies desse grupo, mas os resultados são muitas vezes controversos (Waterman 1990, Zakaria 2001).

Melicope e *Sarcomelicope* são gêneros muito afins morfológicamente e essa proximidade foi corroborada no estudo de Chase *et al.* (1999). A posição obtida na árvore de consenso de *trnL-trnF* e na análise combinada (figuras 1 e 3), onde uma espécie de *Melicope* (“*Melicope1*”) aparece mais próxima de *Sarcomelicope* (em um clado fracamente sustentado) do que da outra espécie do gênero (“*Melicope2*”) é explicada pelo pequeno comprimento do ramo interno (apenas 6 mudanças, ver figura 4), o que sugere que as regiões escolhidas nesse estudo não possuem variação suficiente para estudos envolvendo táxons muito próximos (e com suposta divergência relativamente mais recente), como observado para as Aurantioideae e para as espécies de *Hortia* (ver começo da discussão).

O posicionamento de *Boronia* (Boronieae, Rutoideae, 140 espécies preferencialmente australianas) como grupo irmão do clado que engloba *Acronychia*, *Medicosma*, *Melicope* e *Sarcomelicope* já havia sido sugerido no trabalho de Scott *et al.* (2000), onde *Boronia* aparece mais próximo de *Acronychia* e *Medicosma* do que das outras Boronieae. Segundo Hartley (1985), *Boronia* difere consistentemente de *Medicosma* (25 espécies, Austrália, Nova Caledônia e Nova Guiné) apenas no formato do embrião (cotilédones lineares em *Boronia*, elípticos e complanados em *Medicosma*). *Boronia* e *Medicosma*, além de *Brombya* (Zanthoxyleae, Rutoideae), *Euodia* e *Melicope* possuem modificações dos elementos traqueais (braqui e esclerotraqueóides) nas últimas terminações das nervuras foliares (informações em Hartley 1985). Similaridades químicas entre os gêneros *Acradenia* e *Zieria* (ambos Boronieae, Boroniinae, a mesma subtribo de *Boronia*) com *Melicope* e *Euodia* (esse último *sensu* Engler 1931a) foram levantadas por Waterman (1983, p. 391). O posicionamento de *Melicope* e *Sarcomelicope* no clado T e de *Zanthoxylum* como grupo-irmão de *Toddalia* torna a subtribo Euodiinae *sensu* Engler (1931a) polifilética. A existência de sementes pêndulas pelo funículo após a deiscência do fruto em *Melicope* e em *Zanthoxylum* é, segundo os resultados obtidos, uma convergência.

As outras Boronieae formaram um clado fortemente sustentado em todas as análises, inclusive com a presença, nas análises isoladas, de *Leionema* (*rps-16*) e *Philotheca* (para ambas as regiões), ausentes na análise combinada. Tal posicionamento foi também obtido por Scott *et al.* (2000). Em Chase *et al.* (1999) as Boronieae emergiram como grupo monofilético, mas *Boronia* não foi incluída nessa última análise. Aqui as

Boronieae (exceto *Boronia*) apareceram como grupo irmão de *Halfordia* (Toddaliinae, Toddalioideae, monotípico) em um clado fortemente sustentado em todas as análises (o clado U). *Halfordia* (Nova Guiné, Leste da Austrália, Novas Caledônia e outras ilhas da região) é morfologicamente muito diferente das Boronieae, sendo árvores de floresta tropical de folhas amplas, com ovário sincárpico, fruto drupa e sementes com cotilédones largos e complanados sem endosperma. Hartley (2003), entretanto, ao segregar *Neoschmidia* (2 espécies da Nova Caledônia) de *Eriostemon* (Boronieae) informa que o novo gênero é afim morfologicamente de *Halfordia*, discutindo as relações entre esses gêneros e outros da tribo Boronieae (como *Eriostemon* e *Philotheca*). Nesse e em outro trabalho (Hartley 2001b) Hartley discute a presença de esclerotesta e de uma abertura calazal circular na semente de vários gêneros que ocorrem na Australásia, tanto de Toddalioideae (como *Acronychia* e *Halfordia*, ambos Toddaliinae) quanto de Zanthoxyleae (*Euodia*, *Melicope*, *Sarcomelicope*, *Zanthoxylum*) e Boronieae (entre eles *Boronella*, e *Myrtopsis*). Hartley (2001b) propôs que vários desses gêneros fossem transferidos para uma tribo Zanthoxyleae expandida, com o abandono, mais uma vez, da classificação das tribos e subfamílias de Engler (1931a). A posição de *Zanthoxylum* obtida no presente estudo não corrobora essa circunscrição de Zanthoxyleae, que deveria ser bem mais ampla, englobando, além dos gêneros propostos por Hartley (2001b, 2003) também *Toddalia*, *Flindersia*, *Lunasia* e todas as Boronieae (ver figuras 3 e 5).

Engler (1931a) definiu Boronieae pelo hábito preferencialmente herbáceo ou arbustivo, folhas pequenas ou estreitas e, mais importante, pelos cotilédones retos e imersos em abundante endosperma (ver tabela 3). O hábito herbáceo ou subarbustivo e as folhas pouco desenvolvidas são uma adaptação análoga àquela que ocorre em Diosmeae, já que Boronieae ocorre preferencialmente em áreas secas (mas não desérticas) da Austrália. O resultados sugerem que a associação entre as sementes com embrião linear imerso em abundante endosperma pode ter ocorrido pelo menos duas vezes na história evolutiva do grupo australasiano, assim como o hábito herbáceo-subarbustivo, como adaptação a ambientes mais secos e abertos. Como *Lunasia* e *Flindersia* (relações já discutidas acima) formam um grupo basal ao resto do clado Q, poder-se-ia pensar que o estado de caráter “ausência de endosperma” fosse plesiomórfico em relação à presença desse tecido (com reversão desse estado em *Halfordia*, ver figura 3C). Entretanto, há 32 gêneros de Rutaceae na flora Australasiana e Malaia (sem incluir as Boronieae *sensu* Engler e as Aurantioideae, Hartley 2001b), englobando vários gêneros recém descritos (*cf.* Hartley 1997, 2003). Conclusões baseadas em um limitado número de terminais são, portanto, prematuras. O posicionamento consistente de *Boronia* (gênero tipo de Boronieae), afastado das outras Boronieae obtido na presente análise e apoiado por outras fontes de dados revela, todavia, a necessidade de profundas mudanças nomenclaturais, com a confirmação da monofilese do clado “Boronieae sem *Boronia*” e gêneros afins a este (esboçado no clado U).

Conclusões – Os resultados obtidos na presente análise, além de dados de outras fontes permitiram concluir que: (1) Simaroubaceae e Meliaceae são as famílias filogeneticamente mais próxima de Rutaceae. (2) *Cneorum* e *Ptaeroxylon* (e em consequência Cneoraceae e Ptaeroxylaceae) realmente devem ser incluídos em Rutaceae (como já aparece em APG II 2003) compondo, com *Spathelia* e *Dictyoloma*, um clado basal

irmão do restante das Rutaceae. (3). Nenhuma das subfamílias (exceto Aurantioideae) com mais de um gênero é monofilética, assim como as tribos de Rutoideae (exceto Diosmeae), as tribos Flindersieae e Toddalieae e várias subtribos. (4) Características do gineceu, sementes e embriões não têm valor para permitir circunscrição de subfamílias. (5) A distribuição geográfica dos gêneros analisados é mais útil no entendimento da filogenia de Rutaceae do que as características morfológicas citadas acima. (6) As análises das seqüências do íntron do *rps-16* e a região *trnL-trnF* provaram que essas duas regiões são úteis para o estudo infrafamiliar de Rutaceae, como mais de 600 sítios informativos. Entretanto, a variação verificada em alguns grupos, como entre as espécies de *Hortia*, as Aurantioideae e entre as espécies de *Melicope* e *Sarcomelicope* é muito pequena, devendo ser utilizadas regiões de taxa de evolução mais rápida.

Apesar da classificação das tribos (e de muitas subtribos) de Engler (1931a) ser claramente insatisfatória, dada a não monofilia apontada em vários grupos, não há ainda resolução suficiente para a proposição de uma nova classificação para esses níveis hierárquicos. Para as subfamílias, entretanto, os dados obtidos (e de outros estudos) já são mais do que suficientes para o abandono das subfamílias englerianas. Os resultados obtidos indicam, entre várias combinações possíveis, o estabelecimento de apenas duas subfamílias: Spathelioideae (por prioridade) englobando as “Rutaceae basais”, ou seja, *Spathelia* (*Spathelioideae*), *Dictyoloma* (*Dictyolomatoideae*), *Cneorum* (*Cneoraceae*) e *Ptaeroxylon* (*Ptaeroxylaceae*) e Rutoideae, englobando, além dos gêneros tradicionalmente incluídos nessa subfamília, Aurantioideae, Flindersioideae e Toddalioideae. Apesar do grande clado das “Rutaceae nucleares” ser claramente dividido em dois (o que sugeriria o estabelecimento de 3 subfamílias) a posição de *Ruta* (mais próxima das Aurantioideae do que das outras Rutoideae) é um complicador. A aceitação de Aurantioideae como subfamília torna obrigatório o nível de subfamília também para o clado (*Ruta*, *Chloroxylon*), constituindo Rutoideae muito restrita, além da necessidade de um novo nome para o clado F. Outra alternativa é que o nome “Rutoideae” (por prioridade) fosse aplicado ao clado C ((*Ruta*, *Chloroxylon*)(Aurantioideae)) (clado C, ver figura 3) e um novo nome tivesse de ser erigido para o clado F (figura 3) que engloba, além das outras Rutoideae, todas as Toddalioideae e *Flindersia*. A criação de novos nomes na classificação das subfamílias não é, entretanto, desejada. Assim, é proposto que apenas Rutoideae (englobando as subfamílias Aurantioideae, Flindersioideae e Toddalioideae) seja reconhecida. Assim, Aurantioideae, como grupo claramente monofilético, é aqui reduzida a tribo (Aurantieae) de Rutoideae, tendo sido este nível de tribo para as agora Aurantieae já previamente proposto por Benthams & Hooker (1862), sendo a tribo única na classificação de Engler (1931a) para as Aurantioideae. As futuras mudanças taxonômicas estão contidas no apêndice 1.

O uso de mais terminais, aliado a outros estudos, não só moleculares, mas também morfológicos, anatômicos e quimiotaxonômicos deve contribuir significativamente para uma melhor compreensão da complexa filogenia dos grupos internos de Rutaceae. Espera-se que as informações e questões levantadas no presente trabalho sejam utilizadas como base para estudos futuros envolvendo a filogenia da família.

LITERATURA CITADA

- Adam, C. D., Taylor, D. R. & Warner, J. M. 1973. N-methylflindersine from *Spathelia sorbifolia*. *Phytochemistry* 12: 1359.
- Airy-Shaw, H. K. 1965. Diagnoses of new families, new names, etc., for the seventh edition of Willis's "Dictionary". *Kew Bulletin* 18: 249-273.
- Andersson, L. & Rova, J. H. E. 1999. The *rps-16* intron and the phylogeny of the Rubioideae. *Plant Systematics and Evolution* 214: 161-186.
- APG (Angiosperm Phylogenetic Group) II. 2003. An updated of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.
- Araújo, E. F., Queiroz, L. P., Machado, M. A. 2003. What is *Citrus*? Taxonomic implications from a study of cp-DNA evolution in the tribe Citreae (Rutaceae subfamily Aurantioideae). *Organisms Diversity and Evolution* 3: 55-62.
- Asmussen, C. b. 7 Chase, m. W. 2001. Coding and noncoding plastid DNA in palm systematics. *American Journal of Botany* 88: 1103-1117.
- Bailey, V. L. 1962. Revision of the genus *Ptelea* (Rutaceae). *Brittonia* 14: 1-45.
- Baker, W. J., Asmussen, C. B., Barrow, S, dransfield, J. & Hedderson, T. A. 2000. A phylogenetic study of the palm family (Palmae) based on chloroplast DNA sequences from the *trnL-trnF* region. *Plant Systematics and Evolution* 219: 111-126.
- Barth, M. O. 1982. Variações polínicas em espécies brasileiras da família Rutaceae. *Boletim do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo* 13: 129-134.
- Bentham, G. & Hooker, J. D. 1862. Genera plantarum, vol. 1, part 1. Reeve, Williams & Norgate, London.
- Carlquist, S. 1988. Wood anatomy of Cneoraceae: ecology, relationships, and generic definition. *Aliso* 12: 7-16.
- Chase, M. W., Morton, M. M. & Kallunki, J. A. 1999. Phylogenetic relationships of Rutaceae: a cladistic analysis of the subfamilies using evidence from *rbcL* and *atpB* sequence variations. *American Journal of Botany* 86: 1191-1199.
- Chiang, F. 1989. *Casimiroa gregii*, formerly in *Sargentia* (Rutaceae). *Taxon* 38: 116-119.
- Corner, E. J. H. 1976. The seeds of Dicotyledons. Cambridge University Press, London.
- Cowan, R. S. & Brizicky, G. K. 1960. Taxonomic relationships of *Diomma* Engler ex Harms. *Memoirs of the New York botanical garden* 10: 38-64.
- Cronquist, A. 1968. The evolution and classification of flowering plants, Nelson, London.
- Dagne, E., Yenesew, A., Waterman, P. G. & Gary, A. I. 1988. The chemical systematics of the Rutaceae, subfamily Toddalioidae, in Africa. *Biochemical Systematics and Ecology* 16: 179-188.
- Dahlgren, R. 1989. The last Dahlgrenogram system of classification of the dicotyledons. In K. Tan (ed.), The Davis and Hedge Festschrift: plant taxonomy, phytogeography and related subjects, 249-260. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Da Silva, M. F. G. F. & Gottlieb, O. R. 1987. Evolution of quassinoids and limonoids in the Rutales. *Biochemical Systematics and Ecology* 15: 85-103.
- Da Silva, M. F. G. F., Gottlieb, O. R. & Ehrendorfer, F. 1988. Chemosystematics of the Rutaceae: suggestions for a more natural taxonomy and evolutionary interpretation of the family. *Plant Systematics and Evolution* 161: 97-134.
- Davies, T. J., Barraclough, T. G., Chase, M. W., Soltis, P. S., Soltis, D. E. & Savolainen, V. 2004. Darwin's abominable mystery: insights from a supertree of the angiosperms. *PNAS* 101: 1904-1909. (Extraído de www.pnas.org em agosto de 2004).
- Dowton, M. & Austin, A. D. 2002. Increased congruence does not necessarily indicate increased phylogenetic accuracy – the behavior of the incongruence length difference test in mixed-model analyses. *Systematic Biology* 51: 19-31.
- Engler, A. 1874. Rutaceae. In Martius, C.F.P. & Eichler, A.G. (eds.) *Flora brasiliensis*. Monachii. Typographia Regia, v.12, pt.2, p. 75-196, tabs. 14-39.

