



UNIVERSIDADE DE BARSÍLIA - UNB
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

João Bernardo de Azevedo Bringel Jr.

CONTRIBUIÇÃO AO ESTUDO DE HELIANTHEAE (ASTERACEAE):
REVISÃO TAXONÔMICA E FILOGENIA DE *RIENCOURTIA* CASS.

Brasília –DF
Defesa 16 junho 2014

UNIVERSIDADE DE BARSÍLIA - UNB
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

CONTRIBUIÇÃO AO ESTUDO DE HELIANTHEAE (ASTERACEAE):
REVISÃO TAXONÔMICA E FILOGENIA DE *RIENCOURTIA* CASS.

João Bernardo de Azevedo Bringel Jr.

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor, sob a orientação da Dra. Taciana Barbosa Cavalcanti.

Brasília –DF

2014

BANCA EXAMINADORA

Taciana Barbosa Cavalcanti – Presidente

Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia

Dr. Paulo Eduardo Aguiar Saraiva Câmara – titular interno

Universidade de Brasília

Dr. José Francisco Montenegro Valls – titular interno

Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia

Dr. Marcelo Fragomeni Simon –titular interno

Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia

Dra. Mara Angelina Galvão Magenta – titular externo

Universidade Santa Cecília

Dra. Sueli Maria Gomes – suplente interno

Universidade de Brasília

Ficha Catográfica:

Bringel, João Bernardo de Azevedo Jr.

Contribuição ao estudo de Heliantheae (Asteraceae): Revisão taxonômica e filogenia de *Riencourtia* Cass. / João Bernardo de Azevedo Bringel Jr.. – 2014

159 f. : il 210 x 297 mm

Tese (Doutorado) – Universidade de Brasília, Departamento de Botânica, 2014.

Orientação: Taciana Barbosa Cavalcanti, Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia.

1. Taxonomia. 2. Sistemática. 3. Micromorfologia. 4. Evolução. 5. Savanas. I. Título. II. PGBot/UnB

Referência Bibliográfica:

Bringel Jr., J.B.A. Contribuição ao estudo de Heliantheae (Asteraceae): Revisão taxonômica e filogenia de *Riencourtia* Cass.. Tese de Doutorado em Botânica. Departamento de Botânica, Universidade de Brasília, Brasília – DF, 159 p.

Cessão de direitos:

Autor: João Bernardo de Azevedo de Bringel

Título: Contribuição ao estudo de Heliantheae (Asteraceae): Revisão taxonômica e filogenia de *Riencourtia* Cass.

Grau: Doutor

Ano: 2014

Agradecimentos

Este trabalho não seria possível sem a colaboração de inúmeras pessoas e instituições, às quais, presto aqui meus sinceros agradecimentos.

Agradeço à Universidade de Brasília por ter me dado condição de realizar este trabalho. À Capes pela bolsa concedida durante todo o curso de doutorado e pela oportunidade, dada através do programa PDSE, de passar quatro meses na University of Texas (UT) realizando parte do trabalho de filogenia. À Embrapa Recursos genéticos e biotecnologia. À Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia por ter cedido suas instalações e infraestrutura, durante todo o período do doutorado. À University of Texas, por ter me recebido durante meu estágio pelo programa PDSE.

À Taciana Cavalcanti agradeço por ter aceitado ser minha orientadora e ter dividido comigo muito do seu conhecimento botânico. Ao Jose Panero por ter dividido comigo o seu inestimável conhecimento sobre a família Asteraceae e por ter me orientado no trabalho de filogenia conduzido em seu laboratório.

À Vanessa Rivera sou imensamente agradecido pelo auxílio dado no trabalho de laboratório na UT. Também presto meus sinceros agradecimentos ao Marcelo Simon Peter Inglis, Lorena, Paulo Câmara, Claudenir Caires, Estevão Fernandes, Leonardo Borges, Juliana Santos Silva, Jose Floriano Pastore por terem auxiliado no trabalho de laboratório realizado na Embrapa e UnB.

Ao Guy de Capdeville, Rosana e Janife, agradeço pelo trabalho de microscopia eletrônica. Também agradeço ao Laboratório de Microscopia Eletrônica da Universidade de Brasília. Aos professores e colegas que me auxiliaram no estágio em docência ou trocaram conhecimentos de anatomia vegetal, Sueli Gomes, Luiz Alfredo, Dalva Graciano, Nádia Somavilla, Mayara Rodrigues e Bruno Edson.

Ao Henrique Moreira pela imprescindível ajuda no trabalho de campo e por ceder suas fotografias. Ao Jair Faria, Pedro Viana e Moises Mendoza por terem coletado importantes amostras aqui analisadas. À Renata Martins também devo um especial agradecimento pela ajuda em trabalho de campo.

A todos os curadores e funcionários dos herbários visitados ou que cederam exemplares por empréstimo. Em especial agradeço ao Bruno Walter, Gabriela Ribeiro, João Benedito, Juarez Amaral, Dudu (Valdecir), Aécio Amaral, Josemília Miranda, Cássia Munhoz e Thomas Wendt, que mais me ajudaram com trabalhos de rotina em herbário.

Ao Bruno Walter, Luciano Bianchetti, Anderson Sevilha, Vanessa Rivera e José Floriano que diversas vezes leram, corrigiram ou discutiram alguns manuscritos, além de tirarem dúvidas sobre diversos assuntos botânicos. À Marisa Pozzobon agradeço por ter dividido seu conhecimento sobre citogenética e ter analisado minhas amostras.

Aos meus amigos Pedro Reys, Edgardo Ortiz, Juan Palacio, Amalia Diaz e Diogo Marçal que me acolheram em Austin, me ajudando e compartilhando bons momentos. Aos meus amigos da UnB e da Embrapa Jair Faria, Maria Rosa, Micheline Silva, Renata Martins, Marcelo Kulmann, Natália Perigolo, Pamela Mozer, Glocimar, André Moreira, Sérgio Noronha, Tamily, Gustavo, Talita, Laura, Daniel Vieira, Luciano Milhomens e Aldicir Scariot, agradeço pela prazerosa convivência e cordialidade presentes na minha rotina nesses quatro anos. Em especial agradeço ao amigo Aelton Giroldo, que sempre me salva na informática e me ajudou com a formatação da tese.

Aos pesquisadores, Mara Magenta, Paulo Câmara, Marcelo Simon e José Montenegro Valls, que avaliaram este trabalho e deram significativas contribuições.

Por fim, agradeço ao apoio da minha família, especialmente ao dos meus pais João Bernardo e Maria Luiza. À Helen Leal por ter sido minha companheira em vários momentos difíceis. À Letícia pela ajuda com a formatação da tese. Ao Fernando que sempre me ajuda em diversas ocasiões. Não poderia deixar de mencionar os meus avôs Jorge Nova e Maury Bringel, que foram as pessoas, que me ensinaram a gostar das plantas e minhas avós Yedda e Amara, que também muito contribuíram para minha formação. A eles dedico este trabalho.

Sumário

Introdução Geral	1
Objetivos.....	5
Resultados apresentados e estrutura da tese	6
Referências Bibliográficas.....	7
CAPÍTULO 1:	
Revisão taxonômica de <i>Riencourtia</i> Cass. (Asteraceae, Heliantheae)	10
Introdução	12
História Taxonômica e Relações Filogenéticas	13
Material e métodos	16
Resultados	17
Tratamento Taxonômico	33
Referências Bibliográficas	60
CAPÍTULO 2:	
Caracterização micromorfológica de <i>Riencourtia</i> Cass. (Ecliptinae Heliantheae, Asteraceae).....	64
Introdução	66
Material e Métodos	69
Resultados e Discussão	71
Conclusões	91
Referências Bibliográficas	92
CAPÍTULO 3:	
Relações filogenéticas dos gêneros com ductos resiníferos da corola avermelhados, em Ecliptinae (Heliantheae, Asteraceae).	98
Introdução	100
Material e Métodos	104
Resultados	108
Discussão.....	114
Conclusões	120
Referências Bibliográficas	121
CAPÍTULO 4:	
A filogenia e história evolutiva da inflorescência em <i>Riencourtia</i> Cass. (Ecliptinae, Heliantheae, Asteraceae) e gêneros relacionados	125
Introdução	127
Material e Métodos	131
Resultados	138
Discussão.....	142
Conclusão.....	153
Referências Bibliográficas	154

Índice de Figuras

FIG. 1. Sumário da relação filogenética entre as tribos reconhecidas dentro de “Heliantheae alliance”, baseado em dados de DNA de cloroplasto.	4
FIG. 2. Relações filogenéticas entre as subtribos de Heliantheae, baseada em dados de DNA de cloroplasto.	5
FIG. 3. Espécies de <i>Riencourtia</i>	18
FIG. 4. Folhas e arranjo de glomérulos em <i>Riencourtia</i>	21
FIG. 5. Brácteas e capítulos em <i>Riencourtia</i>	23
FIG. 6. Estruturas florais em espécies de <i>Riencourtia</i>	25
FIG. 7. Grãos de pólen em <i>Riencourtia</i>	26
FIG. 8. Cipselas em <i>Riencourtia</i>	27
FIG. 9. Tipos de tricomas em <i>Riencourtia</i>	29
FIG. 10. Mapa de distribuição das espécies de <i>Riencourtia latifolia</i> e <i>Riencourtia oblongifolia</i>	30
FIG. 11. Mapa de distribuição das espécies de <i>Riencourtia pedunculosa</i> e <i>Riencourtia tenuifolia</i>	31
FIG. 12. Cromossomos em <i>Riencourtia tenuifolia</i> , obtidos a partir de antera, em meiose	32
FIG. 13. <i>Riencourtia oblongifolia</i>	43
FIG. 14. Variação morfológica em <i>Riencourtia pedunculosa</i>	52
FIG. 15. Prancha utilizada por Vellozo na descrição de <i>Pontesia serrata</i>	59
FIG. 16: Microsuperfície na face adaxial foliar em <i>Riencourtia</i>	74
FIG. 18. Superfície abaxial foliar em <i>Riencourtia</i>	77
FIG. 19. Tipos de tricomas em <i>Riencourtia</i>	78
FIG. 20. Brácteas involucrais em <i>Riencourtia</i>	80
FIG. 21. Flores estaminadas em <i>Riencourtia</i>	83
FIG. 22. Epicarpo das cipselas em <i>Riencourtia</i>	88
FIG. 23. Epicarpo das cipselas em <i>Riencourtia</i> e camada de deposição de fitomelano..	89
Figura 24. Aspectos morfológicos de alguns gêneros de	102
Fig. 25. Análise filogenética entre os gêneros de Ecliptinae baseada em dados de <i>matK</i>	110

Figura 26. Análise filogenética entre os gêneros de Ecliptinae baseada em dados de ITS+ETS.....	111
Figura 27. Comparação das análises filogenéticas realizadas com cada marcador de forma separada e ITS+ETS.	112
Figura 28. Análise filogenética entre os gêneros de Ecliptinae baseada em dados de nrDNA (ITS+ETS) e cpDNA (<i>matK</i>) combinados	113
Fig. 29. Aspectos morfológicos de <i>Riencourtia</i> e gêneros de Ecliptinae filogeneticamente próximos.	129
Fig. 30. Cromatogramas de algumas sequencias obtidas	140
Figura 31. Análise filogenética das espécies de <i>Riencourtia</i> e gêneros relacionados, baseada em dados de ITS+ETS.	141
Figura 32. Análise preliminar das espécies de <i>Riencourtia</i> e gêneros próximos baseada em dados de cpDNA (<i>matK+ndhF</i>)	145
Fig. 34. Reconstrução de estado ancestral de hábito em <i>Riencourtia</i> e gêneros filogeneticamente relacionados	150
Fig. 33. Reconstrução de área ancestral em <i>Riencourtia</i> e gêneros filogeneticamente relacionados	147
Figura 35. Reconstrução de estado ancestral da inflorescência em <i>Riencourtia</i> e gêneros filogeneticamente relacionados.	151

Índice de Tabelas

TABELA 1. Padrões de microsuperfície e posição relativa dos estômatos na epiderme foliar	73
TABELA 2. Padrões da microsuperfície das cipselas em espécies de <i>Riencourtia</i>	86
TABELA 4. Táxons amostrados pela primeira vez em estudos filogenéticos.....	105
TABELA 5. Táxons amostrados e código de acesso no GenBank.	106
TABELA 6. Dados das matrizes de alinhamento geradas com cada marcador (Capítulo 3)	109
TABELA 7. Informações sobre táxons amostrados.....	132
TABELA 8. Dados das matrizes de alinhamento geradas com cada marcador (Capítulo 4).	139

INTRODUÇÃO GERAL

Asteraceae Martinov

A família Asteraceae é a maior família de plantas em número de espécies, apresentando cerca de 24.000 espécies descritas (estima-se 30.000 no total), que estão inseridas em 1.600-1700 gênero. Estes números indicam que a família pode representar cerca de 10% do número total de fanerógamas no mundo (Funk *et al.* 2009). Os dados mais recentes para a Flora do Brasil indicam que a família é representada por 275 gêneros e 2052 espécies (Nakajima *et al.* 2014).

Associado ao grande número de táxons está a alta capacidade de dispersão das espécies da família, a facilidade de colonização de uma grande variedade de ambientes resultante de um processo evolutivo rápido (Carlquist 1976), o agrupamento das flores em capítulo, contribuindo para a eficiência na polinização por insetos, e sua ampla diversidade de compostos secundários inibidores da ação de predadores (Pruski & Sancho 2004).

É atribuída à família grande importância econômica principalmente nas áreas química, medicinal, alimentícia e ornamental (Pruski & Sancho 2004). Muitos produtos industriais são obtidos a partir de espécies de Asteraceae, tais como inseticidas, medicamentos, sabões, detergentes, vernizes, tintas, cosméticos, condimentos e corantes para alimentos (Jeffrey 2007). Muitas espécies da família se comportam como plantas daninhas em plantações, pastagens e jardins (Jeffrey 2007).

Asteraceae vem sendo tradicionalmente reconhecida pelos trabalhos mais recentes em filogenia (APG III 2009) como um grupo natural. Segundo a classificação proposta pelo APG III (2009), Asteraceae se encontra na ordem Asterales juntamente

com Alseuosmiaceae, Argophyllaceae, Calyceraceae, Campanulaceae, Goodeniaceae, Menyanthaceae, Pentaphragmataceae, Phellinaceae, Rouseaceae e Stylidiaceae. Dentre essas famílias, Calyceraceae forma o grupo irmão de Asteraceae.

No século XIX, as contribuições mais significativas na classificação infrafamiliar em Asteraceae foram dadas por Cassini (1819) que descreveu 20 tribos, sendo que algumas delas são reconhecidas até hoje (Bonifacino *et al.* 2009, Bremer 1994). Grande parte da classificação de Cassini foi utilizada no *Genera Plantarum* de Bentham (1873), onde são reconhecidas 13 tribos.

Desde a última década do século XX, muitos táxons infrafamiliares vêm sendo descritos e delimitados, corroborados por análises filogenéticas utilizando dados de DNA (Baldwin *et al.* 2002, Bremer 1996, Bremer & Jansen 1992, Panero & Funk 2002, 2008). De acordo com a classificação mais recente (Panero & Funk 2008), Asteraceae apresenta 12 subfamílias, 27 tribos e um clado denominado de “Heliantheae alliance” onde estão posicionados táxons que geralmente apresentam cípselas com fitomelano e que são tradicionalmente enquadrados em Heliantheae, Eupatorieae e Helenieae *sensu lato* (FIG. 1).

***Riencourtia* Cass.**

O gênero *Riencourtia* (Cassini 1818) é composto por plantas de hábito herbáceo a subarbustivo que apresentam como principais características distintivas os capítulos disciformes reduzidos agrupados em cimeiras de glomérulos, receptáculo geralmente desprovido de páleas, com apenas uma flor feminina (Baker 1884, Barroso *et al.* 1991, Panero 2007). Em *Riencourtia*, as flores estaminadas apresentam ovário não funcional, desprovido de óvulo. Mesmo assim, os ovários dessas flores se desenvolvem, aumentando de comprimento. Este alongamento faz com que a corola das flores seja

elevada, projetando-se para fora do invólucro de brácteas. Provavelmente por causa deste fenômeno, Barroso (1991) utilizou o termo “ovário modificado em pedicelo”.

Riencourtia é um gênero que se distribui em áreas de vegetação savânica, desde o escudo das Guianas, além de outras regiões próximas na Venezuela, Colômbia e Panamá, cruzando a Amazônia Oriental brasileira até o Cerrado do Brasil e Bolívia. Todas as espécies do gênero ocorrem no Brasil. Curiosamente não é encontrado ou citado nenhum registro para a porção oeste da Amazônia (Baker 1884, Bringel Jr. & Magenta 2014, Pruski 1998).

São citadas na literatura cinco ou seis espécies para o gênero (Pruski 1998, Panero 2008). As espécies de *Riencourtia* apresentam grande plasticidade morfológica, com delimitação sutil em alguns casos. Este fato evidencia a urgência e necessidade de uma revisão taxonômica. Devido também à plasticidade morfológica encontrada no gênero, se faz necessária uma investigação da delimitação específica, através de técnicas micromorfológicas e moleculares.

Ao ser descrita, *Riencourtia* (Cassini 1818) foi posicionada dentro da subtribo Millerinae (Millériées na grafia da época) de Heliantheae, onde permaneceu até meados do século seguinte na revisão feita por Stuessy (1977). Já na revisão feita por Robinson (1981), *Riencourtia* foi posicionada na pequena subtribo Clibadiinae (Heliantheae), que ainda englobava os gêneros *Clibadium* L. e *Lantanopsis* C.Wright ex Griseb. Em uma revisão subsequente de Heliantheae (Karis & Ryding 1994), *Riencourtia* foi tida como um gênero próximo de *Lantanopsis* e *Stachycephallum* Sch.Bip. ex Benth. e *Delilia* Spreng., no entanto não foi posicionada em nenhuma subtribo. O posicionamento de *Riencourtia* em Ecliptinae (FIG. 2) só foi comprovado, com dados de DNA de cloroplasto aplicados à filogenia (Moraes 2004). Mesmo assim, o posicionamento deste

gênero ainda é mal resolvido junto com diversos gêneros de Eclipitinae (Moraes 2004, Moraes *et al.* 2007).

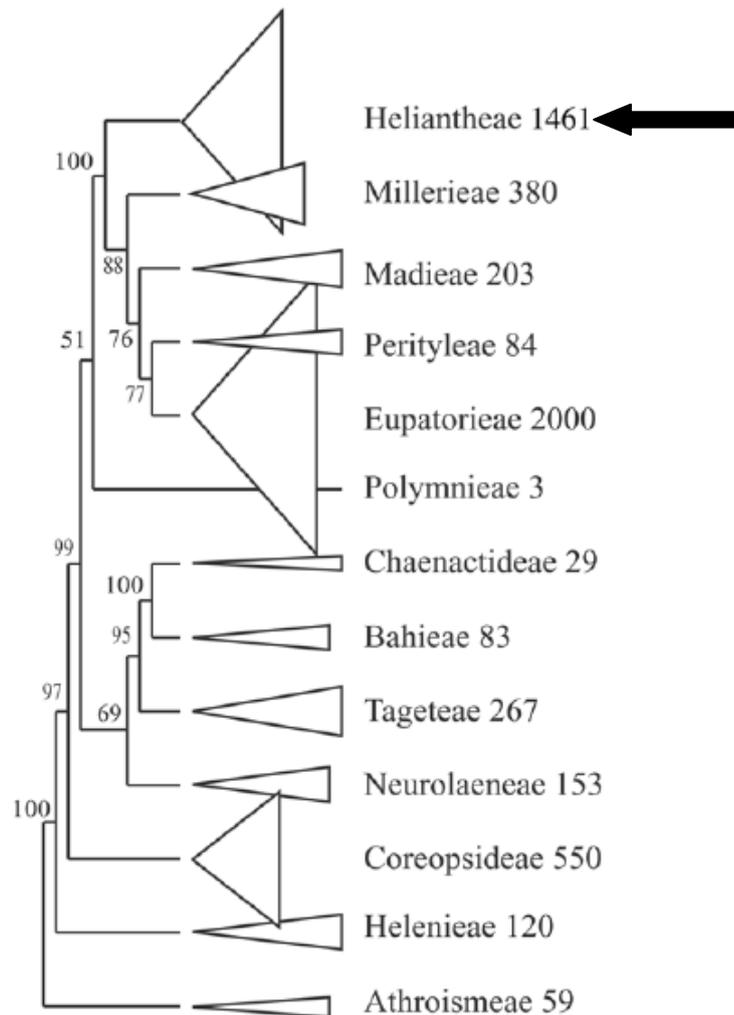


FIG. 1: Sumário da relação filogenética entre as tribos reconhecidas dentro de “Heliantheae alliance”, baseado em dados de DNA de cloroplasto. Os números nas bifurcações dos ramos significam o suporte de *bootstrap*, os números ao final do nome das tribos são aproximadamente os números de espécies de cada táxon e a seta indica Heliantheae, tribo em que se posiciona *Riencourtia*. Retirado de Panero (2007).

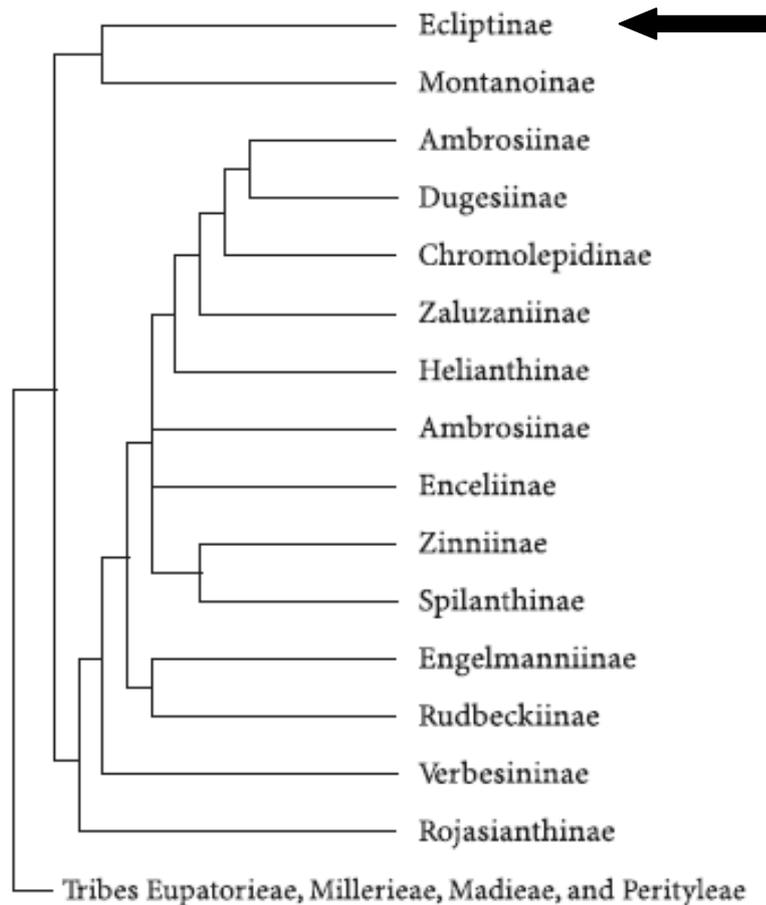


FIG. 2: Relações filogenéticas entre as subtribos de Heliantheae, baseada em dados de DNA de cloroplasto. A seta indica Ecliptinae subtribo onde *Riencourtia* está inserida. Retirado de Panero (2007).

OBJETIVOS

- Delimitar taxonomicamente as espécies de *Riencourtia*
- Realizar uma revisão taxonômica de *Riencourtia*, realizando adequações de acordo com o Código Internacional de Nomenclatura de algas, fungos e plantas
- Investigar as relações filogenéticas entre *Riencourtia* e outros gêneros de Ecliptinae
- Verificar a monofilia do gênero *Riencourtia* e gêneros próximos.

RESULTADOS APRESENTADOS E ESTRUTURA DA TESE

Os resultados são apresentados da seguinte forma:

- Capítulo 1: Aborda a revisão taxonômica e morfológica de *Riencourtia*. São apresentadas chave de identificação, descrição das espécies e novas sinonímias.
- Capítulo 2: Aborda a análise detalhada e utilização de caracteres micromorfológicos tanto para caracterizar o gênero *Riencourtia*, quanto para melhorar a delimitação entre as espécies do gênero. Foram encontrados caracteres micromorfológicos que suportam a delimitação das espécies e as sinonímias propostas, além de características não citadas anteriormente para Ecliptinae.
- Capítulo 3: Aborda a relação filogenética entre *Riencourtia* e demais gêneros de Ecliptinae. Para isto foram utilizados dados de marcadores nucleares (ITS e ETS) e de cloroplasto (*matK*) em análises de Máxima parcimônia, Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana
- Capítulo 4: É testada a monofilia de *Riencourtia* e gêneros mais próximos. É analisada a história evolutiva de caracteres morfológicos como hábito e arranjo de capítulos. São traçadas hipóteses fitogeográficas a serem testadas em trabalhos futuros.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- Baker, J. G. 1884. Compositae IV: Helianthoideae – Mutisiaceae. Pp. 135–398. in: *Flora brasiliensis*, eds. C. F. P. Martius, A. G. Eichler Liapsiae.
- Baldwin, B. G., B. L. Wessa & J. L. Panero. 2002. Nuclear rDNA evidence for major lineages of helenoid Heliantheae. *Systematic Botany* 27: 161-198.
- Barroso, G. M., A. L. Peixoto, C. L. F. Ichaso, C. G. Costa, E. F. Guimarães & H. C. Lima. 1991. *Sistemática de Angiospermas do Brasil*, vol. 3. Viçosa: Editora Universitária UFV.
- Bonifacino, J. M., H. Robinson, V. A. Funk, H. W. Lack, G. Wagenitz, C. Feuillet & D. J. N. Hind. 2009. A history of research in Compositae: early beginnings to the Reading Meeting (1975). Pp. 3-38 in: *Systematics, Evolution and Biogeography of Compositae*, eds. V. A. Funk, A. Susanna, T. F. Stuessy, R. J. Bayer Vienna: IAPT.
- Bremer, K. 1996. Major clades and grades of the Asteraceae *Proceedings of the international Compositae conference*, eds. D. J. N. Hind, H. J. Beentje Kew: Royal Botanic Gardens.
- Bremer, K. & R. K. Jansen. 1992. A new subfamily of the Asteraceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 414-415.
- Bringel Jr., J. B. A. & M. Magenta 2014. *Riencourtia*. in: *Lista de espécies da flora do Brasil*. Lista de espécies da flora do Brasil <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB16285>.

- Carlquist, S. 1976. Tribal and interrelationships and phylogeny of the Asteraceae. *Aliso* 8: 465-492.
- Cassini, H. 1818. *Riencurtia*. P 76 in: *Bulletin des sciences*, ed. Société-Philomathique-De-Paris Paris: Imprimerie de Plassan.
- Cassini, H. 1819. Sixième mémoire sur la famille sur la famille des Synanthérées, contenant les caractères de tribus. *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts* 88: 150-163.
- Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy & H. Robinson. 2009. Clasification of Compositae. In: Funk, VA, Susanna, A, Stuessy, TF, Bayer, RJ (eds). *Systematic, evolution and biogeography of Compositae*. IAPT: Vienna.
- Karis, P. O. and O. Ryding. 1994. Tribe Heliantheae. Pp. 559-625 in: *Asteraceae: cladistics and classification*, ed. K. Bremer Portland: Timber Press.
- Moraes, M. D. 2004. Taxonomia e filogenia de *Dimerostemma*, e sua relação intergenérica na subtribo Ecliptinae (Asteraceae: Heliantheae). PhD thesis, Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Moraes, M. D., J. L. Panero & J. Semir. 2007. Relações Filogenéticas na subtribo Ecliptinae (Asteraceae: Heliantheae). *Revista Brasileira de Biociências* 5: 705-707.
- Nakajima, J., B. Loeuille, G. Heiden, M. Dematteis, E. K. O. Hattori, M. Magenta, M. R. Ritter, C. A. Mondin, N. Roque, S. C. Ferreira, A. M. Teles, R. A. X. Borges, M. Monge, J. B. A. Bringel Jr., C. T. Oliveira, P. N. Soares, G. Almeida, A. Schneider, G. Sancho, M. M. Saavedra, R. M. Liro, F. O. Souza-Buturi, A. C. M. Pereira, M. D. Moraes & G. A. R. Silva 2014. Asteraceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro <http://reflora.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB55>. mai 2014.

- Panero, J. L. 2007. XXVI. Tribe Heliantheae Cass. Pp. 440–477 in: *Families and genera of vascular Plants Heliantheae. Flowering plants, Eudicots, Asterales*, eds. J. W. Kadereit, C. Jeffrey Berlin: Springer-Verlag.
- Panero, J. L. & V. A. Funk. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115: 909-922.
- Panero, J. L. & V. A. Funk. 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: Major clades of the Asteraceae revealed. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 757–782.
- Pruski, J. F. 1998. Compositae of the Guayana Highland-XII. New combinations in *Conyza* (Astereae), *Praxelis* (Eupatorieae), and *Riencourtia* (Heliantheae) based in names proposed by L.C.M. Richard. *Brittonia* 50: 473-482.
- Pruski, J. F. & G. Sancho. 2004. Asteraceae. Pp. 33-39 in: *In Flowering plants of the Neotropics*, eds. N. Smith, S. A. Mori, A. Henderson, D. Stevenson, S. V. Heald New Jersey: Princeton University Press.
- Robinson, H. 1981. A revision of tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 51: 1-102.
- Stuessy, T. F. 1977. Heliantheae: systematic review. Pp. 621-671 in: *The Biology and Chemistry of the Compositae*, eds. V. H. Heywood, J. B. Harbone, B. L. Turner London/New York: Academic Press.

CAPÍTULO 1:

Revisão taxonômica de *Riencourtia* Cass. (Asteraceae, Heliantheae)

Resumo—*Riencourtia* é um gênero de ervas ou subarbustos que ocorrem basicamente em áreas de vegetação savânica na América do Sul. Dentro de Heliantheae, *Riencourtia* está inserida na subtribo Ecliptinae, com posicionamento filogenético próximo dos gêneros *Clibadium* e *Lantanopsis*. *Riencourtia* é distinta, por apresentar capítulos discoides com apenas uma flor pistilada e cinco a nove estaminadas, com longos tricomas tectores nos lobos da corola e ductos resiníferos avermelhados. São reconhecidas quatro espécies para o gênero, *R. latifolia*, *R. oblongifolia*, *R. pedunculosa* e *R. tenuifolia*. Para todas as espécies foram fornecidos mapas distribuição e ilustrações, além de chave de identificação. *Riencourtia latifolia* é a espécie de distribuição mais ampla, ocorrendo tanto na porção norte da Amazônia, alcançando também o Panamá, quanto em parte do Cerrado no Brasil central. As demais espécies são restritas a grandes complexos fitogeográficos como *R. pedunculosa*, no escudo das Guianas e Amazônia oriental; *R. oblongifolia* nos Cerrados do Brasil e Bolívia e *R. tenuifolia* na porção nordeste dos Cerrados, em ecótono com a Caatinga. Foram efetuadas sinonimizagens e adequações ao Código Internacional de Nomenclatura para algas, fungos e plantas. Foi constatada a difícil distinção entre *R. oblongifolia* e *R. tenuifolia* e alguns espécimes atípicos em *R. pedunculosa*.

Palavras-chaves—*Clibadium*, *Lantanopsis*, savanas, taxonomia, nomenclatura, sinonímias.

Abstract—*Riencourtia* (Asteraceae) is a genus of herbs and subshrubs dispersed mainly through South America's savannas. This genus is placed in the tribe Heliantheae and subtribe Ecliptinae, near *Clibadium* and *Lantanopsis*, position well supported by rDNA data. It can be distinct by its discoid capitula with only one pistillate flower and five to nine staminate flowers with long trichomes on lobes and reddish resiniferous ducts.

Four species are recognized, *R. latifolia*, *R. oblongifolia*, *R. pedunculosa* and *R. tenuifolia*. Illustrations, distribution maps and identification key are provided for the *Riencourtia* species. *Riencourtia latifolia* is the most widely distributed species in the genus, occurring both in the northern portion of the Amazon, also reaching Panama, and part of the Cerrado in central Brazil. The other species are restricted to large phytogeographic complexes as, *R. pedunculosa* in Guiana's Shield and eastern Amazonia, *R. oblongifolia* in Cerrado biome in Brazil and Bolivia and *R. tenuifolia* in the northeastern portion of the Cerrado in ecotone with Caatinga biome. New synonyms are proposed and adjustments are implemented according to the International Code of Nomenclature of algae, fungi and plants. The taxonomy boundaries are unclear between *R. oblongifolia* and *R. tenuifolia* and some specimens of *R. pedunculosa* are morphologically atypical.

Keywords— *Clibadium*, *Lantanopsis*, savanas, taxonomy, nomenclature, synonyms

INTRODUÇÃO

O gênero *Riencourtia* (Cassini 1818) é reconhecido neste trabalho com quatro espécies. Sua distribuição é delimitada ao norte da Colômbia, Panamá, Venezuela e no escudo das Guianas. São encontrados registros esparsos do gênero na porção oriental da Amazônia, geralmente associados a formações savânicas, e é amplamente distribuído em áreas de Cerrado no Brasil e na Bolívia. Apresenta como gêneros mais próximos *Clibadium* L. e *Lantanopsis* C.Wright ex Griseb. (Capítulos 3 e 4) dos quais se distingue principalmente por apresentar capítulos com apenas uma flor pistilada e de cinco a nove flores estaminadas e flores com longos tricomas tectores. Este trabalho objetiva investigar as delimitações interespecíficas em *Riencourtia* através de dados

morfológicos, e realizar adequações nomenclaturais ao Código Internacional de Nomenclatura de algas, fungos e plantas (McNeill *et al.* 2012).

HISTÓRIA TAXONÔMICA E RELAÇÕES FILOGENÉTICAS

Riencourtia (“*Riencurtia*”) foi descrita por Cassini (1818), em homenagem a sua esposa Agatha de Riencourt (Bonifacino *et al.* 2009). A espécie-tipo do gênero definida por Cassini (1818) foi *R. spiculifera* Cass. No entanto, um binômio mais antigo (*Trixis pedunculosa* Rich.) já havia sido descrito para a espécie anteriormente no gênero *Trixis* Sw. (*non Trixis* P. Br.) (Pruski 1998). O próprio Cassini (1827) foi quem corrigiu a grafia do epíteto genérico e, na mesma obra, ainda descreveu *R. glomerata* Cass. Posteriormente, o número de táxons no gênero aumentou através da contribuição de Gardner (1848), que descreveu *R. angustifolia* Gardner, *R. latifolia* Gardner, *R. oblongifolia* Gardner e *R. tenuifolia* Gardner.

Baker (1884) realizou o primeiro tratamento taxonômico para as espécies do gênero no Brasil, o qual apresentou importantes contribuições. Primeiramente, colocou *Pontesia* Vell. como sinônimo de *Riencourtia*. Também descreveu mais uma espécie, *R. longifolia* Baker e conferiu à *R. angustifolia* o status de variedade de *R. oblongifolia*. Mesmo sem ter examinado o material-tipo de *R. spiculifera*, equivocadamente excluiu este binômio do gênero por apresentar capítulos em espigas (Baker 1884).

Nos anos seguintes, as contribuições ao gênero se restringiram à descrição de novos táxons. Uma nova variedade foi descrita por Malme (1899), *R. tenuifolia* var. *intemedia* Malme, baseada em material coletado por este botânico no Mato Grosso (Brasil). Foram descritas duas espécies para flora da Venezuela, *R. ovata* S.F.Blake (Blake 1924b) e *R. pittierii* S.F.Blake (Blake 1924a), que posteriormente se tornaram sinônimos de *R. latifolia* (Pruski 1997). Décadas mais tarde, Pruski (1998) posiciona *R.*

spiculifera e *R. glomerata* como sinônimo de *Trixis pedunculosa* Rich., que serviu de basônimo para a combinação de *Riencourtia pedunculosa* (Rich.) Pruski.

Mesmo não apresentando características comuns em Heliantheae como o receptáculo paleáceo (na maioria das vezes), capítulos radiados, flores amarelas e brácteas involucrais foliáceas (Panero 2007), desde que foi descrito por Cassini (1818), o gênero *Riencourtia* já era posicionado nessa tribo, onde é mantido até hoje, conforme outras classificações (Karis & Ryding 1994, Panero 2007, Robinson 1981, Stuessy 1977). Apesar disto, a relação entre *Riencourtia* e outros gêneros não era bem clara, sendo que seu posicionamento em subtribos dentro de Heliantheae foi consideravelmente alterado nos últimos 40 anos, junto com a própria circunscrição da tribo (Karis & Ryding 1994, Panero 2007, Robinson 1981, Stuessy 1977).

