

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MICHELI CRISTINA DIAS

**CARACTERIZAÇÃO DO PLASTOMA DE *Bactris riparia* Mart. e ANÁLISES
COMPARATIVAS COM A SUBTRIBO Bactridinae (Cocoseae, Arecaceae)**

CURITIBA

2021

MICHELI CRISTINA DIAS

**CARACTERIZAÇÃO DO PLASTOMA DE *Bactris riparia* Mart. e ANÁLISES
COMPARATIVAS COM A SUBTRIBO Bactridinae (Cocoseae, Arecaceae)**

Monografia apresentada como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas, Curso de Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof.^a Dr.^a Leila do Nascimento Vieira

CURITIBA

2021

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho:

À minha avó Zelia,

À Lia,

À Mary E. Pearson,

A todo aquele que estiver sentindo que está viajando há tempo demais e que por isso já se esqueceu do caminho de volta para casa.

AGRADECIMENTOS

Quando entrei nesta jornada certamente não poderia estar mais enganada do curso que esta história seguiria. Foi uma viagem longa demais em que tanto se foi perdido e obrigado a ser esquecido. Por isso, agradecer é muito pouco se comparado a tudo o que você, minha avó Zelia, fez por mim. Apesar de todas as desventuras, eu jamais estive sozinha, porque você sempre esteve comigo, em alguns momentos mesmo que não presencialmente. Eu tenho tanto orgulho de você, de quem você é e de como você consegue tratar o mundo com tanta compaixão, ainda que ele lhe tenha sido tão pouco gentil ao longo dos anos. Eu te amo mais do que jamais acreditei ser possível amar alguém.

Serei eternamente grata à Lia. Você é a minha alegria e veio para mim quando eu mais precisava. O amor que eu tenho o privilégio de receber de você é grandioso e espero poder retribuí-lo pelo tempo que me for possível. Você é única.

Agradeço à Mary E. Pearson por ter me mostrado o caminho de volta para casa. As circunstâncias que envolvem o dia que conheci seus livros não são nada convencionais e faltam páginas para contá-las, mas posso resumi-las com um enorme *Paviamma* (Gratidão). Suas histórias, personagens e o mundo dos Remanescentes me resgataram. Obrigada por todas as mensagens de carinho e conforto. Saber que eu te inspiro deu um novo significado para a minha história.

Também tenho que agradecer à Dr.^a Leila do Nascimento Vieira, minha orientadora. Obrigada por ter me tratado com tanto respeito e me provado que é possível sim ser um profissional de excelência sem perder a melhor parte da nossa espécie: a empatia.

Preciso também agradecer ao Dr. Hugo Pacheco de Freitas Fraga e Me. Michelle Estefanía Zavala Páez por todo o apoio que me deram ao longo desta jornada. Agradecimentos ao Dr. Charles Roland Clement e a João Bosco Duarte Cintrão do INPA (Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas) e à Dra. Doriane Picanço Rodrigues da UFAM (Universidade Federal do Amazonas) pela colaboração na realização deste trabalho.

EPÍGRAFE

Mais três dias.
Quando você achar que está no fim de sua corda,
dê a si mais três dias.
E então mais três.
Às vezes, você vai descobrir que a corda é mais longa do que você pensava.

Mary E. Pearson

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 – REPRESENTAÇÃO GRÁFICA DO PLASTOMA DE <i>B. riparia</i>	17
FIGURA 2 – COMPARAÇÃO DAS JUNÇÕES LSC, IR E SSC DOS PLASTOMAS DE BACTRIDINAE.....	19
FIGURA 3 – ALINHAMENTO MÚLTIPLO DOS PLASTOMAS DE ESPÉCIES DE BACTRIDINAE.....	20
FIGURA 4 – FILOGENIA POR MÁXIMA VEROSSIMILHANÇA DE BACTRIDINAE	21

RESUMO

A subtribo Bactridinae corresponde a aproximadamente 20% da flora de palmeiras nativas do Neotrópico e, como outros grupos da família Arecaceae, encontra-se em situação de alarmante vulnerabilidade diante do cenário de crescente perda de biodiversidade global e mudanças climáticas. Uma vez que a divulgação de novas informações sobre a flora é considerada uma medida de conservação de acordo com a Convenção da Diversidade Biológica (CDB) e os dados de plastomas se provaram úteis na pesquisa de muitos campos biológicos, este estudo sequenciou e caracterizou o plastoma completo de *Bactris riparia* e posteriormente realizou análises genômicas comparativas compreendendo *B. riparia* e outras quatro espécies de Bactridinae obtidas do Genbank. O plastoma exibiu um tamanho total de 156.575 pb e a típica estrutura quadripartida das angiospermas. O conteúdo gênico compreendeu 86 genes codificadores de proteínas (CDS), 38 tRNAs e 8 rRNAs. O conteúdo GC total foi de 37,5%. As análises comparativas indicaram que a estrutura, a sintonia e as dinâmicas IR / SC dos plastomas da subtribo Bactridinae são, em geral, altamente conservadas. Contudo, um rearranjo estrutural, correspondente a uma inversão de 4.6 kb, foi observado em *A. aculeatum* e *A. murumuru*, mas não nas demais espécies da subtribo. A primeira árvore filogenômica de Bactridinae corroborou o monofiletismo de *Bactris* e apontou para a relação de grupo irmão entre *Astrocaryum* e *Bactris*. Por fim, estes novos dados genômicos de *B. riparia* (MZ823390) possibilitarão mais descobertas sobre a diversidade, aplicações nas vidas humanas, história evolutiva e conservação das palmeiras.

Palavras-chave: Plastoma. Bactridinae. *Bactris*. Genômica comparativa.

ABSTRACT

The subtribe Bactridinae corresponds approximately to 20% of native neotropical palm flora and, as other groups of the Arecaceae family, is in an alarming vulnerability position in the scenario of growing global biodiversity loss and climate changes. Once the release of new information about flora is considered a conservation measure according to the Convention on Biological Diversity (CBD) and plastome data have proved to be useful in the research of many biological fields, this study sequenced and characterized the complete plastome of *Bactris riparia* and subsequently performed comparative genomic analysis comprising *B. riparia* and other four Bactridinae species retrieved from Genbank. The plastome exhibited a total size of 156,575 bp and the typical quadripartite Angiosperm structure. The gene content comprised 86 protein-coding genes (CDS), 38 tRNAs, and 8 rRNAs. The overall GC content was 37.5%. The comparative analysis indicated that structure, synteny, and IR/SC dynamics of subtribe Bactridinae plastomes are in general highly conserved. However, a structural rearrangement, corresponding to a 4.6 kb inversion, was observed in *A. aculeatum* and *A. murumuru*, but not in the other species of the subtribe. The first phylogenomic tree of Bactridinae corroborated the monophyly of *Bactris* and pointed to the sister group relationship between *Astrocaryum* and *Bactris*. Lastly, these new genomic data of *B. riparia* (MZ823390) will enable further findings regarding the diversity, applications in human lives, evolutionary history, and conservation of palms.

