

UNIVERSIDADE FEDERAL FLUMINENSE
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

LARISSA DE ARAUJO COSTA E CASTRO TEIXEIRA

RELAÇÕES EVOLUTIVAS ENTRE ESPÉCIES E EVOLUÇÃO
DOS TIPOS DE INFLORESCÊNCIA EM *HORN SCHUCHIA* NEES
(ANNONACEAE)

NITERÓI
2023

LARISSA DE ARAUJO COSTA E CASTRO TEIXEIRA

**RELAÇÕES EVOLUTIVAS ENTRE ESPÉCIES E EVOLUÇÃO
DOS TIPOS DE INFLORESCÊNCIA EM *HORNSCHUCHIA* NEES
(ANNONACEAE)**

**Monografia apresentada ao Curso de
graduação em Ciências Biológicas da
Universidade Federal Fluminense,
como requisito parcial para obtenção
do grau de Bacharel.**

Orientador: Prof^a ADRIANA QUINTELLA LOBÃO

**NITERÓI
2023**

Ficha catalográfica automática - SDC/BCV
Gerada com informações fornecidas pelo autor

T266r Teixeira, Larissa de Araujo Costa e Castro
Relações evolutivas entre espécies e evolução dos tipos
de inflorescência em Hornschuchia Nees (Annonaceae) / Larissa
de Araujo Costa e Castro Teixeira. - 2023.
38 f.: il.

Orientador: Adriana Quintella Lobão.
Trabalho de Conclusão de Curso (graduação)-Universidade
Federal Fluminense, Instituto de Biologia, Niterói, 2023.

1. Filogenia. 2. Morfologia Vegetal. 3. Evolução de
caráter. 4. Botânica. 5. Produção intelectual. I. Lobão,
Adriana Quintella, orientadora. II. Universidade Federal
Fluminense. Instituto de Biologia. III. Título.

CDD - XXX

LARISSA DE ARAUJO COSTA E CASTRO TEIXEIRA

**RELAÇÕES EVOLUTIVAS ENTRE ESPÉCIES E EVOLUÇÃO
DOS TIPOS DE INFLORESCÊNCIA EM *HORNCHUCHIA* NEES
(ANNONACEAE)**

Monografia apresentada ao Curso de graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal Fluminense, como requisito parcial para obtenção do grau de Bacharel.

Aprovada em _____ de _____.

BANCA EXAMINADORA

Adriana Quintella Lobão
(Presidente)

Caio Antunes de Carvalho
(Membro Titular)

André Hoffmann Pereira Pinto
(Membro Titular)

NITERÓI
2023

*Dedico esse trabalho ao meu avô Armandino Pereira da
Costa, e à minha avó Maria Magdalena de Araujo Costa.*

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer todo o comprometimento e dedicação da minha família, sempre garantindo a educação em primeiro lugar. À minha avó, agradeço por ser minha primeira professora de botânica, me apresentando as belezas da natureza. Ao meu avô, agradeço por nos ensinar que a sorrir devemos levar a vida e a curtir cada momento, esse foi um grande considerando que passei para uma universidade federal! Ao meu pai, agradeço por nos ensinar a ter sensibilidade, paciência e criatividade. À minha mãe, agradeço por sempre ter aceitado e incentivado os caminhos que escolhemos, independentemente de serem o esperado. À minha irmã, agradeço o companheirismo. À minha parceira Victoria, por todo o apoio e incentivo. Aos meus amigos, vocês fizeram toda a diferença!

Agradeço também à Universidade Federal Fluminense e aos professores e professoras que fizeram parte da minha jornada.

Por fim, agradeço a mim mesma por ter comprometimento com os meus ideais e com a minha vocação, manifestada desde criança.

RESUMO

Hornschuchia é um gênero da família Annonaceae, endêmico da Mata Atlântica, um bioma considerado um hotspot devido ao alto grau de endemismo encontrado nessa região. O gênero é composto por 12 espécies descritas, sendo que sete delas estão classificadas como vulneráveis, em perigo ou criticamente em perigo. Por esse motivo, é crucial realizar estudos sobre esse grupo visando sua conservação. Uma característica peculiar de algumas espécies de *Hornschuchia* é a presença de caracteres atípicos dentro da família Annonaceae, como flores de tamanho reduzido ou inflorescências do tipo flageliforme. Como grupo externo, foi selecionada a espécie *Trigynaea flagelliflora* Lobão, por possuir inflorescência flageliforme e pertencer a um dos gêneros mais próximos filogeneticamente de *Hornschuchia*. A presença de flores flageliformes não foi considerada uma sinapomorfia do gênero, no entanto, observou-se que *Hornschuchia* emerge como monofilético, tendo como principais sinapomorfias um cálice sem divisões em lobos e a redução de estames. Embora tenha sido realizada recentemente uma descrição do gênero, os estudos sobre as relações evolutivas entre as espécies ainda são escassos. Com isso, o objetivo do presente trabalho é propor uma filogenia morfológica para o grupo e avaliar os caracteres reprodutivos atípicos observados nas espécies. Essas descobertas contribuem para o conhecimento sobre a evolução e diversidade de *Hornschuchia*, auxiliando na definição de estratégias de conservação mais eficazes para as espécies desse gênero na Mata Atlântica. A compreensão das relações evolutivas e dos caracteres reprodutivos atípicos também pode fornecer insights importantes para a conservação de outros grupos de plantas endêmicas desse hotspot de biodiversidade.

Palavras-chave: filogenia, morfologia vegetal, evolução de caráter

ABSTRACT

Hornschuchia is a genus of the family Annonaceae, endemic to the Atlantic Forest, a biome considered a hotspot due to the high degree of endemism found in this region. The genus comprises 12 described species, with seven of them classified as vulnerable, endangered, or critically endangered. Therefore, conducting studies on this group for conservation purposes is crucial. A peculiar characteristic of some *Hornschuchia* species is the presence of atypical traits within the Annonaceae family, such as small-sized flowers or flagelliform inflorescences. As an outgroup, the species *Trigynaea flagelliflora* Lobão was selected for having a flagelliform inflorescence and belonging to one of the phylogenetically closest genera to *Hornschuchia*. The presence of flagelliform flowers was not considered a synapomorphy of the genus. However, it was observed that *Hornschuchia* emerges as monophyletic, with the main synapomorphies being a calyx without lobes and reduction of stamens. Although a recent description of the genus has been made, studies on the evolutionary relationships among the species are still scarce. Therefore, the objective of this study is to propose a morphological phylogeny for the group and evaluate the atypical reproductive traits observed in the species. These findings contribute to the understanding of the evolution and diversity of *Hornschuchia*, aiding in the definition of more effective conservation strategies for the species of this genus in the Atlantic Forest. Understanding the evolutionary relationships and atypical reproductive traits can also provide important insights for the conservation of other groups of endemic plants in this biodiversity hotspot.

Key-words: Phylogeny, plant morphology, character evolution

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1.....*H. alba*
Figura 2.....Coleta de exemplar de *H. alba*
Figura 3.....Aspecto geral de *H. leptandra*
Figura 4.....Lâminas foliares de *H. leptandra*
Figura 5.....Inflorescência tipo flageliforme de *H. bryotrophe*
Figura 6.....Inflorescência tipo flageliforme de *H. bryotrophe*
Figura 7.....Inflorescência tipo glomérulo em *H. cauliflora*
Figura 8.....Inflorescência tipo ripídio em *H. obliqua*
Figura 9.....Inflorescência tipo ripídio em *H. santosii*
Figura 10.....Inflorescência tipo glomérulo de *H. leptandra*
Figura 11.....Inflorescência tipo glomérulo de *H. leptandra*
Figura 12.....Inflorescências de posição intermodal em *H. obliqua*
Figura 13.....Árvore nº 1 em análise de Máxima Parcimônia
Figura 14.....Árvore nº 2 em análise de Máxima Parcimônia
Figura 15.....Árvore Consenso em análise de Máxima Parcimônia
Figura 16.....Árvore evidenciando inflorescência flageliforme
-

SUMÁRIO

1. Introdução.....	1
2. Objetivos.....	3
3. Materiais e métodos.....	4
4. Resultados e Discussão.....	7
5. Conclusão.....	25
6. Referências bibliográficas.....	26

1. INTRODUÇÃO

O gênero *Hornschuchia* Nees pertence à Annonaceae. Essa família é representada por espécies arbóreas, arbustivas ou lianas e que crescem predominantemente em florestas tropicais e subtropicais (Johnson & Murray 1995). Morfológicamente possuem folhas simples, alternas dísticas, sem estípulas, com flores geralmente monoclinas, com três sépalas e dois ciclos de três pétalas, muitos estames e carpelos, livres, ovário súpero, além de frutos sincárpicos ou apocárpicos (Lobão *et al.* 2020). Quanto a classificação pertence ao clado das Magnolídeas, uma Angiosperma Basal e é a família com maior riqueza específica nesse grupo, com cerca de 2.400 espécies distribuídos em 107 gêneros (Guo *et al.* 2017). No Brasil, ocorrem 32 gêneros e 384 espécies, sendo 154 endêmicas do país e no Domínio fitogeográfico da Mata Atlântica, que é um dos centros de diversidade da família, são encontradas 96 espécies (Lobão *et al.* 2020). Exclusivamente na Mata Atlântica são encontradas as espécies do gênero *Hornschuchia*, endêmico da costa Atlântica do Brasil (Lopes *et al.* 2020).