Stuessy (1977), em sua revisão de Heliantheae, manteve *Riencourtia* em Milleriinae, que é a mesma subtribo em que esse gênero era posicionado desde sua descrição por Cassini (1818). Essa subtribo foi caracterizada por Stuessy (1977) por apresentar capítulos reduzidos (geralmente com até cinco flores), heterógamos e desprovidos de páleas, juntamente com a ausência ou redução do pápus e as anteras de tecas negras. Ainda dentro de Milleriinae, *Riencourtia* foi relacionada como próxima de *Lantanopsis* C.Wright ex Griseb. e *Delilia* Spreng., devido ao hábito herbáceo, aos capítulos agrupados em glomérulos densos, e por apresentar apenas uma flor feminina. Estes três gêneros formavam um grupo informal chamado de Grupo II (Stuessy 1977). O próprio autor (Stuessy 1977) ressaltou que apesar de ter alterado pouco a composição de Milleriinae em relação aos tratamentos clássicos anteriores, a relação entre os gêneros desta subtribo não era clara. Também deixou evidente a possibilidade da circunscrição de Milleriinae ser parafilética, indicando que era incerta se a extrema redução dos

capítulos nos gêneros da subtribo era consequência de uma convergência evolutiva ou de um ancestral comum (Stuessy 1977).

Robinson (1981) realizou alterações significativas quanto ao posicionamento de *Riencourtia* em Heliantheae, em uma revisão que teve como grande mérito incluir juntos aos caracteres tradicionalmente utilizados, caracteres micromorfológicos das flores e cipselas (Panero *et al.* 1999). Neste tratamento, *Riencourtia* foi posicionada na subtribo Clibadiinae, descrita no mesmo trabalho (Robinson 1981), junto com apenas dois outros gêneros *Clibadium* L. e *Lantanopsis*. Esta nova subtribo caracterizava-se principalmente por apresentar capítulos disciformes, flores masculinas de corola com ductos resiníferos avermelhados e lobos apresentando um tufo de tricomas penicilados, além de cipselas não estriadas e com densa pubescência na maioria das espécies.

Posteriormente, através de estudos cladísticos com caracteres micromorfológicos (Karis & Ryding 1994) e estudos com marcadores moleculares de cloroplasto (Panero *et al.* 1999), foram realizados novos esforços para uma maior compreensão sobre a afinidade entre os gêneros de Heliantheae, no entanto, nenhum desses estudos amostrou *Riencourtia*. Somente no estudo de Moraes (2004), *Riencourtia* foi novamente amostrada e, pela primeira vez, utilizando-se filogenia a partir de sequências de DNA. Este estudo, que utilizou nove marcadores de cloroplasto, demonstrou que a maioria dos gêneros relacionados à *Riencourtia* pertencia à Ecliptinae (*sensu* Robinson 1981), que seria então a subtribo mais apropriada para o posicionamento desse gênero.

Apesar do trabalho de Moraes (2004) ter trazido informações muito importantes e inéditas para época, não definiu exatamente o grupo-irmão de *Riencourtia* que se posicionava em politomia com diversos outros gêneros e clados. Entre estes gêneros também estava *Clibadium*, que nas revisões anteriores de Heliantheae feitas por Stuessy

(1977) e Robinson (1981) sempre esteve relacionado à *Riencourtia*, posicionando-se nas mesmas subtribos delimitadas por cada um destes autores.

Resultados mais recentes (CPÍTULOS 3 e 4 desta tese), baseados em dados de DNA nuclear, indicam que *Riencourtia* forma um clado bem suportado, juntamente com *Clibadium* e *Lantanopsis*. A afinidade entre esses três gêneros já era suportada morfológicamente por Stuessy (1977) e principalmente por Robinson (1981), que descreveu a subtribo Clibadiinae composta exatamente por esses mesmos gêneros. No entanto, o posicionamento dos três gêneros que formam Clibadiinae se dá dentro de Ecliptinae de forma parafilética, o que inviabiliza atualmente a utilização desse primeiro táxon como nome aceito.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi baseado no exame de material de herbário e trabalho de campo. Foram consultados os protólogos e pelo menos fotografias do material tipo referentes a todos os táxons subordinados a *Riencourtia*. Foi examinado um número representativo de espécimes, que em muitos casos foram coletados nos mesmos locais ou próximos dos locais de coleta registrados para os materiais-tipo (ex. *R. angustifolia*, *R. oblongifolia*, *R. latifolia*). Foram analisados materiais nos herbários BHCB, CEN, EAC, ESA, HEPH, IAN, IBGE, INPA, NY, MG, SP, SPF, TEX, UB e US totalizando cerca de 550 exsicatas, além de imagens de materiais dos herbários K, NY e P. Também foram observadas populações das plantas vivas em expedições de campo (estados GO, TO e DF). Foi construída uma planilha com 45 caracteres morfológicos que serviu de base para a organização da chave de identificação e das descrições taxonômicas. A terminologia morfológica adotada foi a de Radford *et al.* (1974) além de termos específicos utilizados para as Asteraceae. Para a terminologia de padrões de nervação foi adotada a classificação de Ellis *et al.* (2009).

Para descrição dos grãos de pólen e tricomas foi utilizada microscopia eletrônica de varredura (MEV). Grãos de pólen e estruturas com tricomas foram retirados de materiais de herbário montados em “stubs” de alumínio, que foram posteriormente cobertos com ouro. As amostras foram analisadas em microscópio eletrônico de varredura (MEV) marca Zeiss DSM 962, na Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia. Alguns tricomas também foram observados em lâminas montadas com solução de Hoyer. A terminologia usada nas descrições dos grãos de pólen foi a de Salgado-Labouriau (1973).

Para os estudos citogenéticos foram coletados capítulos de *Riencourtia tenuifolia* e fixados em solução de Carnoy (25% ácido acético e 75% álcool etílico) e após 24 horas transferidas para solução de álcool 70%. Anteras jovens, que não apresentavam a formação de grãos de pólen, foram retiradas de botões florais e esmagadas, sendo coradas com carmim propiônico.

Os mapas de distribuição foram gerados com a utilização do programa ArcGIS. Foram utilizados os dados de latitude e longitude contidos nos rótulos das exsicatas. Algumas exsicatas que não continham informações de latitude e longitude nos rótulos tiveram estes dados estimados através da descrição da localidade.

RESULTADOS

Morfologia

HÁBITO E SISTEMA SUBTERRÂNEO—As espécies de *Riencourtia* são ervas a subarbustos com caule ereto e ramos cilíndricos e estriados (FIG.3). Frequentemente há a formação de xilopódio em *R. oblongifolia*, sendo mais raro em *R. tenuifolia*. Quando o xilopódio está presente, mais de um ramo aéreo cresce a partir do hipocótilo. Ramos laterais procumbentes podem ser observados em alguns espécimes de *R. pedunculosa*. Em

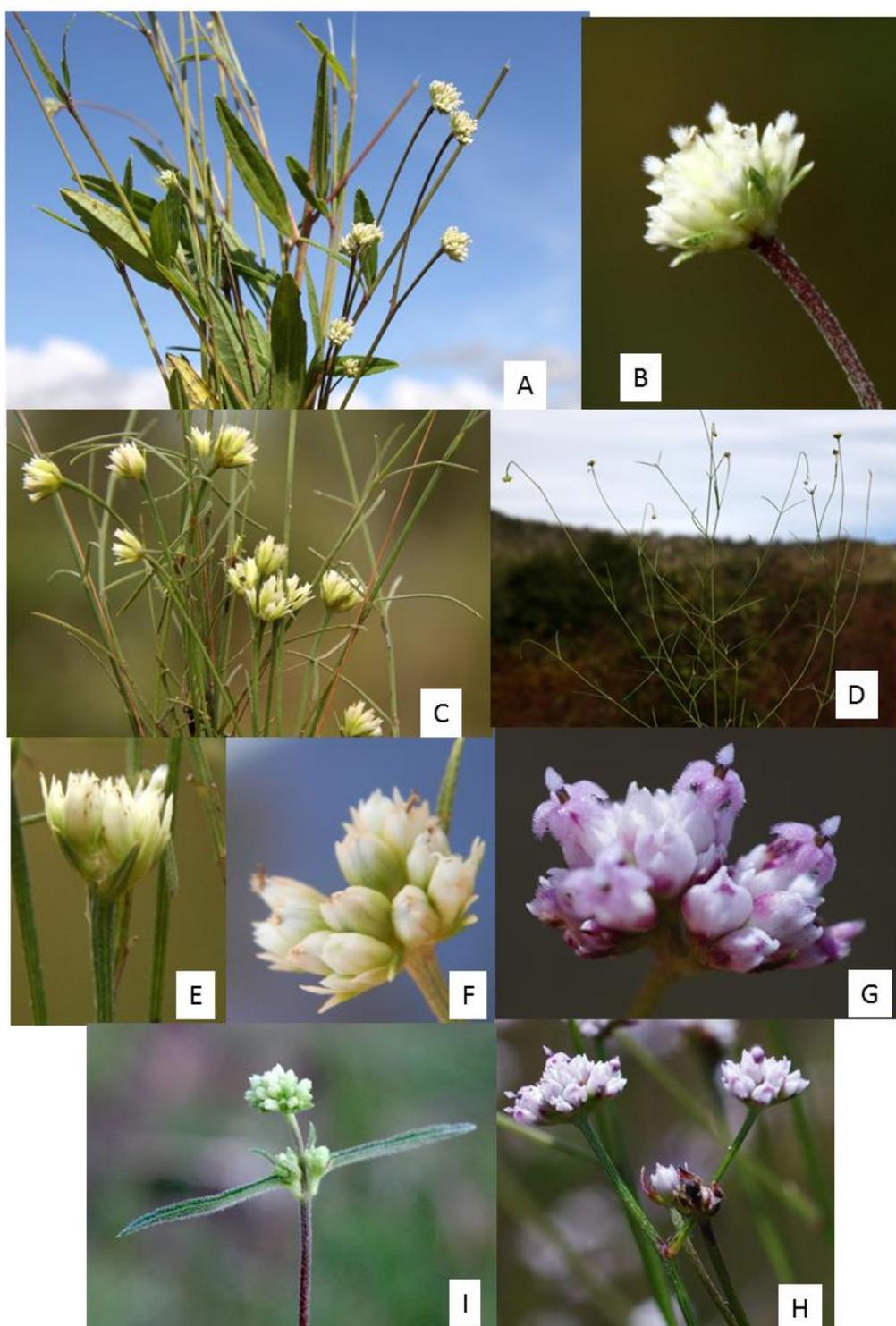


FIG. 3: Espécies de *Riencourtia*. **A-B.** *Riencourtia oblongifolia* Gardner (sem voucher). **A.** Ramos terminais. **B.** Glomérulo de capítulos **C-F.** *Riencourtia tenuifolia* Gardner. **C-D.** Ramos terminais (C=Bringel & Moreira 737, D=Bringel & Moreira 812). **E-F.** Glomérulo de capítulos (E=Bringel & Moreira 737, F=Bringel & Pastore 770). **G-H.** *Riencourtia pedunculosa* (Rich.) Pruski (voucher desconhecido). Glomérulos de capítulos. **I.** *Riencourtia latifolia* Gardner (Bringel *et al.* 873). Inflorescência. [Autores das fotos: Henrique Moreira (A-E, I); J. Bringel (F); Pedro Viana (G-H).]

R. tenuifolia os ramos exalam forte odor característico de algumas Myrtaceae, sendo mais brando em *R. oblongifolia*. Não foi possível examinar essa característica nas outras espécies.

INDUMENTO—O indumento varia de glabro a estrigoso, com tricomas ascendentes, ou hispido, com tricomas patentes. Mais raramente, as plantas são glabras ou estrigoso-tomentosas (observado no espécime Pereira-Silva 12296 para *R. oblongifolia*) ou hirsuto-tomentosas (observado no espécime Egler & Rodrigues 1586 para *R. latifolia*). Aspectos do indumento podem se apresentar como características diagnósticas ao nível de espécie, nos pecíolos (FIGS. 5A-B), brácteas e ovário das flores estaminadas (FIGS. 6N-Q).

INFLORESCÊNCIA E ARQUITETURA— Os capítulos em *Riencourtia* são bastante reduzidos e agrupados em glomérulos bracteados (FIGS. 3B, F-G; 4H). As brácteas que circundam o glomérulo externamente são geralmente folhosas e com indumento mais denso que as mais internas. Frequentemente, em *R. latifolia* essas brácteas folhosas são expandidas (FIG. 4K). Nos glomérulos, cada capítulo é circundado por uma bráctea, que apresenta consistência mais rígida. Nas axilas das brácteas dos glomérulos existe um denso tufo de tricomas. As brácteas dos glomérulos, em *R. pedunculosa*, são caracteristicamente de superfície glabrescente, fortemente estriadas e com margem longo-ciliada (FIG. 5C). Em alguns casos, em um estágio mais maduro da inflorescência, pode haver a formação de ramos curtos desenvolvendo pequenas espigas bracteadas. Provavelmente esta foi a razão pela qual Cassini (1827) distinguiu artificialmente *R. glomerata*, com glomérulos normais, de *R. spiculifera*, que apresenta espigas desenvolvidas nos glomérulos, sendo atualmente, todos esses binômios, sinônimos de *R. pedunculosa* (Pruski 1998). Estes glomérulos são organizados em cimeiras que podem apresentar ramos laterais formando estruturas dicasiais (FIG. 4J), mas também podem apresentar ramos laterais alternos

(FIG. 4I). Estes dois tipos de arranjos podem ser observados dentro de uma mesma população, em indivíduos distintos e, portanto, não podem ser utilizados como diagnósticos.

FOLHAS—As folhas são simples, opostas e pecioladas e apenas *R. tenuifolia* pode apresentar folhas sésseis. A lâmina varia de linear com margem inteira a amplo-oval com margem denteada. Todas as espécies do gênero apresentam grande plasticidade quanto ao formato foliar, o que faz com que esse caráter não seja eficaz para a delimitação dos táxons. As nervuras são mais visíveis na face abaxial sendo que todas as descrições se basearam nesta face da folha. De acordo com a terminologia de Ellis *et al.* (2009), a nervação nas espécies de *Riencourtia* pode ser eucampódroma basal ou hifódroma. A nervação hifódroma ocorre apenas em *R. tenuifolia*. Nos casos em que a nervação é eucampódroma basal, podem haver duas ou quatro nervuras secundárias, perimarginais que podem ser classificadas como marginais (quando não há limbo foliar entre a margem e a nervura FIG. 4G) ou intramarginais (quando há limbo foliar entre a margem e a nervura FIG. 4H). As nervuras secundárias intramarginais ocorrem nas espécies *R. latifolia*, *R. oblongifolia* e *R. pedunculosa*. As nervuras secundárias marginais ocorrem raramente, apenas em *R. tenuifolia* (FIG. 4G), em espécimes da região de Cristalina (Goiás, Brasil). A presença de nervuras de 3ª ou 4ª ordem é um bom caráter para distinguir *R. latifolia* de *R. oblongifolia*. Em *R. latifolia* essas nervuras são imersas na lâmina foliar e enegrecidas (FIG. 4C), já em *R. oblongifolia*, essas nervuras (quando presentes) são inconspícuas ou levemente proeminentes e amareladas a acinzentadas (FIG. 4D). Em *R. pedunculosa*, frequentemente é possível observar pontuações enegrecidas e em pequenas depressões (FIG. 4E).

CAPÍTULOS—Os capítulos em *Riencourtia* são bem característicos, com tamanho reduzido (2,2-6,5 x 1,4-4,0 mm), turbinados ou obovoides, heterógamos, com apenas

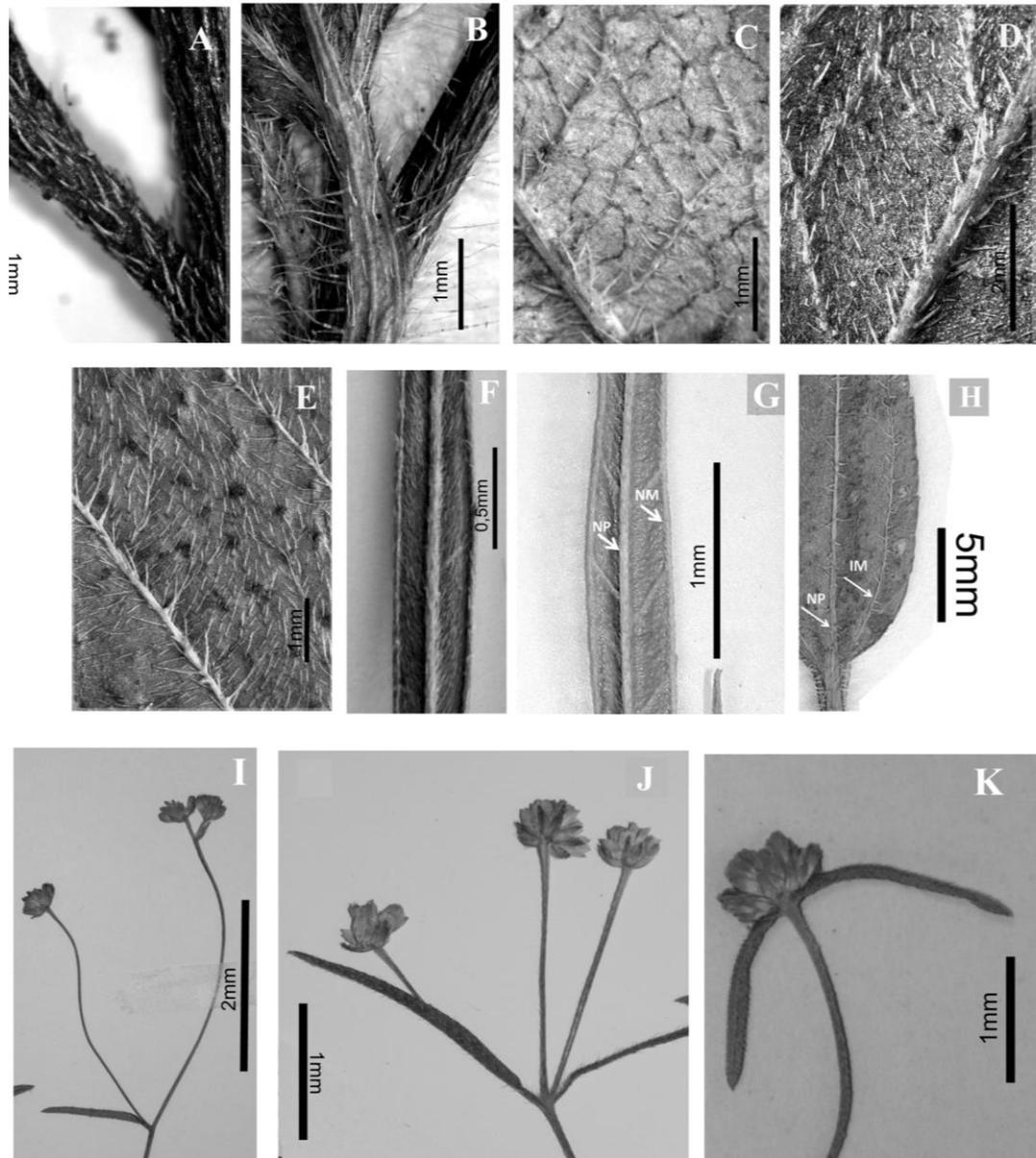


FIG. 4: Folhas e arranjo de glomérulos em *Riencourtia*. **A-B.** Pecíolo estriguloso, *R. oblongifolia* Gardner (Bringel & Moreira 705-UB). **B.** Pecíolo hirsuto, *R. pedunculosa* (Eiten & Eiten 3730-UB). **C-G.** Face abaxial foliar. **C.** Nervuras terciárias e quaternárias imersas e enegrecidas, *R. latifolia* Gardner (Irwin *et al.* 21425-UB). **D.** Nervuras terciárias inconspícuas ou ausentes, *R. oblongifolia* (Bringel & Moreira 705). **E.** Pontuações enegrecidas, *R. pedunculosa* (Eiten & Eiten 3730-UB). **F.** Nervação hifodroma, *R. tenuifolia* (Bringel & Moreira 760-UB). **G.** Nervuras secundárias marginais, *R. tenuifolia* (Irwin *et al.* 13791-UB). **H.** Nervuras secundárias intramarginais, *R. pedunculosa* (Pereira-Silva 9434-CEN). **I-K.** Glomérulos. **H. I.** Paracládios com ramos alternos, *R. pedunculosa* (Cordeiro & Batista 2668-IAN). **J.** Paracládios com ramos opostos, *R. pedunculosa* (da Silva *et al.* 3985-IBGE). **K.** Glomérulo com bráctea folhosa na base, *R. latifolia* (Lima 79-IAN) [NP=nervura principal, NM=nervura marginal; NI=nervura intramarginal].

uma flor feminina, e de cinco a nove flores masculinas, receptáculo epaleáceo, brácteas involucrais escariosas a hialinas de ápice mucronado, face externa com tricomas estrigulosos, robustos na porção apical (FIGS. 5J-K). Geralmente apresentam quatro brácteas, dispostas em duas séries, as externas fortemente côncavas ou conduplicadas e as internas mais largas e levemente côncavas. No entanto, em *R. oblongifolia*, frequentemente é possível se observar uma quinta bráctea hialina, membranácea, atrofiada e também, raramente presente, pálea no receptáculo (FIGS. 5L). Em raros casos, foi possível observar em *R. latifolia* uma estrutura semelhante a uma pálea presa ao receptáculo (FIGS. 5M-N). Não existem características diagnósticas evidentes nos capítulos ou brácteas involucrais que possam ser utilizadas na distinção dos táxons, exceto o fato dessas estruturas, na maior parte das vezes, apresentarem tamanho reduzido em *R. pedunculosa* (geralmente menores que 3,5 mm de comprimento). Esta espécie também pode apresentar brácteas com tricomas bem espaçados, cobrindo cerca de $\frac{1}{4}$ do comprimento da bráctea, enquanto que as outras espécies sempre apresentam pelo menos $\frac{1}{3}$ do comprimento coberto por tricomas.

FLOR PISTILADA—As flores pistiladas apresentam corola estreito-tubulosa (FIGS. 6A-B), com ápice 4-3-lobado. Na maioria das vezes, os lobos da corola são setosos na face externa, exceto em alguns espécimes de *R. pedunculosa* que apresentam lobos glabros. Na antese os lobos ficam reflexos (FIG. 6C). O estilete apresenta base cilíndrica, não alargada e desprovida de nectário na base e os ramos do estilete são papilosos, formando duas linhas marginais e ápice agudo. O ovário é obovoide a elipsoide com indumento glabrescente a viloso, geralmente concentrado no ápice.

FLOR ESTAMINADA—As flores estaminadas apresentam corola muito uniforme entre as espécies, com fauce alargada, funeiforme a campanulada, 5-lobada, lobos reflexos na antese, com ápice setoso externamente e papiloso internamente (FIGS. 4H, 7G). No

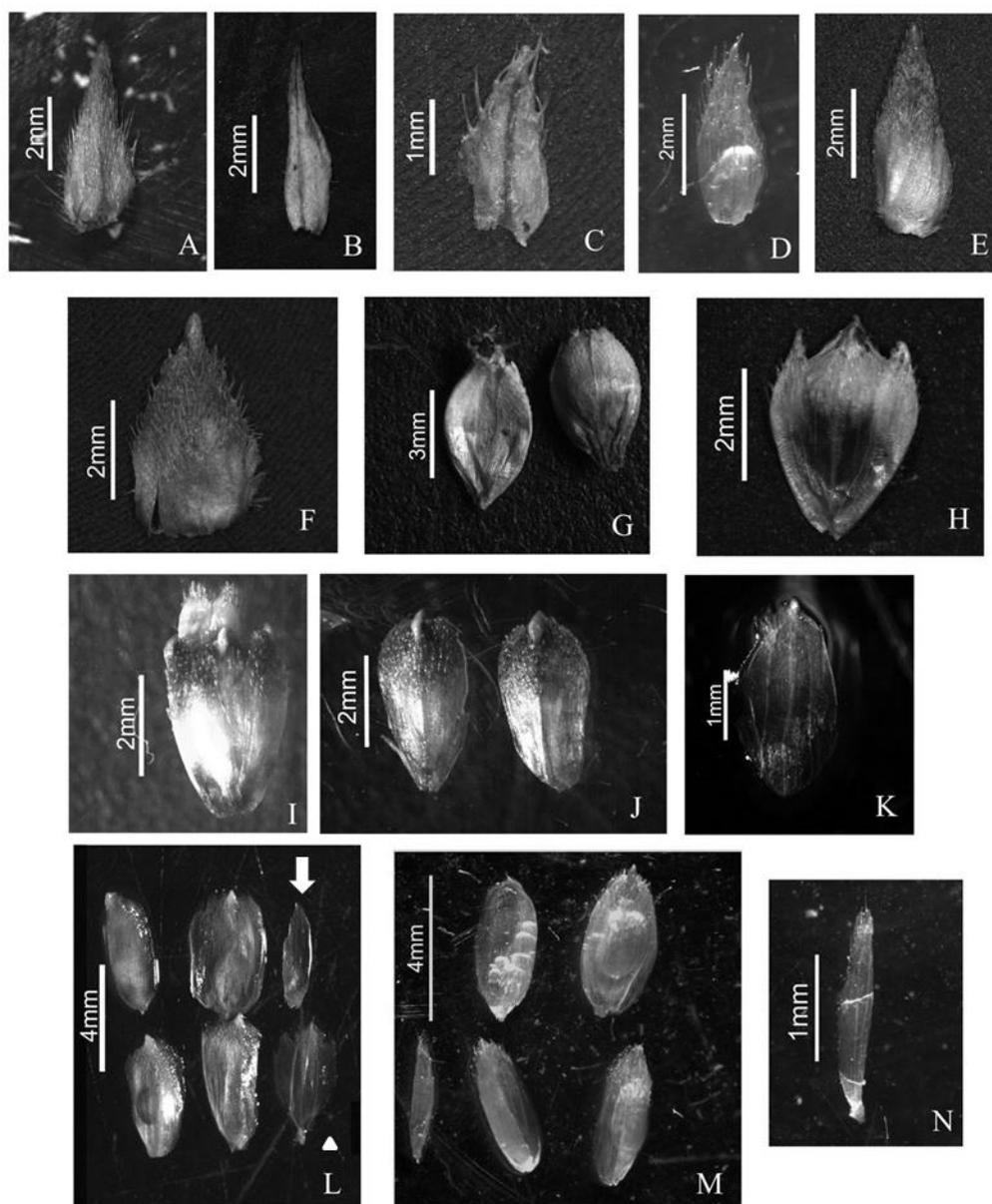


FIG. 5: Brácteas e capítulos em *Riencourtia*. **A-F.** Brácteas internas do glomérulo. **A.** *R. tenuifolia* (Irwin *et al.* 31353). **B.** *R. tenuifolia* (Felfili *et al.* 551-UB). **C.** *R. pedunculosa* (Egler 47649-UB). **D.** *R. latifolia* (Eiten & Eiten 10537-UB). **E.** *R. oblongifolia* (Amaral *et al.* 526-UB). **F.** *R. oblongifolia* (Bringel & Ferreira 295-UB). **G-I.** Capítulos. **G.** *R. tenuifolia* (Bringel & Moreira 760-UB). **H.** *R. pedunculosa* (Eiten & Eiten 3730-UB). **I.** *R. oblongifolia* (Bringel & Ferreira 295-UB). **J.** Brácteas involucrais externas, *R. oblongifolia* (Bringel & Ferreira 295-UB). **K.** Bráctea involucral interna, *R. pedunculosa* (Irwin *et al.* 21705-UB). **L.** Conjunto de cinco brácteas (bráctea atrofiada indicada por triângulo) e pálea do receptáculo (seta) em *R. oblongifolia* (Amaral *et al.* 616-UB). **M.** Conjunto com quatro brácteas involucrais e uma pálea no receptáculo (seta) em *R. latifolia* (Eiten & Eiten 10537-UB). **N.** Pálea do receptáculo em *R. latifolia* (Eiten & Eiten 10537-UB).

entanto, a partir da corola pode-se separar *Riencourtia* dos seus gêneros mais próximos, *Clibadium* e *Lantanopsis*. Os tricomas longos e setosos são característicos em *Riencourtia*. A corola de fauce campanulada a funeiforme em *Riencourtia* difere corola de *Clibadium* que apresenta fauce cilíndrica. Já em *Lantanopsis*, embora também ocorra fauce campanulada, a corola tetrâmera com lobos glandulosos difere da encontrada em *Riencourtia* que é pentâmera e desprovida de glândulas no ápice. O ovário, embora seja estéril, se desenvolve elevando a corola acima do nível das brácteas. Em *R. tenuifolia* e *R. pedunculosa*, o indumento do ovário é glabrescente, com apenas tricomas inconspícuos (às vezes quase imperceptíveis) nas extremidades (FIGS. 6P, 6Q). De forma bem distinta, *R. latifolia* apresenta ovário denso-hirsuto em todo seu comprimento (FIG. 6N). Em *R. oblongifolia*, o ovário varia de glabrescente a viloso, mas geralmente com os tricomas concentrados nas extremidades (FIG. 6O).

PÓLEN— O grão de pólen em *Riencourtia* é oblato-esferoidal (FIG. 7D) a subprolato (FIG. 7F), tricolporado e com exina equinada. O diâmetro polar (DP) pode variar entre 18,99 a 36,86µm, enquanto o diâmetro equatorial varia de 20,38 a 35,18µm. Os espinhos podem variar entre 2,06 e 5,18 µm. A exina pode apresentar somente perfurações na base do espinho (FIGS 7A-E, H-J, P-Q) ou em toda superfície (FIGS 7F-G, K-O).

CIPSELAS—As cipselas são sempre biconvexas e desprovidas de pápus (FIGS 8A-L). Podem variar entre as espécies, principalmente quanto ao tamanho, forma e indumento, no entanto, essas características geralmente se sobrepõem. Geralmente apresentam um formato oboval, mas em alguns espécimes de *R. tenuifolia*, as cipselas são alongadas com formato elíptico que só é encontrado nesta espécie (FIG. 8K). *Riencourtia tenuifolia* e *R. pedunculosa* apresentam cipselas glabras ou glabrescentes com alguns tricomas esparsos concentrados no ápice (FIG. 8E). *Riencourtia latifolia* e *oblongifolia*

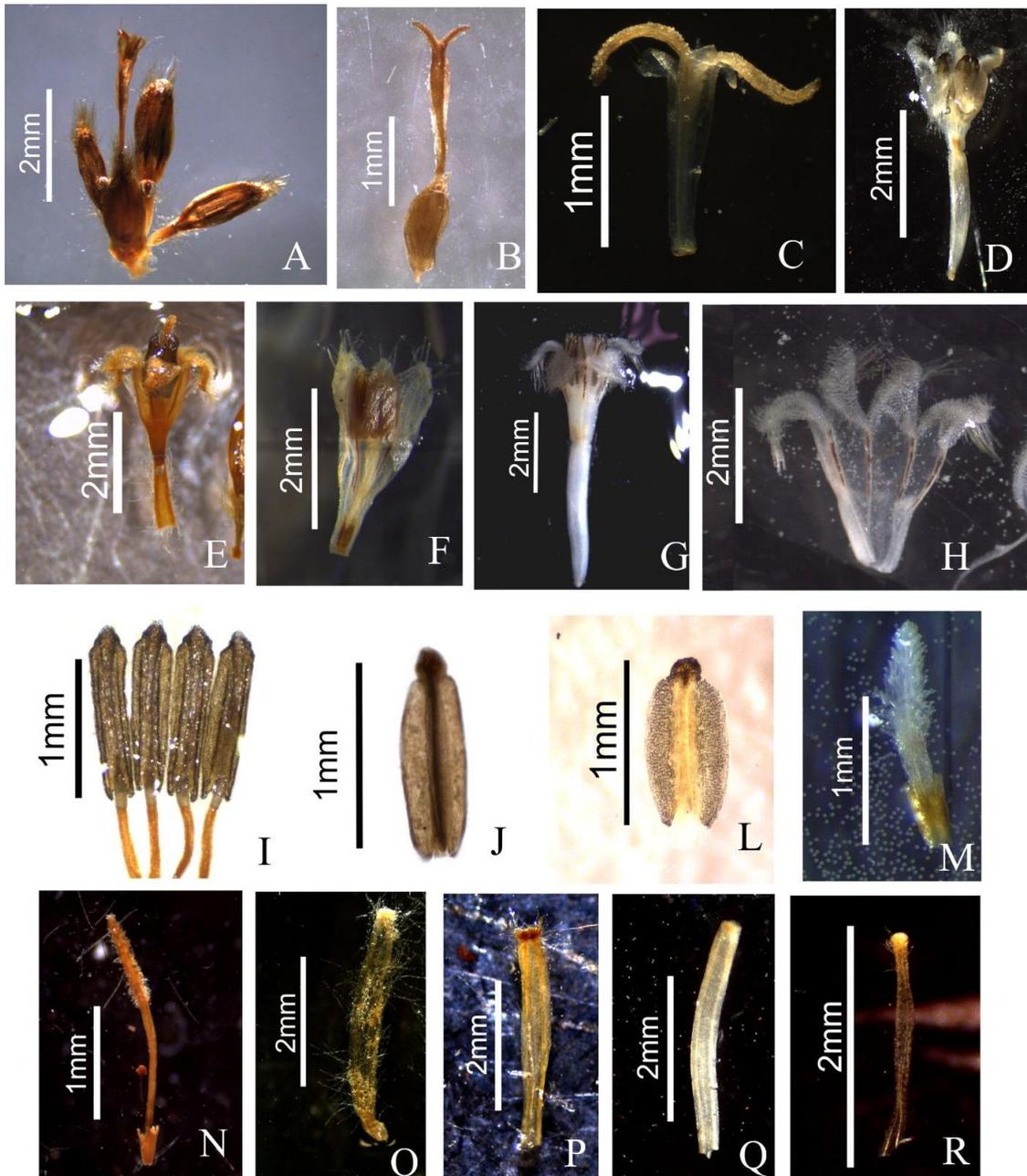


FIG. 6: Estruturas florais em espécies de *Riencourtia*. **A.** Flores pistiladas e estaminadas (em botões) presas ao receptáculo do capítulo, *R. oblongifolia* (Heringer & Eiten 14173-UB). **B.** Flor pistilada, *R. pedunculosa* (Irwin *et al.* 21705-UB). **C.** Corola da flor pistilada com ramos do estilete excertos, *R. pedunculosa* (Pereira-Silva *et al.* 9043-CEN). **D-G.** Flores estaminadas. **D.** *R. tenuifolia* (Bringel & Moreira760-UB). **E.** *R. latifolia* (Eiten & Eiten 10537-UB). **F.** *R. pedunculosa* (Pires & Cavalcante 52241-UB). **G.** *R. oblongifolia* (Amaral *et al.* 616-UB). **H.** Corola da flor pistilada dissecada, *R. oblongifolia* (Amaral 616). **I-K.** Anteras. **I.** *R. latifolia* (Eiten & Eiten 10537-UB). **J.** *R. oblongifolia* (Bringel & Moreira 714-UB). **K.** *R. pedunculosa*. **L-M.** Estilete e nectário. **L.** Em flor jovem, *R. oblongifolia* (Bringel & Ferreira 295-UB). **M.** Em antese, *R. latifolia* (Eiten & Eiten 10537-UB). **N-Q.** Ovários das flores pistiladas. **N.** *R. latifolia* (Davidse *et al.* 17621). **O.** *R. oblongifolia* (King & Bishop 8869-UB). **P.** *R. tenuifolia* (Bringel & Moreira 760-UB). **Q.** *R. pedunculosa* (Irwin *et al.* 21705-UB)

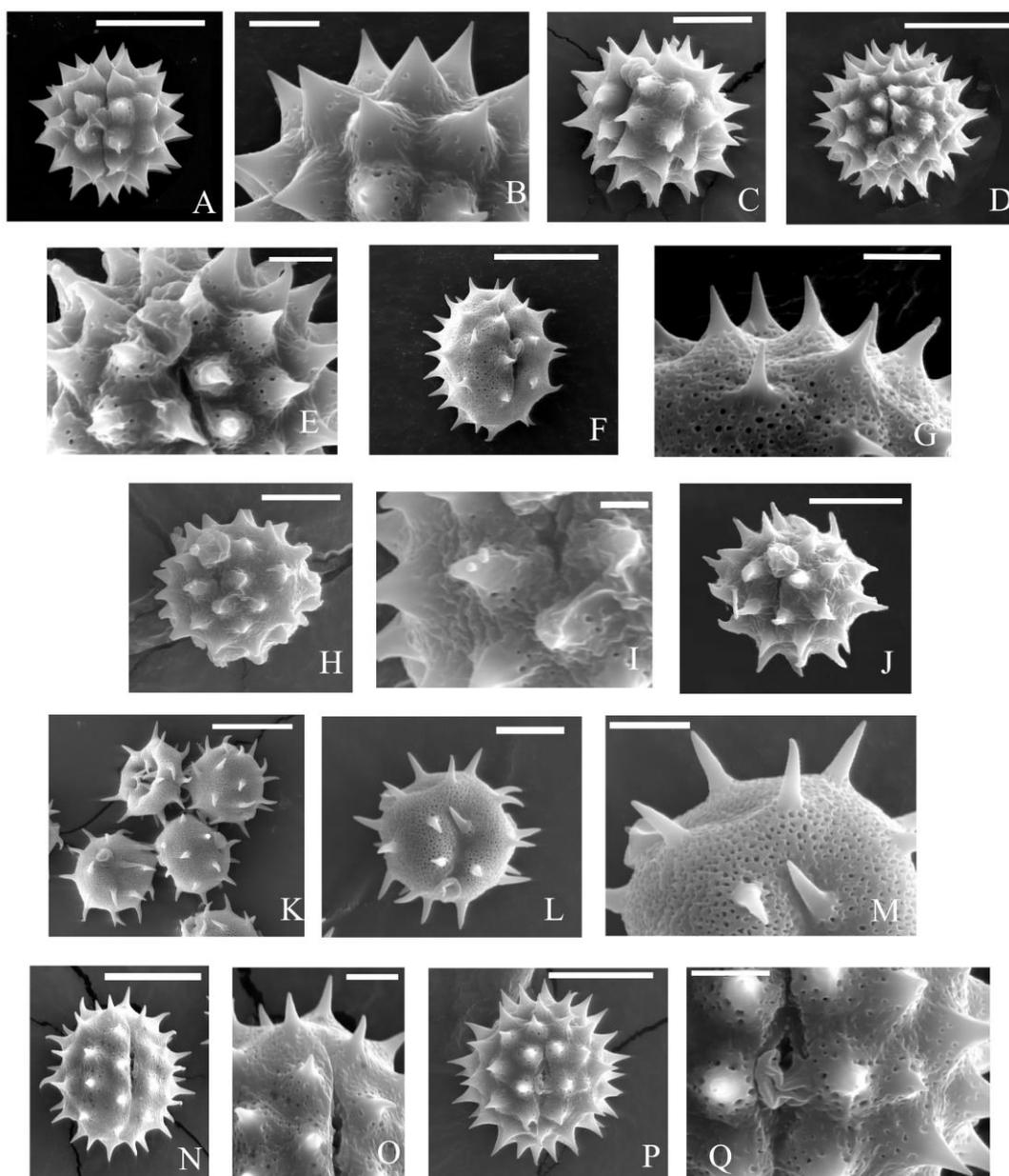


FIG. 7: Grãos de pólen em *Riencourtia*. A-B. *R. latifolia* (Pereira-Silva *et al.* 9301-CEN). A. vista equatorial. B. detalhe da exina. C-G. *R. oblongifolia*. C. Vista equatorial (Pereira-Silva *et al.* 9474-CEN). D. Vista equatorial (Amorim *et al.* 526-UB). E. Detalhe da exsina (Amorim *et al.* 526-UB). F. Vista equatorial (Bringel & Barbosa 270-UB). G. Detalhe da exsina (Bringel & Barbosa 270-UB). H-M *R. pedunculosa*. H. Vista equatorial (Granville *et al.* 9710-UB). I. Detalhe da exsina (Granville *et al.* 9710-UB). J. Vista equatorial (Silva *et al.* 1821). K. Grãos de pólen irregulares (Pereira-Silva *et al.* 9434-CEN). L. Vista equatorial (Pereira-Silva *et al.* 9434-CEN). M. Detalhe da exsina (Pereira-Silva *et al.* 9434-CEN). N-Q. *R. tenuifolia*. N. Vista equatorial (Bringel & Moreira 760-UB). O. Detalhe da exsina (Bringel & Moreira 760-UB). P. Vista equatorial (Mendonça *et al.* 4589-CEN). Q. Detalhe da exina (Mendonça *et al.* 4589-CEN). [A,D,F,K,N,P: barra =20 μ m; C,H,J,L: barra=10 μ m; B,E,G,M,O,Q: barra=5 μ m; I:barra=2 μ m].

