

VINICIUS DELGADO DA ROCHA

**DA FLORESTA PARA A SAVANA E DE VOLTA PARA A FLORESTA: HISTÓRIA
EVOLUTIVA DO GÊNERO *Dimorphandra* (LEGUMINOSAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para a obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Luiz Orlando de Oliveira

**VIÇOSA-MINAS GERAIS
2019**

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

R672d
2019

Rocha, Vinicius Delgado da, 1995-
Da floresta para a savana e de volta para a floresta : história evolutiva do gênero *Dimorphandra* (Leguminosae) / Vinicius Delgado da Rocha. – Viçosa, MG, 2019.
37 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Luiz Orlando de Oliveira.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 34-37.

1. *Dimorphandra*. 2. Amazônia. 3. Cerrado. 4. Diversidade das plantas. 5. Árvores. 6. Mata Atlântica. 7. Botânica - Classificação. I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Bioquímica e Biologia Molecular. Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento. II. Título.

CDD 22. ed. 583.74


VINICIUS DELGADO DA ROCHA

DA FLORESTA PARA A SAVANA E DE VOLTA PARA A FLORESTA: HISTÓRIA
EVOLUTIVA DO GÊNERO *Dimorphandra* (LEGUMINOSAE)

Dissertação apresentada à Universidade Federal
de Viçosa, como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em Genética e
Melhoramento, para a obtenção do título de
Magister Scientiae.

APROVADA: 23 de julho de 2019.

Assentimento:



Vinicius Delgado da Rocha
(Autor)



Luiz Orlando de Oliveira
(Orientador)

*Aos meus pais Amália e Juvêncio,
Pelo seu amor e apoio incondicionais.*

Dedico

AGRADECIMENTOS

A Deus pela vida, sabedoria e coragem ao longo dessa jornada.

A Universidade Federal de Viçosa (UFV) por seus professores e funcionários, que contribuíram para fornecer ensino e condições de trabalho de excelente qualidade.

Ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento (PPGGM) pela oportunidade de realização o curso de mestrado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa.

Ao Instituto de Biotecnologia Aplicada à Agropecuária (BIOAGRO) pela disponibilidade de espaço para realização deste trabalho de pesquisa.

Aos herbários, Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ), Missouri Botanical Garden (MO), Herbário da Amazônia Meridional (HERBAM), Herbário da Guiana (CAY), Herbário da Embrapa Cernagem (CEN), Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana (HUEFS), Herbário da Universidade Federal de Viçosa (VIC), Herbário da Embrapa da Amazônia Oriental (IAN) pela concessão das amostras.

A minha família, de modo especial, aos pais Juvêncio e Amália, tia Nildete e irmã Gabriele pelo amor e carinho, por sempre estar ao meu lado.

Ao Prof. Luiz Orlando de Oliveira pela orientação, disposição e ensinamentos.

Aos meus colegas do Laboratório de Biologia Molecular e Filogeografia, Thaís, Rafa, José Luiz, Yan, Júlia, Thiago, Uilton e Samara. Obrigado a todos pelo convívio e amizade.

A Thaís Dal'Sasso e Christina Vinson pela ajuda na obtenção dos dados moleculares.

A minha colega Bruna, por tornar meus dias longe de casa mais acolhedores e por conviver comigo aqui em Viçosa.

A todos que contribuíram diretamente e indiretamente para a conclusão dessa importante etapa.

RESUMO

ROCHA, Vinicius Delgado, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2019. **Da floresta para a savana e de volta para a floresta: história evolutiva do gênero *Dimorphandra* (Leguminosae)**. Orientador: Luiz Orlando de Oliveira.

Amazônia e Mata Atlântica são fitodomínios caracterizados por florestas tropicais enquanto que o Cerrado é composto por vegetação de savana. Estes três fitodomínios são encontrados na América do Sul e possuem certas afinidades na flora e fauna. Mudanças de habitat ou de fitodomínios (transições ecológicas) podem explicar a atual distribuição geográfica e a diversificação de organismos. O gênero *Dimorphandra* inclui 26 espécies divididas em três subgêneros: (1) *Dimorphandra* com ocorrência nos três fitodomínios; (2) *Phaneropsia* e (3) *Pocillum* com ocorrência restrita na Amazônia. Neste estudo, investigou-se as relações filogenéticas do gênero *Dimorphandra* usando dados moleculares de genoma cloroplástico e do genoma nuclear para fazer inferências sobre a história evolutiva da flora arbórea nos fitodomínios. Os dados mostraram que as espécies do subgênero *Dimorphandra* do Cerrado e Mata Atlântica tiveram posição mais derivada, sugerindo evolução mais recentemente. *Dimorphandra* do Cerrado teve origem em ancestrais da floresta da Amazônica, enquanto que pelos menos três espécies amazônicas tiveram origem em ancestrais do Cerrado. As espécies de *Dimorphandra* da Mata Atlântica foram descendentes de linhagens ancestrais do Cerrado. O gênero *Dimorphandra* evoluiu sob um dinâmico processo de transição ecológica entre os três fitodomínios, havendo migração e posterior diversificação de linhagens da floresta Amazônica dentro Cerrado ou vice-versa, e do Cerrado dentro Mata Atlântica. Portanto, processos de transições ecológicas parecem ter contribuído na montagem da flora destes fitodomínios. A análise filogenética bayesiana revelou que o gênero *Dimorphandra* não é monofilético e de modo geral cada subgênero foi agrupado em um clado. Os subgêneros *Phaneropsia* e *Pocillum* tiveram relações filogenéticas mais próximas com outros gêneros do que com o subgênero *Dimorphandra*. Apesar das evidências filogenéticas sugerirem que o gênero *Dimorphandra* merece uma nova revisão, decidimos manter a atual circunscrição até que a posição incongruente dos subgêneros *Phaneropsia* e *Pocillum* seja resolvida.

Palavras-chaves: Amazônia. Cerrado. Diversificação. Flora arbórea. Mata Atlântica. Transições ecológicas.

ABSTRACT

ROCHA, Vinicius Delgado, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2019.
From forest to the savanna and black to the forest: evolutionary history of genus *Dimorphandra* (Leguminosae). Adviser: Luiz Orlando de Oliveira.

Amazon and Atlantic Forest are biomes characterized by tropical forests, and the Cerrado is composed by savanna vegetation. The three biomes are found in South America and they have some affinities in flora and fauna. Biome shifts (ecological transitions) may explain the current geographical distribution and the diversification of organisms. The genus *Dimorphandra* includes 26 species divided into three subgenera: (1) *Dimorphandra* occurs in the three biomes; (2) *Phaneropsia* and (3) *Pocillum* occur in the Amazon. In this study, we investigated the phylogeny of the genus *Dimorphandra* using molecular data from the chloroplast and nuclear genomes. The data showed that the species of subgenus *Dimorphandra* from Cerrado and Atlantic Forest had a derived position, indicating recent evolution. *Dimorphandra* in the Cerrado originated from amazonian ancestors. At least three amazonian species originated from Cerrado ancestors. *Dimorphandra* species from Atlantic Forest were descended from Cerrado lineages. The genus *Dimorphandra* evolved in a dynamic process of ecological transition between the three biomes. There were migration and subsequent diversification of Amazon lineages into Cerrado or vice versa, and Cerrado lineages into Atlantic Forest. Therefore, ecological transitions seem to have contributed to the flora assemblage of these biomes. Bayesian phylogenetic analysis revealed that the genus *Dimorphandra* is not monophyletic. In general, each subgenus was grouped into one clade. The subgenera *Phaneropsia* and *Pocillum* had closer phylogenetic relationships with other genera than with the subgenus *Dimorphandra*. Although, phylogenetic evidence suggests that the genus *Dimorphandra* needs a taxonomic review, we decided to maintain the current circumscription until the incongruent position of the subgenera *Phaneropsia* and *Pocillum* is resolved.

Keywords: Amazon. Cerrado. Diversification. Arboreal Flora. Atlantic Forest. Ecological Transitions.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	8
2. MATERIAL E MÉTODOS	11
2.1 Amostragem e extração de DNA.....	11
2.2 Amplificação via PCR e sequenciamento	15
2.3 Montagem de banco de dados.....	16
2.4 Filogenia Bayesiana.....	18
2.5 Análises de rede de haplótipos	19
3. RESULTADOS	20
3.1 Estudo filogenético.....	20
3.2 Rede de haplótipo.....	24
4. DISCUSSÃO	27
4.1 Transições entre Amazônia e Cerrado.....	27
4.2 Transições entre Cerrado e Mata Atlântica	28
4.3 Cerrado como a provável fonte das espécies da Mata Atlântica	29
4.4 Hipótese biogeográfica para a dispersão de <i>Dimorphandra</i>	30
4.5 Implicações taxonômicas em <i>Dimorphandra</i>	31
5.REFERÊNCIAS	34

1. INTRODUÇÃO

Na América do Sul são encontrados três grandes fitodomínios: Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica. A Amazônia possui a maior floresta tropical do mundo, que se estende pelo Brasil, Guianas, Venezuela, Colômbia, Equador, Peru e Bolívia. Esta floresta apresenta grande biodiversidade com aproximadamente 14.003 espécies de plantas com sementes (Cardoso et al., 2017). O Cerrado abrange uma área de 2 milhões de Km² na região central do Brasil e partes do Paraguai e Bolívia. Ele contém vários tipos de vegetação, porém com predominância de savana (Pennington et al., 2000), e possui 12.423 espécies de plantas das quais 4.908 são endêmicas (Flora do Brasil, 2019). A Mata Atlântica caracteriza-se por uma floresta tropical, que estende ao longo da costa leste do Brasil até leste do Paraguai e nordeste da Argentina, cobrindo uma área de 1,5 milhões de Km² (Tabarelli et al., 2005). Ela abriga aproximadamente 15.485 espécies de plantas sendo 5.461 endêmicas (Flora do Brasil, 2019).

Os três fitodomínios compartilham muitas espécies filogeneticamente relacionadas. Apesar da distância geográfica, Amazônia e Mata Atlântica também compartilham muitos elementos da vegetação. Um estudo florístico com 290 espécies de arbustos e árvores mostrou que 58,9% das espécies ocorrem tanto no Cerrado quanto na Mata Atlântica ou floresta Amazônica (Méio et al., 2003). Outros estudos também já demonstram afinidades na fauna e flora entre os fitodomínios Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica (Oliveira-Filho e Ratter, 1995; Oliveira-Filho e Fontes, 2000; Novaes et al., 2010; Rodrigues et al., 2014; Peres et al., 2017; Buzatti et al., 2018). Esta certa similaridade em suas fauna e flora tem chamado a atenção de cientistas com objetivo de entender o padrão de distribuição e diversificação das espécies nos fitodomínio.

