



**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

**Taxonomia e anatomia foliar de Myristicaceae R. Br. na Reserva de  
Desenvolvimento Sustentável Tupé, Manaus – AM e análise morfométrica do  
complexo *Virola sebifera***

**WELLISON RAFAEL DE OLIVEIRA BRITO**

**Manaus, Amazonas  
Julho, 2015**

**WELLISON RAFAEL DE OLIVEIRA BRITO**

**Taxonomia e anatomia foliar de Myristicaceae R. Br. na Reserva de  
Desenvolvimento Sustentável Tupé, Manaus – AM e análise morfométrica do  
complexo *Virola sebifera***

**Orientador: Dr. Charles Eugene Zartman (INPA)  
Co-orientadora: Dra. Veridiana Vizoni Scudeller (UFAM)**

Dissertação apresentada ao  
Programa de Pós-Graduação em Botânica  
do INPA, como parte dos requisitos para  
obtenção do título de Mestre em Ciências  
Biológicas, área de concentração em  
Botânica.

**Manaus, Amazonas  
Julho, 2015**



DIVISÃO DOS  
CURSOS DE  
PÓS-GRADUAÇÃO



## AULA DE QUALIFICAÇÃO

### PARECER

Aluna: **WELLISON RAFAEL DE OLIVEIRA BRITO**  
Curso: BOTÂNICA  
Nível: Mestrado

**Orientador:** Dr. Charles Eugene Zartman e co-orientadora Dra. Veridiana Vizoni Scudeller

#### Título:

"Myristicaceae R. Br. na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Tupé, Amazonas – Brasil:  
taxonomia e anatomia foliar"

#### BANCA JULGADORA

##### TITULARES:

MICHAEL JOHN GILBERT HOPKINS (INPA)  
MÁRIA GRACIMAR PACHECO DE ARAÚJO (UFAM)  
MÁRIO HENRIQUE TERRA-ARAÚJO (INPA)

##### SUPLENTES:

MÁRIA ASTRID ROCHA LIBERATO (UEA)  
VALDELY FERREIRA KINUPP (IFAM)

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
MICHAEL JOHN GILBERT HOPKINS	( <input checked="" type="checkbox"/> ) Aprovado ( ) Reprovado	
MÁRIO HENRIQUE TERRA-ARAÚJO	( <input checked="" type="checkbox"/> ) Aprovado ( ) Reprovado	
MÁRIA GRACIMAR PACHECO DE ARAÚJO	( <input checked="" type="checkbox"/> ) Aprovado ( ) Reprovado	

Manaus (AM), 25 de Março de 2014.

OBS: A banca julgadora aconselha o aluno a se fundamentar melhor sobre a morfologia da família, e a considerar as sugestões sobre as análises morfológicas.

Alberto Vicentini  
Coordenador do Programa de  
Pós-Graduação em Botânica  
PO. 2772017 DC/2014/102

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO DO INPA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA  
Av. André Araújo, 2936 - Bairro: Aleixo - Caixa Postal: 2223 - CEP: 69080-971 - Manaus/AM.  
Fone/Fax: (+55) 92 3643-3119  
site: <http://pg.inpa.gov.br> e-mail: [pgbotanica@inpa.gov.br](mailto:pgbotanica@inpa.gov.br)



**ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DE DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA DO INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**

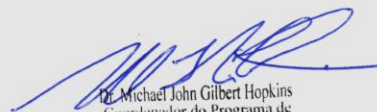
Aos vinte quatro dias do mês de julho de 2015 às 09:00h, no auditório da diretoria do INPA-Campus I, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Dra. Maria Gracimar Pacheco de Araújo, da Universidade Federal do Amazonas –UFAM, Dr. Michael John Gilbert Hopkins do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e Dr. Marcos Eduardo Guerra Sobral, da Universidade Federal de São João Del-Rei – UFSJ, tendo como suplentes: Dra. Maria de Lourdes da Costa Soares Moraes, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA e Dr. Mário Henrique Terra Araújo, sob a presidência do primeiro titular, a fim de proceder a arguição pública da DISSERTAÇÃO DE MESTRADO, intitulada: “*Taxonomia e anatomia foliar de Myristicaceae R. Br. na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Tupé, Manaus – AM e análise morfométrica do complexo Virola sebifera*”, da discente: **Wellison Rafael de Oliveira Brito**, sob orientação: Orientador: Dr. Charles Eugene Zartman (INPA) Co-orientadora: Dra. Veridiana Vizoni Scudeller (UFAM). Após a exposição, dentro do tempo regulamentar, a discente foi argüida oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
MARIA GRACIMAR PACHECO DE ARAÚJO	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
MICHAEL JOHN GILBERT HOPKINS	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
MARCOS EDUARDO GUERRA SOBRAL	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
MARIA DE LOURDES DA C. S. MORAES	<input type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
MÁRIO HENRIQUE TERRA ARAÚJO	<input type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO

Manaus (AM), 24 de julho de 2015.

OBS: A BANCA SUGERE QUE A NOMENCLATURA DO CAPÍTULO 2 SEJA ATUALIZADA, E QUE O FUNDAMENTO DO CAPÍTULO 3 SEJA MELHOR JUSTIFICADO.

Nada mais havendo, foi lavrado a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

  
Dr. Michael John Gilbert Hopkins  
Coordenador do Programa de  
Pós-Graduação em Botânica  
INPA

B862 Brito, Wellison Rafael de Oliveira  
Taxonomia e anatomia foliar de Myristicaceae R. Br. na Reserva de  
Desenvolvimento Sustentável Tupé, Manaus – AM e análise morfométrica do  
complexo *Virola sebifera* / Wellison Rafael de Oliveira Brito. --- Manaus: [s.n.],  
2015.

102 f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2015.

Orientador : Charles Eugene Zartman.

Coorientador : Veridiana Vizoni Scudeller

Área de concentração: Botânica .

1. Morfologia interna. 2. Myristicaceae. I. Título.

CDD 583.931

**Sinopse:**

Foram estudadas as características morfológicas internas e externas das espécies de Myristicaceae presentes na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, além de estudar a variação vegetativa e reprodutiva de *Virola sebifera*.

**Palavras-chave:** morfometria, anatomia foliar, taxonomia.

Faça o que tem que fazer e deixe os outros  
discutirem se é certo ou não.

*Bill Watterson*

À minha família pelo apoio incondicional.

Dedico.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao Criador.

Agradeço a minha família pelo apoio incondicional durante essa fase de mestrado e por não questionarem minhas escolhas, sempre me incentivando a continuar mesmo quando essas escolhas não pareciam tão boas.

Ao meu orientador Dr. Charles Eugene Zartman pelo apoio e ajuda, principalmente nessa fase “final” do mestrado, pelas orientações e troca de aprendizado.

À minha co-orientadora Dr. Veridiana Vizoni Scudeller pelos ensinamentos, companheirismo e principalmente pela paciência e humildade que são características que poucos possuem e que carregarei sempre comigo.

Ao Sr. Edinaldo Nelson pelos ensinamentos acadêmicos misturados a piadas de duplo sentido.

Aos meus amigos de vida e aos meus amigos que fiz ao longo desse período no INPA Gabriel, Rodrigo, André Negro e aos meus amigos da turma da Bot2013, em especial, Vamp, Dora, Ruiva e Sobradinho pelo companheirismo nos momentos bons e ruins do teste de vida que é o mestrado. Agradeço pelas disciplinas muito bem aproveitadas, em grande parte pelas comédias que aconteciam e experiências de quase morte do que pelas disciplinas em si.

Aos meus amigos que compartilham uma vida desde a graduação Lincoln, Yuri e Diana. Diana que desde sempre foi minha companheira de momentos bons e ruins, que me ajuda e sempre me incentiva a melhorar.

Aos meus amigos do Biotupé que certamente sem eles não teria conseguido chegar ao final do mestrado, BandJhenny, Marcos, Genise, Sapeka e Luisa. Luisa que mesmo depois do período de riqueza não esqueceu os bons momentos de comer bóia-fria e vergonhas por não saber remar nas coletas no Tupé.

Ao Dr. William Rodrigues por tirar dúvidas e me ajudar a melhorar o plano de dissertação e por me ajudar com as amostras desde o período de graduação.



**Resumo** - Myristicaceae é composta por cerca de 500 espécies distribuídas em 21 gêneros arbustos, subarbustos e árvores do dossel distribuídas em toda a faixa de florestas tropicais do mundo, apresenta diocia na maioria de suas espécies dificultando a coleta de material reprodutivo completo. De maneira geral, os caracteres vegetativos não são suficientes para o reconhecimento das espécies, necessitando dos reprodutivos, tornando a identificação correta mais difícil. Dessa forma este estudo realizou o tratamento taxonômico das espécies de Myristicaceae ocorrentes na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé – Manaus/ Am, com o objetivo de identificar e descrever detalhadamente a morfologia externa e interna das espécies de Myristicaceae, além de estudar a variação vegetativa e reprodutiva de uma espécie com ampla distribuição geográfica: *Virola sebifera*. No Tupé, o gênero mais representativo foi *Iryanthera* Warb. (9 espécies), seguido de *Virola* Aublet. (4 espécies). *Compsonaura* e *Osteophloeum* foram registrados com apenas 1 espécie cada. Quanto aos caracteres anatômicos pode-se ressaltar o número de feixes vasculares e a presença de feixes acessórios no pecíolo, a posição dos estômatos em relação a linha da epiderme, o número de camadas de parênquima paliádico e presença de tricomas, além da quantidade de feixes vasculares e a disposição das fibras esclerenquimáticas na nervura central como informativos para a família. *Virola sebifera* demonstrou que as correlações entre caracteres vegetativo e reprodutivo foram e não significativas, sugerindo que, para os traços florais e foliares a variação medida é disjunta. A Hipótese de correlação de pleiades de Berg prevê que dinâmicas específicas de polinizadores devem refletir na conservação da morfologia floral e na variação disjunta entre características reprodutivas e vegetativas. Embora este estudo não forneça evidência de como polinizadores de *V. sebifera* podem variar ao longo da distribuição da espécie, os nossos resultados oferecem apoio para a hipótese de Berg.

**Palavras-chave:** taxonomia, morfologia externa, flora, baixo Rio Negro.

**Abstract** - Myristicaceae consists of about 500 species distributed in 21 genus of shrubs, sub-shrubs and canopy trees distributed throughout the world's tropical rainforest range, presents dioecy in most of its species making it difficult to collect complete reproductive material. In general, the vegetative characters are not sufficient for the recognition of the species, needing the reproductive ones, making the correct identification more difficult. In this way, this study carried out the taxonomic treatment of Myristicaceae species occurring in the Tupé's Sustainable Development Reserve - Manaus / Am, in order to identify and describe in detail the external and internal morphology of Myristicaceae species, along with the study of the vegetative and reproductive variation of a species with a wide geographic distribution: *Virola sebifera*. In Tupé, the most representative genus was *Iryanthera* Warb. (9 species), followed by *Virola* Aublet. (4 species). *Compsonoura* and *Osteophloeum* were recorded with only 1 species each. As to the anatomical characters, it was possible to emphasize the number of vascular bundles and the presence of accessory bundles in the petiole, the position of the stomata in relation to the epidermis line, the number of layers of palisade parenchyma and the presence of trichomes, besides the number of vascular bundles and the arrangement of the sclerenchyma fibers in the mid rib as informatives for the family. *Virola sebifera* showed that correlations between vegetative and reproductive traits were not significant, suggesting that, for floral and leaf traits, the variation measured is disjoint. The Berg pleiades correlation hypothesis predicts that specific dynamics of pollinators should reflect on the conservation of floral morphology and in the disjoint variation between reproductive and vegetative characteristics. Although this study does not provide evidence of how *V. sebifera* pollinators can vary along the species distribution, our results support the Berg hypothesis.

**Keywords:** taxonomy, external morphology, flora, low Black River.

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo 1 - Myristicaceae R. Br. na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Manaus, AM

Figura 1. Imagem aérea da Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé (área delimitada em vermelho), destacando as seis comunidades (Tatulândia, Colônia Central, São João do Tupé, Agrovila Amazonino Mendes, Julião e Livramento).....18

Figura 2: Flores masculinas: a) *I. coriacea*, b) *I. elliptica*, c) *I. juruensis*, d) *I. paraensis*, e) *I. lancifolia*, f) *I. laevis*, g) *V. sebifera*, h) *C. ulei*, k) *V. venosa*, l) *V. calophylla* e m) *I. dialyandra*. Flores femininas: i) *C. ulei* e j) *I. juruensis*. Androceu: n) *C. ulei*, o) *V. sebifera*, p) *V. venosa* e q) *I. paraensis*.....42

Figura 3: Androceu: a) *I. ulei*, b) *I. lancifolia*, c) *I. juruensis*, d) *I. laevis*, e) *I. elliptica*. Frutos: f) *O. platyspermum*, g) *V. sebifera*, h) *V. venosa*, i) *I. coriacea*, j) *C. ulei*, k) *V. mollissima*, l) *I. juruensis*, m) *I. paradoxa* e n) *I. ulei*.....43

### Capítulo 2 – Anatomia foliar comparada de 15 espécies de Myristicaceae R. br.

Figura 1: A, B, C, I e L - *V. molissima*: a,b) tipos de tricomas, c) células abaxiais vista frontal, i) mesófilo com idioblastos oleíferos e parênquima lacunoso compacto e l) feixes vasculares no mesófilo; d) *I. dialyandra*: células abaxiais vista frontal e cicatriz da base de tricomas; E, G e H - *O. platyspermum*: e) epiderme abaxial com cutícula papilosa, g) células epidérmicas em corte transversal de formato papilhosas, h) células epidérmicas em corte transversal de formato irregular; f) *C. ulei*: Formato das células adaxiais vista frontal; j) *I. coriacea*: mesófilo com parênquima lacunoso frouxo e esclereídes e k) *I. elliptica*: mesófilo com parênquima lacunoso compacto e drusas no parênquima paliçádico.....65

Figura 2: A e J - *I. coriacea*: a) esclereídes colunares e j) feixe vascular do pecíolo com feixes acessórios; B e D *V. molissima*: b) drusas na subepiderme e d) estômato ligeiramente abaixo da linha da epiderme; C, H e L – *I. elliptica*: c) estômato na linha da

epiderme, h) feixe vascular do pecíolo com feixes central interrompido e l) células colenquimáticas enfileiradas acima do feixe vascular; e) *I. ulei* - nervura central biconvexa com feixe adaxial interrompido e feixe abaxial em forma de “u” circundado por colênquima; f) *V. venosa* - Nervura central plana-convexa com feixe adaxial interrompido e feixe abaxial em forma de “v” circundada por esclerênquima; G, I e K - *O. platyspermum*: g) nervura central côncavo-convexa com um feixe abaxial em forma de “u” circundado por esclerênquima; i) pecíolo canaliculado com três feixes vasculares formando um arco com feixes auxiliares e k) feixe vascular do pecíolo com feixes formando um arco.....66

### **Capítulo 3 – Patterns of phenotypic variation for fertile and vegetative structures in the widespread, generalist pollinated unisexual Neotropical tree *Virola sebifera* (Myristicaceae).**

Figure 1. *Virola sebifera*: A) male flowers; b) tepals; c) androecium; and d) leaf.....85

Figure 2. Median (bold line), standard deviation (box) and range (hashmarks) of coeficientes of variation for flower and leaf traits. Although variation in floral traits is slightly lower than that of foliar traits, the difference is not significant.....88

Figure 3: Spatial structure of phenotypic variation in leaf traits of *V. sebifera* as summarized by PC1 (map a) and PC2 (map b); variation explained by the five environmental variables outlined in methods (maps c and d); foliar variation unexplained by environment-spatial factors (maps e and f). Colors and size represent positive (green) or negative (blue) scores in the PCA axis. Size represents the value of the PCA axis. Large blue = strongly negative, large green = Strongly positive. For example, large green (e.g., longest petioles) has the opposite morphology from large blue (e.g., shortest petioles). Barplots represent spatial autocorrelation in the data from broad to fine scale. Grey bars are significantly higher spatial autocorrelation than expected by chance alone.....90

Figure 4: Spatial structure of phenotypic variation in floral traits of *V. sebifera* as summarized by PC1 (map a) and PC2 (map b); variation explained by the five environmental variables outlined in methods (maps c and d); floral variation

unexplained by environment-spatial factors (maps e and f). See the figure 3 legend for interpretation of the maps.....91

## SUMÁRIO

Introdução geral.....	1
Referências bibliográficas.....	7
<b>Capítulo 1 – Myristicaceae na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Manaus, AM.....</b>	<b>12</b>
Introdução.....	16
Materiais e Métodos.....	17
Resultados e discussão.....	19
Agradecimentos.....	45
Referências bibliográficas.....	46
<b>Capítulo 2 – Anatomia foliar de 15 espécies de Myristicaceae R. br.....</b>	<b>50</b>
Introdução.....	54
Materiais e Métodos.....	56
Resultados.....	58
Discussão.....	67
Conclusões.....	71
Agradecimentos.....	71
Referências bibliográficas.....	72
Tabela 1.....	76
<b>Capítulo 3 – Patterns of phenotypic variation for fertile and vegetative structures in the widespread, generalist pollinated unisexual Neotropical tree <i>Virola sebifera</i> (Myristicaceae).....</b>	<b>77</b>
Introduction.....	81
Methods and materials.....	83
Results.....	86
Discussion.....	92
References.....	96

## INTRODUÇÃO GERAL

Myristicaceae apresenta distribuição pantropical e apresenta hábito arbóreo e arbustivo, sendo encontrada no dossel e sub-dossel das florestas. A família é constituída por 21 gêneros e aproximadamente 500 espécies (Janovec 2000). Nas Américas, a família está representada pelos gêneros *Compsonera* Warb., *Iryanthera* Warb., *Osteophloeum* Warb., *Otoba* A. DC. ex Karsten. e *Virola* Aublet (Rodrigues 1980).

Segundo Rodrigues (2015), no Brasil estão representados os cinco gêneros supracitados compondo 63 espécies. Dessas, 58 são encontradas na Amazônia, onde o Amazonas figura como um dos estados mais ricos quanto à diversidade de espécies de Myristicaceae, com 55 espécies desigualmente distribuídas entre os gêneros *Virola* (27 espécies), *Iryanthera* (20), *Compsonera* (5), *Otoba* (2) e *Osteophloeum* (1).

Myristicaceae constitui um grupo de árvores de ocorrência relativamente abundante na bacia Amazônica, sendo frequentemente relatadas entre as 10 famílias mais ricas em termos de espécies, em estudos fitossociológicos (Rodrigues 1963; Tello 1994; Andrade 2008). *Virola* concentra o maior número de espécies e apresenta a mais ampla distribuição geográfica, sendo o único gênero com distribuição extra-amazônica (Ribeiro *et al.* 1999; Souza & Lorenzi 2008).

### Características gerais

As espécies de Myristicaceae possuem numerosos caracteres morfológicos que as tornam fáceis de identificar ao nível de família em campo. Muitas espécies possuem casca marrom, descamando em lascas finas ou em placas grossas, em sua casca interna possuem exsudato vermelho ou translúcido que em contato com o ar oxida em vermelho e ramificação plagiotrópica, conferindo um padrão de ramificação horizontal (Van Roosmalen *et al.* 1996; Souza & Lorenzi 2008; Steeves 2011).

As folhas são simples, inteiras, sem estípulas, com margem inteira, dísticas e dispostas de forma alternada. A venação é pinada, podendo ser broquidródoma. As folhas podem ser densamente pubescentes a totalmente glabras. As espécies de

Myristicaceae são geralmente dioicas com exceção de poucas espécies monoicas de *Iryanthera*. As flores são unisexuadas, inconspícuas, pequenas (<4 mm) e tubulares, compostas de 3 sépalas (raramente 4) fundidas em diferentes graus e que exalam um forte cheiro (Smith e Woodhouse 1937; Armstrong 1997; Janovec 2000). As flores pistiladas são unicarpelares, uniovuladas e apresentam poucas diferenças dentro da família. As flores estaminadas são compostas de 2-60 anteras fundidas em diferentes graus em uma coluna central. A fusão do androceu tem sido de interesse fundamental para tratamentos sistemáticos nos estudos da família devido à grande semelhança das partes vegetativas e do gineceu (Smith e Woodhouse 1937; Waburg 1987; Janovec 2000; Sauquet *et al.* 2003). As flores se desenvolvem em inflorescências do tipo racemo ou em panículas, que se originam na axila das folhas (Wilde 1991). Uma vez fertilizado, o ovário unicarpelar desenvolve-se em um fruto elíptico. O fruto é composto de uma única semente, normalmente com um endosperma ruminado, coberto por um arilo branco ou vermelho. A semente arilada é encapsulada por um pericarpo com uma sutura deiscente que na maioria das espécies se abre para apresentar as sementes aos dispersores (Steeves 2011).

## **Ecologia**

Myristicaceae é dependente de animais tanto para polinização das flores quanto para a dispersão de suas sementes. As flores emitem uma forte fragrância e algumas flores se abrem apenas por alguns dias. Acredita-se que o arilo nutritivo e a abertura diurna dos frutos acontecem para estimular o consumo e dispersão de sementes por aves e mamíferos (Armstrong & Irvine 1989a).

As flores são polinizadas por pequenos visitantes generalistas como besouros (Coleoptera), tripes (Thysanura) e moscas (Diptera) que consomem o pólen (Armstrong & Drummond 1996; Armstrong & Irvine 1989b; Armstrong 1997). No entanto, ainda é necessário um estudo abrangente de agentes polinizadores para a família. Aparentemente as flores pistiladas não oferecem recompensa aos polinizadores, dessa forma acredita-se que elas atraem polinizadores imitando a fragrância das flores estaminadas (Armstrong 1997).



As sementes de Myristicaceae são muito apreciadas por pássaros e mamíferos por ter o arilo rico em energia e gordura (Howe 1981). Bullock (1982) demonstrou que as árvores com flores pistiladas de *Compsonera sprucei* produzem menos de 10 frutos por ciclo de frutificação, onde várias espécies de aves, tais como surucuás (*Trogon massena*), motmots (*Baryphthengus martii*), tucanos (*Ramphastos sulfuratus*), e jacus (*Penelope purpurascens*) consomem a fruta e normalmente regurgitam as sementes alguns minutos depois de consumir o arilo nutritivo (Howe & Vande Kerckhove 1981; Howe *et al.* 1985). No entanto, macacos-aranha (*Fusciceps ateles*) podem atuar como um dos mais importantes dispersores de longa distância de sementes, pois consomem o fruto e toda a semente é excretada intacta depois de algumas horas (Russo 2003).

Howe *et al.* (1985) constataram que 99,2% das sementes de *Virola surinamensis* que caíram em até 45m da árvore-mãe sucumbiram à predação, mas aquelas que foram dispersadas a distâncias maiores tiveram uma vantagem de sobrevivência 44 vezes maior, demonstrando que a dispersão de sementes pode ser particularmente importante. Outros estudos ecológicos são necessários para verificar se os morcegos ou outros grandes mamíferos terrestres são dispersores significativos de outras espécies de Myristicaceae.

### **Importância**

Myristicaceae possui reconhecido valor ecológico e econômico, a exemplo de *Virola surinamensis*, usada em larga escala na fabricação de caixas, móveis, tanoaria, compensados, laminados e contraplacados (Loureiro *et al.* 1989). E, como consequência do processo industrial, permite o uso dos resíduos de produção na confecção de papel tipo *Kraft* de boa qualidade, além de ser uma boa madeira para o aproveitamento racional, como fonte de celulose para a produção de papel e outros produtos (Silva & Silva 2008).

A partir da década de 50, espécies de Myristicaceae passaram a ser estudadas com mais intensidade após ser divulgado que certas tribos indígenas amazônicas usavam a casca e a resina de algumas espécies de *Virola* no preparo de rapés

alucinógenos e como veneno em flechas para caça, estimulando estudos etnobotânicos e etnofarmacológicos reforçando o interesse pela constituição química dessas plantas (Rodrigues 1980).

Le Cointe (1947) relatou que algumas espécies de *Virola* são usadas na medicina popular para o tratamento do reumatismo, artrite em geral, cólicas, dispepsias e erisipelas e o cozimento da casca destas espécies é utilizado na assepsia de feridas, como coadjuvante na cicatrização.

### **Biogeografia**

Muito pouco é conhecido sobre a história filogeográfica e biogeográfica de Myristicaceae apesar de ser um grupo de árvores antigo com distribuição pantropical. Esta escassez de informações é, em grande parte, devido à pouca representatividade de registro fóssil em relação as outras famílias (Doyle *et al.* 2004). A mais antiga evidência de Myristicaceae é a partir de uma amostra de madeira fossilizada de *Myristicoxylon princeps* do Paleoceno encontrada na região da Saara Africano (Steeve 2011).

Doyle *et al.* (2008) apresenta a identificação de uma semente de *Myristicaceous* da Inglaterra que data do início do Eoceno (~56 – 34 ma) que é nitidamente mais antiga que a outra encontrada anteriormente na Alemanha no período Mioceno (23 – 35 ma) (Gregor 1977). Fósseis adicionais de sementes (Berry 1929), folhas (Wolfe 1977), flores (Poinar & Poinar 1999) e pólenes (Frederikson 1993; Jan Du Chene *et al.* 1978) que explicam a provável origem têm sido encontrados, mas não podem ser distinguidos com segurança de famílias morfológicamente similares (Doyle *et al.* 2004). Para estes mesmos autores, a falta de fósseis de Myristicaceae antes do Paleoceno corrobora a estimativa de que Myristicaceae se diversificou nos últimos 15-20 milhões de anos.

### **Historia taxonômica da família**

Myristicaceae teve sua primeira publicação em 1742 quando Linnaeus descreveu o gênero *Myristica*. A família foi estabelecida em 1810 por Brown, e Bentham (1853) *apud* Rodrigues (1980) publicou o primeiro trabalho taxonômico de real valor para as espécies de Myristicaceae no continente americano; neste trabalho apenas um gênero foi

reconhecido para a família: *Myristica*. A família então passou a ter um total de 12 espécies, divididas em três grupos distintos de acordo com caracteres como androceu e nervação foliar.

De Candolle (1856, 1860) conservou a família com um único gênero e o dividiu em 90 espécies conhecidas no mundo em 13 seções. Reconheceu 21 espécies e três variedades para o Brasil. Benth & Hooker (1860) reduziram as 13 seções propostas por De Candolle para sete.