- Engler, A. 1896. Rutaceae. In Engler, H.G.A. & Prantl K. (eds.) Die natürlichen Pflanzenfamilien. Wilhelm Engelmann. Leipzig. T.3, Ab.5, ed.1, p.95-201, 357.
- Engler, A. 1931a. Rutaceae. In Engler, H.G.A. & Prantl, K. (eds.) Die natürlichen Pflanzenfamilien ed. 2, 19a. Wilhelm Engelmann. Leipzig p. 187-359.
- Engler, A. 1931b. Simarubaceae. In Engler, H.G.A. & Prantl, K. (eds.) Die natürlichen Pflanzenfamilien ed. 2, 19a. Wilhelm Engelmann. Leipzig p. 359-405.
- Erdtman, G. 1966. Pollen morphology and plant taxonomy: angiosperms, E. J. Brill, Leiden, The Netherlands.
- Farris, J. S., Källersjö, M., Kluge, A. G. & Bulk, C. 1995. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10: 315-319.
- Fay, M. F., Cameron, K. M., Prance, G. T. & Chase, M. W. 1997. Familial relationships of *Rhabdodendron* (Rhabdodendraceae): plastid *rbcL* sequences indicate a caryophyllid placement. *Kew Bulletin* 52: 923-932.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenetics: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Fernando, E. S. & Quinn, C. J. 1995. Picramniaceae, a new family and a recircumscription of Simaroubaceae. *Taxon* 44: 177-181.
- Fernando, E. S., Gadek, P. A., Quinn, C. J. 1995. Simaroubaceae, an artificial construct: evidence from *rbcL* sequence variation. *American Journal of Botany* 82: 92-103.
- Fish, F. & Waterman, P. G. 1973. The chemosystematics of the *Zanthoxylum/Fagara* complex. *Taxon* 22: 177-203.
- Fitch, W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for specific tree topology. *Systematic Zoology* 20: 406-416.
- Forni-Martins, E. R. & Martins, F. R. 2000. Chromosome studies on Brazilian *cerrado* plants. *Genetics and Molecular Biology* 23: 947-955.
- Gadek, P. A., E. S. Fernando, C. J. Quinn, S. B. Hoot, T. Terrazas, M. C. Sheahan & M. W. Chase. 1996. Sapindales: molecular delimitation and infraordinal groups. *American Journal of Botany* 83: 802-811.
- Gielly, L., Taberlet, P. 1994. The use of chloroplast DNA to resolve plant phylogenies: noncoding versus *rbcL* sequences. *Molecular Biology and Evolution* 11: 769-777.
- Goldblatt, P., Tobe, H., Carlquist, S. & Patel, V. 1985. Familial position of the cape genus *Empleuridium*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 167-183.
- Grieve, C. M. & Scora, R. W. 1980. Flavonoid distribution in the Aurantioideae (Rutaceae). *Systematic Botany* 5: 39-53.
- Gregor, H. J. 1989. Aspects of the fossil record and phylogeny of the family Rutaceae (Zanthoxyleae, Toddalioideae). *Plant Systematics and Evolution* 162: 251-265.
- Guerra, M. 1987. Cytogenetics of Rutaceae IV. Structure and systematic significance of interphase nuclei. *Cytologia* 52: 213-222.
- Guerra, M., Dos Santos, K. G. B., Silva, A. E. B. & Ehrendorfer, F. 2000. Heterochromatin banding pattern in Rutaceae-Aurantioideae – a case of parallel chromosomal evolution. *American Journal of Botany* 87: 735-747.
- Hartl, D. 1957. Struktur und herkunft des endocarps der Rutaceen. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 34: 35-49.
- Hartley, T. G. 1969. A revision of the genus *Flindersia* (Rutaceae). *Journal of the Arnold Arboretum* 50: 481-526.
- Hartley, T. G. 1974. A revision of the genus *Acronychia* (Rutaceae). *Journal of the Arnold Arboretum* 55: 469-523, 525-567.
- Hartley, T. G. 1975. The taxonomic status of the genus *Bauerella* (Rutaceae). *Journal of the Arnold Arboretum* 56: 164-170.
- Hartley, T. G. 1979. A revision of the genus *Tetractomia* (Rutaceae). *Journal of the Arnold Arboretum* 60: 127-153.
- Hartley, T. G. 1981. A revision of the genus *Tetradium* (Rutaceae) *Gardens' Bulletin (Singapore)* 34: 91-131.
- Hartley, T. G. 1982a. A revision of the genus *Sarcomelicope* (Rutaceae). *Australian Journal of Botany* 30: 359-372.

- Hartley, T. G. 1982b. *Maclurodendron*: a new genus of Rutaceae from southeast Asia. *Garden's Bulletin (Singapore)* 35: 1-19.
- Hartley, T. G. 1985. A revision of the genus *Medicosma* (Rutaceae). *Australian Journal of Botany* 33: 27-64.
- Hartley, T. G. 1997. Five new rain forest genera of Australasian Rutaceae. *Adansonia* sér 3, 19: 189-212.
- Hartley, T. G. 2001a. On the taxonomy and biogeography of *Euodia* and *Melicope* (Rutaceae). *Allertonia* 8: 1-319.
- Hartley, T. G. 2001b. Morphology and biogeography in Australasian-Malesian Rutaceae. *Malayan Nature Journal* 55: 197-219.
- Hartley, T. G. 2003. *Neoschmidia*, a new genus of Rutaceae from New Caledonia. *Adansonia* sér 3, 25: 7-12.
- Hegnauer, R. 1983. Chemical characters and the classification of the Rutales. In P. G. Waterman & M. G. Grundon (eds.) *Chemistry and chemical taxonomy of Rutales*. Academic Press, London, p. 401-440.
- Holmgren, P. K., N. H. Holmgren & L. C. Barrett. 1990. Index Herbariorum, part 1, The herbaria of the world. New York Botanical Garden Press, Bronx, New York.
- Judd, W. S., Campbell, C.S. Kellogg, E.A. Stevens, P. F. Donoghue, M. J. 2002. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. 2nd edition. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Kaastra, R. C. Pilocarpinae (Rutaceae). *Flora Neotropica*, monograph. 13. The New York Botanical Garden, New York.
- Källersjö, M., Farris, J. S., Chase, M. W., Bremer, B., Fay, M. F., Humphries, C. J., Petersen, G., Seberg, O. & Bremer, K. 1998. Simultaneous parsimony jackknife analysis of 2538 *rbcL* sequences reveals support for major clades of green plants, land plants, seed plants and flowering plants. *Plant Systematics and Evolution* 213: 259-287.
- Kallunki, J. A. & Pirani, J. R. 1998. Synopses of *Angostura* Roem. & Schult. And *Conchocarpus* J. C. Mikan. *Kew Bulletin* 53: 257-334.
- Kelchner, S. A. & Wendel, Clark, L. G. 1996. Hairpins create minute inversions in non-coding regions of chloroplast DNA. *Current Genetics* 30: 259-262.
- Kokwaro, J. O. 1982. Rutaceae. In R. M. Polhill (ed.) *Flora of East Africa*. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Lal, S. & Narayana, L. L. 1994. Floral anatomy and systematic position of *Flindersia* R. Br. *Feddes Repertorium* (Berlin) 105: 31-36.
- Leroy, J. F., Lobreau-Callen, D. & Lescot, M. 1990. Les Ptaeroxylaceae: espèces nouvelles du genre malgache *Cedrelopsis* et palynologie de la famille. *Adansonia* 12: 43-57.
- Lobreau-Callen, D., Nilsson, S., Albers, F. & Straka, H. 1978. Les Cneoraceae (Rutales): étude taxonomique, palynologique et systématique. *Grana* 17: 125-39.
- Mabberley, D. J. 1998. Australian Citreae with notes on other Aurantioideae (Rutaceae). *Telopea* 7: 333-344.
- Mason-Gamer, R. J. & Kellogg, E. A. 1996. Testing for phylogenetic conflict among molecular data sets in the tribe Triticeae (Gramineae). *Systematic Biology* 45: 524-545.
- Metcalf, C. R. & Chalk, L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford.
- Moore, J. A. 1936. Floral anatomy and phylogeny in the Rutaceae. *New Phytologist* 35: 318-322.
- Morawetz, W. 1986. Remarks on karyological differentiation patterns in tropical woody plants. *Plant Systematics and evolution* 152: 49-100.
- Morton, C. M. & Kallunki, J. A. 1993. Pollen morphology of the subtribe Cuspariinae (Rutaceae). *Brittonia* 45(4): 286-314.
- Morton, C. M., Grant, M., Blackmore, S. 2003. Phylogenetic relationships of the Aurantioideae inferred from chloroplast DNA sequence data. *American Journal of Botany* 90: 1463-1469.
- Muellner, A. N., R. Samuel, S. A. Johnson, M. Cheek, T. D. Pennington & M. Chase. 2003. Molecular phylogenetics of Meliaceae (Sapindales) based on nuclear and plastid DNA sequences. *American Journal of Botany* 90: 471-480.
- Mziray, W. 1992. Taxonomic studies in Toddalieceae Hook. f. (Rutaceae) in Africa. *Symbolae Botanicae Upsalienses* 30: 1-95.
- Ng, K. M., But, P. P., Gray, A. I., Hartley, T. G., Kong, Y., Waterman, P. G. 1987. The biochemical systematics of *Tetradium*, *Euodia* and *Melicope* and their significance in the Rutaceae. *Biochemical Systematics and Ecology* 15: 587-593.
- Oxelmann, B., M. Liden & D. Berglund. 1997. Chloroplast *rps-16* intron phylogeny of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae). *Plant Systematics and Evolution* 206: 393-410.

- Pennington, T. D. & Styles, B. 1975. A generic monograph of the Meliaceae. *Blumea* 22: 419-540.
- Pennington, T. D., Styles, B. T. & Taylor, D. A. H. 1981. Meliaceae. Flora Neotropica, monograph 13. New York Botanical Garden, New York.
- Pielou, E. C. 1979. Biogeography. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto.
- Pirani, J. R. 1998. A revision of *Helietta* e *Balfourodendron* (Rutaceae, Pteleinae). *Brittonia* 50: 348-380.
- Planchon, J. E. 1846. Revue de la famille des Simaroubées. *London Journal of Botany* 5: 560-584.
- Porter, D. M. & Elias, T. S. 1979. Flora of Panama: Rutaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66: 123-164.
- Prance, G. T. 1968. The systematic position of *Rhabdodendron* Gilg. & Pilg. *Bulletin de Jardin Botanique National de Belgique* 38: 127-146.
- Prance, G. T. 1972. Rhabdodendraceae. Flora Neotropica, monograph no. 11. Hafnr, New York.
- Price, J. R. 1963. The distribution of alkaloids in the Rutaceae. In T. Swain (ed.) *Chemical Plant Taxonomy*. Academic Press, London and New York. p. 429-452.
- Quader, A., Armstrong, J. A. Gray, A. I., Hartley, T. G., Waterman, P. G. 1991. Chemosystematics of *Acradenia* and general significance of Acetophenones in the Rutaceae. *Biochemical Systematics and Ecology* 19: 171-176.
- Reeves, G., Chase, M. W., Goldblatt, P., De Chies, T., Lejeune, B., Fay, M. F., Cox, A. V. & Rudall, P. J. 2001. Molecular systematics of Iridaceae; evidence from four plastid DNA region. *American Journal of Botany* 88: 2074-2087.
- Richardson, J. E., Pennington, R. T., Pennington, T. D. & Hollingsworth, P. M. 2001. Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science* 293: 2242-2245.
- Ritchie, E. 1964. Chemistry of *Flindersia* species. *Review of Pure and Applied Chemistry* 14: 47-56.
- Samuel, R., Ehrendorfer, F., Chase, M. W., Greger, H. 2001. Phylogenetic analyses of Aurantioideae (Rutaceae) based on non-coding plastid DNA sequences and phytochemical features. *Plant Biology* 3: 77-87.
- Savolainen, V. et al. 2000. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcl* sequences. *Kew Bulletin*. 55: 257-309.
- Scholz, H. 1964. Rutales. In H. Melchior (ed.) *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien* ed. 12, 2: 262-277. Borntraeger, Berlin.
- Scott, K. D., C. L. McIntyre & J. Playford. 2000. Molecular analyses suggest a need for a significant rearrangement of Rutaceae subfamilies and a minor reassessment of species relationships within *Flindersia*. *Plant Systematics and Evolution* 223: 15-27.
- Small, R. L., Ryburn, J. A., Cronn, R. C., Seelanan, T. & Wendel, J. F. 1998. The tortoise and the hare: choosing between noncoding plastome and nuclear ADH sequences for phylogeny reconstruction in a recently diverged plant group. *American Journal of Botany* 85: 1301-1315.
- Stace, H. M., Armstrong, J. A. & James, S. H. 1993. Cytoevolutionary patterns in Rutaceae. *Plant Systematics and Evolution* 187: 1-28.
- Stern, W. L. & Bzrizicky, G. K. 1960. The morphology and relationships of *Diomma*, gen. inc. sed. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 10: 38-57.
- Swingle, W. T. & reece, P. C. 1967. The botany of *Citrus* and its wild relatives. In W. Reuther, H. J. Webber & L. D. Bachelor (eds.) *the Citrus industry*, vol. 1, History, world distribution, botany, and varieties, p. 190-430. University of California, Berkeley, California, USA.
- Swofford, D. L. 2000. PAUP*: Phylogenetic analyses using parsimony (and others methods), version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G., Bouvet, J. 1991. Universal primers for amplifications of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105-1109.
- Takhtajan, A. 1983. The systematic arrangement of dicotyledonous families. In C. R. Metcalfe and L. Chalk (eds.) *Anatomy of the dicotyledons*, 2 ed., vol 2. Clarendon Press, Oxford.
- Tanaka, T. 1936. The taxonomy and nomenclature of Rutaceae-Aurantioideae. *Blumea* 2: 101-110.
- Taylor, D. A. H. 1982. The occurrence of limonoids in the Meliaceae. In T. D. Pennington, B. T. Styles & D. A. H. Taylor (auts.) *Flora Neotropical monografia* 28 (Meliaceae) p. 450-459 (quimiotaxonomia).