O conservadorismo de nicho pode determinar os padrões de distribuição dos organismos. É apontado que as espécies tende a habitar ambientes semelhantes aos seus ancestrais, sendo raras mudanças evolutivas para novas habitats (Crisp et al. 2009). No entanto, tem aumentado as evidências de frequentes mudanças evolutivas entre habitat ou fitodomínios (biomas) (Edwards e Donoughe, 2013; Donoghue e Edwards, 2014). Vários estudos indicam que clados de plantas e animais fizeram múltiplas mudanças de fitodomínio durante sua história evolutiva, e tais mudanças foram acompanhadas de eventos de diversificação (Simon e

Pennington, 2012; Schmerler et al., 2012; Cardillo et al., 2016; Simon et al., 2016; Souza-Neto et al., 2016; Simissen e Rowe, 2018). A migração de um táxon para novo habitat e posterior adaptação aquele habitat pode resultar em diversificação (especiação ecológica) (Donoghue e Edwards, 2014). O processo de mudança de fitodomínio (transição ecológica) de uma linhagem parece não ser tão fácil e geralmente envolvem seguintes fatores: oportunidade de movimentar no espaço, capacidade de adaptação a novos tipos climas ou vegetação e alterações nas interações bióticas como competição e predação (Edwards e Donoghue, 2013; Donoghue e Edwards, 2014).

Para compreender o papel que as transições ecológicas desempenham na formação e diversificação da flora é ideal estudar clados amplamente distribuídos que ocupam áreas distintas. Neste trabalho, estudamos *Dimorphandra* Schott (Leguminosae), um gênero arbóreo neotropical com distribuição geográfica ao longo dos fitodomínios: Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica. O gênero apresenta 26 espécies distribuídas em três subgêneros: *Dimorphandra* Tul. com 11 espécies, *Pocillum* Tul. com 10 espécies e *Phaneropsia* Tul. com 5 espécies (Silva, 1986). Os subgêneros se diferem principalmente quanto à morfologia do fruto e distribuição geográfica (Silva, 1986). O subgênero *Dimorphandra* ocupa desde a região norte da América do Sul até o sudeste do Brasil, e seus frutos são alongados, retos ou ligeiramente curvados, indeiscentes ou tardiamente deiscentes (Silva, 1986). O subgênero *Pocillum* está basicamente restrito a região Amazônica das Guianas, e seus frutos são achatados, falciformes, lenhosos e deiscentes com margem ventral alargada e margem dorsal delgada (Silva, 1986). O subgênero *Phaneropsia* está distribuído desde a região norte até o ocidente da América do Sul, e seus frutos são retos ou ligeiramente falcados, lenhosos e deiscentes (Silva, 1986).

Na Amazônia, a maioria das espécies de *Dimorphandra* são endêmicas com distribuição restrita e são encontradas em variados habitats desde de floresta de terra firme ou inundada até campinas ou caatingas (Silva, 1986). No Cerrado são encontradas *D. mollis* e *D. gardneriana*, conhecidas popularmente como faveiro d'anta, apresentam ampla distribuição geográfica e seus frutos são utilizados para extração de rutina, que é empregada na indústria farmacêutica (Silva, 1986; Landim e Costa 2012). *Dimorphandra wilsonii* conhecida como faveiro-de-wilson, também é encontrada no Cerrado com ocorrência no estado de Minas Gerais e está

classificada na lista vermelha da IUCN (União Internacional para a Conservação da Natureza) como criticamente ameaça de extinção (Silva, 1986; Fernandes e Rego, 2014). Na Mata Atlântica são encontradas apenas duas espécies, *D. exaltata* e *D. jorgei*, que apresentam restrita distribuição geográfica.

Neste estudo, investigou-se a história evolutiva de *Dimorphandra* dentro dos fitodomínios Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica, por meio de análises moleculares de genoma cloroplástico e do genoma nuclear. O objetivo deste estudo foi responder as seguintes perguntas: (1) Os dados moleculares apoiam a monofilia e a atual subdivisão de *Dimorphandra* em três subgêneros (*Pocillum*, *Pheneropsia* e *Dimorphandra*)? (2) Qual teria sido a contribuição de transições ecológicas entre fitodomínios (Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica) para a diversificação do gênero *Dimorphandra*? (3) Quais foram as fontes geográficas das linhagens de *Dimorphandra* que alcançaram a Mata Atlântica? Ou seja, as linhagens presentes na Mata Atlântica são descendentes diretos de ancestrais Amazônicos, ou houve alguma participação do Cerrado? As informações obtidas neste estudo contribuem para compreender a evolução da flora arbórea entre e dentro dos fitodomínios.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Amostragem e extração de DNA

Este estudo incluiu 17 espécies (57 espécimes) do gênero *Dimorphandra*. (Tabela 01). Das 17 espécies, sete pertencem ao subgênero *Dimorphandra* (*D. caudata*, *D. exaltata*, *D. gardneriana*, *D. jorgei*, *D. mollis*, *D. parviflora* e *D. wilsonii*), três pertencem ao subgênero *Phaneropsia* (*D. conjugata*, *D. dissimilis* e *D. unijuga*) e sete pertencem ao subgênero *Pocillum* (*D. campinarum*, *D. coccinea*, *D. cuprea*, *D. macrostachya*, *D. pennigera*, *D. polyandra* e *D. vernicosa*). A quantidade de espécimes coletadas por espécie variou de 1 a 19 dependendo do número de amostras disponíveis. A amostragem abrangeu as principais áreas de ocorrência do gênero *Dimorphandra* nos fitodomínios da Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica na América do Sul. Além disso, foram incluídos nove gêneros (14 espécimes) filogeneticamente próximos à *Dimorphandra* (Tabela 01) (Bruneau et al., 2008; Manzanilla e Bruneau, 2012).

O material vegetal foi coletado em herbários ou em expedições de campo. As amostras foliares coletadas em campo foram desidratadas em sílica gel em saco plástico zip-lock e mantidas em temperatura ambiente até posterior extração de DNA. Para material herborizado, o tecido foliar foi armazenado em saco de papel contendo sílica gel até o momento da extração de DNA.

O DNA genômico foi extraído de aproximadamente 4-6 folíolos utilizando o protocolo CTAB descrito anteriormente (Cota-Sánchez et al., 2006; Riahi et al., 2010).

Tabela 01. Espécimes do gênero *Dimorphandra* e espécimes de gêneros próximos filogeneticamente próximos a *Dimorphandra* com seu respectivo número de registro de herbário, coletor, número de coleta e localidade de coleta. As cores representam fitodomínios: Amazônia (azul); Cerrado (vermelho); Mata Atlântica (verde).

Táxon (amostra)	Herbário (Nº de Registro)	Coletador (Nº de Coleta)	Localidade
<i>Dimorphandra coccinea</i> Ducke (32)	*	C.C. Vinson et al. (s/nº)	Res. Flor. Adolpho Ducke, AM
<i>Dimorphandra caudata</i> Ducke (92)	MO (4398552)	R. Vásquez et al. (10064)	Peru
<i>Dimorphandra conjugata</i> (Splitg.) Sandwith (95)	MO (5749744)	Alford (3153)	Guiana
<i>Dimorphandra campinarum</i> Ducke (116)	RB (394148)	S.M. de Faria et al (2455)	Pará
<i>Dimorphandra cuprea</i> . Sprague & Sandwith (112)	CEN (81900)	Silva, G. P. et al. (16106)	Rondônia
<i>Dimorphandra dissimilis</i> R.S. Cowan (100)	MO (4765976)	W.A. Díaz (5693)	Venezuela
<i>Dimorphandra macrostachya</i> (Ducke) M.F. Silva (56)	IAN (186002)	Nascimento (485)	Aurora do Pará, PA
<i>Dimorphandra macrostachya</i> (Ducke) M.F. Silva (54)	IAN (185875)	Freitas (220)	Belém, PA
<i>Dimorphandra macrostachya</i> (Ducke) M.F. Silva (55)	IAN (185891)	J.C.L. Oliveira (520)	Moju, PA
<i>Dimorphandra parviflora</i> Spruce ex Benth. (90)	HERBAM (2333)	D.C. Zappi et al (1203)	Parq. Est. Cristalino, MT
<i>Dimorphandra parviflora</i> Spruce ex Benth. (91)	HERBAM (2272)	D.C. Zappi et al (1131)	Parq. Est. Cristalino, MT
<i>Dimorphandra parviflora</i> Spruce ex Benth. (87)	HUEFS (143931)	L. P. Queiroz (13932)	Res. Flor. Adolpho Ducke, AM
<i>Dimorphandra parviflora</i> Spruce ex Benth. (34)	CEN (80574)	M.F. Simon et al. (1176)	Rondônia
<i>Dimorphandra pennigera</i> Tul. (89)	HERBAM (3567)	C.R.A. Soares et al. (431)	Sinop, MT
<i>Dimorphandra pennigera</i> Tul. (33)	*	C.C. Vinson et al. (s/nº)	Res. Flor. Adolpho Ducke, AM
<i>Dimorphandra polyandra</i> Benoist (134)	CAY (s/nº)	L. Procópio. (1044)	Guiana Francesa
<i>Dimorphandra</i> sp. (138)	US (s/nº)	Redden, K.M (6004)	Guiana Francesa
<i>Dimorphandra</i> sp. (38)	*	C.C. Vinson et al. (s/nº)	Moju, PA
<i>Dimorphandra unijuga</i> Tul. (149)	RB (512845)	H.C. de Lima (7212)	Barcelos, AM
<i>Dimorphandra vernicosa</i> Spruce ex Benth. (142)	HUEFS (196074)	D. Cardoso (3279)	Amazonas
<i>Dimorphandra gardneriana</i> Tul. (148)	RB (596212)	R.R. Mendes (s/nº)	Crato, CE
<i>Dimorphandra gardneriana</i> Tul. (25)	CEN (58031)	M.J. Balick et al. (3724)	Barra do Corda, MA
<i>Dimorphandra gardneriana</i> Tul. (117)	Oxford (12425)	C.E. Hughes (2409)	Santa Cruz, Bolívia
<i>Dimorphandra gardneriana</i> Tul. (28)	CEN (66564)	G.P. Silva et al. (9414)	Estreito, MA
<i>Dimorphandra gardneriana</i> Tul. (24)	CEN (53276)	T.B. Cavalcanti et al.(2905)	Mateiros, TO

Continuação da Tabela 01

<i>Dimorphandra gardneriana</i> Tul. (27)	CEN (71151)	G.P. Silva et al (11005)	S. Sal. do Tocantins, TO
<i>Dimorphandra gardneriana</i> Tul. (30)	*	C.C. Vinson et al. (s/nº)	Tocantins
<i>Dimorphandra. gardneriana</i> Tul. (31)	*	C.C. Vinson et al. (s/nº)	Tocantins
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth. (29)	CEN (56176)	A.C. Sevilha et al. (3089)	Alvorada do Norte, GO
<i>Dimorphandra. mollis</i> Benth. (21)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Brasília, DF
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth. (22)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Paraopeba, MG
<i>Dimorphandra. mollis</i> Benth. (23)	*	C. C. Vinson et al (s/nº)	Paraopeba, MG
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth. (88)	HERBAM (3632)	C.R.A. Soares et al. (674)	Sinop, MT
<i>Dimorphandra</i> sp. (47)	*	L. O. Oliveira et al. (s/nº)	Cáceres, MT
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (06)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Lagos Santa, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (13)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Lagos Santa, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (14)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Lagos Santa, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (15)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Lagos Santa, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (17)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Matozinhos, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (18)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Matozinhos, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (19)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Matozinhos, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (01)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Paraopeba, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (02)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Paraopeba, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (03)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Paraopeba, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (07)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Paraopeba, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (08)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Paraopeba, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (09)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Paraopeba, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (10)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Paraopeba, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (11)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Paraopeba, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (20)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Paraopeba, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (04)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Pequi, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (16)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Pequi, MG
<i>Dimorphandra wilsonii</i> Rizzini (05)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Pindaíba, MG