Hornschuchia pode ser caracterizado pelas espécies com hábito arbóreo ou arbustivo, flores brancas e reduzidas, pétalas filiformes e lineares, seis estames e três a cinco carpelos, números bastante reduzidos comparados à outras Annonaceae (Johnson & Mello-Silva 1993). O gênero apresenta flores solitárias ou organizadas em inflorescências, sendo a flageliflora, um tipo inflorescência em destaque no gênero, por ser um tipo distinto e raro. Define-se flageliflora como um tipo de inflorescência onde um eixo se desenvolve horizontalmente ao solo podendo atingir até 2 m de comprimento (Shatz 2004). Outro caráter importante é posição das flores ou inflorescências, que podem ser axilares, terminais, opositifólias ou internodais ou emergir diretamente do caule, as chamadas caulifloras.

Quanto ao posicionamento de *Hornschuchia* na família Annonaceae, provavelmente pelo número atípico de carpelos, o gênero já foi associado a diversas outras famílias como Sapindaceae, Sapotaceae (Nees 1822), Lardizabalaceae (Sprengel 1827). Miquel (1856) inseriu o gênero em Ebenaceae, até que Bentham & Hooker (1873) excluíram o gênero da família e o posicionou próximo à *Anonacearum* e *Bocagea alba*, que pertencem à Annonaceae, mas sem inseri-lo na família.

Enquanto o gênero estava em Ebenaceae, Agardh (1858) propôs que *Hornschuchia* tivesse sua própria família Honrschuchieae (Hornschuchiaceae) que seria

próxima à Aristolochiaceae, possivelmente pela similaridade das inflorescências flageliformes de *H. bryotrophe* com as inflorescências de *Thottea* Rottb. Somente no séc XX, *Hornschuchia* foi inserida em Annonaceae por Hallier (1903) (Johnson & Murray 1995).

Em Annonaceae, o gênero foi inicialmente alocado na tribo Cymbopetalum Benth. (Walker 1971) e atualmente pertence à Bocageae Endlicher (Guo *et al.* 2017), pertencente à subfamília Annonoideae (Chatrou *et al.* 2012).

O gênero possui atualmente 12 espécies (Vilela & Lopes 2022) sendo elas, *Hornschuchia lianarum* D.M. Johnson, *H. citriodora* D.M. Johnson, *H. myrtillus* Nees, *H. alba* (A.St-Hil.) R.E.Fr, *H. cauliflora* Maas & Setten, *H. obliqua* Maas & Setten, *H. bryotrophe* Nees, *H. polyantha* Maas, *H. santosi* D.M. Johnson, *H. leptandra* D.M. Johnson (Lopes & Mello-Silva 2020), *H. mediterranea* Mello-Silva & D.M. Johnson e *H. mellosilvae* L.Vilela & J.C. Lopes, sendo as duas últimas recentemente descritas (Mello-Silva *et al.* 2021, Lopes *et al.* 2021).

Em Bocageae, *Hornschuchia* é bastante similar à *Trigynaea* e *Bocagea* pelas flores diminutas e número reduzido de estruturas reprodutivas, estames e carpelos. Na última filogenia da tribo, Johnson & Murray (1995), os três gêneros emergiram em um clado, sendo *Trigynaea* táxon irmão do clado *Hornschuchia* + *Bocagea*. A maior redução do número de estames separa *Hornschuchia* + *Bocagea* de *Trigynaea* e o pólen em políade vs pólen em tétrade separa *Bocagea* de *Hornschuchia* respectivamente (Johnson & Murray 1995). Tais delimitações são frágeis, além de *Hornschuchia* não apresentar nenhuma sinapomorfia morfológica (Johnson & Murray 1995).

Dentre os caracteres compartilhados com os outros gêneros, está o tipo de inflorescência que é bastante diversa em *Hornschuchia*. Além das flores solitárias, o gênero possui os tipos de inflorescências, flageliflora, glomérulo e ripídio. A flageliflora, que, como já colocado, é um tipo especial de inflorescência que geralmente é cauliflora e também é encontrada em outros gêneros de Annonaceae de fora da tribo Bocageae como *Anaxagorea* (Maas *et al.* 1984, Maas & Westra 1985) e *Duguetia* (Maas *et al.* 2003). Em Bocageae, a flageliflora foi recentemente registrada em *Trigynaea* (Lobão 2017). Já as inflorescências do tipo glomérulo são densas e contraídas, e encontram-se posicionadas nas axilas dos ramos, axilares ou opostas aos

nós das folhas, opositifolia e os ripídios são inflorescências organizadas em forma de leque, no entrenó dos ramos das folhas, sendo estas inflorescências internodais.

Apesar da flageliflora ser um tipo tão especial de inflorescência, provavelmente surgiu independentemente nos diferentes gêneros da família (Maas *et al.* 2003). Entretanto, dentro do gênero *Hornschuchia* o caminho evolutivo desse carácter pode ter sido diferente, sendo possível levantar a hipótese de que a flageliflora seja uma sinapomorfia que une espécies proximamente aparentadas uma vez que é o gênero que apresenta maior número de espécies com esse tipo de inflorescência dentre as Annonaceae.

Apesar de já existir uma filogenia para a tribo Bocageae (Johnson & Murray 1995) e uma recente revisão do gênero (Vilela & Lopes 2022), os estudos sobre a relação entre as espécies de *Hornschuchia* ainda são escassos e antigos, sendo portanto, de extrema importância a realização de uma análise filogenética no gênero para melhor entendimento de sua história evolutiva.

São escassos, também, estudos sobre morfologia e evolução das estruturas morfológicas em *Hornschuchia*, principalmente sobre a diversidade de inflorescências. Geralmente a terminologia morfológica associada às inflorescências tem sido aplicada com incoerência entre diferentes autores (Gnigler 2018) e sua trajetória evolutiva ainda é desconhecida.

2. OBJETIVOS

2.2 OBJETIVO GERAL

O presente trabalho tem como objetivo realizar análise filogenética das espécies do gênero *Hornschuchia* e avaliar a evolução da flageliflora dentro deste taxa. Além disso, também é objetivo deste trabalho atualizar a chave de identificação das espécies do gênero *Hornschuchia* presente em Johnson & Murray (1995) e em Vilela & Lopes (2022).

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Realizar análise filogenética morfológica das espécies do gênero *Hornschuchia*;

- Avaliar a evolução do caráter tipo de inflorescência flageliflora nas espécies do gênero;
- Atualizar a chave de identificação para as espécies do gênero.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 OBTENÇÃO DE DADOS

Para a obtenção dos dados, foi realizado um extenso levantamento bibliográfico sobre o tema do trabalho. Foram utilizados dados morfológicos de artigos obtidos nas bases de pesquisa online, como o Google Scholar e portais de revistas científicas e instituições de pesquisa, além de literatura disponível em acervos físicos. As plataformas Flora e Funga do Brasil 2023 (<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/listaBrasil/ConsultaPublica-UC/ConsultaPublicaUC.d#Con-dicaoTaxonCP>) e The Plant List (<http://www.theplantlist.org/>) foram consultadas para a verificação dos nomes científicos e obtenção de informações relevantes sobre as espécies.

Também foram realizadas visitas presenciais e virtuais à herbários com expressivas coleções de Annonaceae, principalmente de *Hornschuchia* onde foram visitados on line os seguintes herbários, ALCB, CEPEC, CVRD, FCAB, HB, HUEFS, MBML, NIT, R, RB, RBR, SAMES, SP, SPSF, UESC e VIES e presencialmente NIT, R e RB.

Uma excursão foi realizada a Armação de Búzios em dezembro de 2019 onde foi coletada, na encosta da Praia Brava, *Hornschuchia alba* (A.St.-Hil.) R.E.Fr. (figuras 1 e 2), espécie endêmica do Rio de Janeiro, com registros nos municípios de Búzios e Cabo Frio. Outra excursão foi realizada à Parati, RJ, mas nenhuma espécie foi encontrada.

O material coletado foi numerado e prensado utilizando folhas de jornal e papelão, e desidratado em estufa a 70°C por pelo menos 72 horas. O processamento do material seco seguiu técnicas usuais, utilizando cartolina de tamanho padrão, com uma etiqueta contendo as informações sobre o exemplar, sendo elas a instituição e a sigla do herbário, a família, gênero, espécie, nome vulgar e informações gerais do exemplar, bem como a localização geográfica de coleta, dados do coletor e data (Mori *et al.* 1989). Posteriormente esse material foi depositado nos herbários RB e NIT.