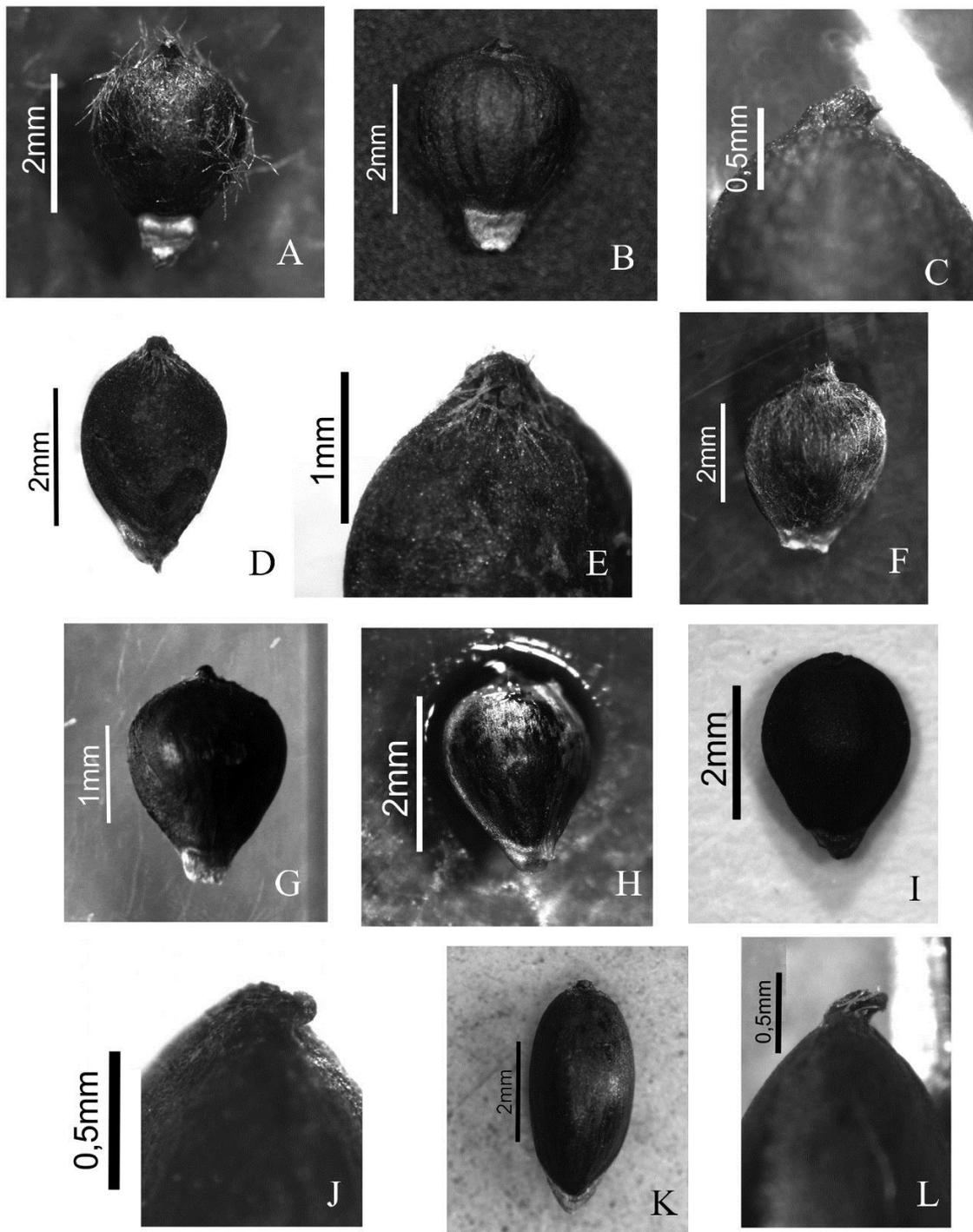


FIG. 8: Cipselas em *Riencourtia*: **A-C.** *R. latifolia*. **A.** Vista da face adaxial (Davidse 17621). **B.** Vista da face adaxial (Eiten & Eiten 10537). **C.** Vista lateral do ápice (Eiten & Eiten 10537). **D-F.** *R. oblongifolia*. **D.** Vista da face adaxial (Souza 14727). **E.** Detalhe do ápice na face adaxial (Souza 14727). **F.** Vista da face adaxial (Souza 14727). **G-H.** *R. pedunculosa*. **G.** Vista da face adaxial (Pires 52241). **H.** Vista da face adaxial (Pereira-Silva). **I-L.** *R. tenuifolia* **I.** Vista da face adaxial (Cardoso & Ferreira 34). **J.** Vista lateral do ápice (Cardoso & Ferreira 34). **K.** Vista da face adaxial (Bringel & Moreira 737). **L.** Vista apical lateral (Bringel & Moreira 737).

pode apresentar cipselas com ápice denso viloso, e esparsos tricomas no restante da superfície (FIGS. 8A, F). O ápice das cipselas apresenta um pequeno rostro curvado para a face adaxial (FIGS. 8C, J, L). Esta estrutura pode variar bastante quanto ao seu tamanho e ângulo de curvatura. Esta variação ocorre de forma aleatória, sem correlação entre as espécies. Estudos ainda não publicados (CAPÍTULO 2), concluem que a microsuperfície das cipselas é um bom caráter taxonômico para separar as espécies de *Riencourtia*.

TRICOMAS—Os tricomas são de dois tipos, tectores e glandulares. Os dois tipos geralmente se encontram misturados em todas as estruturas (folhas, ovários, cipselas, brácteas) exceto nas corolas, onde estão presentes apenas os tectores no ápice dos lobos (FIG. 9G). Os tricomas tectores apresentam ornamentações verrucosas (FIGS. 9A, D-E), também conhecidas como bossas (Payne 1978) sendo que nas cipselas também pode haver tricomas com paredes lisas (FIG. 9H). Nas brácteas, os tricomas tectores são bem mais curtos e espessados do que em outras estruturas (FIG. 9E). Os tricomas glandulares são inconspícuos e só podem ser observados sob microscópio eletrônico ou óptico. São estipitados, formados geralmente por três a seis células dispostas de forma linear e célula apical de ápice elipsoide (FIG. 9C). Tipo de tricoma não é um bom caráter para delimitar as espécies em *Riencourtia*, entretanto, como já foi abordado em outros tópicos, o indumento como um todo pode ser útil, auxiliando na delimitação de táxons infragenéricos.

DISTRIBUIÇÃO E HABITAT—O gênero apresenta distribuição ao norte, basicamente sobre todo o escudo das Guianas e em algumas regiões da Venezuela, Colômbia e Panamá (FIGS. 10-11). É representado por esparsos registros na porção leste da Amazônia, geralmente associado a ambientes savânicos e ocorre com frequência em todo bioma Cerrado no Brasil e Bolívia e em áreas de ecótono deste bioma com a Caatinga.

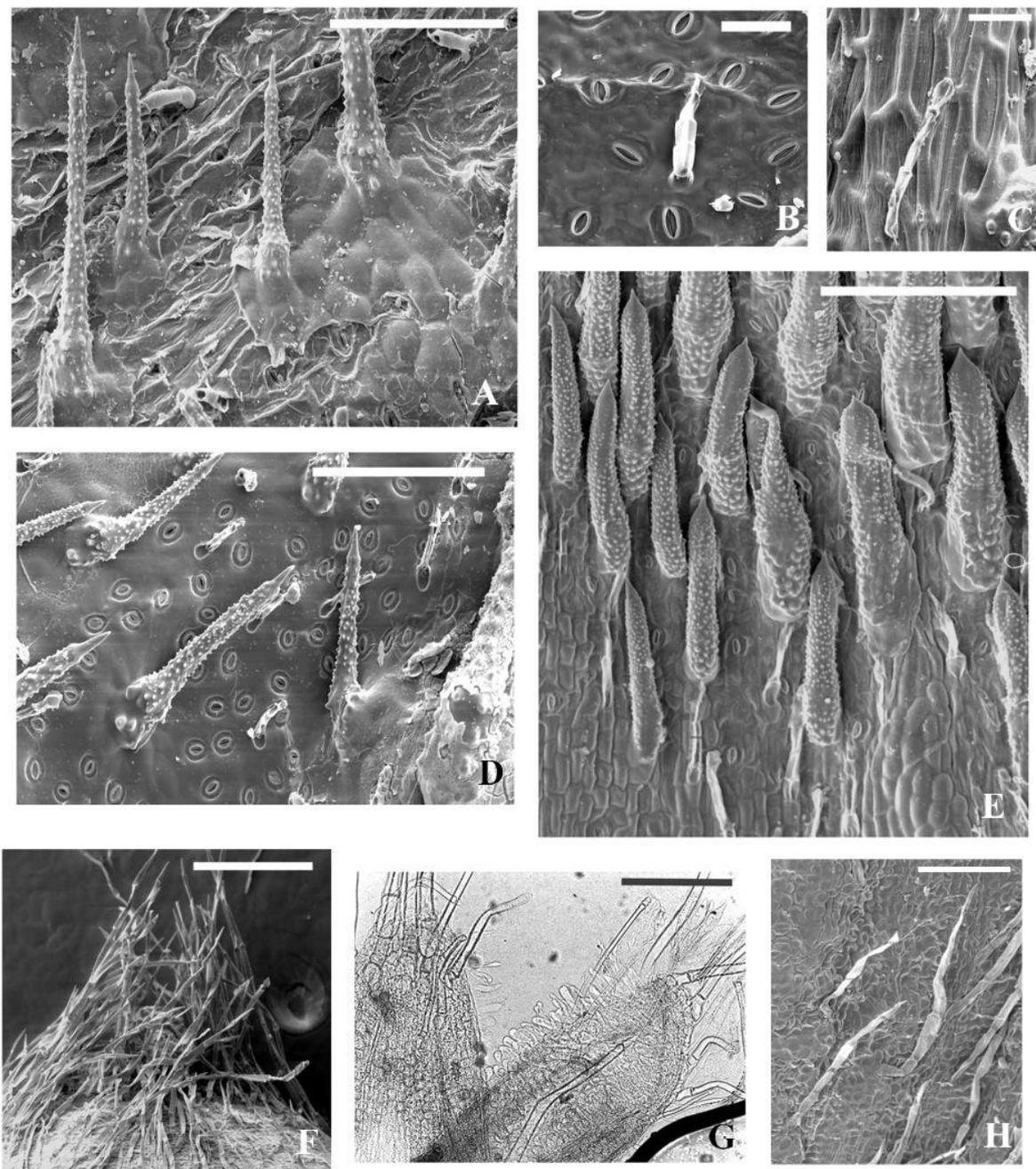


FIG. 9: Tipos de tricomas em *Riencourtia*. **A.** Tricomas tectores em folha, *R. pedunculosa* (mp) (Pires 52241-UB). **B-C** Tricoma glandular em folha. **B.** *R. latifolia* (Irwin 21425-UB). **C.** *R. oblongifolia* (Amorim 526-UB) (100 μ). **D.** Face abaxial com tricomas tectores e glandulares, *R. oblongifolia* (Bringel & Barbosa 270-UB). **E.** Tricomas em bráctea involucrel, *R. oblongifolia* (Bringel & Barbosa 270-UB). **F.** Tricomas tectores na cipsela, *R. latifolia* (Eiten 10537). **G.** Tricomas tectores na flor estaminada, *R. oblongifolia* (Irwin 34262-UB). **H.** Tricomas em bráctea involucrel imagem de microscópio óptico, *R. oblongifolia* (Pereira-Silva 12292-CEN). [A, D, E, G barra=200 μ m; B: barra=50 μ m; C: barra=100 μ m; F: barra=500 μ m; H: barra=40 μ m]



FIG. 10: Mapa de distribuição das espécies de *Riencourtia latifolia* e *Riencourtia oblongifolia*. **A.** *R. latifolia*. **B.** *R. oblongifolia*.



FIG. 11: Mapa de distribuição das espécies de *Riencourtia pedunculosa* e *Riencourtia tenuifolia*. A. *R. pedunculosa*. B. *R. tenuifolia*.

Riencourtia latifolia é a espécie com a distribuição mais ampla (FIG. 10A), ocorrendo desde o Panamá, Colômbia e escudo das Guianas até a porção setentrional do bioma Cerrado. As outras espécies apresentam distribuição bem delimitada por grandes complexos fitogeográficos. *Riencourtia pedunculosa* ocorre preferencialmente no escudo das Guianas e bioma amazônico (FIG. 11A); *R. oblongifolia* no Cerrado (FIG. 10B) e *R. tenuifolia* (FIG. 11B) na porção nordeste do Cerrado e áreas de ecótono Cerrado-Caatinga.

NÚMERO CROMOSSÔMICO—Robinson *et al.* (1981) já haviam feito uma contagem do número cromossômico em *Riencourtia tenuifolia* sendo de $n=ca.16$. Esta contagem foi confirmada neste estudo (FIG. 12). O mesmo número cromossômico pode ser observado na maioria das espécies de *Clibadium* (Robinson *et al.* 1981, Strother & Panero 1994, Stuessy & Arriagada 1993). Assim como foi documentado em *Clibadium* (Strother & Panero 1994, Stuessy & Arriagada 1993), foram observadas algumas células com fragmentos de cromossomos em *Riencourtia*.

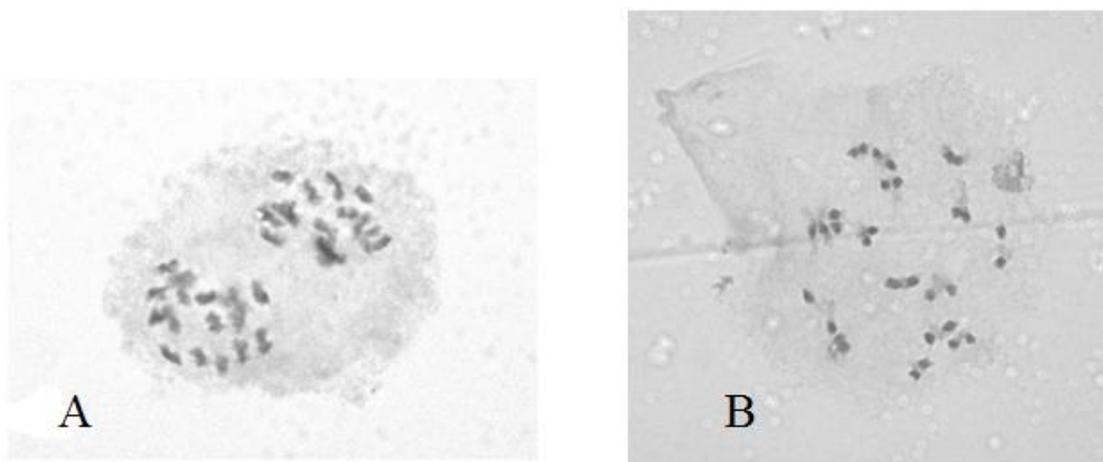


FIG. 12: Cromossomos em *Riencourtia tenuifolia* Gardner, obtidos a partir de antera, em meiose (Bringel & Pastore 812). **A.** Cromossomos em anáfase 1. **B.** Cromossomos em diacinese.

TRATAMENTO TAXONÔMICO

Riencourtia Cass., Bull. Sci. Soc. Philom. Paris. 76. 1818.—espécie TIPO:

Riencourtia spiculifera Cass. (= *Riencourtia pedunculosa* (Rich.) Pruski)

Pontesia Vell. Fl. Flumin. Icon. 8: t. 147. 1831.—espécie TIPO: *Pontesia serrata* Vell.

Ervas anuais a subarbustos perenes, cespitosos ou simples, com ou sem xilopódio, ramos cilíndricos, estriados, glabrescentes a estrigosos ou hirsutos. Folhas opostas, pecioladas ou sésseis (em *R. tenuifolia*), com tricomas tectores, de parede verrucosa e tricomas glandulares inconspícuos, capitados, estipitados; nervação hifódroma ou acródroma basal ou levemente suprabasal, 1-5 nervuras principais. Capítulos discoides, arrançados em cimeiras, receptáculo epaleáceo; involúcro oval a turbinado, brácteas 4(5), decussadas, subiguais, escariosas, oblongas a obovais. Brácteas externas 2, fortemente côncavas ou conduplicadas, face externa estrigulosa no ápice, glabras ou glabrescentes no restante da superfície; brácteas internas 2(3), levemente côncavas, levemente mais largas que as externas, face externa estrigulosa no ápice, glabras ou glabrescentes no restante da superfície. Flor pistilada 1, corola estreito-tubular, branca a lilás, células retangulares, ductos resiníferos avermelhados, desprovida de fibras envolvendo os feixes vasculares, ápice 4-lobado; lobos reflexos na antese, face interna glabra, face externa glabra a setosa, células de paredes onduladas; ovário oboval a orbicular, fértil; nectário ausente, estilopódio não alargado, glabro, ramos do estilete curvados, papilosos. Flores estaminadas 4-9, corola funeiforme, branca a lilás, tubo cilíndrico, células retangulares; fauce campanulada a obcônica, células retangulares e mamilosas na base a onduladas no ápice; 5-lobada, lobos reflexos na antese, face interna densamente papilosa, face externa setosa, células de paredes onduladas; ovário linear, estéril, nectário 5-dentado, estilopódio não alargado, ápice do estilete indiviso, cônico, mamiloso, estames 5, filetes com colar de células de parede igualmente espessada;

antera curtamente calcarada, células do endotécio com espessamento polarizado, apêndice do conectivo oval a truncado, levemente inflexo. Cipsela elíptica a orbicular ou oboval, biconvexa, carpopódio na face adaxial, evidente, opaco, ápice curtamente rostrado, rostro levemente ou fortemente curvado em direção à face adaxial. Pápus nulo.
n=16

CHAVE DE IDENTIFICAÇÃO PARA AS ESPÉCIES DE *RIENCOURTIA*

1. Folhas com nervuras de 3º e 4º ordem visíveis, imersas e enegrecidas na face abaxial (FIG. 4C). Apêndice das anteras triangular (FIG. 6I). Ovário das flores estaminadas hirsuto a tomentoso em todo o comprimento (FIG. 6N)..... **1. *R. latifolia***
1. Folhas com nervuras de 3º e 4º ordem ausentes ou inconspícuas, quando visíveis na face abaxial, levemente proeminentes, amareladas ou acinzentadas (FIG. 2D). Apêndice das anteras oval (FIG. 6J) a curto-oblongo (FIG. 6K). Ovário das flores estaminadas glabro (FIG. 6P), glabrescente (FIG. 6Q), ou indumento concentrado nas extremidades (FIG. 6O).
 2. Folhas com pecíolo esparso-setoso a hirsuto, face abaxial geralmente com pontuações enegrecidas, formando depressões (FIG. 4E). Brácteas mais internas dos glomérulos longo-ciliadas no ápice e com superfície externa glabrescente (FIG. 5C) **3. *R. pedunculosa***
 2. Folhas sésseis ou com pecíolo estriguloso (FIG. 4A), face abaxial sem pontuações enegrecidas, formando depressões. Brácteas mais internas dos glomérulos, não longo-ciliadas no ápice e com superfície externa glabra, estrigulosa, ou hispida.

3. Folhas estreito-oblongas a amplo-oblongas, elípticas ou lanceoladas, nervação eucampódroma basal com nervuras secundárias perimarginais do tipo intramarginal. Brácteas mais internas dos glomérulos com ápice foliáceo **2. *R. oblongifolia***
3. Folhas lineares, raramente estreito-elípticas ou estreito-lanceoladas, nervação hifódroma (FIG. 4F), raramente eucampódroma basal, com nervuras secundárias perimarginais do tipo marginal (FIG. 4G). Brácteas mais internas dos glomérulos com aspecto de palha **4. *R. tenuifolia***

RIENCOURTIA LATIFOLIA Gardner, London J. Bot. 7: 286. 1848. TYPE: BRAZIL.

Tocantins. Dry Campos near Natividade, Province of Goyaz, Dec 1839, *Gardner 3280* (tipo: BM, NY, K [2] foto!, E foto!).

Riencourtia ovata S.F.Blake, Contr. U.S. Natl. Herb. 20: 535. 1924. TYPE:

VENEZUELA. Carabobo. Near Valencia, collected in savannas. 15 Aug 1920, *Pittier 9060* (holótipo: US!, isótipos NY!, B foto!).

Riencourtia pittieri S.F.Blake, J. Wash. Acad. Sci. 14: 455. 1924. TYPE:

VENEZUELA. In savannas, Upper Cotiza, near Caracas, altitude 1250 meters. 18 Sep 1921, *Pittier 9824* (holótipo US!, isótipo G foto!).

Subarbustos eretos 0,4-1 m alt., ramos glabrescentes a esparso-estrigosos ou hirsuto-tomentosos. Folhas lanceoladas a amplo-ovais 2,0-9,8 x 0,4-4,6 cm; base cuneada a obtusa, ápice agudo, margem levemente serrilhada a profundamente serrada, face adaxial esparso-estrigosa a tomentosa, face abaxial hispida a tomentosa, sem pontuações enegrecidas, nervação eucampódroma basal, nervuras secundárias proeminentes, 2-4 nervuras perimarginais, as externas do tipo intramarginal, nervuras de 3ª e 4ª ordem visíveis, imersas e enegrecidas na face abaxial; pecíolo 1-8 mm compr.,

estrigoso a hispido-tomentoso. Brácteas folhosas ovais a linear-lanceoladas, 3-24 mm compr; brácteas mais internas dos glomérulos com ápice foliáceo, não longo-ciliado, às vezes curto-ciliado, superfície externa hispida, às vezes indumento concentrado no ápice. Capítulos 4,0-5,4 x 2,3-2,9 mm, brácteas externas 3,9-5,0 x 1,4-2,0 mm, brácteas internas 3,2-5,3 x 1,7-2,8 mm. Flor pistilada de corola branca, 2,0-2,8 mm compr., lobos 0,3-0,4 mm compr., setosos; ovário denso-hirsuto. Flores estaminadas 6, corola branca, 2,4-2,7 mm compr., lobos 0,7-0,8 mm compr., anteras 1,1-1,3 mm compr., apêndice triangular, ca. 0,2 mm compr., ovário hirsuto a tomentoso em todo o comprimento. Cipsela depresso-oval a orbicular, 2,7-3,4 x 2,3-2,7 mm, esparso-setosa, ápice setoso a tomentoso, rostro fortemente curvado a levemente inclinado.

Distribuição e habitat—*Riencourtia latifolia* apresenta ampla distribuição geográfica, que vai desde o escudo das Guianas e regiões próximas (Panamá, Colômbia, Venezuela e Norte do Brasil) até áreas de Cerrado no Brasil central. Embora apresente ampla distribuição, é uma espécie que ocorre com pouca frequência. Ocorre em ambientes savânicos, campestres e em borda de mata de galeria, frequentemente em solos úmidos.

Espécimes representativos examinados—BRASIL. **Amapá:** Quadrícula SB-22-VA-Ponto 44, 8 Apr 1982, *Rosa et al.* 4186 (MG); Macapá, a 5 km leste de Porto Santana, 10 Mar 1962, *Mattos & Mattos* 9927 (SP), Fazenda Teimoso, 15 Apr 1997, *Cordeiro & Batista* 2528 (IAN). **Distrito Federal:** Brasília, Below Velhacap (close to Nucleo Bandeirante), 21 Oct 1978, *Ratter et al.* 4211 (UB); Parque Nacional de Brasília - Trilha Cristal Água, 18 Jan 2007, *Santos et al.* 703 (CEN). **Maranhão:** Lorêto, "Ilha de Balsas" region between the Balsas and Paranaíba rivers. ca. 40 km south of Loreto, 7°24'S 45°4'W, 90m alt., 10 Feb 1970, *Eiten & Eiten* 10537 (NY, UB, US). Goiás: Campinorte, BR-153 Campinorte-Estrela do Norte, 14°06'13"S 49°7'41"W, 16 Dec 2010, *Bringel et al.* 650 (UB). **Minas Gerais:** Formoso, Parque Nacional Grande Sertão

Veredas, vereda ca. 2km do alojamento da FUNATURA, 15°23'23"S 45°54'28"W, 775m alt., 15 Fev 1999, *Mendonça et al. 3754* (IBGE). **Pará:** Campina do Mangaba, Martins Pinheiro, 27 Feb 1975, *Coradin 93* (IAN, MG); Ilha do Marajó, Rio Camará, vegetação herbácea dos campos da fazenda Sta. Rita, Retiro Pau-Grande, Mar 1950, *Lima 79* (IAN); Salvaterra, Campinas, 22 Nov 1988, *da Silva & Rosário 2101* (MG); Ourilândia do Norte, Lajeiro de pedra Kempori, reserva do projeto Pinkaiti, aldeia Aúkre, 26 Feb 1999, *Cordeiro & Baider 2863* (IAN); Vigia, 17km Southeast of Vigia along road (PA-140) to Belém, 0°57'S 48°05'W, 50 m alt., 30 Mar 1980, *Davidse et al. 17621* (INPA, MG[2], NY, US). **Tocantins:** Guaraí, 10km S. of Guará, Goiás 550m alt., 18 Mar 1968, *Irwin et al. 21385* (NY, UB, US); ca. 2 km S. of Guará, 19 Mar 1968, *Irwin et al. 21425* (NY, UB); Paranã, Estrada de acesso à vila Rosário, fazenda Bom Retiro, 12°46'49" S 48°12'10" W, 23 Nov 2007, *Pereira-Silva 12292* (CEN); Pindorama do Tocantins, estrada de terra de Natividade para Ponte Alta do Tocantins 11°17'42"S 47°35'33"W, 568m alt., 11 Nov 2011, *Bringel et al. 873* (UB); Presidente Kennedy, 7 Jan 2009, *Lobato et al. 3723* (MG), Road from highway BR-153 to Itaporã, 12 km west of village of Presidente Kennedy. Fazenda Primavera along Ribeirão Feinho, 3°25'S 48°37'W, 31 Jan 1980, *Plowman et al. 8166* (MG, NY, US); Rodovia entre Campos Belos e Arraias, 12°58' 26"S 46°54'03"W, 663m alt., 26 Mar 2011, *Bringel & Moreira 705* (CEN, UB); Tocantinópolis, canteiro de obras da AHE Estreito, margem direita do rio Tocantins 6°35'03"S 47°26'48"W, 230m alt, 18 Fev 2005, *Pereira-Silva et al. 9301* (CEN).

COLÔMBIA—**Casanare;** El Yopal; N del Hato Matapatano. Pie de Monte Abanico inferior, 11 Jul 1963, *Blydeinstein & Saraiva 1294-A* (foto COL); **Vichada,** Municipio de El Viento, Centro Las Gaviotas, 171 m alt., 10 May 1995, *Cortés 200* (foto COL).

GUIANA INGLESA—Region: U. Takutu-U.Rupununi. Essequibo. SE Kanuku Mts; Mt Ishtaban. At foot N side of mountain, 3°01'30"N 59°25'W, 300m alt., 26 Jun 1989, *Gillespie et al. 1902* (NY); Northern Savanna. Stand 20. Mountain View Nappi, 10 Sep 1963, *Goodland & Persaud 626* (NY).

PANAMÁ—Canal Zone, Aug 1965, *Dwier 6995* (foto US).

SURINAME—Ad rivulum Palaime, flum Sipaliwini trib, 2°8'N 56°12'W, 24 Feb 1963, *Wessels Boer 744* (NY).

VENEZUELA—**Bolivar**: Alto Caroní. Alredores de St. Elena de Uairen, 25 Apr 1946, *Lasser 1633* (NY); Dist. Roscio: sabanas em los aredores de San Antonio del Morichal, aprox 8km SSE de Santa Elena Uairén, 4°32'N 61°08'W, 900m alt., 24 Jul 1983, *Huber & Alarcon 7793* (NY); **Cojedes**, Sep 1942, *Saber 915* (US); **Carabobo**: Sabanas pedregosas al redores Tocuyito; Aug 1956, *Aristeguieta 2367* (NY); **Guárico**: Estacion Biologica Los Llanos Del MAC Calabozo. Edo. Guárico, Aug 1960, *Aristeguieta 4346* (NY).

Comentários—Blake (1924a,b) descreveu *Riencourtia ovata* e *R. pittieri* para a flora Venezuelana. O próprio autor (Blake 1924a) mencionou que *R. pittieri* se assemelhava a *R. latifolia*, da qual não tinha observado qualquer material. Esses dois táxons descritos por Blake foram sinonimizados sob *R. latifolia* por Pruski (1997). Analisando os materiais-tipos de *R. ovata*, *R. pittierii* e todos os outros espécimes considerados como *R. latifolia*, verificou-se a ausência de grupos de espécimes com qualquer característica exclusiva e descontínua, de forma que não há dúvidas quanto à sinonimização de *R. ovata* e *R. pittierii* sob *R. latifolia*.

Riencourtia latifolia frequentemente apresenta margem conspicuamente serrada. Baker (1884) utilizou essa característica em sua chave de identificação. No entanto, foi observado que a margem, assim como o formato foliar podem ser bastante

variável em *R. latifolia* e outras espécies do gênero. Os caracteres mais constantes para caracterizar esta espécie são o ovário das flores estaminadas completamente hirsuto a tomentoso (diferente de *R. pedunculosa*, que apresenta ovário glabro ou com esparsos tricomas nas extremidades), além de nervuras de 3ª ou 4ª ordem imersas e enegrecidas na face abaxial (diferente de *R. oblongifolia* que apresenta nervuras de 3ª ou 4ª ordem inconspícuas ou quando presentes proeminentes e amareladas).

RIENCOURTIA OBLONGIFOLIA Gardner, London J. Bot. 7: 287. 1848. TYPE: BRAZIL.

Tocantins. Arid bushy places near Natividade, Province of Goyaz. Dec 1839, Gardner 3279 (tipos BM, G foto!, K [2] foto!, NY foto!). FIG. 13.

Riencourtia angustifolia Gardner, London J. Bot. 7: 287. 1848.—*Riencourtia oblongifolia* var. *angustifolia* (Gardner) Baker, Fl. bras. 6(3): 144. 1884.—TYPE: BRAZIL. Tocantins. Dry Campos near Natividade, Province of Goyaz, Dec 1839, Gardner 3278 (tipo BM, K foto!, US (fragmento)!, NY(2) foto!, B foto!).

Riencourtia tenuifolia Gardner var. *intermedia* Malme, Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 32(5): 58, pl. 4, Fig. 14. 1899. TYPE: BRAZIL. Mato Grosso, Cuiabá. 28 Nov 1893, 12 Dec 1893, 13 Jan 1894, Malme 1190B (S foto! BM foto!). **Syn. nov.**

Leiomphalus aggregatus Less. ex Baker, Fl. bras. 6(3): 144. 1884. *Nomen nudum*.

Subarbustos com ou sem xilopódio, simples ou cespitosos 0,3-1,0 m alt., ramos geralmente estrigosos com tricomas ascendentes ou raramente glabrescentes. Folhas estreito-oblongas, oblongo-lineares a amplo-oblongas, elípticas ou lanceoladas 1,2-8,8 x 0,3-3,9 cm; base cuneada, ápice acuminado a obtuso, mucronad, margem inteira a serrada, face adaxial estrigosa, face abaxial estrigosa raramente estrigoso-tomentosa, sem pontuações enegrecidas, nervação eucampódroma basal, nervuras secundárias proeminentes, 2-4 nervuras perimarginais, as externas do tipo intramarginal, nervuras de

3° e 4° ordem ausentes ou as terciárias levemente proeminentes e amareladas ou acinzentadas; pecíolo 1-11 mm compr., estriguloso. Brácteas folhosas lanceoladas a ovais 3-10 mm compr., estrigosas; brácteas mais internas dos glomérulos frequentemente com ápice foliáceo, não longo ciliado, superfície externa estrigulosa ou esparso-estrigulosa. Capítulos (3,5)4,0-6,5 x 1,4-4,0 mm, brácteas externas 3,5-6,5 x 1,1-2,6 mm, brácteas internas 3,5-6,1 x 1,5-3,3 mm. Flor pistilada de corola branca, 1,7-3,0 mm compr., lobos 0,2-0,6 mm compr., glabros a setosos, ovário com esparsos tricomas ou hirsuto apenas nas extremidades. Flores estaminadas 6-9, corola branca, 2,0-3,7 mm compr., lobos 0,6-1,6 mm compr., anteras 0,8-1,4 mm compr., apêndice oval a oblongo-oval, 0,12-0,25 mm compr., ovário glabrescente ou indumento setoso a tomentoso concentrado nas extremidades. Cipsela amplo-oboval a orbicular, 2,9-4,2 x 2,-3,4 mm, glabra a setosa, ápice setuloso a tomentoso, rostro fortemente curvado a inconspícuo ou ausente.

Distribuição e habitat—Típica de fitofisionomias savânicas e campestres, frequente, segundo registros de herbário, na Bolívia (Santa Cruz) e Brasil (Pará, Tocantins, Maranhão, Bahia, Goiás, Distrito Federal, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e São Paulo).

