

MARIA FERNANDA AGUIAR CALIÓ

**SISTEMÁTICA DE HELIEAE GILG
(GENTIANACEAE)**

SÃO PAULO

2009

MARIA FERNANDA AGUIAR CALIÓ

**SISTEMÁTICA DE HELIEAE GILG
(GENTIANACEAE)**

Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Doutor em Ciências, na Área de Botânica.

Orientador: Prof. Dr. José Rubens Pirani

SÃO PAULO

2009

C 154s Calió, Maria Fernanda Aguiar
Sistemática de Helieae Gilg (Gentianaceae) /
Maria Fernanda Aguiar Calió. -- São Paulo : M. F. A. C.,
2009.
230p. : il.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo. Departamento de Botânica,
2009.

1. Gentianaceae 2. Helieae 3. Filogenia
4. Taxonomia vegetal I. Universidade de São Paulo.
Instituto de Biociências. Departamento de Botânica
II. Título

LC QK 495.G35

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. José Rubens Pirani

Orientador

ÍNDICE

Introdução Geral	1
Capítulo 1 – Filogenia baseada em morfologia e revisão de <i>Prepusa</i> e <i>Senaea</i> (Gentianaceae: Helieae) – plantas raras e endêmicas do leste do Brasil.....	17
Capítulo 2 – Padrões evolutivos em Helieae (Gentianaceae): evidências morfológicas e de seqüências de DNA plastidiais e nucleares	25
Capítulo 3 – Estudo filogenético de Helieae (Gentianaceae) com ênfase nos limites genéricos de <i>Calolisianthus</i> Gilg, <i>Chelonanthus</i> Gilg e <i>Helia</i> Mart., baseado em dados moleculares e morfológicos	29
Capítulo 4 – Nova lectotipificação de <i>Calolisianthus</i> Gilg (Helieae, Gentianaceae).....	89
Capítulo 5 – Revisão de <i>Calolisianthus</i> Gilg (Helieae, Gentianaceae), um gênero endêmico dos campos rupestres e cerrados no Brasil	93
Capítulo 6 – Novas combinações no gênero <i>Chelonanthus</i> Gilg (Helieae, Gentianaceae).....	139
Capítulo 7 – Nova lectotipificação de <i>Helia</i> Mart. e revisão de <i>Helia sensu stricto</i> (Helieae, Gentianaceae)	157
Considerações Finais	177
Resumo	181
Abstract	183
Anexo 1 – Morphology-based phylogeny and revision of <i>Prepusa</i> and <i>Senaea</i> (Gentianaceae: Helieae) – rare endemics from eastern Brazil.....	185
Anexo 2 – Evolutionary patterns in neotropical Helieae (Gentianaceae): evidence from morphology, chloroplast and nuclear DNA sequences.....	209

INTRODUÇÃO GERAL

1. Gentianaceae

Gentianaceae Juss. é uma família de Angiospermae que se distribui praticamente por todas as regiões terrestres do globo (exceto Antártica), ocupando uma grande variedade de habitats e apresentando uma grande diversidade morfológica (Albert & Struwe 2002). Os membros da família variam amplamente quanto ao hábito, podendo ser árvores (e.g. *Anthocleista* R.Br., *Potalia* Aubl.), arbustos (e.g. *Prepusa* Mart., *Symbolanthus* G. Don), trepadeiras (e.g. *Lagenanthus* Gilg, *Purdieanthus* Gilg) ou, mais freqüentemente, ervas. A maioria é autotrófica, embora existam representantes saprofíticos (como *Cotylanthera* Blume, *Voyria* Aubl.). A venação das folhas é, em geral, acródroma, mas há espécies em que a venação é pinada e geralmente broquidódroma (e.g. *Macroparpea* Gilg, *Tachia* Aubl.). As flores apresentam-se normalmente agrupadas em inflorescências, entretanto há casos em que são solitárias (e.g. *Saccifolium* Maguire & Pires, *Voyria*). As flores são freqüentemente tetrâmeras ou pentâmeras, ocorrendo também flores trímeras (*Pycnosphaera* Gilg), hexâmeras (e.g. *Prepusa*, *Senaea* Taub.) e 8-16-meras (e.g. *Anthocleista*, *Potalia*). Usualmente a corola é actinomorfa, embora haja espécies com corolas zigomorfas (e.g. *Chelonanthus* Gilg, *Symbolanthus*). A coloração do cálice pode variar entre verde, alva, amarela, laranja ou vinho, e a da corola entre azul, roxa, rosa, vermelha, amarela, alva ou verde. O fruto é freqüentemente seco e de paredes finas, mas pode ser também fibroso ou coriáceo, como em *Symbolanthus*, ou carnoso, como em *Chironia* L. e *Potalia* (Struwe *et al.* 2002; Gentian Research Network 2009).