- Taylor, D. A. H. 1983. Biogenesis, distribution and systematic significance of limonoids in the Meliaceae, Cneoraceae and allied taxa. In P. G. Waterman & M. F. Grondon (eds.) *Chemistry and chemical taxonomy of the Rutales* Academic Press, London, p. 353-375.
- Taylor, N.P. 1987. A revision of the genus *Skimmia* (Rutaceae). *Kew Magazine* 4(4): 168-194.
- 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 Research* 24: 4876-4882.
- Thorne, R. F. 1992. An updated phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* 13: 365-389.
- Tiffney, B. H. 1980. Fruits and seeds of the Brandon Lignite. V: Rutaceae. *Journal of the Arnold Arboretum* 61: 1-40.
- Van der Ham, R. W. J. M., Baas, P., Bakker, M. E., Boesewinkel, F. D., Bouman, F., Van Heuven, B. J. & Klaassen, R. K. W. M. 1995. *Bottegoa* Chiov. transferred to the Ptaeroxylaceae. *Kew Bulletin* 243-265.
- Verdcourt, B. & Davies, F. G. 1996. Ptaeroxylaceae. In R. M. Polhill (ed.) *Flora of Tropical East Africa*. A. A. Balkema, Rotterdam, Brookfield.
- Vieira, P. C., Lázaro, A. R., Fernandes, J. B., Da Silva, F. G. F. 1988. The chemosystematics of *Dictyoloma*. *Biochemical Systematics and Ecology* 16: 541-544.
- Vieira, P. C., Lázaro, A. R., Fernandes, J. B., Da Silva, F. G. F. 1990. Limonoids, alkaloids and chromones from *Dictyoloma vandellianum*, and their chemosystematic significance. *Química Nova* 13: 287-288.
- Wallander, E. & V. A. Albert. 2000. Phylogeny and classification of Oleaceae based on *rps-16* and *trnL-F* sequence data. *American Journal of Botany* 87: 1827-1841.
- Waterman, P. G. 1975. Alkaloids of the Rutaceae: their distribution and systematic significance. *Biochemical Systematics and Ecology* 3: 149-180.
- Waterman, P. G. 1983. Phylogenetic implications of the distribution of secondary metabolites within the Rutales. In P. G. Waterman & M. G. Grondon (eds.) *Chemistry and chemical taxonomy of Rutales*. Academic Press, London, p. 377-400.
- Waterman, P.G. 1990. Chemosystematics of the Rutaceae: comments on the interpretation of da Silva & al. *Plant Systematics and Evolution* 173: 39-48.
- Waterman, P. G. & Grondon, M. G. 1983. *Chemistry and chemical taxonomy of Rutales*. Academic Press, London.
- Whitten, W. M., Williams, N. H. & Chase, M. W. 2000. Subtribal and generic relationships of Maxillarieae (Orchidaceae) with emphasis on Stanhopeinae: combined molecular evidence. *American Journal of Botany* 87: 1842-1856.
- Williams, I. 1984. Studies on the genera of the Diosmeae (Rutaceae): 16. A key to the genera of Diosmeae Benth. & Hook. (Rutaceae) and a description of a new species of *Agathosma* (Rutaceae). *South African Journal of Botany* 51: 149-151.
- Yoder, A. D. Irwi, J. A. & Payseur, B. A. 2001. Failure of the ILD to determine data compatibility for slow loris phylogeny. *Systematic Biology* 50: 408-424.
- Zavaleta-Mancera, H. A. & Engleman, E. M. 1991. Anatomía del fruto de *Casimiroa edulis* (Rutaceae), "zapote blanco", durante su desarrollo. *Boletín de la Sociedad Botánica del México* 51: 53-65.
- Zakaria, M. B. 2001. The phytochemistry of Rutaceae species with special reference to *Melicope*. *Malayan Nature Journal* 55: 241-250.

APÊNDICE I. A nova proposta para a classificação das subfamílias de Rutaceae. As sinonímias aqui contidas necessitam de posterior validação quando da sua publicação efetiva.

Rutaceae A. Juss., Gen Pl.: 296. 4 Ago 1789. (tipo: *Ruta* L.)

Subfamília **Rutoideae** Arn., Encycl. Brit., ed. 7, 5: 104. 9 Mar 1832 (Ruteae). (gênero tipo: *Ruta* L.)

Aurantioideae Eaton, Bot. Dict., ed. 4: 39. Apr-Mai 1836 (Aurantiaceae). [(tipo: *Aurantium* L. (= *Citrus* L.)]

Citroideae ("Citraceae") Roussel, Fl. Calvados, ed. 2:271. 1806. (tipo: *Citrus* L.) (= *Aurantioideae* Eaton)

Flindersiaceae C.T. White ex Airy Shaw, Kew Bull. 18: 257. 8 Dec 1964. (tipo: *Flindersia* R. Br.)

Flindersioideae Luerss., Handb. Syst. Bot. 2: 681. Jun 1881 ("Flindersieae"). (tipo supra citado)

Toddalioidae K. Koch, Dendrologie 1: 564. 1869 ("Toddalieae"). (tipo: *Toddalia* A. Juss.)

Subfamília **Spathelioideae** Engl. in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. III, 4: 111. Mar 1896. (tipo: *Spathelia* L.)

Cneoraceae Vest, Anleit. Stud. Bot.: 267. 1818. tipo: *Cneorum* L.)

Dictyolomatoideae ("Dictyolomoideae") Engl. in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. III, 4: 111. Mar 1896. (tipo: *Dictyoloma* A. Juss.)

Ptaeroxylaceae J.-F. Leroy, J. Agric. Trop. Bot. Appl. 7: 456. 1960. (tipo: *Ptaeroxylon* Radlk.)

APÊNDICE 2. Espécies utilizadas na análise do íntron do *rps-16* e da região *trnL-trnF*. Grupos intra-familiares de Rutaceae de acordo com Engler (1931a), exceto os grupos de Aurantioideae, arranjos segundo Swingle & Reece (1967).

Táxon	Fonte/Material testemunha	n. acesso GenBank <i>trnL-trnF</i>	n. acesso GenBank <i>rps-16</i>
Rutaceae			
Aurantioideae			
Citreae			
Balsamocitrinae			
<i>Aegle marmelos</i> (L.) Corrêa ex Roxb.	Morton et al. (2003)	AY295294	AY295268
<i>Afraegle paniculata</i> Engl.	Morton et al. (2003)	AY295295	AY295269
<i>Balsamocitrus dawei</i> Stapf	Morton et al. (2003)	AY295278	AY295252
<i>Swinglea glutinosa</i> Merr.	Morton et al. (2003)	AY295285	AY295259
Citrinae			
<i>Atalantia ceylanica</i> (Am.) Oliv.	Morton et al. (2003)	AY295288	AY295262
<i>Citrus</i> sp.	M. Groppo 1154 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Hesperethusa crenulata</i> M. Roem.	Morton et al. (2003)	AY295298	AY295272
<i>Microcitrus garrowayi</i> Swingle	Morton et al. (2003)	AY295287	AY295261
<i>Poncirus trifoliata</i> (L.) Raf.	Morton et al. (2003)	AY295282	AY295256
Triphasiinae			
<i>Pamburus missionis</i> Swingle	Morton et al. (2003)	AY295300	AY295274
<i>Triphasia trifolia</i> (Burm. f.) P. Wilson	M. Groppo 1118 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Wenzelia dolichophylla</i> Tanaka	Morton et al. (2003)	AY295286	AY295260
Clauseneae			
Clauseninae			
<i>Clausena excavata</i> Burm. f.	Morton et al. (2003)	AY295284	AY295258
<i>Glycosmis pentaphylla</i> (Retz.) Corrêa	Morton et al. (2003)	AY295279	AY295253
<i>Murraya paniculata</i> (L.) Jacq.	M. Groppo 1153 (SPF)	Este estudo	Este estudo
Merrilliinae			
<i>Merrillia caloxylon</i> Swingle	Morton et al. (2003)	AY295296	AY295270
Micromelinae			
<i>Micromelum minutum</i> (G. Forst.) Wight & Arn.	Scott et al. (2000)	AF025520 (espaçador)	
	Samuel et al. (2001)		AF320266
Dictyolomatoideae			
Dictyolomateae			
<i>Dictyoloma vandellianum</i> A. Juss.	M. Groppo 1147 (SPF)	Este estudo	Este estudo
Flindersioideae			
Flindersieae			
<i>Chloroxylon swietenia</i> DC.	Morton et al. (2003)	AY295276	AY295250
<i>Flindersia australis</i> R. Br.	Scott et al. (não publicado)	AF038628 (intron)	
	Scott et al. (2000)	AF026009 (espaçador)	
<i>Flindersia collina</i> F. M. Bailey	T. G. Hartley 15183 (CANB)		Este estudo
Rutoideae			
Boroniaceae			
Boroniinae			
<i>Boronia heterophylla</i> F. Muell.	M. W. Chase 1654 (K)	Este estudo	Este estudo
Correinae			
<i>Correa pulchella</i> Mackay ex Sweet	M. W. Chase 1759 (K)	Este estudo	Este estudo
Diplolaeninae			
<i>Diplolaena dampieri</i> Desf.	M. W. Chase 2008 (K)	Este estudo	Este estudo
Eriostemoninae			

<i>Leionema ralstonii</i> (F. Muell.) Paul G. Wilson	M. W. Chase 2007 (K)	-	Este estudo
<i>Philothea angustifolia</i> (Paul G. Wilson) Paul G. Wilson	M. W. Chase 2005 (K)		Este estudo
<i>Philothea myoporoides</i> (DC.) M. J. Bayly	Scott et al. (2000)	AF025516 (espaçador)	
Nematolepidinae			
<i>Chorilaena quercifolia</i> Endl.	M. W. Chase 2187 (K)	Este estudo	Este estudo
<i>Nematolepis phebalioides</i> Turcz.	M. W. Chase 2190 (K)		Este estudo
	Scott et al. (2000)	AF025522 (espaçador)	
Diosmeae			
Diosminae			
<i>Agathosma</i> sp.			
<i>Coleonema pulchrum</i> Hook.	M. W. Chase 5886 (K)	Este estudo	Este estudo
Galipeae	M. W. Chase 18504 (K)	Este estudo	Este estudo
Galipeinae			
<i>Adiscanthus fusciflorus</i> Ducke	M. Groppo 953 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Angostura bracteata</i> (Engl.) Kallunki	M. Groppo 1001 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Conchocarpus minutiflorus</i> sp. nova ined.	J. R. Pirani 4996 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Galipea laxiflora</i> Engl.	J. R. Pirani 4946 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Ravenia infelix</i> Vell.	J. R. Pirani 4942 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Sigmatanthus trifolius</i> Huber ex Emmerich	Sem voucher	Este estudo	Este estudo
Pilocarpinae			
<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	M. Groppo 1149 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Metrodorea nigra</i> A. St.-Hil.	M. Groppo 1111 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Pilocarpus spicatus</i> A. St. Hil.	J. R. Pirani 4995 (SPF)	Este estudo	Este estudo
Ruteae			
Dictaminae			
<i>Dictamnus albus</i> L.	M. W. Chase 1820 (K)	Este estudo	Este estudo
Rutinae			
<i>Ruta graveolens</i> L.	M. Groppo 1151 (SPF)	Este estudo	Este estudo
Zanthoxyleae			
Choisynae			
<i>Choisya mollis</i> Standl.	M. W. Chase 1755 (K)	Este estudo	Este estudo
<i>Medicosma cunninghamii</i> (Hook.) Hook. f.	M. W. Chase 2344 (K)	Este estudo	Este estudo
Euodiinae			
<i>Melicope ternata</i> J. R. Forst. & G. Forst. (Melicope1)	M. W. Chase 1759 (K)	Este estudo	Este estudo
<i>Melicope</i> sp. (Melicope2)	M. W. Chase 1344 (K)	Este estudo	Este estudo
<i>Sarcomelicope simplicifolia</i> (Endl.) T. G. Hartley	T. G. Hartley 15181 (CANB)	Este estudo	Este estudo
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	M. Groppo 1145 (SPF)	Este estudo	Este estudo
Lunasiinae			
<i>Lunasia amara</i> Blanco	M. W. Chase 1347 (K)	Este estudo	Este estudo
Spathelioideae			
Spathelieae			
<i>Spathelia excelsa</i> (K. Krause) R. S. Cowan & Brizicky	M. Groppo 913 (SPF)	Este estudo	Este estudo
Toddalioideae			
Toddalieae			
Pteleinae			
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	J. R. Pirani 4865 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Helietta puberula</i> R. E. Fries	J. R. Pirani 4844 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Ptelea trifoliata</i> L.	M. W. Chase 1765 (K)	Este estudo	Este estudo
Toddaliinae			
<i>Acronychia bauerlii</i> T. G. Hartley	T. G. Hartley 15182 (CANB)	Este estudo	Este estudo
<i>Casimiroa tetrameria</i> Millsp.	J. Kallunki 772 (NY)	Este estudo	Este estudo

<i>Halfordia kendack</i> (Montrouz.) Guillaumin	Coppeland 3403 (CANB)	Este estudo	Este estudo
<i>Hortia brasiliana</i> Vand. ex DC. (Hortia1)	M. Groppo 760 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Hortia excelsa</i> Ducke (Hortia2)	M. Groppo 1129 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Hortia longifolia</i> Spruce ex Engl. (Hortia3)	M. Groppo 951 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Hortia oreadica</i> Groppo et al. (Hortia4)	M. Groppo 458 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Hortia superba</i> Ducke (Hortia5)	M. Groppo 950 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Skimmia japonica</i> Thunb.	J. Kallunki 771 (NY)	Este estudo	Este estudo
<i>Toddalia asiatica</i> Lam.	M. W. Chase 310 (NCU)	Este estudo	
<i>Vepris lanceolata</i> (Lam.) G. Don (Vepris1)	Samuel et al. (2001)		AF320278
<i>Vepris simplicifolia</i> (Verd.) W. Mziray (Vepris2)	M. W. Chase 2343 (K)	Este estudo	Este estudo
	M. W. Chase 1764 (K)	Este estudo	Este estudo
Cneoraceae			
<i>Cneorum pulverulentum</i> Vent.	M. W. Chase 3428 (K)	Este estudo	Este estudo
Meliaceae			
<i>Carapa guianensis</i> Aubl.	M. Groppo 1156 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	M. Groppo 1152 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	M. Groppo 1146 (SPF)	Este estudo	Este estudo
Ptaeroxylaceae			
<i>Ptaeroxylon obliquum</i> (Thunb.) Radlk.	Barker s.n. (cultivado KIRST)	Este estudo	Este estudo
Simaroubaceae			
<i>Simaba cedron</i> Planch.	M. Groppo 1119 (SPF)	Este estudo	Este estudo
Grupos externos			
Sapindaceae			
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil.) Radlk.	M. Groppo 1148 (SPF)	Este estudo	Este estudo
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	M. Groppo 1157 (SPF)	Este estudo	Este estudo

Conclusão
Resumo
Abstract

CONCLUSÃO GERAL

A revisão do gênero neotropical *Hortia*, baseada não só em materiais de herbário, mas também em intenso trabalho de campo, possibilitou delimitar melhor as suas espécies e reunir informações que antes estavam dispersas em várias publicações. Foram reconhecidas 10 espécies, quase todas amazônicas. Dessas, 3 são novas, incluindo *Hortia oreadica* Groppo, Kallunki & Pirani (sp. nova inédita), que apesar de muito coletada nos cerrados do Brasil Central, permaneceu sem descrição formal devido a um erro de interpretação, por parte de autores mais antigos, na aplicação dos binômios *H. arborea* Engl. e *H. brasiliana* Vand, ex DC. Tal confusão foi sanada e adicionalmente, quatro sinonimizagens e três lectotipificações foram propostas. A distribuição geográfica das espécies foi levantada e foi produzida uma chave de identificação atualizada em relação àquela da *Flora brasiliensis* de Engler. A maioria das espécies foi ilustrada pela primeira vez aqui, caso de *H. coccinea*, *H. excelsa*, *H. longifolia*, *H. neblinensis* e *H. superba*, além das espécies novas. Detalhes dos tricomas das pétalas foram analisados e o estudo da anatomia foliar de algumas espécies possibilitou a descoberta de cordões de floema ou feixes vasculares imersos no parênquima da nervura mediana da folha, estruturas únicas até o momento em Rutaceae. A análise polínica, apesar da virtual não variabilidade encontrada no pólen das espécies, foi útil no aprendizado de técnicas ligadas à palinologia e a familiarização com a sua terminologia.