Espécimes representativos examinados—BOLÍVIA. **Beni:** Pampas de San Lorenzo, km 36 of road to Riberalta to Guayamirim, 11°01'S 65°44'W, 19 Jan 1999, *Maas et al.* 8716 (NY, US). **Santa Cruz:** Ñuflo de Chavez, Camino de Concepción a Santo Antonio de Lomerto, a 4 km SE de Concepción, 16°10'30"S 62°00'59"W, 495m alt., 23 Jan 2004, *Neffa et al.* 1152 (ESA); Nuflo de Chavez, Est. San Josecito 8km NW of Concepción, 16°03'S 62°05'W, 14 Jan 1986, *Killeen 1604* (NY), Velazco, Parque Nacional Noel Kempff M. acampamento Los Fierros 10 km E y 1 km S, 14°36'S

60°51'W, 240m alt., 30 Apr 1994, *Mostacedo 1455* (US); Velasco, San Ignacio, 2 km hacia SE, 2 May 1986, *Siedel & Beck 393* (US)

BRASIL. Distrito Federal: Fazenda Água Limpa, UnB, 11 Jan 2007. *Amaral 616* (IBGE); 4 km Oeste Rio Preto perto da DF-6, 15°43'S 47°22'W, 12 Fe 1981, *Kirkbride Jr. 3805* (INPA, UB). **Goiás:** Abadiânia, Próximo à fazenda Caruru, 16°05'38"S 48°46'49"O, 1025m alt., 12 Feb 2002, *Fonseca et al. 3128* (IBGE); Alto Paraíso de Goiás, Estrada Alto Paraíso de Goiás a São Jorge, 5 Jan 2010, *Hattori et al. 1212* (BHCB), 12 km S of Alto Paraíso de Goiás along road to São João da Aliança, 8 Jan 1981, *King & Bishop 8868* (UB, US); Aparecida de Goiás, Chácara Jatobá, divisa com Hidrolândia, 16°51'33"S 49°14'19"W, 906m, 5 Jan 2007, *Pastore* (CEN, HUEFS); Aragarças, 7 km South of Xavantina on Aragarças Road, 15 Nov 1968, *Harley & Souza 11091* (UB); Caldas Novas, 12 km due west of city of Caldas Novas, 2.6 km N of entrance to hotel, Pousada do Rio Quente, along side road from hotel to main Morrinhos-Caldas Novas highway. (Several km W of foot of west slope of Serra de Caldas), 23 Dec 1974, *Heringer & Eiten 14173* (SP, UB); Corumbá de Goiás, estrada de chão entre Corumbá de Goiás e Aparecida ca. 4 km de Corumbá (GO) 15°54'38"S 48°45'47"W, 1060m, 13 Feb 2002, *Mendonça et al. 4688* (IBGE, UB); Monte Alegre de Goiás, Estrada Monte Alegre – Teresina, 12°16'07"S 46°57'29"W, 470m alt., 24 Feb 2006, *Bringel & Barbosa 295* (CEN, UB), 24 km by road SW of Monte Alegre, 600m, 11 Mar 1973, *Anderson et al. 6803* (NY, UB); Pirenópolis, Serra dos Pireneus, 15°48'04"S 48°50'05"W, 1175m alt., 19 Jan 2005, *Paula-Souza 4161* (ESA); Serra dos Pirineus, ca. 20 km E. of Pirenópolis, 16 Jan 1972, *Irwin 34262* (NY, UB); Planaltina de Goiás, Rod. GO-118, 10 km S de São Gabriel, 7 Feb 1994, *Hatschbach et al. 59945* (BHCB, MBM); West of road to Monte Alegre de Goiás, 12-20 km. N of Alto Paraíso de Goiás, 7 Feb 1981, *King & Bishop 8869* (UB, US). **Maranhão:** Balsas - Vila Nova de Carli,

Área de Monitoramento Ambiental-4, 7°35'S 46°05'W, 300m alt., 10 Mar 1998, *Oliveira et al. 1024* (HEPH). **Mato Grosso:** Barra do Garças, Fazenda Brasil, 15°06'59"S 52°24'26"W, 780m alt., 24 Feb 1997, *Árbocz et al. 3576* (ESA); Diamantino, Estrada Diamantino - Sumidouro (BR - 364), cerca de 26 km após o trevo para São José do Rio Claro. Fazenda Nova Era, 14°09'S 56°45'W, 18 May 1997, *Souza et al. 16312* (ESA); Nova Xavantina, estrada para projeto Cachoeira, lote 52, propriedade de Eustácio Petter a margem esquerda da estrada a 22 km de Nova Xavantina, 14°31'22.5"S 52°25'28,7"W, 8 Nov 2001, *Pinto 39* (IBGE); São Félix do Araguaia, Estrada entre Vila do Pontinópolis e Serra dos Magalhães, 11°33'39,4"S 51°13'00,7"W, 21 Mar 1997, *Souza et al. 14727* (ESA); Tangará da Serra, estrada para Tapirapuã, ca. 44 km de Tangará, 14°50'S 57°45'W, 27 Dec 1994, *Windish et al. 7759* (SPF); Near the base camp expedition, close the Xavantina-São Félix road, 12°54'S 51°52'W, 6 Apr 1968, *Ratter et al. 846* (IAN, UB). **Minas Gerais:** Bocaiúva, Faz. Corredor, 1 Feb 1999, *Azevedo s.n.* (BHCB 45771); Diamantina, CIA Suzano Celulose - Gleba A (Buritis), 1 Jan 2006, *Tameirão-Neto 4397* (BHCB); Lagoa Santa, Estrada Lagoa Santa-Grutas (Lapinha) 12 Jan 1965, *Handro 61*, (CEN, SP); Paracatú, Serra da Anta ca. 2 km N. of Paracatú, 700m, 3 Feb 1970, *Irwin et al. 25944* (UB, NY); Perdizes, Estação ambiental Galheiro, 15 Feb 2003, *Amorim et al. 526* (UB, HUFU); Prata Estrada entre BR 153 e Campina Verde 19°19'02"S 48°57'44"W, 660m, 15 Jan 2005, *Paula-Souza et al. 3842* (ESA). **Pará,** Estreito - Marabá km 2, 9 Apr 1974, *Pinheiro & Carvalho 557* (IAN). **São Paulo,** Mogi Guaçu, Martinho Prado, Reserva Biológica da Fazenda Campininha, 25 Jan 1980, *Mantovani 346* (CEN SP), mesma localidade, 22 Dec 1980, *Mantovani 1449* (CEN, SP); Pedregulho, Parque Estadual das Furnas do Bom Jesus, 20°14'52"S 47°27'37"W, 1000m, 16 Mar 2003, *Sasaki et al. 150* (SPF); Pirassununga, cerrado de Emas, 22°02'S 47°30'W, 13 Apr 1994, *Batalha &*

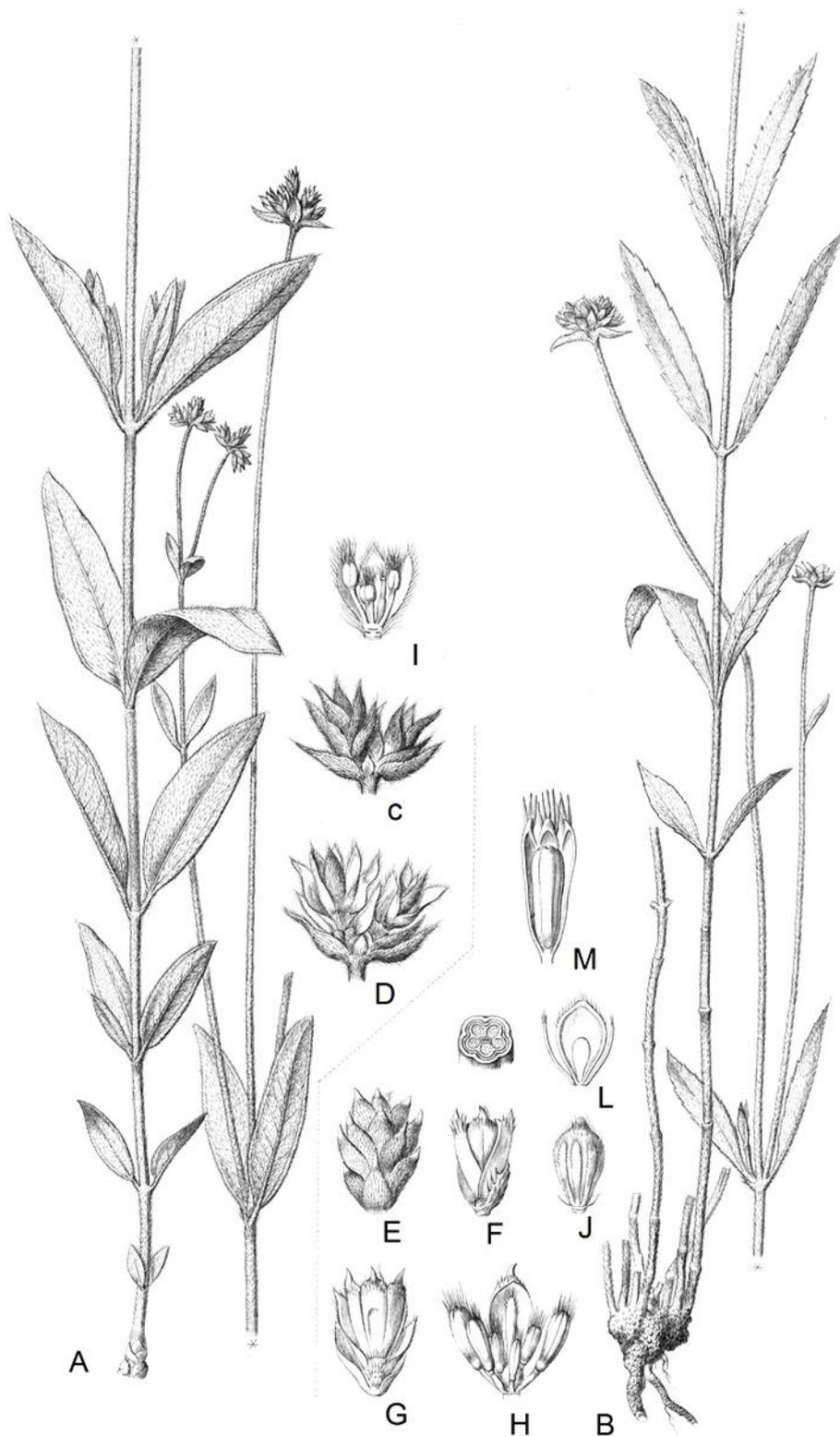


FIG. 13: *Riencourtia oblongifolia*. **A-B** Hábito. **C-D**. Brácteas em glomérulo. **E**. Brácteas em espiga. **F**. Vista externa do capítulo. **H-I**. Vista interna do capítulo. **J**. Cipsela e ovário desenvolvidos das flores estaminadas. **L**. Seção transversal da cipsela e ovários desenvolvidos das flores pistiladas. **M**. Flor estaminada. (Adaptado de Baker 1884).

Mantovani 51 (CEN, SP). **Tocantins**: Arraias, Estrada Arraias Paranã, entrando a esquerda a 43 km da cidade de Arraias, 12°47'42"S 47°15'43"W, 22 Feb 2006, *Bringel & Barbosa 270* (CEN, UB); Natividade, Rodovia BR-010 caminho para Natividade, *Bringel & Moreira 714* (CEN, UB); Palmeirópolis, Fazenda do Sr. José Novato dos Santos. Torre 136, 12°56'33"S 48°15'31"W, 1256m, 26 Feb 2008, *Pereira & Alvez 37* (CEN); Pindorama do Tocantins, Estrada de terra para Pindorama ca. 10 km do entroncamento com a BR-010, 26 Mar 2011, *Bringel & Moreira 718* (CEN, UB).

Comentários —Gardner (1848) descreveu *R. angustifolia* que, segundo o protólogo e imagens do material-tipo, apresenta folhas mais estreitas e capítulos menores que *R. oblongifolia*. Baker (1884) considerou *R. angustifolia* como sendo uma variedade de *R. oblongifolia* e, mais recentemente, as duas espécies já são consideradas como sinônimos (Hind 2011). Uma grande quantidade de espécimes de herbário foi examinada e foram feitas inúmeras observações das populações em campo, inclusive em localidades próximas aos locais de coleta dos materiais-tipos, dos dois binômios envolvidos. Concluiu-se que as variações morfológicas citadas por Gardner (1848) no protólogo das duas espécies não representam uma descontinuidade morfológica que justifique uma distinção e consideração de duas espécies distintas. Espécimes novos recém-brotados, geralmente apresentam aspecto semelhante ao encontrado no material-tipo de *R. angustifolia*.

Malme (1899) descreveu e ilustrou *Riencourtia tenuifolia* var. *intermedia* Malme. Após análise de imagens dos exemplares tipos, concluiu-se que a variedade *intermedia*, é um novo sinônimo para *R. oblongifolia*, o qual é aqui proposto.

Riencourtia oblongifolia se caracteriza por apresentar folhas geralmente coriáceas, com nervuras de 2ª e, ocasionalmente, de 3ª ordem (quando presentes), amareladas ou acinzentadas, proeminentes na face abaxial. Isto a diferencia de *R.*

latifolia, que apresenta folhas cartáceas, com nervuras de 3^a e 4^a ordem imersas e enegrecidas. Outras características importantes na identificação de *R. oblongifolia* são o pecíolo estriguloso e a ausência de pontuações enegrecidas na face abaxial foliar; o que difere do pecíolo hispido ou hirsuto e de face abaxial foliar geralmente com pontuações enegrecidas, que ocorrem em *R. pedunculosa*.

Na maioria das vezes, as dimensões dos capítulos podem ser utilizadas para separar *R. oblongifolia* de *R. pedunculosa*. Esta segunda espécie geralmente apresenta capítulos menores que 3,6 cm de comprimento, enquanto em *R. oblongifolia* os capítulos variam de 3,5 a 6,5 cm de comprimento. Em todos os casos, o indumento do pecíolo distingue as duas espécies, já que em *R. oblongifolia* é estriguloso (FIG. 6A) e em *R. pedunculosa* é hispido ou hirsuto (FIG. 4B). As brácteas mais internas dos glomérulos também são distintas nas duas espécies. Em *R. oblongifolia*, as brácteas mais internas dos glomérulos não apresentam ápice longo-ciliado e a superfície externa é estrigulosa, enquanto em *R. pedunculosa* as brácteas apresentam ápice longo-ciliado e superfície externa glabrescente.

Em princípio, a ausência de nervuras secundárias proeminentes na face abaxial foliar em *R. tenuifolia*, distingue facilmente esta espécie de *R. oblongifolia*. No entanto, espécimes de *R. tenuifolia* coletados na região da Serra dos Cristais, em Goiás, apresentam as dimensões foliares bastante variáveis quanto a largura, formando um gradiente contínuo. Nesta situação, os espécimes com folhas mais largas apresentam nervuras secundárias internas bem evidentes e as nervuras perimarginais, coincidindo com a margem foliar (FIG. 4G).

Estudos filogenéticos realizados com dados dos marcadores ITS e ETS (CAPÍTULO 4), resultaram no posicionamento das amostras de *R. oblongifolia* permeadas no mesmo clado das amostras de *R. tenuifolia*, não suportando o reconhecimento das

duas espécies como distintas. Como os marcadores utilizados neste estudo apresentavam múltiplas cópias, este resultado não invalida por completo a hipótese de que *R. tenuifolia* e *R. oblongifolia* sejam, de fato, espécies distintas e que hajam híbridos intermediários entre elas. Muitas sequências analisadas neste estudo apresentam cromatografias com picos duplos. Sequências com este padrão de cromatografia ocorrem em espécies híbridas, embora a simples ocorrência delas não possa ser considerada como uma prova definitiva de um evento de hibridação.

Estudos filogenéticos baseados em sequências de DNA de cloroplasto (CAPÍTULO 4), ainda apresentam uma amostragem insatisfatória. Contudo, de forma preliminar, também não deram suporte ao reconhecimento de *R. oblongifolia* e *R. tenuifolia* como espécies distintas. Além das diferenças da nervação, estas espécies podem ser diferenciadas pelas brácteas mais internas dos glomérulos, que apresentam o ápice foliáceo em *R. oblongifolia*, enquanto em *R. tenuifolia* apresentam aspecto de paleáceo. Diferenças marcantes entre as duas espécies também podem ser observadas na microsuperfície das cipselas. Do exposto, é possível, que futuramente, com a adição de mais dados e amostras aos estudos filogenéticos já iniciados, estas duas espécies, aqui tratadas como distintas, possam ser consideradas como sinônimos.

RIENCOURTIA PEDUNCULOSA (Rich.) Pruski, Brittonia 50(4): 478. 1998.—*Trixis pedunculosa* Rich. Actes Soc. Hist. Nat. Paris 1: 112 (as page " 105 "). 1792. *Baillera pedunculosa* (Rich.) Spr., Syst. Veg. 3: 625. 1826. *Clibadium pedunculosum* (Rich.) DC., Prodr. 5: 507. 1836. TYPE: FRENCH GUIANA. Cayenne, 1792, *LeBlond 339* (lectótipo: G foto!, isolectótipo, - LA. - ICD microfiche 6207. 341.111.6) [Designado por Pruski (1998)].

Riencourtia spiculifera Cass., Bull. Sci. Soc. Philom. Paris 1818: 76, [as “*Riencurtia spiculifera*”] *sine loc.*, s.d., s.c. (holótipo: P-JU-9333[2] foto! [IDC microficha 6206.689.II.4, 689.II.5].

Riencourtia glomerata Cass., Dict. Sci. Nat., ed. 2. 45: 468. 1827. TYPE: FRENCH GUYANA. *Poiteau s.n.* (holótipo: K [herb. J. Gay] foto!)

Tetrantha suaveolens Poiteau ex Baker, Fl. bras. 6(3): 143. 1884. *Nomem nudum.*

Ervas anuais, eretas, às vezes com ramos laterais procumbentes, 0,3-1 m alt., ramos glabrescentes, estrigosos com tricomas ascendentes ou hirsutos. Folhas estreito-lanceoladas a ovais, às vezes estreito-oblongas a lineares, 1,2-7,5 x 0,1-1,6 cm, base cuneada a obtusa, ápice agudo, margem inteira a serrilhada, face adaxial estrigosa a esparso hípida, face abaxial hípida, com pontuações enegrecidas formando depressões, nervação eucampódroma basal, nervuras secundárias proeminentes, 2 nervuras perimarginais tipo intramarginal, nervuras de 3º e 4º ordem geralmente inconspícuas, raramente imersas e enegrecidas; pecíolo 1-10 mm compr. esparso setoso a hirsuto. Brácteas folhosas linear-lanceoladas a ovais 2-10 mm compr, híspidas; brácteas mais internas dos glomérulos, com aspecto de palha, ápice longo-ciliado, superfície externa glabrescente. Capítulos 2,2-5 x 1,4-3,1 mm, brácteas externas 2,3-4,7 x 0,8-1,6 mm, brácteas internas 2,2-4,7 x 0,7-2,2 mm. Flor pistilada de corola branca ou lilás, 1,1-2,7 mm compr., lobos 0,2-0,8 mm compr., glabros a esparso-setosos, ovário glabro ou glabrescente. Flores estaminadas 5-8, corola de corola branca ou lilás, 1,4-3,4 mm compr., lobos 0,5-1,2 mm compr., anteras 0,5-1,25 mm compr., apêndice oval a curto-oblongo 0,08-0,18 mm compr., ovário glabro ou com tricomas inconspícuos nas extremidades. Cipsela oboval, 1,7-3,4 x 1,1-2,4 mm, glabra ou glabrescente, ápice glabrescente, raro esparso setoso, rostro geralmente evidente leve a fortemente curvado.

Distribuição e habitat—*Riencourtia pedunculosa* ocorre principalmente na região do escudo das Guianas (Suriname, Guiana Francesa e estado do Amapá no Brasil) e em alguns pontos da Amazônia oriental e em ecótono entre os biomas da Amazônia e do Cerrado (Brasil: Pará, Tocantins, Maranhão e Mato Grosso). Geralmente está associada a vegetações savânicas e afloramentos rochosos no bioma Amazônico.

Espécimes representativos examinados—BRASIL., **Amapá:** Macapá, Fazenda Itapoa. Bloco-I à 6 km da BR-156. Pedra da pluma, 95m alt., 6 Jun 1997, *Cordeiro & Silva* 2747 (IAN); Macapá, Ressaca. Lagoa dos Índios, 0°01'23"S 51°07'12"W, 6 jul 2010, *Rocha & Neto* 1443 (MG); Macapá, Rio Tartarugal Grande, grande pedra à margem do rio em conexão com campo cerrado, 30 Apr 1997, *Cordeiro & Batista* 2668 (IAN); Região costal, road to Amapá, km 110, Igarapé do Paia, 20 Jul 1962, *Pires & Cavalcante* 52241 (IAN, MG, UB); Rio Oiapoque, Roche Mon Pere, 3°33'N 52°5'W, 17 Aug 1960, *Egler* 47649 (IAN, MG, UB). **Maranhão:** Maranhão, Lorêto, "Ilha de Balsas" Between the Balsas and Paranaíba rivers, 7°23'S 45°04'W, 300m alt. 21 Mar 1962, *Eiten & Eiten* 3730 (UB, US); Lorêto, "Ilha de Balsas" region between the Balsas and Paranaíba rivers ca.35 km south of Loreto, 7°23'S 45°05'W, 9 Feb 1970, *Eiten & Eiten* 10514 (UB). **Mato Grosso:** Alta Floresta, propriedade particular de preservação ambiental delimitada pelo Parque Estadual do Cristalino e pelos rios Teles Pires e Cristalino, 338m alt., 21 Jan 2007, *Sasaki et al.* 1354 (INPA); Guarantã do Norte, cerca de 30 Km NE (em linha reta) de Guarantã do Norte, 9°31'39"S 54°53'53"W, 26 Apr 1997, *Souza et al.* 15879 (CEN, ESA). **Pará:** Conceição do Araguaia, 20 km west of Redenção near Córrego São João and Troncamento Santa Tereza, 8°02'07"S 50°11'19"W, 11 Feb 1980, *Plowman et al.* 8718 (INPA); Marabá, Serra dos Carajás, N-4, mina piloto para exploração de ferro, 15 Mar 1984, *da Silva et al.* 1821 (MG, INPA); Marabá, Serra dos Carajás, acamp. 1, 700m alt., 19 Aug 1972, *Silva & Ribeiro* 3544

(IAN); Marabá, Serra dos Carajás, Serra Norte, Clareira N-1, 18 Apr 1970, *Cavalcante & Silva 2617* (MG); Marabá, Serra dos Carajás, estrada para o n.1, 2 Apr 1977, *Silva & Bahia 3016* (MG); Marabá, Serra dos Carajás, mina N-1, 28 Apr 1985, *Rosa & da Silva 4735* (MG); “N1”, 25km NW of camp at Serra Norte, 5°54’S 50°27’W, 13 Dec 1981, *Daly et al. 1981* (MG); Serra dos Carajás – Base 1, 26 Jun 1976, *Ribeiro 1350* (IAN); Monte Alegre, estrada p/C.A.N.P. Alto do Cutiuba e serras pedregosas, 7 May 1953, *Lima 53-1429* (IAN); Monte Alegre, Parque Estadual, Alto da Serra do Ererê 1°52’59”S 54°11’10”, 19 Apr 2006, *Rocha 450* (MG); Ourilândia do Norte, colônia Nossos Campos, serra da Onça 6°53’48”S 50°57’21”W, 30 Mar 2003, *Rosário 2299* (MG); São Geraldo do Araguaia, parque estadual das Andorinhas, margem esquerda do rio Araguaia, 6°18’44”S 48°24’33”W, 130m alt., 23 Apr 2004, *Pereira-Silva et al. 9043* (CEN); Estreito - Marabá, km 2, 9 Apr 1974, *Pinheiro 666* (IAN, MG). **Tocantins:** Araguaína, margem esquerda da BR-153 em cerrado sensu stricto próximo a Araguaína, 7°20’49”S 48°18’58”W, 261m alt., 8 Feb 2012, *Faria 2306* (CEN, UB); Lagoa da Confusão, Ilha do Bananal, sede do parque nacional do Araguaia, 10°27’48”S 50°28’52”W, 190m alt., 19 Mar 1999, *da Silva et al. 3985* (IBGE, US); Paraíso do Tocantins, 27km S. of Paraíso, Goiás, 600m alt., 23 Mar 1968, *Irwin et al. 21705* (IAN, UB); Presidente Kennedy, road from highway BR-153 to Itaporã, 12 km west of village of Presidente Kennedy, fazenda Primavera along Ribeirão Feíno, 8°30’20”S 48°35’26”W, 400-500m alt., 31 Jan 1980, *Plowman et al. 8143* (INPA, MG); Tocantinópolis, vicinal junto à ferrovia Norte Sul, km, 18°06’38”S 50°47’56”W, 190m alt., 21 Feb 2005, *Pereira-Silva et al. 9434* (CEN).

SURINAME: **Saramacca R**, Poika, 8 Jan 1919, *B.W. 4314* (NY), “Surinamem”, s.d., *Hortrian 809* (NY).

GUIANA FRANCESA: Savane Maribo, region litorale 1 km a l'Est, sur la R.N. 1, 5°31'N 53°22'W, 10m alt., 26 May 1989, *Hoff & Cremers 5627* (INPA, NY, MG, US); Camp n° 3 - Roche n° 1 Akouba Booka goo Soula - Bassin du Ha 500 m au Sud-Ouest, 2°36'N 54°01'W, 160m alt., 26 Aug 1987, *Granville et al. 9710* (INPA, MG, NY, US); Haute Camopi - Mont Belvédère, 250m alt. 1 Nov 1984, *Granville et al. 6919* (MG); Roche plate, Roche Koutou - Bassin du Haut-Marouini, 1 km à l'Ouest de la Roche, 2°53'N 54°04'W, 300m alt., 21 Aug 1987, *Granville et al. 9520* (MG, NY, US).

Comentários—O lectótipo do basionimo *Trixis pedunculosa* Rich. foi eleito por Pruski (1998) dentre várias coletas de Le Blond depositadas nos herbários G e P. Cassini indicou, no protólogo referente a *Riencourtia spiculifera*, apenas que o material examinado provinha do herbário P-JU. Existem dois exemplares de *R. spiculifera* neste herbário apresentando nenhuma informação de coleta e com o mesmo número de tombo. Apenas um exemplar está identificado (provavelmente pelo próprio Cassini) e este deve ser escolhido como lectótipo. Já sobre o material-tipo de *Riencourtia glomerata*, Cassini (1827) afirmou apenas que o recebeu através de Gay e estava identificado erroneamente como *Tetrantha suaveolens* Poiteau, *nomen nudum*. Não foi observada nenhuma imagem de exsicata do herbário P com estas informações no rótulo, mas existe no herbário K, uma exsicata com as mesmas características, e que apresentam identificação e anotações de Cassini. Seguindo a nota do artigo 9.1 do Código Internacional de Nomenclatura de Algas, Plantas e Fungos, se o autor se baseou em apenas um material para descrever um táxon, este material é o holótipo. Portanto o material do herbário K foi considerado por Pruski (1998) como holótipo.

Riencourtia pedunculosa é caracterizada por serem ervas anuais delicadas, de folhas membranáceas geralmente com pontuações enegrecidas na face abaxial; ao contrário das outras espécies do gênero que são ervas robustas ou subarbustos, de folhas

cartáceas a coriáceas nunca com pontuações enegrecidas na face abaxial. Algumas características como as flores lilases e pontuações em depressão na face abaxial das folhas, também são exclusivas desta espécie, apesar de não serem observadas claramente em todos os casos.

O formato foliar lanceolado ou estreito-oval, juntamente com a margem serrada, faz com que *R. pedunculosa* muitas vezes seja confundida com *R. latifolia*. Essas duas espécies, entretanto, são claramente distintas através do ovário das flores pistiladas, que é glabrescente com poucos tricomas nas extremidades em *R. pedunculosa* e completamente hirsuto em *R. latifolia*. O pecíolo híspido a hirsuto de *R. pedunculosa* a diferencia de *R. oblongifolia* que apresenta pecíolo estriguloso.

Foram observados dois morfotipos em *R. pedunculosa*, que fogem do padrão comum e que são típicos de determinadas regiões geográficas (FIG. 14A-F). Muitos espécimes coletados em áreas de ecótono entre os biomas do Cerrado e a Amazônia (FIG. 14C), localizadas próximas aos rios Estreito e Paranabá (Pará, Tocantins, Maranhão), apresentam flores e capítulos nitidamente maiores (3,8-5mm compr.), com as brácteas mais internas dos glomérulos com ápice caudado ou cuspidado. Os espécimes encontrados na Serra dos Carajás (Pará, Brasil), geralmente em solo com afloramento de rochas férricas (canga) apresentam folhas bastante estreitas (FIG. E), geralmente lineares (0,1-0,4mm larg.), além de estruturas florais e capítulos reduzidos (FIG. 14F).

Populações de *R. pedunculosa*, localizadas na Serra dos Carajás, são ocasionalmente confundidas com *R. tenuifolia* (= *R. longifolia*) por apresentarem folhas lineares muito mais estreitas. Nesses casos, esses indivíduos sempre apresentam capítulos bastante reduzidos (2,2-3,0mm compr.) e brácteas involucrais com esparsos tricomas no ápice, cobrindo cerca de $\frac{1}{4}$ do comprimento das brácteas, ao contrário do

observado em *R. tenuifolia*, cujos capítulos são maiores (4-6mm compr.), com brácteas involucrais de indumento estrigoso cobrindo $\frac{1}{2}$ a $\frac{1}{3}$ do comprimento da estrutura.

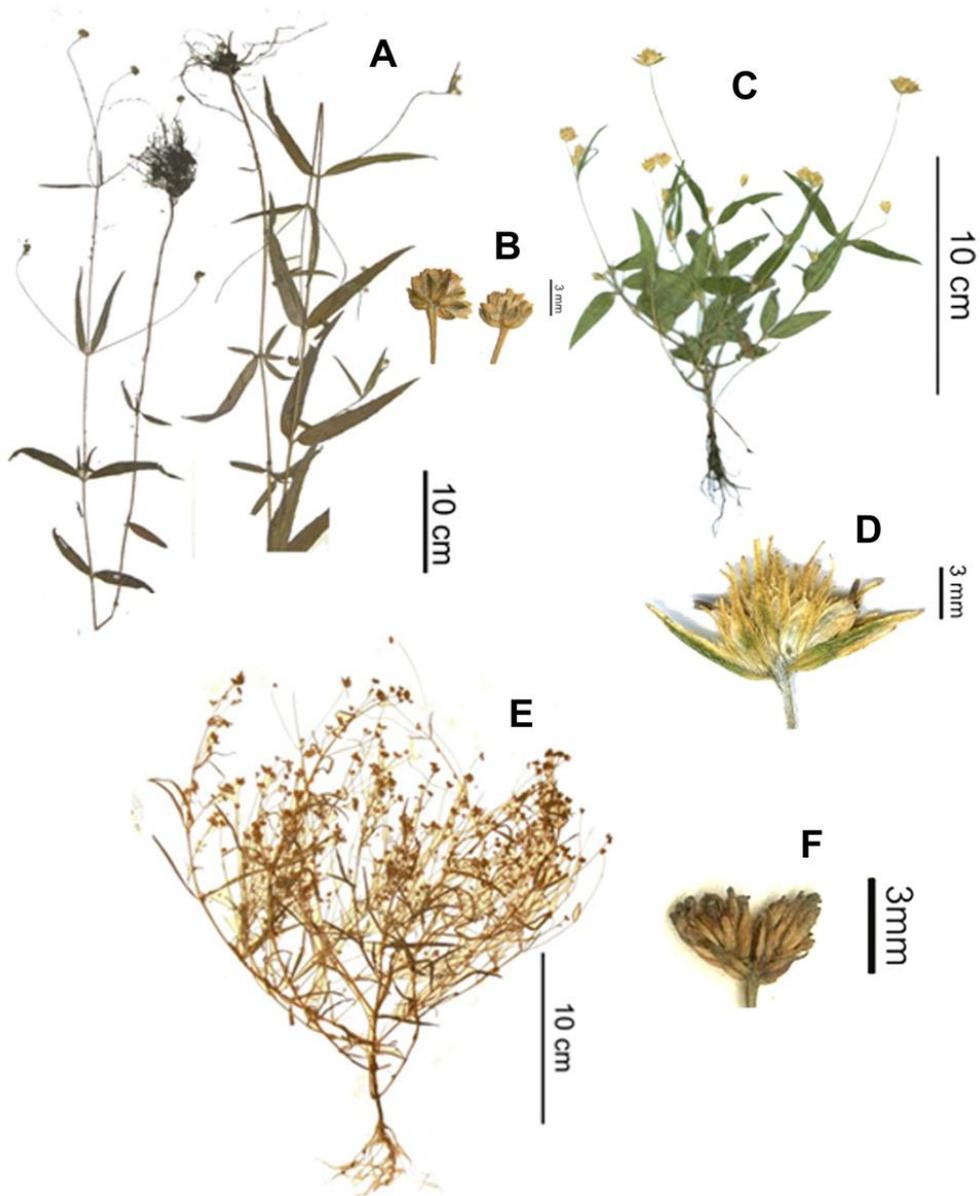


FIG. 14: Variação morfológica em *Riencourtia pedunculosa*. **A-B.** Morfotipo semelhante ao encontrado no exemplar tipo. **A.** Hábito (Plowman *et al.* 8718-NY). **B.** Glomérulos de capítulos (da Silva 3985-IBGE) **C-D.** Morfotipos encontrados em espécimes de ecótono Cerrado/Amazônia (Pereira-Silva *et al.* 9434-UB). **C.** Hábito. **D.** Glomérulo de capítulos. **E-F.** Morfotipo encontrado em espécimes da Serra dos Carajás, Pará (Silva & Ribeiro 3544-IAN). **E.** Hábito. **F.** Glomérulo de capítulos.

No tratamento realizado para a *Flora Brasiliensis*, Baker (1884) utilizou o reduzido comprimento dos capítulos (3mm compr.) encontrado em *R. pedunculosa* (citada como *R. glomerata*) como uma característica diagnóstica. Esta característica não é capaz de distinguir *R. pedunculosa* das demais espécies do gênero, embora esteja presente na grande maioria dos espécimes de *R. pedunculosa* que foram analisados. É possível se encontrar espécimes de *R. pedunculosa* com capítulos de tamanho semelhante ao que ocorre nas outras espécies de *Riencourtia*. Isto ocorre principalmente em espécimes de áreas de ecótono Amazônia/Cerrado. Mesmo nesses casos, onde os espécimes de *R. pedunculosa* apresentam capítulos maiores que o normal, a identificação da espécie pode ser confirmada pelo seguinte conjunto de caracteres: pecíolo hirsuto (FIG. 4B), folhas membranáceas com pontuações enegrecidas na face abaxial, brácteas mais internas dos glomérulos glabrescentes, com ápice longo-ciliado (Fig. 5C) e ovário glabrescente, apenas com tricomas inconspícuos nas extremidades (Fig. 6Q).

RIENCOURTIA TENUIFOLIA Gardner, London J. Bot. 7: 287. 1848. TYPE: BRAZIL.

Goiás. Dry campos, near San Domingos, Province of Goyaz. May.1840. *Gardner 4248* (tipos: BM, K-foto em US!, P foto!) [4249 no protólogo]

Riencourtia angustifolia Glaz., Bull. Soc. Bot. France 57(Mém. 3e): 408. 1910.

BRAZIL. Goyaz, Cachoeira da Vargem Grande *Glaziou 21564* (G, B, K, P foto!)
nomen nudum (non Riencourtia angustifolia Gardner)

Riencourtia longifolia Baker, Fl. bras. 6(3): 144. 1884. TYPE: BRAZIL. Brasilia

centrali (Serra de Christaes em isótipo P). s.d. *Pohl 474* [Pohl 374 no protólogo]
(lectótipo aqui designado: K foto!; isoelectótipos W, P foto!) Syn. nov.

Subarbustos, raramente cespitosos com xilopódio, eretos ou procumbentes, 0,4-1 m alt., ramos estrigosos com tricomas ascendentes. Folhas lineares, raramente estreito-elípticas, 1,8-14,0 x 0,1-0,3(0,6) cm; base truncada a cuneada, ápice agudo, margem inteira, face adaxial estrigulosa, face abaxial estrigulosa, sem pontuações enegrecidas, nervação hifódroma, raramente nervação eucampódroma basal, com nervura secundárias proeminentes, 2 nervuras perimarginais tipo marginal, nervuras de 3º e 4º ordem ausentes; sésseis ou, raramente até 3mm compr., estriguloso. Brácteas folhosas linear-lanceoladas a ovais, 3-16mm compr., estrigulosas; brácteas mais externas dos glomérulos, com aspecto de palha, ápice não longo ciliado, superfície externa glabra a hispida. Capítulos 4,0-6 x 2,2-3 mm, brácteas externas 4,0-5,7 x 1,5-2,1 mm, brácteas internas 4,1-5,5 x 1,7-2,8 mm. Flor pistilada de corola branca, 2,3-2,8 mm compr., lobos 0,25-0,5 mm compr., setosos, ovário glabro ou glabrescente. Flores estaminadas 7-8, corola branca, 2,3-3 mm compr., lobos 0,6-0,75 mm compr., anteras 1,1-1,5 mm compr., apêndice oval a oblongo-oval, 0,1-0,25 mm compr., ovário glabrescente, com tricomas inconspícuos nas extremidades a glabro. Cipsela oboval a elíptica, 2,8-4,5 x 2,0-3,1 mm, glabrescente ou glabra, ápice glabrescente ou raramente tomentoso, rostro geralmente evidente, leve a fortemente curvado.

Distribuição e habitat—Endêmica do Brasil, onde ocorre em áreas na porção norte do bioma Cerrado se estendendo à porção sudoeste da Caatinga, compreendendo os estados brasileiros de Goiás, Distrito Federal, Bahia, Tocantins e Piauí. Comum em vegetações savânicas abertas ou campestres. É frequentemente associada a solos arenosos e raramente ocorre em altitudes inferiores a 500m.