Desse material, folhas, flores e frutos foram conservados em álcool 70% e amostras de lâmina foliar foram colocadas em frascos hermeticamente fechados com sílica-gel para secagem e posterior utilização em análise molecular que está sendo realizada pela pós-doutoranda da Universidade de São Paulo, Jenifer Lopes colaboradora desse trabalho.

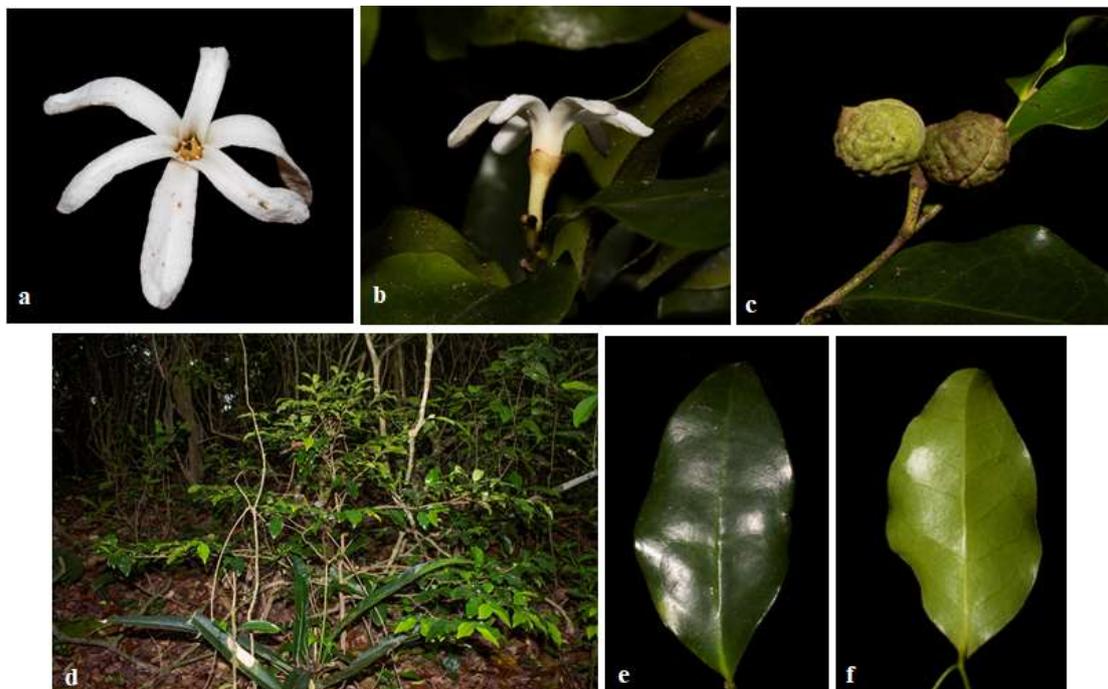


Figura 1. *Hornschuchia alba* (A.St.-Hil.) R.E.Fr. **1.a:** flor. **1.b:** vista lateral da flor. **1.c:** fruto. **1.d:** aspecto geral. **1.e:** face adaxial da lâmina foliar. **1.f:** face abaxial da lâmina foliar.



Figura 2. material de *Hornschuchia alba* (A.St.-Hil.) R.E.Fr. sendo prensado no local de coleta, Armação de Búzios, RJ.

3.2 MATRIZ

Os caracteres foram selecionados e codificados a partir de visitas aos herbários e das descrições das espécies encontradas na literatura (Vilela & Lopes 2022, Doyle 2012, Johnson & Murray 1995, Johnson & Mello-Silva 1993, Lobão 2017, Lopes & Mello-Silva 2014, Maas *et al.* 2015, Mello-Silva *et al.* 2021). Foram levantados 13 caracteres vegetativos e 31 reprodutivos, totalizando 44 caracteres potencialmente informativos. Todas as espécies de *Hornschurchia* foram inseridas na análise, exceto *H. mellosilvae* L.Vilela & J.C.Lopes, pela ausência de informações de onze caracteres (no total de 44).

A árvore foi enraizada na espécie *Trigynaea flagelliflora* Lobão que foi escolhida como grupo externo por pertencer à um dos gêneros mais próximos filogeneticamente de *Hornschurchia* (Johnson & Murray, 1995), totalizando 12 espécies analisadas. Além disso, *T. flagelliflora* Lobão foi escolhida devido à presença de inflorescência do tipo flageliforme, atípica na família, semelhante à algumas espécies de *Hornschurchia*.

A matriz foi confeccionada utilizando o programa Mesquite 3.6 (Maddison & Maddison 2018), reunindo os estados de cada caráter de cada uma das 13 espécies e essas informações serviram de base para a análise filogenética.

3.3 CONFECÇÃO DA ÁRVORE FILOGENÉTICA

A árvore filogenética foi obtida utilizando os programas PAUP (Swofford 2002), uma vez que utiliza tanto caracteres discretos, quanto contínuos. O método de análise utilizado foi o de Máxima Parcimônia. Foi realizada busca heurística através dos métodos *Branch and swapping, com algoritmo de troca TBR (Tree-bisection-reconnection), com limite de reconexão igual a 8*. Para obter a árvore de consenso estrito foi utilizado o comando *contree*. Realizou-se análise de bootstrap; no entanto, as sustentações dos ramos foram baixas, ficando abaixo de 50%, e, portanto, não foram incluídas na árvore.

3.4 CHAVE DE IDENTIFICAÇÃO

Foi proposta uma chave de identificação baseada em dados morfológicos, adaptada a partir de Johnson & Murray (1995), incluindo as espécies *H. mediterranea*

Mello-Silva & D.M. Johnson e *H. mellosilvae* L.Vilela & J.C.Lopes, com adaptações realizadas a partir de Johnson & Murray (1995).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 CHAVE DE IDENTIFICAÇÃO

Chave para espécies de *Hornschurchia* Nees

- 1 Flores e frutos solitários, internodais; lâminas das folhas menor que 20 cm compr.
- 2 Cálice 3-6,5 mm de larg.
- 3 Pétalas externas conadas na base *H. lianarum*
- 3 Pétalas externas livres
- 4 Pétalas 6-9 mm compr.; 3-6 estames; 5-8 carpelos *H. mediterranea*
- 4 Pétalas 9-24 mm compr.; 10 estames; 4 carpelos *H. mellosilvae*
- 2 Cálice 0,8-2 mm de larg.
- 5 Ápice dos botões florais agudo; lâminas das maiores folhas maiores que 12 cm compr..... *H. citriodora*
- 5 Ápice dos botões florais obtuso; lâminas das maiores folhas com 12 cm compr. ou menos
- 6 Pedicelos 0,7-3,7 cm compr. *H. myrtillus*
- 6 Pedicelos 0,2-0,6 cm compr. *H. alba*
- 1 Flores e frutos em inflorescência ou solitários, e aí caulifloras; lâminas das folhas maiores que 20 cm compr.
- 7 Pedicelos surgindo do caule, 0,3-1,3 cm compr..... *H. cauliflora*
- 7 Pedicelos surgindo dos ramos das inflorescências (ramiflora), alongados, 1,5-65 cm compr.
- 8 Base da folha oblíqua, alongada ou subcordada.
- 9 Inflorescências glomérulos ou ripídios; brácteas persistentes *H. obliqua*
- 9 Inflorescências flageliformes; brácteas caducas *H. bryotrophe*
- 8 Base da folha simétrica, acuneada à fortemente arredondada.
- 10 Base da folha acuneada à levemente arredondada.
- 11 Ramos e pedicelos glabros *H. polyantha*
- 11 Ramos e pedicelos cobertos por tricomas *H. myrtillus*

10 Base da folha fortemente arredondada.

12 Eixo da inflorescência sem crescimento secundário *H. santosii*

12 Eixos da inflorescência com notável crescimento secundário *H. leptandra*

4.2 CARACTERES UTILIZADOS NA FILOGENIA E SEUS ESTADOS

Os caracteres e seus estados foram listados, totalizando 44 caracteres, apresentados na tabela 1. A partir dessa lista, uma matriz foi elaborada (tabela 2) para a análise filogenética. Segue breve relato de ocorrência dos caracteres e seus estados nas espécies do gênero *Hornschuchia*.

4.2.1 Caracteres 1-2. Hábito e ramo

Das espécies analisadas, todas são árvores (figura 3), exceto *H. lianarum* e *H. myrtillus*, que podem ser árvores ou arbustos. Quanto aos ramos, esses podem ser cobertos por tricomas ou glabros.



Figura 3. Caule de *H. leptandra* evidenciando o hábito arbóreo da espécie (Fonte: Alex Popovkin, Flickr.)

4.2.2 Caráter 3. Pecíolo

O pecíolo das espécies analisadas pode ser glabro, esparsamente coberto por tricomas ou densamente coberto por tricomas. Esse último presente apenas em *H. lianarum* e *H. mediterranea*, além de *Trigynaea flagelliflora*.