A revisão de *Hortia* serviu como ponto de partida para o estudo da família Rutaceae como um todo. Esse estudo foi possibilitado pelas técnicas de análise macromolecular, tão utilizadas hoje em dia em taxonomia. Ao uso de duas regiões do ADN do cloroplasto (o íntron do *rps-16* e a região *trnL-trnF*, com resultados largamente congruentes) aliou-se uma amostragem de gêneros muito maior do que em estudos anteriores, além de informações citológicas, químicas, morfológicas e anatômicas. Os resultados obtidos apontaram que *Hortia* é um grupo monofilético, além de demonstrar claramente a necessidade de uma revisão profunda da classificação intrafamiliar engleriana, com aceitação de apenas duas subfamílias (Rutoideae e Spathelioideae), no lugar das tradicionais 6. As características morfológicas utilizadas tradicionalmente para delimitar os grupos infrafamiliares em Rutaceae (subfamílias, tribos e subtribos), como hábito, grau de conação dos carpelos, deiscência ou não do fruto, tipo do fruto, ausência/presença de endosperma e características do embrião são de menor valor quando comparadas aos dados macromoleculares e distribuição geográfica dos gêneros. Os resultados sugeriram novos questionamentos e o uso de outras regiões do genoma das plantas (nucleares e plastidiais), aliado a dados de outras fontes, contribuirá para um melhor entendimento da filogenia dos grupos internos de Rutaceae, com um aprimoramento na sua classificação.

Este trabalho consistiu na revisão e estudo palinológico de *Hortia* Vand., além de um estudo filogenético de Rutaceae baseado em duas regiões não codificantes do ADN do cloroplasto. Está dividido em 3 capítulos:

1) **Revisão de *Hortia* Vand. (Rutaceae).** Uma revisão taxonômica do gênero *Hortia* (Rutaceae) é apresentada. Trata-se de um táxon neotropical, com a maioria das suas espécies ocorrendo na região amazônica, caracterizadas por serem espécies lenhosas, quase todas arbóreas, de folhas simples agrupadas próximo ao ápice dos ramos, inflorescências terminais lenhosas, amplas e vistosas, flores avermelhadas a róseas e frutos bagas com glândulas oleíferas abundantes. São reconhecidas dez espécies para o gênero, a maioria delas ocorrendo no Brasil. Chave para as espécies, descrições, ilustrações, sinônimos e comentários sobre a fenologia, distribuição geográfica, usos econômicos e ecologia de cada espécie são apresentados.

2) **Morfologia polínica em espécies de *Hortia*.** Um estudo palinológico de todas as 10 espécies do gênero neotropical *Hortia* Vand. (Rutaceae) foi realizado. A análise confirmou informações em publicações prévias de que o gênero é estenopolínico, com grãos de pólen subprolatos ou prolatos, 3-colporados, com exina muito espessa e padrão de ornamentação psilado-perforado. Apesar do gênero ser bem caracterizado palinologicamente, o pólen de todas as espécies mostrou grande similaridade, sem variações significativas no padrão de ornamentação da exina, número e forma das aberturas e medidas. As características polínicas também não fornecem informações para o posicionamento de *Hortia* em uma classificação intrafamiliar.

3) **Filogenia e classificação de Rutaceae baseada em duas regiões não codificantes do ADN do cloroplasto.** Uma análise filogenética de Rutaceae, incluindo representantes de todas as subfamílias, tribos e a maioria das subtribos (59 gêneros, 65 espécies, mais que 1/3 dos gêneros estimados para a família) foi realizada. Esta análise utilizou duas regiões não codificantes do ADN do cloroplasto: o íntron do *rps-16* e a região *trnL-trnF*. Este estudo incluiu uma amostragem maior da subfamília Toddalioidae e de grupos neotropicais do que estudos anteriores. As árvores de consenso obtidas nas análises isoladas e combinadas são congruentes e concordam com os resultados obtidos com análises de seqüências de *rbcL* e *atpB* em estudos anteriores. Esta filogenia confirma que Simaroubaceae e Meliaceae são as famílias mais próximas a Rutaceae, e que *Cneorum*, *Ptaeroxylon*, *Spathelia* e *Dictyoloma* formam um clado basal irmão ao restante das Rutaceae. Com exceção de Aurantioideae, nenhuma das subfamílias com mais de um gênero surgiram como monofiléticas. Características do gineceu, sementes e embriões não são de valor para a circunscrição das subfamílias. Conseqüentemente, a classificação subfamiliar vigente não pode ser sustentada, propondo-se aqui o reconhecimento de apenas duas subfamílias: Rutoideae e Spathelioideae. Apesar de monofilética, Aurantioideae é reduzida à tribo e incluída em Rutoideae por causa do posicionamento de *Ruta*. Além disso, a circunscrição das tribos e algumas subtribos em Rutoideae também deverão ser revistas. Os resultados aqui obtidos são discutidos à luz da distribuição geográfica dos vários grupos estudados, e à luz de dados provenientes do registro fóssil, cariológicos, quimiossistemáticos, e de dados moleculares provenientes de outros estudos.

This work consisted in a revision and a palynological study of *Hortia* Vand., besides a phylogenetic analysis of Rutaceae based on data from two non-coding regions of the chloroplast genome. It is divided in three chapters: 1) **A revision of *Hortia* Vand.** A taxonomic revision of the genus *Hortia* (Rutaceae) is presented. *Hortia* is a neotropical taxon; most of the species occur in the Amazonian region. The species are woody, almost all trees, with simple leaves crowded near the apices of the branches, showy broad corymbose terminal inflorescences, reddish to pink flowers, and baccate fruits with abundant oils glands. Ten species are recognized here, most of them occurring in Brazil. Key to the species, descriptions, synonyms, illustrations, as well as comments on the geographic distribution, ecology and economic uses of each species are presented. 2) **Palynological morphology in species of *Hortia* (Rutaceae).** A palynological study covering all 10 species of the neotropical genus *Hortia* Vand. (Rutaceae) was made. The analysis confirmed previous findings that the genus is estenopalynous, with subprolate to prolate, 3-colporate grains, with a very thick exine and a psilate-perforate pattern of sculpturing. Even though the genus is well characterized palynologically, the pollen of the all species are very similar, with little variation in the sculpture of exine, number and form of apertures and measurements. Pollen characteres were also uninformative in relation to the positioning of *Hortia* into an intrafamilial classification. 3) **Phylogeny and classification of Rutaceae based on two non-coding regions of the cpDNA.** A phylogenetic analysis of Rutaceae, including representatives of all subfamilies, tribes and most subtribes (59 genera and 65 species, representing more than 1/3 of the genera in the family) was conducted. This analysis used DNA sequence data from two non-coding regions of the chloroplast genome, the *rps16* intron and the *trnL-trnF* region. This study included a larger sampling from the subfamily Toddalioideae and from Neotropical groups than previous studies. Consensus trees from both separated and combined analyses are congruent and consistent with results found in previous *rbcL* and *atpB* studies. This phylogeny confirmed that Simaroubaceae and Meliaceae are the closest families to Rutaceae, as well as that *Cneorum*, *Ptaeroxylon* *Spathelia* and *Dictyoloma* form a basal clade that is sister to the remaining Rutaceae. With the exception of Aurantioideae, none of the subfamilies with more than one genus is monophyletic. Characters of the gynoeceum, fruit, seeds and embryo are not reliable for the circumscription of subfamilies. As a consequence, the traditional subfamilial classification of the family is revised, and only two subfamilies are recognized: Rutoideae and Spathelioideae. Even though Aurantioideae is monophyletic, this was reduced to a tribal rank (Aurantieae) and included in Rutoideae in the light of the position of *Ruta*. Additionally, the circumscription of tribes and some subtribes within Rutoideae will also need to be reevaluated. The results are discussed in the light of the distribution of the various groups studied, and in the light of the fossil record, caryology, quimiotaxonomy and other available molecular data.

Apêndices

Apêndice 1: Synonymy of *Hortia arborea* with *H. brasiliana* (Rutaceae) and a new species from Brazil¹.

Milton Groppo, Jacquelyn A. Kallunki & José R. Pirani

Groppo, M. (Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Caixa Postal 11461, 05422-970, São Paulo, Brazil, groppojr@hotmail.com), J. A. Kallunki (New York Botanical Garden, Bronx, 10458-5126, U. S. A.), & J. R. Pirani (Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Caixa Postal 11461, 05422-970, São Paulo, Brazil). Synonymy of *Hortia arborea* with *H. brasiliana* (Rutaceae) and a new species from Brazil. *Brittonia* 00: 000-000. 200X. A review of the usage of *Hortia brasiliana* Vand. ex DC. and *H. arborea* Engl. is given. The first name has been applied incorrectly to a shrubby species which occurs in the "cerrados" and "campos sujos" (Brazilian savannas) in Central Brazil, Rondônia, and western Minas Gerais, and the second name pertains to an arborescent species in forests habitats of eastern Brazil. The type specimen of *H. brasiliana* (of which *H. arborea* is a synonym) is the same as the arborescent species of eastern Brazil. The name *Hortia oreadica* is here proposed for the shrubby species of central Brazil, a previously undescribed species. Description, illustration, reported uses, local names, and a geographic distribution map of *H. oreadica* are presented. The name *Hortia arborea* Engl. is lectotypified.

Key words: *Hortia*, Rutaceae, Brazil

Hortia is a neotropical genus of Rutaceae, traditionally included in, subfamily Toddalioidae, subtribe Toddaliinae (Engler, 1931). The 10 species are distributed from Panama to the state of São Paulo, Brazil; most of the species occur in the Amazonian region. They are trees or shrubs with simple leaves crowded near the apices of the branches, showy broad corymbose terminal inflorescences, reddish to pink flowers, and baccate fruits with abundant oil glands.

Vandelli (1788) first described the genus without any species being named in it. He stated that the plant had an arborescent trunk and that it was found in Brazil. It is very likely that the specimen on which Vandelli based his description was among many collections sent to him from Brazil by Joaquim Vellozo (or Veloso) de Miranda, correspondent of the Royal Academy of Sciences (Portugal), who lived in Mariana (Minas Gerais state) in the late 1700s (Urban, 1906: 128).

De Candolle (1824) described *Hortia brasiliana* Vand. based on a specimen from Vandelli in the Jussieu herbarium (P-JU). This specimen has large, wide leaves that closely resemble those of the arborescent species that has been collected in southeastern Minas Gerais and in Rio de Janeiro state, typically in forests habitats.

Saint-Hilaire (1824) provided a description and an illustration of a shrub that he had collected in the native pastures of Goiás and western Minas Gerais, applying the name *Hortia brasiliana* to this species. Saint-Hilaire was aware that this name had been applied to an arborescent species, but argued that Vellozo (and consequently Vandelli and De Candolle) had been mistaken about the habit of the plant because his slaves, not Vellozo himself, had collected the specimens.

¹ Artigo aceito para publicação na *Brittonia*, abril de 2004

Engler (1874) also attributed the name *Hortia brasiliiana* to the shrubby species of central Brazil. In the same treatment, he described a new arborescent species, *H. arborea* Engl.

In all publications subsequent to Engler's, the arborescent species from eastern Brazil has been treated as *Hortia arborea*, and the shrubby species from central Brazil as *H. brasiliiana* (e.g., Albuquerque, 1968; Pio-Corrêa, 1984; Lorenzi, 1998; Barbosa, 1999; Pirani, 2002).

The types of both *Hortia brasiliiana* and *H. arborea* represent the same arborescent species, of which *Hortia brasiliiana* Vand. ex DC. is the correct name and *H. arborea* is a synonym. Thus, the shrubby species of central Brazil, although well known and frequently collected, remains without a name and is here described as *H. oreadica*.

The description is based on specimens from mature individuals. Flowers and fruits of herbarium specimens were rehydrated before being measured and drawn. These observations were supplemented by those made on material preserved in 70% ethanol. Terminology of shapes of leaves and other organs follows Hickey (1979) and Radford et al. (1974), inflorescences follows Weberling (1989), and fruit follows Spjut (1994).

Hortia Vand.

Hortia Vand., Fl. lusit. bras. spec., p. 14. 1788; reprinted in Roemer, Script. pl. hispan. p. 88. 1796.

Hortia brasiliiana Vand. ex DC.

Hortia brasiliiana Vand. ex DC., Prodr. 1: 732. 1824. Type: Brazil, Minas Gerais, [probably near Mariana], no collector, no date [This specimen was probably sent by Vellozo to Vandelli and then forwarded Jussieu] (holotype: P-JU (n.v.), F neg. 35742 photos at MO and IAN).

Hortia arborea Engl. in Mart., Fl. bras. 12(2): 183, tab. 38, fig. 2. 1874. Type: "in provincia Rio de Janeiro in silvis ad Macahé," no date, Riedel 468 (Lectotype, here designated, K, photo NY neg. 2870; Isolectotypes, GH, LE--n.v.; photos of destroyed B sheet [F neg. 12493] at F, GH, IAN, MO, NY, SPF); Syntipe, "In provincia Rio de Janeiro ad Canta Gallo", no date, Peckolt s.n. (B, destroyed).