Espécimes representativos examinados—BRASIL. **Bahia:** Abaíra, Mata do outeiro, próximo ao caminho engenho Marques 13°20'S 41°49'W, 1100m alt., 2 Jan 1993, *Ganev 1759* (SPF); Cocos, Fazendas Trijunção, estrada para sede do Guará 14°46'35"S

45°56'32"W, 845m alt., 11 Dec 2001, *Walter et al. 4906* (CEN, IBGE); Cocos, Fazendas Trijunção, campo limpo numa chapada próximo a sede do Guará (antigo chapadão das letras), 12 Dec 2001, *Mendonça et al. 4589* (CEN, IBGE); Piatã, Estrada Piatã/Imbuia, a 2 km da entrada para Imbuia, 13°04'19"S 41°47'33"W, 1240m alt., 11 Nov 1996, *Hind & Bautista 4193* (SPF, ALCB); Espigão Mestre, Serra ca. 23 km W of Barreiras, 680m alt., 3 Mar 1972, *Anderson et al. 36542* (INPA, UB, NY); near rio Piau, ca. 150 km SW of Barreiras, 850m alt., 14 Apr 1966, *Irwin et al. 14780* (SP, UB); 54 km along road SW. of Roda Velha toward Brasília, 4 Feb 1981, *King & Bishop 8795* (UB). **Distrito Federal**, Chapada da Contagem, ca. 20 km. N.E. of Brasília, 1000m alt., 27 Oct 1965, *Irwin et al. 9614* (UB). **Goiás**, Alto Paraíso de Goiás, Chico Preto, perto do trevo de APGO p/ São Jorge, a dir. da estrad. Chapada dos Veadeiros, 1244m alt., 28 Jun 1997, *Munhoz et al. 433* (UB); Cavalcante, Caminho para Vão do Moleque ca. 15km da cidade, a partir do asfalto, 13°39'32"S 47°28'31"W, 22 May 2011, *Bringel & Pastore 812* (CEN, UB); Estrada de Teresina de Goiás para Alto Paraiso, 30 Mar 2011, *Bringel & Moreira 760* (CEN, UB); São Domingos, 15 km L de São Domingos, 15 May 2000, *Hatschbach et al. 71145* (BHCB, MBM); ca. 25 km. S. of Cristalina, 8 Mar 1966, *Irwin et al. 13791* (UB); ca. 30 km north of Veadeiros, 16 Mar 1969, *Irwin et al. 24480* (UB); Chapada dos Veadeiros, ca. 15 km. W. of Veadeiros, 1000m alt., 13 Feb 1966, *Irwin et al. 12722* (SP, UB); Chapada dos Veadeiros, 16-17 km road N of Alto Paraíso, 1600m alt., 8 Mar 1973, *Anderson et al. 6606* (UB); West of road to Monte Alegre de Goiás 12-20 km N of Alto Paraíso de Goiás, 7 Feb 1981, *King & Bishop 8842* (UB); 27 km SE along road from Crystalina to Paracatu 15 Feb 1981, *King & Bishop 8973* (UB). **Piauí**, 40 km de Corrente, 8 Dec 1982, *Freire s.n.* (EAC12554). **Tocantins**, Mateiros, proximidades de Mateiros, caminho para Dunas, 10°34'15"S 46°40'15"W, 27 Mar 2011, *Bringel & Moreira 734* (CEN, UB); Taguatinga do Tocantins, Serra Geral de

Goiás 8 km de Taguatinga (a partir do trevo para Palmas) em direção ao distrito de São Eduardo, 12°21'13"S 46°20'49"W, 710m alt., 26 Jan 2005, *Paula-Souza et al.* 4729 (ESA); RPPN - Fazenda Minehaha, 11°08'56,6"S 47°08'43"W, 21 Apr 2004, *Felfili et al.* 551 (IBGE, UB).

Comentários—Segundo Hind (2012b), houve um erro tipográfico no protólogo de *Riencourtia tenuifolia* (Gardner 1848). Este fato se torna claro ao comparar a descrição original da espécie (Gardner 1848) com os espécimes citados como tipo (*Gardner 4249*), que apresentam características foliares completamente divergentes. O correto número de coleta do tipo de *R. tenuifolia* e que deverá ser usado em uma futura lectotipificação é *Gardner 4248*, cujos espécimes são fieis a descrição original da espécie. De acordo com o catálogo original de coletas de Gardner, o botânico identificou seu número de coleta 4249 como *Clibadium* (Hind 2012a). A identificação mais apropriada para o espécime *Gardner 4249*, segundo Hind (2012b) e Baker (1884), seria *Riencourtia oblongifolia*.

Baker (1884), na descrição original de *Riencourtia longifolia*, citou apenas o exemplar *Pohl 374*. O material identificado como tipo da espécie no herbário K apresenta características iguais às descritas por Baker (1884), porém apresenta o número de coleta *Pohl 474*. Este mesmo número de coleta de Pohl foi observado em um espécime do herbário P, que certamente pertence à mesma espécie do herbário K. Foi feita uma busca na base de dados do herbário W, onde Pohl depositava suas coletas, mas não foi encontrado material de Pohl sob a numeração 374. Portanto, foi considerado que Baker (1884) cometeu um equívoco ao citar o número de coleta do material-tipo como *Pohl 374* sendo o correto *Pohl 474*.

Exemplo semelhante é citado no artigo 9.1 do Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Fungos e Plantas, que sugere que nestes casos a numeração

do material tipo seja corrigida. Baker (1884) não indicou o herbário do material tipo de *R. longifolia*. No entanto, certamente Baker examinou o exemplar *Pohl 474* depositado no herbário K, que possivelmente foi o único utilizado por ele na descrição da espécie. Portanto, na escolha do lectótipo, é dada a preferência para o espécime depositado no herbário K. O isolectótipo de *R. longifolia* depositado no herbário P foi montado na mesma exsicata do espécime *Gardner 4248*, que possivelmente é um isolectótipo de *R. tenuifolia*.

Baker (1884) utilizou a largura das folhas e o comprimento das brácteas dos glomérulos para caracterizar *R. longifolia*. Foi observado em um número grande de exemplares que essas características não são descontínuas, o que justifica o enquadramento aqui proposto de *R. longifolia* como sinônimo de *R. tenuifolia*.

A princípio, *R. tenuifolia*, demonstra ser uma espécie bastante distinta das demais por apresentar folhas lineares. Analisando-se uma quantidade representativa de espécimes percebe-se que muitas vezes *R. tenuifolia* pode apresentar uma ampla variação no formato e dimensões foliares. Foi observado em campo que espécimes coletados em locais sombreados apresentam folhas um pouco mais largas (*Bringel & Pastore 770*, *Bringel & Moreira 760*, *King & Bishop 8973*). Alguns espécimes coletados na região das Serra dos Cristais e Serra dos Topázios (*Irwin et al. 13587*, *13791*) também apresentam não só folhas mais largas, como também nervuras secundárias acródromas marginais e nervuras secundárias internas proeminentes, assim como em *R. oblongifolia*.

Análises filogenéticas baseadas nos marcadores ITS e ETS (CAPÍTULO 4) indicam que *R. tenuifolia* e *R. oblongifolia* podem ser uma única espécie. No entanto, não se deve excluir a possibilidade de hibridação entre as espécies, o que poderia explicar os resultados obtidos nessas análises feitas com dados de DNA nuclear.

Análises preliminares com marcadores de DNA de cloroplasto não esclarecem de forma satisfatória (em termos de suporte e resolução) a relação filogenética de *R. tenuifolia* e *R. oblongifolia*. As diferenças morfológicas entre *R. tenuifolia* e *R. oblongifolia* somada à ausência de um estudo que confirme a existência de hibridação, foram determinantes para que as duas espécies fossem consideradas aqui como distintas.

Os espécimes de *R. tenuifolia* atípicos por não apresentar nervação hifódroma, podem ser diferenciados dos espécimes de *R. oblongifolia*, através do tipo das nervuras secundárias perimarginais. Em *R. tenuifolia* as nervuras perimarginais, quando presentes, são do tipo marginal enquanto que em *R. oblongifolia* são do tipo intramarginal. *Riencourtia tenuifolia* e *R. oblongifolia* também apresentam diferenças nas brácteas mais internas dos glomérulos, que apresentam aspecto paleáceo em *R. tenuifolia* enquanto que em *R. oblongifolia* apresentam o ápice foliáceo. A análise da microsuperfície das cipselas também revelaram padrões diferentes nas duas espécies (CAPÍTULO 2).

NOME DUVIDOSO

Pontesia serrata Vell., Fl. Flumin. Icon. 8: t. 147. 1831. [1827 data de impressa na publicação original]—TIPO: BRASIL. Habitat ad radices Alpium Pharmacopolitarum. s.d. *Vellozo s.n.* (Desaparecido). FIG. 15.

Comentários—A breve descrição feita por Vellozo (1829), associada apenas a uma ilustração elaborada pelo autor, indicam que *Pontesia serrata* pertence à *Riencourtia*. A ilustração dessa espécie (Vellozo 1831), que é bastante estilizada, mostra uma planta de hábito herbáceo ou subarbustivo com folhas ovais a lanceoladas conspicuamente serreadas, que são características mais frequentes em *R. latifolia* (FIG. 15).

Antagonicamente, Vellozo (1829) descreveu *P. serrata*, com folhas levemente serradas, o que é mais comum em *R. oblongifolia*.

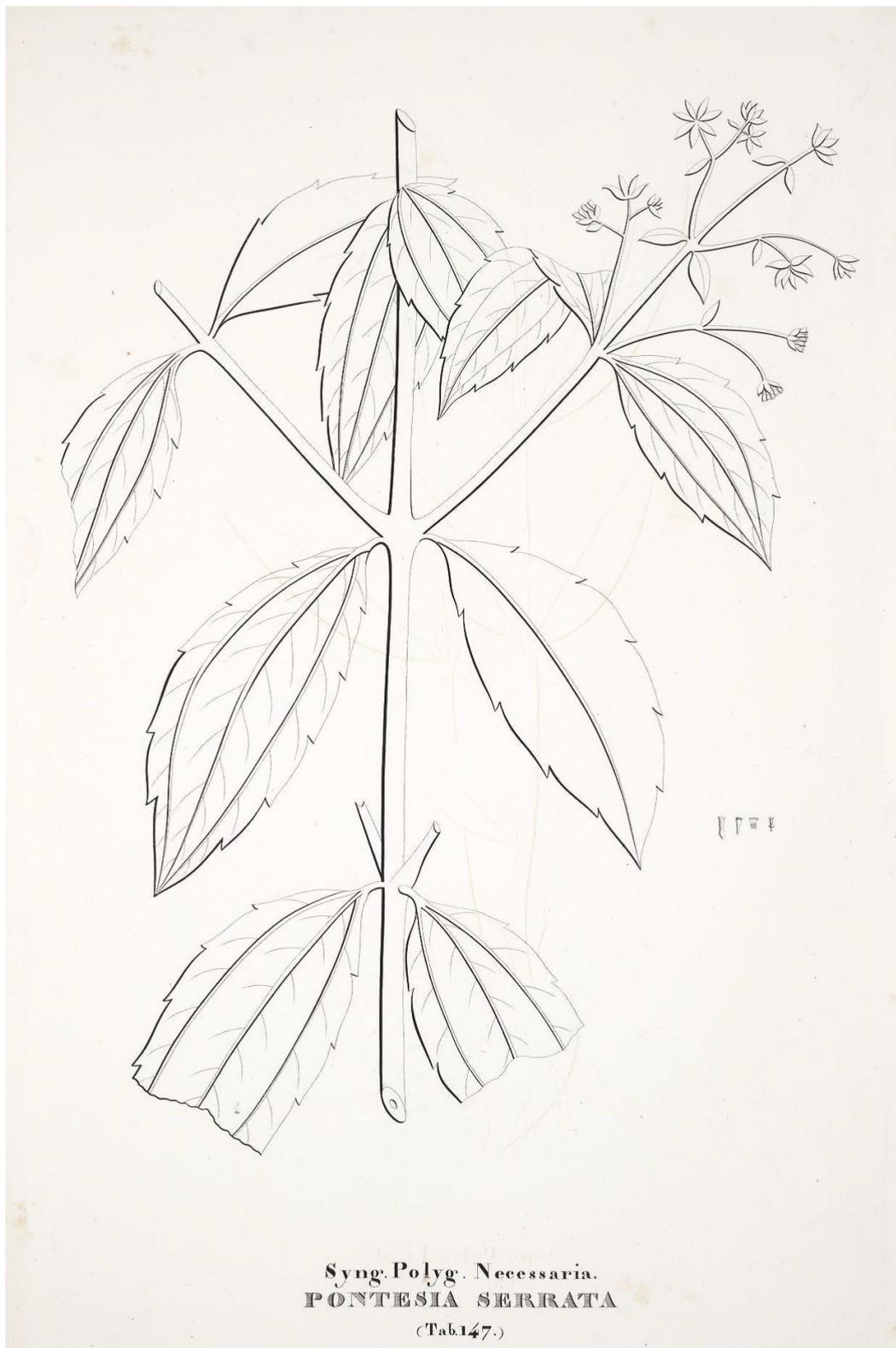


FIG. 15: Prancha utilizada por Vellozo (1831) na descrição de *Pontesia serrata*.

Levando-se em consideração apenas a distribuição geográfica, considera-se que é mais provável que *P. serrata* seja equivalente a *R. oblongifolia*. Isto porque o registro de *R. latifolia*, que mais se aproxima da região em que Velloso coletou, se localiza no norte de Minas Gerais. Já *R. oblongifolia* apresenta registros no estado de São Paulo, nos Municípios de Mogi Guaçu e Mogi Mirim, que distam pouco mais de 200 km de Cunha, local que fazia parte da rota de coleta seguida por Velloso (Lima 1995, Stellfeld 1946).

Vellozo (1829) indica como local de coleta “*Alpium Pharmacopolitanarum*”. Segundo Setellfeld (1946), este segundo termo era usado para chamar uma região em que nos dias de hoje equivale ao município de Parati (Estado do Rio de Janeiro), no entanto, não existem registros de *Riencourtia* em áreas de Mata Atlântica. Portanto, não se pode excluir a hipótese dessa espécie ter sido coletada no vale do rio Paraíba, no caminho percorrido por Velloso entre Parati e São Paulo onde, segundo Lima (1995), provavelmente se encontravam áreas de cerrado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baker, J. G. 1884. Compositae IV: Helianthoideae – Mutisiaceae. Pp. 135–398. in: *Flora brasiliensis*, eds. C. F. P. Martius, A. G. Eichler Liapsiae.
- Blake, S. F. 1924a. New plants from Venezuela. *Journal of Washington Academy of Sciences* 14: 455-456.
- Blake, S. F. 1924b. New plants from Venezuela. *Contributions from the United States National Herbarium* 20: 519-542.
- Bonifacino, J. M., H. Robinson, V. A. Funk, H. W. Lack, G. Wagenitz, C. Feuillet & D. J. N. Hind. 2009. A history of research in Compositae: early beginnings to the Reading

- Meeting (1975). Pp. 3-38 in: *Systematics, Evolution and Biogeography of Compositae*, eds. V. A. Funk, A. Susanna, T. F. Stuessy, R. J. Bayer Vienna: IAPT.
- Cassini, H. 1818. *Riencurtia*. P 76 in: *Bulletin des sciences*, ed. Société-Philomathique-De-Paris Paris: Imprimerie de Plassan.
- Cassini, H. 1827. Riencourte. Pp. 466-469 in: *Dictionnaire des sciences naturelles, dans lequel on traite méthodiquement des différens êtres de la nature, considérés soit en eux-mêmes, d'après l'état actuel de nos connoissances, soit relativement à l'utilité qu'en peuvent retirer la médecine, l'agriculture, le commerce et les artes*, ed. F. G. Levrault Paris: Strasbourg.
- Ellis, B., D. C. Daly, L. Hickey, J., K. R. Johnson, J. D. Mitchell, P. Wilf & S. L. Scott. 2009. *Manual of Leaf Architecture*. New York: New York Botanical Garden.
- Gardner, G. 1848. Contributions toward flora of Brazil, being the distinctive characters of some new species of Compositae, belonging to the tribe Senecionideae. *The London Journal of Botany* 7: 286-423.
- Hind, D. J. 2011. An annotated preliminary checklist of the Compositae of Bolivia (version 2). In: *Royal Botanic Gardens, Kew: Preliminary checklist of the Compositae of Bolivia*. <http://www.kew.org/science/tropamerica/boliviacompositae/>
- Hind, D. J. N. 2012a. Catalogue of Brazilian Plants. A transcription of George Gardner's manuscript. In: *Royal Botanic Gardens, Kew: George Gardner botanical exploration in Brazil*. <http://www.kew.org/science/tropamerica/gardner/index.html>.
- Hind, D. J. N. 2012b. Determinations of George Gardner's Compositae from Brazil. In: *Royal Botanic Gardens, Kew: George Gardner botanical exploration in Brazil*. <http://www.kew.org/science/tropamerica/gardner/index.html>.
- Karis, P. O. & O. Ryding. 1994. Tribe Heliantheae. Pp. 559-625 in: *Asteraceae: cladistics and classification*, ed. K. Bremer Portland: Timber Press.

- Lima, H. C. d. 1995. Leguminosas da Flora Fluminensis - J.M. da C. Vellozo - lista atualizada das espécies arbóreas. *Acta Botânica Brasileira* 9: 123-146.
- Malme, G. O. A. N. 1899. Die Compositen der ersten Regnellschen Expedition. *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar* 32: 1-90.
- McNeill, J., F. R. Barrie, W. R. Buck, V. Demoulin, W. Greuter, D. L. Hawksworth, P. S. Herendeen, S. Knapp, K. Marhold, J. Prado, W. F. P. H. V. Reine, G. F. Smith, J. H. Wiersema & N. J. Turland 2012. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code). In: *IAPT*. <http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>.
- Moraes, M. D. 2004. Taxonomia e filogenia de *Dimerostemma*, e sua relação intergenérica na subtribo Ecliptinae (Asteraceae: Heliantheae). PhD thesis, Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Panero, J. L. 2007. XXVI. Tribe Heliantheae Cass. Pp. 440–477 in: *Families and genera of vascular Plants Heliantheae. Flowering plants, Eudicots, Asterales*, eds. J. W. Kadereit, C. Jeffrey. Berlin: Springer-Verlag.
- Panero, J. L., R. K. Jansen & J. A. Clevinger. 1999. Phylogenetic relationships of subtribe Ecliptinae (Asteraceae: Heliantheae) based chloroplast DNA restriction. *American Journal of Botany* 86: 413-427.
- Payne, W. W. 1978. A glossary of plant hair terminology. *Brittonia* 30: 239-255.
- Pruski, J. F. 1997. Asteraceae. Pp. 177-393 in: *Flora of the Venezuela Guayana*, eds. J. A. Steyermark, P. E. Berry, B. K. Holst. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- Pruski, J. F. 1998. Compositae of the Guayana Highland-XII. New combinations in *Conyza* (Astereae), *Praxelis* (Eupatorieae), and *Riencourtia* (Heliantheae) based in names proposed by L.C.M. Richard. *Brittonia* 50: 473-482.
- Radford, A. E., W. C. Dickison, J. R. Massey & C. R. Bell (eds). (1974) *Vascular plant systematics*. Harper & Row Publishers: New York.

- Robinson, H. 1981. A revision of tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 51: 1-102.
- Robinson, H., A. M. Powell, R. M. King & J. F. Weedin. 1981. Chromosome Numbers in Compositae, XII: Heliantheae. *Smithsonian Contributions to Botany* 52: 1-28.
- Salgado-Labouriau, M. L. (ed) (1973) *Contribuição à palinologia dos cerrados*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro: Rio de Janeiro.
- Stellfeld, C. 1946. A toponimia latina da "Flora Fluminensis". *Tribuna Farmacológica* 14: 246-248.
- Strother, J. L. & J. L. Panero. 1994. Chromosome Studies: Latin American Compositae. *American Journal of Botany* 81: 770-775.
- Stuessy, T. F. 1977. Heliantheae: systematic review. Pp. 621-671 in: *The Biology and Chemistry of the Compositae*, eds. V. H. Heywood, J. B. Harbone, B. L. Turner. London/New York: Academic Press.
- Stuessy, T. F. & J. E. Arriagada. 1993. Chromosome counts in *Clibadium* (Compositae, Heliantheae) from Latin America. *Brittonia* 45: 172-176.
- Vellozo, J. M. d. C. 1829. *Flora fluminensis*. Rio de Janeiro: Typographia nationali.
- Vellozo, J. M. d. C. 1831. *Flora fluminensis (Icones)*, . edn, vol. 8. Paris: A. Senefelder.

CAPÍTULO 2:

**Caracterização micromorfológica de *Riencourtia* Cass. (Ecliptinae
Heliantheae, Asteraceae)**

Resumo—O gênero *Riencourtia* Cass., comumente encontrado em vegetações savânicas da América do Sul é composto por plantas de hábito herbáceo a subarborescente. Sua principal característica são os capítulos disciformes, de tamanho reduzido e com apenas uma flor feminina fértil, que são agrupados em glomérulos. Apesar de serem reconhecidas no gênero apenas quatro espécies, muitas vezes estas espécies apresentam circunscrição morfológica ambígua, sendo definidas por características foliares, que apresentam grande plasticidade. O presente estudo tem como finalidade auxiliar a separação de táxons infragenéricos em *Riencourtia*, através da análise de características micromorfológicas. Foram geradas micrografias por microscopia eletrônica de varredura, a partir de material seco herborizado, para as folhas, brácteas involucrais e cipselas. Brácteas involucrais e estruturas florais na flor estaminada, também foram analisadas em lâminas montadas com solução de Hoyer. Embora tenha sido constatado, uma ampla variação de caracteres na microsuperfície foliar, não foram encontradas características diagnósticas claras nesta estrutura. As características florais apresentaram pouca variação entre as espécies. No entanto foram observadas drusas nas células da corola das flores estaminadas, o que é uma característica não citada anteriormente para Ecliptinae. Das características analisadas, a microsuperfície do epicarpo das cipselas foi a que apresentou maior capacidade de distinção, sendo que as quatro espécies reconhecidas apresentaram um padrão bem definido neste aspecto. Destaca-se que, *Riencourtia oblongifolia* e *R. tenuifolia* podem apresentar circunscrição morfológica ambígua, mas que podem ser distintas pelo padrão de microsuperfície do epicarpo. Em *R. tenuifolia* as células do epicarpo são geralmente retangulares, de paredes anticlinais impressas, retas a irregularmente sinuosas e parede periclinal externa plana a levemente convexa enquanto que em *R. oblongifolia* as células são isodiamétricas, de paredes anticlinais proeminentes e parede periclinal côncava.

Palavras-chaves—micromorfologia, cutícula, estômatos, cristais de oxalato de cálcio.

INTRODUÇÃO

A circunscrição mais atual de Heliantheae (Panero 2007) se baseia em dados moleculares de DNA de cloroplasto. Embora não apresente sinapormorfia morfológica ou mesmo micromorfológica, Heliantheae apresenta, em muitos de seus gêneros, cápselas achatadas lateralmente, encobertas por páleas conduplicadas e elementos do pápus dispostos em padrão oval ou estreito-retangular (Baldwin 2009, Panero 2007).

Em Heliantheae o posicionamento de *Riencourtia* Cass. na subtribo Ecliptinae foi corroborado por Moraes (2004) com dados de nove marcadores de DNA de cloroplasto. *Riencourtia* se distingue dos demais gêneros de Heliantheae por apresentar capítulos reduzidos, discóides, com apenas uma flor funcionalmente pistilada, cinco a nove flores estaminadas, receptáculo geralmente epaleáceo e pápus ausente (Capítulo 1).

Os caracteres micromorfológicos já eram utilizados desde o início da classificação em Asteraceae, nos trabalhos de Cassini (1821). Robinson (2009) salientou que a importância desses caracteres pode ser observada na ilustração feita por Cassini (1821), onde o botânico resumiu muitas características microscópicas utilizadas por ele para distinção de tribos. Nos tempos mais recentes, com a publicação do “The new synantherology”, King & Robinson (1970) tentaram redirecionar o estudo de Compositae para utilização dos caracteres micromorfológicos. Desde então, houve a publicação de vários trabalhos elucidativos utilizando essa ferramenta em diferentes níveis hierárquicos (Robinson 2009).

Carlquist (1976) separou a família em dois grandes grupos, um com ramos do estilete apresentando papilas dispostas em uma superfície contínua (Chicoroideae) e outro que apresentava estilete com papilas formando duas linhas marginais (Asteroideae). Isto constituiu um importante avanço na classificação em subfamílias e compreensão da evolução no grupo. Subsequentemente, várias revisões foram amplamente realizadas, utilizando os caracteres micromorfológicos para elucidar circunscrições subtribais e genéricas dentro das tribos Heliantheae (Karis 1993, Karis & Ryding 1994, Robinson 1981), Liabeae (Robinson 1983), Eupatorieae (King & Robinson 1987) e Vernonieae (Robinson 1999a, b).

Uma boa parte da classificação subtribal proposta por Robinson (1981) para Heliantheae não foi suportada em filogenias embasadas por dados moleculares (Moraes 2004, Moraes *et al.* 2007, Panero *et al.* 1999, Panero 2008). Apesar disso, alguns grupos naturais dentro de Ecliptinae apresentam correlação com alguns caracteres micromorfológicos. Como exemplo disso, a estreita relação entre os gêneros *Riencourtia* Cass., *Lantanopsis* C.Wright ex Griseb. e *Clibadium* L., que formam um clado bem suportado (Capítulos 3 e 4), já havia sido prevista por Robinson (1981), que descreveu a subtribo Clibadiinae, composta por esses mesmos três gêneros. Esta subtribo era caracterizada por apresentar corola com ductos resiníferos avermelhados, lobos com tufo de tricomas penicilados, além de cipselas não estriadas e com densa pubescência na maioria das espécies (Robinson 1981).

Os caracteres micromorfológicos também podem ser utilizados para separar espécies. Como exemplo disto, dentro de Heliantheae, Carpenter (1999) identificou quatro tipos de tricomas nas flores do disco em *Encelia* Adans. O número desses tipos de tricomas pode ser utilizado para explicar as fronteiras taxonômicas interespecíficas no gênero *Encelia* (Carpenter 1999).

Uma das vantagens da utilização dos caracteres micromorfológicos é a identificação de táxons sem a necessidade de elevada quantidade de material. Um exemplo que ilustra isto foram as análises realizadas nos materiais-tipo de *Liabum homogamum* Hieron. e *Liabum eupatorioides* Hieron., cujos espécimes foram destruídos na ocasião do bombardeio ao herbário de Berlin (B), durante a segunda guerra mundial. Os materiais-tipo destas espécies são conhecidos apenas por fotografias e por pequenos fragmentos removidos antes da guerra. Após a análise dos caracteres micromorfológicos desses fragmentos, foi possível identificar que *L. homogamum* se trata na realidade de uma espécie de *Neomirandea* (Eupatorieae), enquanto *L. eupatorioides* equivale a *Schistocarpha sinforosi* Cuatrec. Sem a análise dos caracteres micromorfológicos essa conclusão seria impossível (Robinson 2009).

Entre as espécies de *Riencourtia*, em muitos casos, existe sobreposição de caracteres macromorfológicos. Alguns espécimes de *Riencourtia pedunculosa* (Rich.) Pruski apresentam padrão morfológico incomum e apresentam correspondência com regiões geográficas específicas (Capítulo 1). Diante deste cenário, a utilização de caracteres micromorfológicos pode ser uma boa ferramenta para se elucidar os limites entre as espécies de *Riencourtia*, espécimes considerados atípicos e táxons infraespecíficos.

Filogenias baseadas em DNA de cloroplasto (Moraes 2004, Moraes *et al.* 2007) demonstraram que muitos dos caracteres utilizados tradicionalmente em chaves de identificação em Ecliptinae, como por exemplo, presença de rostro apical e de flores do disco pistiladas, são homoplásicos. Sendo assim, uma caracterização mais detalhada dos gêneros em Ecliptinae se faz necessária, a fim de se encontrar sinapomorfias micromorfológicas de grupos naturais. Este trabalho objetiva a caracterização micromorfológica das espécies de *Riencourtia* possibilitando relacionar as características

encontradas com as descritas para outros gêneros de Heliantheae, mais especificamente em Ecliptinae.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram amostradas as quatro espécies de *Riencourtia*. Alguns binômios considerados como sinônimos (Capítulo 1) foram utilizados, a fim de se obter dados que corroborem a proposta de sinonímia. Esses binômios são *Riencourtia angustifolia* Gardner (= *Riencourtia oblongifolia* Gardner) e *Riencourtia longifolia* Baker (= *Riencourtia tenuifolia* Gardner).

Riencourtia pedunculosa foi dividida em três morfotipos, a fim de se testar se estes poderiam constituir espécies diferentes ou táxons infraespecíficos. Os morfotipos reconhecidos foram:

- **Morfotipo padrão**—Encontrado em espécimes semelhantes ao material-tipo, apresentando capítulos de tamanho intermediário (2,5-3,6mm compr.), brácteas do glomérulo de ápice agudo e folhas lanceoladas a estreito-ovais, geralmente serrilhadas. Estes espécimes ocorrem no escudo das Guianas e na Amazônia Oriental brasileira (abreviatura=mp);
- **Morfotipo 1**—Apresenta capítulos maiores que o padrão (3,8-5mm compr.), brácteas do glomérulo com ápice cuspidado ou atenuado e folhas lanceoladas a ovais. Espécimes com este morfotipo ocorrem em região de ecótono Amazônia/Cerrado (abreviatura=m1);
- **Morfotipo 2**—Apresenta capítulos menores (2,2-3mm compr.), brácteas do glomérulo de ápice agudo e folhas lineares. Este morfotipo é encontrado em espécimes provenientes da Serra dos Carajás, Pará, Brasil (abreviatura=m2).

Amostras de material seco (Anexo 1) de folhas, brácteas e pólen foram obtidas a partir de material de herbário e montadas em “stubs” de alumínio e posteriormente cobertas com ouro. As amostras foram analisadas em microscópio eletrônico de varredura (MEV) marca Zeiss DSM 962, na Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia e marca Jeol JSM 7001 F, na Universidade de Brasília.

Na análise das cipselas foram adotados dois tipos de tratamentos. No primeiro tratamento, as cipselas foram fixadas diretamente nos “stubs”. O segundo tratamento foi feito a fim de poder comparar as micrografias adquiridas neste trabalho (com *Riencourtia*), com as geradas por Stuessy & Liu (1983) em espécies de *Clibadium*. O tratamento consistiu em submersão das cipselas em solução com a 10% de NaOH, por aproximadamente 5 horas. Posteriormente as cipselas tiveram a parte externa do epicarpo removida mecanicamente e foram lavadas em água destilada. Antes de serem observadas em microscópio eletrônico as cipselas foram completamente secas em estufa. Foram observadas nove amostras com epicarpo removido e 12 com epicarpo completo.

As corolas, estames e brácteas involucrais internas foram dissecadas e montadas em lâminas com solução de Hoyer preparadas conforme King & Ronison (1970) e analisadas em microscópio óptico. Neste tipo de análise foram selecionadas apenas as brácteas internas, pois não são conduplicadas, o que facilita a montagem das lâminas. Não foi encontrado na literatura nenhum outro trabalho que tenha analisado caracteres micromorfológicos em brácteas involucrais utilizando lâminas montadas em Hoyer. Esta análise foi introduzida, em *Riencourtia*, já que as brácteas involucrais são de tamanho reduzido e levemente hialinas.

Na análise das estruturas foi adotada a terminologia de Barthlott (1981) e Garg & Sharma (2007) para superfície das cipselas. Estes autores utilizam o termo escultura

primária para denominar a ornamentação formada pelos tipos celulares em uma estrutura inteira e escultura secundária referente a ornamentações da parede externa e deposição de cutícula de cada célula. Para os tricomas foram adotadas as terminologias de Payne (1978) e Robinson (2009). Para os caracteres florais em geral utilizou-se as terminologias de Robinson (1981) e Roque *et al.* (2009). Para a cutícula da epiderme foliar tentou-se utilizar a terminologia descrita por Barthlott *et al.* (1998), entretanto houve a necessidade de se criar novos termos (cutícula alveolada e reticulato-cristada) para padrões não descritos anteriormente.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Estômatos—Foram encontrados estômatos tanto na face abaxial quanto na face adaxial das folhas além das brácteas involucrais. Estas estruturas não foram encontradas nas flores como ocorre em *Perymeniopsis* (Robinson 1978), que é um gênero filogeneticamente próximo de *Riencourtia* segundo dados de DNA nuclear. Os estômatos nas folhas podem se posicionar de forma nivelada ou em depressões. Maiores detalhes sobre o posicionamento dos estômatos devem ser confirmados em um estudo anatômico com cortes transversais.

Os estômatos de todas as amostras observadas apresentaram cristas estomáticas, que podem ser consideradas como adaptação a ambientes áridos. *Riencourtia* é um gênero amplamente distribuído em ambientes savânicos da América do Sul. Apesar deste fato, estudos filogenéticos (Moraes 2004, Moraes *et al.* 2007) posicionam *Riencourtia* junto de gêneros típicos de florestas úmidas. A investigação quanto à presença de cristas estomáticas em gêneros filogeneticamente próximos a *Riencourtia* poderia corroborar a hipótese de que esta estrutura seria uma adaptação com papel importante no sucesso da ocupação de ambientes savânicos.

Epiderme na face adaxial foliar—Foi possível identificar cinco padrões de microsuperfície na epiderme da face adaxial foliar, que são dados por padrões de deposição de ceras epicuticulares. Foram estabelecidas as seguintes denominações para os padrões de microsuperfície, que foram encontrados na epiderme da face adaxial foliar: cristado (FIG. 16A, C), reticulado-cristado (FIGS. 16D, 17A), fissurado em placas (FIGS. 16B, 17C), alveolado (FIGS. 16E-F) e liso (FIG. 17B). Apesar da observação dos diferentes padrões micromorfológicos da microsuperfície foliar não foi possível associá-los com os binômios ou espécies reconhecidas na revisão do gênero (TABELA 1).

O padrão alveolado foi encontrado tanto em *R. longifolia* (FIGS. 16E-F), quanto em *R. oblongifolia*. *Riencourtia longifolia* é considerada um sinônimo de *R. tenuifolia*. O exemplar aqui identificado como *R. longifolia* difere dos considerados como *R. tenuifolia*, principalmente pelas dimensões foliares. Esta diferença pode ser explicada simplesmente por diferentes níveis de sombreamento. O semelhante padrão de microsuperfície na epiderme adaxial encontrado em *R. oblongifolia* e *R. longifolia* (= *R. tenuifolia*) é coerente com resultados filogenéticos encontrados (CAPÍTULO 4), que posiciona estas espécies em um mesmo clado, com pouca resolução.

Riencourtia oblongifolia e *R. tenuifolia* são as únicas que podem apresentar estômatos situados em depressões. Estas espécies são típicas do bioma Cerrado e esta característica pode ser uma adaptação ao clima encontrado neste bioma. Os estômatos situados em depressões não foram observados no morfotipo 2 de *R. pedunculosa*, que apresenta formato foliar semelhante ao de *R. tenuifolia*. Portanto o posicionamento dos estômatos pode auxiliar na distinção de *R. tenuifolia* dos espécimes apresentam o morfotipo 2 em *R. pedunculosa*.

TABELA 1. Padrões de microsuperfície e posição relativa dos estômatos na epiderme foliar.