Apesar dessa grande variação morfológica, a família é caracterizada pela seguinte associação de características: folhas opostas; ausência de látex e estípulas; presença de coléteres; corola gamopétala com prefloração contorcida (ou sem prefloração valvar ou imbricada); filetes adnatos à corola; ovário súpero (ou ausência de ovário ínfero), bicarpelar, com glândulas ou disco nectaríferos na base e com placentação parietal; e ausência de estigma subdividido (Calió 2009; Judd *et al.* 2002; Simpson 2006; Stevens 2008; Struwe *et al.* 2002). Dentre todas essas características, a única considerada exclusiva de Gentianaceae, considerando apenas Gentianales, é a placentação do tipo parietal (Albert & Struwe 2002). As demais, apesar de permitirem o fácil reconhecimento de Gentianaceae, são, na verdade, sinapomorfias de níveis hierárquicos mais abrangentes, ou representam a ausência de uma determinada autapomorfia que caracteriza famílias proximalmente relacionadas (presença de estado plesiomórfico). Por exemplo, folhas opostas, coléteres e corola com prefloração contorcida são sinapomorfias da ordem em que se insere a família

(Gentianales). Presença de látex, estigma subdividido, ovário ínfero e prefloração imbricada ou valvar são, respectivamente, atributos diagnósticos de Apocynaceae, Gelsemiaceae, Rubiaceae e Loganiaceae, pertencentes à ordem Gentianales; como visto acima, a ausência desses atributos é utilizada para caracterizar Gentianaceae. A presença de disco nectarífero, outra característica utilizada no reconhecimento das gencianáceas, é compartilhada com as demais famílias de Gentianales, bem como com Lamiales e Solanales. Estames epipétalos e ovário bicarpelar, por sua vez, são sinapomorfias das Euasterídeas (APG 1998, 2003). Por fim, a presença de corola gamopétala é comum a todas as Asterídeas (Albert & Struwe 2002).

Quimicamente, a situação é semelhante, pois, apesar da grande variedade de compostos secundários típicos de Gentianaceae (Jensen & Schripsema 2002), a família é caracterizada tanto pela ausência de alcalóides, cuja presença é sinapomorfia de Gentianales, como pela presença de seco-iridóides e xantonas, atributos compartilhados com Loganiaceae, Apocynaceae e Gelsemiaceae (Albert & Struwe 2002).

Embora haja dificuldade em se delimitar o *bauplan* da família (Albert & Struwe 2002), Gentianaceae, descrita por Jussieu (1789), foi universalmente aceita em classificações subseqüentes e, atualmente, aparece muito bem sustentada em todos os trabalhos de filogenia molecular (APG 1998, 2003; Backlund *et al.* 2000; Bremer & Struwe 1992; De Laet & Smets 1996; Struwe *et al.* 1994, 1998). A circunscrição do grupo não mudou muito desde sua descrição, exceto pela exclusão de Menyanthoideae Gilg (Wagenitz 1964), inclusão de Potalieae (antigamente parte de Loganiaceae; Leewenberg & Leenhouts 1980) e inclusão de Saccifoliaceae (antigamente uma família monotípica; Maguire & Pires 1978; Struwe *et al.* 1998, 1999; Thiv *et al.* 1999). Em sua circunscrição mais atual, Gentianaceae é formada por cerca de 1690 espécies agrupadas em 87 gêneros (Albert & Struwe 2002).

Gentianaceae apresenta grande importância econômica, visto que muitas espécies da família são cultivadas para uso em ornamentação (como *Eustoma* Salisb., *Exacum* L., *Gentiana* L. e *Sabatia* Adans.), bem como para extração de substâncias de valor medicinal (e.g. *Centaurium* Hill., *Chironia*, *Gentiana* e *Swertia* L.) e flavorizantes (Heywood 1978; Jensen & Schripsema 2002; Judd *et al.* 2002).

2. As tribos: classificação e caracterização

Em 1895, Gilg segregou muitas das espécies conhecidas até então em gêneros palinologicamente distintos, agrupando-os em tribos de acordo com suas semelhanças polínicas. Apesar das classificações anteriores terem se baseado em caracteres florais (Grisebach 1839; Bentham 1876), os quais seriam de mais fácil acesso aos taxonomistas,

foi o sistema de Gilg o adotado nos trabalhos posteriores, de enfoque principalmente florístico (e.g. Maguire 1981, Maguire & Boom 1989).