Hortia brasiliiana is a tree, 4 to 30 m tall. It is the only species of the genus that is found in eastern Brazil, distributed from the states of Pernambuco and Bahia to Rio de Janeiro and São Paulo. Along the coast, it grows in the Atlantic Rain Forest and restingas (coastal forest formations on sandy soils near sea level); inland, it inhabits the mesophyllous forests of the Planalto and submontane forests of the Espinhaço range in Minas Gerais and Bahia. It is found at altitudes from 50 m, on the coast, to 1120 m, in the Espinhaço range. According to Lorenzi (1998), this species is very frequent in the Atlantic Rain Forest in Minas Gerais, principally in the Rio Doce basin. The western limit of this species appears to be the São Francisco river.

The syntypes at B, on which Engler based his description of *Hortia arborea*, were destroyed during World War II. Although Engler (1874) cited "Riedel 468" from the locality of Macahé in Rio de Janeiro, all probable duplicates bear the collector's name, but no collection number nor locality. No duplicates of Peckolt s.n. have been found so far.

Hortia badinii M. A. Lisboa is a *nomen nudum* that appears on all exsiccatæ examined from the OUPR herbarium (e.g., Waterman & Grundon, 1983; Corrêa et al., 1987). This name, *Badini* s.n. OUPR 7675) and in some publications (e.g., Universidade Federal de Ouro Preto, Minas Gerais), was used according to information from researchers at this herbarium.

by Lisboa to designate individuals of *Hortia* with whitish (rather than pinkish) trichomes on the inner surface of the petals. Morphological analyses and field observations of individuals in the vicinity of Mariana, Minas Gerais (where *Lisboa s.n.*, OUPR 26959, designated by Lisboa *in schedis* as the "type" of *H. badinii*, was collected), showed that this species does not merit recognition.

Illustrations: Engler (1874) and Lorenzi (1998, colored photo), both as *Hortia arborea* Engl.

Selected specimens examined: BRAZIL. Bahia: Cairu, road Cairu/Nilo Peçanha (BA 250), 25 Oct 1984 (fl, fr), *Silva & Santos 1788* (CEPEC, MBM); Encruzilhada, road Divisa Alegre-Divisópolis 15°44'S, 41°09'W, 960 m, 9 Aug 1984 (fr), *Lima & Santos 162* (HRB, ICN, MBM); Ilhéus, 3 km north of Rodoviária, Mata da Esperança, forest north of dam and reservoir, 14°46'55"S, 39°04'09"W, ca. 50 m, 27 Sep 1994 (fl), *Thomas et al. 10634* (MBM, NY, SPF); Ituaçu, between Ituaçu and Barra da Estiva, 13°42'15"S, 41°18'07"W, ca. 1033 m, 16 May 2001 (fl, fr), *Groppo Jr. et al. 750* (SPF); Lençóis, 7 km from Lençóis, road BA-850, 12°31'02"S, 41°21'41"W, 11 Oct 1987 (fl), *Queiroz et al. 1972* (HUEFS, SPF); Morro do Chapéu, 35 km E of Morro do Chapéu on road BA-052, 11°39'43"S, 40°52'13"W, 870 m, 11 Jul 2000 (fl), *Carneiro-Torres et al. 204* (HUEFS); Mucugê, road BA-142, 13°30'26"S, 41°20'50"W, ca. 1120 m, 17 May 2001 (fl), *Groppo Jr. et al. 759* (SPF); Santa Cruz de Cabrália, EMBRATEL's tower, km 26 of the road BR-367 (Eunápolis/Porto Seguro), 220 m, 17 Oct 1978 (fl), *Mori et al. 10768* (IPA, NY); Seabra, road Seabra-Tanquinho, near Riacho São João Palmeiras, 2 Jun 1982 (fl), *Fernandes & Matos s.n.* (EAC, SPF). Espírito Santo: Domingos Martins, 15 Jan 1947 (fl), *Roth 1725* (RB); Linhares, Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce, road of Flamengo, km 9150, left side, 13 Nov 1978 (fl), *Folli 52* (CVRD, INPA, RB, SPF); Santa Teresa, Estação Biológica de Santa Lúcia, 11 Apr 1988 (fr), *Boudet-Fernandes 2442* (MBML, MO). Minas Gerais: Berilo, near Lelivéldia, 30 Apr 1991 (fl), *Carvalho & Silva 247* (BHCB); Caratinga-EBC, 11 May 1989 (fl), *Pequeno & Costa 243* (BHCB); Catas Altas da Noruega, 14 Mar 1971 (fl), *Badini s.n.* (OUPR 7675); Congonhas do Norte, road to Cruz dos Alves, ca. 3 km from Congonhas do Norte, 18°53'S 43°43'W, 1000 m, 2 Mar 1998 (fl), *Pirani et al. 4153* (NY, SPF); Descoberto, Reserva Biológica da Represa do Grama, 11 Jan 2001 (fl), *Castro et al. 96F* (CESJ, SPF); Grão-Mogol, near air field, ca. 1000 m, 16°37'S, 42°52'W, 28 May 1989 (fl), *Prado et al. CFCR 12059* (F, BHCB, SPF); Itambé do Mato Dentro, 19°21'S, 43°19'W, 950 m, 23 Sep 1981 (fl), *Almeida 173* (HUEFS, RB); Mar de Espanha, 1 Apr 1961 (fl), *Sick 785* (HB); Mariana, dirt road to district of Santa Rita Durão, ca. 3 km of Santa Rita Durão, 26 Mar 2001 (fl, fr), *Groppo Jr. & Ulwin 655* (SPF), district of Demerara, 14 Mar 1971 (fl), *Lisboa s.n.* (OUPR 26959); Viçosa, Escola de Agricultura, Xaxá valley, 15 Apr 1930 (fl), *Mexia 4612* (VIC). Pernambuco: Recife, Dois Irmãos Forest, 15 Jul 1949 (fl), *Lima 49-264* (IAN, IPA). Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, 1946 (fl), *Kuhlmann s.n.* (R, RB); Santo Antônio de Imbé, Santa Maria Madalena district, Apr 1932 (fl), *Brade & Santos Lima 11788* (R); Teresópolis, Bôa-Fé, 14 May 1943 (fl), *Velloso 417* (R). São Paulo: road Bertioga-São Sebastião, 18 May 1972 (fl), *Souza s.n.* (IAC 22823).

Hortia oreadica Groppo, Kallunki & Pirani, sp. nov. (Fig.1)

Type: BRAZIL. Minas Gerais: Uberlândia, bairro Segismundo Pereira, avenida João Naves de Ávila, entroncamento para Araxá e Patrocínio com rodovia BR-050, ao lado do viaduto Délio Menicucci, 18°56'19,3"S, 48°13'17,9"W, ca. 867 m, 26 June 2001 (fl), *M. Groppo Jr. 805* (Holotype: SPF; Isotypes K, NY, MBM, RB).

Species Hortiae brasilianae affinis, sed habitu fruticoso, caule subterraneo evoluto, foliis angustioribus, stylo plerumque longiore et fructibus minoribus differt.

Shrub (0.1-)0.3-2 m tall; branches erect, glabrous, arising at ground level directly from a woody base, forming thickets; subterranean stem well developed; outer bark fissured, ochraceous, inner bark pale-yellowish. *Leaves* coriaceous, patent to ascending, glabrous, (sub-)sessile; blade (8-)14-25 x 2-4 cm, with abundant pellucid dots, lustrous on the adaxial surface, dull on the abaxial surface, oblanceolate, seldom narrowly obovate or oblong, the apex rounded, truncate, emarginate or obtuse, the margin entire, revolute, thickened, the base attenuate; midrib thick, flat on the adaxial surface, prominent below, the secondary veins in 13-18(-23) pairs diverging from midrib at 57°-68°; petiole 0-3 mm long, semi-terete, thickened at base. *Inflorescence* a pleiothyrsoid, 6-15 x 8-26 cm, the branches terete, minutely fissured transversely; bracts and bracteoles triangular, proximal ones ca. 2 x 3 mm, crowded or not at base of inflorescence; distal bracts and bracteoles ca. 1 x 1 mm, ciliate; twigs 0.8-1.1 cm diam. at base, becoming 0.2 cm after the 4th order of ramification; pedicels 1-2 mm long. *Flowers* 5-merous, 9-12 mm diam.; buds ovoid. Calyx urceolate, 5-lobed, the lobes triangular, ca. 1.5 mm long, obtuse, acute or acuminate, ciliate. Petals 5, pinkish to vinaceous, oblong, with a raised midrib adaxially, 5.5-6 x 2 mm, apiculate, the apicula inflexed, with a tuft of trichomes in the basal portion on the adaxial face; trichomes pinkish, simple, straight, smooth, 0.4-0.9 mm long. Staminal filaments 6-7 x 1 mm, inserted on the apex or side of the disc; anthers ca. 2.5 mm long, oblong. Disc cotyliform, 5-lobed, fleshy, adnate to a very short gynophore. Gynoecium ovoid, ca. 3 x 2 mm, the base immersed in the disc; ovary 5-sulcate; locules transversally divided in two by the funiculous, forming a false and incomplete septum; style columnar, ca. 1 mm long, hardly delimited from the ovary. Fruit a globose berry, ca. 2-3 x 2 cm, green when mature. Seeds conical, ca. 8 x 4 mm, testa blackish, hilum basal; cotyledons ca. 4.5 x 3 mm, oval.

Distribution and ecology: *Hortia oreadica* is most frequently found in "cerrados" and "campos sujos" (savannas) of central Brazil, in Goiás, Distrito Federal, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Rondônia, and western Minas Gerais, at 700-1300 m elevation, where is the only species of *Hortia*. In Minas Gerais, it occasionally inhabits "cerradões" (areas of more developed cerrado) or "campos rupestres" (vegetation on rock outcrops at high elevations). Engler (1874) cited a Martius collection of this species (as *H. brasiliana*) from Bahia, but the authors have seen no specimens from this state. Albuquerque (1968) mistakenly cited this species (as *H. brasiliana*) from Rio de Janeiro and Espírito Santo. Phenology: Flowers especially from May to August, and fruiting mostly from September to December.

Common names: quina (Saint-Hilaire, 1824; Engler, 1874; Albuquerque, 1968), quina-do-campo (*Ule 751*, Pio Correa, 1984), para-tudo (*Oliveira et al. s.n.*, R-183984). Sometimes, when it is confused with *Anacardium spp.*, it is erroneously called "caju-bravo" (e.g., Macedo et al. 1098).

Etymology: The epithet *oreadica* refers to the typical habitat of the species: Oreas (savannas of central Brazil), which was one of Martius' (1840-1869) Brazilian phytogeographic provinces.

Illustrations: Saint-Hilaire (1824), Engler (1874, fruit and seed only).

Selected specimens examined: BRAZIL. **Distrito Federal:** Brasília, basin of Rio São Bartolomeu, 4 Feb 1981 (fl), *Heringer et al. 6138* (IBGE, K, MG, MO, NY, US); Samambaia, 11 Aug 1995 (fr), *Rezende 65* (CEN). **Goiás:** Alexânia, BR-060, between Alexânia and Brasília, 16°06'S, 48°24'W, 13 Mar 1978 (buds), *Magnano 226* (RB, UEC); Caldas Novas, Chapada do St. Marco, n.d., *Pohl 892* (NY); Chapadão do Céu, Mineiros, Parque Nacional das Emas, 17°49'–18° 28'S 52°39'W–53°10'W, 1 Feb 1999 (fl), *Batalha 2765* (SP); Corumbá de Goiás, ca. 15 km (straight line) N of Corumbá de Goiás, Serra dos Pirineus, 1250-1300 m, 14 May 1973 (fl), *Anderson 10245* (INPA, NY, R); Cristalina, 14 Jul 1988 (fl), *Filgueiras & Alvarenga 1451* (IBGE, R); Davinópolis, vicinity of Santa Rita do Passa Quatro, road GO-139, 11 Feb 2000 (fl), *Hatschbach et al. 70302* (MBM); Itarumã, ca. 51°25'W 18°42'S, junction with road GO-184 Itarumã to Verdinho, ca. 650-700 m, 28 Aug 1993 (fl), *Silva 1020* (SPF); Rio Verde, road to Jataí, BR-060, 17°49'34,7"S, 51°20'07,7"W, ca. 762 m, 21 Jan 2001 (sterile), *Groppo Jr. et al. 458* (SPF). **Mato Grosso:** Chapada dos Guimarães, road Rio da Casca near Embratel, 9 May 1979 (fl), *Macedo et al. 1098* (UEC, UFMT); Tapurah, road MT-010, 37 km after Serra do Caiabiu, 12°36'S, 56°18'W, 8 Jun 1997 (fl), *Souza et al. 17343* (ESA, SPF). **Mato Grosso do Sul:** Campo Grande, beginning of Rio Guabiroba, 15 Jul 1997 (fl), *Rezende & Dias 8* (CGMS, SPF). **Minas Gerais:** Nova Ponte, 18 Oct 1986 (fl), *Stehman & Teixeira s.n.* (HXBH 6206); Paracatu, ca. 17°20'S 47°20'W, Fazenda Ponte Nova, ca. 750 m, 6 May 1996 (fl), *Pereira & Alvarenga 3396* (IBGE, SPF); Patos de Minas, distr. Santana de Patos, 19 Jun 1936 (fl), *Mello-Barreto 4502* (R); Patrocínio, 5 km W of city, s.d. (fl), *Mendes Magalhães 19104* (HB, NY); Uberlândia, 14 May 1998 (fl), *Vieira 135* (HUFU, SPF), road BR-050, between Uberaba and Uberlândia, near junction Araxá and Patrocínio, ca. 18°50'S, 48°17'W, ca. 860 m, 15 Sep 2001 (fl, fr), *Groppo Jr. & Marcato 846* (SPF); Unai, Fazenda São Miguel (Votorantim Group), ca. 950 m, 23 Apr 1992 (fl), *Pereira & Alvarenga 2056* (IBGE, R). **Rondônia:** Vilhena, Fazenda Alvorada, 14 km of Vilhena, 28 May 1984 (fl), *Rosário et al. 653* (MG). **Uncertain locality:** Prov. Goyas, Minas, 1834, *Riedel s.n.* (NY); *Riedel* [probably 1019](NY).

Hortia oreadica produces a woody base at ground level and several simple or few-branched, ascending, woody branches that are 10 cm to 2 m tall. Personal observation in Jataí (Goiás) verified that what appeared to be different individuals were in fact clones arising from a single subterranean stem horizontal to the surface of the ground. Large populations can be formed from many clones, the subterranean stems were found to have a very rich supply of starch, when tested with lugol. The presence of a large food supply and the remarkable capacity for regeneration certainly constitute adaptations that enable the plants to cope with the periodic fires that take place during the dry season which destroy the aerial stems and leaves.

Morphologically, *Hortia brasiliensis* is the most similar species to *H. oreadica*, especially in the floral characteristics. Both have petals with a raised midrib adaxially and a tuft of trichomes in the basal portion on the adaxial surface. However, *Hortia oreadica* has a longer style (1mm vs. 0–0.5mm). The fruits of *H. oreadica* are

smaller than those of *H. brasiliiana* (ca. 2-3 x 2 cm vs. 4.5-5.5 x 4.5 cm), and its leaves are essentially sessile and narrower [(8-)14-25 x 2-4 cm vs. 11,5-29,2(-41)x3-9(-11) cm]. *Hortia oreadica* is a shrub of open vegetation with a subterranean stem well developed, and *H. brasiliiana* a tree (4-20 m) occurring preferentially in forested areas, apparently with no subterranean stem. The two species are allopatric, separated by the Rio São Francisco basin (Fig. 2)

The lack of a corolla tube suggests that the flowers of *Hortia* are entomophilous. Barbosa (1999) observed, however, in a cerrado at Uberlândia, Minas Gerais, that birds are the effective pollinators when they alight on the inflorescences and collect nectar. The absence of evident odor and the presence of copious nectar agree with this observation. According to Barbosa's study, the anthers open and expose the pollen mass that is enveloped by a viscous substance, which adheres to the birds' feet and is carried to other flowers.

Pio-Corrêa (1984: 568) reported the use of the bitter bark of *Hortia oreadica* by local populations to treat stomach ache and fevers, as a substitute for the true quinine from *Cinchona spp.*, Rubiaceae. Earlier, Saint-Hilaire (1824) mentioned that use of the bark to treat fevers is useless.

Acknowledgments

The authors would like to thank the curators of the herbaria for the loan of specimens; Eduardo Kickhöfel for the illustration of the new species, and Volker Bittrich and Maria L. Kawasaki for the critical review of the manuscript. The first author would like to thank Ana Angélica Barbosa and colleagues from Herbarium Uberlandense, Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais (HUFU) for help with the collection of the type; Maria Cristina T. Braga Messias from Herbário José Badini, Universidade Federal de Ouro Preto, Minas Gerais (OUPR) for her help with the problem of "*Hortia badinii*"; Maria Alexandra S. C. Escudeiro from Museu Nacional de História Natural, Lisboa (LISU) for checking the Vandelli collection; and Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) for financial support (grant no. 00/07401-0).

Literature Cited

- Albuquerque, B. W. P. de. 1968. Rutaceae do estado da Guanabara. An. Acad. Bras. Cienc. 40: 499-530.
- Barbosa, A. A. A. 1999. *Hortia brasiliiana* (Vand.) Rutaceae: polinização por aves Passeriformes no cerrado do sudeste brasileiro. Revista Brasil. Bot. 22: 99-105.
- Corrêa, D. B., A. P. de Pádua & O. R. Gottlieb. 1987. Cumarinas nas folhas de *Hortia badinii*. Trabalho de Evento, Reunião Anual da SBPC 39, Brasília. Ci. Cult. 39(7, Supl.) supl.: 505.
- De Candolle, A. P. 1824. Prodrômus systema naturalis regni vegetabilis I. Treuttel et Würtz, Paris.
- Engler, A. 1874. Rutaceae. Pages 75-196, t. 14-39. In: C. F. P. Martius & A. G. Eichler, editors. Flora brasiliensis volume 12(2). Munich.
- Engler, A. 1931. Rutaceae. Pages 187-359. In: A. Engler & K. Prantl, editors. Die natürlichen Pflanzenfamilien, Volume 19a. Ed. 2. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Hickey, L. J. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. Pages 25-39. In: C. R. Metcalfe & L. Chalk, editors. Anatomy of the dicotyledons. Vol. 2. Ed. 2. Clarendon Press, Oxford.
- Lorenzi, H. 1998. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Vol.

2. Editora Plantarum. Nova Odessa.

- Martius, C. F. P.** 1840-1869. *Tabulae physiognomicae*. In: C. F. P. Martius, A. G. Eichler & I. Urban, editors, *Flora brasiliensis* Vol. 1(1): I-CX, tab. 1-59. Munich.
- Pio-Corrêa, M.** 1984. *Dicionário das plantas úteis e das exóticas cultivadas*. Vol. 5. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Rio de Janeiro.
- Pirani, J. R.** 2002. Rutaceae. Pages 281-308. In: M. G. L. Wanderley, G. J. Shepherd & A. M. Giuliatti, coordinators. *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Vol. 2. Instituto de Botânica, São Paulo.
- Radford, A. E., W. C. Dickinson, J. R. Massey & C. R. Bell.** 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row, New York.
- Saint-Hilaire, A.** 1824. *Plantes usuelles des brasiiliens*. Grimbert Libraire, Paris.
- Spujt, R. W.** 1994. A systematic treatment of fruit types. *Mem. New York Bot. Gard.* 70: 1-181.
- Urban, I.** 1906. *Vitae itineraeque collectorum botanicorum, notae collaboratum biographicae, flora brasiliensis ratio edendi chronologica, systema, index familiarum*. In: C. F. P. Martius, A. G. Eichler & I. Urban, editors, *Flora brasiliensis* Vol. 1(1): 1-268. Munich.
- Vandelli, D.** 1788. *Florae Lusitanicae et brasiliensis specimen*. Typographia Academico-Regia, Conimbricae (Coimbra).
- Waterman, P. G. & M. F. Grundon.** 1983. Chemistry and chemical taxonomy of the Rurales. Annual proceedings of the phytochemical society of Europe No. 22. Academic Press, London.
- Weberling, F.** 1989. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge.

Figure legends:

Fig. 1. *Hortia oreadica*. A. Flowering branch. B. Portion of the subterranean stem and two upright branches. C. Leaves. D. Detail of inflorescence, with a triad of flowers. E. Ovary and disk. F. Flower, in longitudinal section. G. Petal with trichomes. H. Stamen. I. Fruits. J. Fruit, longitudinal section (note glands in epicarp and seed). K. Seed. L. Embryo, note plane cotyledons and radicle. (A-B, D-H from *Groppo Jr. 805*; C, from left to right, from *Rezende 65*, *Souza et al. 17343*, *Groppo Jr. 805*, *Vieira 135*, *Pereira & Alvarenga 3396*, *Groppo Jr. et al. 458*, *Silva 1020*. I-L from *Groppo Jr. & Marcato 846*; all vouchers deposited at SPF except *Rezende 65* at CEN).

Fig. 2. Distributions of *Hortia brasiliiana* and *H. oreadica*.

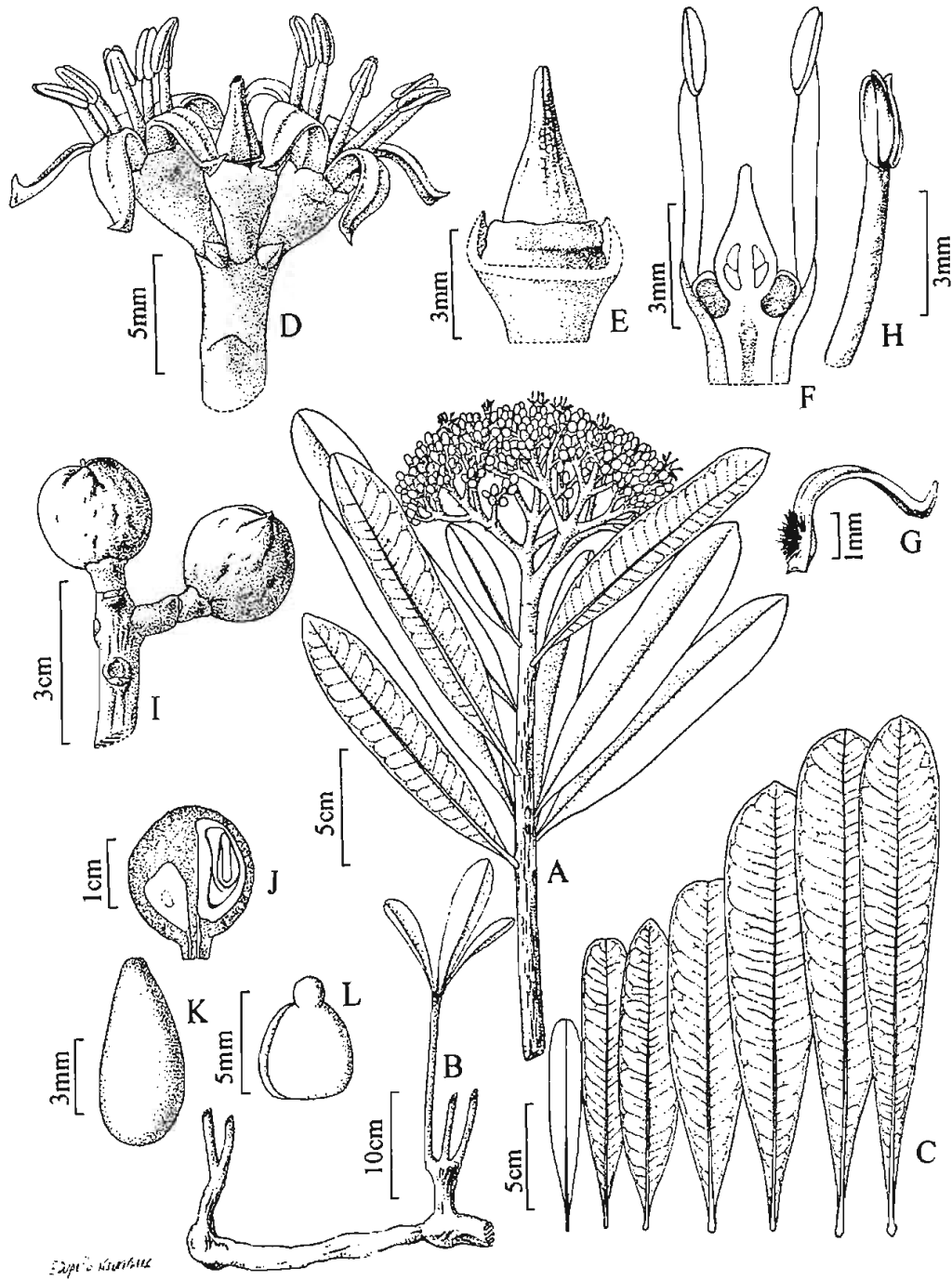


Fig. 1

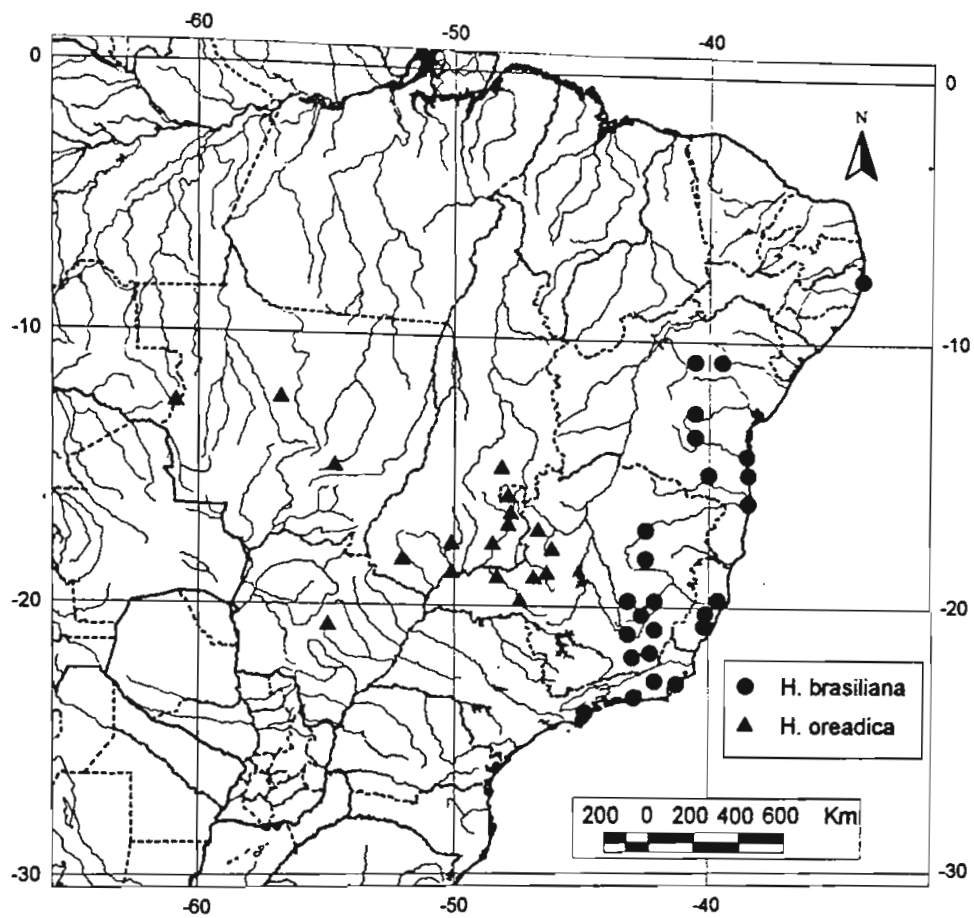


Fig. 2

Apêndice 2: Two new species of *Hortia* (Rutaceae) from Amazonia¹

Milton Groppo & José R. Pirani

Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Caixa Postal 11461 – 05422-970, São Paulo, Brazil (groppojr@hotmail.com)

Abstract. *Hortia nudipetala* Groppo and *H. vandelliana* Groppo (Rutaceae, Toddalioideae, Toddaliinae) from Amazonia are described and illustrated. The first species is known from the sandy, periodically inundated margins of tributaries of the upper Rio Negro, and the second from Brazilian and Venezuelan Amazonia. Comments on affinities of the two species, geographic distribution, and phenology are provided.

Key words: *Hortia*, Rutaceae, Brazil, taxonomy.

Hortia is a neotropical genus of Rutaceae traditionally included in subtribe Toddaliinae, subfamily Toddalioideae (see Engler, 1931). The 10 species are distributed from Panama to the state of São Paulo in Brazil, but most occur across Amazonia. These taxa are trees or shrubs with simple leaves crowded near the apex of the branches; showy, wide corymbose terminal inflorescences; red to pink flowers, and a baccate fruit with abundant oil glands. During a study aimed at a revision of the genus, two new species were recognized.

The descriptions are based only on collections from mature individuals. Flowers and fruits of herbarium specimens were rehydrated before being measured and drawn. The terminology of shapes of leaves and other organs follows Hickey (1979) and Radford et al. (1974), for inflorescences, Weberling (1989), and for fruit, Spujt (1994).

Hortia nudipetala Groppo, sp. nov. TYPE: Brasil. Amazonas: São Gabriel da Cachoeira, alto Rio Negro, Rio Uaupés, Igarapé Tubuari, acima do Seringal Pago, 22 Nov. 1987 (fl), *H. C. de Lima, M. L. Kawasaki, J. Ramos & R. P. de Lima* 3278 (holotype, SPF; isotypes, NY, INPA, RB). Figure 1.

Ab omnibus speciebus generis petalis glabris distincta. Species *H. brasiliiana* similis, sed foliis angustioribus distincte petiolatis atque nervo intramarginali manifesto differt.

Shrub 2–3 m tall; diameter of trunk unknown; branches erect, glabrous; outer bark scarcely fissured, the inner bark pale yellow. Leaves chartaceous, patent to ascending, glabrous, petiolate; blade 15.8–24.1 x 2.9–3.6 cm, with abundant pellucid dots, apparently lustrous on adaxial surface, dull on abaxial surface, narrowly oblong to lanceolate, apex rounded, acute or retuse, apiculate or not, margin entire, revolute, thickened, base attenuate; midrib thick, flat on the adaxial surface, prominent below, the secondary veins in 18–22 pairs diverging from midrib at 55°–64°, prominent on both faces, united in an evident inframarginal vein, the tertiary veins prominent on both faces; petiole 1.4–3 cm long, clearly distinct from blade, winged, thickened at base. Inflorescence a pleiothyrsoid, 5–7 x 7–8 cm, the branches slightly complanate, minutely fissured transversely; bracts and bracteoles triangular, the proximal ones 1 x 3 mm, not

¹ Artigo aceito para publicação na *Novon*, maio de 2004

crowded at base of inflorescence, the distal ones ca. 1 x 1 mm; thickness of the axis 0.5 cm at base, 0.2 cm after the 4th order of ramification; pedicels ca. 2 mm long. Flowers 5-merous, ca. 7-8 mm in diameter; buds ovoid; calyx cotyliform, 5-lobed, the lobes triangular, ca. 1.4 mm long, obtuse or acuminate, ciliate; petals 5, pink, oblong to triangular, ca. 6 x 2.5 mm, apiculate, glabrous; filaments ca. 5 x 1 mm, inserted on the apex or side of the disc; anthers ca. 1.5 mm long, oblong; disc cotyliform, 5-lobed, fleshy, adnate to a very short gynophore; gynoecium ovoid, ca. 5 x 2 mm, the base immersed in the disc; ovary 5-lobed, slightly raised upon the gynophore; style conical, ca. 1 mm long. Fruit (immature) a globose berry, ca. 6 x 6 mm, green; seeds (mature) not seen.

Distribution and habitat. *Hortia nudipetala* is known so far by only a few collections made in the region of the upper Rio Negro, in the vicinity of São Gabriel da Cachoeira, state of Amazonas, Brazil (fig. 3). It was found on the periodically inundated margins of some tributaries of the Rio Negro (such as the Uaupés River) and along some igarapés (small, black-water rivers) on sandy soils, in campina (an open vegetation of low trees and shrubs). Specimens were collected with flowers in November and January to March, and with immature fruits in March.

Hortia nudipetala is the only species in the genus where the petals are totally devoid of the characteristic trichomes that are otherwise occur on the adaxial surface of the petals. It is similar to *H. brasiliana* Vand. ex DC. (an arborescent species of the Atlantic coast of Brazil), in particular because the flowers, (with similar shape of the ovary and stamens), however, the leaves of *H. nudipetala* are narrower (to 3.6 cm vs. 3-9(-11) in *H. brasiliana*) with an evident inframarginal vein and the petiole is more distinct. In addition, the two species are largely allopatric.

No economic uses or common names are reported for this species.

Paratypes. BRASIL. Amazonas: São Gabriel da Cachoeira, Rio Negro, Igarapé Toury (Tubuari), R. L. Fróes 27916 (IAN); Igarapé Tuari (Tubuari), lado oposto à ilha de Aparecida W. A. Rodrigues 10878 (NY); rio Uaupés, Taracua, R. E. Schultes & F. López 9687 (GH, MO).

Hortia vandelliana Groppo, sp. nov. TYPE: Brasil. Amazonas: São Paulo de Olivença, alto Rio Solimões, platô ao sul da cidade, estrada para a localidade de Bom Fim, 25 Nov. 1986 (buds), C. A. Cid et al. 8538 (holotype, SPF; isotypes HAMAB, INPA 2x, NY). Figure 2.

Species a *H. coccinea* foliis comparabili, sed petalis triangularibus, alabastris ovatis atque petalis trichomatibus maioribus differt. A *H. brasiliana* etiam similis, sed alabastris fructibusque minoribus atque nervis foliis non manifestis differt.

Tree or shrub (2-) 4—20 m tall, trunk up to 60 cm diam.; branches erect, glabrous; outer bark scarcely fissured, the inner bark pale yellow. Leaves chartaceous to strongly coriaceous, patent to ascending, glabrous, petiolate; blade 10—22.2 x 4.1—7.2 cm, with abundant pellucid dots, apparently lustrous on adaxial surface, dull on the abaxial surface, obovate, the apex rounded, seldom retuse, the margin entire, revolute, thickened, the base attenuate to decurrent; midrib thick, flat on the adaxial surface, prominent below, the secondary veins in 10—12 pairs diverging from midrib at 35°—53° (60°), immersed in the mesophyll on both faces, usually not visible on the abaxial surface, not united in an inframarginal vein, the tertiary veins not visible on both surfaces, immersed in the mesophyll; petiole 1.2—2 (-3) cm long, sometimes not clearly distinct from blade, winged, thickened at base. Inflorescence a pleiothyrsoïd, 9—13 x 6—11

cm, the branches terete, minutely fissured transversely; bracts and bracteoles triangular, the proximal ones ca. 3 x 5 mm, not crowded at base of inflorescence, the distal ones ca. 0.5 x 1 mm, ciliate; thickness of the axis 0.6 – 0.7 cm at base, 0.2 cm after the 4th order of ramification; pedicels ca. 1.5 mm long. Flowers 5-merous, ca. 8 mm in diameter; buds ovoid; calyx cotyliform, 5-lobed, the lobes triangular, ca. 1.4 mm long, obtuse or acuminate, not ciliate; petals 5, pink, triangular, ca. 4 x 2.5 mm, apiculate, with a tuft of thichomes on the base of the adaxial face, the trichomes straight, 0.5–0.9 mm long; filaments ca. 4 x 0.9 mm, inserted on the apex of the disc; anthers ca. 2.5 mm long, oblong; disc cotyliform, 5-lobed, fleshy, adnate to a short gynophore; gynoecium ovoid, ca. 3 x 2 mm, the base immersed in the disc; ovary slightly 5-lobed, raised upon the gynophore; style conical, ca. 1 mm long. Fruit an ellipsoid berry, ca. 3.5 x 2.5 cm, green or light yellow when mature; seeds conical, ca. 8–6 mm, the testa blackened, the hilum basal; cotyledons 5–6 x 4 mm, oval.

Distribution and habitat. Two of the six specimens of *Hortia vandelliana* (the type collection and *Silva 532*) have been collected in the eastern of the state of Amazonas, Brazil, where it occurs in the Rio Solimões basin, in amazonian “caatinga” (arborescent vegetation on sandy soils) and in “terra firme” forest (non-inundated tall forest); another two collections (*Ribeiro 1026*, and *Fróes 28029*) are from river margins of Rio Negro basin, on sandy or clay soils. There is one record from the department of Amazonas, Venezuela, and another from Cura-ci-ha range (600m of altitude), state of Roraima, Brazil (fig. 3). The species was collected with flowers in June and November, and with fruits in February, March, and July.

The shape, size, and nervation of the leaf blade of this species are similar to those of *H. coccinea* Spruce ex Engl. *Hortia vandelliana* differs from that species, however, by a petiole that is sometimes indistinct (vs. clearly distinct) from the blade, by smaller (8 mm vs. 14 mm in diameter) flowers, and by the triangular (vs. oblong) petals bearing longer trichomes (0.5–0.9 vs. 0.2–0.3 mm) that are present just as tuft on the base (vs. whole) of the the adaxial surface.

The flowers of *Hortia vandelliana* are smaller than those of *H. brasiliiana* Vand. ex DC. (8 mm vs. 13 mm in diameter), but similar in all other aspects. In *H. vandelliana* the secondary and tertiary veins are immersed in the leaf blade, while in *H. brasiliiana* they are evident and prominent. In *H. vandelliana* (vs. *H. brasiliiana*) the secondary veins diverge from the midrib at less obtuse angles [35–53(60°) vs. 60–69°] and the fruits are smaller (ca. 3.5 x 2.5 cm vs. 4.5–5.5 x 4.5 in *H. brasiliiana*) and globose to obovoid (vs. ellipsoid).

The specific epithet is in honour of Domenico (Domingo or Domingos) Vandelli (1730–1816), Italian physician and botanist who described the genus *Hortia*.

No economic uses or common names are reported for this species.

Paratypes. BRAZIL. **Amazonas:** Carauari, Rio Juruá, Poço Juruá I, A. S. L. da Silva, N. A. Rosa & R. P. Bahia 532 (INPA); São Gabriel da Cachoeira, rio Içana, perto da cachoeira Malacacheta, R. L. Fróes 28039 (IAN), Iuareté, margem do rio Uaupés, B. G. S. Ribeiro 1026 (MG). **Roraima:** Rio Uraricoera, Serra Cura-ci-ha, J. Murça-Pires, W. A. Rodrigues, N. A. Rosa & G. Ranzani (INPA, MBM, MG). VENEZUELA. **Amazonas:** Guainía; along road from Maroa to Yabita, ca. 700 m from Yabita, P. Acevedo-Rodriguez, G. Aymard, P. E. Berry & R. Schargel 10285 (NY).

Acknowledgments. The first author thanks the curators of the herbaria GH, HAMAB, IAN, INPA, MBM, MG, MO, NY, and RB for the loan of specimens, especially to the curator of the New York Botanical Garden Herbarium (NY), for the

gift to SPF of important collections of *Hortia*; Eduardo Kickhöfel for the illustration; and Jacquelyn Kallunki for both her helpful suggestions and improvements to the English text and her constant and enthusiastic help. Financial support from FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, grant no. 00/07401-0) is dully acknowledged.

Literature Cited

- Engler, A. 1931. Rutaceae. Pp. 187–359 in: A. Engler & K. Prantl (eds.), Nat. Pflanzenfam. 2nd ed., Vol. 19a. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Hickey, L. J. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. Pp. 25–39 in C. R. Metcalfe & L. Chalk (eds.), Anatomy of the dicotyledons. 2nd ed., Vol. 2. Clarendon Press, Oxford.
- Radford, A. E., W. C. Dickinson, J. R. Massey & C. R. Bell. 1974. Vascular plant systematics. Harper & Row, New York.
- Spjut, R. W. 1994. A systematic treatment of fruit types. Mem. New York Bot. Gard. 70: 1-181.
- Weberling, F. 1989. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge University Press, Cambridge.

Legends of the figures:

Fig. 1. *Hortia nudipetala*. A. Habit with detail of the venation and inframarginal vein on the abaxial surface of the leaf. B. Flower. C. Bud. D. Gynoecium. E. Gynoecium in longitudinal section. F. Petal. G. Stamen. H. Stamen with open thecae. I. Same in abaxial view. J. Immature fruit, note the remnant of the style. K. Immature fruit in longitudinal section. L. Two ovules, the lower one aborted. (A-I and L from Lima *et al.* 3278; J-K from Schultes & López 9687).

Fig. 2. *Hortia vandelliana*. A. Habit, in the detail, fissures in the axis of the inflorescence. B. Leaves. C. Bud. D. Bud with two petals and two stamens removed. E. Petal, adaxial view. F. Gynoecium of two flowers in longitudinal section. G. Fruits. H. Seed. I. Seed in longitudinal section, showing embryo (part of endosperm on the right). (A, C-F from Cid *et al.* 8538; B, left leaf from Silva *et al.* 532, right leaf from Murça-Pires *et al.* 16945; G-I from Murça-Pires *et al.* 16945).

Fig. 3. Known distributions of *Hortia nudipetala* (star) and *H. vandelliana* (squares) in Brazil and Venezuela.