4.2.3 Caracteres 4-12. Lâmina foliar

As folhas de *Hornschuchia* possuem tamanhos variados, podendo chegar a 42 cm compr. em *H. leptandra* (figura 4). Ainda possuem diversas formas, dentre elas, elíptica, ovada, lanceolada, oblonga e obovada.



Figura 4. folhas de *Hornschuchia leptandra* (Fonte: Alex Popovkin, Flickr)

Apenas *H. obliqua* e *H. cauliflora* possuem folhas com base assimétrica, todas as outras espécies possuem base simétrica.

As espécies *H. leptandra*, *H. citriodora* e *H. cauliflora* possuem nervura principal glabra e as espécies restantes, possuem tricomas nessa nervura. O número de nervuras secundárias varia de seis a 17 entre as espécies.

4.3.4 Caracteres 13-14. Inflorescência

As flores dos gêneros analisados apresentam-se solitárias ou organizadas em inflorescências de diferentes tipos, como flageliforme, glomérulo e ripídio. Apenas *H. myrtillus*, dentre todas as espécies do gênero, possui tanto flores solitárias quanto organizadas em inflorescência.

Inflorescências flageliformes são um tipo de cauliflora (Mildbraed 1922), a qual as flores emergem em um longo ramo saindo do caule em direção ao solo (Shatz 2004), como representado nas figuras 5 e 6. Esse tipo de inflorescência, incomum na família, é visto em *H. myrtillus*, *H. polyantha*, *H. bryotrophe*, e no grupo externo.



Figura 5. inflorescência flageliforme de *Hornschuchia bryotrophe* (Fonte: Royal Botanic Gardens, Kew).



Figura 6. inflorescência flageliforme e flores de *Hornschuchia bryotrophe* (Fonte: Royal Botanic Gardens, Kew).

Glomérulos são inflorescências extremamente contraídas e densas, surgem ao redor de uma estrutura globosa (Lorenzi 2013), vistas apenas em *H. cauliflora* e em *H. leptandra* dentre todas as espécies analisadas (figura 7).



Figura 7. inflorescência do tipo glomérulo em *Hornschuchia cauliflora* (Fonte: Catálogo de Plantas das Unidades de Conservação).

Ripídios são definidas como inflorescência cimosa, com muitas flores e em forma de leque, na qual os ramos estão dispostos alternadamente em cada lado em um mesmo plano (Prusinkiewicz 1991). A inflorescência do tipo ripídio ocorre em *H. obliqua* (figura 8) e em *H. santosii* (figura 9).



Figura 8. Inflorescência do tipo ripídio vista em *H. obliqua*.
(Fonte: Johnson & Murray, 1995).



Figura 9. Inflorescência do tipo ripídio representada na exsicata de
Hornschuchia santosii. (Fonte: Herbário Virtual Re flora)

As espécies também variam quanto à posição da flor solitária ou da inflorescência no caule, podendo ser cauliflora, isto é, flores ou inflorescências surgindo

do tronco (figura 10 e 11), ou axilares, terminais, opositifólias e intermodais (no entrenó) (figura 12).



Figura 10. Inflorescência de *Hornschuchia leptandra* emergindo diretamente do tronco (Fonte: Alex Popovkin, Flickr).



Figura 11. detalhe da flor de *Hornschuchia leptandra* (Fonte: Alex Popovkin, Flickr).



Figura 12. inflorescências de posição intermodal observada em *Hornschuchia obliqua* (Fonte: Alex Popovkin, Flickr).

4.2.5 Caracteres 15-19. Flor: Pedicelo, botão floral e brácteas

O pedicelo apresenta variações quanto a pilosidade, comprimento e posição.

As formas ovoide, obtuso e cônico foram as principais encontradas nos botões florais e as espécies apresentaram tanto flores com brácteas ausentes ou presentes.

4.2.6 Caracteres 20-27. Flor: Cálice e corola

O cálice varia quanto à ausência ou presença de lobos (ou lacínios) e quanto à forma. O grupo externo *Trigynaea* possui cálice dividido em três lobos e com formato triangular, enquanto o gênero *Hornschuchia* possui cálice inteiriço, sem divisões em lobos e apresenta-se na forma cupuliforme, forma de copo.

Quanto a corola, o ápice das pétalas apresentam diferentes estados como agudo, obtuso, arredondado e triangular (figura 11).

4.2.7 Caráter 28. Flor: Estames

Na maioria das espécies de *Hornschuchia*, ocorreu uma redução do número de estames para seis, número atípico na família que geralmente tem muitos estames (figura 13). Apesar de menos frequentes, variações podem ocorrer neste número. Nas espécies *H. cauliflora*, uma redução ainda maior pode ser encontrada, uma vez que estas também podem apresentar três estames. Em *H. santosii*, também podem ser encontrados 18 estames e *H. polyantha* e *H. leptandra* eventualmente possuem flores contendo sete estames.



Figura 13. flor de *H. alba* com apenas 6 estames

(Fonte: Larissa Teixeira, 2019)

4.2.8 Caracteres 29-34. Flor: Carpelo

De acordo com Johnson & Mello-Silva (1993), a morfologia floral de *Hornschuchia* é atípica pela quantidade de carpelos (três a cinco). A quantidade de óvulos varia de três a 15 e podem estar dispostos em um ou dois ciclos.

4.2.9 Caracteres 35-36. Flor: Grãos de pólen

No gênero *Hornschuchia*, há diferentes morfologias da exina do pólen, variando de intectada, visto em *H. lianarum*, *H. alba*, *H. citriodora*, *H. santosii* e *H. obliqua*, assim como o gênero *Trigynaea* (Doyle 1975), enquanto *H. bryotrophe*, *H. myrtillus*, *H. cauliflora*, *H. polyantha* e *H. leptandra* possuem a exina tectada (Johnson 1995). A espécie *H. mediterranea* não apresenta informações sobre a morfologia dos grãos de pólen na literatura.

Os grãos de pólen também diferem na sua organização. Em toda a tribo Bocageae os grãos são organizados em políades, que apesar de pouco frequentes entre as angiospermas, evoluíram inúmeras vezes independentemente. Em *Hornschuchia*, bem como no grupo externo, as políades são compostas de 8 grãos ou de 16 grãos de pólen.

4.2.10 Caracteres 37-38. Flor: Receptáculo

O receptáculo das espécies analisadas possui formato cônico, convexo, hemisférico ou plano, com dimensões de 0,6 a 1.2 mm de diâmetro.

4.2.11 Caracteres 39-44. Fruto e Sementes

A quantidade de carpídios varia de um a cinco nas espécies estudadas, e diversas formas e dimensões foram encontradas. Os carpídios também variam em relação à pilosidade, são encontrados carpídios glabros ou cobertos por tricomas.

A quantidade de sementes encontradas no gênero é de uma a oito, no entanto algumas espécies não possuem essa informação disponível na literatura.

Tabela 1: caracteres morfológicos, seus estados e codificações

Hábito

1. Árvore (0), arbusto (1)

Ramo

2. Coberto por tricomas (0), glabro (1)

Pecíolo

3. Densamente coberto por tricomas (0), esparsamente coberto por tricomas (1), glabro (2)

Lâmina foliar

4. Comprimento: 3-12 cm (0), 13-21 cm (1), 22-32 cm (2), >32 cm (3)
5. Consistência: subcoreácea (0), cartácea (1)
6. Forma: Elíptica (0), oblanceolada (1), ovada (2), lanceolada (3), ovada-lanceolada (4), oblonga-elíptica (5), elíptica-obovada (6), oblonga (7), oblongo-oblanceolada (8), elíptica-lanceolada (9), oblonga-lanceolada (10), obovada (11), elíptica-oblanceolada (12)
7. Base: arredondada (0), cuneada (1), amplamente cuneada (2), subcordada (3), aguda (4), obtusa (5)
8. Base: simétrica (0), assimétrica (1)
9. Ápice: agudo (0), acuminado (1), obtuso (2), curto acuminado (3), atenuado (4)
10. Face abaxial glabra (0), coberta por tricomas (1), esparsamente coberta por tricomas (2)
11. Nervura principal na face abaxial elevada (0), arredondada (1)
12. Nervura principal coberta por tricomas (0), glabra (1)
13. Nervuras secundárias 6-11 (0), 12-17 (1), >17 (2)

Flor: organização e posição

14. Organização: flageliforme (0), solitária (1) glomérulo (2), ripídio (3)
15. Posição: cauliflora (0), axilar (1), terminal (3), opositifólia (4), intermodal (5)

Flor: Pedicelo

16. Comprimento: 1-6 mm (0), 7-17 mm (1), >18 mm (2)
17. Coberto por tricomas (0), glabro (1)
18. Posição: nos ramos da inflorescência (0), internodal (1), em ramos lenhosos (2), supra-axilar às brácteas (3), supra-axilar (4)