Keywords: Plastome. Bactridinae. *Bactris*. Comparative genomics.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	10
1.1 CONTEXTO E PROBLEMA	10
1.2 OBJETIVOS	12
1.2.1 Objetivo Geral.....	12
1.2.2 Objetivos Específicos.....	12
2 REVISÃO DE LITERATURA	12
2.1 <i>Bactris riparia</i> : MORFOLOGIA, DISTRIBUIÇÃO E IMPORTÂNCIA ECONÔMICA	12
2.2 SUBTRIBO BACTRIDINAE: INFERÊNCIAS FILOGENÉTICAS.....	12
2.3 PLASTOMA.....	13
3 MATERIAL E MÉTODOS	14
3.1 MATERIAL VEGETAL E EXTRAÇÃO DE DNA	14
3.2 SEQUENCIAMENTO, MONTAGEM E ANOTAÇÃO DO PLASTOMA	14
3.3 ANÁLISES COMPARATIVAS ESTRUTURAIS.....	15
3.4 ANÁLISE FILOGENÉTICA.....	15
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	16
4.1 CARACTERÍSTICAS GERAIS DO PLASTOMA DE <i>B. riparia</i>	16
4.2 JUNÇÕES IR/SC.....	16
4.3 REARRANJOS ESTRUTURAIS	19
4.4 ANÁLISE FILOGENÉTICA.....	20
5 CONCLUSÃO	21
REFERÊNCIAS	22
APÊNDICE 1 - CONTEÚDO GÊNICO DO PLASTOMA DE <i>B. riparia</i>	32

1 INTRODUÇÃO

1.1 CONTEXTO E PROBLEMA

As palmeiras (família *Arecaceae*), ícones das paisagens tropicais, formam um grupo econômica e ecologicamente importante de 2500 espécies com notável diversidade e abundância no Neotrópico (Dransfield *et al.*, 2008; Tregear, Rival e Pintaud, 2011). Com extrema riqueza de formas de vida contemplando desde pequenos arbustos até grandes árvores, a família presta importantes serviços ecossistêmicos aos ambientes em que ocorrem: de provisão, fornecendo alimento, medicamentos e matéria prima; de suporte e regulação, contribuindo para a manutenção da biodiversidade; e culturais, permitindo o lazer, a espiritualidade e a identidade de vários grupos humanos (Cámara-Leret *et al.*, 2014, 2017; Herminia *et al.*, 2020; Muniz *et al.*, 2020; Muscarella *et al.*, 2020).

Segundo Corlett (2020), a perda de biodiversidade e as mudanças climáticas, dilemas retroalimentativos característicos do Antropoceno, alertam para eventuais e drásticas transformações na Biosfera. Do total de organismos que recobrem o globo, estima-se que aproximadamente 30-44% das plantas terrestres estejam ameaçadas de extinção (Bachman, Nic Lughadha e Rivers, 2018) e que os trópicos configuram as zonas de alarmante vulnerabilidade frente às ações humanas sobre os ambientes naturais (Barlow *et al.*, 2018). Deste modo, as palmeiras encontram-se em posição de notável perigo, uma vez que possuem distribuição fortemente influenciada pelo clima (Vedel-Sørensen *et al.*, 2013), predominam nos ecossistemas tropicais (Muscarella *et al.*, 2020; Steege, Ter *et al.*, 2013) e não tem, nas condições climáticas atuais e possivelmente futuras, salvaguardada sua diversidade filogenética pela rede existente de Áreas de Proteção (Velazco *et al.*, 2020).

Assim, mediante tamanha relevância, as palmeiras tornaram-se o foco de muitas pesquisas, que lhe agregaram uma vasta literatura ao longo dos anos, tornando-as modelo para estudos sobre floresta tropical (Faurby *et al.*, 2016). Entretanto, como grande parte destes esforços concentraram-se no relacionamento dos grandes grupos de *Arecaceae*, as relações filogenéticas em níveis taxonômicos mais baixos permaneceram com algumas incongruências, sendo este o caso da subtribo *Bactridinae* (Baker e Dransfield, 2016).

Bactridinae (Cocoseae, Arecaceae), constituída por 5 gêneros (*Acrocomia* Mart., *Aiphanes* Willd., *Astrocaryum* G. Mey., *Bactris* Jacq. ex Scop. e *Desmoncus* Mart.) e cerca de 150 espécies, compõe aproximadamente 20% da flora de palmeiras nativas do Neotrópico. Bem caracterizada pela presença de espinhos epidérmicos em todos os gêneros e por fibras aderentes e profundos poros localizados no endocarpo (Dransfield *et al.*, 2008), a subtribo carece de um melhor entendimento acerca de suas relações evolutivas intergenéricas (Baker e Dransfield, 2016).

Estudos prévios procuraram elucidar as questões filogenéticas da subtribo utilizando múltiplos marcadores nucleares e plastidiais, porém, não obtiveram relações bem definidas e de alto suporte (Baker e Dransfield, 2016). Para tanto, devido às particularidades estruturais e evolutivas, concomitantemente à recente redução dos custos e inovação das técnicas de sequenciamento massivo de DNA, o plastoma tornou-se uma ferramenta valiosa à identificação de espécies quer para fins taxonômicos ou forenses e para diversos estudos filogenéticos, biogeográficos, de genética de populações e biotecnológicos (Gitzendanner *et al.*, 2018; Ji *et al.*, 2019; Matiello *et al.*, 2020; McCormack *et al.*, 2013; Varshney *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2013; Yarra, 2020).

Portanto, considerando-se a referida problemática filogenética de Bactridinae, a utilidade dos dados plastômicos em estudos biológicos e o objetivo 1 da Estratégia Global para conservação de Plantas da Convenção da Diversidade Biológica (do inglês Convention on Biological Diversity - CBD), que estabelece: “A diversidade de plantas é bem entendida, documentada e reconhecida”; (b) a obtenção e disponibilidade de informações sobre a flora como fomento a estudos e conservação de espécies (<https://www.cbd.int/gspc/targets.shtml>), o presente trabalho se propôs a obter e disponibilizar ao domínio público o plastoma de *Bactris riparia* Mart., espécie neotropical de importância ecossistêmica e econômica em alguns países da América Latina, como também a gerar a árvore filogenômica da subtribo Bactridinae como forma de deslindar as relações intergenéricas do grupo.

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 Objetivo Geral

Realizar o sequenciamento e a caracterização do plastoma de *Bactris riparia* Mart., torná-lo de acesso público com a sua submissão ao banco de dados Genbank e realizar análises genômicas comparativas na subtribo Bactridinae.

1.2.2 Objetivos Específicos

- Determinar o conteúdo gênico e estrutura do plastoma de *B. riparia*;
- Comparar a estrutura e conteúdo do plastoma de *B. riparia* com os plastomas de outras espécies da subtribo Bactridinae;
- Obter a árvore filogenômica da subtribo Bactridinae;
- Tornar de domínio público o plastoma de *B. riparia* através do banco de dados Genbank do NCBI;

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 MORFOLOGIA, DISTRIBUIÇÃO E IMPORTÂNCIA ECONÔMICA DE *B. riparia*

B. riparia é uma palmeira de até 10 m de altura presente em áreas úmidas de alguns estados do Brasil (Acre, Amazonas, Mato Grosso e Pará) e em alguns países da América Latina: Bolívia, Colômbia, Peru e Equador. Possui caule ereto coberto em toda a extensão por espinhos de até 10 cm e folhas pinadas, fortemente arqueadas com raque pouco espinhosa. Encontrada na forma de indivíduos isolados ou em formações cespitosas (touceiras), esta espécie possui fruto drupáceo liso, de coloração amarelo alaranjada quando maduro, sabor ácido e com período de amadurecimento entre dezembro e agosto. Tais frutos servem de alimento e isca às espécies *Piaractus mesopotamicus* (pacu) e *Brycon hilarii* (piraputanga) nas zonas de ocorrência (Muniz *et al.*, 2020). Ademais, as folhas proveem fibras para a produção de tecidos, o caule fornece madeira para a construção de choupanas e os frutos estão disponíveis nas feiras de Iquito (Loreto, Maynas, Peru) entre abril e maio (Peckolt e Peckolt, 2016; Ferreira, 2005).