Em sua monografia, Warburg (1897) realizou o mais adequado tratamento sistemático da família, elevando as seções propostas por De Candolle a gênero. Dessa forma, o autor reorganizou as 240 espécies conhecidas em 15 gêneros ao invés de apenas um, *Myristica*.

Garrat (1933a, 1933b) analisou e descreveu Myristicaceae a partir da madeira, baseado em um número reduzido de espécimes e espécies, gerando descrições gerais e escassas, além de uma chave de identificação baseada nas placas de perfuração de vasos para alguns gêneros americanos, asiáticos e africanos.

Ducke (1936) elaborou uma chave sinóptica de todas as espécies de *Virola* conhecidas no Brasil na época, dividindo-as em sete grupos distintos de acordo com os caracteres do fruto e do androceu.

Smith (1936) iniciou estudos taxonômicos sobre todas as espécies de Myristicaceae ocorrentes na flora neotropical com o estudo da coleção Krukoviana, propondo caracteres que são diagnósticos para diferir os gêneros americanos. Esse mesmo autor, em 1937, revisou as espécies americanas de Myristicaceae mantendo os gêneros propostos por Warburg, dividindo *Virola* em seis grupos (*Mollissimae*, *Sebiferae*, *Calophyllae*, *Rugulosae*, *Surinamenses* e *Subsessiles*), *Iryanthera* em três (*Macrophyllae*, *Hostmaniae* e *Sagotianae*) e *Componeura* (dividido em seções *Coniostele* e *Componeura* baseado no grau de fusão das anteras), *Osteophoeum* e *Dialyanthera* (atualmente sinônimo de *Otoba*). Todos os cinco gêneros neotropicais foram estudados, reduzindo algumas espécies a sinônimos e criando outras espécies.

Rodrigues (1980) revisou as espécies de *Virola* no Brasil, reconhecendo 35 espécies como válidas, acrescentou dados como distribuição geográfica e fenologia, além de descrever e ilustrar cinco novas espécies (*V. caducifolia*, *V. coelhoi*, *V. guggenheimii*, *V. marlenei* e *V. polyneura*) e reduzir outras espécies a sinônimos (*V. calophylloidea* = *V. calophylla*; *V. cuspidata* = *V. elongata*; *V. gloziivii* = *V. surinamensis*; *V. kukachkana* = *V. albidiflora* e *V. melinonei* = *V. michelii*).

Lisboa *et al.* (1984) apresentaram um estudo macroscópico do lenho de espécies de Myristicaceae no Brasil com dados gerais a respeito da madeira e seus usos e produziu uma chave dicotômica pra identificação dos gêneros.

Belota Filho (1994) registrou para a Reserva Ducke em Manaus - Amazonas 11 espécies de *Iryanthera* apresentando descrições, observações ecológicas, fenologia e uma chave de identificação baseada em caracteres reprodutivos.

No entanto, o trabalho taxonômico mais recente sobre Myristicaceae neotropical é a monografia de *Compsonera*, feita por Janovec (2000). Neste, o autor aumentou significativamente o número de espécies para o referido gênero e dividiu o gênero em duas seções *Compsonera* e *Hadrocarpa*, sendo esta última seção subdividida em subgrupos informais: *Atopa* e *Capitellata*.

Embora análises moleculares iniciais tenham colocado Myristicaceae na base das Magnoliales tornando-a irmã de todas as famílias remanescentes da ordem (Soltis *et al.* 2000; Sauquet *et al.* 2003), Myristicaceae faz parte do clado “Eumagnoliid” que está entre as mais primitivas angiospermas existentes (Soltis *et al.* 2000).

As análises filogenéticas preliminares sobre a família feitas por Sauquet (2003) e Doyle *et al.* (2004), mostrou divergências moleculares dentro da família, o que impossibilitou fazer inferências filogenéticas consistentes das relações entre gêneros, sugerindo então que devido à posição basal da família, são de suma importância investigações adicionais sobre a filogenia para mais esclarecimentos sobre a história morfológica e geográfica de Myristicaceae.

## BIBLIOGRAFIA CITADA

Andrade, T.M.; Assis, R.L.; Wittman, F.; Schongart, J.; Piedade, M.T.F. 2008. Padrões de regeneração em clareiras de origem antrópica na várzea da RDS Mamirauá, Amazônia Central. *Uakari*, 4(2):19-32.

Armstrong, J.E.; Drummond, B.A. 1986. Floral biology of *Myristica fragrans* outt. (Myristicaceae), the nutmeg of commerce. *Biotropica* 18: 32-38.

Armstrong, J.E.; Irvine, A.K. 1989a. Floral biology of *Myristica insipida* (Myristicaceae), a distinctive beetle pollination syndrome. *American Journal of Botany* 76: 86–94.

Armstrong, J.E.; Irvine, A.K. 1989b. Flowering, sex ratios, pollen-ovule ratios, fruit set, and reproductive effort of a dioecious tree, *Myristica insipida* (Myristicaceae), in two different rainforest communities. *American Journal of Botany* 76: 74-85.

Armstrong, J.E. 1997. Pollination by deceit in nutmeg (*Myristica insipida*, Myristicaceae): floral displays and beetle activity at male and female trees. *American journal of botany* 84: 1266-1274.

Belota Filho, W.L. 1994. As espécies de *Iryanthera* Warburg (Myristicaceae) da Reserva Florestal Ducke. Dissertação de Mestrado. INPA/FUA, Manaus, AM. 94pp.

Berry, E. 1929. Early Tertiary fruits and seeds from Belen, Peru. *Johns Hopkins University Studies in Geology* 10: 137-180.

Bentham, G. 1853. Notes on the American species of *Myristica*. *Hook. Journ. Bot. & Kew Gard. Misc*, 5: 1-7.

Bentham, G.; Hooker, J.D. 1880. *Genera plantarum*, London: Reeve and Co. 590pp.

Bullock, S.H. 1982. Population structure and reproduction in the neotropical dioecious tree *Compsonera sprucei*. *Oecologia* 55: 238–242.

De Candolle, A. 1856. Myristicaceae. In: DC., *Prodromus*, 14: 187-208.

- De Candolle, A. 1860. Myristicaceae. In: MARTIUS, K.F.P. Von, *Flora brasiliensis*, 5(1): 105-136.
- Doyle, J.A., Manchester, S.R., & Sauquet, H. 2008. A seed related to Myristicaceae in the early Eocene of Southern England. *Systematic Botany* 33: 636–646.
- Doyle, J.A.; Sauquet, H.; Scharaschkin, T.; Le Thomas, A. 2004. Phylogeny, molecular and fossil dating, and biogeographic history of Annonaceae and Myristicaceae (Magnoliales). *International Journal of Plant Science* 165: 55–67.
- Ducke, A. 1936. Notes on the Myristicaceae of Amazonian Brazil, with descriptions of new species. *Journ. Wash. Acad. Sci*, 26(6): 253-364.
- Frederiksen, N. 1973. New mid-Tertiary spores and pollen grains from Mississippi and Alabama. *Tulane Studies in Geology and Paleontology* 10: 65–86.
- Garrat, G. 1933a. Systematic anatomy of the woods of the Myristicaceae. *Trop. Woods*, 35: 6-48.
- Garrat, G. 1933b. Bearing of Wood anatomy on the relationships of the Myristicaceae. *Trop. Woods*, 36: 20-44.
- Gregor, H. 1977. Subtropische Elemente im europäischen Tertiär II (Fruktifikationen). *Paläontologische Zeitschrift* 51: 199–226.
- Howe, H. F. 1981. Dispersal of a neotropical nutmeg (*Virola sebifera*) by birds. *The Auk* 98: 88–98.
- Howe, H. F., & Vande Kerckhove, G.A. 1981. Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* 62: 1093–1106.
- Howe, H.F., Schupp, E.W., & Westley, L.C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781–791.
- Jan Du Chene, R., Onyke, M., & Sowunmi, M. 1978. Some new Eocene pollen of the Ogwashi-Asabe formation, South-Eastern Nigeria. *Rev. Esp, Micropaleonto.* 10: 285–322.

- Janovec, J. P. 2000. A systematic study of *Compsonera* (A. DC.) Warb., a Neotropical member of the nutmeg family. Texas A&M University Dissertation, 359p.
- Le Cointe, P. 1947. *Amazônia brasileira III – Árvores e Plantas Úteis (indígenas e aclimatadas)*. 8.ed. São Paulo: Ed. Nacional, 506p.
- Lisboa, P.L.B.; Loureiro, A.A.; Silva, J.C.A. 1984. Identificação macroscópica do lenho das Myristicaceae da Amazônia brasileira. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Botânica*: 37-66.
- Loureiro, A.A.; Freitas, M.C.; Vasconcelos, F.J. 1989. Estudo Anatômico de 24 espécies do gênero *Virola* (Myristicaceae) da Amazônia. *Acta Amazônica* 19: 415-465.
- Poinar, G. J.; Poinar, R. 1999. The amber forest: a reconstruction of a vanished world. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procopio, L.C. 1999. *Flora da Reserva Ducke. Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central*. 1.ed. Manaus: INPA-DFID, 800p.
- Rodrigues, W.A. 1963. Estudo de 2,6 hectares de Mata de Terra Firme da Serra do Navio, Território do Amapá. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi* 19: 1-44.
- Rodrigues, W.A. 1980. Revisão taxonômica das espécies de *Virola* Aublet (Myristicaceae) do Brasil. *Acta Amazônica* 15(1): 1-127.
- Rodrigues, W. A. 2015. Myristicaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB000169>).
- Russo, S. E. 2003. Responses of dispersal agents to tree and fruit traits in *Virola calophylla* (Myristicaceae): implications for selection. *Oecologia* 136: 80-87.
- Sauquet, H., Doyle, J. A., Scharaschkin, T., Borsch, T., Hilu, K. W., Chatrou, L. W., & Le Thomas, A. 2003. Phylogenetic analysis of Magnoliales and Myristicaceae based on

multiple data sets: implications for character evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society* 142: 125–186.

Silva, J.A.C.; Silva, M.F. 2008. Estudos florísticos no município de Presidente Figueiredo, Amazonas. Brasil – I. Famílias Annonaceae e Myristicaceae. *Acta Amazônica* 36(1): 53-58p.

Smith, A.C. 1936. Myristicaceae. In: *Plantae Krukovianae*. V. *Brittonia*, 2(2): 151-153p.

Smith, A. C. 1937. The American species of Myristicaceae. *Brittonia* 2: 393-510.

Soltis, D. E., Soltis, P. S., Chase, M. W., Mort, M. E., Albach, D. C., Zanis, M., Savolainen, V., Hahn, W. H., Hoop, S. B., & Fay, M. F. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL, and atpB sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 381–461p.

Souza, V.C.; Lorenzi, H. 2008. *Botânica Sistemática: Guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II*. 2.ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 640 p.

Steeves, A.L.D. 2011. *An Intrageneric and Intraspecific Study of Morphological and Genetic Variation in the Neotropical Compsonura and Virola (Myristicaceae)*. Tese de doutorado. The University of Guelph, Guelph, Ontario, Canada, 295pp.

Tello, J.C.R. 1994. *Aspectos fitossociológicos das comunidades vegetais de uma topossequência da Reserva Florestal Ducke do INPA, Manaus-AM*. INPA. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Fundação Universidade do Amazonas.

Van Roosmalen, M.G.M.; Bardales, M.P.D.; Garcia, M.C.G. 1996. Frutos da floresta Amazônica. Parte1: Myristicaceae. *Acta Amazônica*, 26: 209-264.

Waburg, O. 1897. Monographie der Myristicaceen. *Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol.* 68: 1-680.



Wilde, W.J.J.O.D. 1991. The genera of the Myristicaceae as distinguished by their inflorescences and the description of a new genus: *Bicuiba*. *Beitr. Biol. Pflanzen* 66: 95-125.

Wolfe, J. 1977. Paleogene floras from the Gulf of Alaska region. *U.S. Geological Survey Professional Paper* 997: 1-108.

Capítulo 1 - Myristicaceae na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé,  
Manaus, AM

**Myristicaceae na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Manaus, AM**

WELLISON RAFAEL DE OLIVEIRA BRITO<sup>1\*</sup>, VERIDIANA VIZONI  
SCUDELLER<sup>2</sup> E CHARLES EUGENE ZARTMAN<sup>3</sup>

<sup>1 3</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Departamento de Botânica, Av. André  
Araújo, 2936, Petrópolis, CEP 69060-001, Manaus, Amazonas, Brasil

<sup>2</sup> Universidade Federal do Amazonas, Instituto de Ciências Biológicas, Av. Gen.  
Rodrigo Octávio 3000, Coroado I, CEP: 69077-000, Manaus, AM, Brasil.

\*E-mail para correspondência: [brito.wr@hotmail.com](mailto:brito.wr@hotmail.com)

**Resumo:** (Myristicaceae na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Manaus, AM) Este trabalho tem como objetivo realizar o tratamento taxonômico das espécies de Myristicaceae ocorrentes na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, apresentando chaves de identificação, descrições padronizadas e pranchas fotográficas. Foram utilizadas coletas realizadas pelo grupo Biotupé e coletas realizadas de 2013-2015 na RDS Tupé. A reserva tem aproximadamente 12 mil ha. e dista 25 km do centro da cidade, localizada na margem esquerda do rio Negro. Os exemplares estudados foram herborizados e identificados através de literatura especializada, comparação com outros herbários e consulta ao especialista William Rodrigues. Foram reconhecidos quatro gêneros (*Compsonera*, *Iryanthera*, *Osteophloeum* e *Virola*) e 15 espécies (*C.ulei*, *I. coriacea*, *I. dialyandra*, *I. elliptica*, *I. juruensis*, *I. laevis*, *I. lancifolia*, *I. paradoxa*, *I. ulei*, *O. platyspermum*, *V. calophylla*, *V. mollissima*, *V. sebifera* e *V. venosa*), sendo sete novas ocorrências registradas para a RDS Tupé. Dessas, apenas três espécies (*I. lancifolia*, *V. calophylla* e *V. sebifera*) ocorreram indistintamente em ambiente de terra firme e periodicamente alagado pelas águas do Rio Negro (igapó). As demais ocorrem apenas em floresta de terra firme, porém os representantes de *Iryanthera* ocorreram preferencialmente em áreas mais úmidas, como os baixios.

**Palavras-chave:** taxonomia, morfologia externa, flora, baixo Rio Negro

**Abstract: (Myristicaceae in Tupé's Sustainable Development Reserve, Manaus, AM)** The present study is aimed at providing the taxonomic treatment of Myristicaceae species occurring in Tupé's Sustainable Development Reserve, presenting identification keys, standardized descriptions and photographic plates. Samples originated from Biotupé group and from 2013-2015 gatherings in RDS Tupé were used. The reserve has about 12mil ha. and is 25 km distant from the city center, located on the left bank of the Black River. The specimens studied were herborized and identified through specialized literature, comparison to other herbariums and consulting the expert William Rodrigues. Four genera (*Compsonaura*, *Iryanthera*, *Osteophloeum* and *Virola*) and 15 species (*C.ulei*, *I. coriacea*, *I. dialyandra*, *I. elliptica*, *I. juruensis*, *I. laevis*, *I. lancifolia*, *I. paradoxa*, *I. ulei*, *O. platyspermum*, *V. calophylla*, *V. mollissima*, *V. sebifera* and *V. venosa*) were recognized, accounting seven new incidents recorded for RDS Tupé. Of these, only three species (*Iryanthera lancifolia*, *Virola calophylla* and *Virola sebifera*) occurred indiscriminately on land environment and periodically flooded by the waters of Rio Negro (igapó). The others occur only in upland forest, but the representatives of *Iryanthera* occurred mainly in wetter areas, such as low forest areas.

**Keywords:** taxonomy, external morphology, flora, low Rio Negro.

## Introdução

Myristicaceae caracteriza-se por apresentar ramos plagiotrópicos e ritidoma exsudando seiva geralmente vermelha quando cortada superficialmente. As folhas são alternas, dísticas, simples, inteiras e estípulas ausentes. As flores são monoclamídeas, unissexuais, geralmente dioicas, cálice cupuliformes ou infudibuliformes, com (2) 3 (-5) lobos, estames unidos em uma coluna, anteras de 2-40, gineceu unicarpelar, ovário súpero, unilocular. Os frutos são deiscentes em 2 valvas e as sementes apresentam arilo geralmente em tons de vermelho.

Apresenta distribuição pantropical, possui hábito arbóreo ou arbustivo, encontrada no dossel e subdossel das florestas, compreende 21 gêneros e aproximadamente 500 espécies (Janovec 2000). Nas Américas é representada pelos gêneros *Compsonera* Warb., *Iryanthera* Warb., *Osteophloeum* Warb., *Otoba* A. DC. ex Karsten e *Viola* Aubl., onde todos ocorrem no Brasil e compreendem 63 espécies, das quais 58 são encontradas na Amazônia (Rodrigues 2014). *Viola* apresenta a mais ampla distribuição geográfica, sendo o único gênero com distribuição extra-amazônica (Ribeiro *et al.* 1999).

Myristicaceae é classificada entre as famílias mais primitivas das angiospermas, sendo incluída na ordem Magnoliales juntamente com Annonaceae, Magnoliaceae e três famílias monogênicas (Degeneriaceae, Eupomatiaceae e Himantandraceae) (APG III, 2009). No entanto as relações filogenéticas entre os gêneros de Myristicaceae ainda não estão bem resolvidas (Sauquet 2003).

Myristicaceae é frequentemente relatada entre as 10 famílias mais ricas em termos de espécies em estudos fitossociológicos realizados na Amazônia (Rodrigues 1963; Tello 1994; Andrade *et al.* 2008). Além disso, possui reconhecido valor ecológico e econômico, a exemplo de *Viola surinamensis* (Rol.) Warb., usada em larga escala na fabricação de caixas, móveis, tanoaria, compensados, laminados e contraplacados (Loureiro *et al.* 1989).

Apesar da grande representatividade das espécies de Myristicaceae no domínio amazônico, poucos estudos taxonômicos vêm sendo realizados. Os poucos trabalhos realizados na Amazônia e que podem ser utilizados para identificação dos táxons desta

formação vegetal são principalmente o guia da reserva Ducke (Ribeiro *et al.* 1999) e publicações de países vizinhos como Venezuela (Berry *et al.* 2001), Peru (Pennington *et al.* 2004), Colômbia, em Valle del Cauca (Taylor e Devia, 2000) e Guiana Francesa (Mori *et al.* 2002), além de revisões dos gêneros (Rodrigues, 1980; Janovec, 2000) e levantamentos locais como o de Belota Filho (1994). Além disso, o total de especialistas que trabalham ativamente com a flora amazônica é muito baixo, sendo que muitos deles nem estão alocados na Região Norte, o que torna preocupante a falta de taxonomistas capacitados para identificação de plantas justamente nas regiões de maior diversidade (Shepherd, 2000).

Dessa forma este trabalho apresenta o tratamento taxonômico das Myristicaceae ocorrentes na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, baixo rio negro, destacando os caracteres diagnósticos para reconhecimento das mesmas e elaborando chave de identificação, comentários sobre distribuição e ocorrência destas, contribuindo assim para um melhor conhecimento dessa família tão representada na flora amazônica.

## **Material e métodos**

A Reserva de Desenvolvimento Sustentável (RDS) do Tupé (Lat. 03°03'02,241" S; Long. 60°17'46,121" O), situada à margem esquerda do rio Negro, a oeste de Manaus distante aproximadamente 25 km em linha reta do centro da cidade, com área total de 11.973 ha e perímetro de 47.056 m, apresenta predominantemente as vegetações de Florestas Ombrófilas Densa (terra firme) e as Florestas Ombrófilas Densas Aluviais (florestas de igapó) e pequenas manchas de Campinarana.

Foram realizadas excursões mensais ao campo no período de março de 2013 a janeiro de 2015. Além disso, foram utilizadas espécimes coletadas anteriormente na reserva (Scudeller *et al.* 2009; Scudeller & Souza 2009).

Para a determinação do material foi utilizado literatura específica, chaves de identificação (Smith e Woodhouse 1937; Rodrigues 1980), visitas aos herbários da Universidade Federal do Amazonas (HUAM) e do Instituto Nacional de Pesquisas da

Amazônia (INPA) e comparação com amostras determinadas pelo especialista da família, Dr. William Antonio Rodrigues.

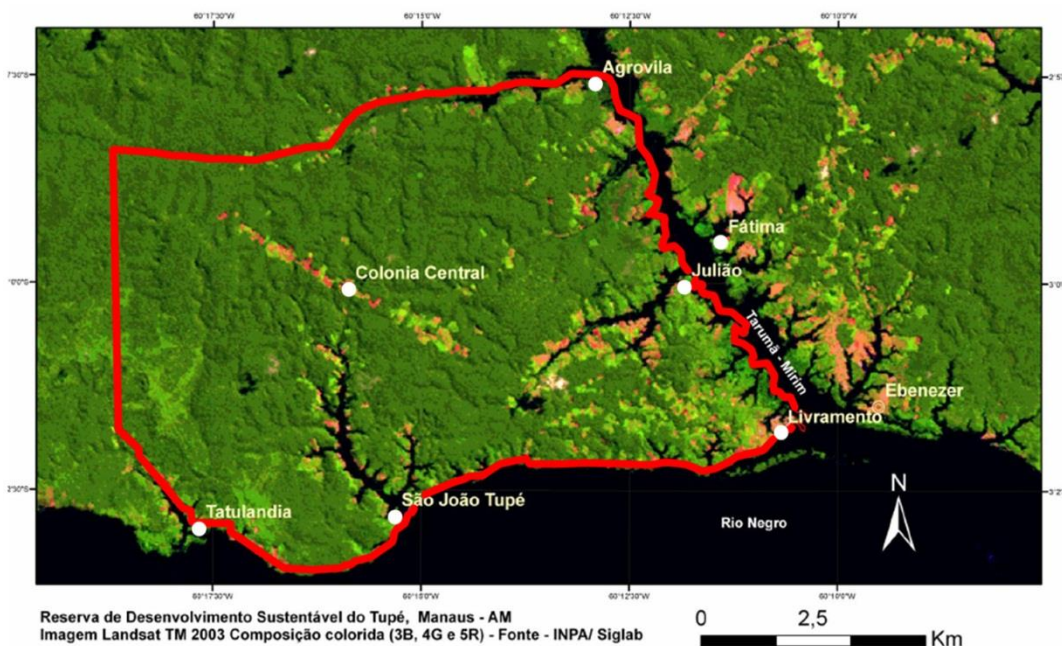


Figura 1. Imagem aérea da Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé (área delimitada em vermelho), destacando as seis comunidades (Tatulândia, Colônia Central, São João do Tupé, Agrovila Amazonino Mendes, Julião e Livramento).

As estruturas examinadas foram mensuradas com o auxílio de um paquímetro, estando o material sob um estereomicroscópio. As espécies coletadas incompletas, bem como as informações de fenologia, foram complementadas com dados de herbário.

Para as descrições e construção da chave de identificação foi utilizado o programa DELTA (Description Language for Taxonomy) que consiste em um programa flexível para informações taxonômica descritiva que permite o processamento destes dados auxiliando na construção de descrições padronizadas e chaves de identificações (Dallwitz *et al.* 1999). Para a elaboração da chave foram utilizados 22 caracteres de uma lista de 50 vegetativos e 56 reprodutivos usados para a descrição padronizada das espécies. .



Com base nas observações de campo e dados de literatura foram elaborados comentários acerca dos caracteres diagnósticos e das afinidades taxonômicas de cada espécie.

## **Resultados e discussão**

Os estudos de Scudeller *et al.* (2009) e Scudeller e Souza (2009) na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé (RDS Tupé) registraram 9 espécies e 2 variedades de Myristicaceae agrupadas em três gêneros, no entanto devido à perda de parte do material do acervo do Biotupé, duas espécies não puderam ser incluídas neste estudo e nem foram recoletadas. Além disso, o material previamente determinado como *Virola elongata* trata-se de *V. sebifera*.

As duas variedades de *Virola calophylla* (*V. calophylla* var. *calophylla* e *V. calophylla* var. *calophylloidea*) foram consideradas apenas ao nível de espécie, pois Rodrigues (1980) afirma que *V. calophylla* e suas variedades não passam de sinônimos e que as diferenças atribuídas a elas são insignificantes quando comparadas e examinadas em uma vasta coleção, ou seja, esta espécie apresenta grande plasticidade fenotípica devido à sua grande área de ocorrência.

Sendo assim este estudo apresenta o tratamento taxonômico de 15 espécies pertencentes a quatro gêneros, *Compsonaura* (1), *Iryanthera* (9), *Osteophloeum* (1) e *Virola* (4) e sete novas ocorrências foram registradas para a RDS Tupé. Dessas, apenas três espécies (*I. lancifolia*, *V. calophylla* e *V. sebifera*) ocorreram indistintamente em ambiente de terra firme e periodicamente alagado pelas águas do Rio Negro (igapó). As demais ocorrem apenas em floresta de terra firme. Também se observou uma preferência das espécies de *Iryanthera* por áreas mais úmidas, como os baixios.

**Chave de identificação dos gêneros de Myristicaceae encontrados na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Manaus – AM.**

1. Nervuras terciárias quase paralelas entre si e perpendiculares à nervura central.....*Compsonaura*

Nervuras terciárias irregularmente dispostas na lâmina foliar.....2

2. (1) Casca externa descamando em placas, lâmina foliar glabra ou com tricomas simples somente nas folhas jovens.....3

Casca externa estriada, lâmina foliar com tricomas dendríticos ou estrelados.....*Virola*

3. (2) Lâmina foliar oblonga a elíptica, ápice agudo a acuminado, nervuras secundárias anastomosadas ou pouco evidentes.....*Iryanthera*

Lâmina foliar obovada, ápice arredondado, nervuras secundárias visíveis até a margem da lâmina.....*Osteophloeum*

***Compsonaura* Warb., Ber. Deutsch. Bot. Ges. 13: 94. 1895.**

Árvore ou arbusto, dioico. Ritidoma exsudando ao corte seiva inicialmente incolor oxidando para vermelho de odor agradável. Estípulas ausentes. Folhas glabras, pecioladas e de margem inteira. Inflorescência em racemos axilares. Flores estaminadas com perianto 3 (4-5) lobos, 4 (-10) anteras rimosas basefixas. Flores pistiladas com perianto maior que as flores estaminadas, ovário elipsoide. Frutos elípticos, pericarpo membranoso, abrindo em duas valvas com sutura longitudinal, arilo inteiro e sementes da mesma forma do fruto.