Espécie	Voucher	Epiderme Adaxial		Epiderme abaxial	
		Microsuperfície	Estômatos	Microsuperfície	Estômatos
<i>R. angustifolia</i>	Bringel 295	Placas	Nivelados	Lisa	Evidentes
<i>R. angustifolia</i>	Bringel 714	Placas	Nivelados	Lisa	Nivelados
<i>R. latifolia</i>	Eiten 10537	-	Ausentes	Bulada	Nivelados
<i>R. latifolia</i>	Irwin 21385	Placas	Nivelados	Lisa	Nivelados
<i>R. latifolia</i>	Irwin 21425	Cristada	Nivelados	Lisa	Nivelados
<i>R. latifolia</i>	Mendonça 7354	Placas	Nivelados	Lisa	Nivelados
<i>R. longifolia</i>	Bringel 770	Alveolada	Nivelados	Lisa	Encobertos
<i>R. oblongifolia</i>	Amorim 526	Alveolada	Nivelados	Lisa	Nivelados
<i>R. oblongifolia</i>	Bringel 718	Alveolada	Em depressões	Lisa	Nivelados
<i>R. oblongifolia</i>	Pereira-Silva 12296	Alveolada	Nivelados	Lisa	Nivelados
<i>R. oblongifolia</i>	Pereira 37	Placas	Nivelados	Lisa	Nivelados
<i>R. pedunculosa</i> (mp)	Rosário2299	Reticulado-cristada	Nivelados	Bulada	Nivelados
<i>R. pedunculosa</i> (mp)	Pires 52241	Cristada	Nivelados	Bulada	Nivelados
<i>R. pedunculosa</i> (mp)	Pereira-Silva 9784	Cristada	Nivelados	Bulada	Nivelados
<i>R. pedunculosa</i> (mp)	Plowman 8718	Cristada	Nivelados	Bulada	Nivelados
<i>R. pedunculosa</i> (m.1)	Eiten 3730	Cristada	Nivelados	Bulada	Nivelados
<i>R. pedunculosa</i> (m.1)	Pereira-Silva 9434	Cristado	Nivelados	Bulada	Nivelados
<i>R. pedunculosa</i> (m.1)	Faria 2306	Reticulado-cristada	Nivelados	Bulada	Nivelados
<i>R. pedunculosa</i> (m.2)	da Silva 1821	Alveolada	Nivelados	Bulada	Nivelados
<i>R. pedunculosa</i> (m.2)	Silva 3544	Reticulado-cristada	Nivelados	Bulada	Nivelados
<i>R. pedunculosa</i> (m.2)	Cavalcante 2617	Reticulado-cristada	Nivelados	Bulada	Nivelados
<i>R. tenuifolia</i>	Bringel 737	Reticulado-cristada	Em depressões	Lisa	Nivelados
<i>R. tenuifolia</i>	Cavalcanti 3630	Reticulado-cristado	Em depressões	Lisa	Nivelados/encobertos
<i>R. tenuifolia</i>	Walter 4906	Lisa	Em depressões	Lisa	Nivelados

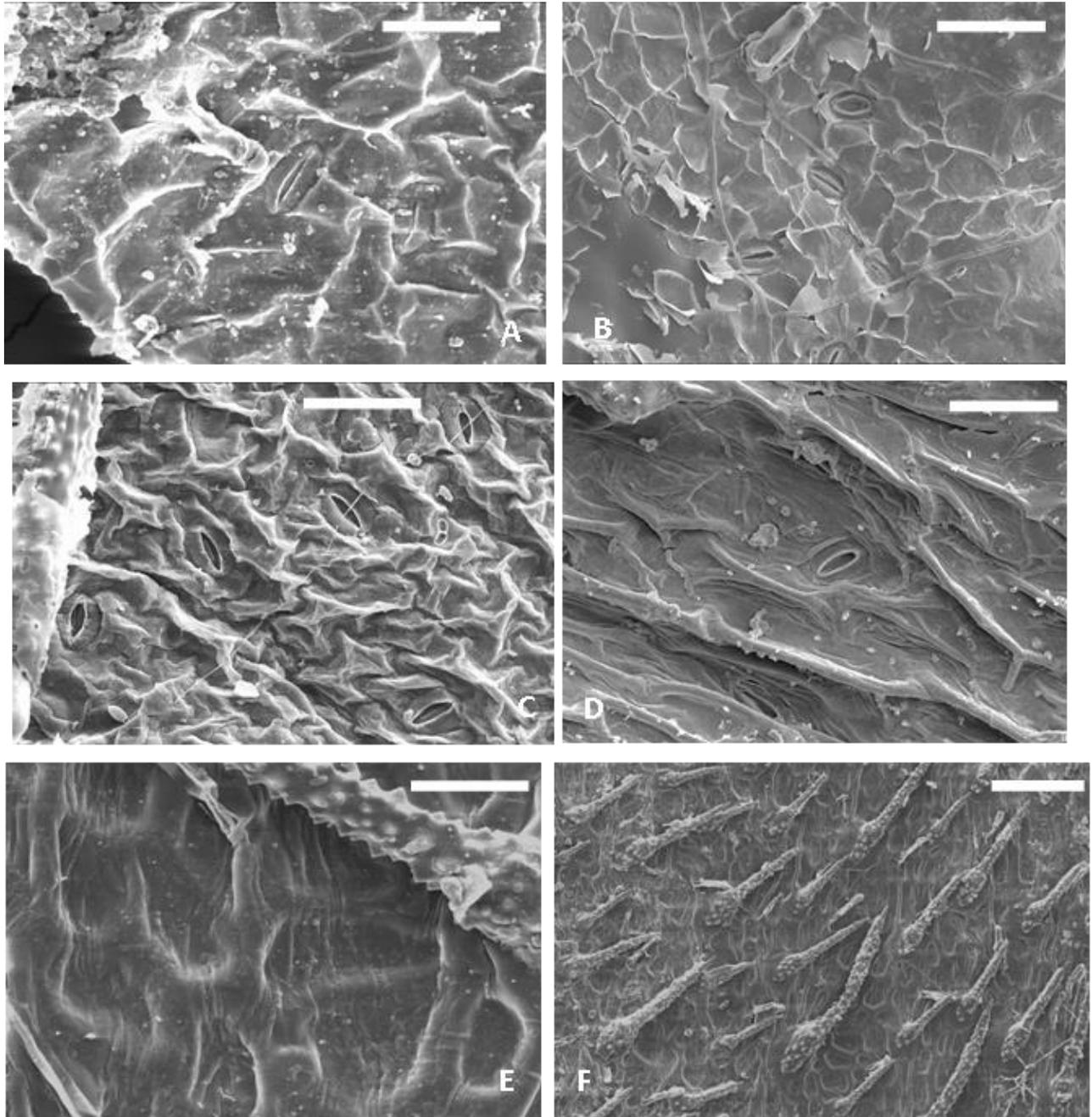


FIG. 16: Microsuperfície na face adaxial foliar em *Riencourtia*. **A-B.** *R. latifolia*. **A.** microsuperfície reticulado-cristada (Irwin 21485) **B.** microsuperfície fissurada em placas (Mendonça 3754), placas. **C-D.** *R. pedunculosa*. **C.** morfotipo 1: microsuperfície reticulado-cristada (Eiten 3730); **D.** morfotipo 2: microsuperfície reticulado-cristada (Silva 3544); **E-F.** *R. longifolia* microsuperfície alveolada (Bringel 770). [A-E. barra=50 μ ; F, barra=200 μ]

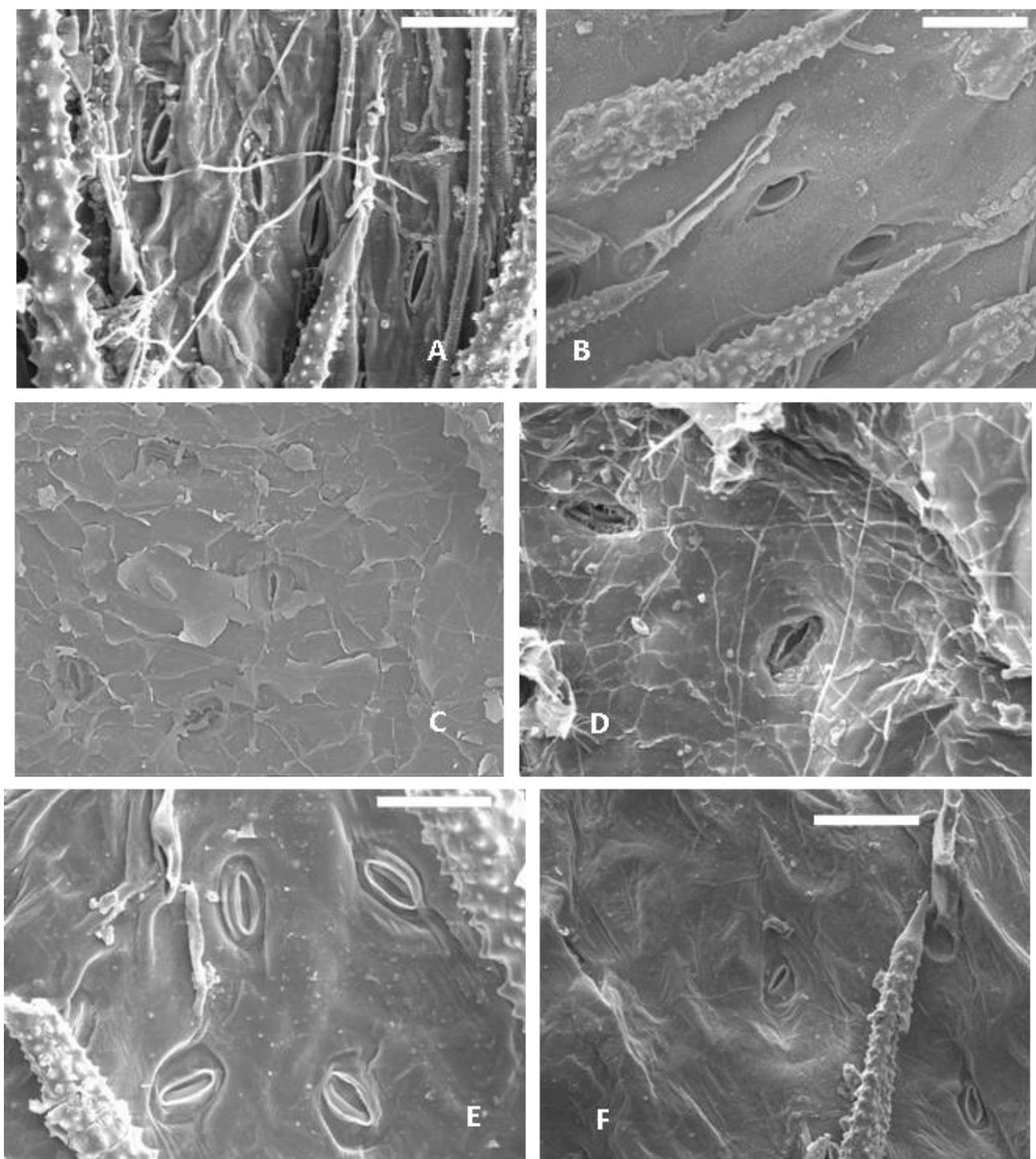


FIG. 17: Superfície adaxial foliar. **A-B.** *R. tenuifolia*. **A.** microsuperfície reticulado-cristada (Bringel 737); **B.** microsuperfície lisa (Walter 4906). **C-E.** *R. oblongifolia*. **C.** microsuperfície fissurada em placas (Pereira 37); **D.** Estômatos em depressões (Bringel 718). **E.** Estômatos nivelados (Amorim 518). **F.** *R. pedunculosa* (m2) estômatos nivelados (da Silva 1821). [Todas as barras = 50µ]

Epiderme na face abaxial foliar—Dois padrões foram identificados na epiderme na face abaxial foliar, que foram denominados microsuperfície lisa (FIGS. 18A, 18E) ou bulada (FIGS. 18C-D). Foi verificado que o padrão chamado bulado ocorre em todos os exemplares analisados de *R. pedunculosa*, raramente ocorrendo em *R. latifolia* (TABELA 1).

É provável que, a microsuperfície do padrão bulado tenha este aspecto por apresentar uma cutícula mais fina, revelando assim a superfície das células epidérmicas que estão desidratadas (material de herbário). Esta hipótese é corroborada pelo fato de que *R. pedunculosa*, geralmente ocorre em áreas mais úmidas. Mesmo assim, é necessária uma investigação mais aprofundada, com a realização de cortes transversais, para se confirmar este fato.

Muitos caracteres micromorfológicos na epiderme abaxial foliar não puderam ser utilizados para distinguir as espécies de *Riencourtia*. Um deles foi o formato das células subsidiárias ou das células comuns da epiderme, que raramente puderam ser observados (FIG. 18B). Além disto, todos os estômatos observados na face abaxial foliar eram nivelados (FIG. 18A-E). Algumas ornamentações ocorrem aleatoriamente na nervura principal, sem obedecer a um padrão morfológico claro, não podendo ser utilizadas na distinção das espécies de *Riencourtia*.

Tricomas—Foram encontrados nas análises tricomas glandulares e tectores. Os tricomas tectores são pluricelulares, de superfície externa verrucosa, que caracteriza o tipo bosselado (Payne 1978). A última célula deste tricoma apresenta parede lisa e é mais curta e pontiaguda (FIGS. 19A, 19E-H). Os tricomas glandulares são capitados, com uma haste, que pode ser formada por diversas células (FIG. 19B, C). A cabeça desses tricomas é formada por apenas uma célula, levemente alargada de forma elipsoide,

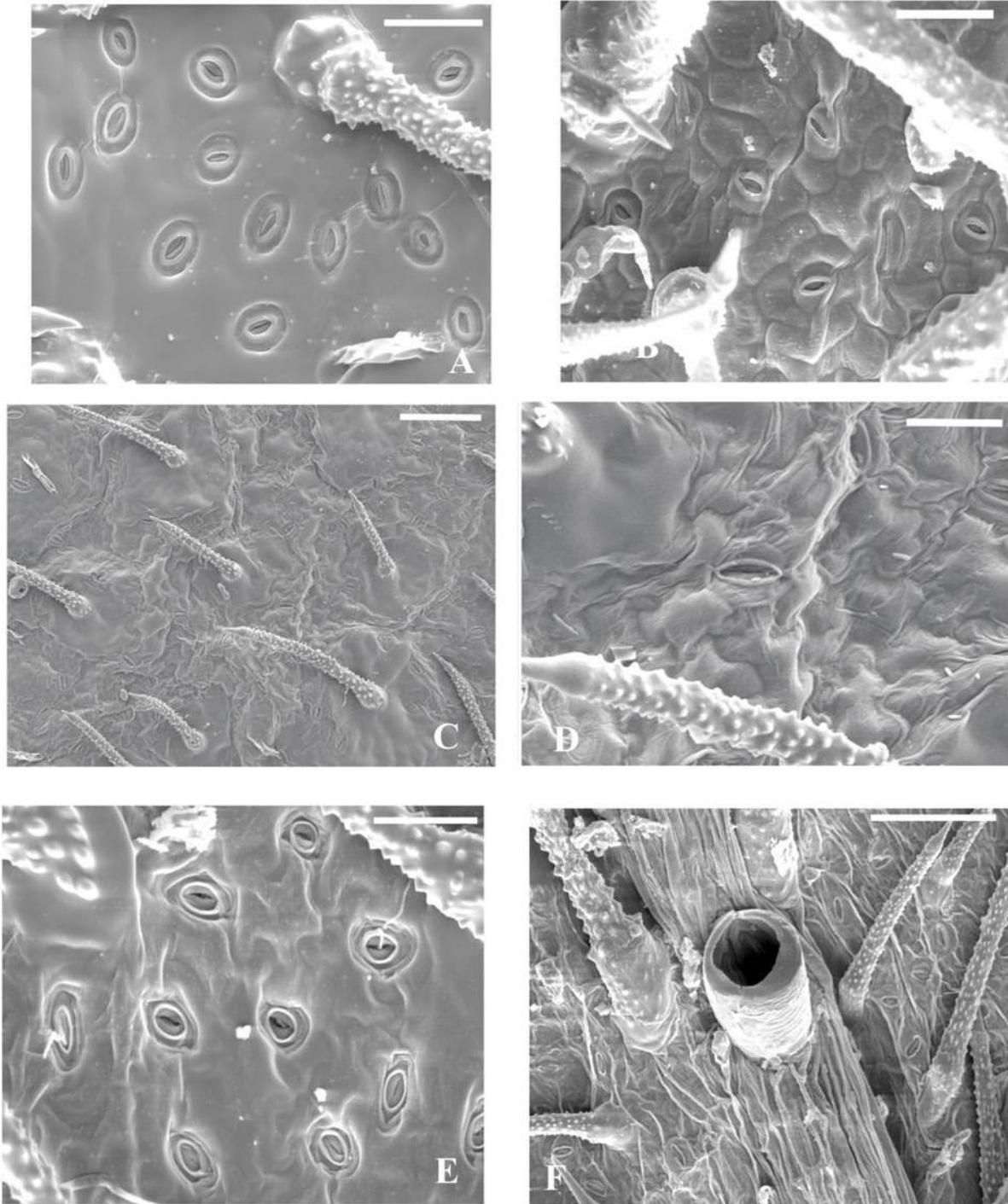


FIG. 18: Superfície abaxial foliar em *Riencourtia*. **A.** Microsuperfície lisa, *R. angustifolia* (Bringel 295). **B.** Estômatos com células evidentes, *R. oblongifolia* (Pereira-Silva 12296). **C.** microsuperfície bulada, *R. pedunculosa* (mp) (Rosário 2299). **D.** Estômato nivelado em microsuperfície bulada, *R. pedunculosa* (mp) (Rosário 2299). **E.** Estômatos nivelados em microsuperfície lisa, *R. longifolia* (Bringel 770). **F.** Ornamentação em nervura central, *R. pedunculosa* (m1) (Eiten 3730) [A,B,E: barra=50; C,F: barra=100 μ m; D: barra=30 μ m]

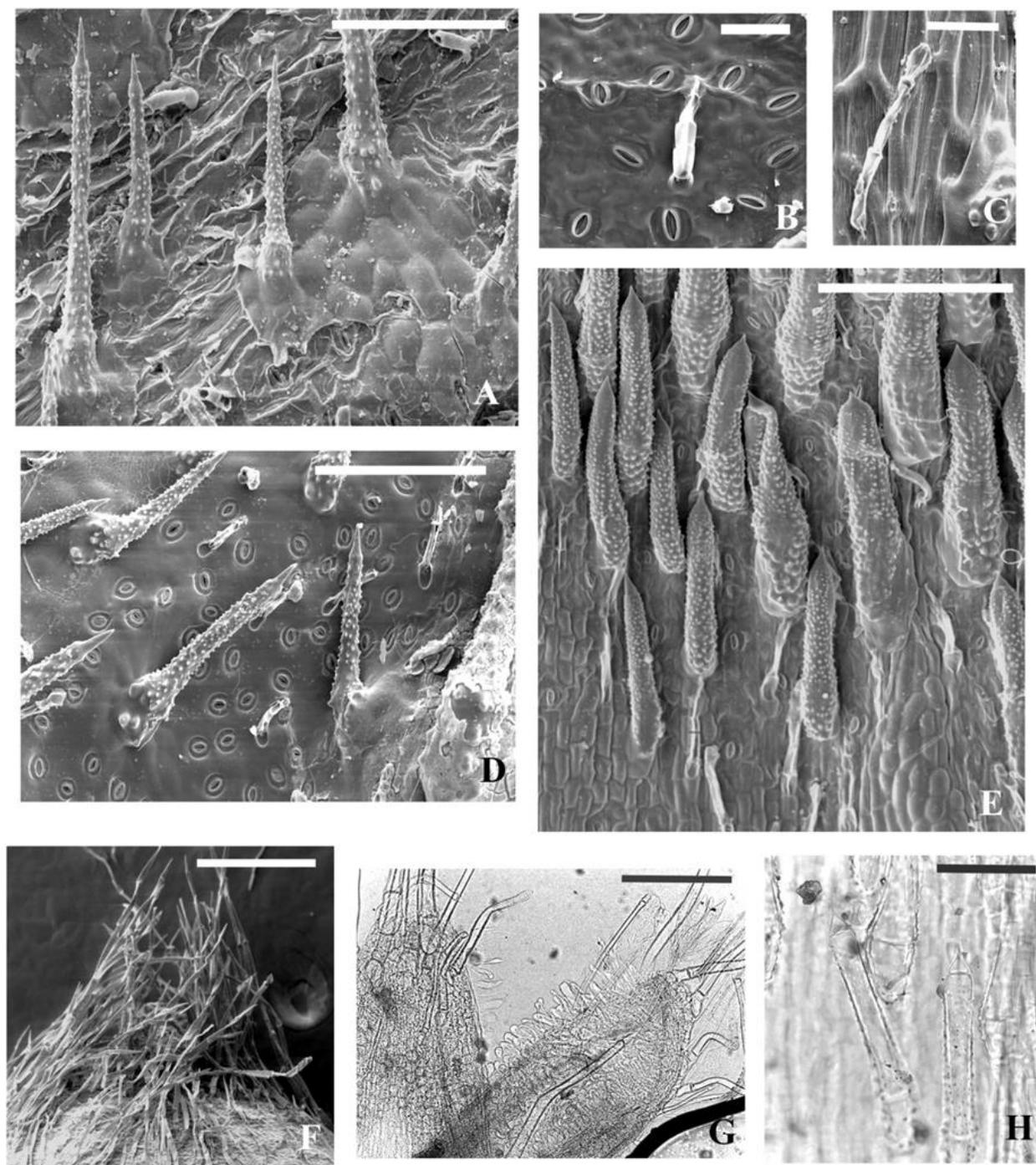


FIG. 19: Tipos de tricomas em *Riencourtia*. **A.** Tricomas tectores em folha, *R. pedunculosa* (mp) (Pires 52241). **B-C** Tricoma glandular em folha. **B.** *R. latifolia* (Irwin 21425). **C.** *R. oblongifolia* (Amorim 526) (100 μ). **D.** Face abaxial com tricomas tectores e glandulares, *R. angustifolia* (Bringel 270). **E.** Tricomas em bráctea involucrel, *R. angustifolia* (Bringel 270). **F.** Tricomas tectores em fruto, *R. latifolia* (Eiten 10537). **G.** Tricomas tectores em flor estaminada, *R. oblongifolia* (Irwin 34262). **H.** Tricoma em bráctea involucrel imagem de microscópio óptico, *R. oblongifolia* (Pereira-Silva 12292). [A, D, E, G barra=200 μ m; B: barra=50 μ m; C: barra=100 μ m; F: barra=500 μ m; H: barra=40 μ m]

formando uma estrutura claviforme (FIG. 19B). Esses tipos de tricomas glandulares geralmente são associados à secreção de monoterpenos (Robinson 2009).

Tanto os tricomas tectores quanto os glandulares são encontrados em uma mesma folha (FIG. 19D), brácteas involucrais, cipselas e ovários das flores estaminadas. Nas brácteas involucrais, os tricomas tectores se encontram adensados na porção apical e são mais espessos (FIG. 19E), enquanto os glandulares geralmente se encontram dispersos de forma esparsa na base, margem ou ápice. As flores apresentam apenas tricomas tectores, que se encontram adensados na face externa dos lobos. Nas cipselas os tricomas tectores são bem mais frequentes, enquanto os glandulares nem sempre são visíveis. Os tricomas tectores das cipselas ocasionalmente podem apresentar parede lisa, (não bosselada).

Brácteas involucrais—Em geral, foi observado que, as brácteas involucrais em *Riencourtia* apresentam grande diversidade de tipos celulares, mas sem correlação de padrões em associação aos táxons.

Todas as espécies de *Riencourtia* apresentam brácteas com o ápice mucronado (FIG. 20D-F). Frequentemente o mucro apresenta estômatos e é o ponto de convergência de todos os feixes vasculares. Apenas no morfotipo 2 de *R. pedunculosa*, foram observadas brácteas com mucro desprovido de estômatos (FIG. 20F). Este caráter é de difícil visualização em lâminas montadas em Hoyer e foram examinadas poucas amostras em MEV, o que impede a utilização deste caráter como diagnóstico. Deve-se investigar futuramente se o mucro das brácteas apresenta função secretora. Em alguns tipos de nectários é comum a ocorrência de estômatos ou estômatos modificados (Fahn 2000).

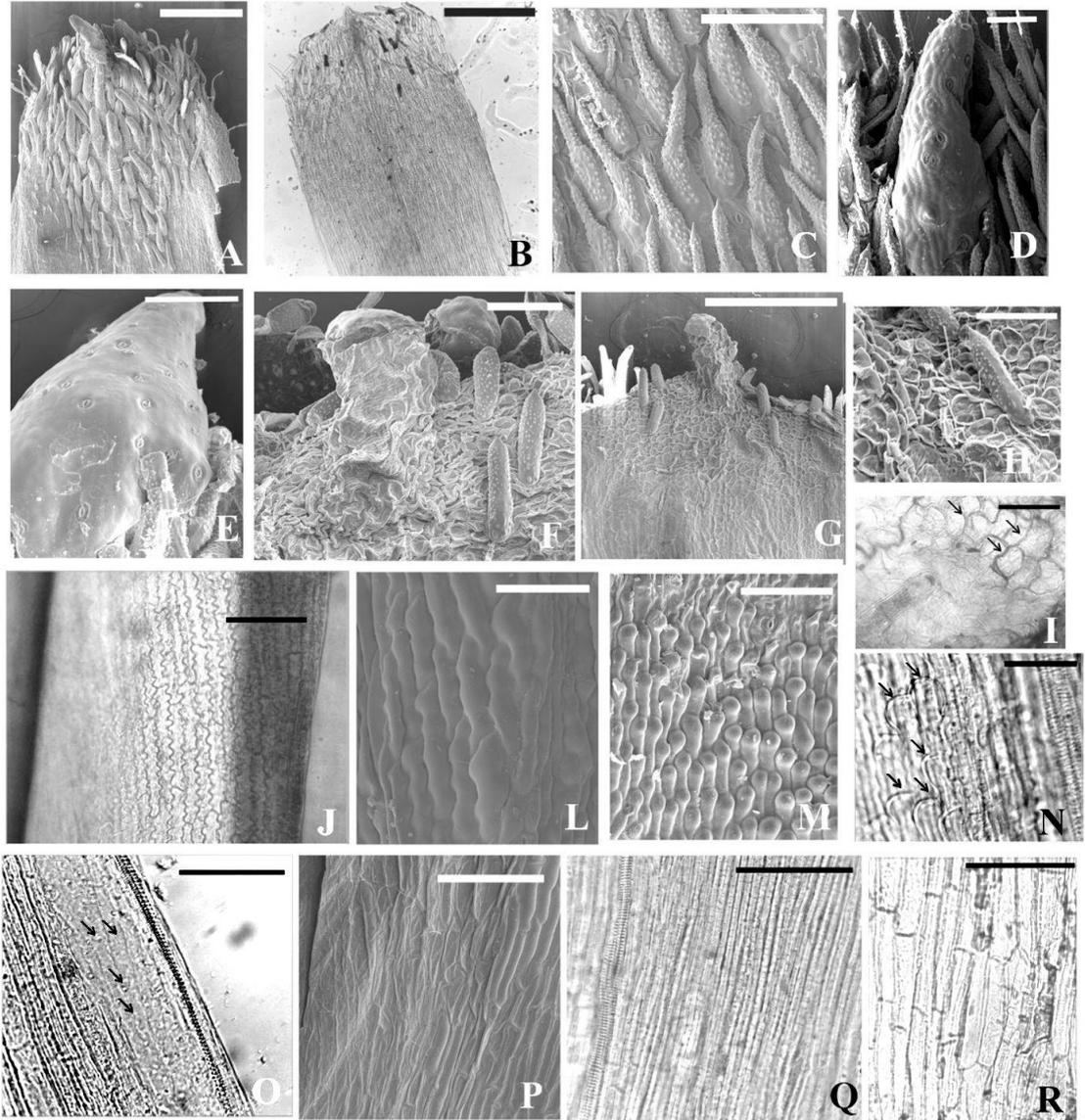


FIG. 20: Brácteas involucrais em *Riencourtia*. **A.** Porção apical de bráctea involucral (MEV), *R. angustifolia* (Bringel 270). **B.** Bráctea involucral montada em lâmina com Hoyer, *R. tenuifolia* (Walter 4906). **C.** Estômatos entre tricomas, *R. tenuifolia* (Walter 4906). **D-E.** Mucro com estômatos. **D.** *R. tenuifolia* (Walter 4906). **E.** *R. oblongifolia* (Amorim 526). **F.** Mucro desprovido de estômato, *R. pedunculosa* (m2) (da Silva 1821). **G.** Porção apical desprovida de estômato, *R. pedunculosa* (m2) (da Silva 1821). **H-I.** Células arredondadas na porção apical da bráctea. **H.** MEV, *R. pedunculosa* (m2), (da Silva 1821). **I.** Lâmina montada em Hoyer, *R. pedunculosa* (m2) (Rosa 4735). **J-L.** Margem com células de paredes onduladas. **J.** Lâmina em Hoyer, *R. tenuifolia* (Paula-Souza 4729). **L.** MEV, *R. tenuifolia* (Walter 4906). **M-N.** Porção mediana da bráctea, células com aspecto papiloso. **M.** MEV, *R. pedunculosa* (m1) (Pereira-Silva 9434). **N.** Lâmina em Hoyer, *R. pedunculosa* (m1) (Eiten 3730). **O.** Margem com células pouco distintas e feixe vascular. **P.** Margem com células retangulares, *R. pedunculosa* (m2) (da Silva 1821). **Q.** Porção mediana da bráctea com feixe vascular e células pouco distintas, *R. oblongifolia* (Pereira-Silva 12296). **R.** Porção basal da bráctea com células tabulares, *R. oblongifolia* (Pereira-Silva 12296). [A,G: barra=500µm; B: barra=400 µm; C,E=barra=200 µm; D, F, H, M: barra=100µm; I, J, O, Q, R: barra=40µm; L, N, P: barra=50µm]

De forma geral, as brácteas apresentam na sua porção apical células não esclerificadas, as mais apicais isodiamétricas, de contorno levemente sinuoso (FIG. 20H, 20I), seguidas abaixo por células mais ou menos quadrangulares onde geralmente se encontram estômatos e tricomas tectores (FIGS. 19E, 20C). Nos espécimes de *R. pedunculosa* (considerando todos os morfotipos) que foram analisados, é nítida a presença de um menor número de estômatos e tricomas em relação às outras espécies. Em alguns casos, nenhum estômato foi observado (FIG. 21G) nas brácteas involucrais desta espécie.

Na região mediana das brácteas, as células se tornam mais alongadas e esclerificadas. A identificação dos tipos celulares, assim como o reconhecimento de qualquer tipo de padrão, foi extremamente difícil nas lâminas montadas em solução de Hoyer (FIG. 20Q). No entanto, uma característica observada apenas em *R. pedunculosa* é a presença de células de parede periclinal externa arredondada, conferindo aspecto papiloso (FIG. 20M-N).

A região basal das brácteas involucrais se mostrou uniforme nos espécimes de *Riencourtia* analisados. Esta região apresentava células tabulares esclerificadas (FIG. 20R). Drusas e idioblastos puderam ser observados de forma aleatória. Tricomas glandulares frequentemente podem ser observados principalmente na região basal, mas também na região mediana e margem.

Em relação à margem das brácteas, foi encontrado um padrão bem característico em *R. tenuifolia*, presente em todas as amostras analisadas. Este padrão consiste em uma ampla faixa de células de paredes anticlinais onduladas que se estendem até a região mediana da bráctea (FIG. 20J, L). Este mesmo padrão raramente foi visualizado em amostras de outras espécies de *Riencourtia*. Em outras amostras de espécies de *R.*

latifolia, *R. oblongifolia* e *R. pedunculosa*, a margem apresenta células isodiamétricas; no ápice, essas células vão se tornando retangulares (FIG. 20P), e mais estreitas em direção à região mediana, às vezes tornando-se pouco distintas (FIG. 20O). Em alguns casos, pode haver células de paredes onduladas na região apical da margem, no entanto, estes tipos celulares não se estendem até a região mediana, não ultrapassando 1/3 do comprimento.

No sentido longitudinal, é fácil se observar os feixes vasculares com células do xilema com espessamento espiralado ou anelado (FIG. 20O, Q). O número de feixes pode variar entre três, em *R. pedunculosa* (m2) e nove, em *R. latifolia*. Apesar desta grande variação, o número de feixes vasculares nas brácteas não pode ser utilizado para distinguir as espécies de *Riencourtia*, pois há sobreposição das deste número, em cada espécie.

Corola das flores estaminadas—Os caracteres micromorfológicos nas corolas das flores estaminadas (FIG. 21A) são muito uniformes. Não foi observado qualquer caráter micromorfológico que auxilie na distinção das espécies do gênero. Os lobos da corola apresentam células longo-papilosas na face interna e tricomas tectores penicelados na face externa (FIG. 21B). Células de parede onduladas se estendem desde a base dos lobos até a base da fauce. A partir desta região, ocorre uma faixa transversal de células papilosas (FIG. 21C) e mais abaixo o tubo da corola apresenta células retangulares. Não foram encontradas células esclerificadas nos lobos das flores estaminadas e *Riencourtia*. Esta característica pode ser encontrada em outros gêneros de Ecliptinae como *Wedelia*, *Jefea*, *Callyptocarpus* e *Lasianthaea* (Karis 1993). Segundo os dados de filogenia baseados em DNA de cloroplasto (Moraes 2004, Moraes *et al.* 2007, Panero 2008) esses gêneros se posicionam em clados diferentes indicando assim que esse caracter micromorfológico é homoplásico dentro da subtribo.

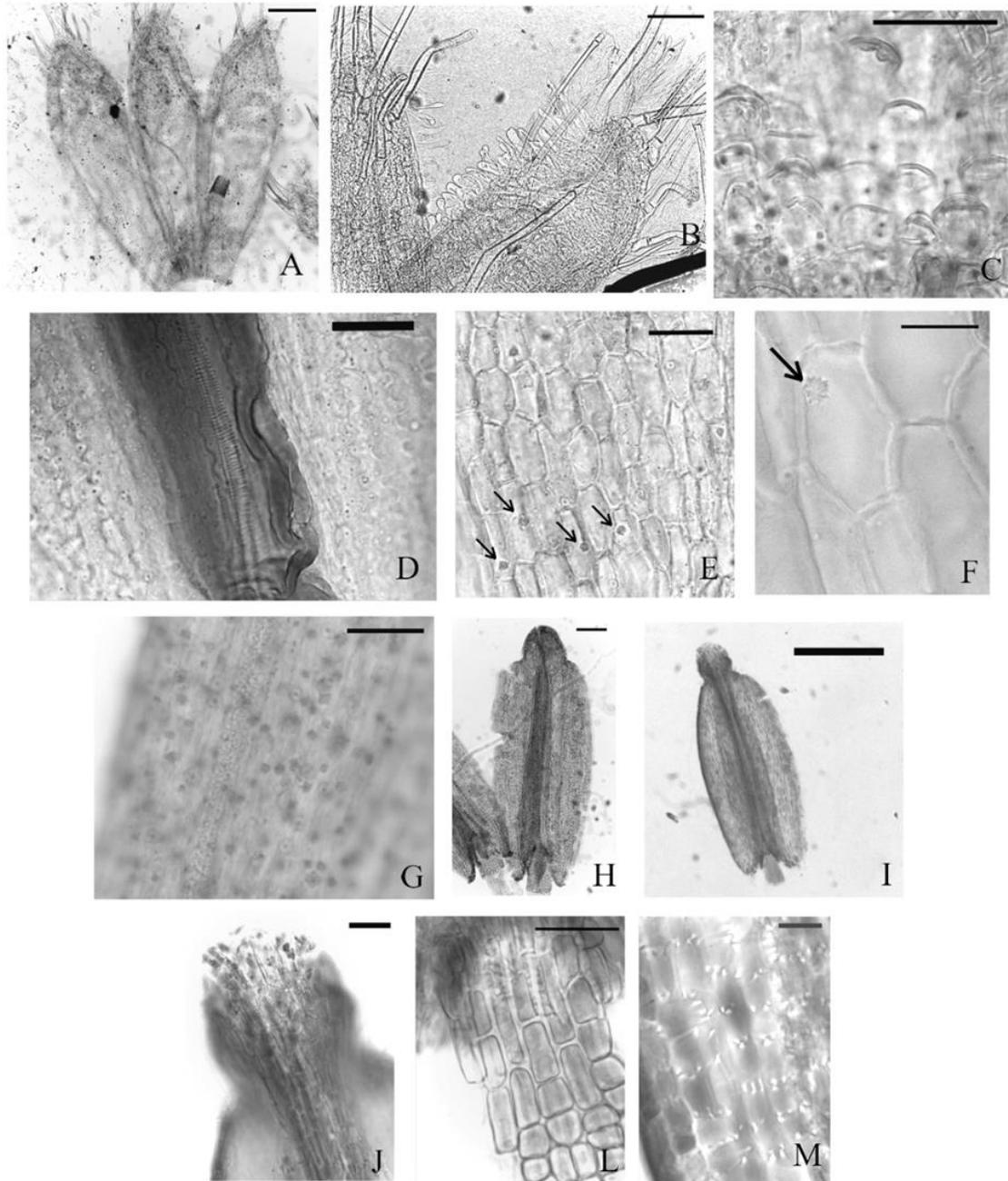


FIG. 21: Flores estaminadas em *Riencourtia*. **A-E.** Corola. **A.** Parte da corola em lâmina com solução de Hoyer, *R. latifolia* (Pereira-Silva 9301). **B.** Lobos com tricomas tectores na face externa e papilas na face interna, *R. oblongifolia* (Irwin 34262). **C.** Células papilosas na base da fauce em *R. oblongifolia* (Irwin 34262). **D.** Feixe vascular com ducto resinífero avermelhado, *R. oblongifolia* (Irwin 34262). **E-F.** Células com drusas, *R. oblongifolia* (Irwin 34262). **G.** Ovário com drusas e feixe vascular, *R. oblongifolia* (Ratter 846). **H-I.** Estames em lâmina com Hoyer. **H.** *R. latifolia* (Irwin 15298). **I.** *R. oblongifolia* (Pereira-Silva 12292). **J.** Apêndice da antera, *R. oblongifolia* (Pereira-Silva 12292). **L.** Células do colar, *R. oblongifolia* (Pereira-Silva 12292). **M.** Células do endotécio *R. oblongifolia* (Pereira-Silva 12292). [A, I: barra=200µm; B, H: barra=100µm; C: barra=40µm; D, E, G, J: barra=20µm; F, L, M: barra=10µm]

O tipo de feixe vascular permeados por fibras foi uma característica muito utilizada por Robinson (1981), para separar grupos dentro de Heliantheae. Em *Riencourtia*, não foi observada nenhuma espécie apresentando esta característica. Foi observada, em todas as espécies do gênero, fauce com ducto resinífero avermelhado (FIG. 21D), característica que, em Ecliptinae, é exclusiva de *Riencourtia*, *Clibadium* e *Lantanopsis* (Robinson 1981), que são gêneros filogeneticamente próximos (CAPÍTULOS 3 e 4).

Drusas foram observadas nas células do tubo da corola (FIGS. 21E-F). Este caráter micromorfológico não foi abordado nas últimas revisões de Heliantheae (Karis 1993, Panero 2007, Robinson 1981). Poucos trabalhos reportam a ocorrência de cristais de oxalato de cálcio em corola de Asteraceae (Meric & Dane 2004, Meric 2008, 2009a). Em duas espécies de *Helianthus* L. foram encontrados cristais de oxalato de cálcio, no entanto, eles eram do tipo ráfides e estiloides (Meric & Dane 2004). Drusas foram reportadas apenas em espécies da tribo Astereae (Meric 2008, 2009a). Embora Meric (2009b) tenha observado cristais de oxalato de cálcio em diversas estruturas de algumas espécies da tribo Inuleae, nenhuma delas apresentou cristais na corola. A presença desta característica deve ser investigada em outros gêneros próximos de *Riencourtia*, buscando a confirmação de que seja uma característica sinapomórfica.

