

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 21/10/2024.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"



Filogenia de *Rhynchosia* Lour. (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae) e revisão taxonômica das espécies ocorrentes na América do Sul

LUÍSA MARIA DE PAULA ALVES BEZERRA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

Botucatu – SP

2022



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

"Julio de Mesquita Filho"

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE BOTUCATU

Filogenia de *Rhynchosia* Lour. (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae) e revisão taxonômica das espécies ocorrentes na América do Sul

LUÍSA MARIA DE PAULA ALVES BEZERRA

PROF^A DR^A ANA PAULA FORTUNA PEREZ

ORIENTADORA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

Botucatu – SP

2022

B574f Bezerra, Luisa Maria de Paula Alves
Filogenia de *Rhynchosia* Lour. (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae) e revisão taxonômica das espécies ocorrentes na América do Sul / Luisa Maria de Paula Alves Bezerra. -- Botucatu, 2022
203 p.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Botucatu
Orientador: Ana Paula Fortuna Perez

1. Botânica. 2. Fabaceae. 3. Taxonomia Vegetal.
4. Sistemática Vegetal. 5. Conservação. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp.
Biblioteca do Instituto de Biociências, Botucatu. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Dedico esta tese aos meus queridos pais, Mario Eugênio e Olívia, e ao meu irmão Mario. Obrigada por serem o meu porto seguro, por abraçarem os meus sonhos e me incentivarem. Essa conquista é nossa!

Agradecimentos

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado concedida para realização deste trabalho, e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp) pelo recurso destinado ao projeto (Proc. 2015/13386-0).

Agradeço à UNESP e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do *campus* de Botucatu e o Instituto de Biociências do *campus* de Rio Claro, pela minha formação pública, gratuita e de qualidade durante toda a pós-graduação. Agradeço também pelo ambiente de trabalho de excelência e a todos os professores e funcionários.

Agradeço imensamente à minha orientadora, Profa. Dra. Ana Paula Fortuna Perez. Ana, obrigada por abrir os braços para mim há 10 anos em Ouro Preto. Por ter me acolhido, me moldado, me apresentado as *Rhynchosia* e me ensinado por todos esses anos. Com você aprendi a importância do trabalho em colaboração. Aprendi também que uma oportunidade, por menor que possa parecer, pode abrir um universo de possibilidades. Por isso, te agradeço pelas várias oportunidades que você me deu e por acreditar em mim.

Ao Dr. Mohammad Vatanparast e à Dra. Flávia Pezzini, agradeço pela colaboração e por rodarem as análises com excelência.

Agradeço ao Prêmio Rupert Barneby 2020, pela oportunidade de conhecer e estudar a coleção do NYBG. Essa experiência, que foi tão importante para mim e para a construção da minha tese, se tornou ainda mais especial pelo apoio que tive de todos que tão bem me receberam, especialmente o Dr. Benjamin Torke e o Dr. Douglas Daly. Agradeço também ao Danilo Gissi por ter encarado esta jornada comigo.

Aos membros da banca de qualificação e defesa, muito obrigada pela disponibilidade e contribuições. Todas as sugestões propostas contribuíram para enriquecer o meu trabalho.

Agradeço imensamente a todos os curadores dos herbários visitados, dos herbários que enviaram empréstimo e também dos que trocaram mensagens esclarecendo dúvidas e enviaram fotografias.

Agradeço ao “Cajaninae Team” pela parceria, conversas, trocas e aprendizado. É através do trabalho em colaboração que enfrentamos os desafios que emergem com a ciência. Muito obrigada pelo auxílio de todos.

A todos que cederam imagens para incluir nos capítulos, muito obrigada. Agradeço especialmente ao Thiago Cobra e aos membros do iNaturalist que gentilmente me disponibilizaram belíssimas fotos de *Rhynchosia*.

Agradeço ao Klei Sousa por, mais uma vez, ilustrar de maneira impecável os espécimes solicitados.

Às queridas Elisa e Wanderleia, agradeço pela amizade, conversas, pelo trabalho em equipe e pelo auxílio que me deram durante todos esses anos. São amizades e parcerias como essas que tornam os desafios do ambiente acadêmico mais leves. Obrigada, meninas!

Agradeço também aos colegas e técnicos do Herbário BOTU. Aos que já defenderam e não estão mais em Botucatu, aos atuais estudantes ou pós-graduandos, aos alunos de IC e aos técnicos, obrigada pela convivência, pelos cafés da tarde no herbário, pela troca de experiências e por tornarem o nosso laboratório um ambiente saudável e divertido.