Flor: Botão floral

19. Forma: ovoide (0), cilíndrico (1), obtuso (2), cônico (3)

Flor: Brácteas

20. Ausentes (0), presentes (1)

Flor: Cálice

21. Face adaxial glabra (0), coberta por tricomas (1)
22. Face abaxial coberta por tricomas (0), glabra (1)
23. Formato: triangular (0), plano (1), cupuliforme (2)

24. Lobos: trilobado (0), sem lobos (1)

Flor: Corola

25. Face adaxial glabra (0), coberta por tricomas (1)

26. Face abaxial coberta por tricomas (0), glabra (1)

27. Forma: ovada (0), lanceolada (1), ligulada (2), recurvada (3), revoluta (4), linear (5), oblonga (6)

28. Ápice agudo (0), obtuso (1), arredondado (2), triangular (3), atenuado (4)

Flor: Estames

29. 50-60 (0), 3-5 (1), 6 (2), 7 (3), 8-18 (4)

Flor: Carpelo

30. Quantidade: 4 (0), 5-8 (1), 1-3 (2), 9 (3)

31. Forma do ovário: oblongo (0), ovoide (1), lanceolado (2), acuminado (3), linear (4), elipsoide (5), linear-lanceolado (6)

32. Quantidade de óvulos: 12-15 (0), 7 (1), 8 (2), 9 (3), 5-6 (4), 10-11 (5), 3 (6)

33. Disposição dos óvulos: 2 ciclos (0), 1 ciclo (1)

34. Dimensões do estigma: 1-1,4 mm (0), 0,2-0,4 mm (1), 0,5-0,8 mm (2), 1,5-2,2 mm (3), > 2,3mm (4)

35. Forma do estigma: funil (0), linear (1), globoso (2), captado (3), obcônico (4)

Flor: Pólen

36. Organização: políades de 8 grãos (0), políades de 16 grãos (1)

37. Exina: intectada (0), tectada (1)

Flor: Receptáculo

38. Forma: cônico (0), convexo (1), hemisférico (2), plano (3)

39. Dimensões: 1-2 mm diam. (0), ca. 0,6 mm diam. (1)

Fruto

40. Quantidade de carpídios: 1 (0), 2-5 (1)

41. Forma do carpídio: dolabriliforme (0), globoso (1) ovoide (2), obovado (3), elipsoide (4), rugoso-tuberculado (5), linear (6), fusiforme (7)

42. Dimensão dos carpídios: ≥ 35 mm (0), ca. 6 mm (1) 8-13 mm (2), 14-23 mm (3)

43. Pilosidade do carpídio: glabro (0), coberto por tricomas (1)

Sementes

44. Quantidade: 3-4 (0), 1-2 (1), 8 (2), 5-6 (3)

4.3 MATRIZ DE DADOS

Tabela 1: matriz de dados

Caráter/ táxon	<i>Trigynaea</i> <i>flagelliflora</i>	<i>H.</i> <i>mediterranea</i>	<i>H.</i> <i>liantarum</i>	<i>H.</i> <i>alba</i>	<i>H.</i> <i>citriodora</i>	<i>H.</i> <i>cauliflora</i>	<i>H.</i> <i>obliqua</i>	<i>H.</i> <i>bryotrophe</i>	<i>H.</i> <i>polyantha</i>	<i>H.</i> <i>myrtillus</i>	<i>H.</i> <i>santosii</i>	<i>H.</i> <i>leptandra</i>
1	0	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0	0
2	0	1	0.1	0.1	1	1	1	0.1	0.1	0	0.1	0.1
3	0	0	0	1	0	2	1	1.2	?	1.2	1.2	1.2
4	0.1	0.1	0	0	1	2.3	2.3	1.2.3	0.1	0	0.1.2	2.3
5	?	0.1	0.1	1	0.1	0	1	1	0.1	1	0.1	0.1
6	0,1	0.2	2.3	2.4	1.5	0.1.6	0.7	0.1.8.9	0.1.2.5.9	0.2.3.7.10	7.8.11	5.8.12
7	0	1.2	0.1	0.1	1.2	0.3	0.2.3	0.3	1	1.2	0.1.2	0.1
8	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
9	0	1	1	0.2.3	3	0	0.1.2	0.1	1	0.1.2	0.1	0.1
10	0	2	1	2	0	0	0	0.2	0	0.2	0	0
11	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0
12	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
13	1	0	0	0	0	1.3	0.1	1	0.1	0.1	0.1	0.1
14	0	1	1	1	1	2	3	0	0	0.1	3	2
15	0	5	1	5	3.5	1.4	5	0	0.4	0.1	4.5	0

16	0	0	0	0	0	0.1	1.2	0.1	0.1	1.2	0.1.2	1
17	0	0	0	0	0	1	1	1	0.1	0	0	0
18	0	1	?	1	1	?	3	3	1	1.4	?	?
19	0	0.1	2	2	3	?	3	?	0	2	2	?
20	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0
21	0	0	0	0	1	0	0	0.1	0.1	0	0	0
22	0	0	0	0	0	1	0	0.1	0.1	0	0	0
23	0	2	2	2	1	2	2	2	2	2	1	2
24	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
25	0	0	0	0	0	?	0	0.1	0	0	1	0
26	0	0	0	0.1	0	0	1	0.1	0	0	0	0
27	0	1.6	?	1.2	1.5	4.5	1.4.5	1.4.5	1.4.5	1.5.6	1.5	1.3.5
28	0	0	1	?	?	3	3.4	4	?	4	1	1
29	0	2	2	2	2	1.2	2	2	2.3	2	2.3.4	2.3
30	0	1	0.2	2	1.2	2	2	2	2	0.2	0.1.2.3	2
31	0	1	2.3	0	2	4	?	2	5	0	2.3	6
32	0	2	1.2	4.5	0.3.5	1.4	4	4.5	1.4	1.2.4.5	1.2.4	0.5.6
33	0	2	0	0	0	1	1	1	1	0.1	0	1
34	0	1	1	?	0	2	3	0	0.1.2	0.2	3.4	3
35	0	1	2	3	2	?	1	?	?	1	?	4

36	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
37	0	?	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1
38	0	?	1	0	1.3	?	0	?	?	?	3	?
39	0	0	1	0	0	1	0	?	0	0	0	0
40	0	1	0	?	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0	0.1
41	0	1.2	1.4	3.5	2	6	7	6.7	7	4.7	2	4
42	0	2	1	3	0	0	2.3	0	0	3	3	0
43	0.1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1
44	?	0	1	?	2	0.3	1	0.1.3	?	1	3	0

4.4 ÁRVORE FILOGENÉTICA

Após as análises filogenéticas realizadas, duas árvores mais parcimoniosas foram obtidas (figuras 14 e 15).