Mais recentemente, o uso de seqüências de DNA plastidial, especificamente *trnL* intron e *matK*, contribuiu com o aumento do conhecimento acerca das relações filogenéticas dentre as Gentianaceae (Struwe *et al.* 1998, 2002; Thiv *et al.* 1999). Os resultados desses estudos sustentaram somente parte das tribos propostas por Gilg, levando Struwe *et al.* (2002) a apresentarem uma nova classificação no nível genérico e de tribos, que, apesar de se basear apenas em dados moleculares, apresenta grande congruência com dados de morfologia externa (Mészáros *et al.* 2002), palinológicos (Nilsson 2002) e químicos (Jensen & Schripsema 2002). Foram reconhecidas 6 tribos monofiléticas – Saccifolieae, Exaceae, Chironieae, Gentianeae, Potalieae e Helieae – além de um gênero com posicionamento incerto, *Voyria* (Struwe *et al.* 2002). Essa é a classificação que vem sendo aceita pelos pesquisadores de Gentianaceae e a que foi adotada na presente Tese.

Saccifolieae é formada por cinco gêneros (três monoespecíficos) e cerca de 20 espécies, todas neotropicais, mas com ocorrência mais concentrada no escudo das Guianas (Struwe *et al.* 2002). Algumas das espécies têm distribuição muito restrita, como *Saccifolium bandeirae* Maguire & Pires, que ocorre no Pico da Neblina, na fronteira entre Venezuela e Brasil (Struwe *et al.* 1998), e *Hockinia montana* Gardner, que ocorre na Serra dos Órgãos (RJ, Brasil; Gardner 1843). Também faz parte dessa tribo o gênero *Curtia* Cham. & Schltdl., que tem distribuição bastante ampla, mas com maior diversidade no Brasil (Crespo & Marcondes-Ferreira 2009).

Segundo Struwe *et al.* (2002), os gêneros de Exaceae apresentam distribuição paleotropical, ocorrendo também em regiões temperadas da África. A tribo compreende seis gêneros e cerca de 144-184 espécies, sendo a maior parte pertencente aos gêneros *Sebaea* Sol. ex R.Br. e *Exacum* (60-100 e 65 espécies, respectivamente). Exaceae não possui gêneros de ocorrência natural no Brasil.

Chironieae é formada por cerca de 23 gêneros e 160 espécies. Na análise molecular de Struwe *et al.* (2002), essa tribo apresentou-se subdividida em 3 clados que receberam o *status* de subtribos: Canscorinae, Chironiinae e Coutoubeinae. Canscorinae tem distribuição paleotropical. Chironiinae é encontrada em regiões temperadas e contém *Zygostigma australe* (Cham. & Schltdl.) Griseb., que ocorre no Brasil, Argentina e Uruguai. Coutoubeinae tem distribuição neotropical e inclui os gêneros *Coutoubea* Aubl. (cinco espécies; Guimarães & Klein 1985), *Deianira* Cham. & Schltdl. (sete espécies; Guimarães 1977), *Schultesia* Mart. (18 espécies; Guimarães 2004) e *Symphyllphyton* Gilg (com uma só espécie, endêmica do Sudeste do Brasil), todos com ocorrências no Brasil. Também fazem parte da tribo Chironieae os gêneros *Eustoma*, com espécies cultivadas para ornamentação, e *Centaurium*, com espécies introduzidas na América do Sul (Melderis 1972).

De acordo com Struwe *et al.* (2002), Gentianeae é uma tribo formada por mais de 900 espécies agrupadas em 17 gêneros (três monoespecíficos). A maioria das espécies dessa tribo ocorre em habitats alpinos e temperados do Hemisfério Norte, sendo que apenas 3 gêneros têm distribuição mais ampla, atingindo regiões temperadas do Hemisfério Sul (*Gentiana*, *Gentianella* Moench e *Halenia* Borkh.). Gentianeae não possui gêneros de ocorrência natural no Brasil.

Potalieae contém 13 gêneros (seis monoespecíficos) e cerca de 154 espécies, distribuídas ao redor do Equador (Struwe *et al.* 2002). Apenas dois gêneros ocorrem no Brasil: *Neurotheca* Salisb. ex Benth. & Hook.f. (três espécies; Struwe *et al.* 2002) e *Potalia* (nove espécies; Struwe & Albert 2004). Fazem parte ainda dessa tribo os gêneros *Enicostema* Bl. (Struwe *et al.* 2002) e *Lisianthus* P. Browne (Weaver 1972), os quais também ocorrem nos neotrópicos.

Helieae, a tribo tratada nesta Tese de Doutorado, é abordada mais detalhadamente na seqüência.