Continuação da Tabela 01

<i>Dimorphandra exaltata</i> Schott (135)	*	S. Helena (s/nº)	Rio de Janeiro, RJ
<i>Dimorphandra jorgei</i> M.F. Silva (63)	HUEFS (165244)	J.G. Jardim (5418)	Ilhéus, BA
<i>Dimorphandra jorgei</i> M.F. Silva (82)	HUEFS (100856)	D. Cardoso (834)	Itaperaba, BA
<i>Dimorphandra jorgei</i> M.F. Silva (64)	HUEFS (144312)	H.C.de Lima (6902)	Mucurí, BA
<i>Campsiandra angustifolia</i> Spruce ex Benth. (128)	CEN (80510)	M. F. Simon et al. (1096)	Porto Velho, RO
<i>Dinizia excelsa</i> Ducke (127)	CEN (82511)	M. F. Simon et al. (1481)	Porto Velho, RO
<i>Entada polystachya</i> (L.) DC (122)	CEN (80835)	A. A. Santos et al.(3326)	Porto Velho, RO
<i>Mora gonggrijpii</i> (Kleinhoonte) Sandwith (140)	US (3554474)	K.M. Redden (5226)	Guiana
<i>Mora paraensis</i> (Ducke) Ducke (130)	CEN (82150)	M. F. Simon et al. (1663)	Belém, PA
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub. (121)	CEN (83658)	M. H. Fernandes (263)	Brasília, DF
<i>Parkia multijuga</i> Benth. (125)	CEN (s/nº)	M. F. Simon et al. (1026)	Porto Velho, RO
<i>Parkia nitida</i> Miq. (126)	CEN (80590)	M. F. Simon et al. (1192)	Porto Velho, RO
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake (119)	VIC (21679)	J. M. Fernandes (370)	Araponga, MG
<i>Stryphnodendron</i> sp. (48)	*	L. O. Oliveira et al. (s/nº)	Cáceres, MT
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i> (Willd.) Hochr. (49)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Moju, PA
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i> (Willd.) Hochr. (50)	*	C. C. Vinson et al. (s/nº)	Santarém, PA
<i>Tachigali prancei</i> (H.S.Irwin & Arroyo) L.G.Silva & H.C.Lima (123)	CEN (81851)	G. P. Silva et al.(16057)	Porto Velho, RO
<i>Tachigali tinctoria</i> (Benth.) Zarucchi & Herend. (124)	CEN (81754)	G. P. Silva et al.(15953)	Porto Velho, RO

*espécimes não depositadas em herbário

2.2 Amplificação via PCR e sequenciamento

Um total de cinco regiões do genoma cloroplastico e uma região do genoma nuclear foram amplificadas por meio de Reação em Cadeia de Polimerase (PCR), utilizando os pares de *primers* (Tabela 02). As regiões de genoma cloroplastico foram as seguintes: íntron *trnL*(UAA), (CD); três espaçadores intergênicos [*trnL*(UAA)-*trnF*(GAA), (EF); *trnH-psbA*, (HA); *psbB-psbF*, (BF)] e gene *matK*. A região do genoma nuclear foi de ITS (espaço interno transcrito) dos genes 18S-26S de RNA ribossomal incluindo o gene 5.8S.

Tabela 02. Descrição dos *primers* utilizados para amplificação de regiões de genoma cloroplastico e do genoma nuclear de *Dimorphandra* e gêneros relacionados.

Região	Primers	Sequências 5'- 3'	Referência
CD	C	F CGAAATCGGTAGACGCTACG	Taberlet et al. (1991).
	D	R GGGGATAGAGGGACTTGAAC	
EF	E	F GGTTCAAGTCCCTCTATCCC	Taberlet et al. (1991).
	F	R ATTTGAACTGGTGACACGAG	
HA	<i>trnHf</i>	F CGCGCATGGTGGATTCAACAATCC	Shaw et al. (2005).
	<i>psbA</i>	R GTTATGCATGAACGTAATGCTC	
BF	<i>psbB</i>	F GTTTACTTTTTGGGCATGCTTCG	Hamilton (1999).
	<i>psbF</i>	R CGCAGTTCGTCTTGGACCAG	
<i>matK</i>	1R KIM	F CCCAGTCCATCTGGAAATCTTGGTTC	Kuzmina et al. (2012).
	3F KIM	R CGTACAGTACTTTTTGTGTTTACGAG	
ITS	ITSLeu	F GTCCACTGAACCTTATCATTTAG	White et al. (1990) e Baum et al. (1998)
	ITS4	R TCCTCCGCTTATTGATATGC	

Para cada região de genoma cloroplastico, as reações de amplificação foram realizadas em volume final de 25 µL com tampão Green 1X Go Taq (Promega), 17,5 µg/mL de BSA (*Bovine Serum Albumin*), 0,2 mM de cada dNTP, 2 mM de MgCl₂; 0,5µM de cada *primer*, 1,25 U de Taq DNA polimerase (Phoneutria) e aproximadamente 50 ng de DNA genômico. O fragmento BF foi amplificado usando o seguinte programa: 95°C por 5 minutos (ciclo inicial de desnaturação) seguido de 35 ciclos de 94°C por 1 minuto, 58°C (anelamento do *primer*) por 1 minuto, 72°C por 90 segundos e extensão final de 72°C por 5 minutos. Para os demais fragmentos, o programa de amplificação constituiu de 95°C por 3 minutos (clico inicial de desnaturação), seguido de 40 ciclos de 95°C por 1 minuto, 54°C (anelamento do *primer*) por 1 minuto, 72°C por 1 minuto e extensão final de 72°C por 10 minutos.

A amplificação do fragmento ITS foi conduzida em volume final 20 μ L com tampão Green 1X Go Taq (Promega), 1,75 μ L de DMSO (Dimetilsulfóxido), 0,25 mM de cada dNTP, 2,5 mM de $MgCl_2$, 0,62 μ M de cada *primer*, 1,25 U de Taq DNA polimerase (Phorontria) e aproximadamente 100 ng de DNA genômico. As amostras foram amplificadas sob as seguintes condições: 94°C por 4 minutos (ciclo inicial de desnaturação), 35 ciclos de 94°C por 1 minuto, 52°C (anelamento do *primer*) por 1 minuto, 72°C por 45 segundos e extensão final de 72°C por 5 minutos.

Os produtos da amplificação foram purificados usando ExoSAP IT (USB; 3 μ L de enzima por 9 μ L de reação). O sequenciamento foi realizado pela empresa MacroGen Inc, Coréia do Sul, usando os mesmos *primers* utilizados em PCR.

2.3 Montagem de banco de dados

As sequências foram importadas para o programa SEQUENCHER v. 4.8 (Gene Code Corp.) para alinhamento e edição manual com introdução de *gaps* de forma a compensar a presença de *indels* (inserção ou deleção). Sequências contendo sítios com picos duplos foram identificadas. Neste caso, o sítio foi considerado como informação ambígua e codificado de acordo com os códigos de ambiguidade definidos pela IUPAC (União Internacional de Química Pura e Aplicada).

Para análises de filogenia, foram montados três bancos de dados. O banco de dados A (2615 pb e N=71) possui sequências concatenadas das regiões de genoma cloroplastico (CD, 495 pb; EF, 417 pb; HA, 481 pb, BF, 560 pb; e *matK*, 662 pb). O banco de dados B (667 pb e N=51) contém sequências de região nuclear ITS. O banco de dados C (3282 pb e N=45) combina de sequências de genoma cloroplastico e região nuclear ITS.

Para análises de redes de haplótipos, sítios com ambiguidades (picos duplos no eletroferograma) ou sítios que apresentavam mais de dois caracteres foram excluídos. Estes sítios violam o modelo de sites infinitos (Kimura, 1969), causando homoplasia na rede. *Indels* limitados por repetições de mononucleotídeos (poli A ou poli T) foram descartados. Cada *indel* foi codificado como um quinto caractere de tal forma que independentemente de seu tamanho, ele foi considerado uma mutação única. Por fim, foram gerados dois banco de dados. O banco de dados D (1700 pb e N= 54) com sequências de genoma cloroplastico (CD, 451 pb; EF, 364 pb; HA, 428 pb; e BF, 457 pb) e o banco de dados E (477pb e N=41) com sequências de região

nuclear ITS. As sequências obtidas neste estudo estão em processo de depósito no GenBank (Tabela 03). Para algumas regiões gênicas não foi possível obter sequências principalmente em amostras retiradas de herbários com data de coleta muito antiga, anterior ao ano 1999.

Tabela 03. Relação de sequências para depósito no GenBank

Táxon (amostra)	Nº de acesso do GenBank (x)						Designação de haplótipo	
	CD	EF	BF	HA	<i>matK</i>	ITS	cpDNA	ITS
<i>D. campinarum</i> (116)	x	-	x	-	x	x	*	D
<i>D. caudata</i> (92)	x	x	x	x	x	x	14	G
<i>D. coccinea</i> (32)	x	x	x	x	x	-	5	*
<i>D. conjugata</i> (95)	x	x	x	x	x	x	10	B
<i>D. cuprea</i> (112)	x	x	x	x	x	x	8	C
<i>D. dissimilis</i> (100)	x	x	x	x	x	x	9	A
<i>D. exaltata</i> (135)	x	x	x	x	x	x	17	M
<i>D. gardneriana</i> (117)	x	x	x	x	x	x	14	G
<i>D. gardneriana</i> (148)	x	x	x	x	x	x	14	J
<i>D. gardneriana</i> (24)	x	x	x	x	x	x	15	J
<i>D. gardneriana</i> (25)	x	x	x	x	x	x	14	J
<i>D. gardneriana</i> (27)	x	x	x	x	x	x	14	G
<i>D. gardneriana</i> (28)	x	-	x	x	-	x	*	J
<i>D. gardneriana</i> (30)	x	x	x	x	x	x	14	J
<i>D. gardneriana</i> (31)	x	x	x	x	x	x	14	J
<i>D. jorgei</i> (63)	x	x	x	x	x	x	19	L
<i>D. jorgei</i> (64)	x	-	x	x	x	-	*	*
<i>D. jorgei</i> (82)	x	x	x	x	x	x	19	L
<i>D. macrostachya</i> (54)	x	x	x	x	x	x	6	D
<i>D. macrostachya</i> (55)	x	x	x	x	x	x	6	F
<i>D. macrostachya</i> (56)	x	x	x	x	x	-	6	*
<i>D. mollis</i> (21)	x	x	x	x	x	x	14	G
<i>D. mollis</i> (22)	x	x	x	x	x	x	14	G
<i>D. mollis</i> (23)	x	x	x	x	-	x	14	G
<i>D. mollis</i> (29)	x	x	x	x	x	x	14	I
<i>D. mollis</i> (88)	x	x	x	x	x	-	14	*
<i>D. parviflora</i> (34)	x	x	x	x	x	x	13	O
<i>D. parviflora</i> (87)	x	x	x	x	-	-	11	*
<i>D. parviflora</i> (90)	x	x	x	x	x	x	12	N
<i>D. parviflora</i> (91)	x	x	x	x	x	x	12	N
<i>D. pennigera</i> (33)	x	x	x	x	x	x	6	E
<i>D. pennigera</i> (89)	x	x	x	x	x	-	7	*
<i>D. polyandra</i> (134)	x	x	x	x	x	-	1	*
<i>D. unijuga</i> (149)	x	x	x	x	x	-	18	*
<i>D. vernicosa</i> (142)	x	x	x	x	-	-	4	*
<i>D. wilsonii</i> (01)	x	x	x	x	x	x	17	K
<i>D. wilsonii</i> (02)	x	x	x	x	x	x	17	K
<i>D. wilsonii</i> (03)	x	x	x	x	x	-	17	*