2.2 SUBTRIBO BACTRIDINAE: INFERÊNCIAS FILOGENÉTICAS

Couvreur *et al.* (2007) identificaram através de polimorfismos nucleares e cloroplastidiais a monofilia do gênero *Bactris*, mas obtiveram filogenias pouco resolutivas para as relações entre *Astrocaryum*, *Acrocomia* e *Aiphanes*. Em contrapartida, Baker *et al.* (2009), utilizando os métodos de supermatriz e

superárvore, determinaram com elevado grau de suporte a relação de grupo irmão entre *Acrocomia* e o clado *Aiphanes/Desmoncus/Astrocaryum/Bactris*. Esta mesma topologia também foi verificada na superárvore de *Arecaceae* de Faurby *et al.* (2016). Por outro lado, Eiserhardt *et al.* (2011), empregando 3 regiões nucleares e 5 plastidiais, obtiveram a filogenia de maior suporte e definição de *Bactridinae*, tendo por destaque o clado formado por *Acrocomia* e *Desmoncus*, o qual também foi encontrado nas análises de Ludeña *et al.* (2011) e de Roncal *et al.* (2013). Deste modo, incongruências ainda permeiam a filogenia do grupo, cuja elucidação é de fundamental importância científica e deve ser tida como uma prioridade (Baker e Dransfield, 2016).

2.3 PLASTOMA

O genoma plastidial (plastoma) é um conteúdo de informação genética extranuclear que se encarrega de codificar parte das proteínas estruturais e enzimáticas do cloroplasto (Dhingra; Folta, 2005). Esta organela semiautônoma, oriunda da aquisição de um organismo procariótico endossimbionte por uma célula eucariótica, é responsável pelo processo de fotossíntese como ainda de funções essenciais para o desenvolvimento de organismos vegetais como a assimilação de nitrato e sulfato e a biossíntese de aminoácidos, ácidos graxos e carotenóides (Jensen e Leister, 2014).

Dentre as plantas terrestres, o plastoma se apresenta na forma de moléculas lineares concatenadas ou circulares de DNA dupla fita, estruturadas em duas regiões de repetições invertidas (IRa e IRb), entremeadas por regiões de sequências únicas (Small Single Copy, SSC; Large Single Copy, LSC). Estas moléculas estão organizadas em estruturas denominadas nucleoides, complexos de 10-20 plastomas, RNA e proteínas, que participam da regulação da expressão gênica do cloroplasto (Oldenburg e Bendich, 2015).

Com comprimento médio de 120-160 Kb, fortemente influenciado por alterações nas IRs, e baixo conteúdo GC entre 30-40%, o cpDNA normalmente apresenta um total de 100-115 genes divididos arbitrariamente em três grandes grupos: codificadores de proteínas do aparato fotossintético, do sistema genético e demais genes (Bock, 2007). Para tanto, dos genes envolvidos com a fotossíntese, 15 codificam as subunidades do fotossistema II (PSII) (*psb* A, B, C, D, E, F, H, I, J, K, L, M, N, T, Z), 7 fazem parte da síntese e montagem do fotossistema I (PSI) (*psa*

A, B, C, I, J, *ycf3* e *ycf4*), 6 codificam as subunidades do complexo b6f (*pet* A, B, D, G, L, N), 6 estão relacionados à enzima ATP-sintase (*atp* A, B, E, F, I, H), 11 formam o complexo *ndh* responsável pela fosforilação cíclica no PSI (*ndh* A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K) e 1 gene (*rbcL*) codifica uma subunidade grande da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBisCO). Enquanto isso, dos genes que compõe a maquinaria transcricional e traducional do cloroplasto, 30 são de tRNA, 4 de rRNA, 21 de proteínas ribossomais (9 do grupo *rpl* e 12 do *rps*), 4 de codificadores de subunidades da RNA-polimerase (*rpo* A, B, C1 e C2) e o *infA*, que codifica o fator de início da tradução IF-1. Por fim, os demais genes são: *accD*, que codifica a subunidade β da principal enzima da cadeia de biossíntese de ácidos graxos; *matK*, codificador da maturase envolvida no processo de *splicing*; *clpP*, que codifica a subunidade da protease cloroplastidial; *cemA*, que codifica a proteína da membrana interna do cloroplasto; o *ccsA*, que codifica uma proteína envolvida na biogênese do citocromo C; *ycf1*, cujo possível papel na composição do complexo TIC permanece incerto (Bölter e Soll, 2017; Kikuchi *et al.*, 2013; Li, Schnell e Theg, 2020; Vries, de *et al.*, 2015); e *ycf2*, quadro aberto de leitura (*open reading frames*), que determina uma proteína hipotética (Bock, 2007; Kusnetsov, 2018; Yurina, Sharapova e Odintsova, 2017).

Esta arquitetura simples e significativamente bem conservada, juntamente com o padrão uniparental de herança e uma taxa conservada de evolução, permitiram que os plastomas fossem usados para a identificação de organismos no chamado *Ultra-Barcoding* (Ji *et al.*, 2019), em análises forenses (Matielo *et al.*, 2020), em estudos filogenéticos, biogeográfico e de genética de populações (McCormack *et al.*, 2013; Tonti-Filippini *et al.*, 2017; Yang *et al.*, 2013).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 MATERIAL VEGETAL E EXTRAÇÃO DE DNA

Folhas frescas de *B. riparia* foram coletadas na vegetação próxima ao rio Solimões em Manaus (AM, Brasil). O DNA genômico total foi extraído na Universidade Federal do Amazonas (UFAM), utilizando o DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Valencia, CA, USA) e o DNA extraído foi enviado ao Laboratório de Evolução Molecular de Algas e Plantas (UFPR).

3.2 SEQUENCIAMENTO, MONTAGEM E ANOTAÇÃO DO PLASTOMA

O DNA genômico foi enviado para o sequenciamento e preparo de bibliotecas utilizando o kit Illumina DNA Prep kit (Illumina, San Diego, CA, USA), as

quais foram sequenciadas em plataforma Illumina HiSeq 2500 (Illumina Inc., San Diego, CA, USA). Posteriormente, os *reads* resultantes do sequenciamento foram analisados utilizando o algoritmo do *software* NOVOPlasty, o qual realiza a montagem *de novo* de genomas de organelas estendendo uma sequência “semente” a partir de dados de sequenciamento massivo de DNA (Dierckxsens, Mardulyn e Smits, 2017).

A anotação do conteúdo gênico do plastoma foi executada com o programa Geneious v.7.1.3 (Kearse et al., 2012) e conferida manualmente com o auxílio do plastoma referência *B. gasipaes* (MW054718). Em seguida as IRs foram localizadas, submetendo o arquivo *fasta* de *B. riparia* ao programa REPuter (Kurtz, 2001), tomando por parâmetros o tamanho mínimo de repetição ≥ 30 pb e a distância *Hamming* igual a 3, ou seja, uma identidade de sequência igual ou superior a 90%. Posteriormente, a representação gráfica foi obtida através da ferramenta *online* Organellar Genome DRAW (OGDRAW) (Lohse et al., 2013) e o plastoma submetido ao banco de dados biológicos GenBank com o número de acesso MZ823390.