Ovário das flores estaminadas—Os ovários desenvolvidos das flores estaminadas apresentam dois feixes vasculares e as células das paredes contêm drusas (FIG. 21G). Em Heliantheae *sensu lato* cristais de oxalato de cálcio do tipo ráfide são encontrados nos gêneros que não apresentam fitomelano nas cípselas (Robinson 1981). Células do ovário com drusas é um aspecto que também não havia sido registrado em Heliantheae. O indumento nos ovários das flores estaminadas pode ser utilizado para diferenciar espécies (CAPÍTULO 1) e é composto tanto por tricomas tectores quanto glandulares. Da

mesma forma que a presença de drusas na corola, a presença de drusas no ovário das flores estaminadas deve ser investigada em outros gêneros de Ecliptinae, pois é possível que seja uma sinapomorfia micromorfológica.

Estames—É chamada de colar a extensão proximal ao conectivo da antera, que em Compositae se desenvolve na parte distal dos filetes (Roque *et al.* 2009). Esta estrutura se mostrou muito homogênea nas amostras analisadas. Todas elas apresentaram o padrão de células esclerenquimáticas, com espessamento igual nas paredes celulares (FIG. 21L). Este mesmo padrão foi encontrado em espécie de Ecliptinae da África Ocidental (Isawumi 1997). Em algumas amostras, foram observadas pontuações nas paredes celulares. Em *Riencourtia pedunculosa* todas as amostras apresentaram essa característica.

As células do endotécio são importantes para a distinção de alguns gêneros nas tribos Liabeae (Robinson 1983) e Senecioneae (Wetter 1983), mas, em Heliantheae *sensu lato* são poucos gêneros que não apresentam células do endotécio com espessamento polarizado (Robinson 1981). Todas as amostras de espécies de *Riencourtia* analisadas apresentaram esse mesmo padrão (FIG. 21M).

Os apêndices das anteras em Heliantheae geralmente são ovais, constrictos na base e com um padrão radial de células (FIG. 21J) (Isawumi 1997, Robinson 1981). Nas amostras de *Riencourtia* analisadas foi encontrado o padrão radial, mas com células apicais mais alongadas e nem sempre os apêndices eram ovais e constrictos na base. Apêndice truncado foi encontrado em todas as três amostras analisadas de *R. pedunculosa* do morfotipo 2, já no morfotipo 1, os apêndices observados apresentavam formato oval. Outra observação importante é a presença de ductos resiníferos que se estendem desde o conectivo até os apêndices.

Cipselas—Nas amostras com epicarpo íntegro foi possível observar pequenas diferenças na superfície, que são úteis na distinção das espécies de *Riencourtia* (TABELA 2). Já nas amostras com epicarpo removido, observou-se pouca variação, que geralmente ocorria de forma aleatória.

TABELA 2. Padrões da microsuperfície das cipselas em espécies de *Riencourtia*. Obs.: Terminologia segundo (Barthlott 1981).

Espécie	Amostra	Formato celular	Parede periclinal	Parede anticlinal	Escultura secundária
<i>R. latifolia</i>	Eiten 10537	Poliédrico	Plana	Altura desigual, levemente proeminente	Lisa
<i>R. latifolia</i>	Irwin 21385	Poliédrico	Levemente côncava a plana	Altura desigual, levemente proeminente	Lisa
<i>R. latifolia</i>	Irwin 21425	Poliédrico	Levemente côncava	Altura desigual, levemente proeminente	Levemente verrucosa
<i>R. longifolia</i>	Bringel 760	Irregularmente quadrangular a retangular	Plana a levemente convexa	Impressa	Plana a levemente rugosa
<i>R. oblongifolia</i>	Amorim 526	Isodiamétrico	Côncava	Proeminente	Plana a levemente rugosa
<i>R. oblongifolia</i>	Pereira-Silva 12296	Isodiamétrico	Côncava	Proeminente	Plana a levemente rugosa
<i>R. pedunculosa</i> (mp)	Pereira-Silva 9784	Pouco distinto	Plana	Levemente proeminente apouco distintas	Rugosa
<i>R. pedunculosa</i> (mp)	Pires 52241	Pouco distinto	Pouco distintas	Pouco distintas	Rugosa
<i>R. tenuifolia</i>	Cavalcanti 3630	Irregularmente quadrangular a retangular	Plana a levemente convexa	Impressa	Plana a levemente rugosa

Na maioria das espécies, foi observado um epicarpo com escultura primária reticulada. Resultado semelhante também foi encontrado em outros gêneros de Ecliptinae como *Clibadium* (Stuessy & Liu 1983) e *Eclipta* (Garg & Sharma 2007). Esses dois gêneros apresentam uma estreita relação filogenética com *Riencourtia* (Moraes 2004, Moraes & Panero 2007, Panero 2008). No gênero de Ecliptinae, *Blainvillea*, também foi encontrada uma escultura primária aparentemente reticulada (Garg & Sharma 2007), no entanto, os padrões celulares eram bem distintos em relação aos que ocorrem em *Clibadium*, *Eclipta* e todas as espécies de *Riencourtia* que foram analisadas neste trabalho. Apesar de inserida em Ecliptinae, *Blainvillea* se posiciona filogeneticamente em outro clado mais distante e basal, junto com vários outros gêneros com espécies ruderais (Moraes 2004, Moraes *et al.* 2007).

Entre as espécies de *Riencourtia* a que apresentou um padrão mais semelhante à *Eclipta* foi *R. oblongifolia* (FIGS. 22A-E). Esta espécie apresentava células isodiamétricas, com paredes anticlinais proeminentes e parede periclinal externa fortemente côncava e escultura secundária lisa (FIG. 22E). Foi verificado também que este padrão é bastante distinto do encontrado nas outras espécies do gênero. Esta espécie é diferenciada morfológicamente de *R. tenuifolia*, principalmente por meio de caracteres foliares que em alguns aspectos podem sofrer sobreposição e, ocasionalmente, apresentar difícil diferenciação (CAPÍTULO 1). Com base na microsuperfície das cipselas nas amostras analisadas, *R. oblongifolia* é facilmente distinta de *R. tenuifolia* (FIG. 22I-J). Esta última espécie se diferencia por apresentar células quadrangulares (sendo mais retangular na base e nas laterais), de paredes anticlinais impressas, retas a irregularmente sinuosas e parede periclinal externa plana a levemente convexa, com escultura secundária levemente bulada (FIG. 22I). A amostra do espécime identificado

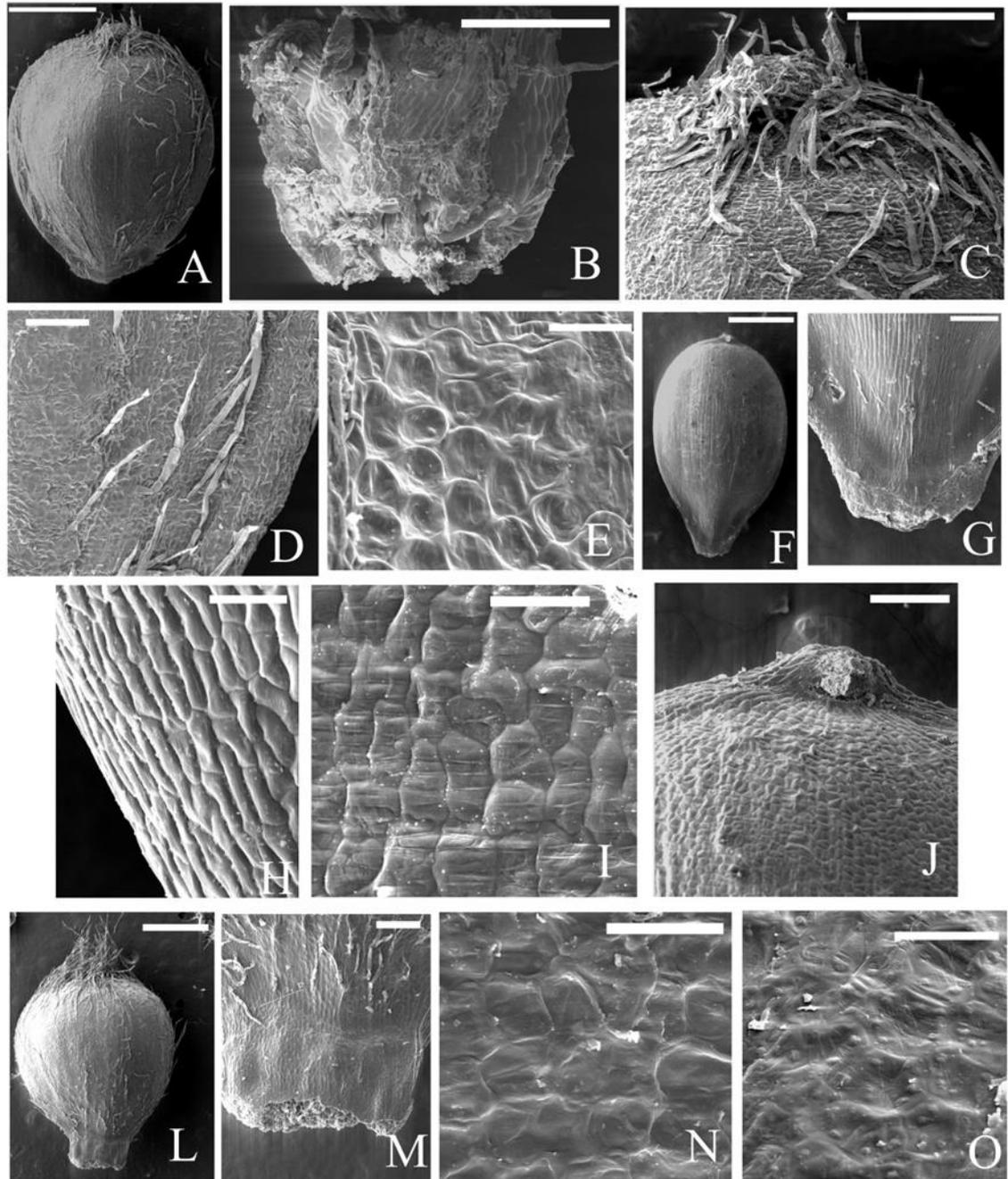


FIG. 22: Epicarpo das cipselas em *Riencourtia*. **A-E.** *R. oblongifolia*. **A.** Face adaxial (Pereira-Silva 12296). **B.** Carpopódio (Amorim 526). **C.** Ápice (Pereira-Silva 12296). **D.** Tricomas na região marginal (Pereira-Silva 12296). **E.** Microsuperfície na região mediana (Pereira-Silva 12296). **F-H.** *R. longifolia*. **F.** Face adaxial (Bringel 760). **G.** Base (Bringel 760). **H.** Margem (Bringel 760). **I-J.** *R. tenuifolia*. **I.** (Cavalcanti 3630). **J.** Ápice. **L-O.** *R. latifolia*. **L.** Face abaxial (Eiten 10537). **M.** Base (Eiten 10537). **N.** Microsuperfície na região mediana (Eiten 10537). **O.** Microsuperfície na região mediana (Irwin 21425). [A, F, L: barra=1mm; B,C: barra=500µm; D, M: barra=200µm; E, H, I, N, O: barra=50µm; G, J: barra=100µm]

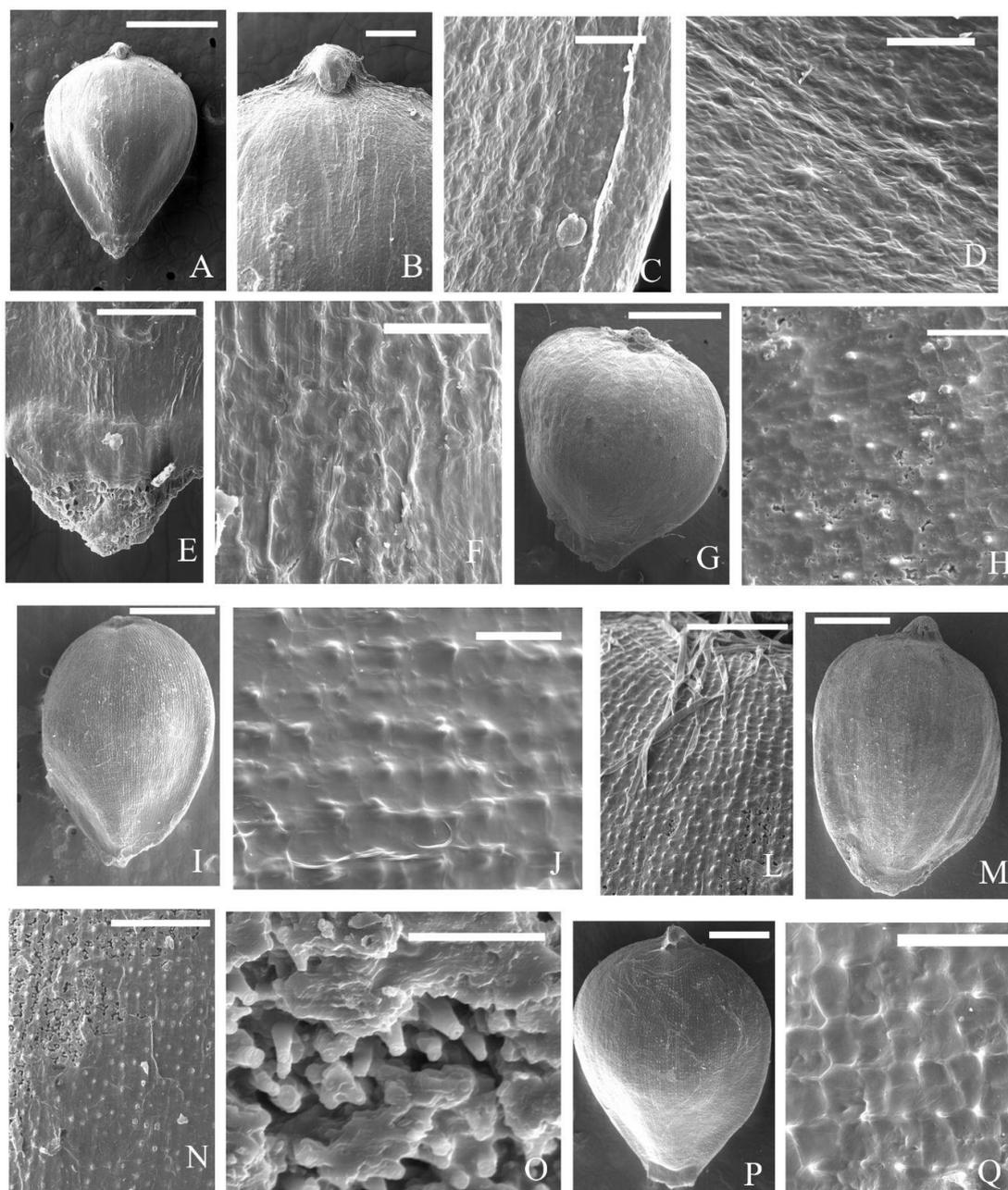


FIG. 23: Epicarpo das cipselas em *Riencourtia* e camada de deposição de fitomelano. **A-F.** Epicarpo, *R. pedunculosa* (mp). **A.** Face adaxial, (Pires 52241). **B.** Ápice, (Pires 52241). **C.** Margem (Pires 52241). **D.** Escultura primária verrucosa (Pires 52241). **E.** Base e carpópodio (Pires 52241). **F.** Escultura primária rugosa (Pereira-Silva 9784). **G-Q.** Camada de fitomelano. **G.** Face abaxial, *R. latifolia* (Eiten 10537). **H.** Microsuperfície na região mediana, *R. latifolia* (Eiten 10537). **I.** Face abaxial, *R. longifolia* (Bringel 760). **J.** Microsuperfície na região mediana, *R. longifolia* (Bringel 760). **L.** Escultura primária, *R. tenuifolia* (Bringel 737). **M.** Face abaxial, *R. oblongifolia* (Amorim 526). **N.** Microsuperfície com falha na deposição de fitomelano, (Amorim 526). **O.** Projeções das celulas de fibras (Amorim 526). **P.** Face adaxial, *R. pedunculosa* (m1) (Eiten 3730). **Q.** Microsuperfície na região mediana (Eiten 3730). [A, P: barra=500µm; B: barra=100µm; C, D, F, H, J, Q: barra=50µm; E, L, N: barra=200µm; G, I, M: barra=1mm; O: barra=20µm]

como *R. longifolia* (FIG. 22F-H), apresentou esse mesmo padrão, o que corrobora a sinonimização deste binômio sob *R. tenuifolia*.

Todas as amostras de *R. latifolia* (FIG. 22L-O) se mostraram uniformes quanto à escultura primária. Esta estrutura apresentou células poliédricas, de paredes anticlinais mais ou menos retas, às vezes niveladas de forma desigual, (sendo levemente saliente em algumas partes) e a parede periclinal externa é plana. A estrutura secundária variou de lisa a levemente verrucosa (FIGS. 22N-O).

Em *R. pedunculosa* (Figs. 23A-F), a escultura primária se mostrou levemente verrucosa (FIGS. 23D). O formato das células e das paredes anticlinais não é nítido e a escultura secundária varia de lisa a verrucosa. Em uma das espécies, observou-se que a margem parece estar encoberta por cera (FIG. 23C).

Nas amostras que tiveram o epicarpo removido, foi observado foi uma estrutura não celular chamada de camada de fitomelano. O fitomelano é um pigmento escuro e insolúvel que confere resistência aos frutos de muitas espécies de Asteraceae e é acumulado em um espaço esquizógeno entre a camada mais interna de células da hipoderme e uma camada de fibras (De-Paula *et al.* 2013, Pandey *et al.* 1989, Stuessy & Liu 1983). A camada de fitomelano observada nas amostras que tiveram epicarpo removido apresentou superfície primária verrucosa (Figs. 23G-Q), às vezes formando um retículo ligando cada protuberância (FIG. 23Q). Esta estrutura se mostrou muito semelhante à encontrada em *Clibadium* por Stuessy & Liu (1983).

Foi demonstrado em *Ageratum conyzoides* (Eupatorieae) que as ornamentações na camada de fitomelano são formadas pelo preenchimento dessa substância nas

invaginações formadas entre as células mais internas da hipoderme (Pandey *et al.* 1989). Esta estrutura não apresentou variações significativas entre as espécies de *Riencourtia*. Em alguns casos, onde houve falha na deposição de fitomelano, podem ser observadas as terminações das células de fibras (FIG. 23O), que são as responsáveis pela síntese do fitomelano (De-Paula *et al.* 2013). Embora não tenham sido feitos cortes transversais, é provável que o pericarpo em *Riencourtia* apresente a mesma estrutura encontrada por Stuessy & Liu (1983) em *Clibadium*, *Ichthyothere* Mart. e *Desmanthodium* Benth., formada por epiderme, hipoderme, camada de fitomelano, camada de fibras e epiderme interna (parênquima interno).

CONCLUSÕES

Poucos caracteres micromorfológicos podem ser utilizados como diagnósticos. Alguns caracteres micromorfológicos podem ser utilizados para identificar espécies ou grupos de espécies, inclusive em alguns casos, em que os caracteres macromorfológicos são dúbios. Um exemplo disto é distinção de espécimes de folhas lineares que ocorrem tanto em *R. pedunculosa*, quanto em *R. tenuifolia*. Os espécimes de folhas lineares em *R. pedunculosa* (m2) apresentam estômatos nivelados na face adaxial, cutícula com microsuperfície bulada na face abaxial, além de brácteas involucrais desprovidas de estômatos (ou muito escassos), todas estas características ausentes em *R. tenuifolia* que apresenta folhas de formato semelhante.

Pequenas variações na superfície do epicarpo podem ser utilizadas para distinguir as espécies de *Riencourtia*. As amostras identificadas como *R. longifolia* e *R. tenuifolia* apresentaram o mesmo padrão de células do epicarpo o que corrobora a sinonímia das duas espécies. As espécies *R. oblongifolia* e *R. tenuifolia*, que apresentam

difícil distinção morfológica, podem ser diferenciadas pela microsuperfície do epicarpo. Um número maior de amostras pode ser analisado a fim de se verificar se este caráter pode realmente ser utilizado como diagnóstico. Entre as espécies amostradas, *R. oblongifolia* foi a que apresentou microsuperfície mais semelhante à encontrada em *Eclipta* e *Clibadium*, que são estreitamente relacionados filogeneticamente.

Cristais de oxalato de cálcio do tipo drusa foram observados pela primeira vez em corola na tribo Heliantheae. Este tipo de carácter micromorfológico apresenta potencial para ser utilizado na taxonomia, pois pode variar tanto quanto a presença e ausência, quanto ao tipo de cristal, auxiliando na delimitação e caracterização de gêneros ou de grupos maiores dentro de Ecliptinae. Todos os caracteres micromorfológicos atribuídos à *Riencourtia* na literatura (Panero 2007, Robinson 1981) foram confirmados nas amostras analisadas nesse trabalho. Os demais caracteres micromorfológicos florais encontrados não diferiram significativamente dos que são comumente encontrados em Ecliptinae.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baldwin, B. G. 2009. Heliantheae alliance. Pp. 689-711 in: *Systematics, Evolution and Biogeography of Compositae*, eds. V. A. Funk, A. Susanna, T. F. Stuessy, R. J. Bayer
Vienna: International Association for Plant Taxonomy.
- Barroso, G. M., A. L. Peixoto, C. L. F. Ichaso, C. G. Costa, E. F. Guimarães & H. C. Lima. 1991. *Sistemática de Angiospermas do Brasil*, vol. 3. Viçosa: Editora Universitária UFV.
- Barthlott, W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic Journal of Botany* 1: 345-355.

- Barthlott, W., C. Neinhuis, D. Cutler, F. Ditsch, I. Meusel, I. Theisen & H. Wilhelm. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical Journal of Linnean Society* 126: 237-260.
- Carlquist, S. 1976. Tribal and interrelationships and phylogeny of the Asteraceae. *Aliso* 8: 465-492.
- Carpenter, K. J. 1999. Comparative morphology of disk floret trichomes of *Encelia* (Asteraceae: Heliantheae). Masters Degree thesis, Pomona: Faculty of California State Polytechnic University.
- Cassini, H. 1821. Hélianthées. Pp. 354-385 in: *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, ed. F. Curvier Paris: Le Normant.
- De-Paula, O. C., J. Marzinek, D. M. T. Oliveira & S. R. Machado. 2013. The role of fibres and the hypodermis in Compositae melanin secretion. *Micron* 44: 312-316.
- Fahn, A. 2000. Structure and Function of Secretory Cells. *Advances in Botanical Research* 31: 1-35.
- Garg, S. K. & K. C. Sharma. 2007. Taxonomical significance of the morphological and scanning electron microscopic surface patterns of cypselas in some members of the tribe Heliantheae (Asteraceae). *Feddes Repertorium* 118: 165-191.
- Isawumi, M. A. 1997. A generic review of the subtribe Ecliptinae (Heliantheae: Compositae) in West Africa. *Feddes Repertorium* 108: 549-565.
- Jeffrey, C. 2007. Compositae. Introduction with key to tribes. Pp. 61-87. in: *Flowering plants, Eudicots, Asterales*, eds. J. W. Karedoit, C. Jeffrey Berlin: Springer Verlag.
- Karis, P. O. 1993. Heliantheae sensu lato (Asteraceae), clades and classification. *Plant Systematics and Evolution* 188: 139-195.

- Karis, P. O. & O. Ryding. 1994. Tribe Heliantheae. Pp. 559-625 in: *Asteraceae: cladistics and classification*, ed. K. Bremer Portland: Timber Press.
- King, R. M. & H. Robinson. 1970. The new synantherology. *Taxon* 19: 6-11.
- King, R. M. & H. Robinson 1987. The genera of Eupatorieae (Asteraceae). *Monograph in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 22. Missouri Botanical Garden: St. Louis.
- Meric, C. 2008. Calcium oxalate crystals in *Conyza canadensis* (L.) Cronq. and *Conyza bonariensis* (L.) Cronq. (Asteraceae: Astereae). *Acta Biologica Szegediensis* 52: 295-299.
- Meric, C. 2009a. Calcium oxalate crystals in *Aster squamatus* and *Bellis perennis* (Asteraceae: Astereae). *Phytologia Balcanica* 15: 255-259.
- Meric, C. 2009b. Calcium oxalate crystals in some species of the tribe Inuleae (Asteraceae). *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* 51: 105-110.
- Meric, C. & F. Dane. 2004. Calcium oxalate crystals in fl oral organs of *Helianthus annuus* L. and *H. tuberosus* L. (Asteraceae). *Acta Biologica Szegediensis* 48: 19-23.
- Moraes, M. D. 2004. Taxonomia e filogenia de *Dimerostemma*, e sua relação intergenérica na subtribo Ecliptinae (Asteraceae: Heliantheae). PhD thesis, Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Moraes, M. D., J. L. Panero & J. Semir. 2007. Relações filogenéticas na subtribo Ecliptinae (Asteraceae: Heliantheae). *Revista Brasileira de Biociências* 5: 705-707.
- Nakajima, J., B. Loeuille, G. Heiden, M. Dematteis, E. K. O. Hattori, M. Magenta, M. R. Ritter, C. A. Mondin, N. Roque, S. C. Ferreira, A. M. Teles, R. A. X. Borges, M. Monge, J. B. A. Bringel Jr., C. T. Oliveira, P. N. Soares, G. Almeida, A. Schneider, G.

- Sancho, M. M. Saavedra, R. M. Liro, F. O. Souza-Buturi, A. C. M. Pereira, M. D. Moraes & G. A. R. Silva 2014. Asteraceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro <http://reflora.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB55>. mai 2014.
- Pandey, A. K., L. W. Wilcox, F. D. Sack & T. F. Stuessy. 1989. Development of the phytomelanin layer in fruits of *Ageratum conyzoides* (Compositae). *American Journal of Botany* 76: 739-746.
- Panero, J. L. 2007. XXVI. Tribe Heliantheae Cass. Pp. 440–477 in: *Families and genera of vascular plants. Flowering plants, Eudicots, Asterales*, eds. J. W. Kadereit, C. Jeffrey Berlin: Springer-Verlag.
- Panero, J. L. 2008. Ecliptinae. In The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/> <http://tolweb.org/Ecliptinae/104446>. janeiro de 2013.
- Panero, J. L., R. K. Jansen & J. A. Clevinger. 1999. Phylogenetic relationships of subtribe Ecliptinae (Asteraceae: Heliantheae) based chloroplast DNA restriction. *American Journal of Botany* 86: 413-427.
- Payne, W. W. 1978. A glossary of plant hair terminology. *Brittonia* 30: 239-255.
- Pruski, J. F. & G. Sancho. 2004. Asteraceae. Pp. 33-39 in: *In Flowering plants of the Neotropics*, eds. N. Smith, S. A. Mori, A. Henderson, D. Stevenson, S. V. Heald New Jersey: Princeton University Press.
- Robinson, H. 1978. Studies in the Heliantheae (Asteraceae). XIII. A new genus, *Perymeniopsis*. *Phytologia* 40: 495-496
- Robinson, H. 1981. A revision of tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 51: 1-102.

- Robinson, H. 1983. A generic review of tribe Liabeae (Asteraceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 54: 1-69.
- Robinson, H. 1999a. Generic and subtribal classification of American Vernonieae (Asteraceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 89: 1-116.
- Robinson, H. 1999b. Revisions in paleotropical Vernonieae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 112: 220-247.
- Robinson, H. 2009. An introduction to micro-characters of Compositae. Pp. 89-100 in: *Systematics, Evolution and Biogeography of Compositae*, eds. V. A. Funk, A. Susanna, T. F. Stuessy, R. J. Bayer Vienna: IATP.
- Roque, N., D. J. Keil & A. Susanna. 2009. Appendix A. Illustrated glossary of Compositae. *Systematic, evolution and biogeography of Compositae*, eds. V. A. Funk, A. Susanna, T. F. Stuessy, R. J. Bayer Vienna: IAPT.
- Stuessy, T. F. & H. Liu. 1983. Anatomy of pericarp of *Clibadium*, *Desmanthodium* and *Ichthyothere* (Compositae, Heliantheae) and systematic implications. *Rhodora* 83: 213-227.
- Wetter, M. A. 1983. Micromorphological Characters and Generic Delimitation of Some New World Senecioneae (Asteraceae). *Brittonia* 35: 1-22.

Anexo 1—Material examinado:

Coletor	Espécimes	Herbário
Anderson, W.R.	6803 (1.-br.)	UB
Amorim, E.H.	526 (4.-fol., fr., fit.)	UB
Arbócz, G.	3576 (4.-br., fl.)	ESA
Black, G.A.	8737 (2.-br., fl.)	IAN
Bringel, J.B.A.Jr.	282 (4.-br., fl.), 295 (1.-fol.), 714 (1.-fol.), 718 (4.-fol., fit.), 737 (6.-fol., fit.), 760 (3.-br., fr., fit.), 770 (3.-fol.), 812 (6.-br., fl.)	CEN
Cavalcante, P.	2617 (5.2-fol.)	IAN
Cavalcanti, T.B.	3630 (6.-fol., br., fl., fr.)	CEN
Cordeiro, M.	2528 (2.-br., fl.)	IAN
da Silva, A.S.L	1821 (5.2-fol., br., fl.)	IAN
Eiten, G.	3730 (5.1-br., fl., fit.)10537(2.-fol., br., fl.)	UB
Faria, J.E.Q.	2306 (5.1-fol., br.)	CEN
Irwin, H.S.	13791 (6.-br., fl.), 21385 (2.-fol., fr., fit.), 21425 (2.-fol.), 34262 (4.-br.)	UB
Lobato, L.C.B.	3723 (2.-br., fl.)	IAN
Mendonça, R.C.	4589 (6.-br., fl.)	IBGE
Paula-Souza, J.	4729 (6.-br., fl.)	IAN
Pereira, J.B.	37 (4.-fol.)	CEN
Pereira-Silva, G.	9301 (2.-br., fl.), 9434 (5.1-fol., br., fl.), 9784 (5.t-br., fl., fr., fit.), 12296 (4.-fol., br., fl., fr., fit.)	CEN
Pinheiro, G.S.	666 (5.1-br., fl.)	IAN
Pires, J.M.	52241 (5.t-fol., fit.)	IAN
Plowman, T.	8718 (5.t-fol., br.)	IAN
Ratter, J.	846 (4.-br., fl.)	IAN
Ribeiro, B.	1350 (5.2-br., fl.)	IAN
Rocha, A.S.	1219 (2.-br., fl.)	IAN
Rosa, N.A.	4745 (5.2-br., fl.)	IAN
Rosário, C.S.	2299 (5.t-fol., br., fl.)	IAN
Silva, N.T.	3544 (5.2-fol.)	IAN
Walter, B.M.T.	4906 (6.-fol., br.)	CEN

Obs: 1.=*Riencourtia angustifolia* Gardner, 2.=*Riencourtia latifolia* Gardner, 3.=*Riencourtia longifolia* Baker, 4.=*Riencourtia oblongifolia* Gardner, 5.t=*Riencourtia pedunculosa* (Rich.) Pruski, 5.1=*Riencourtia pedunculosa* morfotipo 1, 5.2=*Riencourtia pedunculosa* morfotipo 2, 6.=*Riencourtia tenuifolia* Gardner; fol.=folha, br.=bráctea, fl.=flor(corola, anteras e ovários), fr.=epiderme do fruto, fit.=camada de fitomelano.

CAPÍTULO 3:

**Relações filogenéticas dos gêneros com ductos resiníferos da corola
avermelhados, em Ecliptinae (Heliantheae, Asteraceae)¹.**

¹ Trabalho fomentado pelo programa PDSE-CAPES, processo 18686-12-5, junto à University of Texas, Austin, com orientação do Dr. Jose L. Panero.

Resumo—Ecliptinae é a maior das 14 subtribos reconhecidas atualmente em Heliantheae, com 49 gêneros. Esta subtribo reúne gêneros que geralmente apresentam capítulo radiados e não apresentam corola das flores do disco com ductos resiníferos coloridos. Os gêneros *Clibadium*, *Riencourtia* e *Lantanopsis* apesar de estarem inseridos em Ecliptinae, apresentam capítulos disciformes e ductos resiníferos avermelhados na corola das flores. O presente trabalho visa esclarecer o posicionamento filogenético de *Clibadium*, *Riencourtia* e *Lantanopsis* dentro de Ecliptinae, verificando se as características atípicas encontradas neles ocorreram de forma homóloga. Foram realizadas análises de inferência bayesiana, máxima verossimilhança e de máxima parcimônia com dados de nrDNA (ITS e ETS) e cpDNA (*matK*). Os marcadores de nrDNA e cpDNA geraram árvores incongruentes. O posicionamento dos três gêneros em estudo não é bem resolvido na filogenia gerada com dados de cpDNA. Apesar deste fato as filogenias com dados de nrDNA indicaram que estes três gêneros formam um único clado, sendo *Clibadium* grupo irmão mais provável de *Riencourtia*. Isto indica que os capítulos disciformes e os ductos resiníferos avermelhados da corola em Ecliptinae ocorreram de forma homóloga.

Palavras-chaves—Filogenia, *Riencourtia*, *Clibadium*, *Lantanopsis*.

Abstract—Ecliptinae is the largest subtribe among 14 subtribes in Heliantheae, with 49 genera. This subtribe is composed by genera that usually have radiate heads and lack of colored resin in the corollas. *Clibadium*, *Riencourtia* and *Lantanopsis* are unusual in Ecliptinae, because they display disciform heads and reddish resin duct in corolla. This work aims to clarify the phylogenetic placement of *Clibadium*, *Riencourtia* and *Lantanopsis* in Ecliptinae and verify if their atypical features are homologous. Analyses by Bayesian inference, maximum likelihood and maximum parsimony were performed with data from nrDNA (ITS and ETS) and cpDNA (*matK*).

Incongruences between the trees generated with cpDNA data and trees generated with nrDNA data were detected. The placement of the three main genera studied is not well resolved in analyses with cpDNA data. Despite this fact, the phylogenetic trees generated with nrDNA data indicated that the three genera form a single clade in which *Clibadium* is sister to *Riencourtia*.

Key-words—Phylogeny, *Riencourtia*, *Clibadium* e *Lantanopsis*.

INTRODUÇÃO

Ecliptinae é a maior das 14 de Heliantheae, com 49 gêneros e cerca de 410 espécies (Panero 2007). Apesar de Lessing (1832) ter descrito Ecliptinae (“Eclipteae” na grafia da época) em um conceito completamente artificial, dentro da tribo Astereae (“Asteroideae”), esse nome foi aceito em tratamentos sistemáticos mais recentes (Robinson 1981, Stuessy 1977), que buscaram uma circunscrição mais natural da subtribo dentro de Heliantheae.

Segundo o conceito de Stuessy (1977), Ecliptinae agrupava gêneros geralmente herbáceos, com folhas opostas, capítulos relativamente pequenos, com duas ou três séries de brácteas e flores do raio pistiladas (exceto em *Aspilia* Thou.). Um aspecto inovador no tratamento feito por Stuessy (1977) foi levar em conta o número cromossômico básico, que em Ecliptinae era $x=15$ ou $x=16$. O tratamento feito por Robinson (1981) para Heliantheae é marcado pela utilização de caracteres micromorfológicos. Neste tratamento, Ecliptinae era caracterizada por apresentar gêneros com cipselas enegrecidas de parede não estriada, anteras de tecas negras, e corola com ductos resiníferos não coloridos ao longo dos feixes vasculares. Outro importante tratamento taxonômico em Heliantheae foi realizado por Karis (1993) e

Karis & Ryding (1994), que utilizaram caracteres morfológicos e micromorfológicos em um tratamento cladístico. Estes trabalhos (Karis 1993, Karis & Ryding 1994) não foram capazes de apontar o posicionamento filogenético do gênero *Eclipta* L., que não foi incluído em nenhuma subtribo. Portanto, Ecliptinae não foi considerada como uma subtribo aceita. A maioria dos gêneros incluídos em Ecliptinae por Robinson (1981) foi posicionada por Karis e Ryding (1994) em Verbesininae. No entanto, Karis e Ryding (1994) também incluíram em Verbesininae muitos gêneros que não foram previamente inseridos em Ecliptinae. Um exemplo disto são os gêneros de Espeletiinae (sensu Robinson) que atualmente são considerados dentro da tribo Millerieae (Panero 2007).

O estabelecimento do conceito mais atual de Ecliptinae (Panero 2007) só foi possível depois da utilização de dados moleculares de DNA (Moraes 2004, Moraes *et al.* 2007, Panero *et al.* 1999). No estudo filogenético realizado por Panero *et al.* (1999), baseado em 16 sítios de restrição de DNA de cloroplasto (cpDNA), foi evidenciado que muitos dos gêneros incluídos em Ecliptinae por Robinson (1981) deveriam ser posicionados em outras subtribos. A grande maioria dos gêneros que tiveram a inclusão em Ecliptinae corroborada pelo estudo de Panero *et al.* (1999), apresentava cipselas não estriadas e anteras negras, que eram caracteres já descritos por Robinson (1981) para a subtribo.