Esse gênero compreende 21 espécies e ocorre desde a América Central até a América do Sul sendo representado por uma espécie na RDS Tupé.

**1. *Compsonaura ulei* Warb., Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 47: 136, 1905.**

(Fig 1h, 1i, 1n e 2j)

Hábitat terra firme. Hábito arbustivo, 4–5 m. Ritidoma estriado. Ramos lenhosos, glabros, pouco lenticelados. Pecíolo canaliculado glabro, 12–13 x 1,2–1,5 mm. Lâmina foliar coriácea glabra em ambas as faces, 14–16 cm x 5–5,5 cm, elíptica, prateada quando herborizada, base cuneada a atenuada, margem plana, ápice acuminado a cuspidado. Nervura primária glabra plana na face adaxial e saliente na face abaxial. Nervuras secundárias glabras, arqueadas, broquidódromas, 5–8 pares, planas na face adaxial e elevadas na face abaxial. Nervuras terciárias paralelas entre si, quase perpendiculares à nervura primária. Brácteas ausentes. Flores estaminadas ramifloras glabras, amarelas, infundibuliformes, 5–7 x 2,5–2,9 mm, 3 lobos unidos quase a metade do perianto, estames sinandros, 1–1,2 x 0,8–0,9 mm, 25 anteras basifixas. Flores pistiladas ramifloras, amarela, infundibuliforme, 6,3–7,4 x 1,6–1,8 mm, 3 lobos unidos quase a metade do perianto, com tricomas glandulares na face interna, unilocular, uniovular, estigma indiviso. Frutos capsulares glabros, pedicelados, elípticos, 16–18 x 9–10 mm, amarelos, superfície estriada, pericarpo não lenhoso. Semente elíptica, 15–17 mm x 8–9 mm, bege com manchas pretas, arilo inteiro vermelho.

Essa espécie é facilmente reconhecida por apresentar as nervuras terciárias quase paralelas e perpendiculares à nervura central bem evidente em ambas as faces, diferentemente dos demais gêneros de Myristicaceae neotropicais. É muito semelhante vegetativamente a *C. sprucei*, porém os frutos quando maduros são amarelos-claros que se abrem longitudinalmente apresentando um arilo vermelho vistoso e carnosos, enquanto o de *C. sprucei* é verde. A semente é geralmente elíptica de cor bege com manchas escuras.

Na RDS Tupé foi encontrada em ambiente de terra firme em áreas com grande intensidade luminosa, principalmente nas bordas de trilhas. Encontrada com flor nos meses de janeiro a março e fruto de julho a setembro. No Brasil, *C. ulei* ocorre no estado do Acre, Amazonas, Amapá, Maranhão, Mato Grosso, Pará, Roraima e

Rondônia, e em alguns países da América do Sul como Bolívia e Guiana (Smith e Woodhouse 1937; Van Roosmalen *et al.* 1996).

**Material examinado:** BRASIL. Amazonas, Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Trilha da cachoeira, 14.III.2004, fl., *Scudeller* HP 285 (HUAM); *Ibidem*, 10.III.2002, fl., *Scudeller* VVS 889 (HUAM); *Ibidem*, Trilha Jaumir, 03.IX.2011, fl., *Scudeller* VVS1128 (HUAM); *Ibidem*, 03.IX.2011, fl., *Scudeller* VVS 1124 (HUAM); *Ibidem*, 03.IX.2011, fl., *Scudeller* VVS1127 (HUAM); Trilha Julião, 19.II.2011, fl., *Brito* 6 (HUAM); 03.IX.2011, fr., *Brito* 7 (HUAM).

**Material complementar:** BRASIL. Amazonas, Manaus, Igarapé do Bindá, 24.IX.1954, fr., Almeida, JC.148 (INPA); Rondônia: Porto Velho, Estrada para Porto Velho, 08.II.1983, fr., *Bilby e Ramos* 11231 (HUAM).

***Iryanthera* (A. DC.) Warb., Ber. Deutsch. Bot. Ges. 13: 94. 1896.**

Árvores ou arbustos, dioicos (raramente monoicos), ritidoma exsudando ao corte seiva inicialmente incolor oxidando para vermelho de odor agradável e os ramos jovens possuem tricomas. Estípulas ausentes. Folhas geralmente glabras e de margens inteiras, nervuras terciárias pouco evidentes. Inflorescência em racemos axilares ou caulinar. Flores estaminadas com perianto 3 (4) lobado, pedicelos com bractéolas no ápice, estames concrecidos em uma coluna, 3 (4) anteras rimosas dorsifixas. Flores pistiladas com perianto 3 (4) lobado, ovário elipsoide, estilete curto, estigma inconspícuo. Fruto transversalmente elíptico a globoso, lenhoso, abrindo em duas valvas com sutura longitudinal, arilo laciniado e sementes da mesma forma do fruto.

Este gênero apresenta 24 espécies e ocorre desde o Panamá até a Amazônia brasileira, sendo representada por 8 espécies na RDS Tupé, das quais *Iryanthera coriacea*, *I. dyaliandra*, *I. elliptica*, *I. paradoxa*, *I. paraensis* e *I. ulei* são ocorrências novas.

**Chave de identificação das espécies de *Iryanthera* encontradas na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Manaus – AM.**

1. Nervuras secundárias indistintas em ambas as faces, lâmina foliar lisa.....*I. laevis*
  - Nervuras secundárias distintas e desaparecendo próximo a margem da lâmina foliar, lâmina foliar rugosa.....2
2. (1) Lâmina foliar com união das nervuras secundárias distantes a 5 mm da margem.....3
  - Lâmina foliar com união das nervuras secundárias distantes a 2 mm da margem .....4
3. (2) Lâmina foliar oblonga e base obtusa.....*I. ulei*
  - Lâmina foliar elíptica e base atenuada.....*I. paraensis*
4. (2) Inflorescência em cauliflora, frutos com ápice liso.....*I. juruensis*
  - Inflorescência em ramiflora, frutos com ápice apiculado ou obtuso..... 5
5. (4) Lâmina foliar com base plicada e nervuras secundárias planas na face abaxial .....*I. coriacea*
  - Lâmina foliar com base normal e nervuras secundárias impressas na face abaxial da lâmina foliar.....6
6. (5) Lâmina foliar pequena (até 15 cm) e nervuras terciárias obscuras na face abaxial.....*I. elliptica*
  - Lâmina foliar grande (15-30 cm) e nervuras terciárias aparente.....7
7. (6) Lâmina foliar com face adaxial opaca e ápice acuminado.....*I. dialyandra*
  - Lâmina foliar com face adaxial lustrosa e ápice cuspidado.....8
8. (7) Fruto com ápice arredondado e base obtusa.....*I. lancifolia*
  - Fruto com ápice apiculado e base truncada.....*I. paradoxa*

**1. *Iryanthera coriacea* Ducke, J. Wash. Acad. Sci. 26: 218. 1936.** (Fig. 1a e 2i)

Hábitat terra firme. Hábito arbóreo. Ritidoma com placas lenhosas. Ramos lenhosos glabros, sem lenticelas. Pecíolo canaliculado glabro, 10–15 x 2–3 mm. Lâmina foliar coriácea glabra em ambas as faces, 10–20 x 5–7 cm, elíptica a oblonga, face abaxial amarela, base atenuada a obtusa, margem plana, ápice acuminado. Nervura primária glabra saliente em ambas as faces. Nervuras secundárias glabras, arqueadas, broquidódromas, salientes na face abaxial e impressas na face adaxial. Flores estaminadas com tricomas simples, ramifloras, verdes, campanuladas, 4,5–5,5 x 1–1,5mm, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, estames sinandros, 0,5–0,7 mm, 6 anteras dorsifixas. Flores pistiladas com tricomas simples, ramiflora, campanulado, 3–3,5 x 2,5–3 mm, com bractéolas, 3 lobos unidos quase a metade do perianto, unilocular, uniovular, estigma bipartido. Frutos capsulares glabros, pedicelados, 5–7 mm, 2–3 por fascículo, oblongos a elípticos, 2–2.3 x 1.7–1.9 cm, ápice obtuso, base truncada e estreito nas laterais, verdes, superfície lisa e pericarpo lenhoso. Semente oblonga a elíptica, 1.7–1.9 x 0.8–1 cm, marrom, arilo inteiro vermelho.

Esta espécie caracteriza-se por apresentar as nervuras secundárias quase planas ou levemente impressas na face adaxial, muito semelhante a *Iryanthera elliptica*, porém esta apresenta as folhas maiores e ápice atenuado. Smith e Woodhouse (1937) caracteriza o fruto de *I. coriacea* por apresentar o ápice obtuso com as extremidades estreitas e, quando imaturos, podem ser levemente tomentosos.

Na RDS Tupé esta espécie foi encontrada somente em terra firme. Apresenta floração de junho a setembro e frutificação de fevereiro a maio. No Brasil ocorre nos estados do Amazonas, Pará e Rondônia, encontrada também em países como Colômbia e Peru (Rodrigues 1980).

**Material examinado:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, 26.IV.2014, fl., Brito WRB 143 (HUAM; ); *Ibidem*, 26.IV.2014, fl., Brito WRB 144 (HUAM).

**Material complementar:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva Ducke, Acampamento silvicultura, 25.XI.1963, fl., fr., Freitas 13888 (INPA); KM 50 da BR 174, 01.VI.2012, fl., Gaiu 186 (INPA); Estrada Manaus-caracaraí, Silvicultura INPA, 24.VIII.1977, fl., Mello & Ribamar 29 (INPA); Rio cuieiras, 11.IX.1973, fl., Prance et al. 17775 (INPA)

**2. *Iryanthera dialyandra* Ducke., J. Wash. Acad. Sci. 26: 215. 1936.** (Fig. 1m)

Hábitat terra firme. Hábito arbóreo. Ritidoma com placas lenhosas. Ramos lenhosos, glabros, pouco lenticelados. Pecíolo canaliculado, 10–20 x 3–4 mm, glabro. Lâmina foliar coriácea glabra em ambas as faces, 15–28 x 5–9 cm, oblonga, marrom escuro na face adaxial e marrom claro na face abaxial, base obtusa a atenuada, margem revoluta, ápice acuminado. Nervura primária glabra, saliente em ambas as faces. Nervuras secundárias glabras, arqueadas, broquidódromas, 18–25 pares, salientes na face abaxial e impressas na face adaxial. Flores estaminadas com tricomas simples, ramifloras, verdes, infundibuliformes, 5–8 x 3–4 mm, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, estames sinandros, 0,7–1 x 0,5 mm, 6 anteras dorsifixas. Flores pistiladas com tricomas simples, ramifloras, campanuladas, 5–6 x 4–5 mm, bractéola ausente, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, unilocular, uniovular e estigma bipartido. Fruto não observado.

Esta espécie é semelhante vegetativamente a *Iryanthera macrophylla*, porém diferencia-se por apresentar as nervuras secundárias e terciárias imersas e a folha quando herborizada torna-se escura na face adaxial.

Na RDS Tupé esta espécie foi encontrada somente em ambientes próximos a corpos d'água. A floração foi observada o ano todo com mais intensidade nos meses de março a junho e a frutificação de outubro a janeiro. *I. dialyandra* está assinalada como endêmica do Brasil, ocorrendo somente no estado do Amazonas, sendo encontrada nas proximidades de Manaus.

Material examinado: BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, 21.IX.2013, fl., Brito WRB 80 (HUAM; ); *Ibidem*, 21.IX.2013, fl., Brito WRB81 (HUAM); *Ibidem*, 04.VIII.2014, fl., Brito WRB 181 (HUAM); *Ibidem*, 04.VIII.2014, fl., Brito WRB 182 (HUAM).

Material complementar: BRASIL. Amazonas: Manaus, Igarapé da onça, 11.XI.2004, fl., Amaral et al. 2840 (INPA); Reserva Ducke, 17.VI.1994, fl., Ramos 2849 (INPA).

**3. *Iryanthera elliptica* Ducke., J. Wash. Acad. Sci. 26(6): 219. 1936.** (Fig. 1b, 2e)

Hábitat terra firme. Hábito arbóreo, 20 m. Ritidoma com placas lenhosas. Ramos lenhosos pouco lenticelados, com tricomas marrom-ferrugíneos simples apenas nos ramos jovens. Pecíolo canaliculado, 13,5–15,5 x 1,5–2 mm, com tricomas esparsos. Lâmina foliar coriácea glabra em ambas as faces, 11,5–13,5 x 4,6–5,2 cm, elíptica a oblonga, verde opaco, base obtusa, margem revoluta, ápice acuminado. Nervura primária glabra saliente em ambas as faces. Nervuras secundárias glabras, arqueadas, broquidódromas, 10–15 pares, salientes na face abaxial e impressas na face adaxial. Flores estaminadas com tricomas simples, ramifloras, ferrugíneas, infundibuliformes, 5–6 x 2–3 mm, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, estames sinandros, 0,50–0,75 mm, 6 anteras dorsifixas. Flores pistiladas com tricomas simples, ramifloras, campanuladas, 6–7 x 2–3 mm, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, unilocular, uniovular, estigma bipartido. Frutos capsulares glabros, pedicelados, 6–10 mm, 3–4 por fascículo, 46–54 x 35–45 mm, oblongos a elípticos, ápice obtuso, base arredondada e arredondado nas laterais, verde-claro, superfície estriada, pericarpo lenhoso. Semente oblonga a elíptica, 30–35 x 17–20 mm, arilo inteiro vermelho.

Esta espécie apresenta as folhas coriáceas, tornando-se quebradiças e amarelas quando herborizadas. Muito semelhante a *Iryanthera laevis*, no entanto a base da lâmina foliar de *I. elliptica* é plicada, dessa forma a lâmina foliar torna-se curvada. Essa característica também ocorre em *I. coriacea*, porém em *I. elliptica* é mais acentuado.

Na RDS Tupé esta espécie foi encontrada somente em ambiente de terra firme. A floração foi observada de maio a junho e a frutificação de setembro a janeiro. No



Brasil há registros de ocorrência no Acre, Amazonas, Mato Grosso e Rondônia (Rodrigues 2014) e também ocorre na Bolívia, Colômbia e Peru.

**Material examinado:** BRASIL. Amazonas, Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Trilha da cachoeira, terra firme, 29.V.2004, fr., Brito WRB 169 (HUAM)

**Material complementar:** BRASIL. Amazonas: Manaus, estrada Manaus-Caracará, 09.1976, fr., Coelhô & Damião 840 (INPA), Tefé, Marajá, 23.VIII.1979, fr., Rodrigues et al. 10173 (INPA); Rio Cuieiras, 15.IX.1973, fl., Prance et al. 17971 (INPA); Fonte Boa, Paraná Mimeruá, 3.XI.1986, fr., Daly 4227 (INPA). Rondônia: Porto Velho, Represa Samuel, 09.VI.1986, fl., Thomas et al. 5011 (INPA).

**4. *Iryanthera juruensis* Warb., Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 47: 137–138. 1905.** (Fig. 1c, 1j, 2c e 2l)

Hábitat terra firme. Hábito arbóreo, 13–20 m. Ritidoma com placas lenhosas. Ramos lenhosos, glabros, sem lenticelas. Pecíolo canaliculado glabro, 7–11 x 1.3–1.6 mm. Lâmina foliar coriácea, glabra em ambas as faces, 11–16 x 3,8–5 cm, elíptica, verde escura na face adaxial e clara na face abaxial, base cuneada, margem plana, ápice cuspidado. Nervura primária glabra, saliente em ambas as faces. Nervuras secundárias arqueadas, broquidódomas, planas em ambas as faces. Flores estaminadas com tricomas simples, ramifloras, verdes, campanuladas, 2–3,5 x 2 mm, 3–4 lobos unidos próximo à base do perianto, estames sinandros, 6 anteras basifixas. Flores pistiladas com tricomas simples, caulifloras, verdes, campanuladas, 6–7 x 1,5–2 mm, bractéola presente, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, uniloculares, estigma indiviso. Frutos capsulares, pedicelados, 4–7 x 2,5–3,5 mm, 8–12 por fascículo, 2,9–3,5 x 2–2,4 cm, oblongo a elíptico, ápice liso, base obtusa e arredondado nas laterais, verde claro, glabro, superfície estriada, pericarpo lenhoso. Semente oblonga a elíptica, 1,9–2,4 x 1,3–2 cm, arilo inteiro vermelho.

Essa espécie assemelha-se vegetativamente a *I. laevis*, porém pode ser reconhecida por apresentar tronco reto, sem sapopemas, com protuberâncias de onde geralmente saem as inflorescências pistiladas, enquanto as flores estaminadas ocorrem nos ramos. O fruto apresenta sutura plana ou levemente impressa e as extremidades arredondadas, base ligeiramente deprimida e pericarpo espesso de liso a rugoso.

Na RDS Tupé esta espécie foi encontrada somente em ambiente de terra firme, porém bastante frequente. A floração foi observada de março a agosto e a frutificação de outubro a janeiro. No Brasil há registros de ocorrência no Acre, Amazonas, Amapá, Maranhão, Mato Grosso e Rondônia (Rodrigues 2014). Também ocorre na Bolívia, Colômbia, Equador, Panamá e Peru (Rodrigues 1980).

**Material examinado:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, 22.X.2011, fr., *Brito 12* (HUAM); *Ibidem*, 17.XII.2011, fr., *Brito 31* (HUAM); *Ibidem*, 28.VII.2013, fl., *Brito 62* (HUAM); *Ibidem*, 22.IX.2013, fr., *Brito 83* (HUAM); *Ibidem*, 22.IX.2011, fr., *Brito 84* (HUAM); *Ibidem*, 20.X.2013, fr., *Brito 102* (HUAM); *Ibidem*, 20.X.2013, fr., *Brito 103* (HUAM); *Ibidem*, 27.IV.2014, fr., *Brito 161* (HUAM); *Ibidem*, 04.VIII.2014, fl., *Brito 183* (HUAM); *Ibidem*, 06.VIII.2014, fl., *Brito 205* (HUAM).

**Material complementar:** BRASIL. Amazonas: Balbina, UHE Rio Pitinga, 03.XI.1988, fr., *Webber e Bilby 295* (HUAM). *Ibidem*, 7.VI.1987, fl., *W. Rodrigues e J. Ramos 9595* (INPA).

**5. *Iryanthera laevis* Markgr., Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 9: 965, 1926.** (Fig. 1f e 2d)

Hábitat terra firme. Hábito arbóreo, 13–25 m. Ritidoma com placas lenhosas. Ramos lenhosos glabros, pouco lenticelados. Pecíolo canaliculado, 10–20 x 1–2,3 mm, glabro. Lâmina foliar coriácea, glabra em ambas as faces, 10–17 x 4,5–6 cm, elíptica, base obtusa a atenuada, margem revoluta, ápice acuminado. Nervura primária glabra, saliente em ambas as faces. Nervuras secundárias glabras, arqueadas, broquidódromas,

9–17 pares, planas na face adaxial e elevadas na face abaxial. Flores estaminadas ramiflora, amarela, infundibuliforme, 10-12 x 3-4 mm, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, com tricomas simples, estames sinandros, 0,80 x 0,30 mm, 6 anteras basifixas. Flores pistiladas com tricomas simples, ramiflora, infundibuliforme, 12–15 x 3-4 mm, bractéola presente, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, uniloculares, estigma bipartido. Frutos capsulares glabros, pedicelados, 10–20 x 1,5–2 mm, 2 por fascículo, 21–25 x 25–28 mm, oblongo a elíptico, ápice apiculado, base obtusa e arredondado nas laterais, verde-claro, superfície lisa, pericarpo lenhoso. Semente oblonga a elíptica, 19–23 x 23–26 mm, arilo inteiro vermelho.

*Iryanthera laevis* é muito semelhante vegetativamente à *I. juruensis*, porém diferem pelo fruto que em *I. juruensis* ocorre em cauliflora enquanto em *I. laevis* ocorre em ramiflora. As flores estaminadas apresentam o pedicelo longo e o andróforo é maior que as anteras (1/3 androceu). Segundo Belota Filho (1994), as flores pistiladas são semelhantes às flores estaminadas, frequentemente surgindo no mesmo racemo e os frutos são transversalmente elipsoides com pericarpo lenhoso.

Na RDS Tupé essa espécie foi encontrada em ambiente de terra firme próximo à borda da mata, em área de grande luminosidade. Foi encontrada com flores em junho. Segundo Belota Filho (1994), ocorre em toda bacia amazônica, floresce nos meses de junho a novembro e frutifica nos meses de outubro a abril. No Brasil *I. laevis* ocorre no estado do Acre, Amapá, Amazonas, Mato-Grosso, Pará, Rondônia e Roraima. Fora do Brasil é possível encontrar seus representantes na Bolívia, Colômbia, Guianas, Equador e Peru (Belota Filho 1994).

**Material examinado:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Trilha Cachoeira, 08.VI.2002, fl., *Barbosa* HPE 110 (HUAM). *Ibidem*, 20.I.2011, Fl., *Brito* WRB 5 (INPA)

**Material complementar:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva Florestal Ducke. 15.XII.1991, fl., *Rodrigues* 7579 (INPA); *Ibidem*, 05.VI.1991, fr., *Rodrigues* 9590 (INPA); *Ibidem*, 10.XII.1991, fl., *Rodrigues* 7619 (INPA).

**6. *Iryanthera lancifolia* Ducke., J. Wash. Acad. Sci. 26 (6): 217, 1936.** (Fig. 1e e 2b)

Hábitat igapó ou terra firme. Hábito arbóreo. 10–25 m. Ritidoma com placas lenhosas. Ramos lenhosos pouco lenticelados, com tricomas dendríticos apenas nos ramos jovens. Pecíolo canaliculado, 12–17 x 2,4–3,8 mm, glabro. Lâmina foliar coriácea glabra em ambas as faces, 20–26 x 6–7,5 cm, oblonga a elíptica, verde escuro na face adaxial e claro na abaxial, base cuneada a atenuada, margem revoluta, ápice cuspidado. Nervura primária glabra, saliente em ambas as faces. Nervuras secundárias glabras, arqueadas, broquidódromas, 18–20 pares. Brácteas presentes. Flores estaminadas com tricomas simpes, ramiflora, verde, estaminada até próximo à base, infundibuliformes, 5–7 x 2–4 mm, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, estames sinandros, 0,30 x 0,20 mm, 6 anteras dorsifixas. Flores pistiladas com tricomas simples, ramifloras, infundibuliformes, 6–8 – 2–4 mm, bractéolas presentes, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, uniloculares, estigma bipartido. Frutos capsulares glabros, pedicelados, 13–17 x 4–5 mm, 1–3 por fascículo, 25–30 x 32–37 mm, oblongos a elípticos, ápice arredondado, base obtusa e arredondado nas laterais, verde-claro, superfície lisa, pericarpo lenhoso. Semente oblonga a elíptica, 23–28 x 30–33 mm, arilo inteiro vermelho.

Esta espécie apresenta folhas grandes (20–26 cm) com nervuras secundárias impressas na face adaxial e pouco evidentes na face abaxial. As flores estaminadas possuem anteras dorsifixas, rimosas com o ápice quase livre. Assemelha-se bastante a *I. juruensis*, porém diverge quanto ao tamanho das folhas e ao formato do fruto. Segundo Waburg (1897), apresenta fruto do tipo cápsula ligeiramente elíptica a estritamente subglobosa com pericarpo bastante rugoso, enquanto os frutos de *I. juruensis* são cápsulas transversalmente elípticas ou subglobosas rugosas com sutura longitudinal impressa.

Na RDS Tupé essa espécie foi encontrada com grande frequência em ambientes de terra firme e ocasionalmente em ambiente de igapó tendo floração nos meses de abril e maio e frutificação em setembro. Segundo Belota Filho (1994) é comum encontrá-la nesses ambientes. No Brasil *I. lancifolia* ocorre no estado do Acre, Amazonas, Pará e Rondônia, podendo estender-se a outros países como Equador, Guiana, Peru e Suriname (Belota Filho 1994).

**Material examinado:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, 14.IV.2004, fl., *Barbosa* HPE 285 (HUAM); *Ibidem*, 18.V.2002, fl., *Scudeller* VVS 957 (HUAM); *Ibidem*, 03.IX.2011, fr., *Scudeller* VVS 1128 (HUAM); *Ibidem*, 02.VI.2013, fl., *Brito* WRB 36 (HUAM) .

**Material complementar:** BRASIL. Amazonas: Balbina, UHE, 22.VI.1989, fl., *Knob et al.* 3383 (HUAM); Coari, Campo petrolífero de Urucu, 2.XII.1991, fr., *Charles et al.* 4090 (HUAM); *Ibidem*, 25.VIII.1992, fr., *Charles*. 4206 (HUAM).

**7. *Iryanthera paradoxa* (Schwacke) Warb., Nova Acta Acad. Caes. Leop.–Carol. German. Nat. Cur. 68: 160–162, t. 4, f. 1–3, t. 1, f. 6. 1897. (Fig. 2m)**

Hábitat igapó ou terra firme. Hábito arbóreo, 12–15 m. Ritidoma com placas lenhosas. Ramo lenhoso sem lenticelas, com tricomas estrelados apenas nos ramos jovens. Pecíolo canaliculado, 8–10 x 2–3 mm, com tricomas, esparsos, Pecíolo estrelados. Lâmina foliar coriácea, glabra em ambas as faces, 22–28 x 7–8 cm, elíptica a obovada, avermelhada quando herborizada, base obtusa, margem revoluta, ápice cuspidado. Nervura primária glabra, saliente em ambas as faces. Nervuras secundárias glabras, arqueadas, broquidódromas, 12–22 pares, salientes na face abaxial e impressas na face adaxial. Flores estaminadas com tricomas simples, ramifloras, verdes, campanuladas, 1,8–2 x 0,3–0,4 cm, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, estames sinandros, 0,75– 0,8 mm, 6 anteras, 0,2–0,25 mm dorsifixas. Flores pistiladas com tricomas simples, ramiflora, marrom-ferrugínea, campanuladas, 3,5–4 x 1,5–2 mm, bractéola presente, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, uniloculares,

uniovulares, estigma bipartido. Frutos capsulares glabros, pedicelados, 5–7 x 3–4 mm, oblongos a elípticos, 28–31 x 21–23 mm, ápice apiculado, base truncada e arredondado nas laterais, verde claro, superfície estriada, pericarpo lenhoso. Semente oblonga a elíptica, 24–26 x 18–20 mm, arilo laciniado vermelho.