3.3 ANÁLISES COMPARATIVAS ESTRUTURAIS

As análises comparativas envolveram *B. riparia*, *Bactris gasipaes* Kunth (MW054718) e três espécies de Bactridinae que apresentam o genoma plastidial disponibilizado no Genbank, as quais são: *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (NC_037084.1), *Astrocaryum aculeatum* G. Mey (NC_044482.1) e *Astrocaryum murumuru* Mart. (NC_044481.1). A presença de rearranjos estruturais foi verificada por meio do algoritmo progressivo do *software* Mauve 2.4.0, um método de alinhamento de genomas que permite encontrar regiões sintênicas e evidenciar a presença de rearranjos genômicos (Darling et al., 2004). As divergências entre os quatro sítios de junção dos plastomas (IRb/LSC, IRb/SSC, SSC/IRa, IRa/LSC) foram analisadas e ilustradas pelo programa IRScope (Amiryousefi, Hyvönen e Poczai, 2018)

3.4 ANÁLISE FILOGENÉTICA

Os plastomas das 5 espécies de Bactridinae e de 3 espécies selecionadas como grupo externo (*Cocos nucifera* L. KF285453, *Elaeis guineenses* Jacq. NC_017602, *Syagrus coronata* (Mart.) Becc. NC_029241) foram utilizados para a obtenção de um alinhamento múltiplo realizado pelo Mauve 2.0 (Darling et al., 2004); as LCBs (Locally Colinear Blocks) do alinhamento Mauve foram extraídas e

concatenadas em um alinhamento único pelo programa Geneious 7.1 (Kearse *et al.*, 2012). Posteriormente, o alinhamento resultante foi submetido ao *software* ModelFinder, cujo algoritmo sugere o melhor modelo evolutivo para um determinado conjunto de dados (Kalyaanamoorthy *et al.*, 2017), sendo que o modelo HKY+F+I foi o indicado para os dados do presente estudo segundo o critério de informação bayesiano (BIC). Em seguida, a filogenia foi gerada pelo W IQ-TREE (Trifinopoulos *et al.*, 2016), provido pelo CIBIV Austria (Center for Integrative Bioinformatics Vienna), sob o modelo probabilístico Máxima Verossimilhança (ML) e 1000 replicações do teste de *bootstrap*.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 CARACTERÍSTICAS GERAIS DO PLASTOMA DE *B. riparia*

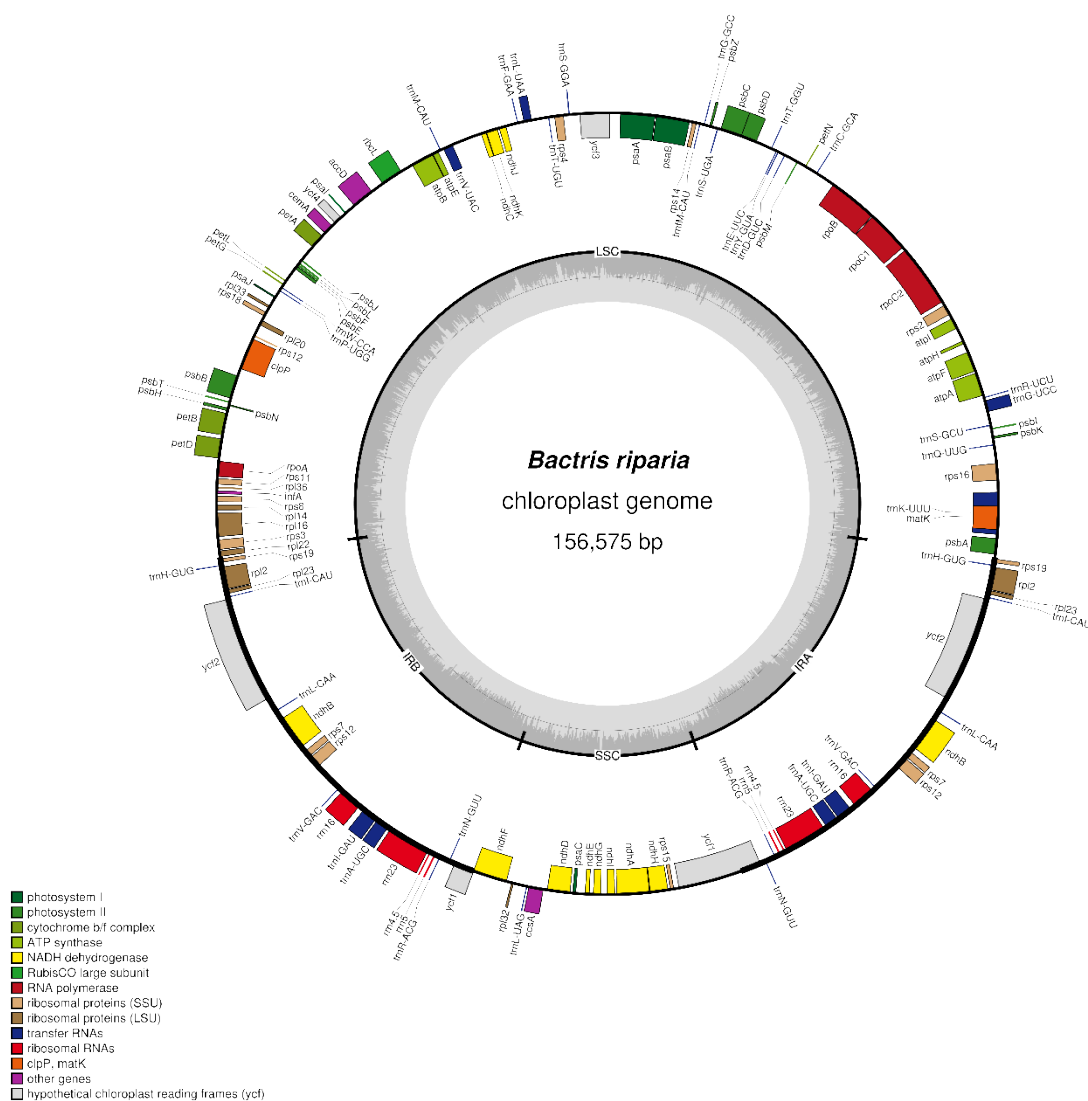
Um total de 55.210.950 *reads* foi gerado pela plataforma Illumina Hiseq 2500, dos quais 378.906 *reads* foram utilizadas na montagem do plastoma de *B. riparia* com cobertura média de 268X. O plastoma apresentou o comprimento total de 156.575 pb e a típica estrutura quadripartida das angiospermas: LSC, comprimento total de 85.135 pb; IRs, comprimento de 27.038 pb; SSC, comprimento de 17.364 pb. O conteúdo GC encontrado foi de 37,5%, compatível com o esperado para moléculas de cpDNA (TABELA 1). O conteúdo gênico demonstrou-se bastante conservado comparativamente aos plastomas das demais espécies da subtribo Bactridinae: do total de 133 genes, foram identificados 86 codificadores de proteínas, 38 de tRNAs e 8 de rRNAs (TABELA 1), como ainda em relação ao conteúdo esperado para o cpDNA das angiospermas (APÊNDICE 1). Os genes *ndhD* e *rpl2* apresentaram o códon não usual ACG na posição inicial da tradução, o que foi demonstrado ser posteriormente corrigido pelo processo pós-transcricional de edição do mRNA. A citosina (C) é convertida em uracila (U) por um processo de desaminação que envolve proteínas da família PPR (*Pentatricopeptide repeat proteins*), atuando como fatores de reconhecimento sítio específico (fatores *trans-acting*), para restaurar o códon correspondente à metionina, essencial à síntese de proteínas (Boussardon *et al.*, 2012; Okuda *et al.*, 2006).