Às amigas de Botucatu, especialmente à turma PG-Botânica 2016 (e agregadas), obrigada por terem me recebido tão bem em Botucatu e dividirem tantos momentos especiais comigo. Foram os almoços de domingo, os cafés da tarde, as cervejinhas no Universitário, os “amigo caneca” no final do ano, as festas juninas na casa da Fer... Nós, cada uma de um lugar e com o seu jeitinho, nos tornamos a família e o porto seguro umas das outras em Botucatu. Muito obrigada!

À minha avozinha amada, Dona Nem, aos tios e primos da família Paula Alves e da família Bezerra, obrigada por constituírem a melhor família que alguém poderia ter.

Agradeço ao Samuel, meu namorado e parceiro, por ter estado ao meu lado durante todos esses anos, em todos os momentos. Morar longe das pessoas que a gente ama tem os seus desafios, mas enfrenta-los com o seu apoio, incentivo e estímulo com certeza tornou tudo mais fácil e mais leve. Obrigada pelos vários momentos que você veio ficar comigo pra cuidar de mim e me fazer companhia, por me ajudar a segurar a barra quando a barreira da distância se tornava dolorida demais e por abraçar meus sonhos como se fossem seus. Agradeço também à sua família, por me acolher com tanto carinho.

Ao meu irmão Mário, obrigada por ter sido tão querido e presente durante esta jornada. Pelas conversas quase diárias ao telefone, pelos momentos que você e Luma, minha cunhada querida, estiveram juntos comigo aqui em Botucatu, quando não conseguíamos estar todos juntos em Ouro Preto. Obrigada por poder contar com você para tudo e por ser uma das pessoas que mais vibra com as minhas conquistas e me incentiva a seguir com os meus projetos.

Agradeço aos meus queridos pais, Mario Eugênio e Olivia, por me instruírem, educarem e transmitirem seus valores. Valores estes que me moldaram, me ajudaram a construir senso crítico, a entender o meu lugar de privilégio e a buscar caminhos para construir uma sociedade mais justa e igualitária, sempre me guiando pelo caminho da ética e do respeito. Existe um preço alto por escolher viver longe de casa, mas ao invés de focar no “preço”, vocês sempre

batalharam junto comigo para alcançar as recompensas. Obrigada por serem a minha base e os meus maiores exemplos.

Por fim, agradeço a Deus por me abençoar durante essa jornada e a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste sonho.

“O presente é tão grande, não nos afastemos, não nos afastemos muito, vamos de mãos dadas”

– Carlos Drummond de Andrade.

*Don't you worry, you'll find yourself
Follow your heart, and nothing else
And you can do this, oh baby, if you try
All that I want for you,
Is to be satisfied*

(Simple Man - Lynyrd Skynyrd)

Sumário

	Página
RESUMO.....	13
ABSTRACT	14
INTRODUÇÃO GERAL	15
Família Leguminosae.....	15
Tribo Phaseoleae e subtribo Cajaninae	16
O gênero <i>Rhynchosia</i>	17
Referências.....	20
APRESENTAÇÃO DOS CAPÍTULOS.....	26
CHAPTER I – Taxonomic revision of <i>Rhynchosia</i> Lour. (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae) in South America	27
ABSTRACT	27
RESUMO.....	28
INTRODUCTION	29
HISTORY OF THE GENUS - OSCILLATIONS BETWEEN THE NAMES ASSIGNED TO <i>RHYNCHOSIA</i> AND SECTIONAL DIVISION	30
MATERIAL AND METHODS	32
RESULTS AND DISCUSSION.....	33
Morphology of South American <i>Rhynchosia</i> species.....	33
Taxonomic treatment	37
<i>Rhynchosia</i> Lour.	37
Etymology	38
Geographic distribution, habitat and species number updates	38
Ecology and economic importance	39
Identification Key to South American <i>Rhynchosia</i>	40
1. <i>Rhynchosia arenicola</i> Hassl.	42
2. <i>Rhynchosia balansae</i> Micheli	44
3. <i>Rhynchosia burkartii</i> Fortunato	48
4. <i>Rhynchosia caaguazuensis</i> Hassl.	51
5. <i>Rhynchosia calycosa</i> Hemsl.....	52
6. <i>Rhynchosia clausenii</i> Benth.....	54