Continuação da Tabela 03

<i>D. wilsonii</i> (04)	x	x	x	x	x	-	17	*
<i>D. wilsonii</i> (05)	x	x	x	x	x	x	17	K
<i>D. wilsonii</i> (06)	x	x	x	x	x	-	17	*
<i>D. wilsonii</i> (07)	x	x	x	x	x	x	17	K
<i>D. wilsonii</i> (08)	x	x	x	x	x	-	17	
<i>D. wilsonii</i> (09)	x	x	x	x	x	-	17	*
<i>D. wilsonii</i> (10)	x	x	x	x	x	-	17	*
<i>D. wilsonii</i> (11)	x	x	x	x	x	-	17	*
<i>D. wilsonii</i> (13)	x	x	x	x	x	-	17	*
<i>D. wilsonii</i> (14)	x	x	x	x	x	-	17	*
<i>D. wilsonii</i> (15)	x	x	x	x	x	-	17	*
<i>D. wilsonii</i> (16)	x	x	x	x	x	-	17	*
<i>D. wilsonii</i> (17)	x	x	x	x	x	-	14	*
<i>D. wilsonii</i> (18)	x	x	x	x	x	x	14	K
<i>D. wilsonii</i> (19)	x	x	x	x	x	x	14	K
<i>D. wilsonii</i> (20)	x	x	x	x	x	x	17	G
<i>Dimorphandra</i> sp. (138)	x	x	x	x	-	-	3	*
<i>Dimorphandra</i> sp. (38)	x	x	x	x	x	x	2	D
<i>Dimorphandra</i> sp. (47)	x	x	x	x	x	x	14	H
<i>Campsiandra angustifolia</i> (128)	x	x	x	x	x	-	*	*
<i>Dinizia excelsa</i> (127)	x	x	x	x	x	x	*	*
<i>Entada polystachya</i> (122)	x	x	x	-	x	x	*	*
<i>Mora gonggrijpii</i> (140)	x	x	x	x	-	-	*	*
<i>Mora paraensis</i> (130)	x	x	x	x	x	x	*	*
<i>Peltophorum dubium</i> (121)	x	x	x	x	x	x	*	*
<i>Parkia multijuga</i> (125)	x	x	x	x	x	x	*	*
<i>Parkia nitida</i> (126)	x	x	x	x	x	x	*	*
<i>Schizolobium parahyba</i> (119)	x	x	x	x	x	x	*	*
<i>Stryphnodendron</i> sp. (48)	x	x	x	x	x	-	*	*
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i> (49)	x	x	x	x	x	x	*	*
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i> (50)	x	x	x	x	x	x	*	*
<i>Tachigali prancei</i> (123)	x	x	x	x	x	x	*	*
<i>Tachigali</i> sp. (124)	x	x	x	x	x	-	*	*

*amostra não utilizada nas análises de rede de haplótipo

2.4 Filogenia Bayesiana

Análises filogenéticas independentes foram conduzidas pelo método de inferência Bayesiana por meio do programa MRBAYES v3.1.2 (Ronquist e Huelsenbeck, 2003) usando os bancos de dados A, B e C, separadamente. O melhor modelo de evolução molecular foi estimado para cada região gênica usando o programa MRMODELTEST v.2.3 (Nylander, 2004) pelo Critério de Informação de Akaike (Akaike, 1973). Os modelos determinados para cada região gênica foram os seguintes: GTR+G (CD, HA e *matK*), GTR+I+G (EF e ITS), GTR+I (BF). As análises no MRBAYES foram conduzidas com duas corridas simultâneas de 10 milhões de

gerações cada, uma cadeia fria e sete cadeias quentes em cada corrida. O parâmetro de temperatura foi ajustado para 0,23. A amostragem foi realizada uma cada 1000 árvore com as 250 primeiras descartadas como *burn-in*. O desvio padrão de frequências das duas corridas foi menor de 0,01. Os valores do tamanho efetivo das amostras (ESS) analisados no programa Tracer v.1.5 (Drummond et al., 2012), foram superiores a 200 para todas as estatísticas.

2.5 Análises de rede de haplótipos

Para inferir as relações genealógicas entre linhagens do gênero *Dimorphandra* foi utilizado o método de *Median Joining network* (Bandelt et al. 1999) como implementado no programa Network v.5.0.0.3 (Fluxus Technology Ltd.). Estas análises foram conduzidas com os conjuntos de dados D e E, separadamente.

3. RESULTADOS

3.1 Estudo filogenético

Três árvores consenso foram obtidas por filogenia Bayesiana a partir dos dados de genoma cloroplastico (Figura 01), do genoma nuclear (Figura 02) e dados combinados dos dois genomas (Figura 03), usando *Entada polistachya* como grupo externo. Estas três árvores mostraram as relações filogenéticas entre as espécies de *Dimorphandra* e entre *Dimorphandra* e gêneros próximos. As árvores apresentaram nós internos principais com alto suporte de probabilidade posterior (PP), entre 90 e 100% para os principais clados.

A árvore consenso obtida com dados de genoma cloroplastico (Figura 01) revelou que as espécies do gênero *Dimorphandra* ficaram distribuídas em três clados principais com alto suporte (PP=100%), aqui denominados de clados I, II e III, respectivamente. O clado I ocupou a posição mais basal e agrupou duas espécies amazônicas do subgênero *Phaneropsia* (*D. conjugata* e *D. dissimilis*) juntamente com *Mora paraensis* e *Mora gonggrijpii*. O clado II compreendeu seis espécies amazônicas do subgênero *Pocillum* (*D. campinarum*, *D. coccinea*, *D. cuprea*, *D. macrostachya*, *D. pennigera*, *D. polyandra* e *D. vernicosa*). Ocupando uma posição de grupo irmão do clado II, o clado III apresentou três subclados (IIIA, IIIB e IIIC) fortemente apoiados (PP=100%). O subclado IIIA incluiu apenas uma espécie amazônica do subgênero *Dimorphandra* (*D. parviflora*) e foi um grupo irmão dos demais subclados. O subclado IIIB reuniu espécies do subgênero *Dimorphandra* encontradas no Cerrado (*D. gardneriana*, *D. mollis*, *D. wilsonii*) e na Amazônia (*D. caudata*). O subclado IIIC ocupou uma posição mais derivada e agrupou uma espécie amazônica do subgênero *Phaneropsia* (*D. unijuga*) juntamente com espécies do subgênero *Dimorphandra* do Cerrado (*D. wilsonii*) e da Mata Atlântica (*D. exaltata* e *D. jorgei*).

A árvore consenso obtida com dados de genoma nuclear (Figura 02) mostrou que as espécies do gênero *Dimorphandra* foram agrupadas em dois clados principais moderadamente sustentados (PP<90%), aqui identificados como A e B. Na filogenia, o clado A ficou separado do clado B por espécies de dois outros gêneros (*Peltophorum dubium* e *Tachigali prancei*). O clado A incluiu espécies amazônicas do subgênero *Pocillum* (*D. campinarum*, *D. cuprea*, *D. macrostachya* e

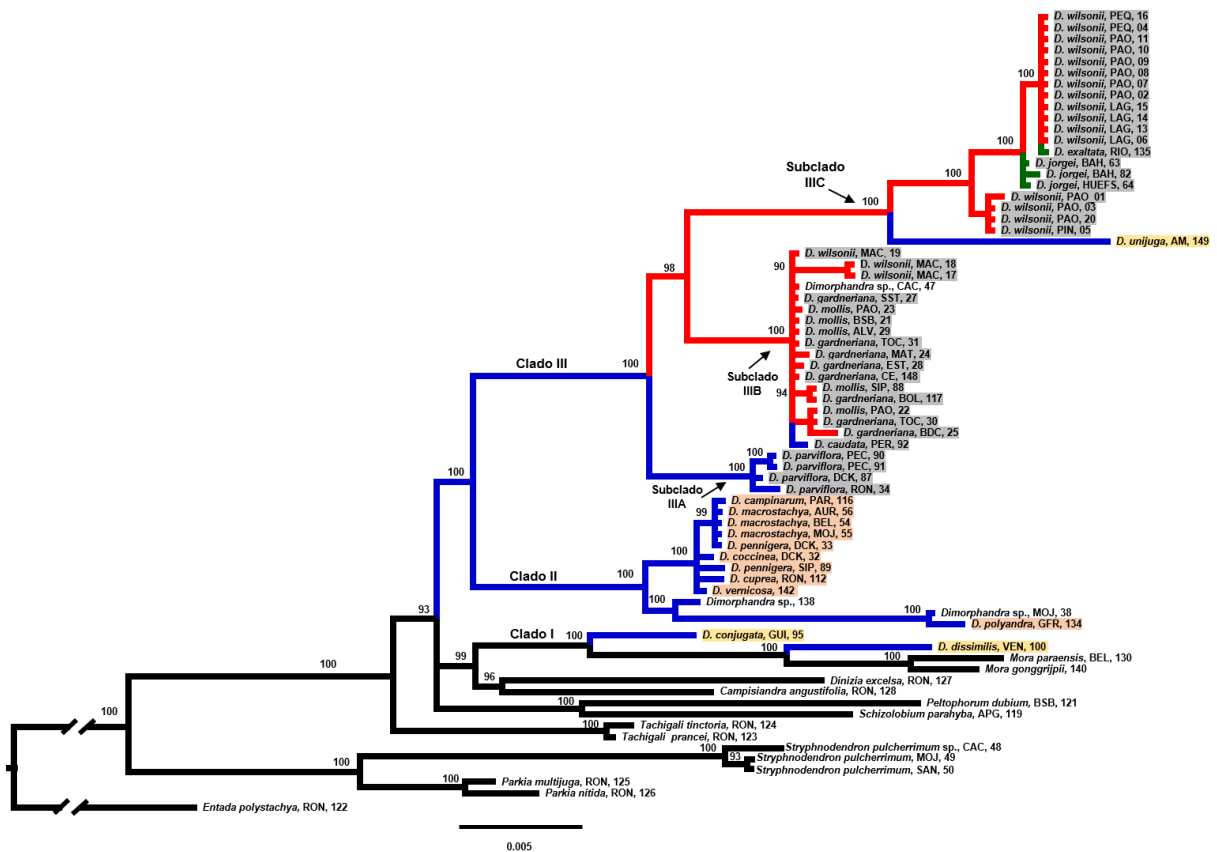


Figura 01. Filogenia Bayesiana (árvore consenso) mostrando as relações entre 17 espécies (57 espécimes) de *Dimorphandra* e nove gêneros próximos (14 espécimes). O banco de dados (2615 pb) foi obtido a partir da concatenação de sequências de cinco de regiões de genoma cloroplástico (CD, EF, HA, BF e *matK*). O comprimento dos ramos foi desenhado em escala e a confiabilidade dos nós é expressa em probabilidade posterior (%) acima dos ramos (quando ≥ 90). A barra de escala corresponde ao número esperado de substituição por sítio. As cores nos ramos representam fitodomínios: Amazônia (azul); Cerrado (vermelho); Mata Atlântica (verde). As cores nos terminais representam subgêneros: *Dimorphandra* (cinza); *Phaneropsia* (amarelo) e *Pocillum* (laranja).