4.2 JUNÇÕES IR/SC

As IRs, elementos mais conservados do cpDNA, exibem dentre as angiospermas comprimento total entre 15 e 30 kb e o reconhecido grupo rRNA/tRNA formado por 4 genes de rRNA (4.5S, 5S, 16S e 23S) e 5 de tRNA (*trnA-UGC*, *trnI-*

GAU, *trnN-GUU*, *trnR-ACG* e *trnV-GAC*) (Mower e Vickrey, 2018). Embora não essenciais ao funcionamento do cloroplasto e à sobrevivência de organismos fotossintetizantes, como é observado pela redução ou ausência destas estruturas em muitas espécies de Fabaceae, algumas de *Erodium* e em coníferas (Blazier *et al.*, 2016; Palmer *et al.*, 1987; Raubeson e Jansen, 1992), estudos demonstraram o considerável impacto das IRs sobre a evolução do cpDNA. Segundo Zhu *et al.* (2016), a taxa de substituições sinônimas nas IRs é em média 3,7 vezes menor do

FIGURA 1 – Representação gráfica do plastoma de *B. riparia*



FONTE: O autor (2021)

que em regiões de cópia única (SC) devido a um efeito dose dependente, o que permite a manutenção da informação genética ao longo do tempo. Entretanto, as bordas entre as IRs e SCs apresentam maior dinamismo e no curso da evolução passaram por diversos eventos de contração e expansão linhagem-específicos (Goulding *et al.*, 1996): discretos entre espécies próximas e extremos em alguns

gêneros como *Pelargonium*, *Psilotum* e Trochodendraceae (Chumley *et al.*, 2006; Grewe *et al.*, 2013; Sun *et al.*, 2013; Zhu *et al.*, 2016).

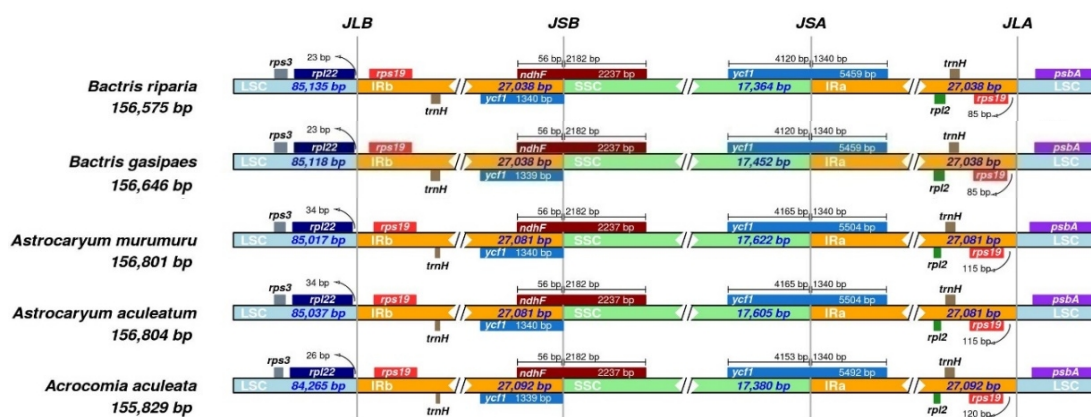
A análise comparativa das IRs das 5 espécies de Bactridinae demonstrou que esta é uma região bastante conservada na subtribo. O comprimento das IRs permaneceu na faixa de 27 kb, tamanho usual para angiospermas, sendo que a IR de maior extensão foi verificada em *A. aculeata* com um total de 27.092 pb (TABELA 2). Todos os plastomas exibiram o grupo *trnH-rps19*, que de acordo com Wang *et al.* (2008) é uma característica das IRs de monocotiledôneas, como ainda apresentaram a incorporação de parte do gene *ndhF* na IRb, indicando a ocorrência de um evento de expansão da borda JSB nesta linhagem. Foi observado uma expansão da IRa sobre a SSC no gene *ycf1*, o qual aparece na forma de um pseudogene na IRb e com uma sobreposição de 56 pb com o *ndhF*, característica também presente em demais espécies da tribo Cocoseae (Magnabosco *et al.*, 2020). Houve uma divergência notadamente intergenérica entre os espaçadores intergênicos *rpl22-rps19* e *rps19-psbA* (FIGURA 2), correspondentes às junções JLA e JLB, amplamente descritos na literatura como regiões de maior dinamismo dentre os pontos de junção dos plastomas das angiospermas (Zhu *et al.*, 2016).

TABELA 1 – Características básicas dos plastomas de Bactridinae

	<i>A. aculeata</i>	<i>A. aculeatum</i>	<i>A. murumuru</i>	<i>B. gasipaes</i>	<i>B. riparia</i>
Comprimento (pb)	155.829	156.804	156.801	156.646	156.575
LSC (pb)	84.265	85.037	85.017	85.118	85.135
IR (pb)	27.092	27.081	27.081	27.038	27.038
SSC (pb)	17.380	17.605	17.622	17.452	17.364
Conteúdo GC (%)	37,5	35,4	37,4	37,8	37,5
Conteúdo AT (%)	62,5	64,6	62,6	62,2	62,5
Nº total de genes	133	133	133	133	133
Nº de CDS	86	86	86	86	86
Nº de genes de tRNA	38	38	38	38	38
Nº de genes de rRNA	8	8	8	8	8

FONTE: O autor (2021)

FIGURA 2 – Comparação das junções LSC, IR e SSC dos plastomas de Bactridinae



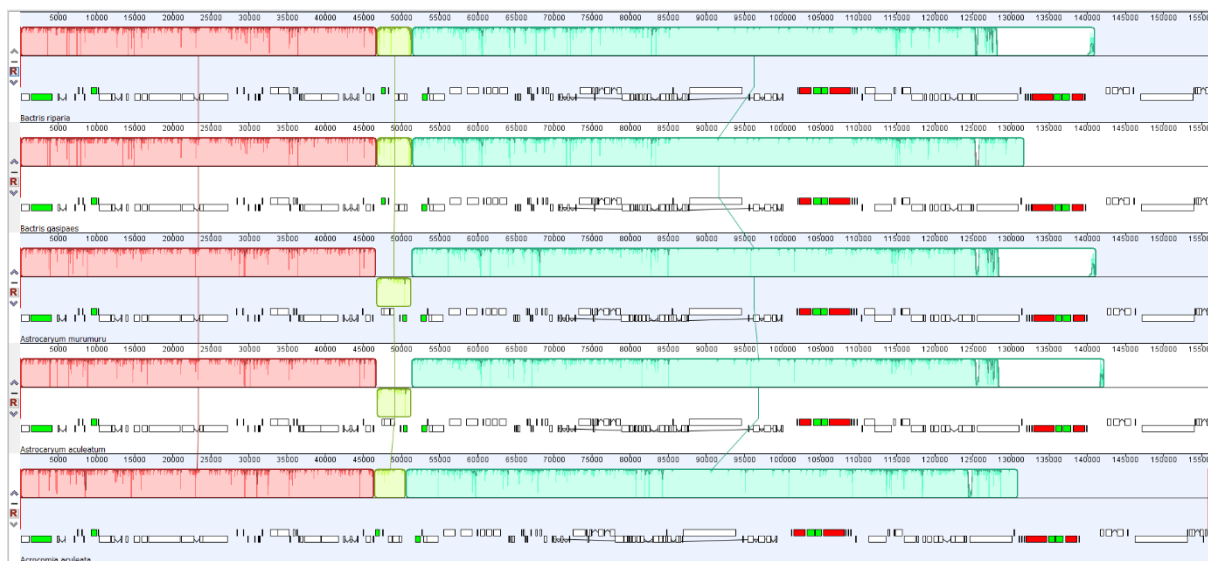
FONTE: O autor (2021)

4.3 REARRANJOS ESTRUTURAIS

A análise estrutural dos plastomas indicou a conservação de grande parte da sintenia e estrutura básica, evidenciada pelos 3 LCBs presentes em todas as espécies (FIGURA 3), uma vez que LCBs representam segmentos aparentemente homólogos e livres de rearranjos internos (Darling *et al.*, 2004). A porção final dos plastomas de *B. riparia*, *A. murumuru* e *A. aculeatum* demonstrou uma zona de baixa similaridade na faixa de 130-140 kb na terceira LCB, indicando uma área com prováveis elementos específicos de cada genoma como substituições e *indels*. De fato, esta área apresentou notável diversidade nucleotídica dentre as três espécies, o que se encontra em consonância com trabalhos que reportam o gene *ycf1* como o *hotspot* com a mais alta taxa de substituição dentre os genes de Arecaceae (Lopes *et al.*, 2019).