7. <i>Rhynchosia corylifolia</i> Mart. Ex Benth.....	57
8. <i>Rhynchosia diversifolia</i> Micheli	61
9. <i>Rhynchosia edulis</i> Griseb.....	66
10. <i>Rhynchosia erythrinoides</i> Schltldl. & Cham.....	73
11. <i>Rhynchosia franciscana</i> L.P. Queiroz & D.B.O.S. Cardoso.....	75
12. <i>Rhynchosia hauthalii</i> (Kuntze) Grear	77
13. <i>Rhynchosia lateritia</i> Burkart.....	80
14. <i>Rhynchosia leucophylla</i> (Benth.) Benth.....	82
15. <i>Rhynchosia lewisii</i> Bezerra & Fort.-Perez	84
16. <i>Rhynchosia lineata</i> Benth.	86
17. <i>Rhynchosia mantaroensis</i> J.F. Macbr.	89
17.1. <i>Rhynchosia mantaroensis</i> var. <i>mantaroensis</i>	90
17.2. <i>Rhynchosia mantaroensis</i> var. <i>cuprinervia</i> Grear.....	91
18. <i>Rhynchosia melanocarpa</i> Grear.....	92
19. <i>Rhynchosia mineira</i> L.M.P. Bezerra & Fort.-Perez.....	96
20. <i>Rhynchosia minima</i> (L.) DC.	97
21. <i>Rhynchosia naineckensis</i> Fortunato	106
22. <i>Rhynchosia phaseoloides</i> (Sw.) DC.....	107
23. <i>Rhynchosia platyphylla</i> Benth.....	113
24. <i>Rhynchosia reticulata</i> (Sw.) DC.	115
25. <i>Rhynchosia rojasii</i> Hassl.....	120
26. <i>Rhynchosia schomburgkii</i> Benth.....	123
27. <i>Rhynchosia senna</i> Gillies ex Hook. & Arn.	125
REFERENCES	130
FIGURES AND TABLE	136
Table 1: Morphological characteristics that distinguish <i>R. erythrinoides</i> , <i>R. melanocarpa</i> and <i>R. naineckensis</i>	136
Figure 1: Morphological characteristics of South American <i>Rhynchosia</i> species	137
Figure 2: Habitat of <i>Rhynchosia</i> species in Brazil	138
Figure 3: Photographs of <i>Rhynchosia</i> species. A–C. <i>R. arenicola</i> . D, E. <i>R. balansae</i> . F. <i>R. clausenii</i> . G–J. <i>R. corylifolia</i>	139
Figure 4: Geographical distribution of <i>Rhynchosia arenicola</i> , <i>R. balansae</i> , <i>R. burkartii</i> and <i>R. caagazuensis</i> in South America.....	140
Figure 5: Detailed structures of <i>Rhynchosia</i> species	141

Figure 6: Geographical distribution of <i>Rhynchosia calycosa</i> , <i>R. clausseii</i> and <i>R. corylifolia</i> in South America	142
Figure 7: Photographs of <i>Rhynchosia</i> species. A–C. <i>R. diversifolia</i> . D–G. <i>R. edulis</i> . H–I. <i>R. erythrinoides</i>	143
Figure 8: Geographical distribution of <i>Rhynchosia diversifolia</i> , <i>R. edulis</i> and <i>R. erythrinoides</i> in South America	144
Figure 9: Geographical distribution of <i>Rhynchosia franciscana</i> and <i>R. lewisii</i> , both species endemic to Bahia state, Brazil	145
Figure 10: Geographical distribution of <i>Rhynchosia hauthalii</i> , <i>R. lateritia</i> , <i>R. leucophylla</i> and <i>R. lineata</i> in South America	146
Figure 11: Photographs of <i>Rhynchosia</i> species. A, B. <i>R. lineata</i> . C–F. <i>R. mantaroensis</i> var. <i>cuprinervia</i> . G–J. <i>R. melanocarpa</i> . K–N. <i>R. minima</i>	147
Figure 12: Geographical distribution of <i>Rhynchosia mantaroensis</i> var. <i>mantaroensis</i> , <i>R. mantaroensis</i> var. <i>cuprinervia</i> , <i>R. melanocarpa</i> and <i>R. mineira</i> in South America	148
Figure 13: Geographical distribution of <i>Rhynchosia minima</i> in South America	149
Figure 14: Geographical distribution of <i>Rhynchosia naineckensis</i> , <i>R. phaseoloides</i> and <i>R. platyphylla</i> in South America	150
Figure 15: Photographs of <i>Rhynchosia</i> species. A–C. <i>R. phaseoloides</i> . D. <i>R. platyphylla</i> . E–H. <i>R. reticulata</i> . I–J. <i>R. schomburgkii</i> . K–L. <i>R. senna</i>	151
Figure 16: Geographical distribution of <i>Rhynchosia reticulata</i> , <i>R. rojasii</i> , <i>R. schomburgkii</i> and <i>R. senna</i> in South America	152