D. pennigera), tendo *Dinizia excelsa* como grupo irmão. O clado B incluiu espécies do subgênero *Phaneropsia* (*D. conjugata* e *D. dissimilis*), O clado B incluiu espécies do subgênero *Phaneropsia* (*D. conjugata* e *D. dissimilis*), *Mora paraensis* e espécies do subgênero *Dimorphandra*. As relações filogenéticas entre os membros do clado B ficaram pouco claras, uma vez que a formação deste clado exibiu baixo suporte (PP<90%). Entretanto, o clado B possui subclados internos fortemente suportados (PP=100%). Dentro do clado B, as espécies do subgênero *Dimorphandra* formaram dois subclados (B1 e B2). O subclado B1 foi composto por espécies do Cerrado (*D. mollis*, *D. gardneriana* e *D. wilsonii*) e uma espécie da Amazônia (*D. caudata*). O subclado B2 com posição mais derivada agrupou uma espécie do Cerrado (*D.*

wilsonii) e duas espécies da Mata Atlântica (*D. exaltata* e *D. jorgei*), tendo uma espécie amazônica (*D. parviflora*) como grupo irmão.

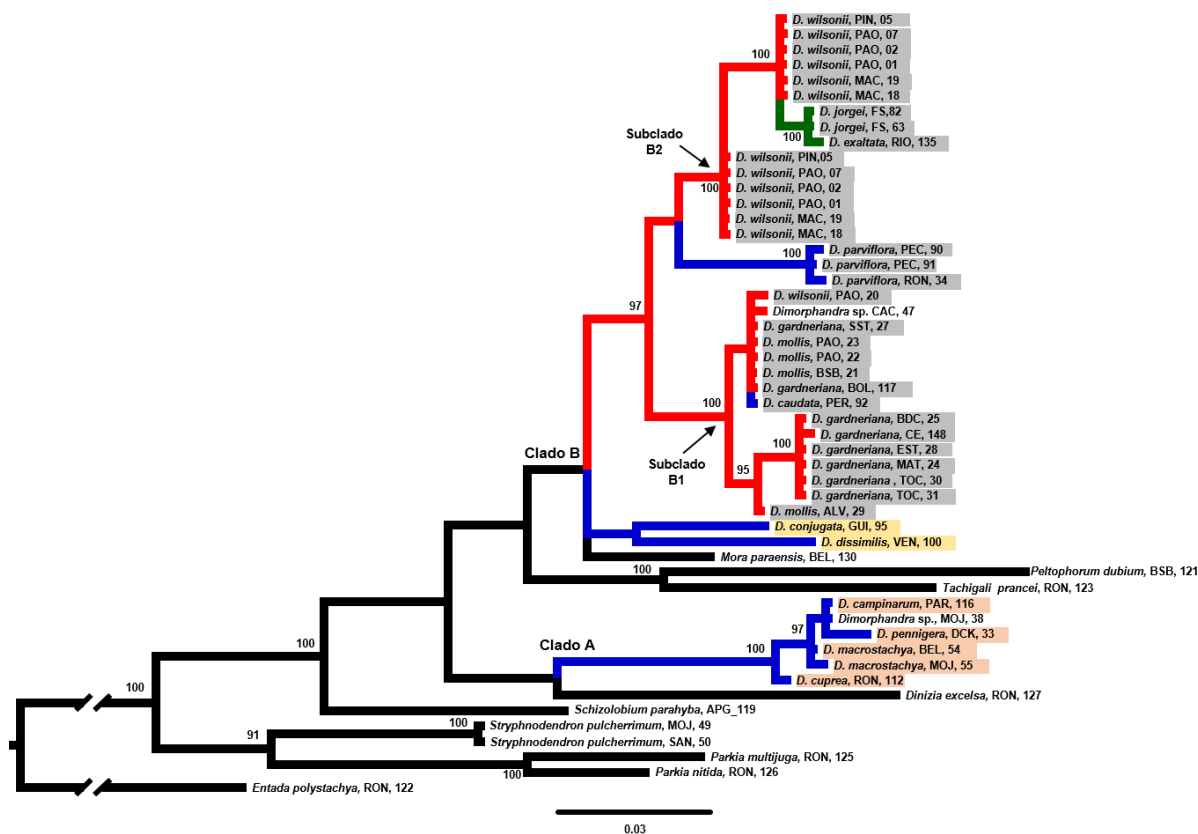


Figura 02. Filogenia Bayesiana (árvore consenso) mostrando as relações entre 12 espécies de *Dimorphandra* e oito gêneros próximos. O banco de dados (667 pb) foi obtido partir de sequências de região nuclear ITS. O comprimento dos ramos foi desenhado em escala e a confiabilidade dos nós é expressa em probabilidade posterior (%) acima dos ramos (quando ≥ 90). A barra de escala corresponde ao número esperado de substituição por sítio. A barra de escala corresponde ao número esperado de substituição por sítio. As cores nos ramos representam fitodomínios: Amazônia (azul); Cerrado (vermelho); Mata Atlântica (verde). As cores nos terminais representam subgêneros: *Dimorphandra* (cinza); *Phaneropsia* (amarelo) e *Pocillum* (laranja).

A árvore consenso obtida com dados que combinaram informações dos genomas cloroplastídico e nuclear (Figura 03) apresentou topologia relativamente similar a encontrada nas duas árvores anteriormente descritas. O gênero *Dimorphandra* ocupou dois cladogramas principais, ambos com alto suporte (PP>90%). Estes cladogramas foram aqui denominados α e β . As espécies amazônicas do subgênero *Pocillum* (*D. campinarum*, *D. cuprea*, *D. macrostachya* e *D. pennigera*) formaram o clado α , que correspondeu ao clado A da árvore baseada em dados nucleares. O

3.2 Rede de haplótipo

A rede de haplótipos construída com dados do genoma cloroplastico de 55 espécimes de *Dimorphandra* revelou 18 haplótipos (1 a 18) (Figura 04). Os haplótipos foram dispostos em pelo menos cinco grandes haplogrupos. Na arquitetura geral da rede, houve associação entre os cinco haplogrupos e os três subgêneros: *Pocillum* (1 haplogrupo; haplótipos 1 a 8), *Phaneropsia* (1 haplogrupo; haplótipos 9 e 10) e *Dimorphandra* (3 haplogrupos; haplótipos 11 a 17). A correspondência entre haplogrupos e subgêneros apresentou apenas uma notável exceção associada ao subgênero *Dimorphandra*: *D unijuga* (haplótipo 18) pertence ao subgênero *Phaneropsia*.

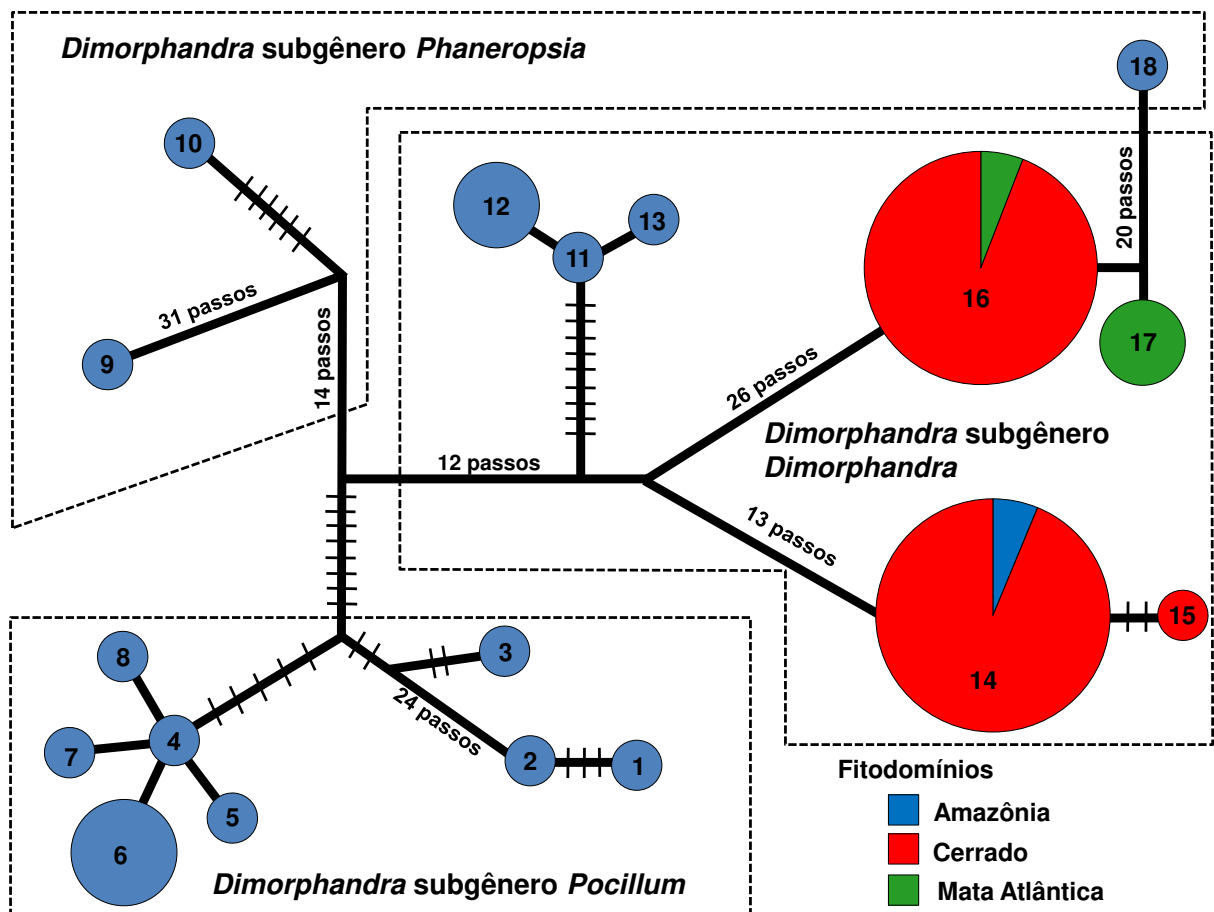


Figura 04. Rede de haplótipos (*Median-Joining*) para 55 espécimes de *Dimorphandra*. O banco de dados (1700 pb) foi obtido a partir de seqüências de quatro regiões de genoma cloroplastico (CD, EE, HA e BF). Cada círculo representa um determinado haplótipo (identificado com número). O tamanho do círculo é proporcional a frequência do haplótipo. Os número de passos de mutações são indicados por barras quando maior de um (a menos que seja indicado pelo número de passos).