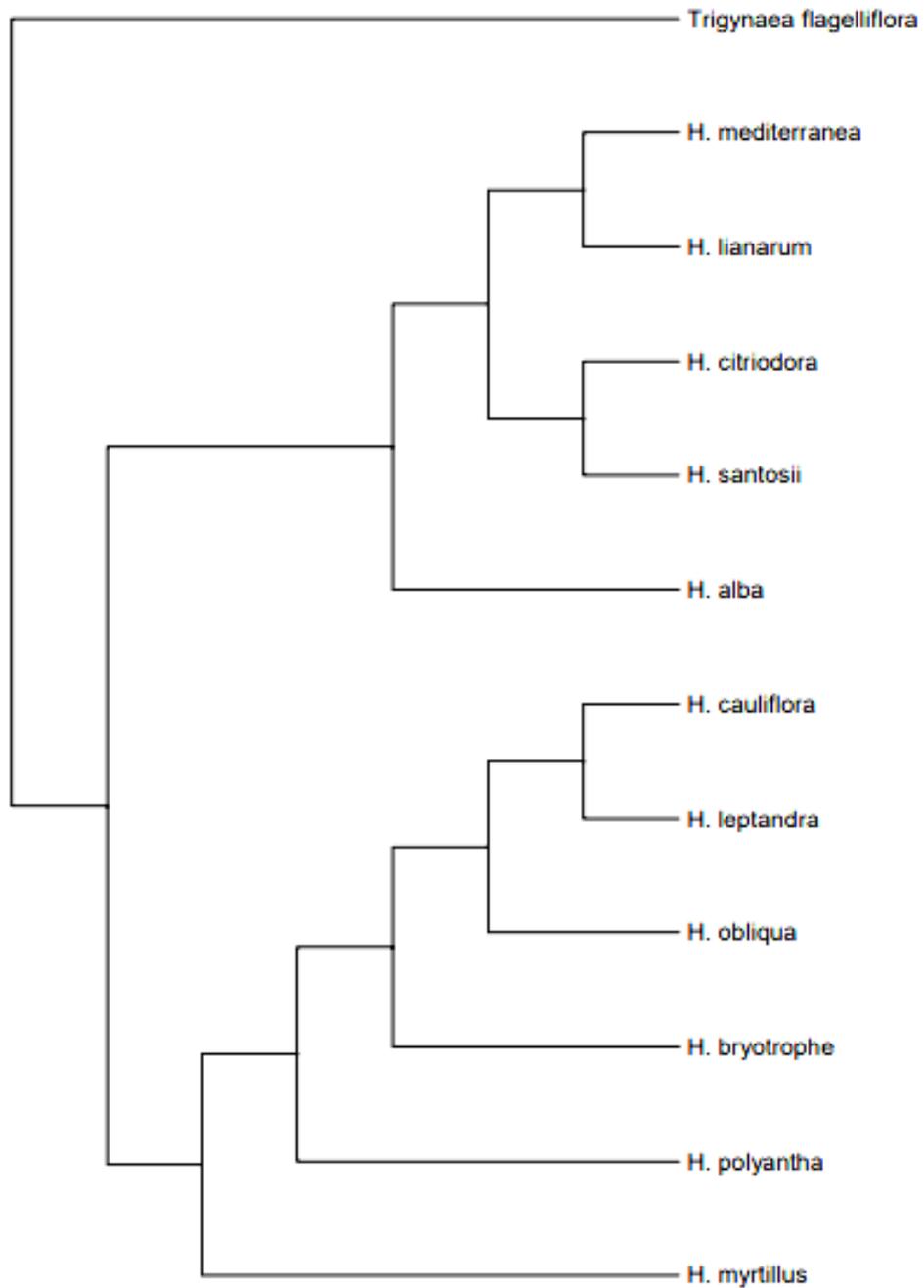


Figura 14. Árvore filogenética 1 das espécies de *Hornschuchia* obtida em análise de Máxima Parcimônia, com 112 passos.

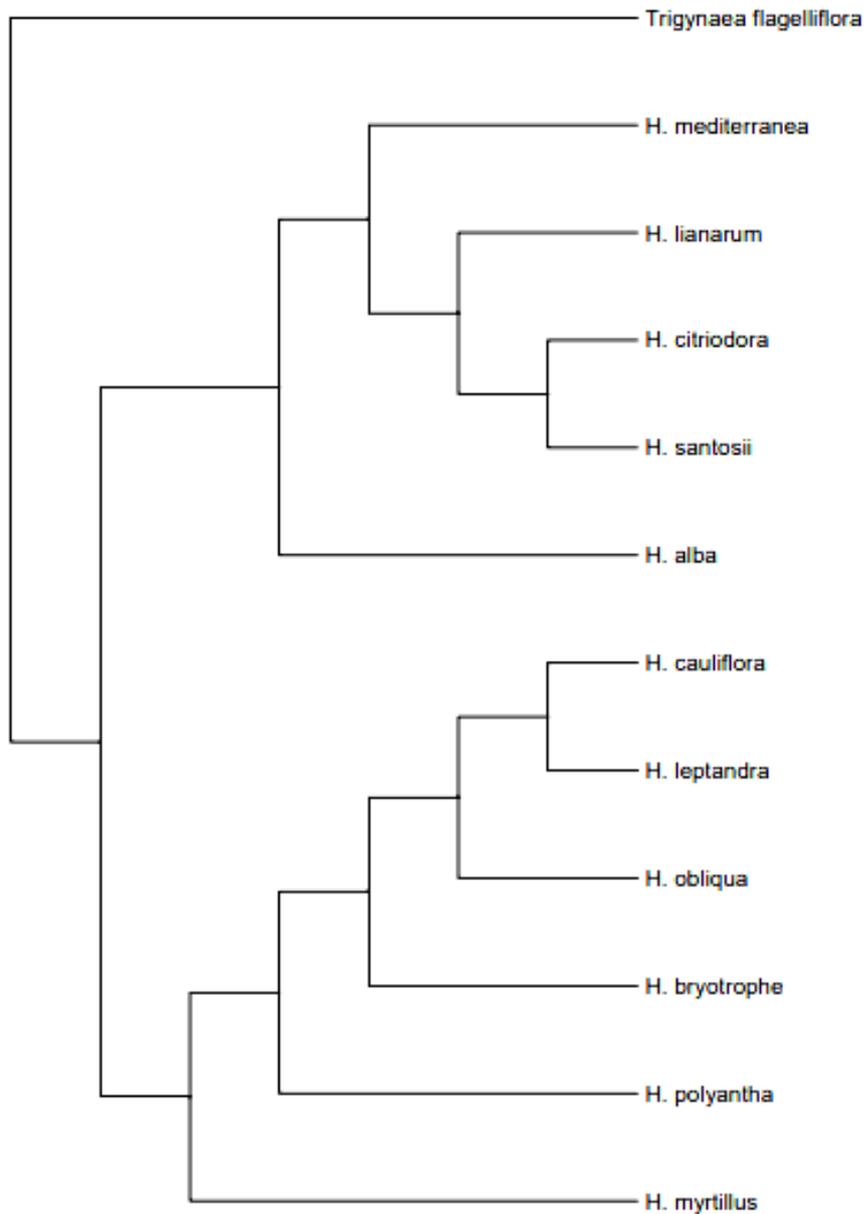


Figura 15. Árvore filogenética 2 das espécies de *Hornschuchia* obtida em análise de Máxima Parcimônia, com 112 passos.

As árvores possuem a mesma topologia com exceção da relação entre *H. mediterranea* e *H. lianarum*. Em uma das árvores mais parcimoniosas obtida (1), *H. mediterranea* e *H. lianarum* emergem em um mesmo clado, enquanto na outra (2), *H. lianarum* é grupo irmão de *H. citriodora* e *H. santosii*.

A árvore de consenso estrito foi obtida com 112 passos (figura 16), apresentando índice de retenção (IR) = 0,5429 e índice de consistência (IC) = 0,7143. Dentre os 44 caracteres, 31 foram considerados informativos, e 13 não-informativos.

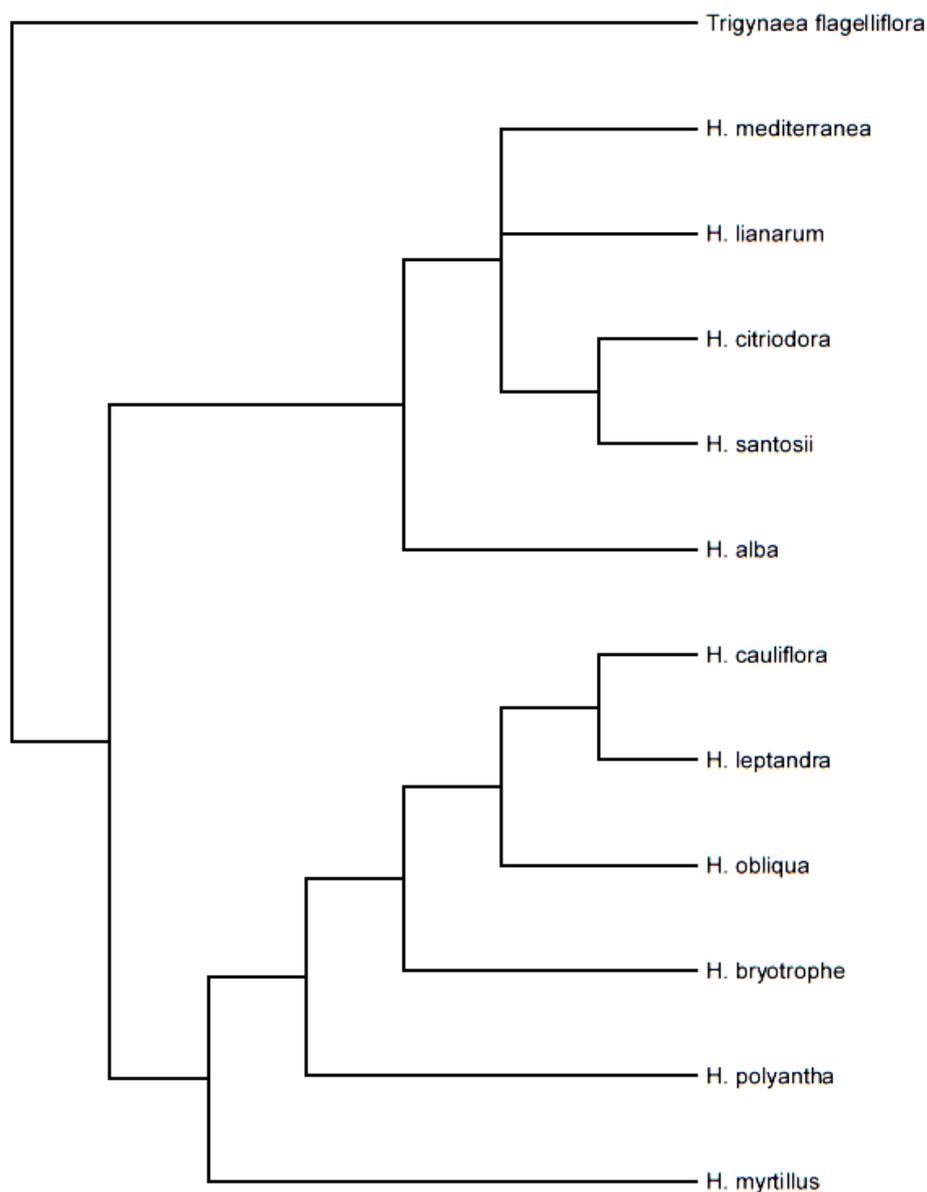


Figura 16. árvore consenso estrito das espécies do gênero *Honrschuchia* em análise de Máxima Parcimônia, com 112 passos; índice de retenção (IR) = 0,5429 e índice de consistência (IC) = 0,7143.