Esta espécie assemelha-se a *I. lancifolia* pelo formato e tamanho da lâmina foliar, porém em *I. paradoxa* as nervuras secundárias não desaparecem próximo à margem da lâmina e o ápice é menos acuminado. *Iryanthera paradoxa* é uma das poucas espécies deste gênero que apresentam monoiclia e quando herborizadas as folhas tendem a tornarem-se avermelhadas. Os frutos geralmente se formam diretamente nos ramos e apresentando o pedicelo curto.

Na RDS Tupé essa espécie foi encontrada somente em ambientes de terra firme apresentando floração o ano todo, principalmente nos meses de março a setembro e um pico de frutificação de setembro a março. No Brasil há registros de ocorrência no Acre, Amazonas, Pará e Rondônia (Rodrigues 2014). Também ocorrem em outros países como Colômbia, Guiana, Peru e Venezuela.

**Material examinado:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, 14.IV.2004, fl., *Barbosa* TCE 33 (HUAM); .

**Material complementar:** BRASIL. Amazonas: Manaus, UFAM, 22.XI.2011, fl., *Brito* WRB 27 (HUAM). Rondônia: Jaciparaná e Rio Madeira, 26.VI.1968, fl., *Prance et al.* 5227 (INPA 21977).

**8. *Iryanthera paraensis* Huber., Bol. Mus. Goeldi Hist. Nat. Ethnogr. 5(2): 358–359. 1909.** (Fig 1d e 1q)

Habitat terra firme. Hábito arbóreo. Ritidoma com placas lenhosas. Ramos lenhosos glabros, sem lenticelas. Pecíolo canaliculado, 6–7 x 1,5–2 mm, glabro. Lâmina foliar coriácea, 10–30 x 4–8 cm, elíptica, glabra em ambas as faces, base aguda a obtusa, margem revoluta, ápice acuminado a cuspidado. Nervura primária glabra, saliente em

ambas as faces. Nervuras secundárias glabras, arqueadas, broquidódromas, 15–20 pares, salientes na face abaxial e impressas na face adaxial. Flores estaminadas com tricomas simples, ramifloras, verdes, campanuladas, 1,5–3 x 0,3–0,4 cm, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, estames sinandros, 0,5–0,8 mm, 6 anteras dorsifixas, 0,2–0,3 cm. Flores pistiladas com tricomas simples, ramifloras, verdes, campanuladas, 5–6 x 0,3–0,4 mm, bractéola presente, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, uniloculares, estigma bipartido. Frutos capsulares glabros, pedicelados, 15–20 por fascículos, oblongos a elípticos, 1,3–1,7 x 2,3–2,7 cm, ápice apiculado, base truncada e arredondado nas laterais, verde-claro, superfície lisa, pericarpo lenhoso. Semente oblonga a elíptica, 1–1,4 x 1,8–2 cm, marrom, arilo inteiro vermelho.

Esta espécie apresenta raiz de suporte e é muito semelhante vegetativamente a *I. ulei*, porém diferencia-se principalmente pelo formato da folha que é mais estreita e pela base que é atenuada.

Na RDS Tupé essa espécie foi encontrada somente em ambientes de terra firme apresentando floração nos meses de abril a julho. No Brasil *I. paraensis* ocorre no estado do Acre, Amapá, Amazonas, Mato Grosso, Pará, Rondônia e Roraima, podendo estender-se a outros países como Bolívia, Colômbia, Equador, Guiana, Peru e Venezuela.

**Material examinado:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, 18.V.2014, fl., *Brito WRB 166* (HUAM).

**Material complementar:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva Ducke, 19.I.1996, fl., *Costa M.A.S 720* (INPA 190034). Atalaia do Norte, 18.I.1989, fr., *Ferreira C.A.C. 9902* (INPA 155960).

**9. *Iryanthera ulei* Warb., Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 47: 137. 1905.**  
(Fig. 2a e 2n)

Hábitat terra firme. Hábito arbóreo. Ritidoma com placas lenhosas. Ramos lenhosos glabros, sem lenticelas. Pecíolo canaliculado glabro, 10–20 x 2–3 mm. Lâmina foliar

coriácea, 15–30 x 4–8 cm, oblonga, brilhante na face adaxial, glabra em ambas as faces, base aguda a obtusa, margem revoluta, ápice acuminado a cuspidado. Nervura primária glabra, saliente em ambas as faces. Nervuras secundárias glabras, arqueadas, broquidódromas, 15–20 pares, glabras, salientes na face abaxial e impressas na face adaxial. Flores estaminadas com tricomas simples, ramifloras, verdes, campanuladas, 1,5–3 x 0,3–0,4 cm, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, estames sinandros, 0,8–1 mm, 6 anteras dorsifixas, 0,2–0,3 cm. Flores pistiladas com tricomas simples, caulifloras, verdes, campanuladas, 5–7 x 0,3–0,4 mm, bractéola presente, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, uniloculares, estigma bipartido. Frutos capsulares glabros, pedicelado, 15–20 por fascículos, oblongos a elípticos, 1,5–1,9 x 2,2–2,5 cm, ápice apiculado, base truncada e arredondado nas laterais, verde-claro, superfície lisa, pericarpo lenhoso. Semente oblonga a elíptica, 0,8–1,1 x 1,7–2 cm, marrom, arilo inteiro vermelho.

Espécie com ampla distribuição apresenta raízes de suporte, as folhas são lanceoladas com muitas nervuras secundárias (12-20 pares) e base atenuada, semelhante a *I. dyaliandra*, porém diferem pelo limbo que em *I. dyaliandra* é oblongo, as nervuras secundárias são mais espaçadas e a base da lâmina foliar é arredondada.

Na RDS Tupé essa espécie foi encontrada somente em ambientes de terra firme apresentando floração o ano todo, principalmente nos meses de junho a setembro. A frutificação acompanha a floração com pico de dezembro a maio. No Brasil *I. ulei* ocorre no estado do Acre, Amapá, Amazonas, Maranhão, Mato Grosso, Pará, Rondônia e Roraima, podendo estender-se a outros países como Bolívia, Colômbia, Equador, Guiana, Peru e Venezuela.

**Material examinado:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, 18.V.2014, fl., Brito WRB 217 (HUAM).

**Material complementar:** BRASIL. Amazonas: Manaus, SUFRAMA, 24.VII.1982, fl., Mackenzie et al. 2107 (INPA 126689). *Ibidem*, 16.VIII.1991, fl., Freitas et al. 858



(INPA 171698); *Ibidem*, Estrada do Aleixo, 03.VII.1973, fl., *C.Berg e J. Ramos* P18791 (INPA 42270).

***Osteophloeum* Warb., Nova Acta Acad. Caes. Leop.–Carol. German. 68: 1897.**

Árvore, dioica, ritidoma apresenta seiva translúcida ao corte, tornando-se café-com-leite em seguida. Estípulas ausentes. Folha com ápice arredondado e margem inteira. Inflorescência em racemos axilares, pedicelos com bractéolas no ápice. Flor estaminada com perianto 3 lobado, estames concrecidos em uma coluna, 12 anteras rimosas dorsifixas. Flor pistilada com perianto maior que as flores estaminadas, ovário elipsoide. Fruto transversalmente elíptico a globoso, lenhoso, abrindo em duas valvas com sutura longitudinal, arilo inteiro e sementes da mesma forma do fruto.

Este gênero é monoespecífico, podendo ser encontrado em países como Bolívia, Peru e Brasil.

**1. *Osteophloeum platyspermum* (Spruce ex A. DC.) Warb., Nova Acta Acad. Caes. Leop.–Carol. German. Nat. Cur. 68: 162–163. 1897. (Fig. 2f)**

Hábitat terra firme. Hábito arbóreo. 18–40 m. Ritidoma com placas lenhosas. Ramos sem lenticelas, com tricomas marrom-ferrugíneos estrelados apenas nos ramos jovens. Pecíolo canaliculado, 13–16 x 1,5 mm, com tricomas estrelados, densos. Lâmina foliar coriácea, 9,5–11 x 3,5–4 cm, obovada, marrom clara, glabra em ambas as faces, base atenuada, margem revoluta, ápice acuminado a cuspidado. Nervura primária saliente em ambas as faces, glabra. Nervuras secundárias arqueadas, broquidódromas, 9–11 pares, glabras, planas na face adaxial e elevadas na face abaxial. Nervuras terciárias pouco evidentes. Brácteas ausentes. Flores estaminadas com tricomas estrelados sésseis, ramiflora, ferrugínea, campanuladas, 7–8 x 3 mm, bractéola presente, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, estames sinandros, 0,50 x 0,45 mm, 12 anteras basifixas. Flores pistilada com tricomas estrelados peltados, ramiflora, ferrugíneas, infundibuliformes, 5–7 x 2,3–2,7 mm, bractéola presente, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, uniloculares, estigma bipartido. Frutos capsulares glabros,

pedicelados, oblongo a elíptico, 36–37 x 24–28 mm, ápice obtuso, base truncada e arredondado nas laterais, verde claro, superfície rugosa, pericarpo lenhoso. Semente elíptica, 23,5–24,5 x 15,5–16 mm, marrom, arilo laciniado vermelho.

Esta espécie difere das demais espécies neotropicas de Myristicaceae principalmente pelo formato obovado das folhas e ápice arredondado ou curtamente cuspidado. Os frutos assemelham-se a *I. elliptica*, porém essas espécies podem ser separadas pelo formato da lâmina foliar e ápice que em *I. elliptica* é acuminado.

Na RDS Tupé esta espécie foi encontrada exclusivamente em mata de terra firme. A floração e frutificação ocorrem durante todo o ano, porém o pico de floração ocorre de junho a novembro e o de frutificação de novembro a. No Brasil há registro de ocorrência no Acre, Amapá, Amazonas, Pará, Roraima e Rondônia, podendo ocorrer em outros países como a Colômbia e o Peru.

**Material examinado:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Trilha Julião-Tupé, 02.XI.2013, fl., Brito WRB 107 (HUAM).

**Material complementar:** BRASIL. Roraima: Rorainópolis, Comunidade Xixuau. 04.IX.2013, fl., Brito WRB 2013 (INPA).

***Virola* Aubl., Hist. Pl. Guiane 904. 1775.**

Árvores dioicas. Ritidoma apresenta seiva incolor oxidando para vermelho ao corte. Folhas pecioladas, coriáceas e de margem inteira. Inflorescência em panículas axilares. Estípulas ausentes. Flor estaminada com perianto 3 (4-5) lobado, estames concrecidos em uma coluna, 3 (-6) anteras rimosas basefixas. Flor pistilada com perianto maior que as flores estaminadas, ovário elipsoide. Fruto elíptico a ovado, lenhoso, abrindo em duas valvas com sutura longitudinal, arilo laciniado e sementes da mesma forma do fruto.

Este é considerado o maior gênero Neotropical de Myristicaceae, compreendendo 54 espécies, ocorrendo desde a Costa Rica até o sudeste brasileiro. Na

RDS Tupé está representado por 4 espécies, distribuídas em matas de terra firme e igapó.

**Chave de identificação das espécies de *Virola* da na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Manaus – AM.**

1. Lâmina foliar de base arredondada a cordada e nervuras secundárias arqueadas.....2
  - Lâmina foliar de base atenuada e nervuras secundárias quase retas..... *V. venosa*
2. (1) Nervuras terciárias salientes e andróforo menor que as anteras.....3
  - Nervuras terciárias imersas e andróforo maior que as anteras..... *V. calophylla*
3. (2) Lâmina foliar com tricomas dendríticos e frutos velutinos com tricomas dendríticos longos de 2-2,5 mm.....*V. mollissima*
  - Lâmina foliar com tricomas estrelados peltados e frutos puberulentos, com tricomas dendríticos curtos de até 1 mm.....*V. sebifera*

**1. *Virola calophylla* (Spruce) Warb., Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. Alemão. Nat. Cur. 68: 231-232. 1897. (Fig. 11)**

Hábitat igapó ou terra firme. Hábito arbóreo, 18–40 m. Ritidoma com placas lenhosas. Ramos sem lenticelas, com tricomas marrom-ferrugíneos estrelados. Pecíolo canaliculado, 13–16 x 1,5 mm, com tricomas, densos, Pecíolo estrelados. Lâmina foliar coriácea, 9,5–11 x 3,5–4 cm, obovada, marrom clara, glabra em ambas as faces, base atenuada, margem revoluta, ápice acuminado a cuspidado. Nervura primária saliente em ambas as faces, glabra. Nervuras secundárias arqueadas, broquidódromas, 9–11 pares, glabras, planas na face adaxial e elevadas na face abaxial. Nervuras terciárias pouco evidentes. Brácteas ausentes. Flor estaminada ramiflora, ferrugínea, campanulada, 7–8 x 3 mm, bractéola presente, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, com tricomas estrelados sésseis, estames sinandros, 0,50 x 0,45 mm, 6 anteras basifixas. Flor pistilada maior que as flores estaminadas, ramiflora, ferrugínea, infundibuliforme, 5–7 x 2,3–2,7

mm, bractéola presente, 3 lobos unidos próximo à base do perianto, com tricomas estrelados peltados, unilocular, uniovular, estigma bipartido. Fruto cápsula, pedicelado, elíptico, 36–37 x 24–28 mm, ápice obtuso, base atenuada, verde claro, com tricomas dendríticos, superfície rugosa pericarpo lenhoso. Semente elíptica, 23,5–24,5 x 15,5–16 mm, marrom, arilo laciniado, vermelho.

Essa espécie possui as folhas com base arredondada a cordada. Os frutos são semelhantes à *V. venosa*, porém o pericarpo é mais delgado e o arilo de coloração vermelho-alaranjado. As flores são densamente tomentosas com tricomas estrelados e apresenta o androceu com anteras basifixas fundidas em uma coluna com o ápice apiculado semelhante a *V. sebifera*, porém a proporção do andróforo é maior que as anteras e apresenta também em sua parte mediana uma protuberância.

Na RDS Tupé esta espécie foi encontrada tanto em ambiente de terra firme quanto em igapó, com floração em junho e frutificação em outubro. Rodrigues (1980) afirma que esta espécie ocorre geralmente em mata de terra firme, porém ocasionalmente é encontrada em matas de baixio e várzea. No Brasil há registro de ocorrência no Acre, Amapá, Amazonas, Mato Grosso, Pará, Roraima e Rondônia, podendo ocorrer em outros países como a Bolívia, Colômbia, Equador, Guiana, Peru e Venezuela (Rodrigues 1980).

**Material examinado:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, 09.VI.2002, fl., *Scudeller* VVS 985 (HUAM); *Ibidem*, Lago Tupé, 13.VI.2004, fl., *Scudeller* VVS 1069 (HUAM).

**Material complementar:** BRASIL. Amazonas: Balbina, UHE Rio Uatumã, 21.X.1988, fr., *Webber e Bilby* 3108 (HUAM); Balbina, UHE Estrada da Cachoeira Morena, 24.X.1988, fr., *Webber e Bilby* 3146 (HUAM); Coari, Campo petrolífero de Urucu, 21.XII.1991, fl., *Chaves e Knob* 4089 (HUAM); Manaus, Campos Universitário UFAM, 08.VIII.1982, fr., *Knob* 492 (HUAM).

**2. *Virola mollissima* (Poepp. ex A. DC.) Warb., Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. Alemão. Nat. Cur. 68: 167-168, 1897. (Fig. 2k)**

Hábitat terra firme. Hábito arbóreo, 12–15 m. Ritidoma estriado. Ramos lenhosos sem lenticelas, com tricomas marrom-ferrugíneos dendríticos por toda extensão. Pecíolo canaliculado, 12–18,3 x 2,5–3,5 mm, com tricomas, densos, Pecíolos dendríticos. Lâmina foliar coriácea, 24–30 x 7,5–9 cm, obovada a oblonga, marrom escura na face adaxial e marrom clara na face abaxial, com tricomas na face abaxial, densos, dendríticos, sem pontoações escuras na face abaxial, base arredondada a cordada, margem revoluta, ápice acuminado. Nervura primária saliente em ambas as faces, com tricomas em ambas as faces, dendríticos. Nervuras secundárias arqueadas, broquidódromas, 19–21 pares, com tricomas na face abaxial, planas na face adaxial e elevadas na face abaxial. Nervuras terciárias oblíquas. Brácteas ausentes. Flor estaminada ramiflora, ferrugínea, campanulada, 4,5–5 x 1,3–1,5 mm, bractéola ausente, 3–4 lobos, unidos quase a metade do perianto, com tricomas estrelados sésseis, estames sinandros, 0,37 x 0,25 mm, 6 anteras basifixas. Flor pistilada ramiflora, bractéola ausente. Fruto cápsula, pedicelado, subglobos a globoso, 23–25,5 x 17–18 mm, marrom-ferrugíneos, com tricomas, superfície velutina, dendríticos, com tricomas densos, pericarpo lenhoso. Semente subglobosa a globosa, 22 x 17 mm, marrom, arilo laciniado, vermelho.

Caracteriza-se por apresentar limbo foliar grande (18-28 cm) e pecíolo curto (cerca de 1cm), ramos, pecíolos e face abaxial do limbo com tricomas estrelados peltados. As nervuras secundárias e terciárias são salientes e visíveis cobertas por tricomas ferrugíneos. Os frutos são semelhantes a *V. lorentensis*, porém os tricomas são ligeiramente menores.

Esta espécie é bastante parecida com *V. divergens* Ducke, divergindo pelo odor adocicado característico e pela antera não apiculada no ápice e tanto a casca interna quanto a externa semelhante a *V. venosa*, porém o exsudato difere por ser castanho avermelhado. Segundo Rodrigues (1980) apresenta frutos globosos a elipsoides com tricomas dendríticos persistentes, a sutura longitudinal quase não pode ser vista devido a

densidade do indumento, o pericarpo é fino com cerca de 0,2 mm e apresenta arilo vermelho laciniado, a semente é de elíptica a globosa, lisa.

Na RDS Tupé esta espécie foi encontrada exclusivamente em mata de terra firme com frutificação durante todo o ano, porém de janeiro a fevereiro com mais intensidade. Sua ocorrência no Brasil está assinalada no Acre, Amazonas, Pará, Roraima e Rondônia e fora do Brasil ocorre no Peru oriental (Rodrigues 1980).

**Material examinado:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, Trilha Julião, 14.XI.2010, fr., *Brito 1* (HUAM); *Ibidem*, 05.I.2011, fr., *Brito 2* (HUAM); *Ibidem*, 05.I.2011, fr., *Brito 3* (HUAM); *Ibidem*, 15.VI.2013, fl., *Brito WRB 37* (HUAM); *Ibidem*, 15.VI.2013, fl., *Brito WRB 38* (HUAM); *Ibidem*, 15.VI.2013, fl., *Brito WRB 39* (HUAM).

**Material complementar:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Campus Universitário da UFAM, 11.X.1984, fr., *Webber e Cunha 576* (HUAM); *Ibidem*, 23.XI.1986, fr., *Webber e Bilby 874* (HUAM).

**3. *Virola sebifera* Aubl., Hist. Pl. Guiane 2: 904–905, t. 345, f. 1–5. 1775.** (Fig. 1g, 1o e 2g)

Hábitat igapó ou terra firme. Hábito arbóreo, 13–30 m. Ritidoma estriado. Ramos lenhosos pouco lenticelados, com tricomas marrom-ferrugíneos estrelados por toda sua extensão. Pecíolo canaliculado, 10–18 x 1–5 mm, com tricomas estrelados densos. Lâmina foliar coriácea, 13–49 x 4–12 mm, oval a oblonga, lustrosa na face adaxial, com tricomas na face abaxial, densos, estrelados peltados ou dendríticos marrom-ferrugíneos, base atenuada a obtusa ou base arredondada a cordada, margem revoluta, ápice acuminado a cuspidado. Nervura primária saliente em ambas as faces, com tricoma na face abaxial, estrelados peltados. Nervuras secundárias arqueadas, broquidódromas, 10–29 pares, com tricomas na face abaxial, salientes na face abaxial e impressas na face adaxial. Nervuras terciárias oblíquas. Flor estaminada ramiflora, ferrugínea, infundibuliforme, 1,5–3 x 0,5–1 mm, bractéola ausente, 3–4 lobos, unidos

quase a metade do perianto, com tricomas estrelados peltados, estames sinandros, 0,3–0,6 mm, 6 anteras basifixas. Flor pistilada menor que as flores estaminadas, ramiflora, marrom-ferrugínea, infundibuliforme, 1,5–2,5 x 0,5–1 mm, bractéola ausente, 3–4 lobos, unidos quase a altura da metade do perianto, com tricomas estrelados peltados, unilocular, uniovular, estigma indiviso. Fruto cápsula, pedicelado, 1–3,5 mm, 10–18 frutos por inflorescência, subgloboso a elíptico, 10–25 x 8–18 mm, marrom-ferrugíneos, com tricomas densos estrelados, superfície tomentosa, pericarpo lenhoso. Semente subglobosa a globosa, 10–21 x 7–14 mm, marrom, arilo laciniado, laranja a vermelho.

*Virola sebifera* é muito semelhante vegetativamente a *V. calophylla*, porém não apresenta as pontoações escuras na face abaxial das folhas. Esta espécie apresenta grande variação morfológica nas folhas podendo ser ovadas, oblongas, deltóides ou elípticas, com base cordada, arredondada ou truncada, podendo ir de 15 a 47 cm de tamanho (Smith e Woodhouse 1937).

Na RDS Tupé esta espécie foi encontrada tanto em ambiente de terra firme quanto em igapó, com floração durante quase todo o ano e pico em junho a agosto e frutificação em outubro. Essa espécie apresenta grande distribuição geográfica onde no Brasil há registro de ocorrência no Acre, Amapá, Amazonas, Bahia, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Rio de Janeiro, Roraima, Rondônia, São Paulo e Tocantins podendo ocorrer em outros países como a Bolívia, Colômbia, Costa Rica, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Nicarágua, Panamá, Peru, Suriname e Venezuela (Rodrigues 1980).

**Material examinado:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, 26.IV.2014, fr., Brito WRB 150 (HUAM); *Ibidem*, 26.IV.2014, fr., Brito WRB 151 (HUAM); *Ibidem*, 03.VIII.2011, fl., Brito WRB 175 (HUAM); *Ibidem*, 03.VII.2013, fl., Brito WRB 176 (HUAM).

**Material complementar:** BRASIL. Amazonas: Manaus, Distrito Agropecuário, 17.VIII.1991, fl., Freitas et al. 1501 (INPA). Pará: Araguaia, Conceição do Araguaia, 24.II.1980, fl., Plowman et al. 9061 (INPA).

**4. *Virola venosa* (Benth.) Warb., Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. Alemão. Nat. Cur. 68: 224, 1897. (Fig. 1k, 1p e 2h)**

Hábitat terra firme. Hábito arbóreo. 10–20 m. Ritidoma estriado. Ramos lenhosos pouco lenticelados, com tricomas marrom-ferrugíneos, por toda extensão. Pecíolo canaliculado, 8,7 – 10,5 mm, com tricomas, esparsos. Lâmina foliar cartácea, 12–13,5 x 4,5–5 cm, elíptica, verde escura na face adaxial e clara na face abaxial, quando herborizada enegrecidas, com tricomas na face abaxial, esparsos, estrelados sésseis, sem pontoações escuras na face abaxial, base atenuada, margem plana, ápice acuminado a cuspidado. Nervura primária plana na face adaxial e saliente na face abaxial, com tricoma na face abaxial, estrelados sésseis. Nervuras secundárias arqueadas, broquidódromas, 18–21 pares, com tricomas na face abaxial, planas na face adaxial e elevadas na face abaxial. Nervuras terciárias oblíquas. Brácteas presente. Flor estaminada ramiflora, amarela, campanulada, 3–3,6 x 1,6–1,7 mm, bractéola ausente, 3–4 lobos, unidos quase à altura da metade do perianto, com tricomas estrelados sésseis, estames sinandros, 0,51 x 0,15 mm basifixas. Flor pistilada maior que as flores estaminadas, ramiflora, amarela, infundibuliforme, 5–6 x 2–3 mm, bractéola ausente, 3 lobos unidos quase à altura da metade do perianto, com tricomas dendríticos, unilocular, uniovular, estigma bipartido. Fruto cápsula, pedicelado, elíptico, 21–22,5 x 14–15,5 mm, marrom-ferrugíneos, com tricomas densos dendríticos, superfície puberulenta, pericarpo lenhoso. Semente elíptica, marrom, arilo laciniado, vermelho.

Apresenta tronco estriado verticalmente de cor marrom-acinzentada a verde. Imediatamente após o corte o exsudato tem coloração vermelho intenso. A face adaxial das folhas desta espécie torna-se escura quando seca e as nervuras secundárias são numerosas, pouco arqueadas e evidentes em ambas as faces.

Esta espécie distingue de *V. michelii* Heckel pelas nervuras secundárias retas, quase paralelas entre si e ascendentes, fato também observado por Rodrigues (1980). As flores estaminadas possuem o andróforo e as anteras com a mesma proporção, diferente



do que ocorre em *V. michelii*. As flores pistiladas são relativamente menores que as estaminadas e os frutos são cobertos de tricomas ferrugíneos persistentes.

Na RDS Tupé esta espécie foi encontrada exclusivamente em mata de terra firme com floração durante quase todo o ano, porém sua floração é mais evidente nos mês de fevereiro e a frutificação em setembro. Ocorre no Brasil, na região amazônica: Amapá, Amazonas, Pará, Rondônia, Colômbia e Venezuela (Rodrigues 1980).

Material examinado: BRASIL. Amazonas: Manaus, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, 19.II.2011, fl., Brito WRB 5 (HUAM); *Ibidem*, 28.IV.2013, fl., Brito WRB 33 (HUAM); *Ibidem*, 25.V.2013, fl., Brito WRB 34 (HUAM); *Ibidem*, 15.VI.2013, fr., Brito WRB 44 (HUAM); *Ibidem*, 15.VI.2013, fr., Brito WRB 45 (HUAM); *Ibidem*, 22.IX.2013, fr., Brito WRB 85 (HUAM); *Ibidem*, 02.XI.2013, fr., Brito WRB 106 (HUAM); *Ibidem*, 28.XI.2013, fr., Brito WRB 111 (HUAM); *Ibidem*, 27.IV.2014, fl., Brito WRB 155 (HUAM); *Ibidem*, 01.IX.2005, fr., Scudeller RE 46 (HUAM).

Material complementar: BRASIL. Amazonas: Manaus, Campus Universitário da UFAM, 11.VIII.1983, fl., Webber e Cunha 663 (HUAM); *Ibidem*, 15.VII.1980, fl., Falcão e Cunha 453 (HUAM); *Ibidem*, 20.X.1998, fl., Procópio 5862 (HUAM)

## Conclusões

Os quatro gêneros encontrados na reserva podem ser facilmente separados por caracteres vegetativos e reprodutivos, tais como, tipo de nervuras terciárias, despreendimento da casca externa, formato da lâmina foliar, tipos de tricomas e formato dos frutos.

*Compsoeura ulei* apresenta nervura terciárias subparalelas entre si e subperpendiculares à nervura central, diferentemente dos demais gêneros ocorrentes na reserva. As nervuras secundárias em *Iryanthera* são unidas “distantes” da margem da folha (cerca de 3 mm) e as nervuras terciárias são obscuras: tanto *I. laevis* como *I.*

*lancifolia* apresentaram nervação impressa na face adaxial e pouco evidente na face abaxial.

A maioria das espécies em *Virola* foi distinguida tanto pela quantidade de nervuras quanto pela sua disposição na lâmina foliar. As nervuras secundárias unem-se à margem da folha (cerca de 1mm) e as nervuras terciárias são bem evidentes. Em *V. mollissima* pode-se observar sem esforço a nervação terciária oblíqua coberta por tricomas ferrugíneos, em *V. calophylla* as nervuras terciárias são cobertas por tricomas esbranquiçados que impedem sua visualização.

As diferenças entre a forma do androceu também foram bastante evidentes neste estudo, a principal delas na relação de tamanho entre o andróforo e a antera, como visto por Rodrigues (1980), onde há um grupo de espécies que se distinguem pelo maior ou menor comprimento entre o andróforo e a antera, porém há outro grupo em que essa relação não é bem definida tornando difícil elaborar grupos taxonômicos baseados nessas características.

Sendo assim, este estudo ressalta a importância dos caracteres vegetativos como forte auxílio para o reconhecimento de espécies, assim como a importância dos caracteres reprodutivos como forma e pilosidade dos frutos, em especial as diferenças entre a forma, tamanho e a proporção do andróforo e das anteras como caracteres altamente informativos em Myristicaceae.

### **Agradecimentos**

Os autores agradecem à FAPEAM pelo apoio financeiro por meio da bolsa concedida ao primeiro autor e pelo apoio logístico e de infraestrutura no campo por meio do projeto Flora do Tupé/FAPEAM e ao especialista da família Dr. William Rodrigues pela contribuição nas identificações.

## Referências bibliográficas

- Andrade, T.M., Assis, R.L., Wittmann, F., Schöngart, J. & Piedade, M.T.F. (2008) Padrões de regeneração em clareiras de origem antrópica na várzea da RDS Mamirauá, Amazônia Central. *Uakari*, 4 (2):19-32.
- Belota Filho, W.L. (1994) *As espécies de Iryanthera Warburg (Myristicaceae) da Reserva Florestal Ducke*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 94pp.
- Dallwitz, M.J., Paine, T.A & Zurcher, E.J. (1999) *User's guide to the DELTA Editor*. Available from: <http://delta-intkey.com/> (accessed: 5 Jun 2015).
- Janovec, J. P. (2000) *A systematic study of Compsonera (A. DC.) Warb., A Neotropical member of the nutmeg family*. Texas A&M University Dissertation, 359pp.
- Loureiro, A.A., Freitas, M.C. & Vasconcelos, F.J. (1989) Estudo Anatômico de 24 espécies do gênero *Virola (Myristicaceae)* da Amazônia. *Acta Amazônica*, 19: 415-465.
- Ribeiro, J. E. L. S., Hopkins, M. J. G.; Vicentini, A.; Sothers, C. A.; Costa, M. A. S.; Brito, J. M.; Souza, M.A. D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P. A. C. L.; Pereira, E. C.; Silva, C. F.; Mesquita, M. R. & Procópio, L. C. (1999). *Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. INPA, Manaus. 800p.
- Rodrigues, W.A. (1963) Estudo de 2,6 hectares de mata terra firme da Serra do Navio, Território do Amapá. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 19: 1-44.
- Rodrigues, W.A. (1980) Revisão taxonômica das espécies de *Virola* Aublet (Myristicaceae) do Brasil. *Acta Amazônica*, 10(1): 1-127.
- Rodrigues, W. A. (2014) Flora do Brasil - Myristicaceae. Available from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2014/FB000169/> (accessed: 10 Out 2014).
- Scudeller, V.V., Ramos, R. & Cruz, M.E.G. (2009) *Flora fanerogâmica da floresta de terra firme na RDS Tupé* pp. 109-120. In: Biotupé: Meio Físico, Diversidade Biológica e Sociocultural do Baixo Rio Negro, Amazônia Central vol. 2. Editora INPA, Manaus.

Scudeller, V. V.; Souza, A. M. G. (2009). *Florística da mata de igapó na Amazônia central* pp. 97-108. In: Biotupé: Meio Físico, Diversidade Biológica e Sociocultural do Baixo Rio Negro, Amazônia Central vol. 2. Editora INPA, Manaus.

Smith, A.C. & Woodhouse, R.P. (1937) The American species of Myristicaceae. *Brittonia*, 2(5): 393-510.

Tello, J.C.R. (1994) *Aspectos fitossociológicos das comunidades vegetais de uma topossequência da Reserva Florestal Ducke do INPA, Manaus-AM*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas, 139pp.

Van Roosmalen, M.G.M., Bardales, M.P.D. & Garcia, M.C.G. (1996) Frutos da floresta Amazônica. Parte1: Myristicaceae. *Acta Amazônica*, 26: 209-264.

Warburg. O. (1897) Monographie der Myristicaceen. *Nova Acta Physico-medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum Vratislaviae et Bonnae*, 68: 1-680.

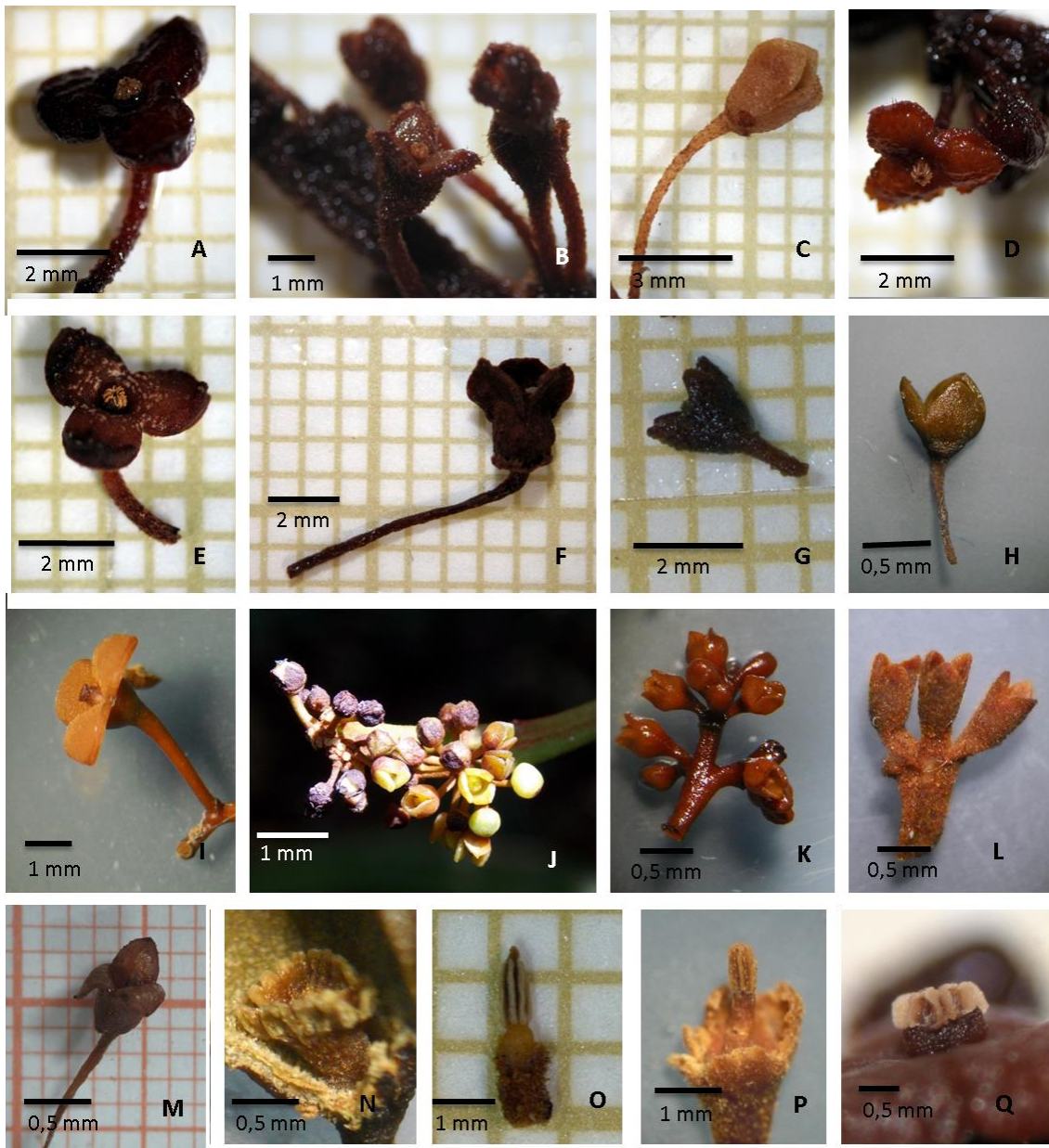


Figura 2: Flores masculinas: a) *I. coriacea*, b) *I. elliptica*, c) *I. juruensis*, d) *I. paraensis*, e) *I. lancifolia*, f) *I. laevis*, g) *V. sebifera*, h) *C. ulei*, k) *V. venosa*, l) *V. calophylla* e m) *I. dalyandra*. Flores femininas: i) *C. ulei* e j) *I. juruensis*. Androceu: n) *C. ulei*, o) *V. sebifera*, p) *V. venosa* e q) *I. paraensis*.

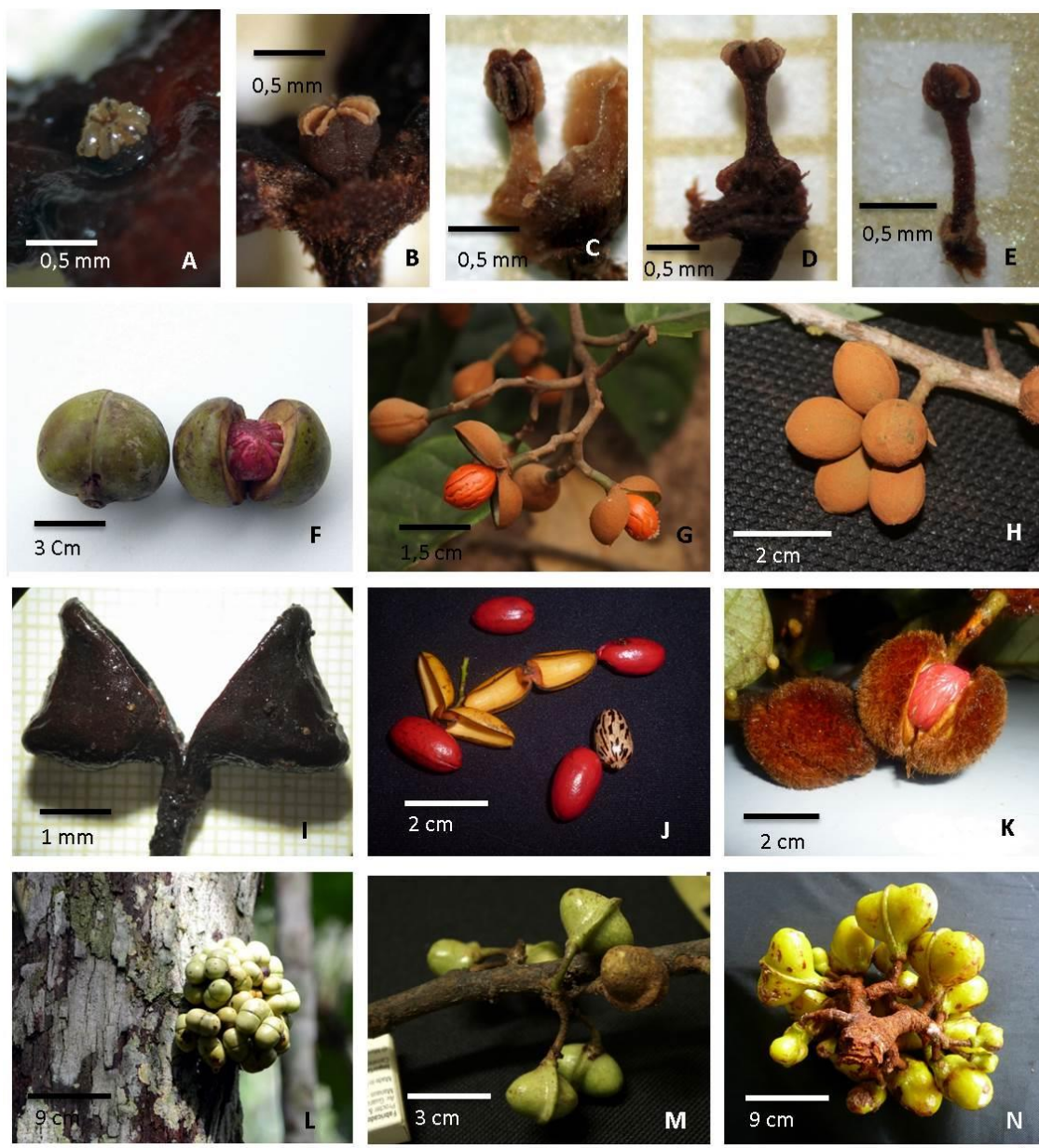


Figura 3: Androceu: a) *I. ulei*, b) *I. lancifolia*, c) *I. juruensis*, d) *I. laevis*, e) *I. elliptica*. Frutos: f) *O. platyspermum*, g) *V. sebifera*, h) *V. venosa*, i) *I. coriacea*, j) *C. ulei*, k) *V. mollissima*, l) *I. juruensis*, m) *I. paradoxa* e n) *I. ulei*.

Capítulo 2 – Anatomia foliar de 15 espécies de Myristicaceae R. Br.

**Anatomia foliar comparada de 15 espécies de Myristicaceae R. Br.**

Wellison Rafael de Oliveira BRITO<sup>1\*</sup>, Veridiana Vizoni SCUDELLER<sup>2</sup> e Charles Eugene ZARTMAN<sup>3</sup>

<sup>1 3</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Departamento de Botânica, Av. André Araújo, 2936, Petrópolis, CEP 69060-001, Manaus, Amazonas, Brasil

<sup>2</sup> Universidade Federal do Amazonas, Instituto de Ciências Biológicas, Av. Gen. Rodrigo Octávio 3000, Coroado I, CEP: 69077-000, Manaus, AM, Brasil.

\*E-mail para correspondência: [brito.wr@hotmail.com](mailto:brito.wr@hotmail.com)



**Resumo: (Anatomia foliar comparada de 15 espécies de Myristicaceae R. Br.)**

Myristicaceae é composta por cerca de 500 espécies distribuídas em 21 gêneros. Possui reconhecido valor ecológico e econômico, muito usada na produção de móveis e para fins medicinais, alucinógenos e tóxicos. Todavia é uma família cuja maioria das espécies apresenta dioicéia, dificultando a aquisição de material botânico completo para a devida determinação que geralmente usa caracteres reprodutivos por serem mais eficientes no reconhecimento das espécies. Dessa forma, caracterizaram-se anatomicamente as folhas de 15 espécies de Myristicaceae a fim de verificar a variação interespecífica que pode ser útil na identificação e classificação das espécies. Entre os caracteres mais relevantes destacam-se: posição dos estômatos, número de camadas do parênquima paliádico, disposição de fibras esclerenquimáticas e quantidade de feixes vasculares na nervura central e pecíolo. Estes resultados provêm de um conjunto de conhecimento da anatomia foliar (pecíolo e lâmina) típica da família.

**Palavras-chaves:** caracteres anatômicos, taxonomia vegetal, feixe vascular, pecíolo, mesófilo.

**Abstract: (Comparative leaf anatomy of 15 species of Myristicaceae R. Br.)**

Myristicaceae consists of about 500 species distributed in 21 genera. It has recognized ecological and economic value, much used in furniture production and for medicinal, hallucinogenic and toxic purposes. Nevertheless, it is a family whose majority of the species presents dioecy, making difficult the acquisition of complete botanical material for the due determination that generally uses reproductive characters for being more efficient in the recognition of the species. In this way, leaves of 15 species of Myristicaceae were anatomically characterized in order to verify the interspecific variation that may be useful in the identification and classification of the species. Among the most relevant characters, stands out: stomata position, number of layers of the palisade parenchyma, arrangement of sclerenchyma fibers and number of vascular bundles in the mid rib and petiole. These results come from a set of knowledge of the leaf anatomy (petiole and leaf blade) typical of the family.

**Keywords:** anatomical characters, plant taxonomy, vascular bundle, petiole, mesophyll.

## Introdução

Myristicaceae é composta por cerca de 500 espécies distribuídas em 21 gêneros dioicos, raramente monoicos, de hábito geralmente arbóreo, arbustivo ou subarbustivo distribuídos em toda a faixa de florestas tropicais do mundo (Smith e Woodhouse 1937, Wilde 1991, Janovec 2000). No Brasil ocorrem 63 espécies em 5 gêneros, encontrados em toda a Amazônia Brasileira, sendo *Virola* o único gênero que ocorre fora desse ambiente (Rodrigues, 2015).

Myristicaceae é classificada entre as famílias mais primitivas das angiospermas, incluída em Magnoliales (APG III, 2009). Análises filogenéticas com dados moleculares consideram Myristicaceae como família irmã para todos os outros membros de Magnoliales (Soltis et al. 2011, Qiu et al. 2006). A família caracteriza-se por apresentar ramos plagiotrópicos, ritidoma exsudando seiva geralmente vermelha quando cortada superficialmente, flores monoclamídeas cupuliformes ou infudibuliformes, estames unidos em uma coluna, gineceu unicarpelar, frutos deiscentes em 2 valvas e as sementes com arilo geralmente em tons de vermelho.

Numerosos estudos têm relatado a importância ecológica de Myristicaceae em florestas tropicais úmidas da América Central e Sul, África, Madagascar, Índia e Ásia (Gentry 1982, Pascal e Pelissier 1996, Poulsen et al. 1996, Spichiger et al. 1996), além de possuir considerável importância econômica e cultural como a fonte da noz-moscada (*Myristica fragrans*) e por seu conteúdo alucinógenos derivado de *Virola* spp. na bacia do Amazonas (Chagnon et al. 1971, Mckenna et al. 1984, Schultes 1984, Van Gils e Cox 1994). Muitos membros da família também são valorizados pela sua madeira, que é usada na construção de casas e na carpintaria.

Conforme Metcalfe e Chalk (1979) os estudos anatômicos realizados como ferramenta para a sistemática vegetal, indiretamente têm contribuído para o desenvolvimento de técnicas de histologia vegetal, bem como, contribuído para a atualização de grupos taxonômicos a partir de estudos com a anatomia clássica.

Estudos anatômicos em Myristicaceae são escassos ou restritos a poucos gêneros. Metcalf & Chalk (1950) descreveram de forma geral as folhas e a madeira da família, evidenciando a grande quantidade de células secretoras responsáveis pelo perfume exalado por essas plantas. Kooster & Bass (1981) descreveram detalhadamente a anatomia foliar de quatro gêneros de Myristicaceae Asiáticas utilizando dados anatômicos para distinção de gêneros, incluindo *Gymnacranthera*, que foi revisado por Schouten (1986), onde caracteres anatômicos auxiliaram na identificação de espécies.

Para os gêneros Neotropicais, Braga (1982) caracterizou anatomicamente a lâmina foliar de 45 espécies de *Virola* e dividiu-o em dois grandes grupos, baseado nos tipos de estômatos e características dos tricomas. Sousa (1989) realizou um trabalho semelhante com *Compsonaura*, caracterizando anatomicamente a lâmina foliar de 12 espécies e separando as espécies estudadas em dois grupos de acordo com as características apresentadas pela parede das células da epiderme, tipos de tricomas e estômatos.

Tendo em vista que são poucos estudos anatômicos para as Myristicaceae Neotropicais e a presença frequente de plantas dioicas na família, dificultando a determinação anatômica sem a coleta de material completo das espécies, este estudo propôs-se caracterizar a variação anatômica da folha (pecíolo e lâmina) de 15 espécies de Myristicaceae e apresentar uma chave para determinação das espécies estudadas.

## Material e métodos

Foram analisadas 15 espécies, pertencentes a quatro gêneros de Myristicaceae coletados em área de terra firme e igapó na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Tupé, localizada à margem esquerda do Rio Negro, Manaus – Am, a 25 km do centro da cidade. A Reserva possui cerca de 12.000ha e foi criada em 2005 a partir do Decreto de Lei (n°88044).

O material testemunho foi depositado no Herbário INPA do Instituto Nacional de Pesquisas na Amazônia, Manaus – AM com duplicatas no Herbário da Universidade Federal do Amazonas (HUAM), como segue: *Compsonura ulei* Warb. (VVS 889, WRB 7 e WRB 154), *Iryanthera coriacea* Ducke. (WRB 143, WRB 144 e Gaiu 186), *Iryanthera dialyandra* Ducke. (WRB 80, WRB 181 e WRB 182), *Iryanthera elliptica* Ducke. (WRB 169, Daly 4227 e Rodrigues 10173), *Iryanthera juruensis* Warb. (WRB 12, WRB 32 e WRB103), *Iryanthera laevis* Markgr. (WRB 5, HPE 110 e Rodrigues 7579), *Iryanthera lancifolia* Ducke. (HPE 285, WRB 36 e VVS 1126), *Iryanthera paradoxa* (Schwacke) Warb. (WRB 27 e TCE 33), *Iryanthera paraensis* Huber (WRB 166) *Iryanthera ulei* Warb. (WRB 110, WRB 49, WRB 217), *Osteophloeum platyspermum* (Spruce ex A. DC.) Warb. (WRB 91 e WRB 107), *Virola calophylla* (Spruce) Warb. (VVS 1069 e VVS 985), *Virola mollissima* (Poepp. ex A. DC.) Warb. (WRB 1, WRB 2 e WRB 38), *Virola sebifera* Aubl. (WRB 150, WRB 151 e WRB 176), *Virola venosa* (Benth.) Warb. (WRB 34, WRB 44 e WRB 85).

Em cada espécime amostrada foram utilizadas de três a cinco folhas maduras (pecíolo e lâmina foliar) do 3° ou 4° nó e posteriormente fixados em FAA 70% e armazenados em álcool 70%.

Os cortes transversais foram realizados na região mediana da lâmina foliar (nervura central e limbo) e na região mediana do pecíolo com uso de micrótomo de mesa. Em seguida clarificados em hipoclorito de sódio a 20% e corados com azul de astra e safranina (safrablau) (1:1). As lâminas histológicas semipermanentes foram confeccionadas com gelatina glicerinada 1% ou glicerina 50% e seladas com esmalte.

Para observação da epiderme foliar realizou-se cortes paradérmicos no limbo, à mão livre com lâmina de barbear, posteriormente clarificados em hipoclorito de sódio a 20% e corados com azul de astra e safranina. Também foi utilizado o método de dissociação da epiderme, realizando cortes no limbo com cerca de 1 cm<sup>2</sup> (ápice, base, região da nervura e margem) colocados em solução de peróxido de hidrogênio 30% e ácido acético P.A. (1:1), corados com safranina alcoólica a 1% e submetidas à uma série etanólica (30, 50, 70 e 95%). As lâminas semipermanentes foram confeccionadas da mesma forma que os cortes transversais (Kraus e Arduin 1997).

As observações foram feitas em microscopia de luz e as fotomicrografias obtidas com câmera digital Canon PC1252 acoplada a um fotomicroscópio Zeiss Primo Star Micro Imaging 37081 com escalas nas mesmas condições ópticas.

Uma lista com 57 caracteres anatômicos foi elaborada para análise histológica do limbo e pecíolo. Tais caracteres foram utilizados na elaboração da chave de identificação das espécies, inseridos no programa DELTA (Description Language for Taxonomy), que consiste de um formato flexível para a codificação da informação taxonômica descritiva e um conjunto de programas para o processamento de dados taxonômicos (Cavalcanti e Santos-Silva 2009).

Para a descrição da epiderme, nervura central, limbo e pecíolo foram seguidas as terminologias propostas por Metcalfe e Chalk (1979), Apezatto-da-Glória e Carmelo-Guerreiro (2006) e para definição dos tricomas seguiu-se o proposto por Radford et al. (1974).