Até certo ponto, a arquitetura da rede também apresentou congruência com a distribuição geográfica das espécies. Espécies amazônicas (*D. caudata*, *D. coccinea*, *D. conjugata*, *D. cuprea*, *D. dissimilis*, *D. macrostachya*, *D. parviflora*, *D. polyandra*, *D. pennigera* e *D. vernicosa*) exibiram conjuntamente um total de 15 haplótipos (1-14 e 18). Espécies que ocorrem no Cerrado (*D. gardneriana*, *D. mollis* e *D. wilsonii*) compartilharam três haplótipos (14, 15 e 16). Espécies da Mata Atlântica (*D. jorgei* e *D. exaltata*) exibiram apenas dois haplótipos (16 e 17). Houve dois casos nos quais haplótipos foram compartilhados por fitodomínios: o haplótipo 14 (espécies do Cerrado e uma espécie da Amazônia, *D. caudata*) e o haplótipo 16 (*D. exaltata* e *D. wilsonii*). Haplótipos de espécies do Cerrado foram provenientes de dois haplogrupos, enquanto espécies da Mata Atlântica mostraram haplótipos de um único haplogrupo derivado de haplogrupo presente no Cerrado.

A rede de haplótipos construída com dados de região nuclear ITS de 41 espécimes de *Dimorphandra* exibiu 15 haplótipos (A a O) (Figura 05). Assim como já evidenciado pela arquitetura da rede de haplótipos obtida com base em dados do genoma cloroplástico, a arquitetura geral da rede de ITS também mostrou uma distribuição de haplótipos em cinco grandes haplogrupos. Também houve uma associação entre grupos e subgêneros de *Dimorphandra*. Os subgêneros amazônicos *Phaneropsia* (haplótipos A e B), *Pocillum* (haplótipos C-F) estiveram associados a um haplogrupo cada, enquanto que o subgênero *Dimorphandra* exibiu três haplogrupos que ocorreram em espécies do Cerrado (haplótipos G-K), Mata Atlântica (L, M) e Amazônia (G, N, O). Assim como demonstrado na rede de haplótipos obtida com informações do genoma cloroplástico, a composição haplotípica de espécies do Cerrado também demonstraram origem em dois haplogrupos, enquanto que espécies da Mata Atlântica compartilharam haplótipos terminais, proximamente relacionados e pertencentes a um dos haplogrupos do Cerrado.

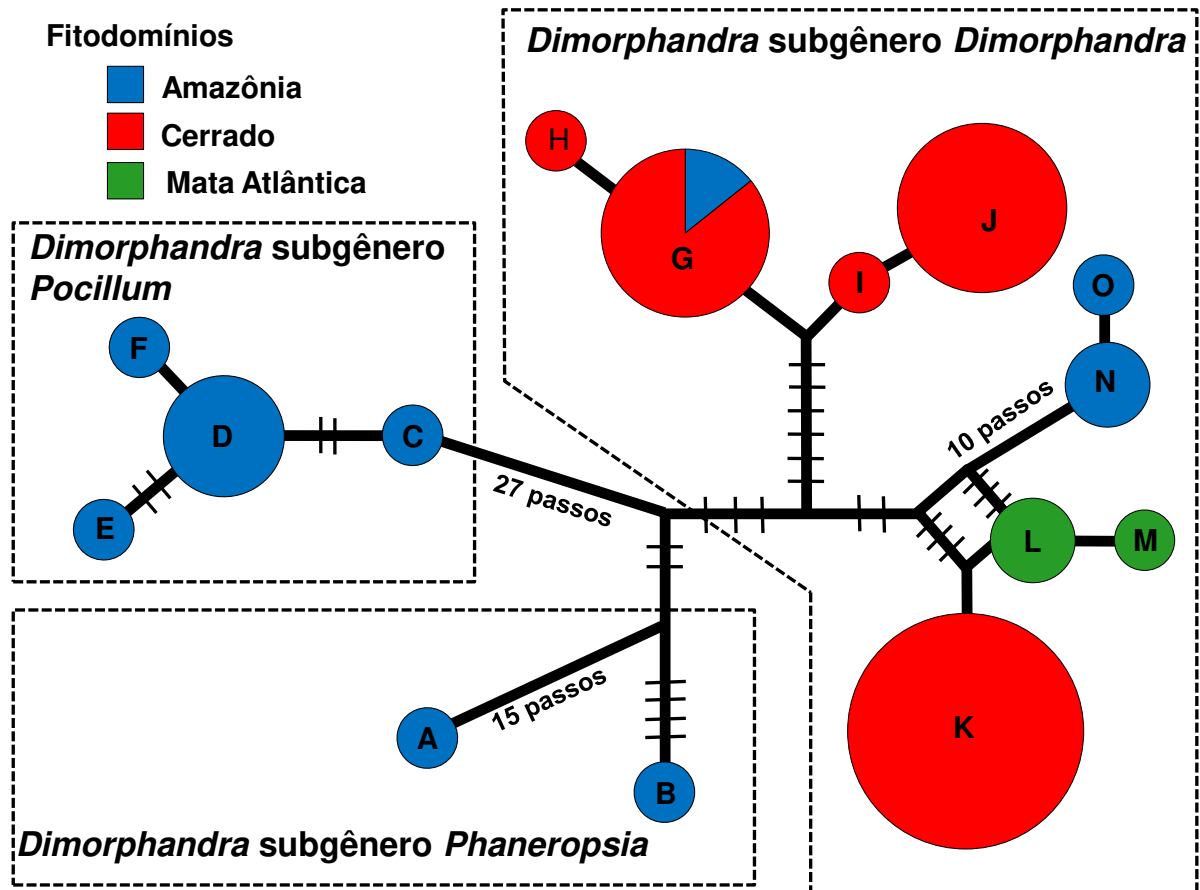


Figura 05. Rede de haplótipos (*Median-Joining*) para 41 espécimes de *Dimorphandra*. O banco de dados (477 pb) foi obtido a partir de sequências de região nuclear ITS. Cada círculo representa um determinado haplótipo (identificado com letra). O tamanho do círculo é proporcional a frequência do haplótipo. Os número de passos mutações são indicados por barras quando maior de um (a menos que seja indicado pelo número de passos).

4. DISCUSSÃO

Dimorphandra fez parte de um processo dinâmico de transição ecológica entre os fitodomínios Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica. Repetidas mudanças de habitat, passando de floresta para Cerrado ou vice-versa permitiram que o gênero se diversificasse. Este padrão de transição de fitodomínio acompanhado de eventos de diversificação pode ter contribuído para montar a flora arbórea de fitodomínios, como Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica.

4.1 Transições entre Amazônia e Cerrado

A origem dos três subgêneros (*Dimorphandra*, *Pocillum* e *Phaneropsia*) dentro da Amazônia sugeriu que este fitodomínio foi o principal centro de diversificação do gênero *Dimorphandra*. A região noroeste da Amazônia já havia sido descrito como o local de maior diversidade do gênero (Silva, 1986).

A área amazônica provavelmente foi a fonte das espécies de *Dimorphandra* do Cerrado. O clado do Cerrado teve posição de irmão de espécies amazônicas (Figuras 01, 02 e 03). Assim, um possível cenário é que linhagens amazônicas de *Dimorphandra* se expandiram em direção ao Cerrado, onde se diversificaram e deram origem as atuais espécies do Cerrado (*D. mollis*, *D. gardneriana* e *D. wilsonii*). Os fitodomínios Amazônia e Cerrado estão conectados fisicamente, o que facilita a transição de organismos entre eles.

Em *Dimorphandra*, a transição de fitodomínio parece que desempenhou um importante papel para geração de diversidade de espécies, o que contraria a tendência de que espécies tem a manter seu ecologia ancestral (Crisp et al., 2009). Este padrão de transição de fitodomínio já foi observado em outros gêneros de plantas (*Andira*, *Eriotheca*, *Manihot*, *Schefflera* e *Stryphnodendron*) que conseguiram mudar de habitat de floresta para habitat de savana (Simon e Pennington, 2012: Simon et al., 2016). É plausível assumir que este padrão de transição de fitodomínio seguido de eventos de diversificação (especiação) pode incluir outros táxons de plantas ou animais que possuem congêneres em florestas e savana, como *Qualea*, *Plathymenia*, *Hymenaea*, *Annona* e *Enyalius*.

A colonização do Cerrado foi relativamente recente por parte de *Dimorphandra*, uma vez que as espécies deste fitodomínio ocuparam o clado mais derivado na filogenia (Figuras 01, 02 e 03). Episódios de colonização do Cerrado por

linhagens amazônicas (*Andira*, *Mimosa*, *Pradosia*) co-distribuídas com *Dimorphandra* ocorreram durante o começo do Quaternário e no fim do Terciário (Simon et al., 2009; Terra Araújo et al., 2015). Com base nestas evidências, postulamos que linhagens de *Dimorphandra* pode ter se dispersado ao longo do Cerrado durante estes períodos, juntamente com espécies ancestrais de outros gêneros como *Andira*, *Mimosa* e *Pradosia*.

Surpreendente, duas espécies amazônicas (*D. caudata* e *D. unijuga*) tiveram origem em linhagens do Cerrado. Elas foram estreitamente relacionadas com clado e haplogrupo de *Dimorphandra* do Cerrado (Figuras 01 e 04). Provavelmente, a origem das atuais espécies *D. caudata* e *D. unijuga* está associada a transições de linhagens do Cerrado para o fitodomínio amazônico. Dessa forma, evidenciamos que flora de *Dimorphandra* na Amazônia contém um certo grau de mistura, porque combina elementos de ambas origens (amazônica e Cerrado).

Além disso, *D. parviflora* teve uma colocação inesperada na árvore baseada em dados nucleares (Figura 02). As sequências do genoma nuclear desta espécie apresentaram mais afinidade com espécies do Cerrado. Contudo, na árvore baseada em dados de genoma cloroplastíco *D. parviflora* foi mais relacionada com espécies amazônicas. Em um possível cenário, *D. parviflora* pode ter origem em uma espécie ancestral do Cerrado que migrou em direção a Amazônia. A mudança de habitat pode ter levado a captura de genoma cloroplastíco de um ancestral amazônico durante evento de hibridização, enquanto que as sequências de ITS do ancestral amazônico foram eliminadas. Isso explicaria a origem do genoma cloroplastíco de *D. parviflora*, que é mais relacionado com espécies amazônicas.