O gênero *Honrschuchia* emerge monofilético, sendo o cálice inteiro, ou seja, sem divisão em lobos, a principal sinapomorfia do gênero. O cálice também se mostrou um caráter importante em relação à sua forma, já que todas as espécies do gênero apresentam cálice cupuliforme, forma distinta do grupo externo, que possui cálice triangular, compartilhado apenas com *H. cauliflora*, havendo possibilidade de uma reversão desse caráter para essa espécie.

A redução no número de estames apresenta-se como uma sinapomorfia para o gênero. A família Annonaceae geralmente apresenta muitos estames, assim como *Tryginaea*, com 50 a 60 estames, no entanto, o gênero possui até 18 estames.

Quanto a topologia da árvore, gênero emerge com suas espécies divididas em dois grandes clados, representados aqui por clado A e clado B.

No clado A, encontra-se *H. santosii*, *H. citriodora*, *H. alba*, *H. lianarum* e *H. mediterranea*. Nesse clado, todas as espécies possuem flores solitárias, exceto por *H. santosii*, que possui flores organizadas em inflorescências. *H. lianarum* e *H. mediterranea* apresentam pecíolo densamente coberto por tricomas, caráter incomum dentro do clado A, onde todas as espécies possuem pecíolos com poucos tricomas. Entretanto, não é possível afirmar que esse estado de caráter é uma sinapomorfia para essas espécies, pois há uma indefinição no relacionamento entre as espécies *H. santosii*, *H. citriodora*, *H. lianarum* e *H. mediterranea*. Apesar da diferença na organização das flores, as espécies *H. santosii* e *H. citriodora* apresentam cálice plano, diferentemente de todas as outras espécies do gênero, que possuem cálice cupuliforme, sendo cálice plano, uma sinapomorfia que sustenta essas espécies como espécies irmãs.

Já no clado B encontra-se as espécies *H. polyantha*, *H. bryotrophe*, *H. obliqua*, *H. leptandra* e *H. cauliflora*. Nesse clado, todas as espécies possuem flores organizadas em algum tipo de inflorescência e *H. myrtillus*, que dentre todas as espécies do gênero possui tanto inflorescência quanto flor solitária. Um estudo taxonômico mais aprofundado deve ser realizado para se entender se se trata de uma mesma entidade ou são duas espécies distintas, sendo uma espécie com flores solitárias e outra com flores na forma de inflorescência.

As folhas no clado B possuem como sinapomorfias possuir de 6 a 17 ou mais nervuras secundárias. Também são encontradas folhas grandes, de, no mínimo, 22 cm de comprimento, com exceção de *H. polyantha* que possui folhas de comprimento reduzido e pode ter sofrido uma reversão em tal caráter. Os pedicelos das espécies representadas no clado B demonstrou um aumento em seu comprimento, diferentemente do grupo externo e do clado A, que apresentam pedicelo com comprimento de até 6 mm de comprimento.

A exina do pólen intectada é uma novidade evolutiva desse clado. Todas as espécies do clado A, do grupo externos e *H. obliqua* e pertencente ao clado B, possuem exina do pólen tectada. A presença desse estado de caráter em *H. obliqua* pode ser uma reversão.

H. leptandra e *H. cauliflora* compartilham folhas subcoriáceas, brácteas ausentes e pecíolos glabros, enquanto todas as espécies do clado B possuem folhas cartáceas, brácteas presentes e pecíolos com esparsamente cobertos por tricomas, este último também presente no restante das espécies de *Hornschurchia* (exceto no clado [*H. lianarum* + *H. mediterranea*]).

No que se refere à inflorescência não há nenhum tipo que seja sinapomorfia do gênero como um todo. Como já mencionado, gêneros próximos compartilham caracteres com *Hornschuchia* e esse é o caso do tipo de inflorescência. *Hornschuchia* e *Trigynaea* por exemplo possuem inflorescências do tipo glomérulo, ripídio ou flageliforme, sendo a última de ocorrência no grupo externo *Trigynaea flagelliflora*.

Quanto a evolução do caráter tipo de inflorescência flageliflora, essa não se apresentou como sinapomorfia de nenhum grupo dentro de *Hornschuchia* (figura 17). A flagelifloria é encontrada em *H. myrtillus*, *H. polyantha*, *H. bryotrophe*, todas emergindo no clado B, mas parafilético (figura 17). Uma vez que o estado de caráter está presente no grupo externo trata-se então de uma simplesiomorfia.

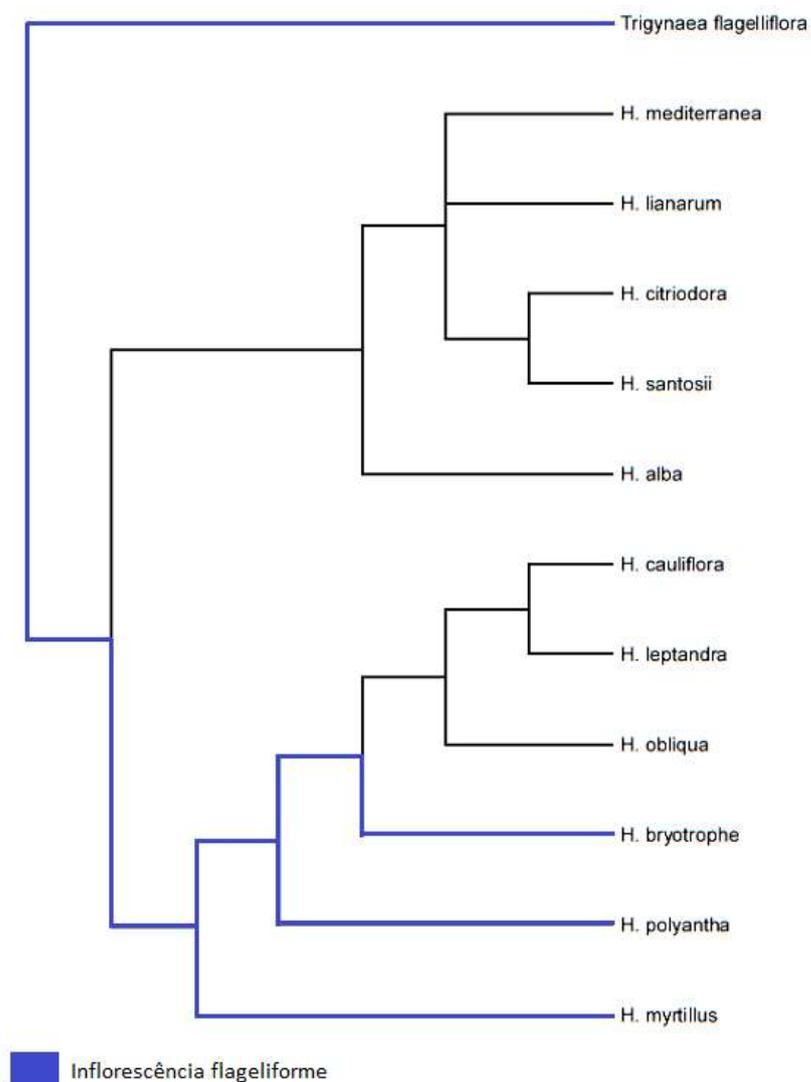


Figura 17. Evolução do caráter inflorescências flageliforme nas espécies de *Hornschuchia*.

5. CONCLUSÃO

O presente estudo realizou análises filogenéticas e morfológicas no gênero *Hornschuchia*, pertencente à família Annonaceae. Como resultado, foram identificados dois principais clados dentro do gênero: o clado A, composto por *H. santosii*, *H. citriodora*, *H. alba*, *H. lianarum* e *H. mediterranea*, com características distintas nas flores e no formato do cálice; e o clado B, formado por *H. polyantha*, *H. bryotrophe*, *H. obliqua*, *H. leptandra* e *H. cauliflora*, com características morfológicas semelhantes, como estames em menor número e pecíolos cobertos por tricomas.

No entanto, a análise filogenética e morfológica não indicou que a flagelifloria seja uma sinapomorfia para nenhum dos clados internos, sendo considerada uma plesiomorfia.