## Resultados

### Chave de identificação de 15 espécies de Myristicaceae baseada em caracteres anatômicos foliares

1. Lâmina foliar com uma camada de parênquima paliçádico ..... 2
  - Lâmina foliar com duas camadas de parênquima paliçádico ..... 5
    - Lâmina foliar com três camadas de parênquima paliçádico ..... *I. elliptica*
    - Lâmina foliar apresentando duas a três camadas de parênquima paliçádico no mesmo indivíduo ..... *I. paradoxa*
- 2(1). Pecíolo com um feixe central contínuo e três feixes formando arco ..... 3
  - Pecíolo com um feixe central descontínuo e três feixes formando arco ..... *V. calophylla*
  - Pecíolo com três feixes formando arco ..... 4
- 3(2). Nervura central biconvexa com dois feixes vasculares sendo o feixe adaxial descontínuo e feixe abaxial contínuo, mesofilo com parênquima lacunoso frouxo e estômatos abaixo da linha da epiderme ..... *V. mollissima*
  - Nervura central plano-convexa com dois feixes vasculares contínuos, mesofilo com parênquima lacunoso compacto e estômatos na linha da epiderme ..... *V. venosa*

- 4(2). Nervura central com um único feixe vascular contínuo quase plano, face abaxial da lamina foliar glabra..... *C. ulei*
- Nervura central com dois feixes vasculares contínuos onde o feixe adaxial é plano e o feixe abaxial em “v”; face abaxial da lamina foliar com tricomas tectores..... *V. sebifera*
- 5(1). Nervura central com feixe vascular adaxial descontínuo e feixe vascular abaxial contínuo ..... 6
- Nervura central com um feixe vascular contínuo..... *O. platyspermum*
- Nervura central com dois feixes vasculares contínuos..... 8
- 6(5). Pecíolo com células colenquimáticas enfileiradas acima do feixe vascular. ... *I. coriacea*
- Pecíolo com células colenquimáticas dispostas irregularmente acima do feixe vascular..... 7
- 7(6). Nervura central com células esclerênquimáticas distribuídas no colênquima, pecíolo glabro com feixe vascular circundado por parênquima e três pares de feixes acessórios ..... *I. lancifolia*
- Nervura central com células esclerênquimáticas organizadas em ilhas ao redor do feixe vascular, pecíolo com tricomas tectores e feixe vascular circundado por células esclerênquimáticas descontínuas e sete pares de feixes acessórios..... *I. laevis*
- 8(5). Pecíolo com feixes acessórios ..... 9
- Pecíolo sem feixes acessórios ..... 10



- 9(8). Mesofilo com parênquima lacunoso frouxo, nervura central com células esclerênquimáticas distribuídas no colênquima, pecíolo com tricomas tectores e três feixes acessórios ..... *I. ulei*
- Mesofilo com parênquima lacunoso compacto, nervura central com células esclerênquimáticas em linha descontínua ao redor do feixe vascular, pecíolo glabro e dois feixes acessórios ..... *I. paraensis*
- 10(8). Pecíolo com tricomas tectores e quatro feixes vasculares sendo um feixe central contínuo e três feixes formando arco, nervura central com células esclerênquimáticas distribuídas no colênquima ..... *I. dialyandra*
- Pecíolo glabro com três feixes vasculares formando arco, nervura central com células esclerênquimáticas em linha descontínua ao redor do feixe ..... *I. juruensis*

### **Pecíolo – Corte transversal**

O pecíolo apresenta formato canaliculado, com a face abaxial convexa e a face adaxial côncava em diferentes graus (Fig 2i). As células epidérmicas geralmente são tabulares, irregulares ou papilosas com cutícula espessa. Tricomas tectores pluricelulares podem ser encontrados no pecíolo geralmente de formato ramificado estipitado ou ramificado séssil (Fig 1a-b).

Geralmente o sistema vascular da base do pecíolo consiste de três a quatro feixes colaterais, formando um arco ou um arco com um feixe central (fig 2i-k). O cilindro vascular ainda pode ser contínuo ou em ilhas, podendo apresentar feixes acessórios, além de apresentar células colenquimáticas enfileiradas acima do feixe vascular (Fig 2l) ou dispostas irregularmente. Colênquima angular ocorre geralmente circundando o feixe

vascular contendo idioblastos oleíferos em todas as espécies estudadas ou contendo drusas e ráfides como em *I. coriacea*, *I. juruensis*, *I. laevis*, *C. ulei*, *V. calophylla* e *V. sebifera*. É comum a ocorrência de esclereídes associadas ao colênquima, em agrupamentos isolados ou circundando por fibras perivasculares (Fig 2j-k).

Quanto à presença de tricomas podem-se notar espécies praticamente glabras ou com tricomas muito raros (*C. ulei*), tricomas raros em ambas as faces (*Iryanthera*), com tricomas esparsos na face adaxial e tricomas densos na face abaxial (*V. venosa* e *V. mollissima*) e com tricomas frequentes em ambas as faces (*V. sebifera*). Os tricomas que ocorrem na face adaxial são geralmente pouco visíveis, devido à baixa ocorrência dos mesmos na epiderme. Na maioria das espécies essas estruturas são perdidas em decorrência da técnica de dissociação da epiderme, deixando apenas as cicatrizes dos tricomas (Fig. 1c-d).

### **Lâmina foliar - Superfície**

Para as células epidérmicas em vista frontal o formato mais comum foi o poligonal ou contorno sinuoso, tanto para a face adaxial quanto abaxial (Fig. 1c-f). *Compsonaura* e *Iryanthera* possuem células epidérmicas sinuosas em ambas as faces. Em algumas espécies a cutícula da face abaxial projeta-se seguindo o formato das células, geralmente papilosa ou de formato irregular (Fig. 1 g-h) podendo impedir de observar de forma clara o formato das células como ocorre em *O. platyspermum* (Fig. 1e). Todas as espécies estudadas possuem folhas hipoestomáticas e estômatos do tipo paracítico (Fig. 1c-e) e epiderme unisseriadas.

### Lâmina foliar – Corte transversal

As células epidérmicas adaxiais apresentam formato tabular, retangular ou quadrado e as células epidérmicas abaxiais apresentam formato retangular, tabular, papiliformes ou de formato irregular. A cutícula geralmente acompanha o formato das células epidérmicas principalmente na face abaxial da epiderme onde a cutícula adentra até quase a parede anticlinal (Fig 1g-h). Tricomas tectores pluricelulares podem ser observados geralmente na face abaxial da lâmina foliar dos gêneros *Virola* e *Osteophoeum*.

Todas as espécies apresentam o mesofilo dorsiventral, onde o parênquima paliádico é composto de uma a três camadas de células alongadas com exceção de *C. ulei* e *I. laevis* que possuem células quase retangulares curtas. *Virola* e *Componeura* possuem apenas uma camada enquanto *Iryanthera* e *Osteophoeum* de 2 a 3 camadas de parênquima paliádico. O parênquima lacunoso possui formato cúbico a arredondado em diferentes graus de compactação sendo classificado como frouxo ou compacto (Fig. 1i-l). No nível de gênero é possível observar que quantidade de células parenquimáticas parece ser um caráter fixo para *Iryanthera* (tabela 1), exceto *I. paradoxa* que apresenta variação individual.

A maioria das espécies estudadas apresentou os estômatos na mesma linha da epiderme, com exceção de *V. calophylla* e *V. molissima* (Fig. 2c-d) que apresentam os estômatos abaixo da linha da epiderme.

Foram observados idioblastos contendo drusas e óleos essenciais dispostos no mesofilo (Fig. 2b). Idioblastos contendo drusas foram frequentemente observados na

subepiderme tanto da face adaxial quanto da abaxial como em *I. elliptica*, *I. juruensis*, *I. paraensis*, *C. ulei*, *V. molissima*, *V. sebifera* e *V. venosa* e é comum a ocorrência de feixes vasculares (Fig. 1k-l). Esclereídes colunares foram observadas dispostas por todo o mesofilo foliar somente nas espécies de *Iryanthera* estudadas (Fig. 1j e 2a) o que pode ser uma característica diagnóstica para o gênero. Esclereídes também foram observadas em *V. calophylla*.

O formato da nervura central apresenta a face abaxial convexa em todas as espécies, porém a face adaxial é variável, podendo ser convexa, como na maioria das espécies, côncava como em *O. platyspermum* ou quase plana como em *V. venosa* (Fig. 2e-h). As células epidérmicas adaxiais apresentam formato retangular, arredondada, quadrada ou papilosas e as células epidérmicas abaxiais apresentam formato tabular, arredondada, quadrada, papilosas ou de formato irregular. Podendo ou não conter tricomas ramificados sésseis ou estipitados.

O sistema vascular mostrou-se em todas as espécies estudadas do tipo colateral apresentando um arranjo comum, com um ou dois feixes vasculares abertos, onde o feixe adaxial é plano ou quase, podendo ser contínuo ou interrompido e o feixe abaxial possui geralmente o formato de “v” (Fig. 2f e 2h), podendo apresentar-se também em forma de “u” (Fig. 2g) como em *O. plathyspermum* e *V. molissima* ou quase plano como em *C. ulei*. O floema geralmente está arranjado em dois conjuntos de ilhas entre as faixas de xilema. Além disso, os feixes podem ser circundados por uma camada descontínua de células esclerenquimáticas.

Pode-se observar também idioblastos contendo drusas, ráfides em *I. coriacea*, *I. juruensis*, *I. laevis*, *C. ulei*, *V. sebifera* e *V. calophylla* e óleos essenciais dispostos em

toda a nervura central. Células esclerenquimáticas podem ser encontradas dispersas ao redor das fibras perivasculares entre as ilhas de floema, em linhas descontínuas circundando o feixe como em *I. laevis* e *V. sebifera* ou no colênquima próximo às células da epiderme como em *I. coriacea* e *I. lancifolia* (Fig 2k).

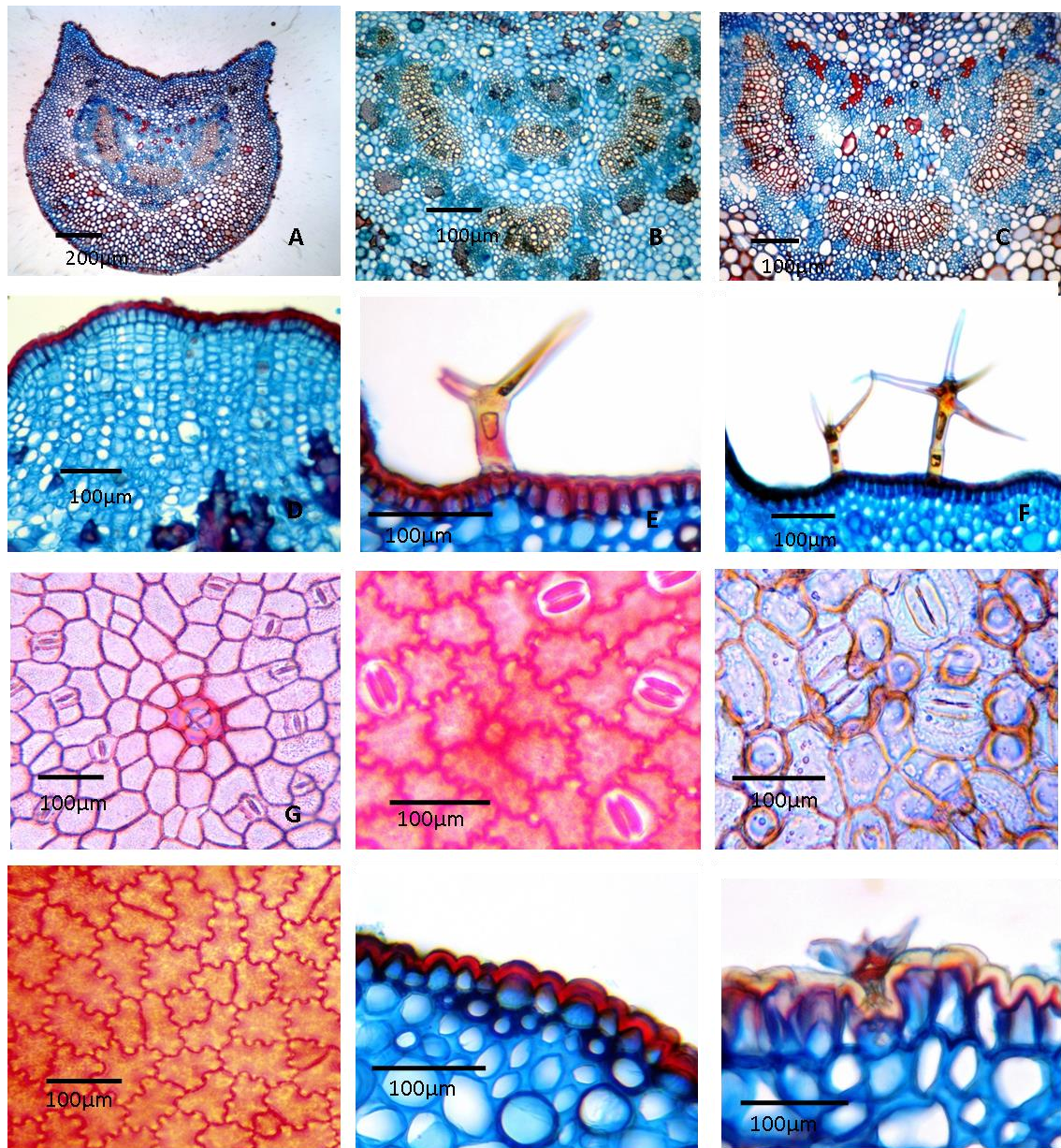


Figura 1: A, C, I, J e K - *O. platyspermum*: a) pecíolo canaliculado com três feixes vasculares formando um arco com feixes auxiliares; c) feixe vascular do pecíolo com feixes formando um arco. i) epiderme abaxial com cutícula papilosa, k) células epidérmicas em corte transversal de formato papilhosas, l) células epidérmicas em corte transversal de formato irregular; b) *I. coriacea*: feixe vascular do pecíolo com feixes acessórios; d) *I. elliptica*: Pecíolo com células colenquimáticas enfileiradas acima do feixe vascular; E, F e G - *V. molissima*: e,f) tipos de tricomas, g) células abaxiais vista frontal; h) *I. dialyandra*: células abaxiais vista frontal e cicatriz da base de tricomas e j) *C. ulei*: Formato das células adaxiais vista frontal.

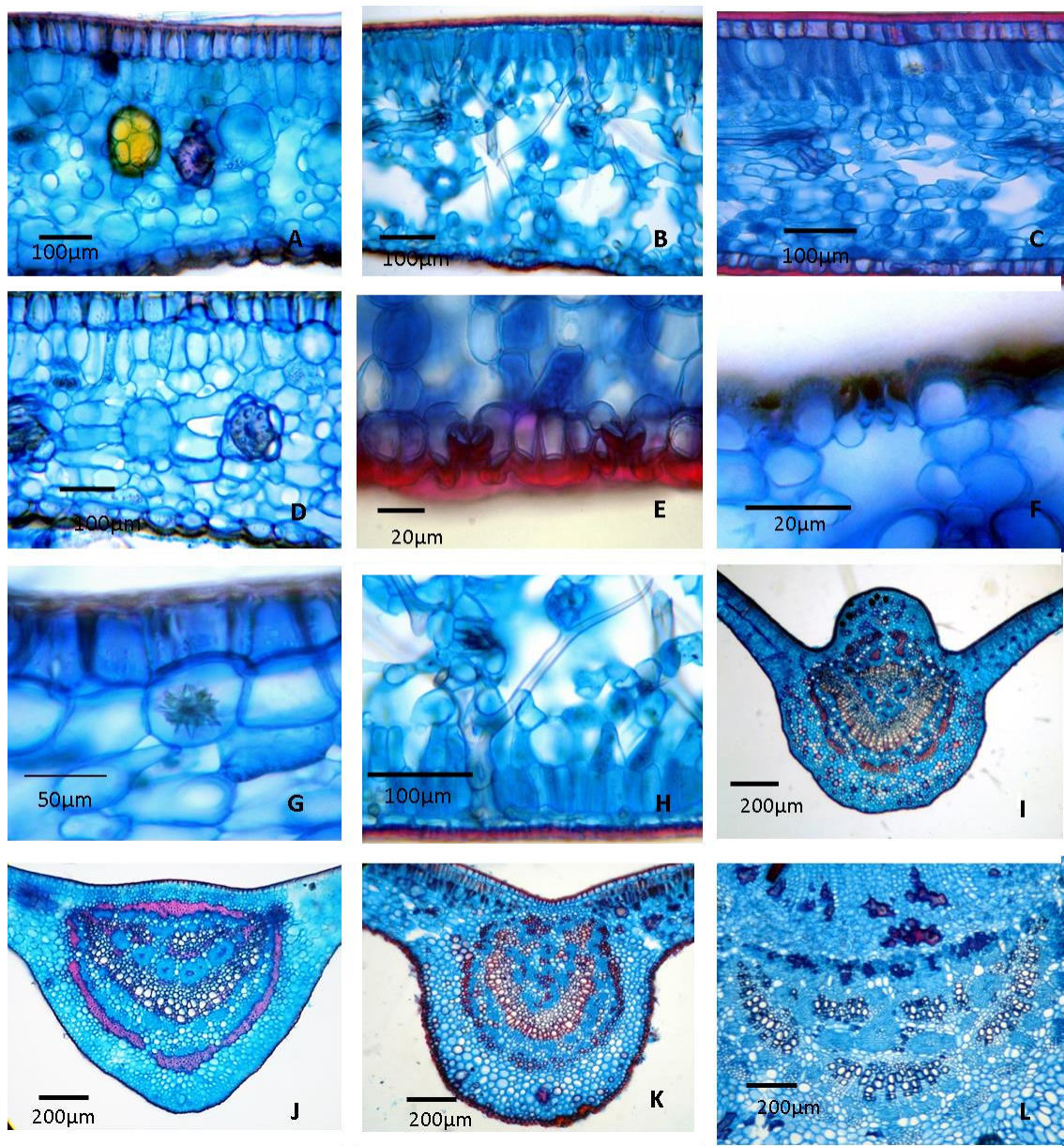


Figura 2: A, D, F e G - *V. molissima*: a) mesófilo com idioblastos oleíferos e parênquima lacunoso compacto, d) feixes vasculares no mesófilo, f) estômato ligeiramente abaixo da linha da epiderme e g) drusas na subepiderme; B e H - *I. coriacea*: b) mesófilo com parênquima lacunoso frouxo e esclereídes e h) esclereídes colunares; C, E e L - c) *I. elliptica*: mesófilo com parênquima lacunoso compacto e drusas no parênquima paliádico, e) estômato na linha da epiderme e l) feixe vascular do pecíolo com feixe central; i) *I. ulei* - nervura central biconvexa com feixe adaxial interrompido e feixe abaxial em forma de “u” circundado por colênquima; j) *V. venosa* - Nervura central plana-convexa com feixe adaxial interrompido e feixe abaxial em forma de “v” circundada por esclerênquima; k) *O. platyspermum* - nervura central côncavo-convexa com um feixe abaxial em forma de “u” circundado por esclerênquima.

## Discussão

Este estudo mostrou que a anatomia, principalmente o sistema vascular do pecíolo e da nervura central, foi útil como ferramenta para a taxonomia do grupo, como já foi detectado por Hare (1942). Entretanto em Myristicaceae muitos caracteres de podem ser utilizados como caracteres de valor taxonômicos no mesofilo foliar, sendo os mais significativos: a forma e quantidade de camadas de parênquima paliádico, disposição do parênquima lacunoso, presença de esclereídes e células contendo óleos e cristais de oxalato de cálcio.

*Viola calophylla*, *V. sebifera* e *Iryanthera lancifolia* foram as únicas espécies estudadas coletadas em ambiente de terra firme e igapó e não apresentaram diferenças quanto à sinuosidade da parede celular. Watson (1942) relacionou a sinuosidade da parede com o ambiente em que ela se desenvolve, dessa forma as folhas de sol apresentam paredes celulares retas enquanto folhas de sombra apresentam sinuosidade na parede celular. Porém isso não foi observado nas espécies estudadas. Essas sinuosidades foram atribuídas a projeções do lúmen na cutícula, também observados por Koster e Bass (1981), Braga (1982) e Sousa (1989) e descritas como paredes anticlinais sinuosas em alto foco e retas ou levemente curvadas em foco inferior.

Todas as espécies estudadas apresentaram-se são hipoestomáticas e estômatos paracíticos que parece ser um caráter fixo na família. Resultados semelhantes foram encontrados para os gêneros americanos estudados por Braga (1982) e Sousa (1989) e os gêneros asiáticos estudados por Kooster & Bass (1981) e Metcalfe & Chalk (1979) que na descrição da família também encontraram o mesmo padrão.



Ainda que Sousa (1989) tenha separado dois grupos de espécies baseado nas características do estômato, o autor conclui que essa característica possui pouca utilização sistemática ao nível de espécie. Nas espécies estudadas neste trabalho não foi observado diferenças que fossem significativas quanto ao tipo de estômatos.

Apesar de *Compsonneura* e *Iryanthera* terem suas folhas geralmente classificadas como glabras e *Osteophoeum* e *Virola* com tricomas na face abaxial, neste estudo pode ser observado que todas as espécies dos quatro gêneros estudados possuem tricomas em ambas as faces em diferentes graus de pilosidade, podendo ser notado pelas cicatrizes das bases de tricomas. Os tricomas observados são ramificados com uma ou poucas células no pedicelo dando a impressão de serem sésseis ou com muitas células no pedicelo com ramos sobrepostos cruzando-se em x variando na quantidade de células da parte aérea, dando a impressão de ser estrelado ou dendríticos (Fig. 1a-b).

Este tipo de tricoma também foi descrito por Warburg (1895) e por Kooster & Bass (1981) sendo considerado de grande valor taxonômico. Braga (1982) cogitou propor a criação de três seções baseado na forma dos tricomas e tipos de estômatos, ressaltando a importância desse caráter como ferramenta para identificar gêneros e espécies. Rodrigues (1980) afirma que os tipos de tricomas são caracteres diagnósticos essenciais para a distinção de gêneros e características como densidade de tricomas são ferramentas úteis na diferenciação de espécies. De Wilde (2000) estudando os gêneros asiáticos utiliza a morfologia dos tricomas para separar gêneros onde *Gymnacrantera*, *Myristica* e *Paramyristica* possuem tricomas com dois ramos, porém *Gymnacrantera* possui ramos desiguais e *Endocomia*, *Horsfieldia* e *Knema* possuem tricomas com apenas um ramo.

*Compsonaura* e *Iryanthera* possuem tricomas esparsos e apenas *I. elliptica* e *I. dialyandra* possuem tricomas em ambas as faces mais intensamente que as demais. Os tricomas, no entanto não foram observados em cortes transversais ou na dissociação da epiderme, podendo ser observado apenas as cicatrizes na epiderme circundada pelas células que compõem a base do tricoma. Sousa (1989) afirma que as folhas jovens de *C. ulei* possuem muitos tricomas birramosos com duas células unirramosas indicando que esses tricomas possivelmente atuam na proteção contra ressecamento e que estes são perdidos na fase adulta.

Essa característica também ocorre em *Iryanthera* que também possui tricomas nas folhas e ramos jovens, enquanto *Osteophoeum* e *Virola* possuem tricomas persistentes podendo ser esparsos (*V. venosa*) ou densos (*V. calophylla*). Esses tricomas são importantes na manutenção de uma atmosfera úmida e na redução da transpiração na superfície da epiderme abaxial retendo o vapor d'água e dificultando a perda de água pelos estômatos.

O mesofilo dorsiventral encontrado nas espécies Neotropicais é muito semelhante aos descritos por Kooster e Bass (1981) demonstrando ser bastante uniforme como visto por Metcalfe & Chalk (1979). Kooster & Bass (1981) relatam a ocorrência de idioblastos contendo drusas na camada de células subepidérmicas ou no parênquima palicádico, essa característica também pode ser observada em várias espécies, podendo citar *I. elliptica*, *I. juruensis*, *V. sebifera* e *V. venosa*. A presença de cristais do tipo drusas ou ráfides também foi observada na região da nervura central de *I. elliptica*, *I. juruensis*, *V. sebifera* e *V. calophylla*.

Metcalf & Chalk (1979) afirmam que esses cristais funcionam na captação da luz, beneficiando, assim, as plantas localizadas numa posição mais interna da mata, onde a incidência de luz é reduzida. Estes cristais poderiam, ainda, fornecer suporte mecânico para os tecidos foliares, além de auxiliar a planta contra herbivoria. A presença de drusas parece ser uma característica constante em Myristicaceae, pois a maioria das espécies, excetuando *I. ulei*, *I. paradoxa*, *I. lancifolia*, *I. dialyandra* e *O. platyspermum* apresentaram estes cristais podendo ter valor taxonômico ou sendo um caráter diagnóstico para determinadas espécies. Quando comparado com as espécies asiáticas também se pode notar a ocorrência de drusas em sua maioria.

Idioblastos esféricos com conteúdo quase líquido ou cristalino em diferentes cores estão presentes em várias partes da folha podendo ser mais constantes quase próximos à epiderme e em grande quantidade no pecíolo. Segundo Metcalfe e Chalk (1950) a ocorrência dessas células secretoras por toda a planta é um dos aspectos mais característicos de Myristicaceae, sendo também relacionado por Braga (1992) às famílias que compõe a ordem Magnoliales. Metcalfe & Chalk (1979) e Braga (1989) afirmam que o conteúdo celular nesse caso é composto de óleos etéreos, não analisados neste estudo.

Os padrões observados neste estudo para o sistema vascular da nervura central também foi descrito por Kooster & Bass (1981) para as espécies asiáticas considerando que o cilindro vascular do pecíolo é muito semelhante ao da nervura central apresentando um padrão, onde é formado por três feixes colaterais formando um arco e um feixe central geralmente contínuo. As únicas espécies fora desse padrão foram *I. elliptica* e *V. calophylla* que apresentam o feixe central interrompido. Também foi observada a presença de feixes acessórios em direção à face adaxial em várias espécies.

Kooster & Bass (1981) após análise dos gêneros asiáticos, sugerem que esse padrão dos feixes vasculares do pecíolo são comuns à família, fato observado neste estudo.

## **Conclusões**

Algumas estruturas foram consideradas como mais informativas por auxiliar na diferenciação de espécies. No limbo, o número de camadas do parênquima paliçádico, a disposição do parênquima lacunoso, a presença de esclereídes colunares e as células contendo cristais de oxalato de cálcio, assim como a quantidade e disposição dos feixes vasculares no pecíolo e na nervura central.

Características como a presença de tricomas em *Osteophoeum* e *Virola* e a ausência em *Compsoeura* e *Iryanthera* ou a presença de esclereídes colunares apenas em *Iryanthera* foram bastante informativas para diferenciar gêneros. Conclusões mais aguçadas quanto às diferenças entre gêneros necessitam de um trabalho mais abrangente.

Dessa forma, os dados obtidos neste estudo mostram a anatomia foliar como uma ferramenta eficaz na diferenciação de gêneros, fornecendo caracteres de fácil observação podendo ajudar na delimitação específica principalmente quando aliados às características da morfologia externa em espécies muito semelhantes vegetativamente.

## Agradecimentos

Os autores agradecem à FAPEAM pelo apoio financeiro por meio da bolsa concedida ao primeiro autor e pelo apoio logístico e de infraestrutura no campo através do projeto Flora do Tupé/FAPEAM e ao especialista da família Dr. William Rodrigues pela contribuição nas identificações.

## Referências bibliográficas

APG III. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II.

Appezarto-da-Glória, B.; Carmelo-Guerreiro, S.M. 2006. *Anatomia vegetal*. 2da. ed. Viçosa, UFV, 438p.