4.2 Transições entre Cerrado e Mata Atlântica

As espécies de *Dimorphandra* da Mata Atlântica, *D. exaltata* e *D. jorgei* compartilharam um ancestral comum mais recente com as espécies do Cerrado. As congêneres do Cerrado e Mata Atlântica foram estreitamente relacionadas, inclusive *D. exaltata* e *D. wilsonii* compartilharam um haplótipo cloroplastíco (Figura 04). Estudos florísticos já apontaram a forte afinidade entre a vegetação do Cerrado com a Mata Atlântica e a floresta Amazônica (Oliveira Filho e Fontes, 2000; Méio et al., 2003). Estas afinidades podem ser resultantes de transições ecológicas de plantas entre os fitodomínios, como inferido para *Dimorphandra* (neste estudo), *Andira*, *Eriotheca*, *Manihot*, *Mimosa*, *Schefflera* (Simon e Pennington, 2012) e

Stryphnodendron (Simon et al., 2016). Assim, fica evidente que a montagem da flora arbórea da Amazônia, do Cerrado e da Mata Atlântica pode ser atribuída a processos de transições ecológicas.

Ao que tudo indica, o gênero *Dimorphandra* evoluiu sob transições recorrentes entre Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica. Ele é um exemplo onde a transição de fitodomínio ocorreu por repetidas vezes, não sendo um processo raro. Outros grupos de plantas também fizeram repetidos movimentos de transição de fitodomínios, como por exemplo *Mimosa* (Simon et al., 2009), *Hakea* (Cardillo et al., 2016), *Viburnum* (Schmerler et al., 2012).

A probabilidade de uma linhagem realizar a transição de fitodomínio está relacionada com sua capacidade intrínseca de adaptação a novos habitats (e Edwards e Donoghue, 2013; Donoghue e Edwards, 2014). As espécies de *Dimorphandra* de floresta e de Cerrado compartilharam haplótipos e foram próximas filogeneticamente, o que demonstra que adaptação a diferentes ambientes parece não ser complexa. Portanto, para *Dimorphandra*, as barreiras ecológicas impostas pela mudança de fitodomínio (habitat), logo são fracas, porque pode haver uma certa facilidade de adaptação ao novo habitat.

4.3 Cerrado como a provável fonte das espécies da Mata Atlântica

As espécies de *Dimorphandra* encontradas na Mata Atlântica possivelmente tiveram origem em linhagens ancestrais do Cerrado. Não houve evidências que ancestrais amazônicos diretamente deram origem a descendentes da Mata Atlântica. Os haplótipos da Mata Atlântica foram descendentes de haplogrupos presentes no Cerrado (Figuras 04 e 05), o que reforça a evidência de transição de linhagens de *Dimorphandra* do Cerrado dentro da Mata Atlântica.

Dimorphandra colonizou a Mata Atlântica muito recentemente, posterior a colonização do Cerrado. As espécies da Mata Atlântica (*D. exaltata* e *D. jorgei*) incluindo *D. wilsonii* ocuparam a posição mais derivada na filogenia, sugerindo origem mais recente (Figuras 01, 02 e 03). Prévios estudos indicaram que *D. exaltata* e *D. wilsonii* apresentam baixos níveis de diversidade genética (Souza e Lovato et al., 2010; Vinson et al., 2015; Muniz et al., 2019). Os baixos níveis de diversidade de *D. exaltata* e *D. wilsonii* e suas restritas distribuições geográficas podem ser explicados por sua origem mais recente.

4.4 Hipótese biogeográfica para a dispersão de *Dimorphandra*

Com base em nossos dados, propomos uma hipótese sobre a dispersão do gênero *Dimorphandra* (Figura 06). Inicialmente, o gênero diversificou na região amazônica. Linhagens ancestrais migram da Amazônia em direção as áreas do Cerrado. E a colonização do Cerrado pode ser explicada por dois possíveis cenários biogeográficos: (1) a ocupação do Cerrado teria ocorrido por uma única onda de colonização. Ou seja, um ancestral amazônico alcançou o Cerrado, adaptou ao novo habitat de savana e posteriormente diversificou dando origem a dois haplogrupos. (2) a ocupação do Cerrado teria ocorrido por meio de duas ondas de colonização independentes. Ou seja, um ancestral amazônico invadiu o Cerrado, adaptou ao tipo de vegetação (savana) e deu origem a descendentes que formaram um haplogrupo. Em dado momento, outro ancestral amazônico alcançou o Cerrado, também adaptou a vegetação savânica e deu origem a descendentes que formaram um segundo haplogrupo. Assim, atualmente ambos os haplogrupos estão co-distribuídos no fitodomínio do Cerrado.

Após a colonização do Cerrado, algumas linhagens deste fitodomínio reverteram para Amazônia e houve readaptação ao habitat de floresta, bem como, diversificação dando origem as espécies *D. caudata* e *D. unijuga*. Elas são atualmente encontradas na Amazônia, porém foram filogeneticamente próximas a espécimes do Cerrado. Outra possível reversão de ancestral do Cerrado para Amazônia pode ter dado origem a *D. parviflora*, que apresentou genoma nuclear mais relacionado com espécimes do Cerrado. O mais recentemente evento de dispersão de *Dimorphandra* ocorreu dentro Mata Atlântica. Linhagens ancestrais do Cerrado invadiram a Mata Atlântica, adaptaram a habitat de floresta e diversificaram dando origem as espécies *D. exaltata* e *D. jorgei*.

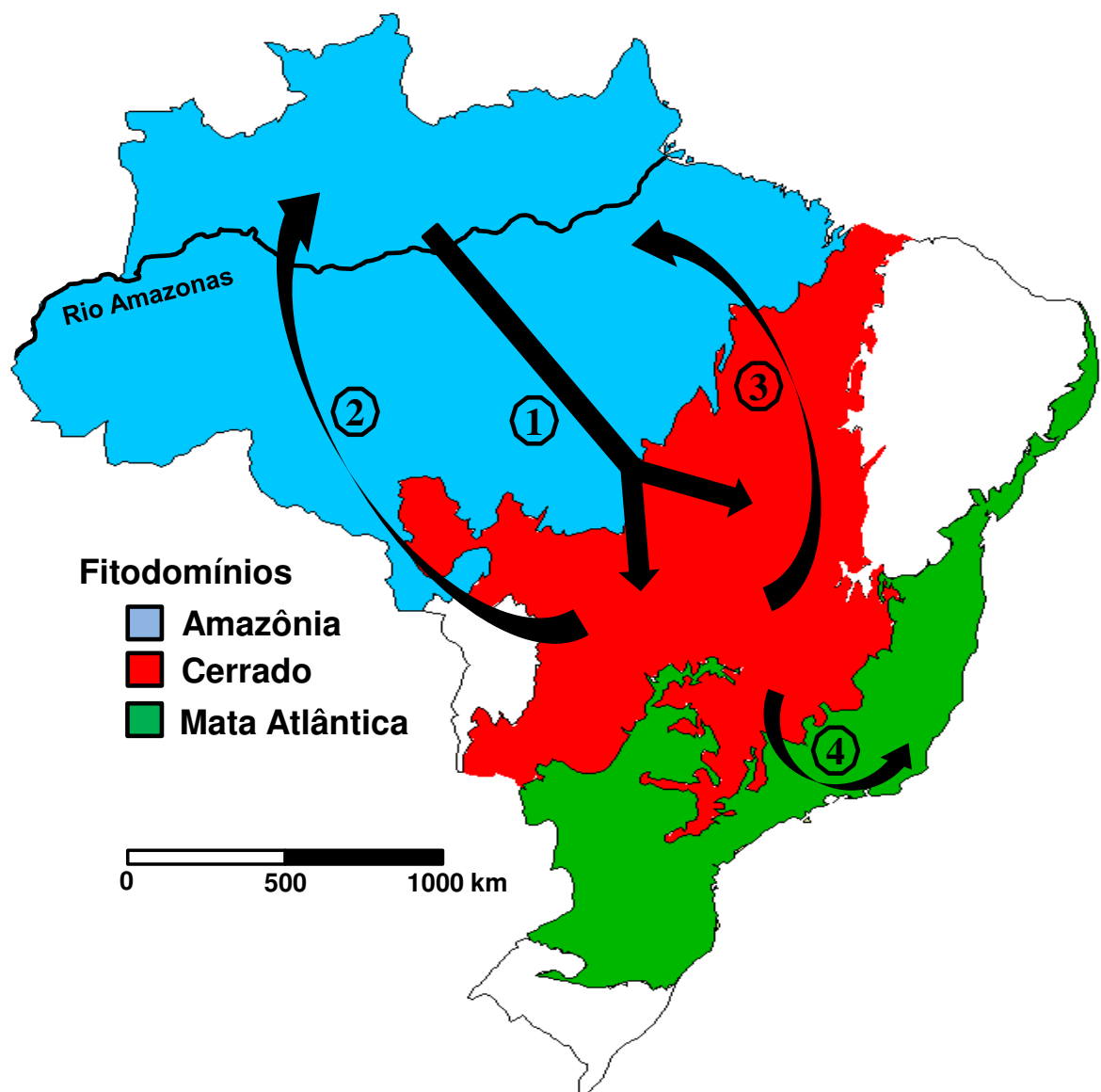


Figura 06. Hipotéticos cenários de dispersão do gênero *Dimorphandra*. Ocupação do Cerrado por um ou talvez duas ondas de colonização de origem amazônica (1); Origem de *D. caudata* e *D. unijuga* a partir de reversão de ancestral do Cerrado para Amazônia (2) Origem de *D. parviflora* a partir de outra possível reversão de ancestral do Cerrado para Amazônia (3); Ocupação da Mata Atlântica por ancestrais com origem no Cerrado (4).

4.5 Implicações taxonômicas em *Dimorphandra*

O gênero *Dimorphandra*, como atualmente circunscrito (Silva, 1986), está subdividido em três subgêneros: (1) *Dimorphandra* com 11 espécies; (2) *Pocillum* com 10 espécies e (3) *Phaneropsia* com cinco espécies. Embora as evidências moleculares tenham mostrado que as espécies de *Dimorphandra* se agruparam em três subclados, que correspondem cada um a um dos três subgêneros, o gênero não foi considerado um clado monofilético.

As presenças do gênero *Dinizia* no clado que correspondeu ao subgênero *Pocillum* (Figura 02) e do gênero *Mora* no clado de *Phaneropsia* (Figuras 01, 02 e 03) e a presença de outros gêneros (*Schizolobium*, *Peltophorum* e *Tachigali*) separando cladogramas correspondentes aos subgêneros *Pocillum*, *Phaneropsia* e *Dimorphandra* (Figuras 02 e 03) atestam a não monofilia do gênero *Dimorphandra*. A existência de relações muito próximas entre *Dimorphandra* com *Mora* já haviam sido reconhecidas pelos primeiros taxonomistas do gênero (Bentham, 1840). Ao longo do tempo, várias propostas agruparam *Mora* com o subgênero *Phaneropsia* (Bentham e Hooer, 1867; Taubert, 1894), ou separaram *Mora* e o subgênero *Phaneropsia* em dois grupos distintos (Ducke, 1925; Sandwith, 1932; Amshoff, 1939; Silva, 1986). No entanto, a separação entre os subgêneros *Dimorphandra* e *Pocillum* remonta aos primeiros taxonomistas e sempre foi mantida, inclusive pela última grande revisão do gênero (Silva, 1986).