3. Helieae: caracterização morfológica e histórico nomenclatural

Helieae é formada por cerca de 23 gêneros e mais de 200 espécies (Struwe *et al.* 2002). É uma tribo exclusivamente neotropical, sendo que a maioria de suas espécies apresenta distribuição restrita, por exemplo, a áreas de campos rupestres e campos de altitude do Sudeste do Brasil (*Calolisanthus* Gilg, *Helia* Mart., *Prepusa* e *Senaea*), a vales e cordilheiras andinos (*Lagenanthus*) e a savanas arenosas do escudo das Guianas (*Aripuana* Struwe, Maas & V.A. Albert, *Celiantha* Maguire, *Chorisepalum* Gleason & Wodehouse, *Neblinantha* Maguire) (Struwe *et al.* 2002). Dentre as espécies de distribuição restrita, várias são consideradas raras (alguns exemplos são apresentados em Calió & Guimarães 2009). Poucas são as espécies com distribuição mais ampla, como *Chelonanthus alatus* (Aubl.) Pulle e *Tetrapollinia caeruleascens* (Aubl.) Maguire & B.M. Boom. A quantidade de espécies por gênero varia de modo bastante peculiar, sendo que aproximadamente 63,5% do total de espécies está concentrada nos gêneros *Macroparpea* e *Symbolanthus*, com mais de 100 e cerca de 30 espécies, respectivamente, enquanto que 15 gêneros (cerca de 65,2% do total de gêneros) possuem apenas de uma a três espécies cada (cálculos baseados nas estimativas de números de espécies apresentados em Calió 2009).

Quanto à morfologia, as plantas dessa tribo exibem grande variação em caracteres reprodutivos e vegetativos, mas podem ser caracterizadas, de modo geral, pelo cálice com estruturas glandulares na região dorsal ou áreas glandulares nos lobos; filetes desiguais em seu comprimento; anteras com apêndices apicais estéreis e recurvadas depois da antese;

estilete achatado, enrolando-se quando seco; e estigma bilamelado (Struwe *et al.* 2002). Vale ressaltar ainda que as flores são em geral entomófilas (*Irlbachia* Mart.), ou polinizadas por morcegos e beija-flores (*Chelonanthus*, *Macrocarpaea* e *Symbolanthus*) e possivelmente por mariposas em *Aripuana* (Struwe *et al.* 1997, 2002).

Na circunscrição atualmente aceita, Helieae é monofilética, mas a delimitação dos gêneros e espécies e suas relações são pouco conhecidas (Struwe *et al.* 2002). Além disso, muitos nomes de espécies estão incorretamente aplicados e o *status* de uma série de outros nomes não é conhecido (Struwe *et al.* 2002). Isso se deve, em parte, ao fato de que as delimitações no nível genérico e específico têm sido tradicionalmente difíceis de se estabelecer em Helieae, um grupo de taxonomia complicada e controversa (Weaver 1972, Struwe & Albert 1998a).

Em 1756, Patrick Browne descreveu o gênero *Lisianthus* com duas espécies da Jamaica. Em 1763, Adanson, em seu tratamento, citou Browne como autor do nome, mas mudou a grafia para *Lysianthus*. Em 1767, Linnaeus mencionou Browne como autor do gênero, mas alterou novamente a grafia para *Lisianthus*; além disso, em 1774, atribuiu binômios às espécies de Browne (*Lisianthus longifolius* e *Lisianthus cordifolius*).

Em 1775, Aublet, no seu tratamento sobre plantas da Guiana Francesa, apresentou o gênero *Lisyanthus* com quatro espécies: *L. purpurascens*, *L. alatus*, *L. grandiflorus* e *L. caeruleascens*. Aublet apresentou detalhada descrição morfológica para o gênero, grafando o nome diferentemente das maneiras previamente apresentadas e sem referir Browne como autor do nome.

Em 1827, Martius descreveu uma série de novas espécies em *Lisianthus* e dois novos gêneros: *Irlbachia*, contendo uma espécie, e *Helia*, com duas espécies. É interessante ressaltar que, embora tivesse utilizado a grafia de Linnaeus em *Lisianthus*, Martius atribuiu a autoria do nome a Browne, Aublet e Ruiz & Pavon, os quais também haviam descrito espécies nesse gênero.