CHAPTER II – Phylogeny of the remarkable genus <i>Rhynchosia</i> Lour. (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae)	153
ABSTRACT	153
INTRODUCTION	154
MATERIAL AND METHODS	155
Taxon Sampling	155
DNA extraction, amplification and sequencing	155
Alignment and phylogenetic analysis	156
RESULTS AND DISCUSSION	156
FINAL CONSIDERATIONS	161
REFERENCES	162
FIGURES AND TABLE	165
Table 1	165
Figure 1: Morphological diversity in the Cajaninae subtribe	177

Figure 2: A scheme of the phylogenetic tree for *Rhynchosia* and others representatives of Cajaninae subtribe from maximum likelihood analysis of plast DNA dataset (*rpl32-trnL* and *trnQ-5' rps16*)..... 178

CHAPTER III: A new species of <i>Rhynchosia</i> (Leguminosae, Papilionoideae) from Bahia State, Brazil	182
ABSTRACT	182
INTRODUCTION	182
MATERIAL AND METHODS.....	183
TAXONOMY	183
<i>Rhynchosia lewisii</i> Bezerra & Fort.-Perez, spec. nov.....	183
Additional Specimens Examined (Paratypes).....	184
Distribution and habitat	184
Phenology	185
Etymology.....	185
Conservation status	185
Taxonomic comments.....	185
Key to the species of <i>Rhynchosia</i> occurring in Bahia State, Brazil.....	186
ACKNOWLEDGMENTS	186
REFERENCES	186
FIGURES AND TABLE	189
Table 1	189
Figure 1: <i>Rhynchosia lewisii</i>	190
Figure 2: <i>Rhynchosia lewisii</i>	191
Figure 3: Comparative morphological features of <i>Rhynchosia lewisii</i> and <i>R. phaseoloides</i>	192
Figure 4: Distribution map of <i>Rhynchosia lewisii</i>	193
 CHAPTER IV: <i>Rhynchosia mineira</i> (Leguminosae: Papilionoideae), a new and critically endangered species from Minas Gerais, Brazil	194
SUMMARY	194
INTRODUCTION	194
MATERIALS AND METHODS	195
TAXONOMIC TREATMENT.....	195
<i>Rhynchosia mineira</i> L.M.P.Bezerra & Fort.-Perez sp. nov.	195

Recognition.....	196
Distribution.....	196
Specimen examined.....	196
Habitat.....	196
Conservation status.....	196
Phenology.....	197
Etymology.....	197
Key to the species of <i>Rhynchosia</i> in Minas Gerais, Brazil.....	197
ACKNOWLEDGMENTS.....	197
REFERENCES.....	197
FIGURES.....	200
Figure 1: <i>Rhynchosia mineira</i>	200
Figure 2: <i>Rhynchosia mineira</i> . Details of stem, inflorescence and fruits.....	201
Map 1. Distribution map of <i>Rhynchosia mineira</i>	202
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	203

Resumo

Rhynchosia Lour. é o maior e mais diverso gênero da subtribo Cajaninae (Leguminosae, Phaseoleae), compreendendo aproximadamente 230 espécies com distribuição pantropical. A África é o seu principal centro de distribuição, com cerca de 140 espécies, seguido pelo continente americano, onde é registrada a ocorrência de 55 espécies. A revisão taxonômica mais recente para o gênero foi realizada em 1978, que tratou as espécies neotropicais e reconheceu 26 espécies para a América do Sul. Os representantes de *Rhynchosia* apresentam uma grande diversidade morfológica e, ainda assim, sua delimitação sempre foi dificultada pela uniformidade de alguns táxons, bem como pela semelhança com outros representantes de Cajaninae. Estudos de filogenia molecular reconhecem a monofilia da subtribo Cajaninae e suportam o para e/ou polifiletismo de *Rhynchosia*. No entanto, tais trabalhos utilizaram uma baixa amostragem deste gênero bem como dos membros da subtribo como um todo e, por isto, estes resultados não são conclusivos. Considerando que o último estudo taxonômico que englobou as espécies ocorrentes na América do Sul encontra-se desatualizado e que a delimitação de alguns táxons permanece problemática, esta tese apresenta uma revisão taxonômica para as espécies sul-americanas de *Rhynchosia*. Também foi realizada uma filogenia do gênero utilizando uma ampla amostragem de táxons de *Rhynchosia* bem como de representantes de Cajaninae, abrangendo toda a sua distribuição geográfica. Foram registradas 27 espécies de *Rhynchosia* para a América do Sul, sendo duas novas espécies aqui descritas, e seis novas sinonimizáveis e 50 lectotipificações (30 destas de segundo passo) foram propostas. Este trabalho também inclui uma chave de identificação para as espécies sul-americanas, descrição dos táxons, informações das espécies tipo e sinônimos bem como dados de distribuição geográfica e habitat. Foi acessado o estado de conservação das espécies e cinco delas foram classificadas dentro das categorias ameaçadas. As espécies sul-americanas de *Rhynchosia* ocorrem preferencialmente em ambientes do domínio Cerrado e a maioria são amplamente distribuídas na América do Sul, sendo apenas *R. franciscana*, *R. lewisii* e *R. mineira* endêmicas. Os resultados filogenéticos corroboram os estudos anteriores, suportando o monofiletismo de Cajaninae e o polifiletismo de *Rhynchosia*, que emergiu em seis linhagens diferentes, uma delas representada apenas por *R. volubilis*, espécie-tipo do gênero, com outra espécie asiática. Os resultados aqui apresentados, juntamente com novas análises que estão em andamento, irão apoiar uma nova proposta de classificação que será refletida pelas relações filogenéticas dos representantes de *Rhynchosia* com os demais táxons da subtribo Cajaninae.