No estudo filogenético, a correspondência entre clado e subgênero somente não foi completa porque a espécie *D. unijuga* (*Phaneropsia*) permaneceu incluída no clado correspondente ao subgênero *Dimorphandra* (Figuras 01 e 04). Morfologicamente, *D. unijuga* apresenta certa afinidade com *D. jorgei* (subgênero *Dimorphandra*) quanto ao formato dos folíolos e inflorescência, porém se diferem pelo fruto e folhas (Silva, 1986). O agrupamento incongruente de *D. unijuga* foi observado com dados obtidos do genoma cloroplastídico. Dois possíveis cenários podem explicar estes agrupamentos incongruentes: (1) o genoma cloroplastídico de *D. unijuga* seria resultante de captura independente de cloroplasto com origem na linhagem presente no subgênero *Dimorphandra*. Neste primeiro cenário, a afinidade da espécie com seu subgênero poderia ser revelada por dados moleculares do genoma nuclear, que não seriam afetados pela captura de cloroplasto. (2) Os genomas cloroplastídico e nuclear de *D. unijuga* teriam maiores afinidades com o subgênero *Dimorphandra*. Infelizmente, dados do genoma nuclear não estavam disponíveis para validar qual dos dois cenários explicaria melhor o agrupamento incongruente de *D. unijuga*. Enquanto estes dados não estiverem disponíveis, *D. unijuga* deve permanecer no subgênero *Phaneropsia*.

As evidências moleculares sugerem a existência de relações filogenéticas bastante estreitas entre dois dos subgêneros (*Pocillum* e *Phaneropsia*) com outros gêneros próximos, relações estas muito mais próximas do que aquelas que estes

dois subgêneros mostram com o subgênero *Dimorphandra*. Embora os resultados moleculares apoiem que a atual circunscrição do gênero *Dimorphandra* merece uma revisão, algumas incertezas permanecem quanto posição filogenética dos subgêneros *Pocillum* e *Phaneropsia*. Eles tiveram posições incongruentes nas topologias das árvores obtidas com dados de genoma cloroplástico (Figura 01) e com dados de genoma nuclear (Figura 02). Até que as posições filogenéticas dos subgêneros *Pocillum* e *Phaneropsia* sejam melhor esclarecidas, o gênero *Dimorphandra* pode ser mantido na sua atual circunscrição, subdivido em três subgêneros: *Dimorphandra*, *Pocillum* e *Phaneropsia*.

5.REFERÊNCIAS

- AKAIKE, H. Information theory and an extension of maximum likelihood principle. In: Petrov, B.N., Csaki, F. (Eds.), **Second International Symposium on Information Theory**. Akademiai Kiado, Budapest, p. 267–281, 1973.
- AMSHOFF, G. J. H. On South American Papilionaceae. Med. bot. **Mus. Rijksuniv. Utrecht**, v. 52, n. 1.78, 1939.
- BANDELT, H. J; FORSTER, P.; RÖHL, A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. **Molecular Biology and Evolution**, v. 16, n. 1, p. 37-48, 1999.
- BAUM, D. A.; SMALL, R. L.; WENDEL, J.F. Biogeography and floral evolution of *Baobabs Adansonia*, Bombacaceae as inferred from multiple data sets. **Systematic Biology**, v. 47, n. 2, p. 181-207, 1998.
- BENTHAM, G.; HOOKER, J. Leguminosae. In: **Genera Plantarum**. v.1, p. 587, 588, 1867
- BENTHAM, G. Contributions towards a flora of South America: enumeration of plants collected by Mr. Schomburgk in British Guiana. **Journal of Botany** (Hooker), v. 2, n. 11, p. 127-146, 1840.
- BRUNEAU, A. et al. Phylogenetic patterns and diversification in the caesalpinoid legumes. **Botany**, v. 86, n. 7, p. 697-718, 2008.
- BUZATTI, R. S. O. et al. Genetic and Historical Colonization Analyses of an Endemic Savanna Tree, *Qualea grandiflora*, Reveal Ancient Connections Between Amazonian Savannas and Cerrado Core. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 981, 2018
- CARDOSO, D. et al. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 114, n. 40, p. 10695-10700, 2017.
- CARDILLO, M. et al. The phylogeny and biogeography of *Hakea* (Proteaceae) reveals the role of biome shifts in a continental plant radiation. **Evolution**, v. 71, n. 8, p. 1928-1943, 2017.
- COTA-SÁNCHEZ, J. H.; REMARCHUK, K.; UBAYASENA, K. Ready-to-use DNA extracted with a CTAB method adapted for herbarium specimens and mucilaginous plant tissue. **Plant Molecular Biology Reporter**, v. 24, n. 2, p. 161, 2006.
- CRISP, M.D. et al. Phylogenetic biome conservatism on a global scale. **Nature**, v. 458, p. 754–756, 2009.
- DONOGHUE, M. J.; EDWARDS, E. J. Biome shifts and niche evolution in plants. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 45, p. 547-572, 2014.
- DRUMMOND, A. J. et al. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. **Molecular biology and evolution**, v. 29, n. 8, p. 1969-1973, 2012.

DUCKE, A. Plantas novas ou pouco conhecidas da região amazônica. **Arch. Jard. Bot. Rio Janeiro**, v. 4, n. 3, p. 84-89, 1925.

EDWARDS, E. J.; DONOGHUE, M.J. Is it easy to move and easy to evolve? Evolutionary accessibility and adaptation. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 13, p. 4047-4052, 2013.

FERNANDES, F. M.; REGO, J. O. *Dimorphandra wilsonii* Rizzini (Fabaceae): distribution, habitat and conservation status. **Acta Botanica Brasilica**, v. 28, n. 3, p. 434-444, 2014.

FLORA DO BRASIL 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB115>>. Acesso em: 07 Jul. 2019

HAMILTON, M. B. Four primer pairs for the amplification of chloroplast intergenic regions with intraspecific variation. **Molecular Ecology**, v. 8, p. 521-523, 1999.

KIMURA, M. The number of heterozygous nucleotide sites maintained in a finite population due to steady flux of mutations. **Genetics**, v. 61, n. 4, p. 893, 1969.

KUZMINA, M. L. et al. Identification of the vascular plants of Churchill, Manitoba, using a DNA barcode library. **BMC Ecology**, v. 12, n. 1, p. 25, 2012.

LANDIM, L. P.; COSTA, J. G. M. *Dimorphandra gardneriana* Tulasne (Fava d'anta)-Uma abordagem etnobotânica e riscos de extinção. **Revista da Biologia**, v. 9, n. 1, p. 6-11, 2012.

MANZANILLA, V.; BRUNEAU, A. Phylogeny reconstruction in the Caesalpinieae grade (Leguminosae) based on duplicated copies of the sucrose synthase gene and plastid markers. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 65, n. 1, p. 149-162, 2012.

MÉIO, B. B. et al. The influence of Amazonian and Atlantic flora in the vegetation of cerrado sensu stricto. **Brazilian Journal of Botany**, v. 26, n. 4, p. 437-444, 2003.

MUNIZ, A. C. et al. Genetic data improve the assessment of the conservation status based only on herbarium records of a Neotropical tree. **Scientific reports**, v. 9, n. 1, p. 5693, 2019.

NOVAES, R. M. L. et al. Phylogeography of *Plathymania reticulata* (Leguminosae) reveals patterns of recent range expansion towards northeastern Brazil and southern Cerrados in Eastern Tropical South America. **Molecular ecology**, v. 19, n. 5, p. 985-998, 2010.

NYLANDER, J. A. A. MrModeltest v2. **Program distributed by the author**, 2004.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, v. 1, 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinburgh journal of botany**, v. 52, n. 2, p. 141-194, 1995.

PENNINGTON, T. R.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 2, p. 261-273, 2000.

PERES, E. A.; SILVA, M. J.; SOLFERINI, V. N. Phylogeography of the spider *Araneus venatrix* (Araneidae) suggests past connections between Amazon and Atlantic rainforests. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 121, n. 4, p. 771-785, 2017.

RIAHI, M. et al. An inexpensive and rapid method for extracting papilionoid genomic DNA from herbarium specimens. **Genetics and Molecular Research: GMR**, v. 9, n. 3, p. 1334-1342, 2010.

RODRIGUES, M. T. et al. Molecular phylogeny, species limits, and biogeography of the Brazilian endemic lizard genus *Enyalius* (Squamata: Leiosauridae): An example of the historical relationship between Atlantic Forests and Amazonia. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 81, p. 137-146, 2014.

RONQUIST, F.; HUELSENBECK, J. P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. **Bioinformatics**, v. 19, n. 12, p. 1572-1574, 2003.

SANDWITH, N. Y. Contributions to the flora of tropical America XIV. *Mora* and *Dimorphandra* in British Guiana. **Bull. Misc. Inform**, v. 8, p. 395-406, 1932.

SCHMERLER, SAMUEL B. et al. Evolution of leaf form correlates with tropical – temperate transitions in *Viburnum* (Adoxaceae). **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 279, n. 1744, p. 3905-3913, 2012.

SHAW, J. et al. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. **American Journal of Botany**, v. 92, n. 1, p. 142-166, 2005.

SILVA, M. F. *Dimorphandra* (Caesalpiaceae). **Flora Neotropica**, p. 1-127, 1986.

SIMON, M. F. et al. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 48, p. 20359-20364, 2009.

SIMON, M. F. et al. Molecular phylogeny of *Stryphnodendron* (Mimosoideae, Leguminosae) and generic delimitations in the Piptadenia group. **International Journal of Plant Sciences**, v. 177, n. 1, p. 44-59, 2016.

SIMON, M. F.; PENNINGTON, T. Evidence for adaptation to fire regimes in the tropical savannas of the Brazilian Cerrado. **International Journal of Plant Sciences**, v. 173, n. 6, p. 711-723, 2012.

SMISSEN, P. J.; ROWE, K. C. Repeated biome transitions in the evolution of Australian rodents. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 128, p. 182-191, 2018.

SOUZA-NETO, A. C.; CIANCIARUSO, M. V.; COLLEVATTI, R. G. Habitat shifts shaping the diversity of a biodiversity hotspot through time: insights from the phylogenetic structure of Caesalpinioideae in the Brazilian Cerrado. **Journal of Biogeography**, v. 43, n. 2, p. 340-350, 2016.

SOUZA, H. A. V.; LOVATO, M. B. Genetic diversity and structure of the critically endangered tree *Dimorphandra wilsonii* and of the widespread in the Brazilian Cerrado *Dimorphandra mollis*: implications for conservation. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 38, n. 1, p. 49-56, 2010.

TABARELLI, M. et al. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 132-138, 2005.

TABERLET, P. et al. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. **Plant Molecular Biology**, v. 17, n. 5, p. 1105-1109, 1991.

TAUBERT, P. Leguminosae. In A. Engler [ed.], **Die Natürlichen Pflanzenfamilien**. v. 3, p. 126-128, 1984.

TERRA-ARAUJO, M. H. et al. Species tree phylogeny and biogeography of the Neotropical genus *Pradosia* (Sapotaceae, Chrysophylloideae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 87, p. 1-13, 2015.

VINSON, C. C. et al. Population genetics of the naturally rare tree *Dimorphandra wilsonii* (Caesalpinioideae) of the Brazilian Cerrado. **Tree genetics & Genomes**, v. 11, n. 3, p. 46, 2015.

WHITE, T. J. et al. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics In: Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ, editors. **PCR protocols: a guide to methods and applications**, p. 315-22, 1990.