Esses resultados são importantes para a compreensão do gênero *Hornschuchia*, sua classificação e características morfológicas. No entanto, são necessárias investigações adicionais, como análises filogenéticas mais abrangentes e estudos aprofundados sobre a diversidade de inflorescências e outros caracteres morfológicos, a fim de obter um entendimento mais completo da evolução desse gênero.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agardh, J.G. *Theoria systematis plantarum*. C.W.K. Gleerup, Lund. 1858.
- Bentham, G. & Hooker, J.D. Ebenaceae. In: *Genera Plantarum* 2: 662- 667. 1873
- Bremer, K. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795-803. 1988.
- Catálogo de Plantas das Unidades de Conservação. Disponível em: <https://catalogo-ucs-brasil.jbrj.gov.br/bancoimagem.php?area=DuasBocas>. Acesso em 02/07/2023).
- Chatrou, L.W.; Pirie, M.D.; Erkens, R.H.J.; Couvreur, T.L.P.; Neubig, K.M.J.; Abbott, R.; Mols, J.B.; Maas, J.W.; Saunders, R.M.K. & Chase, M.W. A new subfamilial and tribal classification of the pantropical flowering plant family Annonaceae informed by molecular phylogenetics. *Botanical Journal of the Linnean Society* 169(1): 5-40. 2012.
- Doyle J.A. & Walker, J.W. The Bases of Angiosperm Phylogeny: Palynology. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Vol. 62, No. 3, The Bases of Angiosperm Phylogeny. 664-723p. 1975.
- Doyle, J.A. & Le Thomas, A. Phylogenetic analysis and character evolution in Annonaceae. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Sec B, Adansonia, v. 18, p. 279-334. 1996.
- Doyle, J.A. & Le Thomas, A. Evolution and phylogenetic significance of pollen in Annonaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. London, v. 169, n. 1, p. 190-221. 2012.
- Felsenstein, J. Confidence intervals on phylogenetics: an approach using bootstrap. *Evolution* 39: 783–791. 1985.
- Flickr. https://www.flickr.com/photos/plants_of_russian_in_brazil/40537571453; Acesso em 07/08/2022. 2022.
- Flickr. Alex Popovkin, Flickr. Disponível em <https://www.flickrriver.com/photos/tags/Taxonomy:-family=annonaceae/interesting/>. Acesso em 02/07/2023).
- Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB110466>>. Acesso em 09/06/2023. 2023.
- Gnigler, L.B. *Morfologia e evolução das inflorescências de Miconia Ruiz & Pav.* (Melastomataceae). Florianópolis. Dissertação. 53p. 2018.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K.C. TNT, a free program for phylogenetics analysis. *Cladistics* 24: 774-786. 2008.
- Guo, X., Tang, C.C., Thomas, D.C., Couvreur, T.L.P. & Saunders, R.M.K. A mega-phylogeny of the Annonaceae: taxonomic placement of five enigmatic genera and support for a new tribe, Phoenicanthae. *Scientific reports*. 7: 1. 2017.
- Hallier, H. Über Hornschuchia Nees und Mosenodendron R. E. Fries, sowie fiber einige Verwandtschaftsbeziehungen der Anonaceen. *Beih. Bot. Centralbl.* 13: 361-367. 1903.

- JBRJ (Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro). Jabot - Banco de Dados da Flora Brasileira. Disponível em: <https://www.gov.br/jbrj/pt-br>. 2021.
- Johnson, D.M & Murray, N.A. Synopsis of the tribe Bocageae (Annonaceae), with revisions of *Cardiopetalum*, *Froesiodendron*, *Trigynaea*, *Bocagea*, and *Hornschuchia*. *Brittonia* 47(3): 248-319. 1995.
- Johnson, D.M. & Mello-Silva, R. A new species of *Hornschuchia* (Annonaceae) from Atlantic Brazil, with comments on the circumscription of the genus *Trigynaea*. *Contr. Univ. Michigan Herb.* 19: 259-263. 1993.
- Lobão, A.Q. A new species of *Trigynaea* (Annonaceae) endemic to the Atlantic Forest of Brazil. *Phytotaxa* 309 (2): 193–196. 2017.
- Lobão, A.Q., Lopes, J.C., Erkens, R.H.J., Mendes-Silva, I., Pontes Pires, A.F., Silva, L.V., Oliveira, M.L.B., Johnson, D. & Mello-Silva, R. (in memoriam). 2020. Annonaceae in Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB110219>>. Acesso em: 09 mar. 2021. 2020.
- Lopes, J.C., Silva, L.V. & Mello-Silva, R. (in memoriam). 2020. *Hornschuchia* in Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB110465>>. Acesso em: 09 mar. 2021. 2020.
- Lopes, J.C., Silva, Vilela, L. & Johnson, D.M. *Hornschuchia mellosilvae* (Annonaceae) a new species endemic to the Brazilian Atlantic Forest. *Phytotaxa* 520 (3): 273–278. 2021.
- Lorenzi, H., Flores, T.B. & Souza, V.C. Introdução à botânica morfologia. Instituto Plantarum de estudos da flora LTDA. 221p. 2013.
- Maas, P.J.M., Rainer, H. & Lobão, A.Q. Annonaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2013.
- Maas, P.J.M. & Westra, L.Y.T. Studies in Annonaceae. II A monograph of the genus *Anaxagorea* A.St.-Hil. Part 2. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, Stuttgart, v.105, n. 2 145-204, 1985.
- Maas, P.J.M., Timmerman, A. & Westra, L.Y.T. 1984. Studies in Annonaceae. I. New species in *Anaxagorea* A.-St.Hil. from the Neotropics. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series C: Biological and Medical Sciences* 87: 297-303.
- Maas, P.J.M., Westra, L.Y. T. & Chatrou, L.W. *Duguetia*. *Flora Neotropica Monograph* 88: 1-274. 2003.
- Maddison, D.R. & Maddison, W. *MacClade: analysis of the phylogeny and character evolutions*. Version 4.0. Sinauer Associates Inc. Sunderland. 2000.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 3.61 <http://www.mesquiteproject.org>. 2019.

- Mello-Silva, R., Lopes, J.C. & Johnson, D.M. The new inland *Hornschuchia mediterranea* (Annonaceae) from Bahia, Brazil. *Phytotaxa* 483 (3): 285–290. 2021.
- Miquel, F.A.G. Ebenaceae. Symplocaceae, Sapotaceae, In: Mart. *Flora Brasiliensis* 7: 1-117. 1856.
- Mori, S.A. Eastern, extra-Amazonian Brazil. In Floristic inventory of tropical countries: the status of plant systematics, collections, and vegetation, plus recommendations for the future (D.G. Campbell & H.D. Hammond, eds.). *The New York Botanical Garden, Bronx*, 427-454. 1989.
- Nees, C.G. *Hornschuchia*, novum Plantarum Brasiliensium genus. *Denkschr. Knigl.-Baier. Bot. Ges. Regensburg* 2: 159-164. 1822.
- New York Botanical Garden. Disponível em <https://www.nybg.org/bsci/res/bahia/Annonac.html>. Acesso em 29/06/2023.
- Oliveira, P.M.J., Silva, R.C. & Gasparino, E.C. Palinologia em espécies de Annonaceae nativas em fragmentos florestais remanescentes na região noroeste do Estado de São Paulo. Universidade Estadual Paulista-UNESP, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal-FCAV. Departamento de Biologia aplicada à Agropecuaria. 2012.
- Prusinkiewicz. Algorithmic Botany. Disponível em <http://algorithmicbotany.org/>. Acesso em 12/06/2022. 1991.
- Richardson, J.E., Chatrou, L.W. & Mols, J.B., Erkens, R. H. J., Pirie, M. D. Historical biogeography of two cosmopolitan families of flowering plants: Annonaceae and Rhamnaceae. *Philosophical Transactions of the Royal Society B. London*, v. 359, 1495-1508. 2004.
- Reflora. Disponível em <https://reflora.jbrj.gov.br/reflora/geral/ExibeFiguraFSIUC/ExibeFiguraFSIUC.do?idFigura=226604635>. Acesso em 02/07/2023)
- Royal Botanic Gardens, Kew. Disponível em <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:73724-1>; Acesso em 07/08/2022. 2022.
- Schatz, G.E. & Wendt, T.A. new flagelliflorous species of *Stenanona* (Annonaceae) from Mexico, with a review of the phenomenon of flagelliflory. *Lundellia* 7: 28–38. 2004.
- SpeciesLink. Disponível em: <http://www.splink.org.br/>. 2021.
- Sprengel, K. *Systema vegetabilium*. Editio decima sexta curante Curtio Sprengel. Sumtibus Librariae Dieterichianae, Gottingen. 1827.
- Swofford. D.L. 2002. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). 2002.
- The Plant List. Version 1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> 2010.
- Vilela, L. & Lopes, J.C. *Hornschuchia* (Annonaceae), an endemic and threatened genus from the Brazilian Atlantic Forest. *European Journal of Taxonomy*. 828: 75–108. 2022.
- Walker, J.W. Pollen morphology, phytogeography, and phylogeny of the Annonaceae. *Contr. Gray Herb.* 202: 1-131. 1971.