Abstract

Rhynchosia Lour. is the largest and most diverse genus of Cajaninae subtribe (Leguminosae, Phaseoleae), comprising approximately 230 species with a pantropical distribution. Africa is its main distribution center, with about 140 species, followed by the American continent, where 55 species are recorded. The most recent taxonomic revision for the genus was carried out in 1978, which treated Neotropical species and recognized 26 species for South America. *Rhynchosia* taxa present a great morphological diversity but even so its delimitation has always been difficult due to the uniformity of some taxa, as well as the similarity with other representatives of Cajaninae. Molecular phylogeny studies support the monophyly of the subtribe and show a poly and/or paraphyletic *Rhynchosia*. However, as it included a low sampling of *Rhynchosia* and Cajaninae taxa as a whole, these results have not been clarified. Considering that the last taxonomic study that included the species occurring in South America is several decades old and the delimitation of taxa remains problematic, this thesis presents a taxonomic review for the South American species of *Rhynchosia*. A phylogeny of the genus was also performed using a dense sampling of *Rhynchosia* taxa as well as representatives of Cajaninae, covering its entire geographic distribution. Twenty-seven species of *Rhynchosia* were recorded for South America, two of which are new and are here described, and six new synonymizations and 50 lectotypifications (30 of which are second-step) were proposed. This study also includes an identification key to the South American taxa, full morphological descriptions, information about type specimens and synonyms as well as data of geographical distribution and habitat. The conservation status of the species was accessed and five of them were classified into the threatened categories. South American species of *Rhynchosia* preferentially occur in environments of Cerrado domain and most of them are widely distributed in South America, only *R. franciscana*, *R. lewisii* and *R. mineira* being endemic. Our results corroborate the previous studies, supporting a monophyletic Cajaninae and a polyphyletic *Rhynchosia*, which emerged as six different lineages, one of them represented by *R. volubilis*, the type species of the genus, with other Asian species. The results presented here, together with new analyzes that are in progress, will support a new classification proposal that will be reflected by the phylogenetic relationships of *Rhynchosia* with Cajaninae taxa.

herbarium species, it is assumed that an accurate check of the identity of the sampled species has not been carried out. Even so, the results referring to representatives of the Cajaninae subtribe are quite similar to our results presented here.

In the phylogenetic tree of Kates et al. (2022) the genera *Eriosema*, *Femingia* and *Adenodolichos* were resolved as monophyletic. A species of *Dunbaria* emerged separately from the others, together with *Erythrina* L., and *R. aurea* (Willd.) DC. emerged embedded within *Cajanus*, but we believe that may have resulted from misidentified materials. Furthermore, the study of Kates et al. (2022) corroborates our results on the close relationship of *Eriosema* with *R. clivorum* and also supports the Asian species *R. volubilis* *R. dielsii* together with *R. acuminatifolia* Makino, that we did not sample, as a separate clade and sister of *Dunbaria*.

Additionally, Kates et al. (2022) analysis endorsed our results by showing that the species of *R.* sect. *Arcyphyllum* are closely related, as well as some Neotropical species currently placed in the *R.* sect. *Copisma*, specially that characterized by presenting bicolored seeds (currently placed in the informal series two of Grear [1978]).

Our study represents the most complete and comprehensive phylogeny of *Rhynchosia* as well as the subtribe Cajaninae as a whole. Our results confirmed the polyphyly of *Rhynchosia* in relation to *Paracalyx*, *Bolusafra* and *Chrysoscias*; and also *R. volubilis*, type species of the genus, emerged as a separate clade together with *R. dielsii*. Furthermore, it elucidated the infrageneric relationships in *Rhynchosia sensu lato* as well as the generic relationships between the subtribe genera.

Final considerations

This study is part of a large project developed by a network of researchers called Cajaninae Phylogeny Working Group. The results presented here, as well as other analyzes that are being carried out, will support a large-scale work that aims a new classification proposal for the Cajaninae subtribe. In the further studies we will also include divergence time analysis to determine the timing of diversification within the subtribe and to explain the biogeographic history.

References

- Baker, J.G. 1922. Revision of South African species of *Rhynchosia*. *Bothalia* 1: 113–138.
- Bentham, G. 1862. *Flora Brasiliensis* 15(1B): 201–203.
- Bezerra, L.M.P.A., Cândido, E.S., Vargas, W., Servilha, J.H., Monteiro, T.C. & Fortuna-Perez, A.P. 2019 O gênero *Rhynchosia* Lour. (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae) no Brasil. *Rodriguésia* 70: e04332017. 201.
- Bouckaert, R., Vaughan, T.G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G. Kühnert, D., De Maio, N., Matschiner, M., Mendes, F.K., Müller, N.F., Ogilvie, H.A., du Plessis, L., Poppinga, A., Rambaut, A., Rasmussen, D., Siveroni, I. 2019. BEAST 2.5: an advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLOS Computational Biology* 15(4): e1006650.
- Bruneau, A., Doyle, J.L. & Doyle, J.J. 1995. Phylogenetic relationships in Phaseoleae: evidence from chloroplast restriction site characters. In: Crisp MD, Doyle JJ, eds. *Advances in legume systematics. Part 7. Phylogeny*. Kew. Pp. 309–330.
- Cândido, E.S., Vatanparast, M., Vargas, W., Bezerra, L.M.P.A., Lewis, G.P., Mansano, V.F., Simões, A.O., Silva, M.J., Stirton, C., Tozzi, A.M.G.A. & Fortuna-Perez, A.P. 2020 Molecular phylogenetic insights into the Evolution of *Eriosema* (Fabaceae): a recent tropical savanna-adapted genus. *Botanical Journal of the Linnean Society* 20: 1–21.
- Egan, A.N., Vatanparast, M. & Cagle, W. 2016. Parsing polyphyletic *Pueraria*: delimiting distinct evolutionary lineages through phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 104: 44–59.
- Germishuizen G. 2000. Fabaceae (Leguminosae). In: O.A. Leistner (ed). *Seed plants of Southern Africa: families and genera*. *Strelitzia* 10: 262-303.
- Grear, J.W. 1970. A revision of the american species of *Eriosema* (Leguminosae-Lotoideae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 20: 1–98.
- Grear, J.W. 1978. A revision of the New World species of *Rhynchosia* (Leguminosae-Faboideae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 31: 1–168.
- Jaca, T.P. 2017. Revision of *Rhynchosia*: Sections *Arcyphyllum*, *Chrysoscias*, *Cyanospermum* and *Polytropia* (Phaseoleae, Fabaceae) in South Africa. Master dissertation. University of Johannesburg, Johannesburg. 146p.

- Jaca, T.P., Boatwright, J.S. & Moteetee, A.N. 2018. Taxonomic studies of the genus *Rhynchosia* Lour. (Phaseoleae, Fabaceae) in South Africa: A review of section *Chrysoscias*. *South Africa Journal of Botany* 117: 119–133.
- Kajita, K., Ohashi, H., Tateishi, Y., Bailey, C.D. & Doyle, J.J. 2001. *rbcL* and legume phylogeny, with particular reference to Phaseoleae, Millettieae, and allies. *Systematic Botany* 26: 515–536.
- Katoh, K. & Standley, D.M. 2013. “MAFFT: Iterative Refinement and Additional Methods.” *Methods in Molecular Biology Multiple Sequence Alignment Methods*, Pp. 131-146.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Mentjies, P. & Drummond, A. 2012. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28 (12): 1647–1649.
- Lackey J.A. 1981. Phaseoleae. Pages 301–335 in RM Polhill, PH Raven, eds. *Papilionoideae. Advances in legume systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Larsson, A. 2014. “AliView: a Fast and Lightweight Alignment Viewer and Editor for Large Datasets”. *Bioinformatics* 30 (22): 3276–3278.
- LPWG (The Legume Phylogeny Working Group). 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66: 44–77.
- Manyelo, T.S. 2014. A phylogenetic study of South African species of *Rhynchosia* (Phaseoleae, Fabaceae). Master dissertation. University of Johannesburg. 86p.
- Moteetee, A. & van Wyk, B.-E 2006. A revision of the genus *Bolusafr*a (tribe Phaseoleae, Fabaceae). *South African Journal of Botany* 72: 604–608.
- Moteetee, A.N., Boatwright, J.S. & Jaca, T.P. 2012. A review of *Rhynchosia* section *Cyanospermum* (Phaseoleae, Fabaceae) in South Africa. *South Africa Journal of Botany* (81): 124–127.
- Moteetee, A.N., Boatwright, J.S. & Jaca, T.P. 2014. A Review of *Rhynchosia* Section *Polytropia* (Phaseoleae, Fabaceae) and a New Species from the Western Cape Province, South Africa. *Systematic Botany* 39(4): 1127–1131.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G. & Suchard, M.A. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67: 901–904.