A mais notável divergência foi verificada em *A. murumuru* e *A. aculeatum*, nos quais consta uma inversão de 4.6 kb, que contempla desde o gene *ndhC* até o *trnL-UAA*. Este rearranjo linhagem específico, descrito por Lopes *et al.* (2019), é oriundo de uma recombinação *flip-flop* entre repetições invertidas de 28 pb, que flanqueiam a inversão de 4.6 kb e estão localizadas nos espaçadores intergênicos *trnT-UGU/ndhC* e *trnL-UAA/trnV-UAC*.

FIGURA 3 – Alinhamento múltiplo dos genomas plastidiais de espécies de Bactridinae



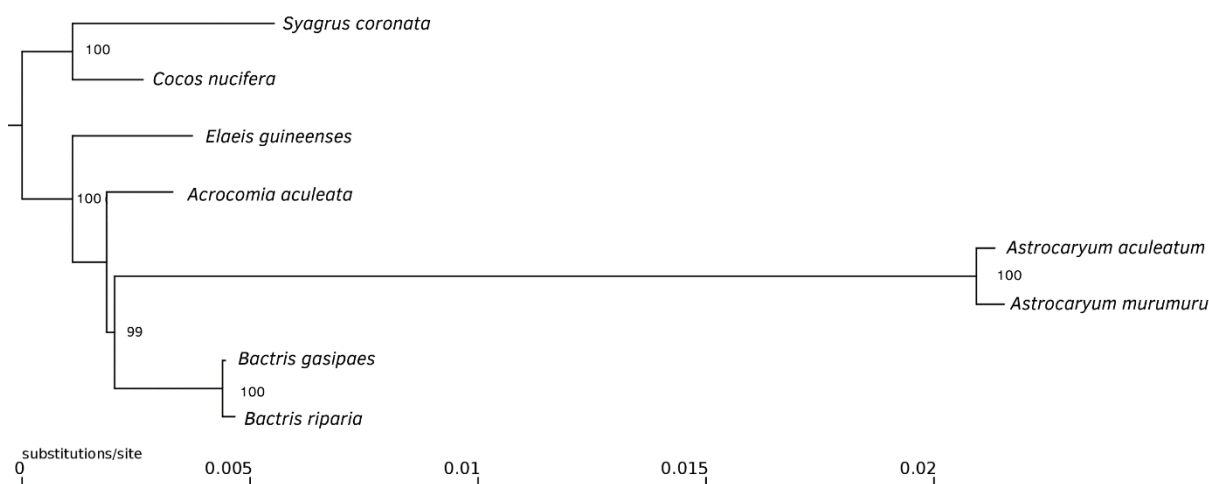
FONTE: O autor (2021)

4.4 ANÁLISE FILOGENÉTICA

A primeira reconstrução filogenômica de Bactridinae por ML considerou um total de 3.005 sítios informativos sob o critério de parcimônia e 989 sítios de padrões distintos. A filogenia resultante apresentou ramos com alto suporte e relações intergenéricas esperadas de acordo com a literatura (FIGURA 4). A topologia aqui obtida corroborou o bem reportado monofiletismo da subtribo Bactridinae e do gênero *Bactris* como demonstrado por Eiserhardt *et al.* (2011) e Roncal *et al.* (2013). Também foi estabelecido o relacionamento de grupo irmão entre *Astrocaryum* e *Bactris*, o qual foi previamente registrado pela supermatriz de Baker *et al.* (2009), por Eiserhardt *et al.* (2011), Faurby *et al.* (2016) e Silva (2020).

O posicionamento de *Acrocomia* em Bactridinae apresentou uma série de incongruências ao longo dos anos, contudo os estudos que proveram maior suporte sugeriram-lhe uma posição basal dentro da subtribo de tal modo que os caracteres distintivos do gênero poderiam ser considerados plesiomorfias (Eiserhardt *et al.*, 2011; Roncal *et al.*, 2013). No presente trabalho *Acrocomia* também foi posicionada na base da subtribo, porém, não obteve suporte pelo teste de *bootstrap*, o que poderia ser resolvido com o aporte de mais dados através de uma amostragem mais completa de Bactridinae, que incluísse os plastomas de *Aiphanes* e *Desmoncus*.

FIGURA 4 – Filogenia por Máxima Verossimilhança de Bactridinae



FONTE: O autor (2021)

5 CONCLUSÃO

Este estudo caracterizou pela primeira vez a estrutura e o conteúdo do plastoma de *B. riparia*, o qual apresentou comprimento de 156.575 pb e a típica estrutura quadripartida do cpDNA das Angiospermas. O conteúdo gênico, a dinâmica das junções IR/SC e a estrutura do plastoma de *B. riparia* demonstraram-se bastante conservados em comparação com as demais espécies de Bactridinae, especialmente em nível intergenérico com *B. gasipaes*.

A análise da primeira árvore filogenômica de Bactridinae indicaram com elevado suporte o monofiletismo do gênero *Bactris* e a relação de grupo irmão entre *Astrocaryum* e *Bactris*. No entanto, o posicionamento de *Acrocomia* não obteve elevada resolução na filogenia aqui obtida, o que possivelmente poderá ser resolvido com uma amostragem mais abrangente da subtribo.

Por fim, considerando-se a crescente ameaça à biodiversidade global e a importância das palmeiras para as sociedades humanas, cabe ressaltar a relevância da publicação destes novos dados de *B. riparia*, que possibilitarão futuros estudos para garantir maior conhecimento, melhor uso e efetiva conservação desta espécie e demais integrantes da família Arecaceae.

REFERÊNCIAS

BACHMAN, S. P.; NIC LUGHADHA, E. M.; RIVERS, M. C. Quantifying progress toward a conservation assessment for all plants. **Conservation Biology**, v. 32, n. 3, p. 516–524, 2018.

BAKER, W. J. *et al.* Complete generic-level phylogenetic analyses of palms (Arecaceae) with comparisons of supertree and supermatrix approaches. **Systematic Biology**, v. 58, n. 2, p. 240–256, 2009.

BAKER, W. J.; DRANSFIELD, J. Beyond Genera Palmarum: progress and prospects in palm systematics. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 182, n. 2, p. 207–233, 2016.

BARLOW, J. *et al.* The future of hyperdiverse tropical ecosystems. **Nature**, v. 559, n. 7715, p. 517–526, 2018.

BLAZIER, J. C. *et al.* Variable presence of the inverted repeat and plastome stability in *Erodium*. **Annals of Botany**, v. 117, n. 7, p. 1209–1220, 2016.

BOCK, R. Structure, function, and inheritance of plastid genomes. **Topics in Current Genetics**, v. 19, p. 29–63, 2007.

BÖLTER, B.; SOLL, J. Ycf1/Tic214 Is Not Essential for the Accumulation of Plastid Proteins. **Molecular Plant**, v. 10, n. 1, p. 219–221, 2017.

BOUSSARDON, C. *et al.* Two interacting proteins are necessary for the editing of the ndhD-1 site in *Arabidopsis* plastids. **Plant Cell**, v. 24, n. 9, p. 3684–3694, 2012.

CÁMARA-LERET, R. *et al.* Ecological community traits and traditional knowledge shape palm ecosystem services in northwestern South America. **Forest Ecology and Management**, v. 334, p. 28–42, 2014.

Cámara-Leret, R., Faurby, S., Macía, M. *et al.* Fundamental species traits explain provisioning services of tropical American palms. **Nature Plants**, v. 3, n. January, p. 1–7, 2017.

CHUMLEY, T. W. *et al.* The complete chloroplast genome sequence of *Pelargonium × hortorum*: Organization and evolution of the largest and most highly rearranged chloroplast genome of land plants. **Molecular Biology and Evolution**, v. 23, n. 11, p. 2175–2190, 2006.

CORLETT, R. T. Safeguarding our future by protecting biodiversity. **Plant Diversity**, v. 42, n. 4, p. 221–228, 2020.

COUVREUR, T. L. P. *et al.* Phylogenetic relationships of the cultivated neotropical palm *Bactris gasipaes* (Arecaceae) with its wild relatives inferred from chloroplast and nuclear DNA polymorphisms. **Systematic Botany**, v. 32, n. 3, p. 519–530, 2007.

DARLING, A. C. E. *et al.* Mauve: Multiple alignment of conserved genomic sequence with rearrangements. **Genome Research**, v. 14, n. 7, p. 1394–1403, 2004.

DHINGRA, A.; FOLTA, K. M. ASAP: Amplification, sequencing & annotation of plastomes. **BMC Genomics**, v. 6, p. 1–13, 2005.

DRANSFIELD, J., UHL, N. W., ASMUSSEN, C. B., BAKER, W. J., HARLEY, M. M.; LEWIS, C. E. **Genera Palmarum: The evolution and classification of palms**. Richmond: Kew Publishing, 2008.

EISERHARDT, W. L. *et al.* Phylogeny and divergence times of Bactridinae (Arecaceae, Palmae) based on plastid and nuclear DNA sequences. **Taxon**, v. 60, n. 2, p. 485–498, 2011.

FAURBY, S. *et al.* An all-evidence species-level supertree for the palms (Arecaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 100, p. 57–69, 2016.

GITZENDANNER, M. A. *et al.* **Plastome Phylogenetics: 30 Years of Inferences Into Plant Evolution**. 1. ed. [s.l.] Elsevier Ltd., 2018. v. 85

GOULDING, S. E. *et al.* Ebb and flow of the chloroplast inverted repeat. **Molecular and General Genetics**, v. 252, n. 1–2, p. 195–206, 1996.

GREWE, F. *et al.* Complete plastid genomes from *Ophioglossum californicum*, *Psilotum nudum*, and *Equisetum hyemale* reveal an ancestral land plant genome structure and resolve the position of Equisetales among monilophytes. **BMC Evolutionary Biology**, v. 13, n. 1, 2013.

HERMINIA, M. *et al.* Characterization and technological properties of peach palm (*Bactris gasipaes* var . *gasipaes*) fruit starch. **Food Research International**, v. 136, n. May, p. 109569, 2020.

JENSEN, P. E.; LEISTER, D. Chloroplast evolution, structure and functions. **F1000Prime Reports**, v. 6, n. June, p. 1–14, 2014.

Jl, Y. *et al.* Testing and using complete plastomes and ribosomal DNA sequences as the next generation DNA barcodes in *Panax* (Araliaceae). **Molecular Ecology Resources**, v. 19, n. 5, p. 1333–1345, 2019.

KALYAANAMOORTHY, S. *et al.* ModelFinder: Fast model selection for

accurate phylogenetic estimates. **Nature Methods**, v. 14, n. 6, p. 587–589, 2017.

KEARSE, M. *et al.* Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. **Bioinformatics**, v. 28, n. 12, p. 1647–1649, 2012.

KIKUCHI, S. *et al.* Uncovering the protein translocon at the chloroplast inner envelope membrane. **Science**, v. 339, n. 6119, p. 571–574, 2013.

KURTZ, S. REPuter: the manifold applications of repeat analysis on a genomic scale. **Nucleic Acids Research**, v. 29, n. 22, p. 4633–4642, 2001.

KUSNETSOV, V. V. Chloroplasts: Structure and Expression of the Plastid Genome. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 65, n. 4, p. 465–476, 2018.

LI, H. M.; SCHNELL, D.; THEG, S. M. Protein import motors in chloroplasts: On the role of chaperones[open]. **Plant Cell**, v. 32, n. 3, p. 536–542, 2020.

LUDEÑA, B. *et al.* Phylogenetic utility of the nuclear genes AGAMOUS 1 and PHYTOCHROME B in palms (Arecaceae): An example within Bactridinae. **Annals of Botany**, v. 108, n. 8, p. 1433–1444, 2011.

MAGNABOSCO, J. W. DE S. *et al.* Characterization of the complete plastid genome of *Butia eriopatha* (Arecaceae). **Genetics and Molecular Biology**, v. 43, n. 4, p. 1–5, 2020.

MATIELO, C. B. D. O. *et al.* Whole Plastome Sequences of Two Drug-Type *Cannabis*: Insights Into the Use of Plastid in Forensic Analyses. **Journal of Forensic Sciences**, v. 65, n. 1, p. 259–265, 2020.

MCCORMACK, J. E. *et al.* Applications of next-generation sequencing to phylogeography and phylogenetics. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 66, n. 2, p. 526–538, 2013.

MOWER, J. P.; VICKREY, T. L. **Structural Diversity Among Plastid Genomes of Land Plants**. 1. ed. [s.l.] Elsevier Ltd., 2018. v. 85

MUNIZ, C. C. *et al.* **Entre Rios, Corixos e Baías: A Relação Dos Peixes E Plantas Nas Águas Do Pantanal**. Cáceres:MT: Imprimaset, 2020.

MUSCARELLA, R. *et al.* The global abundance of tree palms. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 9, p. 1495–1514, 2020.

OKUDA, K. *et al.* A pentatricopeptide repeat protein is a site recognition factor in chloroplast RNA editing. **Journal of Biological Chemistry**, v. 281, n. 49, p.

37661–37667, 2006.

OLDENBURG, D. J.; BENDICH, A. J. DNA maintenance in plastids and mitochondria of plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, n. OCTOBER, 2015.

PALMER, J. D. *et al.* Chloroplast DNA evolution among legumes: Loss of a large inverted repeat occurred prior to other sequence rearrangements. **Current Genetics**, v. 11, n. 4, p. 275–286, 1987.

PECKOLT, G.; PECKOLT, P. **História das plantas medicinais e úteis do Brasil**. 1. ed. Belo Horizonte, MG: Fino Traço, 2016.

RAUBESON, L. A.; JANSEN, R. K. A rare chloroplast-DNA structural mutation is shared by all conifers. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 20, n. 1, p. 17–24, 1992.

RONCAL, J. *et al.* Cenozoic colonization and diversification patterns of tropical American palms: Evidence from *Astrocaryum* (Arecaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 171, n. 1, p. 120–139, 2013.

SANTANA LOPES, A. DE *et al.* The plastomes of *Astrocaryum aculeatum* G. Mey. and *A. murumuru* Mart. show a flip-flop recombination between two short inverted repeats. **Planta**, v. 250, n. 4, p. 1229–1246, 2019.

STEEGE, H. TER *et al.* Hyperdominance in the Amazonian tree flora. **Science**, v. 342, n. 6156, 2013.

SUN, Y. X. *et al.* Complete Plastid Genome Sequencing of Trochodendraceae Reveals a Significant Expansion of the Inverted Repeat and Suggests a Paleogene Divergence between the Two Extant Species. **PLoS ONE**, v. 8, n. 4, 2013.

TONTI-FILIPPINI, J. *et al.* What can we do with 1000 plastid genomes? **Plant Journal**, v. 90, n. 4, p. 808–818, 2017.

TREGEAR, J. W.; RIVAL, A.; PINTAUD, J. C. A family portrait: Unravelling the complexities of palms. **Annals of Botany**, v. 108, n. 8, p. 1387–1389, 2011.

TRIFINOPOULOS, J. *et al.* W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. **Nucleic acids research**, v. 44, n. W1, p. W232–W235, 2016.

VARSHNEY, R. K. *et al.* Next-generation sequencing technologies and their implications for crop genetics and breeding. **Trends in Biotechnology**, v. 27, n. 9, p. 522–530, 2009.

VEDEL-SØRENSEN, M. *et al.* Spatial distribution and environmental preferences of 10 economically important forest palms in western South America. **Forest Ecology and Management**, v. 307, p. 284–292, 2013.

VELAZCO, S. J. E. *et al.* On opportunities and threats to conserve the phylogenetic diversity of Neotropical palms. **Diversity and Distributions**, n. December 2020, p. 512–523, 2020.

VRIES, J. DE *et al.* YCF1: A green TIC? **Plant Cell**, v. 27, n. 7, p. 1827–1833, 2015.

WANG, R. J. *et al.* Dynamics and evolution of the inverted repeat-large single copy junctions in the chloroplast genomes of monocots. **BMC Evolutionary Biology**, v. 8, n. 1, 2008.

YANG, J.-B. *et al.* Complete chloroplast genome of the genus *Cymbidium*: lights into the species identification, phylogenetic implications and population genetic analyses. **BMC Evolutionary Biology**, v. 13, n. 1, p. 84, 2013.

YARRA, R. Plastome engineering in vegetable crops: current status and future prospects. **Molecular Biology Reports**, v. 47, n. 10, p. 8061–8074, 2020.

YURINA, N. P.; SHARAPOVA, L. S.; ODINTSOVA, M. S. Structure of plastid genomes of photosynthetic eukaryotes. **Biochemistry (Moscow)**, v. 82, n. 6, p. 678–691, 2017.

ZHU, A. *et al.* Evolutionary dynamics of the plastid inverted repeat: The effects of expansion, contraction, and loss on substitution rates. **New Phytologist**, v. 209, n. 4, p. 1747–1756, 2016.

APÊNDICE 1 - CONTEÚDO GÊNICO DO PLASTOMA DE *B. riparia*

Categoria Funcional	Grupo gênico	Genes				
Genes relacionados à fotossíntese	Subunidades PSI	<i>psaA</i> <i>ycf3^b</i>	<i>psaB</i> <i>ycf4</i>	<i>psaC</i>	<i>psaI</i>	<i>psaJ</i>
	Subunidades PSII	<i>psbA</i>	<i>psbB</i>	<i>psbC</i>	<i>psbD</i>	<i>psbE</i>
		<i>psbF</i>	<i>psbH</i>	<i>psbI</i>	<i>psbJ</i>	<i>psbK</i>
		<i>psbL</i>	<i>psbM</i>	<i>psbN</i>	<i>psbT</i>	<i>psbZ</i>
	Subunidades Citocromo <i>b6f</i>	<i>petA</i> <i>petN</i>	<i>petB^a</i>	<i>petD^a</i>	<i>petG</i>	<i>petL</i>
	Subunidades ATP-Sintase	<i>atpA</i> <i>atpH</i>	<i>atpB</i>	<i>atpE</i>	<i>atpF^a</i>	<i>atpI</i>
	RuBisCO	<i>rbcL</i>				
	Complexo <i>ndh</i>	<i>ndhA^a</i>	<i>ndhB^{ac}</i>	<i>ndhC</i>	<i>ndhD</i>	<i>ndhE</i>
		<i>ndhF</i>	<i>ndhG</i>	<i>ndhH</i>	<i>ndhI</i>	<i>ndhJ</i>
		<i>ndhK</i>				
Genes do sistema genético	Subunidade ribossomal grande	<i>rpl2^{ac}</i>	<i>rpl14</i>	<i>rpl16^a</i>	<i>rpl20</i>	<i>rpl22</i>
		<i>rpl23^c</i>	<i>rpl32</i>	<i>rpl33</i>	<i>rpl36</i>	
	Subunidade ribossomal pequena	<i>rps2</i>	<i>rps3</i>	<i>rps4</i>	<i>rps7^c</i>	<i>rps8</i>
		<i>rps11</i>	<i>rps12^{bc}</i>	<i>rps14</i>	<i>rps15</i>	<i>rps16^a</i>
		<i>rps18</i>	<i>rps19^c</i>			
	DNA polimerase dependente de RNA	<i>rpoA</i>	<i>rpoB</i>	<i>rpoC1^a</i>	<i>rpoC2</i>	
	RNA ribossomal	<i>rrn4.5^c</i>	<i>rrn5^c</i>	<i>rrn16^c</i>	<i>rrn23^c</i>	
	RNA transportador	<i>trnA-UGC^{ac}</i>	<i>trnC-GCA</i>	<i>trnD-GUC</i>	<i>trnE-UUC</i>	<i>trnF-GAA</i>
		<i>trnM-CAU</i>	<i>trnG-GCC</i>	<i>trnG-UCC^a</i>	<i>trnH-GUG^c</i>	<i>trnI-CAU^c</i>
		<i>trnI-GAU^c</i>	<i>trnK-UUU^a</i>	<i>trnL-CAA^c</i>	<i>trnL-UAA^a</i>	<i>trnL-UAG</i>
<i>trnM-CAU</i>		<i>trnN-GUU^c</i>	<i>trnP-UGG</i>	<i>trnQ-UUG</i>	<i>trnR-ACG^c</i>	
<i>trnR-UCU</i>		<i>trnS-GCU</i>	<i>trnS-GGA</i>	<i>trnS-UGA</i>	<i>trnT-GGU</i>	
<i>trnT-UGU</i>		<i>trnV-GAC^c</i>	<i>trnV-UAC^a</i>	<i>trnW-CCA</i>	<i>trnY-GUA</i>	
Demais genes	Fator de início da tradução	<i>infA</i>				
	Subunidade β da Acetil-CoA-Carboxilase	<i>accD</i>				
	Mutarase	<i>matK</i>				
	Protease	<i>clpP^b</i>				
	Proteína da Membrana Interna	<i>cemA</i>				
	Biogênese do Citocromo C	<i>ccsA</i>				
Proteína Hipotética	<i>ycf1^{cd}</i>	<i>ycf2^c</i>				

FONTE: O autor (2021)

LEGENDA: a) Gene com 1 introns; b) Gene com 2 introns; c) Gene localizado na IR; d) Pseudogene;