Braga, M.M.N. 1992. Anatomia foliar de *Virola Aublet* (Myristicaceae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Botânica*, 8 (1): 57-142.

Cavalcanti, M.J.; Santos-Silva E.N. 2009. Free Delta: um sistema de software livre para o processamento de descrições taxonômicas. In: Santos-Silva E.N.; Scudeller V.V. Biotupé: meio físico, diversidade biológica e sociocultural do baixo Rio Negro, Amazônia Central. v.2. Universidade do Estado do Amazonas. Manaus, Amazonas, p. 89-95.

Chagnon, N.A.; Le Quesne, P.; Cook, J.M. 1971. Yanomamö Hallucinogens: Anthropological, Botanical, and Chemical Findings. *Current Anthropology* 12: 72-74.

De Wilde, W.J.J.O. 1991. The genera of the Myristicaceae as distinguished by their inflorescences and the description of a new genus: *Bicuiba*. *Beitr. Biol. Pflanzen*, 66: 95-125.

De Wilde, W.J.J.O. 2000. Flora Malesiana: Seed plants. Myristicaceae. s.l.; v.14. Leiden, Nationaal Herbarium Nederland, 634p.

Gentry, A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557–593.

Hare, C.L. 1942. On the taxonomic value of the anatomical structure of the vegetative organs of the dicotyledons. The anatomy of the petiole and its taxonomic value. *Proc. Linn. Soc.* 155: 223-229.

Janovec, J.P. 2000. *A systematic study of Compsonoura (A. DC.) Warb., A Neotropical member of the nutmeg family*. Texas A&M University Dissertation, Texas. 359p.

Koster, J.; Baas, P. 1981. Comparative leaf anatomy of the Asiatic Myristicaceae. *Blumea* 27: 115-173.

Kraus J.E; Arduin M. 1997. *Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal*. 1 ed. Soropédica, Rio de Janeiro, 164p.

McKenna, D.J.; Towers, G.H.N.; Abbott, F.S. 1984. Monoamine oxidase inhibitors in South American hallucinogenic plants part 2: Constituents of orally-active Myristicaceous hallucinogens. *Journal of Ethnopharmacology* 12: 179–211.

Metcalf C.R.; Chalk L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Oxford University Press, New York, 276p.

Metcalf C.R.; Chalk L. 1979. *Anatomy of Dicotyledons*. Volume I. Oxford University Press. New York, 276p.

Pascal, J.P.; Pelissier, R. 1996. Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in south-west India. *Journal of Tropical Ecology* 12: 191–214.

Poulsen, A.; Nelson, I.; Tan, S.; Balsev, H. 1996. A quantitative inventory of trees. In: One hectare of mixed dipterocarp forest in Temburong, Borneo Darussalam. In *Tropical rainforest research: current issues*. London: Kluwer Academic Publishers. p.139-150.

Qiu, Y.L.; Chase, M.W.; Les, D.H.; Parks, C.R. 1993. Molecular phylogenetics of the Magnoliidae: cladistic analyses of nucleotide sequences of the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 587–606.

Radford, A.E.; Dickison, W.C.; Massey, J.R.; Bell, R. 1974. *Vascular plant systematics*. New York, Harper & Row, 891p.

Rodrigues, W.A. 1980. Revisão taxonômica das espécies de *Virola* Aublet (Myristicaceae) do Brasil. *Acta Amazonica*, 10 (1): 1-127.

Sauquet, H.; Doyle, J.A.; Scharaschkin, T.; Borsch, T.; Hilu, K.W.; Chatrou, L.W.; Le Thomas, A. 2003. Phylogenetic analysis of Magnoliales and Myristicaceae based on multiple data sets: implications for character evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society* 142: 125–186.

- Schouten, R.T.A. 1986. Revision of the genus *Gymnacranthera* (Myristicaceae). *Blumea* 31: 451-486.
- Schultes, R. 1981. Iconography of the New World Hallucinogens. *Arnoldia* 41: 80-125.
- Smith, A. C. 1937. The American species of Myristicaceae. *Brittonia* 2: 393-510.
- Soltis, D.E.; Smith, S.A.; Cellinese, N.; Wurdack, K. J.; Tank, D.C.; Brockington, S.F.; Refulio-Rodriguez, N.F.; Walker, J.B.; Moore, M.J.; Carlswald, B.S. 2011. Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. *American Journal of Botany* 98: 704.
- Sousa, H.C. 1989. *Anatomia Foliar do Gênero Compsonaura Warb. (Myristicaceae) - Uma Contribuição à sua Taxonomia*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 180p.
- Spichiger, R.; Loizeau, P.; Latour, C.; Barriera, G. 1996. Tree species richness in a southwestern Amazonian forest. *Candollea* 51: 559-577.
- Van Gils, C.; Cox, P. A. 1994. Ethnobotany of nutmeg in the Spice Islands. *Journal of Ethnopharmacology* 42: 117-124.
- Warburg, O. 1897. Monographic der Myristicaccen. *Nova Acta Physico-medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum Vratislaviae et Bonnae*, 68: 1-680.
- Watson, R.W. 1942. The effect of cuticular hardening on the form of epidermal cells. *New Phytologist Trust*, 223-229.



**Tabela 1** Caracteres anatômicos analisados de 15 espécies de Myristicaceae: **Pecíolo:** **PFEI:** Número de feixes vasculares do pecíolo; **TFEI:** Tipo de feixe vascular do pecíolo (1=1 central descontínuo 3 em arco, 2=1 central contínuo 3 em arco, 3=3 feixes em arco); **QFA:** Quantidade de feixes acessórios; **PE:** Células parenquimáticas enfileiradas; **Lâmina foliar:** **PP:** Parênquima paliçádico; **PL:** Parênquima lacunoso (FR= frouxo, CO= compacto,); **DR:** Drusas; **ESCO:** Esclereídes colunares; **TRIC:** Tricomas (1:Ramificado estipitado ,2: Ramificado sésil); **PEST:** Posição dos estômatos (1= abaixo da linha da epiderme, 2= na linha da epiderme); **EPAD:** Forma das células da epiderme adaxial; **EPAB:** Forma das células da epiderme abaxial; **Nervura central:** **FNC:** Formato da nervura central (1=biconvexo, 2=côncavo-convexo, 3=plano/convexo); **NCFEI:** Número de feixes vasculares da nervura central; **FFEI:** Forma dos feixes vasculares (pv=1 plano 2 em “v”, pu=1 plano 2 em “u”, pl= plano; u=em “u”); **EPAD:** Forma das células da epiderme adaxial; **EPAB:** Forma das células da epiderme abaxial.

Espécie	Pecíolo				Lâmina foliar								Nervura central				
	PFEI	TFEI	QFA	PE	PP	PL	DR	ESCO	TRIC	PEST	EPAD	EPAB	FNC	NCFEI	FFEI	EPAD	EPAB
<i>I. coriacea</i>	4	2	4	0	2	fr	0	1	0	lin	ret	irre	bic	2	pv	qua	pap
<i>I. dalyandra</i>	4	2	0	1	2	fr	0	1	0	lin	ret	irre	bic	2	pv	qua	tab
<i>I. elliptica</i>	4	1	4	1	3	fr	1	1	0	lin	tab	irre	bic	2	pv	tab	pap
<i>I. juruensis</i>	3	3	0	1	2	fr	1	1	0	lin	ret	irre	bic	2	pv	tab	qua
<i>I. laevis</i>	4	2	7	0	2	fr	0	1	0	lin	qua	irre	bic	2	pv	qua	pap
<i>I. lancifolia</i>	4	2	3	0	2	fr	0	1	0	lin	ret	irre	bic	2	pv	qua	arre
<i>I. paradoxa</i>	4	2	0	0	2-3	fr	0	1	0	lin	qua	irre	bic	2	pv	qua	arre
<i>I. paraensis</i>	3	3	2	1	2	co	1	1	0	lin	ret	Irre	bic	2	pv	tab	pap
<i>I. ulei</i>	4	3	3	1	2	fr	0	1	0	lin	ret	Irre	bic	2	pv	qua	arre
<i>C. ulei</i>	3	3	0	0	1	co	1	0	0	lin	ret	ret	bic	1	pl	arre	arre
<i>O. platyspermum</i>	3	3	1	0	2	co	0	0	1	lin	ret	pap	co/co	1	u	tab	pap
<i>V. calophylla</i>	4	1	0	0	1	co	0	0	1 e 2	aba	qua	pap	bico	2	pv	papi	pap
<i>V. mollissima</i>	4	2	0	0	1	fr	1	0	2	aba	qua	pap	bico	2	pu	tab	tab
<i>V. sebifera</i>	3	3	0	0	1	co	1	0	1	lin	qua	irre	bico	2	pv	tab	tab
<i>V. venosa</i>	4	2	0	0	1	co	1	0	1	lin	ret	ret	pl/co	2	pv	ret	irre

Patterns of phenotypic variation for fertile and vegetative structures in the widespread, generalist pollinated unisexual Neotropical tree *Virola sebifera* (Myristicaceae).

**Patterns of phenotypic variation for fertile and vegetative structures in the widespread, generalist pollinated unisexual Neotropical tree *Virola sebifera* (Myristicaceae).**

Wellison Rafael de Oliveira Brito<sup>1\*</sup>, Veridiana Vizoni Scudeller<sup>2</sup>, Cristian de Sales Dambros<sup>3</sup>, Charles Eugene Zartman<sup>4</sup>

<sup>1 4</sup> National Institute for Amazonian Research, Department of Biodiversity, Av. André Araújo, 2936, Petrópolis, CEP 69060-001, Manaus, Amazonas, Brazil

<sup>2</sup> Institute of Biological Sciences, Federal University of Amazonas, Av. Gen. Rodrigo Octávio 3000, Coroado I, CEP: 69077-000, Manaus, AM, Brazil.

<sup>3</sup> Department of Biology, University of Vermont, 120A Marsh Life Sciences, 109 Carrigan Drive, Burlington, VT 05405, U.S.A..

Corresponding author's e-mail: [brito.wr@hotmail.com](mailto:brito.wr@hotmail.com)

**Resumo** Muitos taxa de plantas neotropicais são generalistas em escalas continentais e intercontinentais em nível de espécie. No entanto a variação fenotípica observada através de suas escalas geográficas raramente foi examinada e, a nosso conhecimento, nunca foi quantificado através de uma abordagem morfométrica. Estudos de variação fenotípica em grandes escalas são realmente o primeiro passo para identificar a importância relativa dos diferentes fatores (espaciais, bióticos ou abióticos) que promovam a diferenciação populacional e, finalmente, a especiação. Várias hipóteses existentes tentam explicar os padrões de variação fenotípica sobre uma gama de espécies, porém a Hipótese de Correlação de Pleiades de Berg oferece previsões explícitas em relação às características reprodutivas e vegetativas com base na co-evolução das interações planta-polinizador em angiospermas. Em resumo, descobrimos que a variação espacial em ambos os traços florais e foliares foi significativamente dividida em grandes escalas (por exemplo, continental) em um padrão de mosaico em dois grupos: um difusamente distribuídos ao longo de um grande arco próximo a Amazônia ocidental e ao norte do Escudo Brasileiro, e o outro disjuntos na Amazônia central, para as pistas andinas ocidentais e América Central. Em apoio a Hipótese de Berg, traços florais e vegetativos não co-variam, no entanto, não foram detectadas diferenças significativas entre variância para cada grupo. Sugerimos que o último resultado pode ser o fato de que Myristicaceae, sendo uma linhagem de angiospermas basais com flores relativamente simples e generalistas, não estão sujeitas a regimes especializados entre planta-polinizador em relação a morfologia floral de plantas com polinizadores especializados. Finalmente, sugerimos que o mosaico de variação fenotípica de *V. sebifera* em toda a região neotropical, como já foi documentado na estrutura genética de outras árvores neotropicais, é possivelmente um exemplo do sinal histórico de eventos geológicos pré-Quaternário, como os Andes ou a orogenia do arco do Purus (5-10mya). Estes eventos têm mostrado repetidamente serem fundamentais para a origem da diversidade biológica existente na bacia amazônica. Estudos genéticos futuros com *V. sebifera* devem revelar como esses complexos padrões espaciais de variação fenotípica são filogeneticamente estruturados e deve oferecer outros insights sobre especiação desta árvore Neotropical generalista.

**Palavras-chave:** especiação, variação morfológica, variação disjunta.

**Abstract** Many neotropical plants taxa are widespread at continental and inter-continental scales at the species level. However, phenotypic variation across their global ranges has rarely been examined and, to our knowledge, never before quantified by employing a morphometric approach. Studies of phenotypic variation at large scales are indeed the first step to identifying the relative importance of different factors (e.g., spatial, biotic or abiotic) which promote population differentiation and ultimately speciation. Multiple hypotheses exist which attempt to explain patterns of phenotypic variation over a species range, but Berg's Correlation Pleides Hypotheses offers explicit predictions in relation to reproductive and vegetative traits based on the co-evolution of plant-pollinator interactions in angiosperms. In summary, we found that spatial variation in both floral and foliar traits was significantly partitioned at large (e.g., continental) scales in a mosaic pattern as summarized by two groups: one diffusely distributed along a large arc encircling western Amazonia and the northern Brazilian Shield, and the other disjunct from central Amazonia, to the western Andean slopes and Central America. In support of Berg's Hypothesis, floral and vegetative traits did not covary, however, no significant differences were detected amongst variances for each group. We suggest that the latter result may be the fact that Myristicaceae, being a lineage of basal angiosperms with relatively simple, generalized flowers, are not subject to specialized plant-pollinator regimes thus "relaxing" floral morphology relative to plants with specialized pollinators. Finally, we suggest that the mosaic of phenotypic variation of *V. sebifera* across the Neotropics, as has been documented in the genetic structure of other neotropical trees, is possibly an example of the historical signal from pre-Quaternary geological events, such as the Andean or Purus Arch orogenies (5-10 mya). This events which have repeatedly shown to be fundamental to the origin of extant biological diversity in the Amazon basin. Future genetic studies on *V. sebifera* should reveal how these complex spatial patterns of phenotypic variation are phylogenetically structured and should offer other insights into speciation of this widespread Neotropical tree.

**Keywords:** speciation, morphological variation, uncoupled variation

## INTRODUCTION

Understanding the scale and structure of phenotypic variation in reproductive and vegetative structures potentially offers insights into the ecological and evolutionary agents which contribute to speciation (Grant 1991, Chalcoff et al. 2008). Geographic structure has long been proposed as the main driver of phenotypic variation as it both promotes and maintains divergence among populations (Mayr 1963). However, the mechanisms which contribute to this continual and complex process are difficult to disentangle especially in widespread, phenotypically variable taxa (Herrera et al. 2006).

In plants, patterns of geographic variation in floral and vegetative characters may offer insights as to the mechanisms which contribute to phenotypic and, subsequently, genetic divergence among populations. Therefore, studies of phenotypic variation across broad geographic scales is the first step to identifying the relative importance of different factors which promote differentiation and contribute to the process of speciation (Chalcoff et al. 2008). Two major evolutionary forces which promote phenotypic divergence among populations are natural selection and random genetic drift (Futuyma 1986; Slatkin 1983; Grant 1991). In plants dependent on specialized animal vectors for reproductive success (e.g., pollination and dispersal events), natural selection is predicted to act more strongly on reproductive traits (Pérez-Barrales 2009). For example, geographically structured differences in pollinators are correlated with floral divergences suggesting that variation in pollinators may cause disruptive selection in flower morphology (Cosacov et al. 2014). On the other hand, since vegetative traits, such as aspects of leaf morphology, are not directly affected by pollinators (Herrera et al. 2002) but rather by potential changes to a plant's water and energy balance (Roche et al. 2004), it is expected that vegetative phenotypic variation is

a function of abiotic factors such as, for example, elevation and/or mean annual precipitation (Cosacov et al. 2014).

Two divergent views which explain covariation in multiple traits in plants, that they are either phylogenetically constrained through developmental and genetic processes or rather shaped by natural selection, may result in phenotypic patterns which are not mutually exclusive (Armbruster et al. 1999). One early hypothesis which addresses covariation of fertile and reproductive traits in the context of natural selection is Berg's 'correlation pleides' hypothesis (1959,1960). The hypothesis posits that reproductive traits are less variable than vegetative ones and that the variation among the two phenotypic classes is uncoupled. In such a case, plants with specialized pollination such as those demanding precise fits between flowers and pollinators should result in conserved floral traits which strongly co-vary independently to those of vegetative traits. On the other hand, plants with generalized plant-pollinator systems in which pollinator fit is not unique to a small set of species are expected to have weaker correlations among floral traits (e.g. greater variation) and potentially greater covariation among vegetative and floral characters.

The nutmeg family is composed of nearly 500 species distributed in 21 genera, its sexual condition is dioicous, rarely monoicous, habit generally medium to large trees or shrubs distributed in tropical forests worldwide (Smith e Woodhouse 1937, Wilde 1991, Janovec, 2000). Family is characterized by tiny, non-showy tubular flowers generally pollinated by small insects of Diptera and Coleoptera (Armstrong & Drummond 1986, Armstrong & Irvine 1989, Armstrong 1997, Momose et al. 1998, Mota & Jardim 2005, Jardim & Mota 2007). *Virola sebifera* Aubl. is a widespread, unisexual tree distributed in nearly all major biomes of the Neotropics with both a wide latitudinal and altitudinal range occurring from central through northern South America

in regions such as the Pacific (Chocó), Amazonian slopes of the northern Andes, lowland Amazonia, the Brazilian cerrado and Atlantic rain forest (Rodrigues 1980, Araújo & Haridasan 1997).

The main objective of this study was to quantify morphological variation in floral and vegetative characters of the purposes of testing Berg's (1960) correlation pelides hypothesis in an effort to draw insights into the evolutionary mechanisms which may have contributed to these patterns. Due to the fact that *V. sebifera* is characterized by non-specific floral morphology and is a widespread species subject to range of biotic and abiotic conditions we hypothesize that: (1) variation in floral characters will not be significantly less than that of vegetative characters; and (2) floral and vegetative variation are not decoupled across the range of the species.

## **METHODS AND MATERIALS**

### *Study Species*

*Virola* described in 1775 by Aublet, and the specific epithet recognizes the indigenous name given to this species by the Sinamari tribe of present French Guyana. Since its original description by Smith e Woodhouse (1937), *V. sebifera* has been renowned for its morphological variability as illustrated by his description of the leaves characterizing them as either oval, oblong, deltoid, or elliptic, with bases cordate, rounded or truncate. Length as well varies substantially from 15-47 cm in length to 6-15 cm in width. Despite the great amount of variation recognized for this species, Smith e Woodhouse (1937) synonymized 9 other species (*V. macoa*, *V. boliviensis*, *V. panamensis*, *V. cordifolia*, *V. fulva*, *V. warburgii*, *V. peruviana*, *V. mycetis*, e *V. venezuelensis*) in to *V. sebifera*. Considering the wide distribution of the species and demonstrably high phenotypic variability it is possible that *V. sebifera* represents a



species complex. However, to date no quantitative studies have attempted to determine if morphological discontinuities exist (Zapata & Jiménez 2011).

#### *Morphometric measurements*

A total of 187 specimens of *Virola sebifera* originating from 11 neotropical countries from Costa Rica to southeastern Brasil (INPA, RB, MG e UPCB) were studied. For each specimen, when possible, the five quantitative leaf characters (petiole length, leaf length, leaf width, number of secondary veins and distance between secondary veins) and two categorical characters (leaf apex and leaf base form) for a total of three leaves per specimen (**Table 1**). Of the 97 fertile specimens, both the foliar and reproductive characters (flower width, pedicel length, tepal length, lobe number, lobe width, androecium length, anther length) were also measured from three selected flowers (**Figure 1**). Pistillate flowers were excluded from the analysis due to their similar morphology and because of their rarity in the herbarium collections. Due to the small size of the flowers, they were photographed with the use of a stereomicroscope and the characters were measured using the program Leica Las EZ 2.01 Measurements were conducted in the Laboratory of Morphology and Taxonomy at INPA/CBio in Manaus, Amazonas, Brazil.

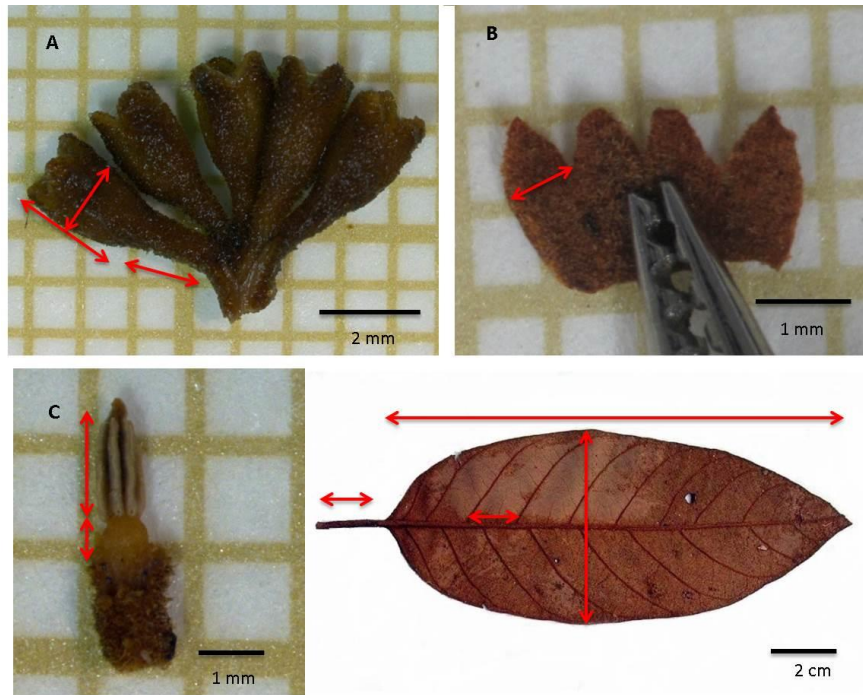


Figure 1. *Virola sebifera*: A) male flowers; b) tepals; c) androecium; and d) leaf.

### *Data Analysis*

A data base was constructed with all quantitative characters of the floral and foliar traits. Since the ages of measured leaves and flowers were not necessarily the same, we minimize the confounding effects of leaf size with ontogenetic changes by including two additional character combinations compiled from the data set: leaf and flower width/length ratio and petiole/length ratio. In this case size differences attributed to ontogenetic changes during the development of the structures would be minimized. The reproductive and vegetative multivariate matrices were summarized in separate analyses using Principal Components Analysis (PCA) from which PC1 and PC2 were subsequently used as the response variables.

In order to decouple environment from spatial effects (e.g., geographical distance) both classes of predictor variables were used. By running regression models with the two main PCA axes (PC1 and PC2) as the response variables, and a combination of environmental/spatial data as predictors, variance partitioning was employed to quantify phenotypic variation explained by: 1) the environment; 2) geographic distance (e.g., barriers and/or historical events); and 3) neither.

Data for the environmental variables were compiled from the world clim website (<http://www.worldclim.org/>) and included the following five variables: mean annual temperature, mean annual precipitation, temperature of the warmest month, precipitation of the wettest month, and altitude. Graphs were then created to represent the connectivity and spatial organization of phenotypic variation among the sampled sites by using Moran Eigenvector Maps (MEMs), which were used as predictors in regression models (Legendre & Gauthier 2014). This spatial structure of the phenotypic variation was then classified along a gradient from broad (eg. extra-Amazonian), to fine scale (intra-Amazonian). In order to disentangle the predictive strength of each environmental factors on floral and foliar phenotypic variation log-transformed values of each environmental variable were regressed against the response variables (PC1 and PC2). All analyses were performed in the R program (R Core Team 2013).

## RESULTS

### *Covariation of floral and foliar phenotypes*

Covariation among floral and vegetative traits were non-existent whereas all pair-wise comparisons among traits revealed weak and non-significant correlation coefficients (**Table 1**). This result was further supported by the overall non-significant mean correlation coefficient ( $0.06 \pm 0.1$ , n.s.) between vegetative and reproductive

characters. Phenotypic variation was orders of magnitude higher in leaves as compared to flower characters when the variances of absolute values were compared (leaves = 13.54; flowers = 0.10). However, when transformed in coefficient of variance (which relativizes the differences in the magnitude of variance attributable to inherent size differences of the structures being compared) no significant differences were detected (leaves = 0.24; flowers = 0.22; **Figure 2**).

*Tables and figures*

	Fl W	Ped L	Tep L	Lob N	Lob W	And L	AntL
Pet L	0.17	-0.02	0.12	0.05	-0.14	0.15	0.22
Leaf L	0.05	-0.07	0.18	0.05	-0.08	0.04	<b>0.23</b>
Leaf W	-0.01	-0.08	0.09	0.00	-0.07	0.02	0.16
N Veins	0.13	-0.03	0.29	0.07	-0.08	0.17	0.19
Dist V	-0.03	0.02	0.04	-0.08	0.03	0.07	0.18

Table 1. Correlation coefficients matrix among the quantitative floral and vegetative traits in *V. sebifera*. All correlations were weak (< 0.23 the correlation coefficient for anther and leaf lengths- value in bold) and non-significant suggesting that for the floral and foliar traits measured variation is uncoupled. PetL = petiole length, LeaL = leaf length, LeaW = leaf width, Nveins = number of secondary veins, DistV = distance between secondary veins, FlW = flower width, PedL = pedicel length, TepL = tepal length, LobN = lobe number, Lob W = lobe width, AndL = androecium length and AntL = anther length.

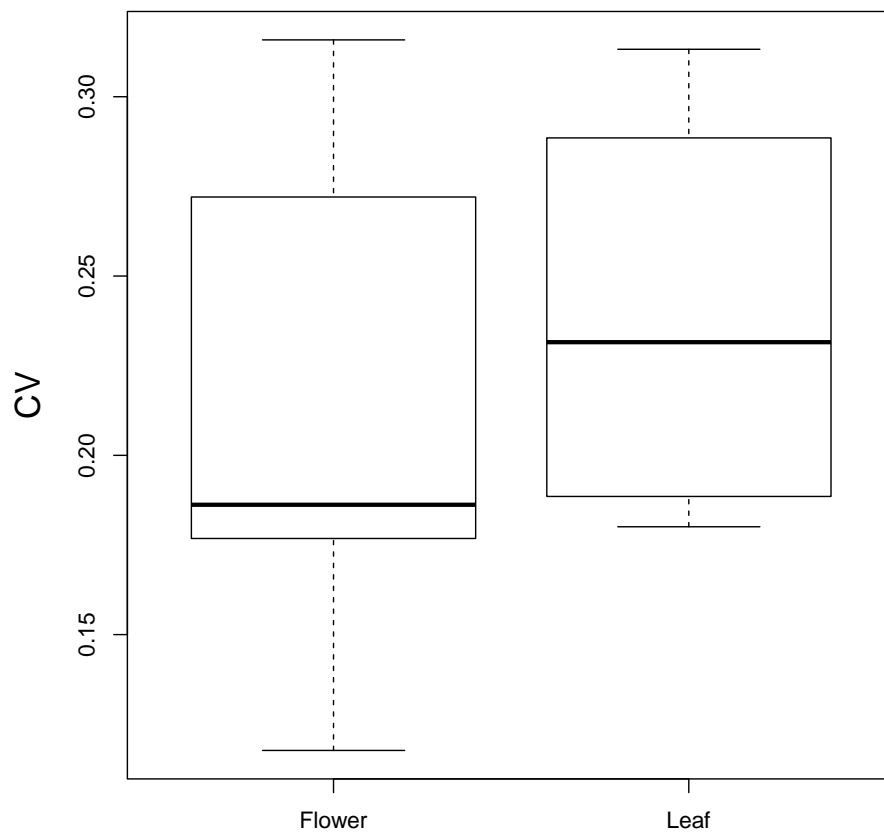


Figure 2. Median (bold line), standard deviation (box) and range (hash marks) of coefficients of variation for flower and leaf traits. Although variation in floral traits is slightly lower than that of foliar traits, the difference is not significant.

#### *Geographic structure and environmental predictors of phenotypic variation*

Phenotypic variation for both leaf and flower traits are strongly spatially structured at broad (continental) scales (**Figures 3 & 4: a, b**). Two major trends emerge which seem to repeat in both leaves and, albeit not as strongly, in flowers. One constellation of phenotypes (e.g., green points) corresponds to an arc which frames southern Guyana, western Amazonia accompanying the Andean foothills to the northwestern portion of the Brazilian Shield. The other constellation is more spatially

diffuse but more discontinuous well represented in central Amazonia, the western slopes of the Andes and Central America.

Environmental variables alone explain, to some degree, the spatial patterns in phenotypic variation both leaves (**Figure 3: c, d**) and flowers (**Figure 4: c, d**). Specifically, PC1 (leaf) is significantly related to elevation and PC2 (leaf) to mean annual precipitation. However, the explained variance for both of these predictors of leaf phenotypic variation was quite low (9 % and 8% respectively for each axis). In flowers, mean and maximum annual temperatures were significant predictors of variation in both PC1 (floral) and PC2 (floral). Altitude was also a significant predictor of variation in PC 1 (floral). Overall, these three environmental variables explained relatively more phenotypic variation in flowers (PC1 = 19% and PC2 = 27%) than accounted for in leaves.

Unexplained variation in the model was not spatially-autocorrelated for leaves (see MEMs absent of grey bars in **Figure 3: e, f**), however, it was significantly so for flowers (see presence of grey bars in **Figure 4: e, f**). For leaf morphology, combined spatio-environmental (e.g. spatial autocorrelation) variables explained 35% and 17% of the variation for PC1 and PC2 (leaf) axes respectively; of which, as stated above, only 9% and 8% were solely explained by the environmental factors included in the model. The unexplained phenotypic variation in leaf morphology, which is not spatially autocorrelated (**Figure 3: e, f**) may be attributable to unaccounted for environmental factors, historical processes, or even stochastic events. For flowers in particular which showed stronger spatial autocorrelation with environmental factors other unaccounted for variables which may correlated with the included variables such as edaphic conditions, pollinator structure or other evolutionary processes perhaps explain the remaining observed phenotypic variation.

In summary, phenotypic vegetative variation varies slightly although not statistically, more than that of floral traits. Altitude, mostly due to the presence of both western and eastern slope Andean populations of *V. sebifera*, significantly affects both floral and leaf morphology where as precipitation disproportionately affects the former.

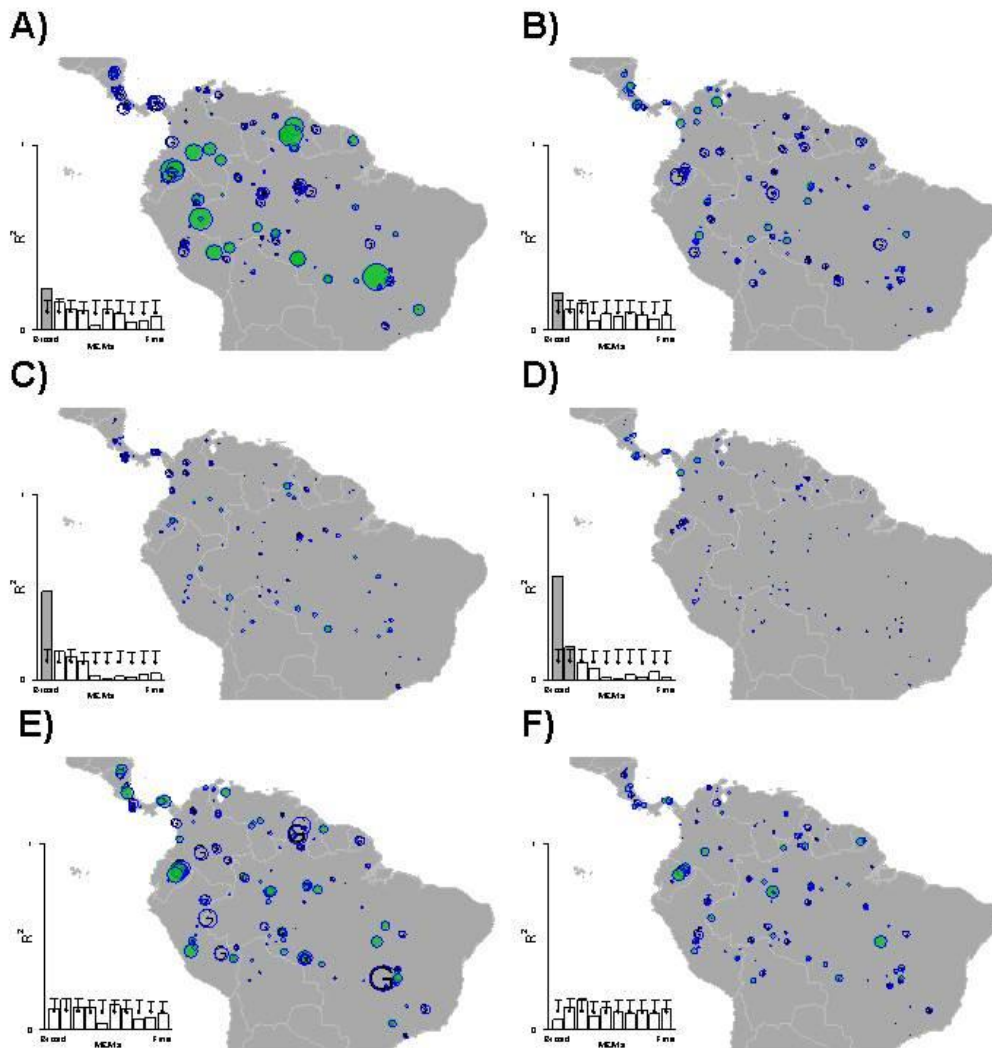


Figure 3: Spatial structure of phenotypic variation in leaf traits of *V. sebifera* as summarized by PC1 (map a) and PC2 (map b); variation explained by the five environmental variables outlined in methods (maps c and d); foliar variation unexplained by environment-spatial factors (maps e and f). Colors and size represent positive (green) or negative (blue) scores in the PCA axis. Size represents the value of the PCA

axis. Large blue = strongly negative, large green = Strongly positive. For example, large green (e.g., longest petioles) has the opposite morphology from large blue (e.g., shortest petioles). Bar plots represent spatial autocorrelation in the data from broad to fine scale. Grey bars are significantly higher spatial autocorrelation than expected by chance alone.

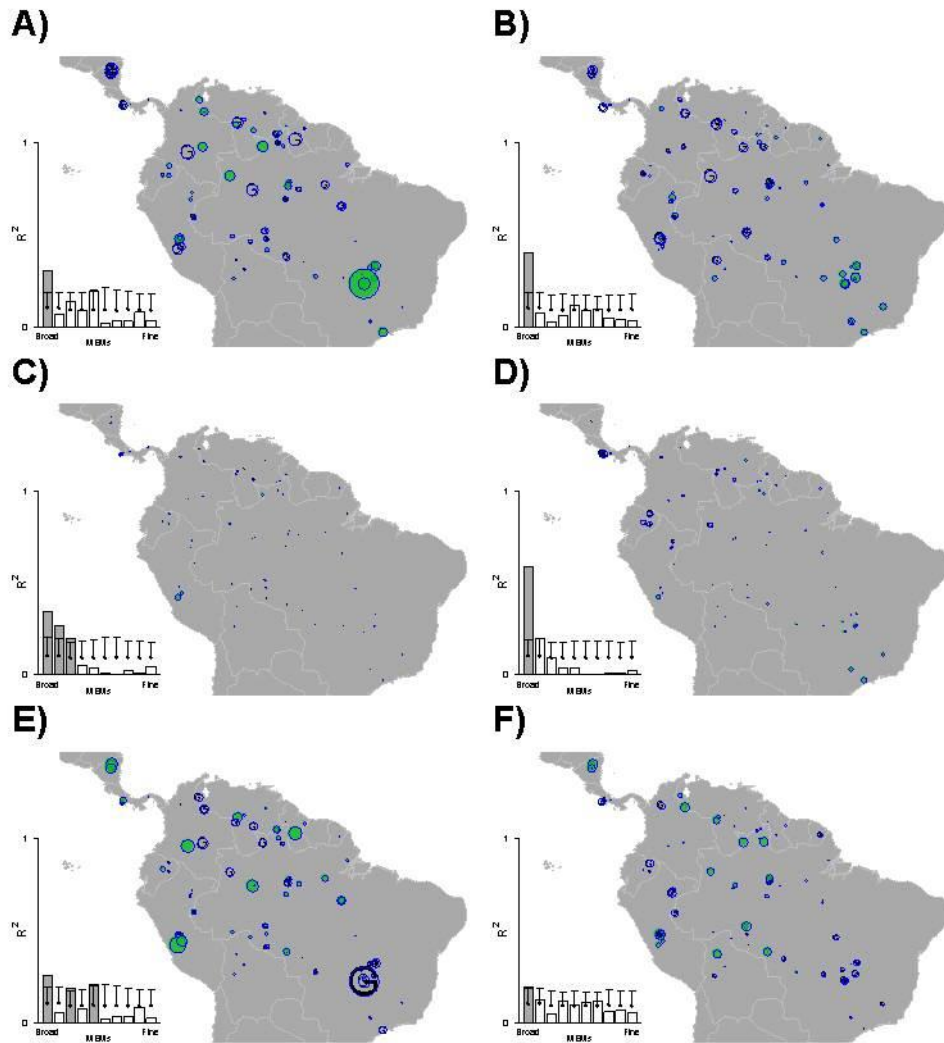


Figure 4: Spatial structure of phenotypic variation in floral traits of *V. sebifera* as summarized by PC1 (map a) and PC2 (map b); variation explained by the five environmental variables outlined in methods (maps c and d); floral variation unexplained by environment-spatial factors (maps e and f). See the figure 3 legend for interpretation of the maps.



## DISCUSSION

In this study we have shown for the widespread unisexual, neotropical tree *V. sebifera* is characterized by a generalist pollinator strategy that phenotypic variation in floral and foliar traits varies significantly at the continental scale. Furthermore, the geographic structure of the phenotypic variation for both foliar and floral traits are diffusely similar as illustrated by two phenotypic groups (defined as green and blue in **Figures 3 and 4**) representative of either an arc formation in West-central South America (blue), or disjunct from the Central Amazon to extra-Amazonian regions such as the western Andes and central America (green). However, no evidence of covariation among reproductive and vegetative phenotypes was found, suggesting that this geographic structure is not necessarily an artefact of genetic constraints (Houle 1991) but rather, perhaps evidence of historical and/or evolutionary processes as has been documented for other widespread neotropical trees (Dick & Heurtz 2008).

Indeed, a significant proportion of the phenotypic variation not accounted for by spatial and/or included environmental data suggests that other abiotic, biotic or biogeographic factors may account for this. For example, given the fact that *V. sebifera* is unisexual, recombination is restricted entirely to outcrossing events making animal vectors an absolute necessity for this tropical tree. As has been shown for self-compatible species, geographic structure in pollinators is not necessarily correlated with floral morphologies (Herrera et al. 2001); however, this has been rarely examined in unisexual species. Due to the dependence on animal vectors to realize recombination in unisexual plants, it may be expected in *V. sebifera* that a substantial amount of the unexplained variation in floral trait may be attributed to undocumented geographic structure in pollinators across the global range of the species. Undoubtedly, Brazilian Atlantic Rainforests, Brazilian Cerrado, Lowland Amazonia, super-humid Chocó forests

of the Andean Pacific slopes and montane forests of Costa Rica do not necessarily host the same set of pollinators. However, integrated taxonomic studies which include autecological studies of the reproductive biology of this and other wide-spread neotropical tree species are needed to answer such questions.

One possible explanation which merits further investigation, is the potential gradient in selection pressures and gene flow which populations may experience from the center to the borders of their distributions (Soulé 1973). Such pressures may indeed be reflected in genetic, and subsequently, phenotypic variation. A central prediction of the marginal population hypothesis is that, due to relatively lower population density, connectivity and compromised environmental quality of a populations occurring along distributional margins genetic variation is predicted to be greater (Futuyma 1986). Indeed, sub-optimal habitat quality along a plant's distributional borders may affect pollinator availability, a result which is shown to be the selective agent for the evolution of auto-compatibility in marginal populations of some bisexual plants (Busch 2005).

If abiotic factors are indeed the principal factor which determine phenological variation in plants, one would expect that reproductive and vegetative traits would not necessarily vary independently. However, if these two groups of phenotypic characters are differentially influenced by both biotic and abiotic factors it would be expected that both classes of trait may suffer divergent selective pressures, as suggested with biological agents such as pollinators (Berg 1960; Gómez & Zamora 1999). In light of this prediction, it would be expected that plants with specialized pollinators should be characterized by tighter phenotypic variation among floral traits which are maintained by the tight plant pollinator specificity (Morgan 2006). Indeed, evidence suggests that basal angiosperm lineages, such as the Myristicaceae, are more frequently characterized by generalist pollination syndromes (Hu et al. 2008). In which case, the absence of

reduced variation in floral phenotypes relative to foliar ones in *V. sebifera* may be explained by its generalist pollination strategy which, by definition, would relax variation across the species' range.

One explanation for the observed geographic structure in phenotypic variation which is diffusely correlated among floral and vegetative traits could be an artifact of ancestral polymorphisms influenced by historical events. For example, traditionally a classic explanation frequently invoked to explain present day patterns of bird diversity across northern South America is the Pleistocene Refuge Theory (Haffer 1969). Prance (1982) subsequently adopted the theory to plants in an effort to explain disjunctions in plants and forests types such as white sands and savannah forest type throughout the greater Amazon basin. Explanations for disjunctions owing to the last glacial maximum were expected to operate approximately only 14,000 years.

However, the complex mosaic of phenotypic variability for *V. sebifera* in northern South and Central America would suggest a more ancient historical signal which predates the Quaternary. As has been suggested for other plant and animal lineages represented in the Amazon basin the Andean orogeny has been repeatedly cited as a main driver of extant biological diversity in the Amazon Basin (Hoorn et al. 2010). Here, we may be seeing this same pattern at the infraspecific level in *V. sebifera*. For instance, the “green” phenotypic (most easily recognized in Figure 3 a) would suggest a pattern reflective of more ancient geological events such as the Andean orogeny or even the formation of the arches throughout western South America some five to three million years ago (Räsänen et al 1990).

Indeed, phylogeographic studies of amphibians reveal signals of ancient geographic barriers which correspond to divisions which may have been imposed due to

the ancient arc like formations now nearly entirely eroded (Lougheed et al. 1999). Due to its unisexual condition, *V. sebifera* most likely suffers from lower recombination rates due to relatively greater rarity of outcrossing events in comparison to bisexual trees (Henslow 1879). Under these circumstances the potential effect of allopatric divergence caused by the orogeny of the largest of these arches the Iquitos Arch, could be reflected by this phenotypic group. However, in order to test this hypothesis, studies of population structure (sensu Dick & Heurtz 2008) should be undertaken in order to determine if the phenotypic variation observed herein has a genetic basis.

Berg's (1960) 'correlation pleiades' hypothesis predicts that pollinator specific dynamics should reflect more conserved floral morphology and uncoupled variation between reproductive and vegetative traits. A central assumption of the hypothesis, if it were to be tested at spatial scales larger than one population, is that pollinator guilds are not spatially structured. Although this study does not provide evidence as to how pollinators of *V. sebifera* may vary over the global range of the species, our results offer partial support for Berg's hypothesis for the following reasons. Firstly, contrary to Berg's predictions, flower traits did not vary more significantly over the range of *V. sebifera*. In fact, contrary to general expectations (Cosacov et al. 2014) environmental variables explained substantially more of the phenotypic variation in flower traits than they did for leaf traits. Secondly, however, our results cannot reject Berg's (1960) subsequent prediction that floral and vegetative traits are decoupled as we report no evidence for significant covariation between the two.

As is the case with many widespread neotropical plant taxa (Holanda et al. 2015), *Virola sebifera* also displays large, continuous variation which results in difficulties in species delimitation. In order to resolve such problems systematic studies integrated with phylogenetic approaches and reproductive biology are necessary.

Interpreting patterns of phenotypic variation across the global range of organisms is necessary for testing hypotheses explaining the mechanisms which promote geographically structured genetic differentiation in organisms (Gould & Johnston 1972; Thorpe 2002; Futuyma 2009). Such patterns have been invoked as evidence for historical isolation and ecological divergence in biogeographic studies (Brown et al. 1991; Vitt et al. 1997; Thorpe et al. 2004; Kaliontzopoulou et al. 2010). In this case, the interpretations here in of the data presented over the global range of *V. sebifera* offer a suite of hypotheses based on biotic (e.g., geographic structure in pollinator guilds) and biogeographic considerations (e.g., Amazonian arch orogenies reflecting ancient geographic barriers) which may be tested in future studies.

## REFERENCES

- Armbruster WS, Di Stilio VS, Tuxill JD, Flores TC, Velasquez JL. 1999.** Covariance and decoupling of floral and vegetative traits in nine neotropical plants: A re-evaluation of Berg's correlation-pleiades concept. *American Journal of Botany* **86**: 39-55.
- Armstrong JE. 1997.** Pollination by deceit in nutmeg *Myristica insipida* (Myristicaceae): Floral displays and the beetle activity at male and female trees. *American Journal of Botany* **84**:1266-1274.
- Armstrong JE, Drummond BA. 1986.** Floral biology of *Myristica fragrans* Houtt (Myristicaceae), the nutmeg of commerce. *Biotropica. American Journal of Botany* **18**:32-38.

**Armstrong JE, Irvine AK. 1989.** Floral biology of *Myristica insipida* (Myristicaceae), a distinctive beetle pollination syndrome. *American Journal of Botany* **76**:86-94.

**Berg RL. 1959.** A general evolutionary principle underlying the origin of developmental homeostasis. *American Naturalist* **93**: 103-105.

**Berg RL. 1960.** The ecological significance of correlation pléiades. *Evolution* **14**: 171-180.

**Brown RP, Thorpe RS, Baez M. 1991.** Parallel within island microevolution of lizards on neighbouring islands. *Nature* **352**: 60-62.

**Busch JW. 2005.** The evolution of self-compatibility in geographically peripheral populations of *Leavenworthia alabamica* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, **92(9)**: 1503-1512.

**Cosacov A, Cocucci AA, Sérsic AN. 2014.** Geographical differentiation in floral traits across the distribution range of the patagonian oil-secreting *Calceolaria polyrhiza*; do pollinators matter? *Annals of Botany* **113**: 251-266.

**Chalcoff VR, Ezcurra C, Aizen MA. 2008.** Uncoupled Geographical Variation between Leaves and Flowers in a South-Andean Proteaceae. *Annals of Botany* **102(1)**: 79-91.

**Dick CW, Heurtz M. 2008.** The complex biogeographic history of a widespread tropical tree species. *Evolution* **62**: 2760-2774.

**Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR. 2006.** Spatial-modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). *Ecological Modelling* **196**: 483-493.

**Futuyma DJ. 1986.** *Evolutionary Biology*. Second Edition. Sinauer Associates, Inc. USA.

**Futuyma DJ. 2009.** *Evolution*. 2a ed. Sinauer Associates Inc., Sunderland.

**Gómez JM, Zamora R. 1999.** Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology* **80(3)**: 796–805.

**Gould SJ, Johnston RF. 1972.** Geographic variation. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* **3**: 457–498.

**Grant V. 1991.** *The evolutionary process*. New York, NY. Columbia University Press.

**Haffer J. 1969.** Speciation in Amazonian forest birds. *Science* **165**: 131-137

**Herrera CM, Sánchez-LaFuente AM, Mendrano M, Guitian J, Cerdá X, Rey P. 2001.** Geographical variation in autonomous self-pollination levels unrelated to pollinator service in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* **88**: 1025-1032.

**Herrera CM, Cerdá X, Garcia BM. 2002.** Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology* **15**: 108-121.

**Herrera CM, Castellanos MC, Medrano M. 2006.** *Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification*. In: Harder, L.D. Barrett, S.C.H. eds. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford: Oxford University Press, 278-294.

**Henslow G. 1879.** On the self-fertilization of plants. *Transaction of the Linnean Biological Society London* **1**: 317–398.

**Holanda ASS, Vicentini A, Hopkins MJG, Zartman CE. 2015.** Phenotypic differences are not explained by pre-zygotic reproductive barriers in sympatric varieties of the *Humiria balsamifera* complex (Humiriaceae). *Plants Systematics and Evolution* **301**: 1767-1779.

**Hoorn C, et al. 2010.** Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution and biodiversity. *Science* **330**: 927-931.

**Hu S, Dilcher DL, Janzen DM, Taylor DW. 2008.** Early steps of angiosperm-pollinator coevolution. *Proceedings of the national Academy of Sciences* **105**:240-245.

**Houle D. 1991.** Genetic covariance of fitness correlates: what genetic correlations are made of and why it matters. *Evolution* **45**: 630– 648.

**Janovec JP. 2000.** *A systematic study of Compsonera (A. DC.) Warb., A Neotropical member of the nutmeg family.* Texas A&M University Dissertation: 1-359.

**Jardim MAG, Mota CG. 2007.** Biologia floral de *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Myristicaceae). *Revista Árvore* **31(6)**: 1155-1162.

**Kaliontzopoulou A, Carretero MA, Llorente, GA. 2010.** Intraspecific ecomorphological variation: linear and geometric morphometrics reveal habitat-related patterns within *Podarcis bocagei* wall lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**: 1234-1244.

**Legendre P, Gauthier O. 2014.** Statistical methods for temporal and space-time analysis of community composition data. *Proceeding of the Royal Society Series* **281**:20132728.



**Lougheed SC, Gascon C, Jones DA, Bogart JP, Boag PT. 1999.** Ridges and rivers: a test of competing hypotheses of Amazonian diversification using a dart-poison frog (*Epiplatys femoralis*). *Proceedings of the Royal Society* **266**:1829-1853.

**Mayr E. 1963.** *Animal Species and evolution*. Harvard University Press. 797p.

**Momose K, et al. 1998.** Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawaka, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *American Journal of Botany* **85**: 1477-1501.

**Morgan MT. 2006.** *Selection on reproductive characters: conceptual foundations and their extension to pollinator interaction*. In LD Harder, SCH Barrett Ecology and evolution of flowers. Oxford University Press, New York.

**Mota CG, Jardim MAG. 2005.** Ecologia da polinização em *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Myristicaceae). *Bol. Para. Emi. Goeldi, série Ciências Naturais* **1(3)**: 7-17.

**Prance GT. 1982.** A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. *Ann. Missouri Bot. Garden* **69**: 594-624.

**Pérez-Barrales R, Pino R, Albaladejo RG, Arroyo J. 2009.** Geographic variation of flower traits in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae): do pollinators matter? *Journal of Biogeography* **36**: 1411-1422.

**Räsänen ME, Salo JS, RJ. 1987.** Fluvial disturbance in the Western Amazon Bains: regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science* **238**: 1398-1401.

**Roche P, Diaz-Burlinson N, Gachet S. 2004.** Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are more reliable? *Plant Ecology* **174**: 37-48.

**Rodrigues WA. 1980.** Revisão taxonômica das espécies de *Virola* Aublet (Myristicaceae) do Brasil. *Acta Amazônica* **10(1)**: 1-127.

**Slatkin M. 1983.** *Genetic background*. In: Futuyma, D. J., Slatkin, M., eds. *Coevolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 14-32.

**Smith AC, Woodhouse RP. 1937.** The American species of Myristicaceae. *Brittonia* **2(5)**: 393-510.

**Soulé ME. 1973.** The epistasis cycle: a theory of marginal populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**: 165-187.

**Steeves RAD. 2011.** *An intrageneric and intraspecific study of morphological and genetic variation in the Neotropical *Compsoeura* and *Virola* (Myristicaceae)*. PhD dissertation, The University of Guelph, Guelph. 295 pp.

**Thorpe RS. 2002.** *Geographic variation*; pp430-435. In: M. D. Pagel (Ed.), *Encyclopedia of Evolution*. Oxford University Press, U.K.

**Thorpe RS, Malhotra A, Stenson AG, Reardon, JT. 2004.** *Adaptation and speciation in Lesser Antillean anoles*. Pp322-344. In *Adaptive Speciation*. (Dieckmann, U., Doebeli, M., Metz, J.A.J. & Tautz, D. Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

**Vitt LJ. 1995.** The ecology of tropical lizards in the Caatinga of northeastern Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History* **1**: 1–29.

**Zapata F, Jiménez I. 2011.** Species delimitation: Inferring gaps in morphology across geography. *Systematic Biology* **61**: 179-194.

**Wilde WJJO. 1991.** The genera of the Myristicaceae as distinguished by their inflorescences and the description of a new genus: *Bicuiba*. *Beitr. Biol. Pflanzen* **66**: 95-125.