Schrire, B.D. 2005. Tribe Phaseoleae. In G. Lewis, B.D. Schrire, B. Mackinder & M. Lock (eds.) Legumes of the world. Royal Botanic Gardens, Kew. Pp. 393–431.

Shaw, J., Lickey, E.B., Schilling, E.E. & Small, R.L. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: The tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* 94: 275–288.

Van Der Maesen, L.J.G. 1998. Revision of the genus *Dunbaria* Wight & Arn. (Leguminosae, Papilionoideae). Agricultural University. Netherlands, Wageningen. Pp. 5–107.

Key to the species of *Rhynchosia* occurring in Bahia State, Brazil

1. Corolla's length 35–39 mm long*R. franciscana*
– Corolla up to 15 mm long 2
2. Punctiform glands in both surfaces of the leaflet*R. minima*
– Punctiform glands just in abaxial surface of the leaflet 3
3. Racemose inflorescence; Calyx lobes exceeding the length of the corolla *R. reticulata*
– Paniculate inflorescence; Calyx lobes not exceeding the length of the corolla 4
4. Stipels present 5
– Stipels absent 6
5. Bulbous-base trichomes present in leaves, flowers and fruits; fruit not constricted between seeds *R. edulis*
– Bulbous-base trichomes absent; fruit constricted between seeds*R. melanocarpa*
6. Stipules persistent; pedicels 3–5 mm long; fruit not constricted between seeds; bicolored seeds yellow–orange and black *R. lewisii*
– Stipules deciduous; pedicels 0.5–1 mm long; fruit with constriction between seeds both by margins and valves; bicolored seeds red and black*R. phaseoloides*

Acknowledgments

The authors acknowledge the financial support from FAPESP (process 2015/13386-0) and CNPq (process 400567/2016- 4) to Ana Paula Fortuna-Perez and from CAPES for a PhD scholarship to the first author. We are also grateful to Klei Souza for preparing the illustration; to L. C. Marinho for the photos of the living plant; to the curators of the visited herbaria (especially those of UB and ALCB) for providing access to their collections; and to one anonymous reviewer and L.P. Queiroz for comments on an early version of this work.

References

- Bentham, G. (1837) *Commentationes de leguminosarum generibus*. Sollinger, Vienna.
- Bentham, G. (1862) *Flora Brasiliensis* 15 (1B): 1–201.
- Bezerra, L.M.P.A., Candido, E.S., Vargas, W., Servilha, J.W., Monteiro, T.C. & Fortuna-Perez, A.P. (in press) O gênero *Rhynchosia* (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae) no Brasil. *Rodriguesia*.