Em 1839, Grisebach transferiu as espécies de Browne para um novo gênero por ele criado, *Leianthus* (uma mudança claramente ilegítima segundo o *International Code of Botanical Nomenclature*, ICBN 2006), utilizando o nome *Lisyanthus* Aubl. para as outras espécies descritas até aquele momento. Grisebach (1839) apresentou o gênero *Lisyanthus* subdividido em 5 seções: *Macrocarpaea*, *Choriophyllum*, *Chelonanthus*, *Helia* e *Calolisyanthus* (*Irlbachia* Mart. foi reconhecido como um gênero à parte). Em 1845, Grisebach não fez alterações quanto ao posicionamento dos gêneros tratados nas seções (apenas incluiu espécies), entretanto, alterou a grafia do gênero para *Lisianthus*, mantendo Aublet como autor, e alterou a grafia da seção *Calolisyanthus* para *Calolisianthus*.

Em 1891, Kuntze reconheceu que era preciso escolher outro nome para as plantas nomeadas por Aublet como *Lisyanthus*, pois: 1) essas espécies precisavam ser realocadas

para um novo gênero, pois não estavam relacionadas ao *Lisianthus* de Browne; 2) Aublet não havia descrito um novo gênero com o nome "*Lisyanthus*", mas apenas adicionado espécies a um gênero já existente; e 3) o nome *Lisyanthus* (com a grafia de Aublet) não poderia ser utilizado para nomear esse grupo de plantas, pois este seria um homônimo em relação ao nome *Lisianthus* de Browne. Com base nessa constatação de que, além de uma grande confusão quanto à ortografia e ao uso dos nomes, havia um grave problema quanto à delimitação e compreensão da identidade dos gêneros nesse grupo, Kuntze tentou solucionar essas questões da seguinte maneira: 1) transferiu todas as espécies que ele considerava como pertencentes ao "*Lisyanthus*" de Aublet para *Helia* Mart.; e 2) apresentou *Lisianthus* de Linnaeus e *Leianthus* de Grisebach como sinônimos de *Lisianthus* de Browne. Com exceção do nome *Lisianthus* e suas variantes, havia outros nomes genéricos disponíveis para esse grupo de plantas; os dois mais antigos eram *Helia* e *Irlbachia*, ambos descritos por Martius em 1827, na mesma obra. Kuntze escolheu o nome *Helia* por este gênero possuir maior número de espécies.

Apesar do cuidadoso tratamento de Kuntze (1891), as circunscrições por ele propostas não chegaram a ser adotadas. É importante ressaltar ainda que Struwe & Albert (1998a, 1999) e Zijlstra *et al.* (1999) apresentaram discussões acerca da possibilidade de Aublet ter intencionalmente descrito um novo gênero sob a grafia *Lisyanthus*. As evidências apresentadas por Zijlstra *et al.* (1999) parecem mais consistentes e, por isso, *Lisyanthus* (grafia de Aublet) será aqui considerado como uma variante ortográfica de *Lisianthus* P. Browne.

Em 1895, Gilg atribuiu *status* genérico às seções de Grisebach, restabelecendo *Helia* como gênero, bem como criando os gêneros *Calolisianthus* (com essa grafia), *Chelonanthus* e *Macrocarpaea*. Além disso, Gilg (1895), baseando sua classificação em caracteres polínicos, reconheceu tribos e subtribos criadas por outros autores e criou tribos novas, como Helieae, na qual posicionou os gêneros portadores de tétrades polínicas (e.g. *Calolisianthus*, *Helia*, *Prepusa* e *Senaea*).

Estudos polínicos realizados por Nilsson (1968, 1970) deram sustentação às estreitas circunscrições genéricas propostas por Gilg (1895), além de sugerirem uma série de mudanças taxonômicas no sentido de reduzir ainda mais a circunscrição de determinados gêneros. Tais mudanças foram realizadas por Maguire (1981) e Maguire & Boom (1989), que descreveram alguns novos gêneros, como *Rogersonanthus* Maguire & B.M. Boom e *Tetrapollinia*.

Weaver (1972) publicou uma revisão taxonômica de *Lisianthus* P. Browne. O autor constatou que uma série de atributos morfológicos distinguia *Lisianthus* dos demais gêneros do denominado "complexo Lisianthoide", com os quais *Lisianthus* havia sido confundido conceitual ou ortograficamente até então. Além das diferenças morfológicas, o gênero

Gracias por visitar este Libro Electrónico

Puedes leer la versión completa de este libro electrónico en diferentes formatos:

- HTML(Gratis / Disponible a todos los usuarios)
- PDF / TXT(Disponible a miembros V.I.P. Los miembros con una membresía básica pueden acceder hasta 5 libros electrónicos en formato PDF/TXT durante el mes.)
- Epub y Mobipocket (Exclusivos para miembros V.I.P.)

Para descargar este libro completo, tan solo seleccione el formato deseado, abajo:

