

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**

**Estudos Filogenéticos em Violaceae  
com ênfase na Tribo Violeae  
e Revisão Taxonômica dos Gêneros  
Lianescentes de Violaceae  
na Região Neotropical**

**Juliana de Paula-Souza**

**São Paulo, 2009**



**Juliana de Paula-Souza**

**Estudos Filogenéticos em Violaceae com ênfase na Tribo  
Violeae e Revisão Taxonômica dos Gêneros Lianescentes  
de Violaceae na Região Neotropical**

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

**Orientador: Prof. Dr. José Rubens Pirani**

**São Paulo  
2009**

## Ficha catalográfica

---

Paula-Souza, Juliana de

Estudos Filogenéticos em Violaceae com ênfase na  
Tribo Violeae e Revisão Taxonômica dos Gêneros  
Lianescentes de Violaceae na Região Neotropical

259 páginas

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

1. Violaceae 2. *Anchietea* 3. *Calyptrion* 4.  
*Corynostylis* 5. *Hybanthopsis* 6. Taxonomia 7. Filogenia

I. Universidade de São Paulo. Instituto de  
Biociências. Departamento de Botânica.

### COMISSÃO JULGADORA:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

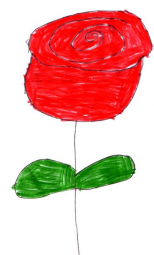
---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

AO  
DANIEL



*A violeta mais bela que amanhece  
N o vale, por esmalte da verdura,  
Com seu pálido lustre e fermosura,  
Por mais bela, V iolante, te obedece.*

*Perguntas-me por quê? Porque aparece  
E m ti seu nome e sua cor mais pura,  
E estudar em teu rosto só procura  
Tudo quanto em beldade mais floresce.*

*Oh luminosa flor, oh S ol mais claro,  
Ú nico roubador de meu sentido,  
N ão permitas que Amor me seja avaro!*

*Oh penetrante seta de Cupido,  
Que queres? Que te peça, por reparo,  
S er, neste vale, E neias desta Dido?*

*L uís V az de Camões*

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de expressar aqui meus mais sinceros agradecimentos a todos que de alguma forma, contribuíram na realização deste trabalho.

À Fundação de Amparo à Pesquisa no Estado de São Paulo (FAPESP), pela bolsa concedida no doutorado e pelo apoio ao longo desses quase 10 anos de estudos com as Violaceae;

À Pró-Reitoria de Pós-Graduação da Universidade de São Paulo, pela concessão de auxílio financeiro para visita aos herbários europeus;

À Myndel Botanica Foundation, pelo financiamento da maior parte das atividades de campo desta tese e também pelo auxílio à visita aos herbários europeus e norte-americanos;

Ao IAPT (International Association for Plant Taxonomy), pela concessão de auxílio para visita a herbários norte-americanos;

À Society of Systematic Biologists (SSB), pelo auxílio concedido ao desenvolvimento das atividades no Laboratory of Vascular Plant Systematics and Evolution, Department of Environmental and Plant Biology, Ohio University;

Ao Instituto Plantarum, pelo apoio logístico em diversas atividades de campo;

Ao Departamento de Ciências Biológicas (ESALQ) e ao Departamento de Botânica (IB/USP), por disponibilizar instalações, equipamentos, materiais e tudo que foi necessário para o desenvolvimento deste estudo em todas as suas etapas;

À Dra. Helaine Carrer, chefe do Centro de Biotecnologia Agrícola (CEBTEC/ESALQ), por disponibilizar o laboratório, reagentes e funcionários e por todo o apoio no início das atividades relacionadas à obtenção das sequências utilizadas no estudo filogenético;

Ao Dr. Vinicius Castro Souza, orientador que me acompanhou desde a época em que o reconhecimento de uma Solanaceae no campo era motivo de admiração. Obrigada por ter me envolvido em tantos projetos e por ter criado oportunidades que contribuíram para minha formação profissional e pessoal;

Ao Dr. José Rubens Pirani, pela oportunidade e pela confiança em aceitar orientar um trabalho já em andamento e à distância, pela disponibilidade, prontidão e compreensão com que sempre tratou meus assuntos, pelo aprendizado intensivo que me proporcionou em tão pouco tempo e por aprimorar minhas habilidades, pelas sugestões sempre empolgadas e pela leitura cuidadosa dos textos (e emails às vezes verborrágicos...), e por me conceder o privilégio de fechar com chave de ouro essa etapa de minha vida acadêmica;

À Dra. Maria Luiza Salatino, por ter disponibilizado o uso do Laboratório de Fitoquímica (IB/USP) no início deste projeto, pelo apoio e sugestões valiosas;

Aos funcionários dos laboratórios onde desenvolvi as atividades da tese, Zé, Ony e Vitor (ESALQ), Abel, Fabi e Mourisa (IB) e Fátima (CEBTEC), pela ajuda e acima de tudo, pela paciência;

Aos curadores dos herbários que disponibilizaram suas coleções, pela acolhida e apoio durante minhas visitas e por responder positivamente às solicitações de empréstimo de materiais, sem os quais a qualidade deste estudo seria comprometida. Em especial, agradeço à curadoria dos herbários ESA e SPF, pelo espaço e facilidades concedidos;

Ao Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, na pessoa do Dr. Laurent Gauthier, por disponibilizar um espaço e fornecer todas as condições para o desenvolvimento das minhas atividades em Genebra, incluindo os trâmites relacionados ao recebimento de empréstimo de outros herbários europeus. Agradeço em especial ao Dr. Mathieu Perret, pela ajuda no processamento dos dados relacionados ao estudo filogenético, por disponibilizar equipamentos e pelas valiosas sugestões quanto aos parâmetros mais razoáveis a serem utilizados pelo programa, ao Nicolas Fumeaux, pela prontidão e eficiência em não deixar faltar absolutamente nada, pela paciência e pelas horas extras que tantas vezes deve ter feito por minha causa. Aos amigos queridos Alain Chautems, Gabrielle Barriera e Aïcha Ngouh, por tornar minha estadia em Genebra tão agradável;

À Dra. Sue Zmarzty e à Gill Challen, do Royal Botanic Gardens, Kew, por todo apoio que me deram em Londres. À Sue, além disso, pelas valiosas discussões sobre as Violaceae;

À Alba Arbelaez, do Missouri Botanical Garden, pelo apoio em Saint Louis, pela empolgação e por tornar minha estadia nos Estados Unidos muito mais latina;

Ao Department of Environmental and Plant Biology, Ohio University, pela oportunidade de desenvolver as atividades de laboratório para obtenção das sequências relacionadas ao estudo filogenético, em especial ao Dr. Phil Cantino e ao Dr. Harvey E. Ballard Jr. À Connie Pollard, agradeço pelo apoio na transferência do grant concedido pela SSB, e pelo auxílio durante todo meu período como visitante na Ohio University;

Ao Harvey, meu “guru” Violólogo, pelo entusiasmo e paixão contagiantes pelas violetas, pelo enorme incentivo que tem me dado ao longo de todos estes anos. Obrigada pelo reconhecimento de meu trabalho e pelas inúmeras cartas de recomendação sempre entusiasmadas que certamente influenciaram positivamente na concessão dos grants.

Agradeço a você e ao Andrew pela carinhosa acolhida em Ohio e por me fazer sentir em casa nos dois meses que vivi em Athens;

Aos meus amigos em Athens, Jennifer DeMuria, Michael Dodson, Melanie Schori, Jason Larson, Aliya Donnell, Ben Flicker, Chris Havran, Yunjing Wang, pela companhia e pela ajuda durante minha estadia aí;

Ao meu querido grande amigo Greg Wahlert, pela acolhida não menos carinhosa em Athens, por toda a ajuda e pelas discussões frutíferas e infrutíferas regadas a muitos cafés e scones, pelos autênticos barbecues americanos e pela companhia sempre agradável;

Ao meu primo Juninho, e aos amigos Rosalia Deliapas e James Robinson, pela acolhida e ajuda enquanto estive em NY;

À querida amiga Silvia Ferrucci, pela companhia em tantas viagens de coleta, pelo apoio pessoal e profissional, pela prontidão com que sempre se disponibilizou a me ajudar, e pelo exemplo que é para mim em todos os sentidos;

Ao Klei Sousa, pela rapidez e cuidado na cobertura das pranchas a nanquim;

Aos amigos Cristiane Rodrigues, Silvana Vieira, Suzana Alcântara (IB/USP) e Danila, Fred, Joice, Evandro, André e Simone (CEBTEC), pela ajuda que tantas vezes me deram;

Aos amigos de sempre, botânicos e não botânicos, Fi, Welli, Déia, Gérson, Tsuji, Ju Rando (Jobinha), Paulinha, Dani, Gi, Marcela Furens Morangosa, Pinus, Tiago Rabiscu, Flavinho das Lauraceae, Ingrid, Sandrinha Obando, Maria Farina, Marcelo Trovó, Totávio, Xaxa, Marcinho, Minerim e Aliandra, Rogerim, Faroli, Flavinho Ojuara, Hector, Diego Pestrukio, pela companhia e pelos momentos divertidos na cidade ou no campo, e por acrescentar muito mais risos a este caminho;

À Denise, ao Alexandre e à Vic, pelo carinho, amizade e pela ajuda inestimável em períodos escuros;

Ao meu querido amigo Marcos (Murruga) Bohrer, pelas discussões sempre frutíferas (ainda que nem sempre muito construtivas...), e pela companhia virtual constante, tão bem vinda nas épocas de mochilão;

Às minhas amigas queridas de Ouro Preto, à Inhoq, minha irmãzinha caçula mais ajuizada que eu, pelos anos de amizade e pelo apoio sempre (ainda que remoto!), e à Gu, minha passarinha, pelo capricho, paciência e disposição na elaboração dos mapas, mas principalmente, pelo companheirismo e assistência à distância, e por ter-me aguentado nos últimos meses de tese;

À Alê, minha “deuza” e gurua, amiga xifópaga virtual querida, tenho tantos adjetivos para escrever aqui... mas só esses escaparam da tarja preta... apesar de tu já



saber tuuuudo pelo qual sou “gradissima”, ambas sabemos que massagem no ego é fundamental! Obrigada pelos conselhos e sugestões pra tese e pra vida (por todos os 99% que não sigo e pelo 1% que acho que vale a pena arriscar), e por sua infatigável persistência em dá-los e em tentar me convencer a segui-los. Obrigada pela paciência, pelo ouvido, pelo ombro (as críticas eu dispenso porque tu é ecóloga), pelas hooooras passadas comigo na frente do computador, pela espirtuosidade (rs), pelos frequentes vexames causados por ataques de risos virtuais e pelas discussões polêmicas e acaloradas sobre assuntos sérios e inúteis, incluindo criação do universo, biogeografia, kiwis fêmeas chocas e mastofauna nativa neozelandesa... obrigada, besta!

À Caroli, minha amiguinha querida, por tudo e mais um pouco... pela disposição, por ser uma ótima companhia nos momentos agradáveis e pelo bom humor, pelo ombro e pelos ouvidos nos momentos difíceis, pela ajuda nos mapinhas em muitos relatórios Fapesp, pelas discussões taxonômicas infundáveis sobre as “anxietéias pyrimato” e os “jirânis”;

Ao papito lindo e à mamãe, pelo amor incondicional, pelo incentivo, pela ajuda em tudo, pela paciência inesgotável, e por ter aguentado um bicho do mato raivoso e anti-social em casa nos últimos meses de tese... amo vocês!

Ao Daniel, pelos desenhos mais bonitos deste volume, pelas risadas gostosas, pelos abraços e beijos que só a mamãe ganha e que não raras vezes foram meu único combustível pra continuar até o fim... acima de tudo, obrigada pela paciência estóica que mostrou durante as várias vezes em que os percalços durante esse período o deixaram longe de mim. Este trabalho é pra você... te amo *ab imo corde*...

## ÍNDICE

<b>RESUMO .....</b>	<b>21</b>
<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>23</b>
1. Caracterização morfológica da família e afinidades .....	23
2. Histórico e subdivisão .....	25
3. Importância econômica .....	29
4. A Tribo Violeae e os gêneros lianescentes de Violaceae .....	30
<b>OBJETIVOS .....</b>	<b>33</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>35</b>
1. Levantamento Bibliográfico .....	35
2. Expedições de coleta .....	35
3. Estudo taxonômico .....	35
3.1. Procedimentos gerais .....	35
3.2. Consultas a herbários .....	37
4. Estudo filogenético .....	38
4.1. Amostragem de espécies e seleção de marcadores .....	38
4.2. Obtenção das amostras .....	41
4.3. Obtenção das sequências .....	41
4.4. Análises filogenéticas .....	42
<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO .....</b>	<b>45</b>
<b>I. Estudo taxonômico .....</b>	<b>45</b>
1. Aspectos morfológicos gerais dos gêneros lianescentes de Violaceae na região Neotropical .....	45
1.1. Hábito .....	45
1.2. Indumento .....	45
1.3. Folhas .....	46
1.4. Inflorescências .....	46
1.5. Flores .....	48
1.5.1. Androceu .....	49
1.5.2. Gineceu .....	50
1.6. Frutos .....	51
1.7. Sementes .....	51
2. Sistemas de reprodução nos gêneros lianescentes de Violaceae na região Neotropical .....	59
3. Chaves para identificação dos gêneros lianescentes de Violaceae na região Neotropical .....	63
<b>Anchietea A.St.-Hil. ....</b>	<b>65</b>
1. Chave para identificação das espécies de <i>Anchietea</i> .....	66

2. Descrições das espécies .....	67
2.1. <i>Anchietea exalata</i> Eichler .....	67
2.2. <i>Anchietea frangulifolia</i> (Kunth) Melch. ....	75
2.2.1. <i>Anchietea frangulifolia</i> (Kunth) Melch. ssp. <i>frangulifolia</i> .....	77
2.2.2. <i>Anchietea frangulifolia</i> (Kunth) Melch. ssp. <i>peruviana</i> (Melch.) Paula-Souza, comb. et stat. nov. ....	83
2.3. <i>Anchietea pyrifolia</i> (Mart.) G. Don .....	89
2.4. <i>Anchietea selloviana</i> Cham. & Schtdl. ....	105
2.5. <i>Anchietea ferrucciae</i> Paula-Souza, sp. nov. ....	113
2.6. <i>Anchietea ballardii</i> Paula-Souza, sp. nov. ....	119
<b><i>Calyptrion</i> Ging. ....</b>	<b>121</b>
1. Chave para identificação das espécies de <i>Calyptrion</i> .....	123
2. Descrições das espécies .....	124
2.1. <i>Calyptrion arboreum</i> (L.) Paula-Souza, comb. nov. ....	124
2.2. <i>Calyptrion carthagenense</i> (H. Karst.) Paula-Souza, comb. nov. ....	143
2.3. <i>Calyptrion pubescens</i> (S. Moore) Paula-Souza, comb. nov. ....	149
2.4. <i>Calyptrion volubile</i> (L. B. Sm. & Fernandez-Perez) Paula-Souza, comb. nov. ....	155
2.5. <i>Calyptrion hymenospermum</i> Paula-Souza, sp. nov. ....	161
2.6. <i>Calyptrion piranii</i> Paula-Souza sp. nov. ....	165
2.7. <i>Calyptrion tarumanense</i> Paula-Souza, sp. nov. ....	169
<i>Incertae sedis</i> .....	173
<b><i>Hybanthopsis</i> Paula-Souza .....</b>	<b>175</b>
1. <i>Hybanthopsis bahiensis</i> Paula-Souza .....	175
<b>II. Estudo filogenético.....</b>	<b>183</b>
1. FUSISPERMOIDEAE .....	192
2. LEONIOIDEAE .....	192
3. VIOLIOIDEAE .....	194
3.1. Rinoreeae .....	196
3.1.1. Rinoreinae .....	196
3.1.2. Paypayraloninae .....	198
3.1.3. Hymenantherinae e Isodendriinae .....	199
3.2. Violeae .....	199
3.2.1. Violinae .....	199
3.2.2. Hybanthinae .....	201
3.2.3. O clado lianescente .....	208
<b>III. Biogeografia.....</b>	<b>213</b>
1. Conservação de nicho e inovações-chave em Violaceae .....	213
2. O Clado Lianescente .....	215
2.1. Os gêneros lianescentes neotropicais .....	220
2.2. <i>Anchietea</i> e a Zona Amotape-Huancabamba .....	224
2.3. Padrões de distribuição dos gêneros lianescentes neotropicais .....	227
2.3.1. Distribuição ampla .....	227
2.3.2. Distribuição restrita .....	227

2.3.3. Distribuição muito restrita .....	228
2.3.4. Espécies endêmicas de uma localidade .....	228
2.3.5. Distribuição disjunta .....	229
<b>CONCLUSÕES .....</b>	<b>231</b>
<b>BIBLIOGRAFIA .....</b>	<b>233</b>
<b>Lista de exsicatas .....</b>	<b>249</b>
<b>Índice de nomes científicos .....</b>	<b>257</b>

## ÍNDICE DE TABELAS, MAPAS E FIGURAS

### TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Histórico resumido da classificação supragenérica em Violaceae .....	27
<b>Tabela 2.</b> Lista de taxa e respectivos <i>vouchers</i> utilizados para sequenciamento de trnL-F e rbcL .....	39
<b>Tabela 3.</b> Padrões geográficos e morfológicos observados nas populações andinas de <i>Anchietea</i> , correspondentes a <i>A. frangulifolia</i> ssp. <i>frangulifolia</i> e <i>A. frangulifolia</i> ssp. <i>peruviana</i> .....	76

### MAPAS

<b>Mapa 1.</b> Distribuição geográfica de <i>Anchietea exalata</i> .....	70
<b>Mapa 2.</b> Distribuição geográfica de <i>Anchietea frangulifolia</i> ssp. <i>frangulifolia</i> , <i>A. frangulifolia</i> ssp. <i>peruviana</i> e seus prováveis híbridos .....	84
<b>Mapa 3.</b> Distribuição geográfica de <i>Anchietea pyrifolia</i> .....	92
<b>Mapa 4.</b> Distribuição geográfica de <i>Anchietea selloviana</i> .....	107
<b>Mapa 5.</b> Distribuição geográfica de <i>Anchietea ferrucciae</i> sp. nov. ....	114
<b>Mapa 6.</b> Distribuição geográfica de <i>Anchietea ballardii</i> sp. nov. ....	120
<b>Mapa 7.</b> Distribuição geográfica de <i>Calypttrion arboreum</i> .....	129
<b>Mapa 8.</b> Distribuição geográfica de <i>Calypttrion carthagenense</i> .....	144
<b>Mapa 9.</b> Distribuição geográfica de <i>Calypttrion pubescens</i> .....	150
<b>Mapa 10.</b> Distribuição geográfica de <i>Calypttrion volubile</i> .....	156
<b>Mapa 11.</b> Distribuição geográfica de <i>Calypttrion hymenospermum</i> sp. nov. ....	162
<b>Mapa 12.</b> Distribuição geográfica de <i>Calypttrion piranii</i> sp. nov. ....	166
<b>Mapa 13.</b> Distribuição geográfica de <i>Calypttrion tarumanense</i> sp. nov. ....	170
<b>Mapa 14.</b> Distribuição geográfica de <i>Hybanthopsis bahiensis</i> .....	177
<b>Mapa 15.</b> Distribuição dos táxons lianescentes neotropicais de Violaceae. ....	222
<b>Mapa 16.</b> Distribuição de <i>Anchietea frangulifolia</i> , com a indicação da Zona Amotape-Huancabamba .....	226

### FIGURAS

<b>Figura 1:</b> Variações na disposição das flores nos gêneros lianescentes neotropicais, com detalhe da unidade floral .....	47
<b>Figura 2:</b> Variações no formato das valvas dos frutos em <i>Anchietea</i> .....	53
<b>Figura 3:</b> Variações morfológicas nas sementes em <i>Anchietea</i> .....	55
<b>Figura 4:</b> Variações morfológicas nas sementes em <i>Calypttrion</i> e <i>Agatea</i> .....	57
<b>Figura 5:</b> Esquema de flores masculinas e femininas em <i>Anchietea</i> .....	61
<b>Figura 6:</b> Disposição dos óvulos em <i>A. pyrifolia</i> e <i>A. exalata</i> .....	68
<b>Figura 7:</b> Fotos de <i>Anchietea exalata</i> .....	71
<b>Figura 8:</b> Prancha de <i>Anchietea exalata</i> .....	73
<b>Figura 9:</b> Prancha de <i>Anchietea frangulifolia</i> ssp. <i>frangulifolia</i> .....	81
<b>Figura 10:</b> Prancha de <i>Anchietea frangulifolia</i> ssp. <i>peruviana</i> .....	87
<b>Figura 11:</b> Fotos de <i>Anchietea pyrifolia</i> .....	103
<b>Figura 12:</b> Fotos de <i>Anchietea selloviana</i> .....	109
<b>Figura 13:</b> Prancha de <i>Anchietea selloviana</i> & <i>A. ballardii</i> .....	111
<b>Figura 14:</b> Fotos de <i>Anchietea ferrucciae</i> & <i>A. ballardii</i> .....	115
<b>Figura 15:</b> Prancha de <i>Anchietea ferrucciae</i> sp. nov. ....	117

<b>Figura 16:</b> Fotos de <i>Calypttrion arboreum</i> & <i>C. pubescens</i> .....	137
<b>Figura 17:</b> Foto do hábito de <i>Calypttrion arboreum</i> .....	139
<b>Figura 18:</b> Prancha de <i>Calypttrion arboreum</i> e <i>C. carthagenense</i> .....	141
<b>Figura 19:</b> Prancha de <i>Calypttrion carthagenense</i> .....	147
<b>Figura 20:</b> Prancha de <i>Calypttrion pubescens</i> .....	153
<b>Figura 21:</b> Prancha de <i>Calypttrion volubile</i> e <i>C. hymenospermum</i> sp. nov. ....	159
<b>Figura 22:</b> Exsicata de <i>Calypttrion hymenospermum</i> sp. nov.....	163
<b>Figura 23:</b> Exsicata de <i>Calypttrion piranii</i> sp. nov. ....	167
<b>Figura 24:</b> Prancha de <i>Calypttrion tarumanense</i> sp. nov. ....	171
<b>Figura 25:</b> MEV de sementes e folha de <i>Hybanthopsis bahiensis</i> .....	177
<b>Figura 26:</b> Fotos de <i>Hybanthopsis bahiensis</i> .....	179
<b>Figura 27:</b> Prancha de <i>Hybanthopsis bahiensis</i> .....	181
<b>Figura 28:</b> Árvore de consenso estrito por análise de máxima parcimônia de sequências de rbcL de 77 táxons.....	186
<b>Figura 29:</b> Árvore de análise de bootstrap por máxima parcimônia de sequências de rbcL de 77 táxons.....	187
<b>Figura 30:</b> Árvore de consenso estrito por análise de máxima parcimônia de sequências de trnL-F de 97 táxons .....	188
<b>Figura 31:</b> Árvore de análise de bootstrap por máxima parcimônia de sequências de trnL-F de 97 táxons .....	189
<b>Figura 32:</b> Árvore de consenso estrito por análise de máxima parcimônia de sequências de rbcL e trnL-F de 67 táxons.....	190
<b>Figura 33:</b> Árvore de análise de bootstrap por máxima parcimônia de sequências de rbcL e trnL-F.....	191
<b>Figura 34:</b> Árvore de consenso estrito por análise de máxima parcimônia de sequências de rbcL e trnL-F: Mapeamento das subfamílias <i>Violoideae</i> , <i>Leonioideae</i> e <i>Fusispermoideae</i> na sua circunscrição tradicional .....	193
<b>Figura 35:</b> Árvore de consenso estrito por análise de máxima parcimônia de sequências de trnL-F: Mapeamento das tribos de <i>Violoideae</i> na sua circunscrição tradicional.....	195
<b>Figura 36:</b> Árvore de consenso estrito por análise de máxima parcimônia de sequências de trnL-F: Mapeamento das subtribos de <i>Violoideae</i> e <i>Rinoreeae</i> na sua circunscrição tradicional.....	197
<b>Figura 37:</b> Detalhes das árvores de consenso estrito mostrando as relações entre <i>Viola</i> , <i>Noisettia</i> , <i>Schweiggeria</i> e <i>Allexis</i> , com base em trnL-F e trnL-F + rbcL. Mapeamento dos hábitos de crescimento das espécies amostradas .....	200
<b>Figura 38:</b> Detalhe da árvore de consenso estrito por análise de máxima parcimônia de sequências de trnL-F: Mapeamento dos subgêneros de <i>Hybanthus</i> e das seções atualmente reconhecidas (Schulze 1936, Bennett 1972), e indicação da “Aliança Anchietióide” (Feng 2005) e das sete linhagens de <i>Hybanthus</i> obtidas a partir de dados moleculares .....	203
<b>Figura 39:</b> Detalhes das árvores de consenso estrito mostrando as relações entre as linhagens <i>Hybanthus s.str.</i> e <i>Pigea</i> , com base em rbcL, trnL-F e trnL-F + rbcL .....	204
<b>Figura 40:</b> Detalhes das árvores de consenso estrito mostrando a linhagem <i>Pombalia</i> , com base em trnL-F + rbcL e rbcL: Comparação entre os grupos informais propostos por Sparre (1950) e Schulze (1936).....	207
<b>Figura 41:</b> Detalhes das árvores de consenso estrito mostrando as relações entre as espécies da linhagem <i>Pombalia</i> , com base em trnL-F, trnL-F + rbcL e rbcL: Mapeamento de espécies com filotaxia alterna e oposta.....	208

<b>Figura 42:</b> Detalhes das hipóteses filogenéticas para as relações entre os gêneros lianescentes de Violaceae, com base em trnL-F, rbcL e trnL-F + rbcL .....	209
<b>Figura 43:</b> Detalhes das hipóteses filogenéticas para as relações entre os gêneros lianescentes de Violaceae, com base em trnL-F, rbcL e trnL-F + rbcL: Mapeamento dos fenótipos sexuais e dos tipos de frutos .....	211
<b>Figura 44:</b> Árvore de consenso estrito por análise de máxima parcimônia de sequências de trnL-F de 97 táxons de Violaceae, sobre a qual foi feito o mapeamento dos gêneros de Violaceae entre as zonas climáticas do globo .....	214
<b>Figura 45:</b> Detalhes das hipóteses filogenéticas para as relações entre os gêneros lianescentes de Violaceae, com base em trnL-F: Mapeamento dos tipos de vegetação de ocorrência dos táxons e mapeamento dos ambientes onde ocorrem preferencialmente .....	221

## **RESUMO**

Violaceae é uma família de ampla distribuição geográfica, sendo constituída por 23 gêneros e cerca de 900 espécies. Aproximadamente metade das espécies da família pertence ao gênero predominantemente herbáceo *Viola*, as quais estão concentradas no Hemisfério Norte e áreas montanhosas da região tropical. As espécies arbustivas, arbóreas ou escandentes ocorrem principalmente em regiões tropicais do globo. Conforme tradicionalmente reconhecida, a tribo Violeae é formada por cerca de 600 espécies, a maioria das quais pertencentes a *Viola* e *Hybanthus*, e as restantes estão distribuídas entre *Agatea*, *Anchietea*, *Calypttrion*, *Hybanthopsis*, *Noisettia*, *Orthion* e *Schweiggeria*. A tribo inclui todos os gêneros lianescentes da família - *Agatea* A. Gray, *Anchietea* A.St.-Hil., *Calypttrion* Ging. e *Hybanthopsis* Paula-Souza, sendo *Agatea* o único gênero da tribo que não ocorre nos Neotrópicos, estando restrito à Oceania. O presente trabalho teve como objetivo ampliar o conhecimento atual sobre o grupo, através da revisão taxonômica dos gêneros lianescentes da família que ocorrem na região Neotropical (*Anchietea*, *Calypttrion* e *Hybanthopsis*), além de um estudo filogenético compreendendo praticamente todos os gêneros da família com ênfase em espécies sul-americanas, visando esclarecer as relações entre os representantes da tribo Violeae, e principalmente, buscando um melhor conhecimento das relações entre espécies do polifilético *Hybanthus*. Este estudo confirmou a polifilia da tribo Violeae e de *Hybanthus*, agrupando todas as espécies sulamericanas deste gênero em um clado fortemente sustentado (exceto por *H. nanus*). Os quatro gêneros lianescentes da família também foram agrupados, mas as relações de *Hybanthopsis* neste clado ainda são incertas. Foram encontradas 14 espécies lianescentes de Violaceae nos Neotrópicos, as quais ocorrem exclusivamente na América do Sul (exceto *Calypttrion arboreum*, que avança pela América Central até o México), sendo que *Anchietea* (6 espécies) está amplamente distribuído na América do Sul, *Calypttrion* (7 espécies) ocorre na amazônica (e Mesoamérica com *C. arboreum*) e o monoespecífico *Hybanthopsis* é endêmico de caatingas do sudeste da Bahia no Brasil. Foram feitas 7 lectotipificações, 3 neotipificações, 5 novas combinações incluindo uma mudança de status, e detectadas 5 novas espécies para a ciência (2 de *Anchietea* e 3 de *Calypttrion*).



## SUMMARY

Violaceae is a widespread family, comprising 23 genera and approximately 900 species. Roughly half the species of the family belongs to the predominantly herbaceous genus *Viola*, which are concentrated the Northern Hemisphere and mountain areas at the tropical region. The shrub, tree and lianescent species occur mainly in tropical regions of the world. As traditionally recognized, Viroleae comprises about 600 species, most of them belonging to *Viola* e *Hybanthus*, and the remaining are distributed among *Agatea*, *Anchietea*, *Calypttrion*, *Hybanthopsis*, *Noisettia*, *Orthion* and *Schweiggeria*. The tribe includes all lianescent genera of the family - *Agatea* A. Gray, *Anchietea* A.St.-Hil., *Calypttrion* Ging. and *Hybanthopsis* Paula-Souza, *Agatea* being the only extra-Neotropical genus, which is native to South Pacific islands. The objective of this study is to increase the knowledge we now have about this group of plants, through the taxonomical revision of the Neotropical lianescent genera of Violaceae (*Anchietea*, *Calypttrion* e *Hybanthopsis*), as well as a phylogenetic study including nearly all genera of the family, with emphasis on South American species, with the purpose of enlightening the relationships among taxa within tribe Viroleae, and mostly, searching a better understanding of the relations within species of the polyphyletic *Hybanthus*. This study confirmed the polyphyly of tribe Viroleae and *Hybanthus*, and grouped all South American species of this genus in a strongly supported clade (except for *H. nanus*). The four lianescent genera of the family were also grouped together, although the relationships of *Hybanthopsis* are still unclear in this lianescent clade. Fourteen lianescent species of Violaceae are found in the Neotropics, which occur almost exclusively on South America (except for *Calypttrion arboreum*, which extends through Central America up to Mexico) *Anchietea* (6 species) is widely distributed in South America, *Calypttrion* (7 species) occurs in Amazonia (and Mesoamerica with *C. arboreum*) and the monospecific *Hybanthopsis* is endemic to caatingas at southeastern Bahia in Brazil. Seven lectotypifications, three neotypifications, one status change and five new combinations were made, and five new species were discovered to science (two in *Anchietea* and three in *Calypttrion*).

# **Estudos Filogenéticos na Tribo Violeae (Violaceae) e Revisão Taxonômica dos gêneros lianescentes de Violaceae na Região Neotropical**

## **INTRODUÇÃO**

Violaceae Batsch é uma família cosmopolita, compreendendo 23 gêneros e cerca de 900 espécies (Ballard et al. 2002), das quais 80 são nativas do Brasil. Aproximadamente metade das espécies pertence ao grande gênero predominantemente herbáceo *Viola*, com cerca de 400 espécies e que ocorre nas regiões temperadas do Hemisfério Norte e nas áreas montanhosas tropicais (Cronquist 1988). Os outros dois maiores gêneros da família são *Rinorea* e *Hybanthus*, com distribuição pantropical, enquanto os demais apresentam poucas espécies, as quais estão confinadas a regiões continentais restritas ou arquipélagos (Taylor 1972). Desta forma, observa-se que as espécies herbáceas desta família estão concentradas no hemisfério norte, sendo predominantes nos trópicos as espécies arbóreas, arbustivas ou lianescentes (Hutchinson 1967). A maior diversidade genérica de Violaceae está na América Latina, onde ocorrem 17 dos 23 gêneros da família (Paula-Souza & Ballard 2009). Várias espécies ou mesmo gêneros são endêmicos de localidades muito restritas. Enquanto alguns destes táxons estão protegidos em reservas naturais, como por exemplo, as espécies do gênero endêmico havaiano *Isodendron*, que figuram como "ameaçadas" ou "em perigo", outras, como o gênero monoespecífico *Hybanthopsis*, e *Hybanthus verrucosus*, que são encontrados apenas em regiões restritas no nordeste do Brasil, não estão incluídos em nenhuma área de conservação, e merecem atenção (Paula-Souza & Souza 2003a, Paula-Souza & Souza 2003b).

### **1. Caracterização morfológica da família e afinidades**

As plantas da família Violaceae apresentam uma ampla variação de formas de vida, desde árvores, arvoretas ou arbustos, ervas anuais ou perenes ou menos frequentemente lianas. Possuem folhas alternas ou menos frequentemente opostas (algumas espécies de *Hybanthus* e *Rinorea*), dísticas ou pseudo-verticiladas, simples, inteiras ou glanduloso-serreadas, -denteadas a algumas vezes lobadas ou dissectas, e estípulas são sempre formadas, embora sejam precocemente caducas em muitos casos. Produzem flores solitárias ou dispostas em fascículos, racemos, cimeiras compostas ou simples, sendo cada eixo das inflorescências subtendidos por uma bráctea. Exceto por

*Viola*, os pedicelos florais são sempre articulados, geralmente providos de um par de bractéolas (profilos). As flores são bissexuais ou menos frequentemente unissexuais (em *Melicytus*, *Anchietea*, *Rinorea*), hipóginas ou raramente levemente períginas, às vezes cleistógamas, actinomorfas, levemente (Rinoreae, Leonioideae), ou fortemente (Violeae) zigomorfas. Apresentam cinco sépalas ligeiramente desiguais ou raramente fortemente desiguais entre si, comumente persistentes, de prefloração quincuncial. As pétalas são também cinco, sendo que nas flores zigomorfas a pétala mais inferior é comumente prolongada na base formando um calcar ou giba, envolvendo os apêndices nectaríferos dos dois estames anteriores. A prefloração da corola é coclear, menos frequentemente quincuncial ou raramente convoluta. No androceu de cinco estames (ou três, em *Leonia triandra* Cuatrec.), geralmente os dois anteriores ou todos se mostram providos dorsalmente de apêndices nectaríferos, enquanto os conectivos das anteras são frequentemente providos de apêndices membranáceos estéreis. Os filetes são livres ou mais ou menos unidos entre si, e as anteras comumente unidas ao redor do ovário, produzindo grãos de pólen binucleados, tricolporados ou ocasionalmente tetra ou – pentacolporados. O gineceu é constituído geralmente por três carpelos unidos, mais raramente dois ou quatro ou cinco, mas sempre formando um ovário unilocular com um a muitos óvulos anátropos, crassinucelados, dispostos em placentas parietais. O estilete é único, geralmente distalmente alargado ou modificado de outras maneiras, portando estigma simples ou lobado. O fruto é geralmente uma cápsula loculicida trivalvar, raramente com duas, quatro ou cinco valvas, coriácea, membranácea ou lenhosa, menos frequentemente "baga" e raramente uma noz. Na grande maioria das espécies, as sementes são globosas a levemente ovoides, e menos frequentemente discoides ou fusiformes, geralmente ariladas, com embrião reto de cotilédones planos envolvidos em endosperma abundante, oleoso, levemente carnosos (Baseado em Hekking 1988; Cronquist 1981; Ballard 2004).

Apesar de seus representantes apresentarem uma variabilidade morfológica bastante extensa principalmente no que se refere a caracteres florais, em termos práticos as Violaceae podem ser reconhecidas pelas folhas glanduloso-serreadas e estipuladas, e por apresentar ovário súpero, tricarpelar e unilocular com placentação parietal, em geral estando presentes também apêndices dos conectivos bem desenvolvidos formando um tubo ao redor do estilete.

De acordo com Ballard (2004), sob o ponto de vista morfológico e embriológico as Violaceae tradicionalmente foram associadas às Passifloraceae, algumas Flacourtiaceae, Salicaceae, Malesherbiaceae e Turneraceae, tendo sido considerada por

Cronquist (1981) como uma família central dentre as Violales. Dados moleculares recentes sustentam estas relações, porém incluindo essas famílias entre as Malpighiales (APG II 2003), e também confirmado a condição monofilética da família Violaceae, incluindo o gênero divergente *Leonia*. Apesar das Malpighiales estarem fortemente sustentadas como um grupo monofilético (Davis et al. 2005), as relações entre as famílias dentro deste clado ainda não são totalmente claras, mas diversos estudos sugerem uma associação entre famílias com placentação parietal e também Goupiaceae (Stevens 2008). Desta forma, análises recentes têm posicionado as Violaceae num clado formado por Salicaceae, Lacistemataceae, Achariaceae e Passifloraceae, sendo frequentemente associada a esta última (Davis et al. 2005, Tokuoka & Tobe 2006, Wikström et al. 2001). Entretanto, apesar das claras afinidades com as famílias mencionadas acima, as Violaceae são relativamente isoladas sob o ponto de vista morfológico e molecular (Ballard 2004).

## **2. Histórico e subdivisão**

Gingins de la Sarraz (1822) referiu que as Violaceae não se constituem numa associação original, do tipo que desafia sem se fragmentar todos os sistemas de classificação, tendo sido formada por “encadeamento”, isto é, pelo agrupamento paulatino de extremos que apresentavam muitas dessemelhanças entre si, por intermediários que aproximavam gradualmente os gêneros, diminuindo imperceptivelmente tais diferenças. Dez anos após sua descrição por Linnaeus em 1753, o gênero *Viola* foi incluído por Adanson (1763) entre as Geraniaceae, e posteriormente entre as Cistaceae por Jussieu (1789). Quando foi finalmente descrita por Batsch (1802), Violaceae (Violariae) incluía gêneros que hoje pertencem a famílias distintas (e. g. *Reseda*, *Impatiens* e *Qualea*), e apenas o gênero *Viola* dentre os que atualmente incluímos nesta família. Dos gêneros de Violaceae que já estavam descritos (*Hybanthus* e seu sinônimo *Pombalia*, *Leonia*, *Paypayrola* e *Melicytus*), apenas *Rinorea* e seus atuais sinônimos foram mencionados na obra de Batsch, tendo sido posicionados em Berberidaceae (Berberinae). Portanto, percebe-se que a princípio a família incluía apenas representantes com flores estritamente zigomorfas (*Viola* e posteriormente, *Jonidium* (= *Hybanthus*)), sendo du Petit-Thouars (1806) o primeiro a associar flores actinomorfas às Violaceae, em sua descrição do gênero *Alsodeia* (= *Rinorea*). Este autor referiu que a única grande diferença que impediria a inclusão de seu novo gênero na família das violetas era simetria floral, mas argumentou que esta característica não deveria ser tomada como sendo de grande importância, já que nos países equinociais as corolas tenderiam à actinormofia e à perda do calcar, o que estaria evidente no então recentemente descrito *Jonidium* (= *Hybanthus*).

A descoberta de novos gêneros e espécies contribuiu para refinar a circunscrição da família; mesmo assim, durante quase um século as Violaceae incluíram gêneros que atualmente pertencem às Ochnaceae, sendo tratados como uma tribo distinta (Sauvagesieae) em diversas propostas de classificação supragenéricas, até que Reiche & Taubert (1895) a excluíram das Violaceae.

Se por um lado as diferenças quanto à simetria floral foram irrelevantes na definição da circunscrição da família, por outro lado esta característica sempre foi base para sua classificação supragenérica, tendo Brown (1818) lançado os primórdios de uma subdivisão dentro da família, ao propor *Alsodinae* como uma seção dentro de Violaceae com flores regulares, incluindo aí *Rinorea* e seus sinônimos até então descritos. O principal foco de controvérsia na classificação supragenérica em Violaceae foi *Leonia*, gênero que ocupou por muito tempo posição incerta em diversos sistemas de classificação, tendo sido primeiramente associados a *Clavija* (Theophrastaceae) por Ruiz & Pavon (1799), e posteriormente a Sapotaceae (Poiret 1813) e Myrsinaceae (Martius 1823[1824], Endlicher 1839) e novamente Theophrastaceae (Richenbach 1828). De Candolle (1844) sugeriu que esse gênero constituísse uma família própria, e finalmente Bentham (1853), concluindo sobre um espécime sul-americano que lhe foi mandado por Spruce, referiu que “the plant becomes a genuine Violaceae of the tribe Alsodeiae), e assim foi tratada em sua classificação na década seguinte (Bentham & Hooker 1862). Melchior (1925), reconhecendo a inclusão de *Leonia* em Violaceae, criou para este gênero uma subfamília própria, Leonioideae. Entretanto, observa-se que de um modo geral, a organização dos grupos em Violaceae pouco se alterou nos diversos sistemas que foram propostos ao longo do tempo (Gingins de la Sarraz 1822, Bentham & Hooker 1862, Baillon 1873, Reiche & Taubert 1895, Melchior 1925, 1925a), tendo sido basicamente criadas novas subdivisões para melhor acomodar dentro das categorias previamente existentes os novos gêneros que eram descritos. Um histórico resumido desses sistemas de classificação supragenérica de Violaceae é apresentado na tabela 1. Hekking (1988) apresentou a última proposta de classificação para a família (a qual foi base para a realização do presente estudo), mais uma vez baseando-se na simetria floral, mas também na prefloração, formato da pétala inferior e fusão dos filetes. A classificação deste autor divide as Violaceae em três subfamílias, duas das quais são monogenéricas, e a maior delas é subdividida em duas tribos, uma delas compreendendo os representantes com flores actinomorfas ou ligeiramente zigomorfas, e outra aqueles táxons com flores fortemente zigomorfas. Feng (2005) refere que a falta de controvérsia no que diz respeito à organização dos gêneros em Violaceae deve-se em parte à não familiaridade de grande parte dos taxonomistas com a maior parte dos táxons, mas também à facilidade com que

**Tabela 1: Histórico resumido da classificação supragenérica em *Violaceae*.**

Gingins de la Sarraz (1822)	Tribo Alsodineae				Tribo Violeae		Tribo Sauvageae	
	Conohoria (=Rinorea), Rinorea, Alsodeia (=Rinorea), Ceranthera (=Rinorea), Pentaloba (=Rinorea), Lavradia (Ochnaceae), Physiphora (=Rinorea), Hymenanthera				Hybanthus, Solea (=Hybanthus), Pombalia (=Hybanthus), Pigea (=Hybanthus), Ionidium (=Hybanthus), Calyptrion, Viola, Noisettia		Sauvagesia (Ochnaceae), Piparea (Flacourtiaceae), etc.	
Bentham & Hooker (1862)	Tribo Alsodeieae		Tribo Paypayroleae		Tribo Violeae		Tribo Sauvagesieae	
	Leonia, Alsodeia (=Rinorea), Scyphellandra (=Rinorea), Gloeospermum, Hymenanthera, Melicytus, Tetrathylacium (=Salicaceae)		Isodendrion, Amphirrhox, Paypayrola		Ionidium (=Hybanthus), Agatea, Corynostylis (= Calyptrion), Viola, Schweiggeria, Anchietea, Noisettia		Sauvagesia, Lavradia, Schuumansia, Neckia (Ochnaceae)	
Baillon (1873)	Série Paypayroleae				Série Violeae		Série Sauvagesieae	
	Leonia, Rinorea (inclui Gloeospermum), Hymenanthera, Melicytus, Isodendrion, Amphirrhox, Paypayrola				Hybanthus, Agatea, Corynostylis (= Calyptrion), Viola, Schweiggeria, Anchietea, Noisettia		Sauvagesia, Lavradia, Schuumansia, Neckia (Ochnaceae)	
Reiche & Taubert (1895)	Rinoreeae		Paypayroleae		Violeae		(OCHNACEAE)	
	Leonia, Rinorea, Gloeospermum, Hymenanthera, Melicytus		Isodendrion, Amphirrhox, Paypayrola		Hybanthus, Agatea, Calyptrion, Viola, Schweiggeria, Anchietea, Noisettia			
Melchior (1925, 1925a)	Subfamília Leonioideae	Subfamília Violeideae						(OCHNACEAE)
	Leonia	Tribo Rinoreeae				Tribo Violeae		
		Subtribo Rinoreinae	Subtribo Hymenantherinae	Subtribo Isodendriinae	Subtribo Paypayrolinae	Subtribo Hybanthinae	Subtribo Violinae	
	Rinorea, Gloeospermum, Alexis	Hymenanthera, Melicytus	Isodendrion	Amphirrhox, Paypayrola	Hybanthus, Agatea	Corynostylis (= Calyptrion), Viola, Schweiggeria, Anchietea, Noisettia		
Hekking (1988)	Subfamília Leonioideae	Subfamília Violeideae						(OCHNACEAE)
	Leonia	Tribo Rinoreeae				Tribo Violeae		
		Subtribo Rinoreinae	Subtribo Hymenantherinae	Subtribo Isodendriinae	Subtribo Paypayrolinae	Subtribo Hybanthinae	Subtribo Violinae	
	Rinorea, Gloeospermum, Alexis, Decorsella, Rinoreocarpus	Hymenanthera, Melicytus	Isodendrion	Amphirrhox, Paypayrola	Hybanthus, Agatea	Corynostylis (= Calyptrion), Viola, Schweiggeria, Anchietea, Noisettia		
Munzinger & Ballard (2003)*	Subfamília Leonioideae	Subfamília Violeideae						(OCHNACEAE)
	Leonia	Tribo Rinoreeae			Tribo Violeae			
		Rinorea, Gloeospermum, Alexis, Decorsella, Rinoreocarpus, Hymenanthera, Melicytus, Isodendrion, Amphirrhox, Paypayrola, Hekkingia			Hybanthus, Agatea, Corynostylis (= Calyptrion), Viola, Schweiggeria, Anchietea, Noisettia, Hybanthopsis, Orthion, Mayanaea			
							Subfamília Fuispermoideae	
							Fuispermum	
							Subfamília Fuispermoideae	
							Fuispermum	

\*Estes autores não propuseram uma nova classificação para a família, apenas incluíram na classificação de Hekking (1988) os gêneros que foram descritos posteriormente.

a maior parte dos gêneros pode ser encaixada em uma das duas grandes subdivisões tradicionalmente aceitas para a família.

Apesar de Violaceae ser um grupo claramente monofilético, as relações evolutivas supragenéricas até recentemente eram bem pouco conhecidas. Conforme apresentado acima, as classificações propostas até o momento (que foram baseadas apenas na morfologia externa) incluíram a maioria dos gêneros nas tribos Violeae ou Rinoreae de Violoideae, entretanto análises moleculares recentes (Feng 2005, Tokuoka 2008) sugerem que nenhuma destas categorias é monofilética. Tais estudos revelaram múltiplas e independentes derivações de gêneros com flores zigomorfas a partir de linhagens actinomorfas, e também têm apontado *Hybanthus* – tradicionalmente bem caracterizado por suas flores gibosas ligeiramente a fortemente zigomorfas - como polifilético, com quatro a sete linhagens distintas representando lógicas relações biogeográficas. Assim, a classificação supragenérica de Violaceae utilizada atualmente não possui respaldo filogenético algum, e a condição polifilética de *Hybanthus* é um ótimo exemplo de como o "tipo floral" evoluiu repetida e independentemente através do longo da história da família. Apesar de ambos os estudos filogenéticos realizados até o momento incluírem grande parte dos gêneros de Violaceae, as evidências disponíveis ainda não são completas o suficiente para elucidar claramente as relações entre todos os gêneros, ou ainda para circunscrever adequadamente alguns táxons, particularmente *Hybanthus* e seus segregados, inclusive porque foram incluídas poucas espécies sul-americanas nas análises realizadas, se comparado ao número de linhagens em que este gênero foi pulverizado. Pode-se observar, entretanto, que os dois maiores gêneros da família – *Viola* e *Rinorea* – são monofiléticos (excluindo-se *Rinorea uxpanapana*, que já havia sido indicada como anômala dentro do gênero desde a sua descrição por Hekking, 1988). Tokuoka (2008) menciona que apenas a subfamília Fuispermoideae se mantém como grupo monofilético, estando Leonioideae mergulhada dentro de Violoideae, fato que já havia sido sugerido por Feng (2005). Outro resultado bastante interessante de ambos os estudos é a forte evidência da existência de um “clado lianescente” em Violaceae, conforme será discutido a seguir. Deste modo, prevê-se uma drástica reorganização supragenérica na família num futuro próximo, incluindo a descrição de novos gêneros a partir da segregação de alguns grupos em *Hybanthus*, sendo necessários para tanto intensos estudos taxonômicos, no sentido de se recircunscrever e caracterizar morfologicamente os táxons segregados. Entretanto, na ausência de uma classificação formal baseada nestas novas evidências filogenéticas, será adotada no presente estudo a classificação de Hekking (1988).

### **3. Importância econômica**

A mais significativa utilização comercial de espécies de Violaceae refere-se àquelas com potencial ornamental, em especial representantes do gênero *Viola*. Neste sentido, destaca-se *V. tricolor* L. (“amor-perfeito”), amplamente empregada na decoração de canteiros e jardins em todo o mundo. Para este fim são também cultivadas, embora em escala mais reduzida, espécies de *Melicytus* (Mabberley 1997) e *Hybanthus*, as quais são conhecidas como “green violets” (Judd et al. 1999). Espécies nativas do Brasil também possuem grande potencial ornamental, infelizmente ainda não explorado, podendo ser citadas algumas espécies de *Anchietea* (principalmente *A. pyrifolia* (Mart.) G.Don), que produzem cápsulas expondo as sementes de cor vermelha ou rósea, e *Hybanthus*, com representantes com flores vistosas de coloração azul a alva. Araújo & Mattos filho (1978, 1978a, 1979) desenvolveram trabalhos sobre anatomia da madeira de espécies de Violaceae, a partir dos quais poderiam ser organizadas chaves de identificação das espécies e gêneros nativos, produtoras de madeiras e outros produtos florestais. Segundo estes autores, a madeira de *Paypayrola* é fácil de trabalhar e apresenta atraentes reflexos prateados. Além disso, podem ser também utilizadas as madeiras de *Leonia* e *Amphirrhox*. Hutchinson (1967) referiu que em algumas partes do Brasil as folhas de *Rinorea laevigata* (Sol. ex Ging.) Hekking são usadas na alimentação, as quais se tornam mucilaginosas quando cozidas. De acordo com Heywood (1978), das folhas de *Viola odorata* L. são extraídos óleos essenciais com os quais são produzidos perfumes, licores e condimentos.

Diversas são as referências da utilização de espécies de Violaceae devido às suas propriedades medicinais. Pio-Corrêa (1931) referiu as propriedades de espécies de *Anchietea* (destacando-se *A. pyrifolia*, que é mais frequentemente encontrada), recomendadas para moléstias de pele e como purgativo. Heywood (1979) referiu que as folhas de *V. odorata* L. são comumente utilizadas para a confecção de um chá no combate à tosse. Destacam-se também algumas espécies de *Calyptrion* e *Hybanthus*, sendo o sistema subterrâneo desta última utilizado como substituto da ipecacuanha-verdadeira (*Psychotria ipecacuanha* Stokes, Rubiaceae). Entretanto, descobertas recentes têm indicado que a importância da família sob o aspecto farmacológico é potencialmente muito mais expressiva. Estudos têm mostrado que as Violaceae são ricas em um grupo especial de proteínas circulares recentemente descobertas, chamadas ciclotídeos, cuja função natural parece ser parte do sistema de defesa das plantas. Estas proteínas possuem uma vasta gama de atividades biológicas, incluindo citotóxicas, sendo um potente agente anticancerígeno, anti-HIV, inseticida e antimicrobiano, conferindo-lhes



um potencial interessantíssimo para pesquisas farmacêuticas e agroquímicas (Trabi et al. 2004., Svängård 2005, Chen et al. 2005, Hallock et al. 2000, Jennings et al. 2005). Até o momento, sabe-se que aproximadamente dois terços das sequências já publicadas de ciclotídeos são derivados de espécies de Violaceae (Trabi et al. 2004, Simonsen et al. 2005, Broussalis et al. 2001). Entretanto, pouquíssimas espécies neotropicais desta família foram submetidas às análises, de forma que certamente este número deverá crescer ainda mais no futuro. Tais proteínas são interessantes não apenas sob o ponto de vista comercial, mas também científico, tendo Simonsen et al. (2005) referido que elas representam uma ferramenta quimiotaxonômica bastante conveniente para a classificação da família, já que, além da facilidade com que são obtidos, os perfis proteicos se mostraram fortemente influenciados pelo isolamento populacional entre as espécies estudadas.

#### **4. A Tribo Violeae e os gêneros lianescentes de Violaceae**

Conforme tradicionalmente reconhecida e definida por Hekking (1988), a tribo Violeae é caracterizada principalmente pela corola ligeiramente a fortemente zigomorfa, sendo uma pétala (em geral, a anterior) distintamente maior que as demais, gibosa ou formando um calcar na base, e pelos filetes (geralmente os dos anteriores) providos dorsalmente de apêndices nectaríferos. A tribo é representada por cerca de 600 espécies, a maioria pertencente a *Viola* e *Hybanthus*, e o restante distribuídas nos demais gêneros da tribo - *Hybanthopsis*, *Orthion*, *Agatea*, *Mayanaea*, *Anchietea*, *Calyptrion*, *Schweiggeria* e *Noisettia*, além de um novo gênero ainda não descrito, proveniente da África (Munzinger & Ballard 2003). Os dois maiores gêneros da tribo são amplamente distribuídos e encontrados em uma ampla variedade de habitats, desde a base de geleiras permanentes acima dos 6000m de altitude e florestas nebulosas de baixa altitude (em *Viola*) até desertos no Velho e Novo Mundos (Ballard 2004).

Na tribo Violeae estão incluídos todos os gêneros lianescentes da família - *Agatea* A. Gray, *Anchietea* A.St.-Hil., *Calyptrion* Ging. e *Hybanthopsis* Paula-Souza, sendo exclusivos da região Neotropical, com exceção de *Agatea*, que é nativo de florestas do Pacífico Sul. De acordo com a classificação tradicional (baseada em Hekking, 1988 e Melchior, 1925), os gêneros lianescentes de Violaceae estariam segregados nas subtribos Violinae (*Anchietea* e *Calyptrion*) e Hybanthinae (*Agatea* e *Hybanthopsis*), distintas, de forma resumida, pela presença de flores calcaradas na primeira e gibosas ou sacadas na última. Entretanto, estudos filogenéticos que incluíram quase todos os gêneros da família (Feng 2005, Tokuoka 2008), reuniram três dos quatro gêneros lianescentes - *Anchietea*,

*Corynostylis* (= *Calyptrion*) e *Agatea* - em um clado fortemente sustentado, com *Anchietea* como grupo-irmão dos demais (o quarto gênero lianescente da família, *Hybanthopsis*, não foi incluído em nenhuma das análises disponíveis até o momento).

Estudos taxonômicos mais completos envolvendo os gêneros lianescentes de *Violaceae* nos Neotrópicos são praticamente inexistentes, e as referências disponíveis resumem-se a floras locais (Eichler 1871, Sparre 1950, Smith & Fernández-Pérez 1954), que na maioria das vezes englobam pouquíssimas espécies de cada gênero. Apesar de não ser muito volumoso em número de espécies, o “clado lianescente” nos Neotrópicos é um grupo bastante complexo taxonomicamente, o que é agravado pela (e provavelmente também reflexo da) escassez de coletas de algumas espécies, principalmente na região amazônica e andina.

## **CONCLUSÕES**

- ✓ Ocorrem na região Neotropical três gêneros lianescentes de Violaceae, compreendendo 15 táxons, sendo seis espécies de *Anchietea* (com duas subespécies), sete de *Calyptrion* e uma de *Hybanthopsis*.
- ✓ O estudo taxonômico detectou a existência de cinco novas espécies para a ciência (duas de *Anchietea*, três de *Calyptrion*), e 10 nomes foram incluídos como sinônimos. Faz-se necessária a designação de sete lectótipos e três neótipos.
- ✓ O nome *Calyptrion* Ging. tem prioridade sobre *Corynostylis* Mart., e o seu uso deve ser restabelecido, sendo necessárias quatro novas combinações.
- ✓ *Anchietea* está representado nos Andes por uma única espécie morfologicamente muito variável. *A. peruviana* foi considerada como subespécie de *A. frangulifolia*, com base na sua distribuição geográfica mais restrita e padrões morfológicos particulares da corola e sementes.
- ✓ *Anchietea* inclui espécies com gineceu 4-carpelar, número incomum dentre as Violaceae, e essa característica tem grande valor na distinção de dois grupos dentro do gênero.
- ✓ As flores em *Anchietea* são predominantemente unissexuais, fenômeno que anteriormente havia sido referido apenas para *Melicytus*, gênero nativo da Oceania.
- ✓ *Violeae* é polifilética, assim como *Hybanthus* s.l. Com exceção de *H. nanus*, todas as espécies sulamericanas amostradas são agrupadas num clado que deverá ser segregado como *Pombalia*, nome mais antigo a ser adotado para designar este grupo.
- ✓ Todos os representantes lianescentes de Violaceae formam um clado fortemente sustentado, porém as relações entre *Hybanthopsis* e os demais gêneros deste grupo ainda são incertas.
- ✓ O desequilíbrio evidente na distribuição entre táxons tropicais e temperados de Violaceae pode ser interpretado à luz dos conceitos de inovações-chave e de conservação e evolução de nichos.

- ✓ A disjunção Pacífico-Neotropical observada no clado lianescente pode ser explicada por dispersão a longa distância, de propágulos de uma linhagem a partir do noroeste da América do Sul em direção às ilhas do Pacífico.
- ✓ A distribuição dos representantes lianescentes neotropicais de Violaceae fornece apoio para a hipótese de uma ligação pretérita entre as florestas secas da América do Sul.

**BIBLIOGRAFIA**

- ADANSON, M. 1763. **Familles des plantes**. v. 2. Paris: Chez Vincent. 640p.
- AINSWORTH, C. 2000. Boys and girls come out to play: The molecular biology of dioecious plants. **Ann. Bot. (Oxford)** 86: 211-221.
- APG II 2003. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Bot. j. Linn. Soc.** 141: 399-436.
- ARAÚJO, P.A.M. & MATTOS FILHO, A. 1978. Estrutura das Madeiras Brasileiras das Angiospermas Dicotiledôneas (XIX). Violaceae (*Amphirrhox longifolia* (A.St.-Hil.) Spreng. e *A. surinamensis* Eichler). **Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro** 22: 29-46.
- ARAÚJO, P.A.M. & MATTOS FILHO, A. 1978a. Estrutura das Madeiras Brasileiras das Angiospermas Dicotiledôneas (XX). Violaceae (*Leonia cimososa* Mart. e *L. glycycarpa* Aubl.). **Rodriguésia** 30 (46): 7-22.
- ARAÚJO, P.A.M. & MATTOS FILHO, A. 1979. Estrutura das Madeiras Brasileiras das Angiospermas Dicotiledôneas (XXI). Violaceae (*Paypayrola grandiflora* Tul. e *P. guianensis* Aubl.). **Rodriguésia** 31 (48): 341-363.
- ARAÚJO, P.A.M. & MATTOS FILHO, A. 1980. Estrutura das Madeiras de Angiospermas dicotiledôneas (XXII). Violaceae (*Rinorea* Aublet). **Rodriguésia** 32(54): 125-129.
- AUBLET, J.B.C. F. 1775. **Histoire des plantes de la Guiane Française**. v. 2. Paris: Pierre-Francois Didot jeune. [621]-976p.
- AUGSPURGER, C.K. 1981. Reproductive synchrony of tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): influence on pollinator attraction and movement. **Ecology** 62: 774-788.
- AYERS, T. 1999. Biogeography of *Lysipomia* (Campanulaceae), a high elevation endemic: An illustration of species richness at the Huancabamba Depression, Peru. **Arnaldoa** 6: 13-28.
- BAEHNI, C. & WEIBEL, R. 1941. Violaceae. *In*: MACBRIDE, J. F. Flora of Peru. **Fieldiana, Bot.** 13(4, 1): p. 56-82.
- BAILLON, H.E. 1873. **Histoire des Plantes**: Violacées. v. 4. Paris: L. Hachette et Cie. [265]-356p.
- BALLARD, H.E. 2004. **The Violaceae** - Family Treatment for Klaus Kubitzki's "Families and Genera of Vascular Plants" Series. Disponível em: <http://oak.cats.ohiou.edu/~ballardh/violetweb/violaceaetreatment.html>. Acesso em: 19jan2004.
- BALLARD, H. E. & SYTSMA, K. J. 2000. Evolution and biogeography of the woody Hawaiian violets (*Viola*, Violaceae): Arctic origins, herbaceous ancestry and bird dispersal. **Evolution** 54(5): 1521-1532.

- BALLARD, H. E., FENG, M. & MUNZINGER, J. K. 2002. Biogeographic Patterns and Trans - Oceanic Dispersal in Violaceae. **Abstracts, Botany 2002 - Botany in the curriculum: Integrating Research and Teaching**. Disponível em: <http://www.botany2002.org/sympos14/abstracts/4.shtml>. Acesso em: 19jan2004.
- BALLARD, H.E., PAULA-SOUZA, J. & FENG, M. 2005. Dismantling the Polyphyletic Genus *Hybanthus* Jacq. (Violaceae). **Abstracts, XVII International Botanical Congress, Vienna, Austria**. p. 169.
- BALLARD, H.E., SYTSMA, K.J. & KOWAL, R.R. 1999. Shrinking the Violets: Phylogenetic relationships of infrageneric groups in *Viola* (Violaceae) based on internal transcribed spacer DNA sequences. **Syst. Bot.** 23(4): 439-458.
- BARKER, N.P., WESTON, P.H., RUTSCHMANN, F. & SAUQUET, H. 2007. Molecular dating of the 'Gondwanan' plant family Proteaceae is only partially congruent with the timing of the break-up of Gondwana. **J. Biogeogr.** 34(12): 2012-2027.
- BARRETT, S.C.H. 1988. The evolution of mating strategies in flowering plants. **Trends plant sci.** 3: 335.
- BARROSO, G.M. 1978. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. 1<sup>a</sup> ed. v. 1. São Paulo: LTC/ EDUSP. 255p.
- BARUCH, Z. & SMITH, A.P. 1979. Morphological and physiological correlates of niche breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. **Oecologia** 38: 71-82.
- BATSCH, A.J.G.C. 1802. **Tabula affinitatum regni vegetabilis**. Weimar: Landes-Industrie-Comptoir. 286p.
- BAWA, K.S. & OPLER, P.A. 1975. Dioecism in tropical trees. **Evolution** 29: 167-179.
- BAWA, K.S. 1980. Evolution of dioecy and modification of sex in flowering plants. **Annual Rev. Ecol. Syst.** 11: 15-39.
- BEHLING, H., ARZ, H.W., PÄTZOLD, J. & WEFER, G. 2000. Late Quaternary vegetational and climatic dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. **Quaternary Science Reviews** 19: 981-994.
- BELL, C. D. & DONOGHUE, M.J. 2005. Dating the Dipsacales: Comparing models, genes, and evolutionary implications. **Amer. J. Bot.** 92(2): 284-296.
- BENNETT, E.M. 1972. A Revision of the Australian Species of *Hybanthus* Jacquin (Violaceae) **Nuytsia** 1(3): 218-241.
- BENTHAM, G. & HOOKER, J.D. 1862. **Genera plantarum: Violarieae**. v. 1, pars I. Londres: A. Black, William Pamplin, Lovell Reeve & Co., Williams & Norgate. p. 115-121.
- BENTHAM, G. 1853. Note on *Leonia cymosa*. **Hooker's J. Bot. Kew Gard. Misc.** 5: 215-216.

- BERRY, P.E. 1982. The systematics and evolution of *Fuchsia* sect. *Fuchsia* (Onagraceae). **Ann. Missouri Bot. Gard.** 69: 1-198.
- BERRY, P. E., HAHN, W. J., SYTSMAN, K. J., HALL, J. C. & MAST, A. 2004. Phylogenetic relationships and biogeography of *Fuchsia* (Onagraceae) based on noncoding nuclear and chloroplast DNA data. **Amer. J. Bot.** 91(4): 601-614.
- BEUZENBERG, E.J. 1961. Observations of sex differentiation and cytotaxonomy of the New Zealand species of the Hymenantharinae (Violaceae). **New Zealand Journ. Sci. (Wellington)** 4: 337-349.
- BREWER, C.A. & SMITH, W.K. 1997. Patterns of leaf surface wetness for montane and subalpine plants. **Plant cell environ.** 20: 1-11.
- BROUSSALIS, A.M., GÖRANSSON, U., COUSSION, J.D., FERRARO, G., MARTINO, V. & CLEASON, P. 2001. First cyclotide from *Hybanthus* (Violaceae). **Phytochemistry** 58: 47-51.
- BROWNLIE, G. 1965. The geographical affinities of the South Pacific Island fern floras. **Pacific Sci.** 19: 219-223.
- BULL, W. 1870. **A Retail List of New, Beautiful and Rare Plants.** v. 54. Chelsea, London.
- BURNHAM, R.J. & GRAHAM, A. 1999. The history of neotropical vegetation: new developments and status. **Ann. Missouri Bot. Gard.** 86: 546-589.
- CARLQUIST, S. 1967. The biota of long-distance dispersal. V. Plant dispersal to Pacific Islands. **Bull. Torrey Bot. Club** 94: 129-162.
- CARTELLE, C. & HARTWIG, W.C. 1996. Macacos sul-americanos: Ossos que são um verdadeiro tesouro. **Cienc. hoje** 21(125): 31-36.
- CCN, 2009. Catálogo Coletivo Nacional de Publicações Seriadas. Instituto Brasileiro de Informação em Ciência e Tecnologia. Disponível em: [http://www. ibict. br/seciao. php?cat=CCN](http://www.ibict.br/seciao.php?cat=CCN). Acessado em: 26abr2009.
- CHARNOV, E.L. & BULL, J. 1977. When is sex environmentally determined? **Nature** 266: 228-230.
- CHASE, M.W. & HILLS, H.G. 1991. Silica gel: an ideal material for field preservation of samples for DNA studies. **Taxon** 40: 215-220.
- CHEN, B., COLGRAVE, M.L., DALY, N.L. ROSENGREN, K.J., GUSTAFSON, K.R. & CRAIK, D.J. 2005. Isolation and Characterization of Novel Cyclotides from *Viola hederacea*. Solution structure and anti-HIV activity of vh-1, a leaf-specific expressed cyclotide. **J. biol. chem.** 280(23): 22395-22405.
- CHEN, Y. , YANG, Q., OHBA, H. & NIKITIN, V.V. 2009. Violaceae *in* Flora of China. eFloras.org. Published on the Internet <http://www. efloras. org> [accessed 22 February 2009]. Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO & Harvard University Herbaria, Cambridge, MA.

- CONNOR, H.E. & EDGAR, E. 1987: Name changes in the indigenous flora, 1960-86 and Nomina Nova IV, 1983-86. **New Zealand J. Bot.** 25: 127.
- CORNER, E.J.H. 1976. **The Seeds of Dicotyledons.** vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press. 311p.
- CRONQUIST, A. 1981. **An integrated system of classification of flowering plants.** New York: Columbia University Press. 1262p.
- CRONQUIST, A. 1988. **The Evolution and Classification of Flowering Plants.** 2<sup>a</sup> ed. New York: The New York Botanical Garden. 555p.
- CRUDEN, R.W. & LLOYD, R.M. 1995. Embryophytes have Equivalent Sexual Phenotypes and Breeding Systems: Why not a Common Terminology to Describe Them? **Amer. J. Bot.** 82(6): 816-825.
- CULLEY, T.M. & KLOOSTER, M.R. 2007. The Cleistogamous Breeding System: A Review of Its Frequency, Evolution, and Ecology in Angiosperms. **Bot. rev.** 73(1): 1-30.
- DAVIS C.C., BELL, C.D., MATHEWS, S. & DONOGHUE, M.J. 2002. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. **Proc. Natl. Acad. U. S. A.** 99: 6833-6837.
- DAVIS, C.C., FRITSCH, P.W., BELL, C.D. & MATTHEWS, S. 2004. High-latitude tertiary migrations of an exclusively tropical clade: evidence from Malpighiaceae. **Int. j. pl. sci.** 165(4 Suppl.): S107-S121.
- DAVIS, C.C., WEBB, C.O., WURDACK, K.J., JARAMILLO, C.A. & DONOGHUE, M.J. 2005. Explosive Radiation of Malpighiales Supports a Mid-Cretaceous Origin of Modern Tropical Rain Forests. **Amer. Naturalist** 165(3): E36-E65.
- DE CANDOLLE, A. 1844. **Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis.** v. 8. Paris: Treuttel & Würtz. 684p.
- DICK, C.W. & WRIGHT, S.J. 2005. Tropical mountain cradles of dry forest diversity. **Proc. Natl. Acad. U. S. A.** 102(31): 10757-10758.
- DON, G. 1831. **A General History of the Dichlamydeous Plants.** v. 1. London: J. G. and F. Rivington et al. 818p.
- DU PETIT-THOUARS, A.A. 1806. **Histoire des végétaux recueillis dans les isles australes d'Afrique.** Paris: Tourneisen fils. 72p.
- DUELLMAN, W.E. & PRAMUK, J.B. 1999. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactilydae) in the Andes of northern Peru. *Sci. Pap. Univ. Kansas* 13: 1-78.
- DUELLMAN, W.E. 1979. The herpetofauna of the Andes: Patterns of distribution, origin, differentiation, and present communities. *In* DUELLMAN, W.E. (ed.) **The South American herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal.** Monograph of the



- Museum of Natural History, No. 7. Lawrence, Kansas: Natural History Museum, University of Kansas. p. 371-459.
- EDWARDS, K.C., JOHNSTONE, C. & THOMPSON, C. 1991. A simple and rapid method for the preparation of plant genomic DNA for PCR analysis. **Nucleic Acids Research** 19: 1349.
- EHLERINGER, J., MOONEY, H.A., GULMON, S.L. & RUNDEL, P.W. 1981. Parallel evolution of leaf pubescence in *Encelia* in coastal deserts of North and South America. **Oecologia** 49: 38-41.
- EICHLER, A.W. 1871. Violaceae. *In*: MARTIUS, C.F.P & EICHLER, A.W. (EDS.). **Flora brasiliensis**. v. 13, pars 1. Leipzig: Frid. Fleischer. p. 345-396.
- ENDLICHER, S. 1839. **Genera plantarum**. Wien: F. R. Beck. 1483p.
- FEAGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. **The principles of pollination ecology**. 3<sup>a</sup> ed. Oxford: Pergamon Press. 291p.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits of phylogenies: an approach using the bootstrap. **Evolution** 39: 783-791.
- FENG, M. 2005. **Floral morphogenesis and molecular systematics of the family Violaceae**. Ph. D. Dissertation, Department of Biological Sciences, College of Arts and Sciences, Ohio University. Athens. 279p.
- FERREYRA, R. 1995. Flora of Peru: Asteraceae, Part 4. **Fieldiana, Bot.** 35: 1-101.
- FJELDSÅ, J. & LOVETT, J.C. 1997. Biodiversity and environmental stability. **Biodiversity and Conservation** 6: 315-323.
- FJELDSÅ, J. 1994. Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. **Biodiversity and Conservation** 3: 207-226.
- FJELDSÅ, J. 1995. Geographical patterns of neoendemic and older endemic species of Andean forest birds: The significance of ecologically stable areas. *In*: CHURCHILL, S. P., BALSLEV, H., E. FORERO & LUTEYN, J. L. (EDS.). **Biodiversity and conservation of neotropical montane forests**. New York: New York Botanical Garden. p. 89-102.
- FONT QUER, P. 1953. **Diccionario de Botánica**. Barcelona: Editorial Labor, S. A. 1244p.
- GENTRY, A.H. 1973. Generic delimitations of Central American Bignoniaceae. **Brittonia** 25: 226-242.
- GENTRY, A.H. 1980. **Bignoniaceae – Part 1 (tribes Crescentieae and Tourrettieae)**. Flora Neotropica Monograph 25. New York: New York Botanical Garden. 150p.
- GENTRY, A.H. 1982. **Bignoniaceae – Part 2 (tribe Tecomeae)**. Flora Neotropica Monograph 25. New York: New York Botanical Garden. 130p.

- GENTRY, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. *In*: BULLOCK, S.H., MOONEY, H.A. & MEDINA, E. (EDS.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 146-194.
- GIL-AD, N.L. 1998. The micromorphologies of seed coats and petal trichomes of the taxa of *Viola* sect. *Boreali-Americanae* (Violaceae) and their utility in discerning orthospecies from hybrids. **Brittonia** 50(1): 91-121.
- GINGINS DE LA SARRAZ, F.C.J. 1822. Mémoire sur la Famille des Violacées. **Mém. Soc. Phys. Genève** 2 (1): 1-28.
- GINGINS DE LA SARRAZ, F.C.J. 1824. Violarieae. *In* DE CANDOLLE, A. P. **Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis**. v. 1. Paris: Treutel et Wurtz. p. 287-316.
- GIVNISH, T.J. & RENNER, S.S. 2004. Tropical intercontinental disjunctions: Gondwana breakup, immigration from the boreotropics, and transoceanic dispersal. **Int. j. plant sci.** 165(4 Suppl.): S1-S6.
- GOOD, R. 1974. **Geography of the Flowering Plants**. 4<sup>a</sup> ed. United Kingdom: Longman Group. 574p.
- GRAHAM, C.H., RON, S.R., SANTOS, J.C., SCHNEIDER, C.J. & MORITZ, C. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. **Evolution** 58(8): 1781-1793.
- GREEN, P.S. 1970. Notes relating to the floras of Norfolk. and Lord Howe Islands, I. **J. Arnold Arbor.** 51: 204-220.
- GREGORY-WODZICKI, K.M. 2000. Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. **Geol. Soc. Amer. bull.** 112(7): 1091-1105.
- GRESSITT, J.L. 1956. Some distribution patterns of Pacific Island faunas. **Syst. Zool.** 5: 11-32.
- GRESSITT, J.L. 1961 Problems in the zoogeography of Pacific and Antarctic insects. **Pac. insects** 2: 1-94.
- HALLOCK, Y.F., SOWDER II, R.C., PANNELL, L.K., HUGHES, C.B., JOHNSON, D.G., GULAKOWSKI, R., CARDELLINA II, J.H. & BOYD, M.R. 2000. Cycloviolins A-D, Anti-HIV Macrocyclic Peptides from *Leonia cymosa*. **J. Org. Chem.** 65: 124-128.
- HARBAUGH, D.T., WAGNER, W.L., ALLAN, G.J. & ZIMMER, E.A. 2009. The Hawaiian Archipelago is a stepping stone for dispersal in the Pacific: an example from the plant genus *Melicope* (Rutaceae). **J. Biogeogr.** 36: 230-241.
- HARTWIG, W.C. & CARTELLE, C. 1996. A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. **Nature** 381: 307-311.

- HAWKINS, B.A. DINIZ-FILHO, J.A.F., JARAMILLO, C.A. & SOELLER, S.A. 2006. Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. **J. Biogeogr.** 33: 770-780.
- HEADS, M. 2005. Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography. **Cladistics** 21: 62-78.
- HEADS, M. 2008. Biological disjunction along the West Caledonian fault, New Caledonia: a synthesis of molecular phylogenetics and panbiogeography. **Bot. j. Linn. Soc.** 158: 470-488.
- HEARD, S.B. & HAUSER, D.L. 1995. Key evolutionary innovations and their ecological mechanisms. **Hist. Biol.** 10: 151-173.
- HEDBERG, O. 1964. Features of Afroalpine Plant Ecology. **Acta Phytogeogr. Suec.** 49: 1-144.
- HEKKING, W.H.A. 1984. Studies on neotropical Violaceae: The genus *Fusispermum*. **Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Ser. C, Biol. Med. Sci.** 87: 121-130, figs. 1-2.
- HEKKING, W.H.A. 1988. **Violaceae – Part 1 (Rinorea and Rinoreocarpus)**. Flora Neotropica Monograph 46. New York: New York Botanical Garden. 207p.
- HEYWOOD, V.H. 1978. **Flowering Plants of the World**. Oxford: Oxford University Press. 336p.
- HOLMGREN, P.K., HOLMGREN, N.H. & Barnett, L.C. 1990. **Index Herbariorum: The Herbaria of the World**. New York: New York Botanical Garden.
- HOFFMANN, M., PAULA-SOUZA, J., FLÄSCHENDRÄGER, A. & RÖSER, M. The gynoecium of male *Anchietaea pyrifolia* (Violaceae): preserved structure with a new function. Submetido para **Flora (Jena)**.
- HOOKER, J.D. 1872. **Curtis's Botanical Magazine Comprising the Plants of the Royal Gardens of Kew and of other Botanical Establishments in Great Britain; with Suitable Descriptions**. v. 98 (v. 28, ser. 3), t. 5960.
- HUNTER, J.P. 1998. Key innovations and the ecology of macroevolution. **Trends Ecol. Evol.** 13(1): 31-36.
- HUTCHINSON, J. 1967. **The Genera of Flowering Plants (Angiospermae)**. Vol. II - Dicotyledones. London: Oxford University Press. p. 326-335.
- ICBN, 2006. MCNEILL, J., BARRIE, F.R., BURDET, H.M., DEMOULIN, V., HAWKSWORTH, D.L., MARHOLD, K., NICOLSON, D.H., PRADO, J., SILVA, P.C., SKOG, J.E., WIERSEMA, J.H. & TURLAND, N.J. (EDITORS & COMPILERS), **International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code) adopted by the International Botanical Congress Vienna, Austria, July 2005**. Disponível em: <http://ibot.sav.sk/icbn/main.htm>. Acessado em: 10dez2008.

- JARAMILLO, C., RUEDA, M.J. & MORA, G. 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. **Science** 311: 1893-1896.
- JARVIS, C. 2007. **Order out of Chaos. Linnean Plants and their Types**. London: The Linnean Society of London. xi + 1016p.
- JENNINGS, C., ROSENGRE, K.J., DALY, N.L, PLAN, M., STEVENS, J., SCANLON, M.J., WAINE, C., NORMAN, D.G. ANDERSON, M. A. & CRAIK, D.J. 2004. Isolation, Solution Structure, and Insecticidal Activity of Kalata B2, a Circular Protein with a Twist: Do Möbius Strips Exist in Nature? **Biochemistry** 44: 851-860.
- JUDD, W.S., CAMPBELL, C.S., KELLOGG, E.A. & STEVENS, P.F. 1999. **Plant Systematics: A Phylogenetic Approach**. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. 464p.
- JUSSIEU, A.L. 1789. **Genera plantarum**. Paris: Viduam Herissant, typographum, . . . et Teophilum Barrois, . . . 498p.
- KARSTEN, H. 1863. **Florae Columbiae**. v. 2, pars 2. Berlin: Ferdinandi Duemmleri successores. 200p.
- KAY, A. 1980. Little Worlds of the Pacific – An essay on Pacific Basin biogeography. **Harold L. Lyon Arbor. lect.** no. 9. 40pp.
- KUNTZE, C.E.O. 1891. **Revisio generum plantarum**. v. 1. Leipzig: Arthur Felix. 374p.
- LAWRENCE, G.H.M., BUCHHEIM, A.F., DANIELS, G.S. & DOLEZAL, H. 1968. **B-P-H. : Botanicum Periodicum Huntianum**. Pittsburgh: Hunt Botanical Library. 1063p.
- LINDER, H.P. & CRISP, M.D. 1995. *Nothofagus* and Pacific Biogeography. **Cladistics** 11: 5-32.
- LINNAEUS, C. 1753. **Species plantarum**. v. 2. Stockholm: Impensis direct. Laurentii Salvii. [561]-1200p.
- LINNAEUS, C. 1759. **Systema naturae**. 10<sup>a</sup> ed. Stockholm: Impensis direct. Laurentii Salvii. [825]-1384p.
- LINNAEUS, C. 1763. **Species plantarum**. 2<sup>a</sup> ed. vol. 2. Stockholm: Impensis direct. Laurentii Salvii. [785]-1684p.
- LÖFLING, P. 1758. **Iter Hispanicum**. Stockholm: Tryckt på direct. Lars Salvii Kostnad. 316p.
- LOMOLINO, M.V., RIDDLE, B.R. & BROWN, J.H. 2006. **Biogeography**. 3<sup>a</sup> ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. 845p.
- LORD, E.M. 1981. Cleistogamy: A tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution. **Bot. rev.** 47(4): 421-449.
- LOWRY II, P.P. 1998. Diversity, Endemism, and Extinction in the Flora of New Caledonia: a Review. *In* PENG, C. -I & LOWRY, P. P. II (EDS.). **Rare, Threatened, and Endangered**

- Floras of the Pacific Rim.** Taipei: Institute of Botany, Academia Sinica, Monogr. Ser. No. 16. p. 181-206.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- MAGALLÓN, S.A. 2004. Dating lineages: Molecular and paleontological approaches to the temporal framework of clades. **Int. j. plant sci.** 165(4 Suppl.): S7-S21.
- MARTIUS, C.F.P. 1823[1824]. **Nova genera et species plantarum**. v. 2. München: C. Wolf. 148p.
- MATTOS FILHO, A. & RIZZINI, C.T. 1968. Madeiras da Bahia. **Anu. bras. econ. florest.** 19(19): 138, 147.
- MAYR, E. 1941. The origin and history of the bird fauna of Polynesia. **Proc. 6th Pacific Science Congress** 4: 197-216.
- MEAVE, J., KELLMAN, M., MACDOUGALL, A. & ROSALES, J. 1991. Riparian habitats as tropical refugia. **Global ecol. biogeogr. Lett.** 1: 69-76.
- MEINZER, F. & RUNDEL, P. 1985. Morphological changes along an altitudinal gradient and their consequences for an Andean giant rosette plant. **Oecologia** 65: 278-283.
- MELCHIOR, H. 1925. Violaceae. *In*: ENGLER, H. G. A. & PRANTL, K. A. **Die Natürlichen Pflanzenfamilien**. ed. 2. v. 21. Leipzig: Wilhelm Engelmann. p. 329-377.
- MELCHIOR, H. 1925a. III. Die phylogenetische Entwicklung der Violaceen und die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse ihrer Gattungen. **Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.** 36: 83-125.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1950. **Anatomy of the dicotyledons: leaves, stem and wood in relation to taxonomy, with notes on economic uses**. v. 1. Oxford: Clarendon Press. 724p.
- MILLER, G.A. 1986. Pubescence, floral temperature and fecundity in species of *Puya* (Bromeliaceae) in the Ecuadorian Andes. **Oecologia** 70: 155-160.
- MITCHELL, C.H. & DIGGLE, P.K. 2005. The evolution of unisexual flowers: Morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. **Amer. J. Bot.** 92(7): 1068-1076.
- MOLAU, U. 1988. **Scrophulariaceae – Part 1 (Calceolarieae)**. Flora Neotropica Monograph 47. New York: New York Botanical Garden. 325p.
- MOLLOY, B.P.J. & CLARKSON, B.D. 1996. A new, rare species of *Melicytus* (Violaceae) from New Zealand. **New Zealand J. Bot.** 34: 431-440.
- MOLLOY, B.P.J. & DRUCE, A.P. 1994. A new species name in *Melicytus* (Violaceae) from New Zealand. **New Zealand J. Bot.** 32: 113-118.

- MORITZ, C., PATTON, J.L., SCHNEIDER, C.J. & SMITH, T.B. 2000. Diversification of rainforest faunas: An integrated molecular approach. **Annual Rev. Ecol. Syst.** 31: 533-563.
- MUNZINGER, J.K. & BALLARD, H.E. 2003. *Hekkingia* (Violaceae), a New Arborescent Violet Genus from French Guiana, with a Key to Genera in the Family. **Syst. Bot.** 28 (2): 345-351.
- MUNZINGER, J.K. 2001. Two new species of *Agatea* (Violaceae) endemic to New Caledonia, with some taxonomic notes and a key to New Caledonian species. **Bot. j. Linn. Soc.** 137: 91-97.
- OLIVEIRA, P.E., BARRETO, A.M.F. & SUGUIO, K. 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. **Palaeogeogr. Paleoclimatol. Palaeoecol.** 152: 319-337.
- OLIVEIRA, P.E., BEHLING, H., LEDRU, M.P., BARBERI, M., BUSH, M., SALGADO-LABORIAU, M.L., GARCIA, M.J., MEDEANIC, S., BARTH, O.M., BARROS, M.A. & SCHEEL-YBERT, R. 2006. Paleovegetação e paleoclimas do Quaternário do Brasil. In SOUZA, C.R.G, SUGUIO, K., OLIVEIRA, A.M.S. & OLIVEIRA, P.E. (EDS.). **Quaternário do Brasil**. Holos, Editora. Ribeirão Preto. p. 52-74.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. & RATTER, J.A. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinburgh J. Bot.** 52(2): 195-203.
- PAGEL, M. 2002. *Encyclopedia of Evolution*. v. 2. New York: Oxford University Press. 1205p.
- PAULA-SOUZA, J. & BALLARD JR., H.E. 2009. **Neotropikey: Violaceae**. Disponível em: <http://www.rbgkew.org.uk/scihort/tropamerica/neotropikey>. Acessado em: 10abr2009.
- PAULA-SOUZA, J. & SOUZA, V. C. 2003a. *Hybanthopsis*, a new genus of Violaceae from Eastern Brazil. **Brittonia** 55(2): 206-210.
- PAULA-SOUZA, J. & SOUZA, V.C. 2003b. A new species of *Hybanthus* (Violaceae) from North-eastern Brazil. **Bot. j. Linn. Soc.** 141(4): 503-506.
- PAULA-SOUZA, J. & SOUZA, V.C. 2003c. **Flora dos Estados de Goiás e Tocantins, Coleção Rizzo: Violaceae**. Goiânia: Universidade Federal de Goiás. 42p.
- PENNINGTON, R. T., PRADO, D. E. & PENDRY, C. A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **J. Biogeogr.** 27: 261-273.
- PENNINGTON, R.T., LAVIN, M., PRADO, D.E., PENDRY, C.A., PELL, S.K. & BUTTERWORTH, C.A. 2003. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. **Philos. Trans., Ser. B** 359: 515–538.

- PIO-CORRÊA, M. 1931. **Diccionario das Plantas Úteis do Brasil e Exóticas Cultivadas**. v. 2. Rio de Janeiro: Ministério da Agricultura.
- POIRET, J.L.M. 1813. **Encyclopédie méthodique**. Botanique supplément. v. 3. Paris: Agasse. 759p.
- POREMSKI, S. & BARTHLOTT, W. (EDS.) 2000. **Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in the tropics**. Ecological Studies, v. 146. Berlin: Springer-Verlag.
- POREMSKI, S., MARTINELLI, G., OHLEMÜLLER, R. & BARTHLOTT, W. 2003. Diversity and ecology of saxicolous vegetation on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. **Divers. distrib.** 4(3): 107-119.
- POREMSKI, S. 2007. Tropical inselbergs: habitat types, adaptative strategies and diversity patterns. **Revista Brasil. Bot.** 30(4): 579-586.
- POWLESLAND, M.H. 1984. Reproductive biology of three species of *Melicytus* (Violaceae) in New Zealand. **New Zealand J. Bot.** 22: 81-94.
- PRADO, D.E. & GIBBS, P.E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. **Ann. Missouri Bot. Gard.** 80: 902-927.
- PRADO, D.E. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. **Edinburgh J. Bot.** 57(3): 437-461.
- PRANCE, G.T. 1996. Islands in Amazonia. **Philos. Trans., Ser. B** 351: 823-833.
- PROCTOR, M. & YEO, P. 1973. The pollination of flowers. London: Harper Collins Publishers.
- QUEIROZ, A. 2002. Contingent predictability in evolution: Key traits and diversification. **Syst. Biol.** 51(6): 917-929.
- RADFORD, A.E., DICKISON, W.C., MASSEY, J.R. & BELL, C.R. 1974. **Vascular Plant Systematics**. New York: Harper & Row, Publishers, Inc. 891p.
- RAVEN, P.H. & AXELROD, D.I. 1972. Plate Tectonics and Australasian Paleobiogeography. The complex biogeographic relations of the region reflect its geologic history. **Science** 176(4042): 1379-1386.
- RAVEN, P.H. & AXELROD, D.I. 1974. Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements. **Ann. Missouri Bot. Gard.** 61(3): 539-673.
- RAVEN, P.H. 1963. Amphitropical Relationships in the Floras of North and South America. **Quart. Rev. Biol.** 38(2): 151-177.
- REICHE, K.F. & TAUBERT, P.H.W. 1895. Violaceae. *In*: ENGLER, H.G.A. & PRANTL, K.A. (EDS.). **Die Natürlichen Pflanzenfamilien**. 1<sup>a</sup> ed. Teil 3, Heft 6. Leipzig: Wilhelm Engelmann. p. 322-336.
- REICHENBACH, H.G.L. 1828. **Conspectus regni vegetabilis**. Leipzig: Carolum Cnobloch. 294p.

- RENNER, S. 2004. Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. **Int. j. pl. sci.** 165(4 Suppl.): S23-S33.
- RENNER, S.S. & RICKLEFS, R.E. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. **Amer. J. Bot.** 82(5): 596-606.
- RICHARDSON, J.E., PENNINGTON, R.T., PENNINGTON, T.D. & HOLLINGSWORTH, P.M. 2001. Rapid diversification of a genus of neotropical rain forest trees. **Science** 293: 2242-2245.
- RICKLEFS, R.E. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. **Ecology** 87(7) Suppl. : S3-S13.
- RIDLEY, H. N. 1930. **The dispersal of plants throughout the world.** Ashford: L. Reeve & Co. 744p.
- RUIZ, H. & PAVON, J. 1799. **Flora peruviana, et chilensis.** v. 2. Madrid: Gabrielis de Sancha. 76p.
- SANMARTÍN, I. & RONQUIST, F. 2004. Southern Hemisphere Biogeography Inferred by Event-Based Models: Plant versus Animal Patterns. **Syst. Biol.** 53(2): 216-243.
- SANTOS, C.M.D. & AMORIM, D.S. 2007. Why biogeographical hypotheses need a well supported phylogenetic framework: a conceptual evaluation. **Pap. avulsos zool.** 47(4): 63-73.
- SARTHOU, C., VILLIERS, J.F. & PONGE, J.F. 2003. Shrub vegetation on tropical granitic inselbergs in French Guiana. **J. veg. sci.** 14: 645-652.
- SCHULZE, G.K. 1936. Morphologisch-systematische Studien über die Gattung *Hybanthus* mit besonderer Berücksichtigung der sudamerikanischen Arten. **Bot. Jahrb. Syst.** 67: 437-492.
- SEBERG, O. 1988. Taxonomy, phylogeny, and biogeography of the genus *Oreobolus* R. Br. (Cyperaceae), with comments on the biogeography of the South Pacific continents. **Bot. j. Linn. Soc.** 96:119-195.
- SIMONSEN, S.M., SANDO, L., IRELAND, D.C., COLGRAVE, M.L., BHARATHI, R., GÖRANSSON, U. & CRAIK, D.J. 2005. A Continent of Plant Defense Peptide Diversity: Cyclotides in Australian *Hybanthus* (Violaceae). **Pl. Cell** 17: 3176-3189.
- SIMPSON, B.B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. **Paleobiol.** 1: 273-294.
- SKRABAL, J., TILLICH, H.J. & WEIGEND, M. 2001. A revision of the *Passiflora lobbii* group (Passifloraceae) including some new species and subspecies. **Harvard Pap. Bot.** 6(1): 309-338.
- SMITH, L.B. & FERNANDÉZ-PÉREZ, A. 1954. Revisio Violacearum Colombiae. **Caldasia** 6 (28): 83-181.



- SMITH, S.A. & DONOGHUE, M.J. 2008. Rates of molecular evolution are linked to life history in flowering plants. **Science** 322: 86-89.
- SOUZA, J.P. 2002. **Levantamento das espécies de *Hybanthus* Jacq. (Violaceae) do Brasil**. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências. São Paulo. 166pp.
- SPARRE, B. 1950. Estudios sobre las Violaceas Argentinas. **Lilloa** 23: 515-574.
- SPJUT, R. 1994. **A Systematic Treatment of Fruit Types**. Mem. New York Bot. Gard. New York: New York Botanical Garden. 181p.
- STAFLEU, F.A. & COWAN, R.S. 1976-1988. Taxonomic Literature: A selective guide to botanical publications and collections, with dates, commentaries and types. 2nd much enlarged ed. v. 1-7, suppl. 1-6.
- STANDLEY, P.C. & WILLIAMS, L.O. 1961. Flora of Guatemala 8. **Fieldiana, Bot.** 24 (7 (1)): 70-82.
- STEPHEN, P.R. & WIENS, J.J. 2003. Explaining species richness from continents to communities: The time-for-speciation effect in emydid turtles. **Amer. Naturalist** 161: 112-128.
- STEVENS, P.F. (2008 onwards). **Angiosperm Phylogeny Website**. Version 9, June 2008. [and more or less continuously updated since]. Disponível em <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Acessado em 26fev2009.
- SVÅNGARD, E. 2005. Cytotoxic Cyclotides: Structure, Activity, and Mode of Action. **Acta Universitatis Upsaliensis**. Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Pharmacy 19. Uppsala, Sweden. 65p.
- SWOFFORD, D.L. 2002. **Paup\***: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods). Version 4. 0b10. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- SYTSMA, K.J., LITT, A., ZJHRA, M.L., PIRES, J.C, NEPOKROEFF, M., CONTI, E. WALKER, J. & WILSON, P.G. 2004. Clades, clocks, and continents: Historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the Southern Hemisphere. **Int. j. pl. sci.** 165(4 Suppl.): S85-S105.
- TABERLET, P., GIELLY, L., PAUTOU, G & BOUVET, J. 1991. Universal Primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. **Plant mol. biol.** 17: 1105-1109.
- TAKHTAJAN, A. 1986. **Floristic regions of the world**. Berkeley: University of California Press.
- TAYLOR, F.H. 1972. The secondary xylem of the Violaceae: a comparative study. **Bot. Gaz.** 133(3): 230-242.

- 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. 1969. Floristic relationships between New Caledonia and the Solomon Islands. **Philos. Trans., Ser. B** 255: 595-602.
- THORNE, R.F. 1972. Major disjunctions in the geographic ranges of seed plants. **Quart. Rev. Biol.** 47: 365-411.
- TOKUOKA, T. & TOBE, H. 2006. Phylogenetic analyses of Malpighiales using plastid and nuclear DNA sequences, with particular reference to the embryology of Euphorbiaceae sens.str. **J. Pl. Res.** 119: 599-616.
- TOKUOKA, T. 2008. Molecular phylogenetic analysis of Violaceae (Malpighiales) based on plastid and nuclear DNA sequences. **J. Pl. Res.** 121(3): 253-260.
- TRABI, M., SVANGÅRD, E., HERRMANN, A., GÖRANSSON, U., CLAESON, P., CRAIK, D.J. & BOHLIN, L. 2004. Variations in Cyclotide Expression in *Viola* Species. **J. Nat. Prod.** 67: 806-810.
- TROLL, W. 1964. **Die Infloreszenzen:** Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Stuttgart: G. Fischer. 615 pp.
- VIROT, R. 1956. La Vegetation Canaque. **Mem. Mus. Natl. Hist. Nat., Ser. B, Bot.** 7: 1-398.
- WEBERLING, F. 1992. **Morphology of flowers and inflorescences.** Cambridge: Cambridge University Press. 405p.
- WEIGEND, M. 2002. Observations on the biogeography of the Amotape-Huancabamba zone in northern Peru. **Bot. rev.** 68(1): 38-54.
- WEIGEND, M. 2004. Additional observations on the biogeography of the Amotape-Huancabamba zone in Northern Peru: Defining South-Eastern limits. **Rev. peru. biol.** 11(2): 127-134.
- WEIGEND, M., CANO, A. & RODRÍGUEZ, E.F. 2005. New species and new records of the flora in Amotape-Huancabamba zone: Endemics and biogeographic limits. **Rev. peru. biol.** 12(2): 249-274.
- WEIGEND, M., RODRÍGUEZ, E.F. & ARANA, C. 2005a. The relict forests of Northwest Peru and Southwest Ecuador. **Rev. peru. biol.** 12(2): 185-194.
- WHITMORE, T.C. & PRANCE, G.T. 1987. **Biogeography and quaternary history in Tropical America.** Oxford: Clarendon Press. 214p.
- WIENS, J.J. 2004. Speciation and ecology revisited: Phylogenetic niche conservatism and the origin of species. **Evolution** 58(1): 193-197.

- WIENS, J.J. & DONOGHUE, M.J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends Ecol. Evol.** 19(12): 639-644.
- WIKSTRÖM, N., SAVOLAINEN, V. & CHASE, M.W. 2001. Evolution of the angiosperms: Calibrating the family tree. **Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Biol. Sci.** 268: 2211-2220
- WINKWORTH, R.C., WAGSTAFF, S.J., GLENNY, D. & LOCKHART, P.J. 2005. Evolution of the New Zealand mountain flora: Origins, diversification and dispersal. **Org. divers. evol.** 5: 237-247.
- WOODMAN, R.L. & FERNANDEZ, G.W. 1991. Differential mechanical defense: herbivory, evapotranspiration, and leaf-hairs. **Oikos** 60: 11-19.
- WOODSON, R.E. & SCHERY, R.W. 1957. Flora of Panama. **Ann. Missouri Bot. Gard.** 54: 65-84.
- WRIGHT, S.D., YONG, C.G., WICHMAN, S.R., DAWSON, J.W. & GARDNER, R.C. 2001. Stepping stones to Hawaii: a trans-equatorial dispersal pathway for *Metrosideros* (Myrtaceae) inferred from nrDNA (ITS+ETS). **J. Biogeogr.** 28: 769-774.
- YOUNG, K.R. & REINEL, C. 1997. Huancabamba region, Peru and Ecuador. in DAVIS, S. D., HEYWOOD, V. H., HERRERA-MACBRYDE, O., VILLA-LOBOS, J. & HAMILTON, A. C. (EDS.). **Centres of plant diversity: A guide and strategy for their conservation, 3:** North America, Middle America, South America, Caribbean Islands. Cambridge: IUCN. p. 465-469
- YOUNG, K.R., ULLOA, C.U., LUTEYN, J.L. & KNAPP, S. 2002. Plant evolution and endemism in Andean South America: an introduction. **Bot. rev.** 68(1): 4-21.

A veces me asalta el pánico de no haber dicho nada a lo largo de quinientas páginas;  
a veces, quisiera seguir escribiendo el libro al resto de mi vida,  
en cien volúmenes, para no tener más vida que esta...

Gabriel García Márquez