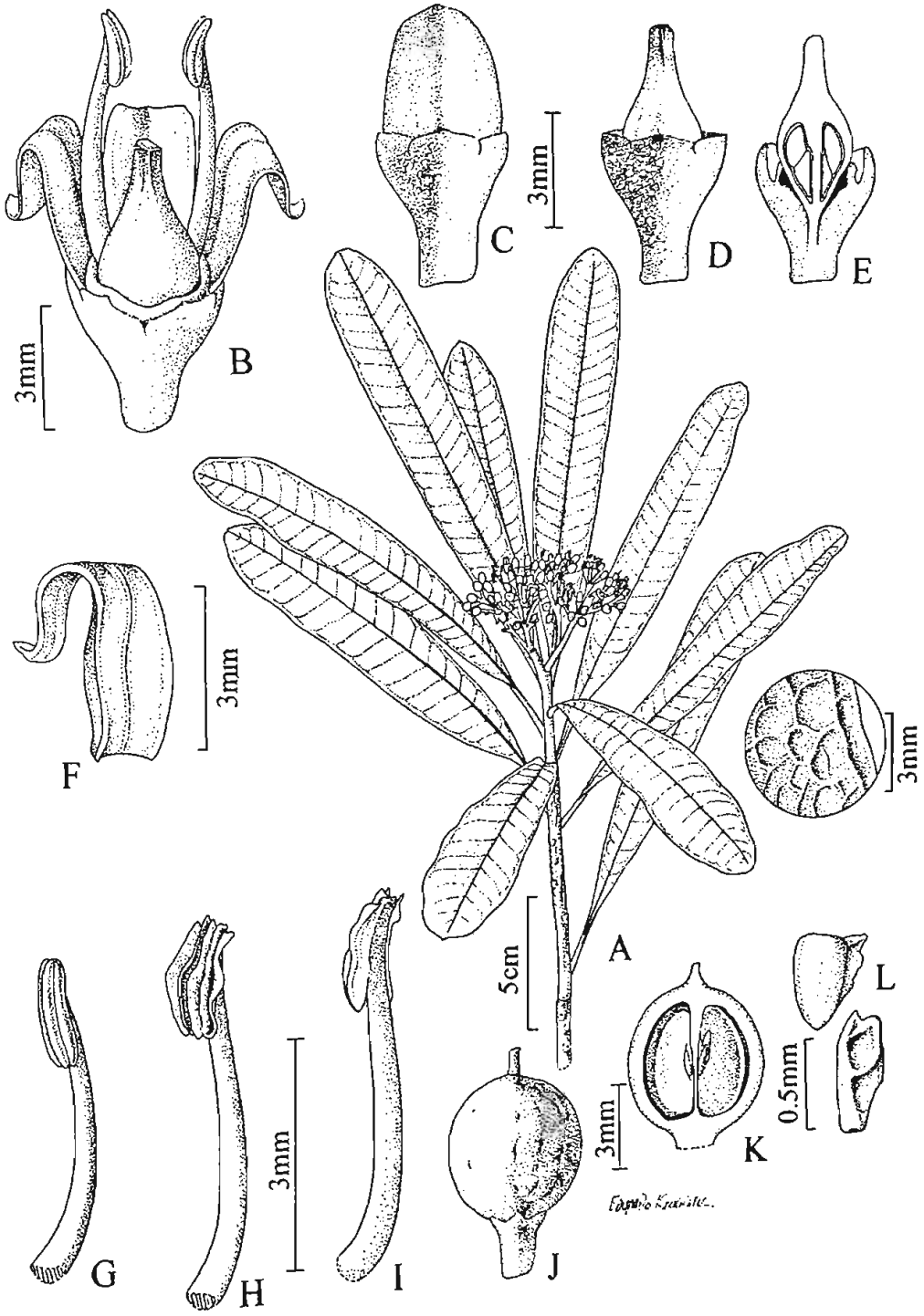


Fig. 1

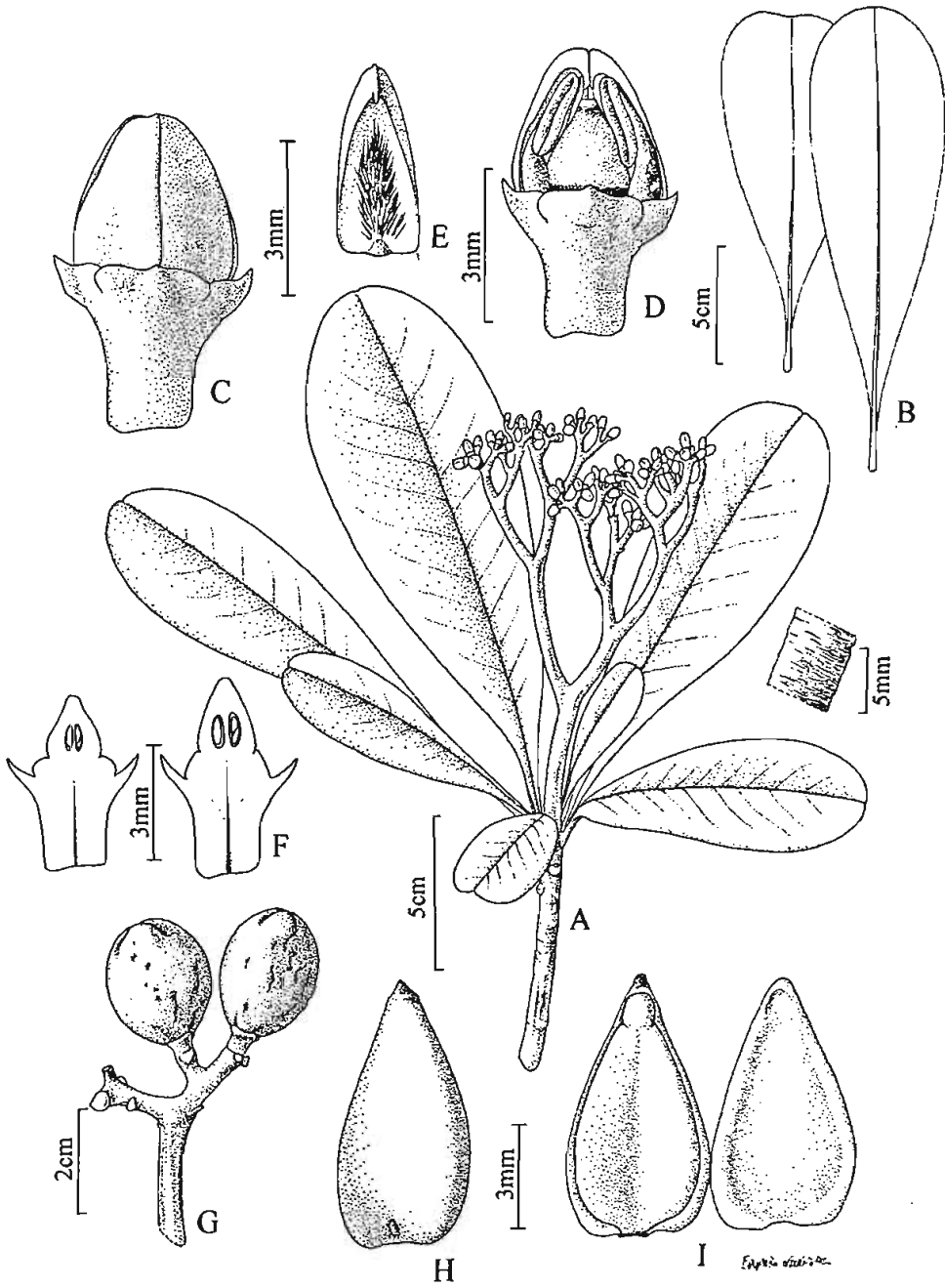


Fig. 2

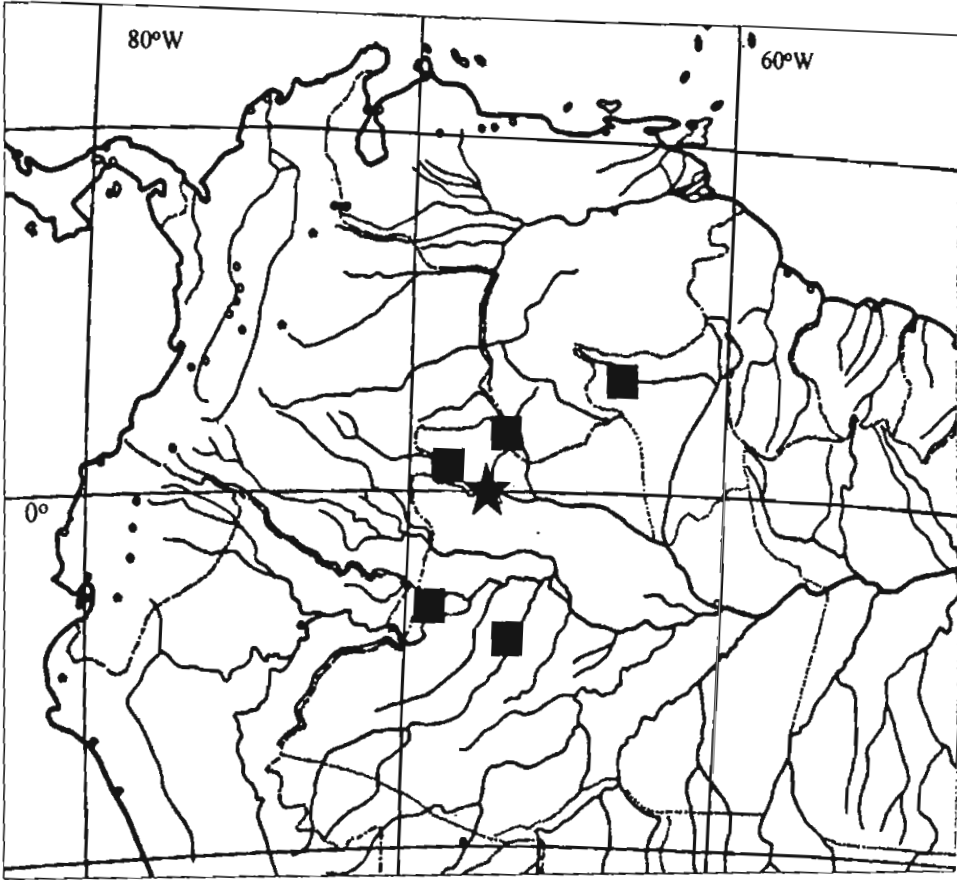


Fig. 3

M. Groppo & J. R. Pirani

Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Caixa Postal 11461, 05422-970, São Paulo, Brazil. E-mail: groppojr@hotmail.com

During the course of a taxonomic revision of the genus *Hortia* Vand. (Rutaceae), it was necessary lectotypify three names in the genus, because of the destruction of the holotypes at B during World War II. One of the names is also formally synonymized. The first or only name given below is the one being typified, and the current name of the taxon is shown in bold.

1. *Hortia coccinea* Spruce ex Engl. in Mart. & Eichl., Fl. Bras. 12(2): 183. 1874. Type: Brazil, Amazonas, "secus Rio Negro, inter Barcellos et San Gabriel," Dec 1851, Spruce 2006 - holotype B, destroyed; lectotype (designated here): K!, isoelectotypes BM!, C, GH 2x!, K!, MG!, NY 2x!; photo of the lectotype of K at NY!; photo of the isoelectotype of C at GH! and MO! (both neg. 22048).

The specimen at B used by Engler to describe *Hortia coccinea* (Spruce 2006) was destroyed during World War II. The examined duplicates of this collection cited above have showed a relatively good state of preservation. One of the duplicates at K, with a label stating "Uacauaca (in low forest adjacent to inundated campo)" as the type locality, was chosen as lectotype. Only in that material this more precise locality appears (not cited by Engler in the protologue), and it bears more leaves and flowers than other duplicates. Images of the isoelectotypes of NY can be easily accessed on-line (in the New York Botanical Garden's Vascular Plants Types Catalog, www.nybg.org).

The *Index Kewensis* erroneously cites Bentham as the author of *Hortia coccinea* (*H. coccinea* Benth. ex Engl.).

2. *Hortia longifolia* Spruce ex Engl. in Mart. & Eichl., Fl. Bras. 12(2): 184. 1874. Type: Brazil, prope Barra, prov. Rio Negro, March - Aug 1851, Spruce 1484 - holotype B, destroyed; lectotype (designated here): K!; isoelectotypes BM!, C, GH!, K 2x!, MG!, NY!; photo of the lectotype at NY! (neg. 2872); photo of the isoelectotype of C at F!, GH!, IAN! and MO! (all. neg. 22049).

The specimen at B used by Engler to describe *Hortia longifolia* (Spruce 1484) was destroyed during World War II. One of the duplicates of this collection deposited at K was chosen as lectotype. That material bears more flowers and leaves, and a label with a little description of the specimen, besides a drawn of a fruit, both made very probably by Spruce. An image of the isoelectotype at NY can be accessed at the New York Botanical Garden's Vascular Plant Type Catalog, in the same URL cited above.

As in *Hortia coccinea*, the *Index Kewensis* erroneously cites Bentham as the author of *H. longifolia* (*H. longifolia* Benth. ex Engl.).

¹ Artigo enviado à *Taxon*, abril de 2004

In the description of *Hortia megaphylla*, Taubert (1892) cited just one collection examined (Glaziou 13656). He did not cite the type locality, only "Brasilia, verisimiliter boreali loco non indicato", and an observation of Schwacke that the material had been collected maybe in Amazonia. It agrees with the known distribution of *H. longifolia* Spruce ex Engl. (the correct name of this species, see comments below) that has an exclusively Amazonian distribution.

In a duplicate of Glaziou 13656 at K, however, the "environs of Rio de Janeiro" is signed as the locality of collection. This discrepancy appears also in a material deposited at P. In that material, there are two labels (one in ink and another in pencil), both informing that the collection was made from a shrub cultivated at Quinta de São Christóvão, Rio de Janeiro, and planted by Riedel in April 16, 1881. Glaziou (n. 13656) appears as the collector in the label in ink, but not in the other, where "Schw. III.472" (clearly with another pencil) is written in the bottom right. A collection at R, made in Manaus (Brazilian Amazonia), by Schwacke, bears exactly the number III.472. Thus, the collections Schwacke III.472 (from Manaus) and Glaziou 13656 are the same. According Stafleu & Cowan (1976-1988, vol. 5, p. 415), "Schwacke made several of his collections available to Glaziou who sometimes labelled them as having been collected by himself. Several Glaziou collections labelled to come from the neighborhood of Rio de Janeiro are actually Schwacke collections from Amazonas." This appears to be exactly the case with the type collection of *H. megaphylla*.

The specimen at B used by Taubert (1892) to describe *Hortia megaphylla* ("Glaziou 13656", indeed Schwacke III.472 as explained above) was destroyed during World War II. The duplicate deposited at P was chosen as lectotype. Besides it has much more flowers and buds than the materials from K and R (isolectotypes), this material bears the two labels that much helped to solve the confusion about the type collection.

Ducke (1922, p. 182), when he synonymized *Hortia duckei* Huber with *H. longifolia*, noted that Huber (1909) had examined only young buds to establish his new species, using the shape of the buds as the strongest difference between his species and *H. longifolia* (buds ovoid against oblong in the latter). The buds of *H. longifolia* are, indeed, ovoid when young, but they become oblong just before anthesis. In the same work, when examining a collection made by Ule deposited at MG (Ule 8926!) and identified as *Hortia megaphylla* Taub. *in schedis*, Ducke commented that this material belonged to *H. longifolia*, without, however, making the synonymy. We agree with Ducke and *H. megaphylla* Taub. is here formally synonymized with *H. longifolia*, on base of the study of the types of the two species.

Acknowledgments

The authors thanks the curators of the herbaria (for the loan of specimens), especially to the curator of the herbarium NY, for the gift of important collections of *Hortia* to SPF; the Fundação Botânica Margaret Mee, by a award granted to the first author, that allow him to work at K and visit BM and P herbarium; Victoria Noble (BM), Cecile Aupic and Marc Pignal (P), for their help in consult the collections; Jacquelyn Kallunki, for her important suggestions and improvements to the English text in a earlier version, and for her constant and enthusiastic support; and to FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, grant no. 00/07401-0) for the financial support.

Literature Cited

- Ducke, A.** 1922. Plantes nouvelles ou peu connues de la région amazonienne (II^e partie). *Arch. Jar. Bot. Rio de Janeiro* 3: 3-281.
- Engler, A.** 1874. *Rutaceae*. Pp. 75-196 in: Martius, C. F. P. & Eichler, A. G. (eds.) *Fl. Bras.* vol. 12, pt. 2. Typographia Regia, Lipsiae.
- Huber, J.** 1909. Materiaes para a flora amazonica VII. Plantae Duckeanae austro-guyianenses. *Bol. Mus. Goeldi Paraense Hist. Nat. Ethnogr.* 5(2): 294-436.
- Stafleu, F. A. & Cowan, R. S.** 1976-1988. *Taxonomic literature*. Ed. 2. vols. 1-7. Scheletema & Holkema, Utrecht/Antwerpen.
- Taubert, P.** 1892. Plantae Glaziovianae novae vel minus cognitae. *Bot. Jahrb.* 15(2) (Beibl. 34): 3-6.