- Cândido, E.S. (2018) Sistemática de *Eriosema* (Leguminosae: Papilionoideae, Phaseoleae): Sinopse Taxônomica de *Eriosema* no Brasil e Filogenia. PhD thesis. Universidade Estadual de Campinas – SP, Brazil.
- Cristaldo, A.C.M. (2008) Os Gêneros *Eriosema* (DC.) DESV. e *Rhynchosia* Lour. (Leguminosae – Papilionoideae – Phaseoleae) em Mato Grosso do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, 49 pp.
- Candolle, A.P. (1825) Phaseoleae. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 2: 381–388.
- Desvaux, N.A. (1826) *Euriosma*. *Annales des Sciences Naturelles* (Paris) 9: 421.
- Elliott, S. (1818) *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 1 (2): 371–372.
- Endlicher, S.L. (1840) *Genera Plantarum* (Endlicher) 2: 1300.
- ESRI. (2016) *ArcGIS*. Redlands, California: Environmental Systems Resource Institute.
- Grear, J.W. (1978) A revision of the New World species of *Rhynchosia* (Leguminosae, Faboideae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 31: 1–168.
- Fortunato, R.H. (1982) Una nueva especie del género *Rhynchosia* (Leguminosae). *Darwiniana* 24: 497–498.
- Hirt, A.P.M. & Flores, A.S. (2012) O gênero *Rhynchosia* Lour. (Leguminosae–Papilionoideae) no estado de Roraima, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 10: 192–197.
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee (2017) *Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria*. Version 13. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. Available from: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (accessed 27 March 2019).
- Kirkbride, J.H., Gunn, C.R. & Weitzman, A.L. (2003) Fruits and seeds of genera in the subfamily Faboideae (Fabaceae). U.S. Department Agriculture. *Technical Bulletin* 1890: 1–212.
- Lewis, G.P. (1987) *Legumes of Bahia*. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Lewis, G.P., Schrire, B.D., Mackinder, B.A. & Lock, M. (2005) *Legumes of the world*. The Royal Botanic Gardens, Kew.

- Loureiro, J. (1790) Plantas in regno Cochinchina Nascentes. *Flora Cochinchinensis* 2: 460.
- Meyer, E.H.F. (1835) 1: 132.
- Queiroz, L.P., Sena, T.S.N. & Costa, M.J.S.L. (1996) Flora vascular da Serra da Jibóia, Santa Terezinha - Bahia. I: O Campo Rupestre. *Sitientibus* 15: 27–40.
- Queiroz, L.P. (2009) Leguminosas da Caatinga. Universidade Estadual de Feira de Santana. Feira de Santana, Bahia.
- Queiroz, L.P. & Cardoso, D.B.O.S. (2018) A New Large-Flowered Species of *Rhynchosia* (Leguminosae) from the Brazilian Caatinga Seasonally Dry Woodlands. *Systematic Botany* 43 (4): 975–979. <https://doi.org/10.1600/036364418X697607>
- Schultes, L.E. (1976) Hallucinogenic Plants. Available from: <http://www.holybooks.com/wp-content/uploads/Hallucinogenic-Plants-AGolden-Guide.pdf> (accessed 27 March 2019)
- Singh, B.N. (2012) Concepts of species and modes of speciation. *Current Science* 103 (7): 784–790.
- Sobrinho, J.G.C. & Queiroz, L.P. (2005) Composição florística de um fragmento de mata atlântica na Serra da Jibóia, Santa Terezinha, Bahia, Brasil. *Sitientibus Série Ciências Biológicas* 5 (1): 20–28.
- Swartz, O. (1788) *Nova Genera et Species Plantarum seu Prodromus*. 105 pp.
- Thiers, B. (2018 [continuously updated]) *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed 30 November 2018)
- Torrey, J. & Gray, A. (1838) *A Flora of North America: containing abridged descriptions of all the known indigenous and naturalized plants growing north of Mexico*. Wiley and Putnam, New York, 284 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.9466>

Considerações finais

Este trabalho consiste na mais completa e recente revisão taxonômica de espécies de *Rhynchosia* ocorrentes na América do Sul. Também apresenta a primeira e abrangente filogenia molecular do gênero, utilizando uma densa amostragem de táxons de *Rhynchosia* bem como de representantes de Cajaninae, abrangendo toda a sua distribuição geográfica.

Para isto, foram feitas visitas a diferentes herbários, coletas em campo pelo Brasil, o maior centro de diversidade de *Rhynchosia* na América do Sul, e consultas bibliográficas da literatura relevante. Além disso, foi realizada uma otimização de protocolo para extração e amplificação do DNA (principalmente representantes herborizados) de táxons de *Rhynchosia*, da subtribo Cajaninae como um todo e do grupo externo.

Foram registradas 27 espécies de *Rhynchosia* para a América do Sul, sendo duas novas espécies para a ciência, e foram propostas seis novas sinonimizicações e 50 lectotipificações (30 destas de segundo passo). Os resultados filogenéticos realizados corroboraram os estudos anteriores, suportando o monofiletismo de Cajaninae e o polifiletismo de *Rhynchosia*, que emergiu em seis linhagens diferentes, uma delas representada apenas pela espécie-tipo do gênero com outra espécie asiática.

Os resultados aqui apresentados irão embasar uma nova proposta de classificação para a subtribo Cajaninae. Para isto, análises de dados combinados para os marcadores nucleares e de cloroplastos bem como análises de datação molecular estão sendo realizadas para melhor compreensão da sistemática de toda a subtribo.