Outra relevante descoberta encontrada no estudo de Panero *et al.* (1999) foi a inclusão do gênero *Clibadium* L. dentro de Ecliptinae, posicionado em um clado junto a outros gêneros que apresentam cipselas aladas. Anteriormente, Robinson (1981) tinha descrito uma nova subtribo chamada de Clibadiinae, justamente para agrupar os gêneros *Clibadium*, *Riencourtia* Cass. e *Lantanopsis* C.Wright ex Griseb. Este grupo era caracterizado por apresentar, capítulos disciformes, flores do disco com estilete indiviso, corola com ductos resiníferos avermelhados e lobos geralmente com tufo de

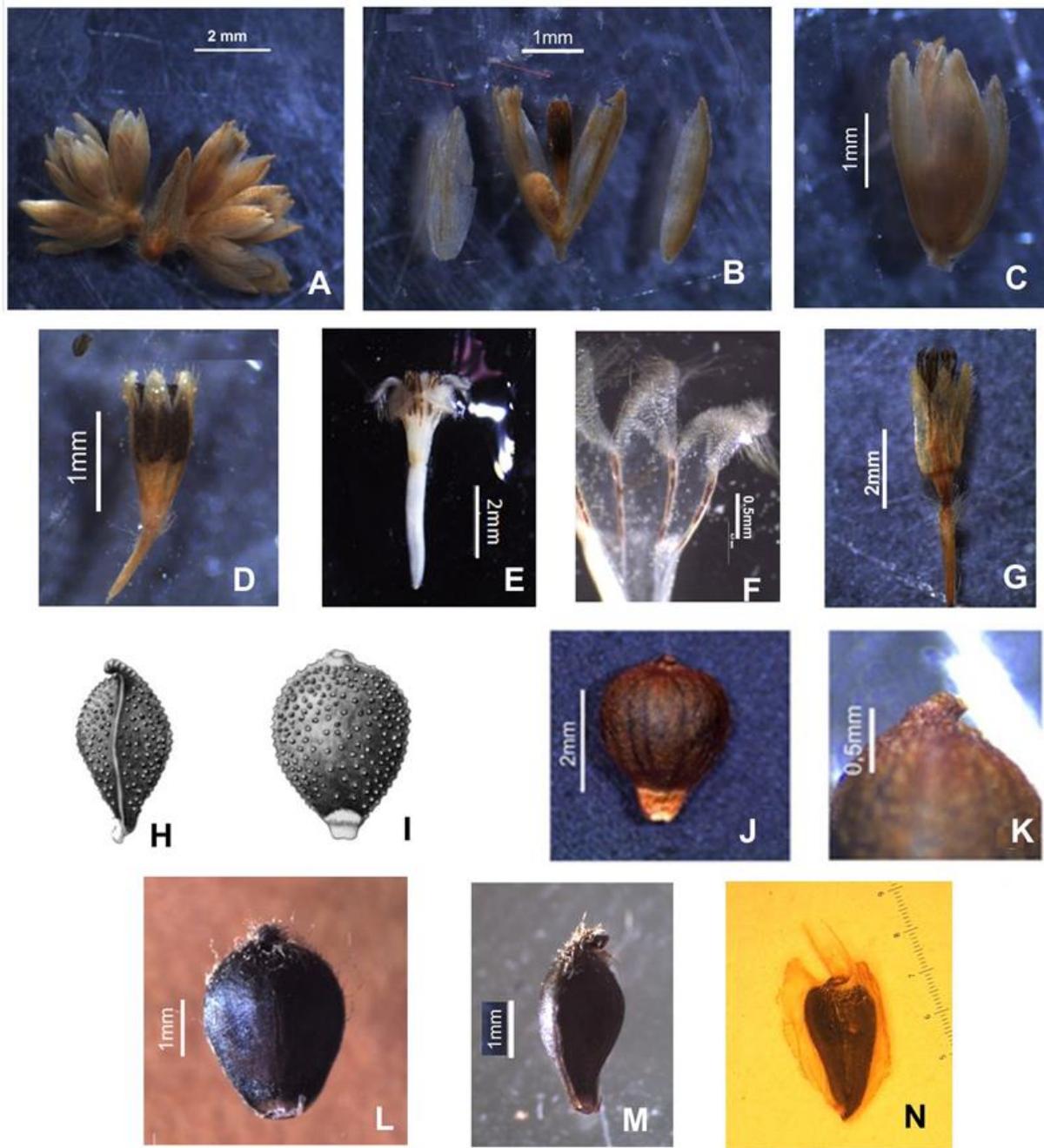


FIG. 24: Aspectos morfológicos de alguns gêneros de Ecliptinae amostrados. **A-D.** *Lantanopsis hoffmanii*. **A.** Adensamento de capítulos em *Lantanopsis hoffmanii*. **B.** Capítulo com brácteas externas removidas. **C.** Capítulo. **D.** Flor pistilada. **E-F.** *Riencourtia oblongifolia*. **E.** Flor pistilada. **F.** Corola com ductos resiníferos avermelhados. **G.** Flor pistilada em *Clibadium surinamense*. **H-I.** Cipsela *Lantanopsis* (adaptado de Robinson, 1981). **H.** Face lateral. **I.** Face adaxial. **J-K.** Cipsela em *Riencourtia latifolia*. **J.** Face adaxial. **K.** Vista lateral do rostro apical. **L-M.** Cipsela em *Clibadium surinamense*. **L.** Face adaxial. **M.** Face lateral. **N.** Cipsela em *Plagiolophus*.

tricomas penicelados (FIG. 24D-G), além do semelhante indumento nas cípselas. Robinson (1981) acreditava que Clibadiinae apresentava uma estreita relação evolutiva com Ecliptinae, já que as duas subtribos apresentavam cípselas com paredes não estriadas e anteras negras.

Moraes (2004) realizou o primeiro estudo filogenético baseado em sequências de DNA de cloroplasto (cpDNA) e de DNA ribossômico nuclear (nrDNA), que apresentava uma amostragem representativa dos gêneros de Ecliptinae. O gênero *Riencourtia*, que anteriormente também era posicionado em Clibadiinae por Robinson (1981), teve seu posicionamento dentro da subtribo Ecliptinae corroborado por esse estudo (Moraes 2004). A filogenia gerada a partir de dados de cpDNA apresentava *Riencourtia* em politomia, formando um clado que soma ao total 13 gêneros. Neste clado politômico, além de *Riencourtia*, se encontravam *Clibadium*, *Baltimora* L., *Perymenium* Schrad., *Lundellianthus* H.Rob., *Melanthera* Rohr, e dois cladogramas menores bem suportados (bootstrap 99-100%), um com *Wedelia* Jacq., *Elaphandra* Strother, *Zexmenia* La Llave, *Oyedaea* DC. e *Steiractinia* S.F.Blake, e outro com *Lipochaeta* DC. e *Wollastonia* DC. ex Decne. Na outra análise feita por Moraes (2004), que por sua vez era baseada nos marcadores ITS e ETS, de nrDNA, *Clibadium* posicionou-se como grupo irmão de um clado formado por *Rensonia* e *Perymeniopsis*. No entanto esta inferência apresentava um baixo suporte estatístico (< 50% de *bootstrap*). Nesta análise feita com os dados de nrDNA, não foi amostrado o gênero *Riencourtia*.

O gênero *Lantanopsis* (FIGS. 24A-D, H-I), endêmico das Antilhas, que era inserido em Clibadiinae (Robinson 1981), é atualmente posicionado em Ecliptinae com base em caracteres morfológicos e micromorfológicos (Panero 2007), embora nunca tenha sido amostrado por estudos filogenéticos anteriormente. Este gênero juntamente com *Riencourtia* e *Clibadium* é atípico dentro de Ecliptinae principalmente por

apresentarem ductos resiníferos avermelhados e capítulos disciformes. O presente estudo pretende elucidar o posicionamento filogenético desses três gêneros dentro de Ecliptinae e verificar se tais características evoluíram uma única vez ou em eventos independentes.

MATERIAL E MÉTODOS

Amostragem—Como a utilização de nove marcadores de cloroplasto feita por Moraes (2004) e Moraes *et al.* (2007) já havia se mostrado ineficiente na resolução do clado de *Riencourtia* e *Clibadium*, foram adicionados dados dos marcadores de nrDNA, ITS e ETS, a fim de se obter uma filogenia com maior resolução e maior suporte. Já foi demonstrado, em um estudo anterior na tribo Coreopsidae (Mort *et al.* 2008), que dados de DNA nuclear e de plastídios combinados, resultaram em um aumento considerável em suporte e resolução, comparando-se com utilização de dados desses dois tipos de DNA de forma isolada. Apesar deste aspecto vantajoso neste estudo, também foi constatada incongruências significativas, quanto ao posicionamento de alguns táxons.

A amostragem do presente estudo foi baseada nos gêneros de Ecliptinae já utilizados nos trabalhos de Moraes (2004) e Moraes *et al.* (2007), além de *Schizoptera* Turcz., amostrada por Rauscher (2002). Foi dada ênfase nos gêneros que apresentam características de Clibadiinae (*sensu* Robinson 1981). Por isto foi amostrada também mais duas espécies de *Riencourtia*, uma *Clibadium*, além do gênero *Lantanopsis* que foi amostrado pela primeira vez em estudos filogenéticos (TABELA 3). *Plagiolophus* Greenm., apesar de não ter sido incluído em Clibadiinae por Robinson (1981), apresenta hábito herbáceo e flores com mesma coloração de *Riencourtia* e por isto foi amostrado pela primeira vez. O gênero *Montanoa* Cerv. foi escolhido como grupo externo tendo

por base os trabalhos de Panero *et al.* (1999) e Moraes (2004). Ao total foram amostrados 37 dos 49 gêneros da subtribo e 39 espécies (TABELA 4).

TABELA 3. Táxons amostrados pela primeira vez em estudos filogenéticos [H=amostras que tiveram DNA extraído a partir de material de herbário, C=amostras que tiveram DNA extraído a partir de material coletado em campo].

Espécie	Coletor e nº de coleta	Coleção	Extração
<i>Clibadium glomeratum</i> Greenm.	Arriagada 153	OS	H
<i>Lantanopsis hispidula</i> C.Wright ex Griseb.	Clase <i>et al.</i> 4306	MO	H
<i>Plagiolophus millspaughii</i> Greenm.	Cabrera & Cabrera 9144	TEX	H
<i>Riencourtia latifolia</i> Gardner	Bringel <i>et al.</i> 650	UB	C
<i>Riencourtia pedunculosa</i> (Rich.) Pruski	Faria <i>et al.</i> 2306	CEN, UB	C

Extração, amplificação e sequenciamento—Amostras de folhas frescas posteriormente desidratadas em sílica gel, tiveram DNA total extraído, segundo o protocolo descrito por Doyle & Doyle (1987) com pequenas modificações. Amostras obtidas a partir de espécimes de herbário tiveram DNA extraído segundo metodologia descrita por DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Valencia, California, EUA) e purificado segundo protocolo desenvolvido por 1-step DNA Isolation (nexttec™ Biotechnologie GmbH, Hilgertshausen, Baviera, Alemanha). Para a amplificação do ITS (regiões ITS1, 5.8s e ITS2) foram utilizados os primers ITS 7.5 desenvolvido por Plovanch & Panero (2004) e ITS5 e ITS4 desenvolvidos por White *et al.* (1990). Para ETS, 18s e Ast1 desenvolvidos Markos & Baldwin (2001). Para *matK*, foram utilizados os primers desenvolvidos por Panero & Crozier (2003). As reações de PCR foram conduzidas conforme descrição em Clevinger e Panero (2000), alterando-se a temperatura de anelamento de 48°C para 50°C ou 52°C em alguns casos. Os produtos de PCR foram purificados seguindo protocolo desenvolvido por QIAquick PCR Purification Kit

(Qiagen, Valencia, California, EUA). Em seguida, os produtos de PCR purificados foram diluídos e encaminhados para o sequenciamento ao DNA Sequencing Facility (University of Texas).

TABELA 4. Táxons amostrados e código de acesso no GenBank.

Espécies	ITS	ETS	matK
<i>Baltimora recta</i> L.	AY303403	AY303465	JQ586803
<i>Blainvillea rhomboidea</i> Cass.	AY303404	AY303466	AY297646
<i>Calypocarpus vialis</i> Less.	AY303405	AY303467	AY215770
<i>Clibadium glomeratum</i> Greenm.	não submetida	não submetida	não submetida
<i>Clibadium laxum</i> S.F.Blake	AY303406	AY303468	AY215775
<i>Damnixanthodium calvum</i> (Greenm.) Strother	AY303407	AY303469.	AY215780
<i>Delilia biflora</i> (L.) Kuntze	AY303413	AY303475	AY21578
<i>Dimerostemma bahiense</i> (H.Rob.) M.D.Moraes	AY303394	AY303456	AY297643
<i>Dimerostemma vestitum</i> (Baker) S.F.Blake	AY303419	AY303482	AY215784
<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	AY30342	AY303483	AY215789
<i>Elaphandra paucipunctata</i> H.Rob.	AY303422	AY303484	AY297649
<i>Idiopappus quitensis</i> H.Rob. & Panero	AY038116, AY038149	AY038083	AY215811
<i>Jefea pringlei</i> (Greenm.) Strother	AY303424	AY303486	AY297650
<i>Kingianthus paradoxus</i> (Turcz.) H.Rob.	AY303426	AY303488	AY215815
<i>Lantanopsis hispidula</i> C.Wright ex Griseb.	não submetida	não submetida	não submetida
<i>Lasianthaea helianthoides</i> Zucc. ex DC.	AY303427	AY303489	-
<i>Lipochaeta integrifolia</i> (Nutt.) A.Gray	AY303428	AY303490	AY215820
<i>Lundellianthus jaliscensis</i> (McVaugh) Strother	AY303430	AY303492	AY215822
<i>Melanthera nivea</i> (L.) Small	AY303431	AY303493	AY215826
<i>Monactis pallatangensis</i> (Hieron.) H.Rob.	AY303432	AY303494	AY215828
<i>Montanoa revealii</i> H.Rob.	AY038142, AY038174	AY038109	AY215830
<i>Oblivia mikanioides</i> (Britton) Strother	AY303433	AY303495	AY215832
<i>Otopappus epaleaceus</i> Hemsl.	AY303434	AY303497	AY29765
<i>Oyedaea verbesinoides</i> DC.	AY303437	AY303499	AY215835
<i>Perymeniopsis ovalifolia</i> (A.Gray) H.Rob.	AY303438	AY303500	AY215840
<i>Perymenium macrocephalum</i> Greenm.	AY303440	AY303502	AY215841
<i>Plagiolophus millspaughii</i> Greenm.	não submetida	não submetida	-
<i>Rensonia salvadorica</i> S.F.Blake	AY303441	AY303503	AY215854

Espécies	ITS	ETS	Continuação...
			matK
<i>Riencourtia latifolia</i> Gardner	não submetida	não submetida	não submetida
<i>Riencourtia pedunculosa</i> (Rich.) Pruski	não submetida	não submetida	não submetida
<i>Schizoptera peduncularis</i> (Benth.) S.F.Blake	AF465887	-	-
<i>Sphagneticola trilobata</i> (L.) Pruski	AY303442	AY303504	AY215861
<i>Steiractinia sodiroi</i> (Hieron.) S.F.Blake	AY303443	AY303505	AY215864
<i>Synedrella nodiflora</i> (L.) Gaertn.	AY303444	AY303506	AY215866
<i>Tilesia baccata</i> (L.) Pruski	AY303445	AY303507	AY215871
<i>Trigonopterum laricifolium</i> (Hook.f.) W.L.Wagner & H.Rob.	AY303446	AY303508	-
<i>Wamalchitamia aurantiaca</i> (Klatt) Strother	AY303447	AY303509	AY297652
<i>Wedelia tegetis</i> Strother	AY303450	AY303512	AY215879
<i>Wollastonia biflora</i> (L.) DC.	AY303451	AY303513	AY297653
<i>Zexmenia serrata</i> La Llave	AY303452	AY303514	AY215882

Análises filogenéticas—As sequências obtidas tiveram seu cromatograma analisado e corrigido quando necessário usando o software Geneious (Drummond *et al.* 2009). O alinhamento das sequências foi realizado com auxílio do software MUSCLE (Edgar *et al.* 2004), seguido por ajustes manuais. Foram feitas análises Máxima Parcimônia (MP), Máxima Verossimilhança (MV), e Inferência Bayesiana (IB), utilizando os marcadores ITS, ETS e matK de forma combinada. A fim de se detectar incongruências entre os marcadores, também foram realizadas análises de MP e IB para cada marcador de forma isolada e outra com apenas os marcadores nucleares combinados (ITS+ETS).

A análise de máxima parcimônia foi realizada utilizando o programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.* 2008) realizando-se busca heurística segundo método TBR (“Tree Bisection Reconstruction”) com 500 adições aleatórias e opção *random seed* igual a cinco, salvando-se 50 árvores por replicação. O número máximo de árvores salvo (Max

trees) foi mantido em 10.000. Como parâmetro de suporte estatístico foi realizado *bootstrap* (Felsenstein 1985) com 1.000 replicações.

Para a análise de Máxima Verossimilhança (MV) foi utilizado o programa RaxML (Stamatakis 2014) conduzido segundo os critérios padrão do portal eletrônico CIPRES (Miller *et al.* 2010) na ferramenta RaxML Black Box, que utiliza como modelo de evolução GTR+G e como suporte estatístico 1.000 replicações de *bootstrap*.

Para a análise de Inferência Bayesiana (IB) os dados foram divididos em três partições, referente aos dados de ITS, ETS e *matK*. Foi identificado o modelo de evolução mais apropriado para cada partição com o auxílio do programa jModeltest 2 (Darriba *et al.* 2012, Guindon & Gascuel 2003) utilizando-se como critério de escolha o parâmetro de informação de Akaike (AIC). A análise de IB foi conduzida em duas corridas, cada uma com quatro cadeias (*Markov Chain Monte Carlo*=MCMC), em 10^7 de gerações, sendo amostrada numa frequência de 1.000. Foi constatada a convergência das duas corridas e posteriormente foram descartadas como *burn-in* as primeiras 2.000 árvores geradas, de forma coerente com a análise do software Tracer 1.6 (Rambaut & Drummond 2007).

RESULTADOS

As sequências adquiridas e alinhadas foram agrupadas formando uma matriz de 3663 caracteres sendo desses 974 variáveis e 564 parcimoniosamente informativos (TABELA 5). Segundo a análise dos critérios AIC para cada marcador o melhor modelo de evolução para o ITS foi SYM+G, para ETS GTR+G e para *matK* GTR+I+G. As amostras do gênero *Plagiolophus* não tiveram ampliações bem-sucedidas para *matK*. Além disto, os marcadores ITS e ETS, nestas amostras, geraram sequências de cópias

parálogas e de difícil interpretação. Nestes casos, os trechos de difícil leitura foram tratados como dados faltantes.

Percebe-se claramente que as filogenias geradas com os marcadores nucleares (ITS e ETS) e de cloroplasto (*matK*) são significativamente incongruentes. Isto é evidenciado pelo posicionamento dos gêneros nos dois *Idiopappus*, *Baltimora*, *Jefea*, *Eclipta* e *Dimerostemma*, nas filogenias geradas com cada tipo de marcador (FIGS. 25-27). Este fato não já era previsto, visto que (Moraes 2004) já havia obtido resultados semelhantes nas filogenias geradas com dados de nrDNA e cpDNA. Entretanto, as filogenias geradas com os dados dos dois tipos de marcadores combinados suportaram os mesmos quatro grandes clados já reconhecidos anteriormente na filogenia baseada em dados de cpDNA feita por Moraes (2004), porém com uma resolução maior para os clados mais derivados. As análises feitas neste trabalho apenas com os dados de *matK* também pouco diferiram quanto à topologia da filogenia obtida por Moraes (2004), que além do *matK* se baseada em mais oito marcadores de cloroplasto.

TABELA 5. Dados das matrizes de alinhamento geradas com cada marcador

Marcadores	Tamanho da matriz gerada (pares de bases)	Caracteres variáveis	Caracteres parcimoniosamente informativos	Modelo de evolução adotado
ITS	666	369	246	SYM+G
ETS	606	322	222	GTR+G
<i>matK</i>	2383	273	98	GTR+I+G
Marcadores combinados	3898	964	566	—

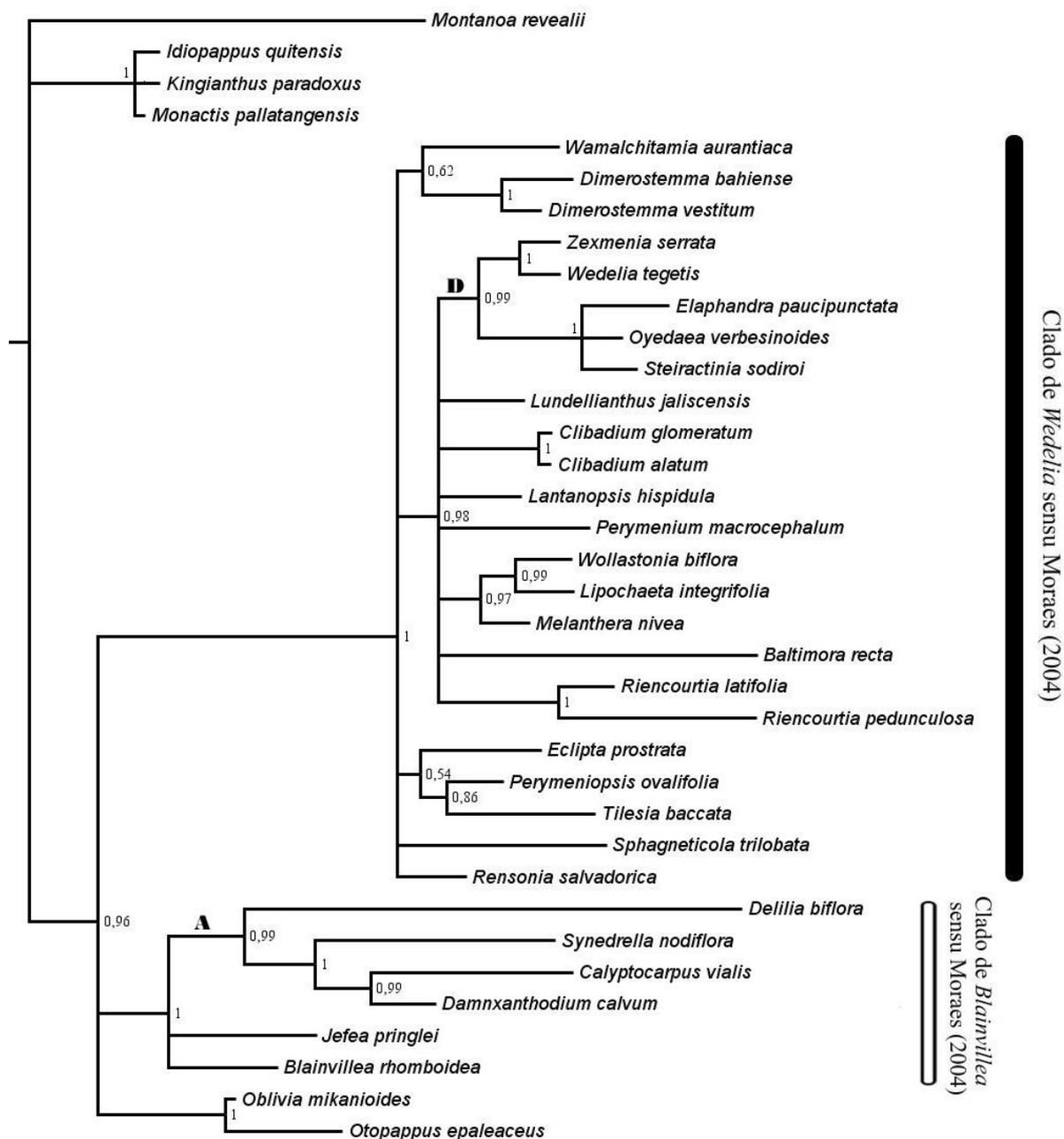


FIG. 25: Análise filogenética entre os gêneros de Ecliptinae baseada em dados de *matK*. Árvore de consenso (50% *majority rule*) gerada por IB a partir de 16.000 árvores obtidas por duas corridas de 10^7 gerações em MCMC, excluindo-se as árvores da fase de *burn-in*. [Os valores nos nós dos ramos representam probabilidades posteriores (PP), letras sobre alguns ramos representam clados bem suportados que são discutidos no texto e representados na FIG.27].

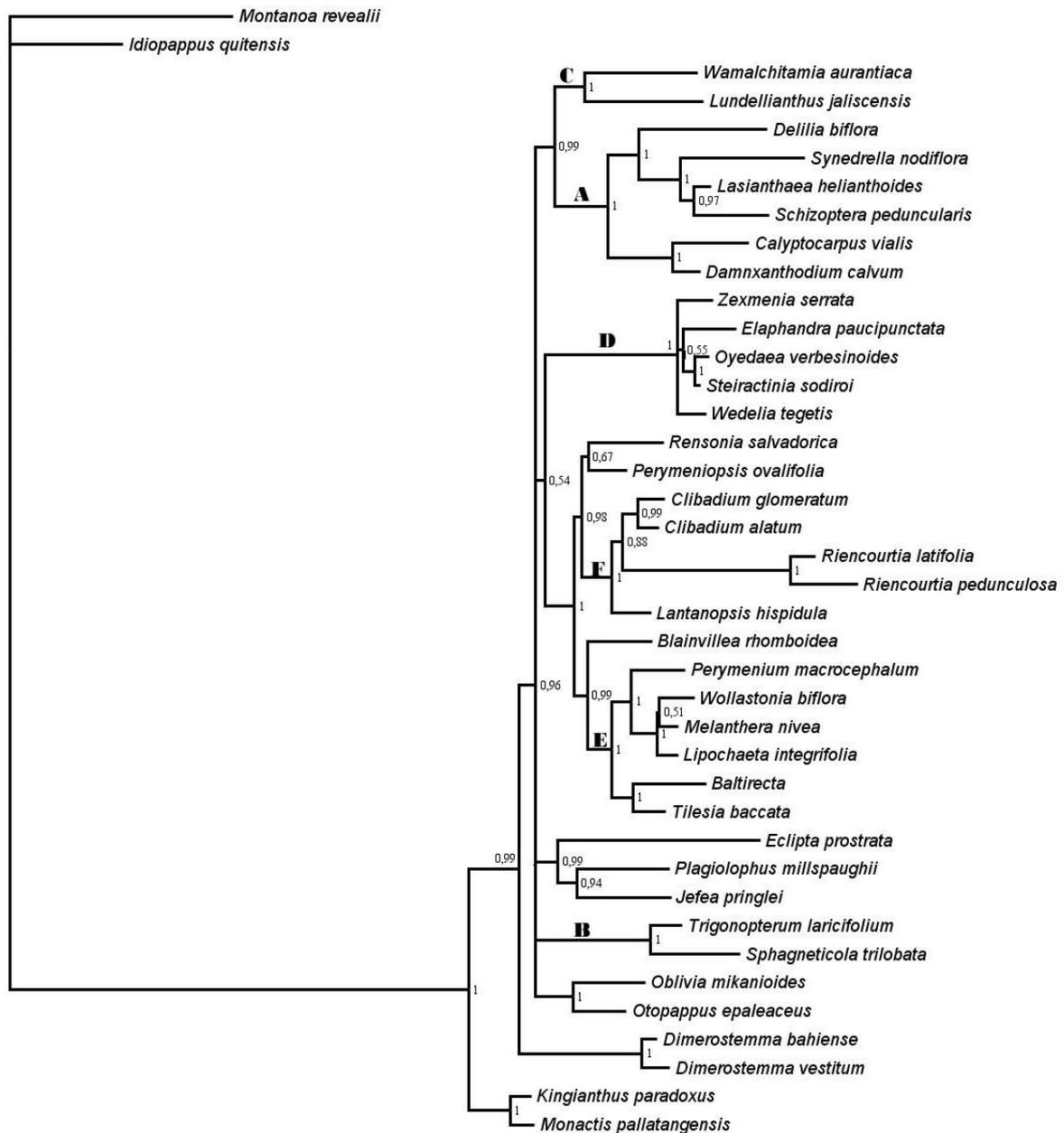


FIG. 26: Análise filogenética entre os gêneros de Ecliptinae baseada em dados de ITS+ETS. Árvore de consenso (50% *majority rule*) gerada por IB a partir de 16.000 árvores obtidas por duas corridas de 10^7 gerações em MCMC, excluindo-se as árvores da fase de *burn-in*. [Os valores nos nós dos ramos representam probabilidades posteriores (PP), letras sobre alguns ramos representam clados bem suportados que são discutidos no texto e representados na FIG.27].

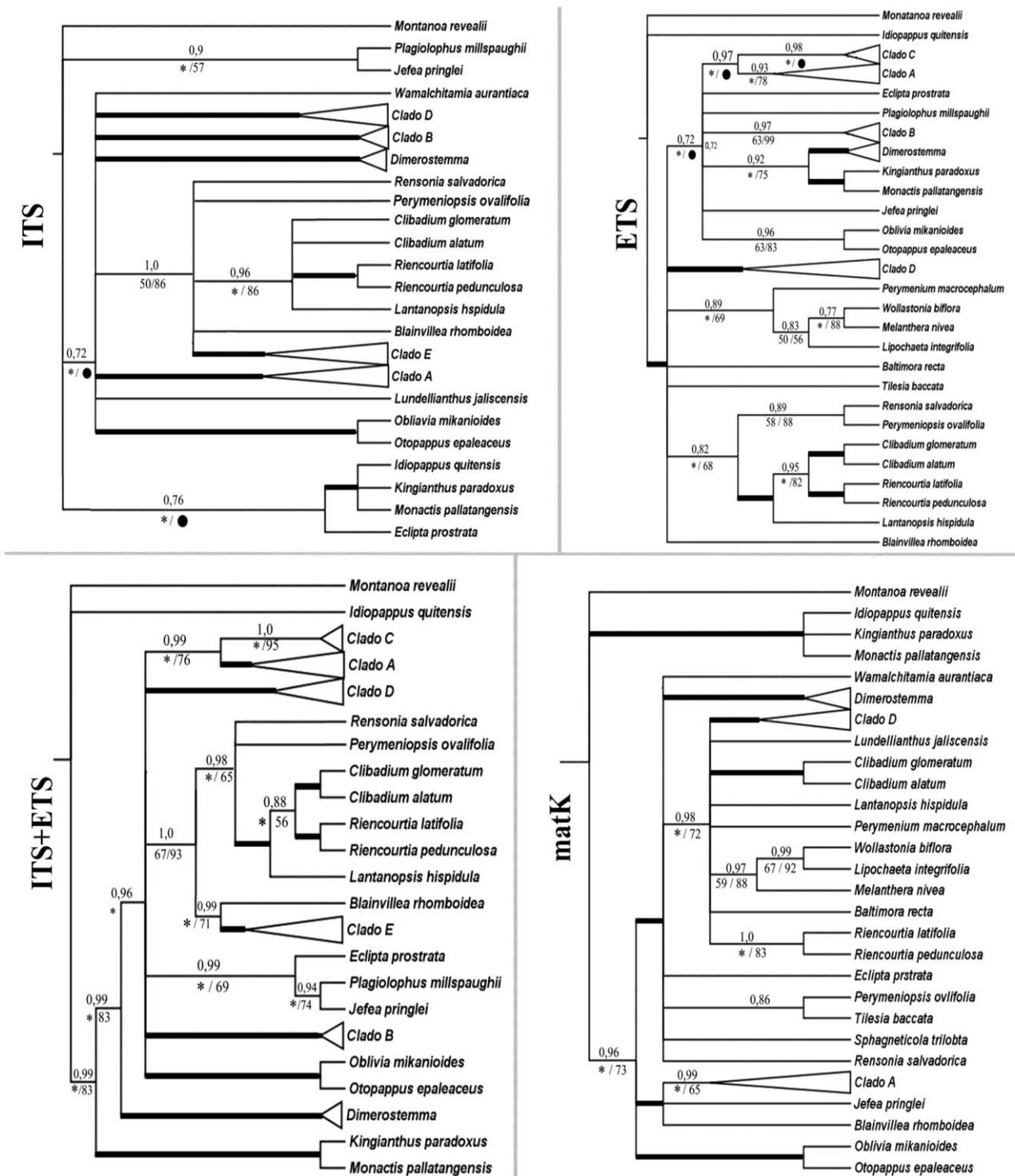


FIG. 27: Comparação das análises filogenéticas realizadas com cada tipo de marcador separadamente e ITS+ETS. Árvores de consenso (70% majority rule) gerada por IB a partir de 16.000 árvores obtidas por duas corridas de 10^7 gerações em MCMC, excluindo-se as árvores da fase de *burn-in*. [Os valores acima dos ramos representam PP obtidas em IB; valores abaixo dos ramos e a esquerda representam o *bootstrap* (%) obtido em MP, valores abaixo dos ramos e a direita representam *bootstrap* (%) obtido em MV; * indica que o clado não foi obtido em MP ou teve *bootstrap* < 50%; • indica que o clado não foi obtido em MV ou teve *bootstrap* < 50%, ramos mais espessados foram suportados com PP > 0,98 em IB, e *bootstrap* > 70% em MP e MV].

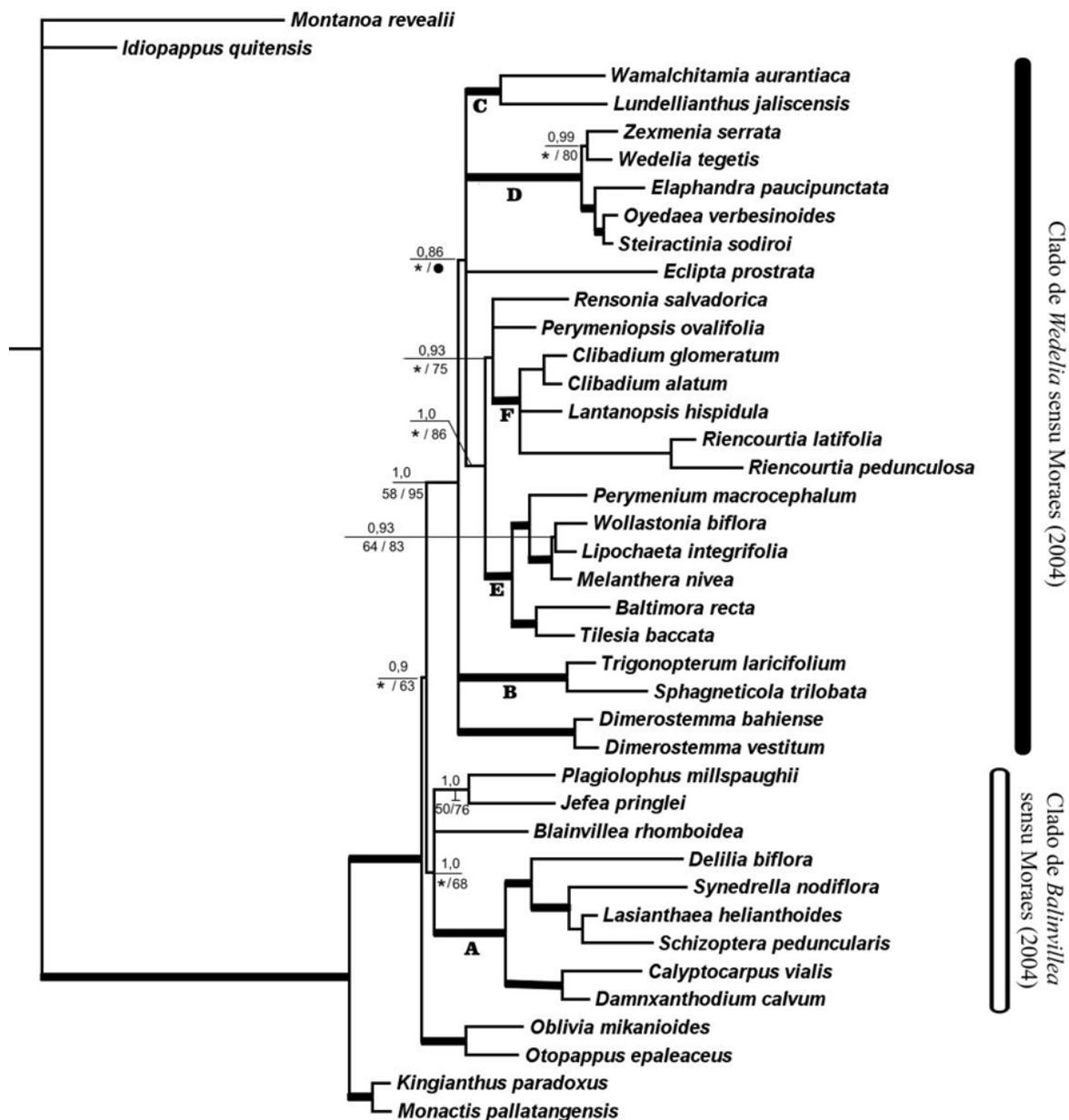


FIG. 28: Análise filogenética entre os gêneros de Ecliptinae baseada em dados de nrDNA (ITS+ETS) e cpDNA (*matK*) combinados. Árvore de consenso (70% *majority rule*) gerada por IB a partir de 16.000 árvores obtidas por duas corridas de 10^7 gerações em MCMC, excluindo-se as árvores da fase de *burn-in*. [Os valores a cima dos ramos representam PP obtidas em IB; valores abaixo dos ramos e a esquerda da barra representam *bootstrap* (%) obtido em MP, valores abaixo dos ramos e a direita da barra representam *bootstrap* (%) obtido em MV; * indica que o clado não foi obtido em MP ou teve *bootstrap* < 50%; • indica que o clado não foi obtido em MV ou teve *bootstrap* < 50%; ramos mais espessados foram suportados com PP > 0,98 em IB, e *bootstrap* > 70% em MP e MV, letras sobre ramos representam clados bem suportados que são discutidos no texto e representados na FIG.27].

DISCUSSÃO

No presente estudo, foi observada uma pequena modificação no clado mais basal de Ecliptinae, referente ao posicionamento do gênero *Idiopappus*. Em estudos anteriores baseados em dados de DNA de cloroplasto (Moraes 2004, Panero *et al.* 1999), este gênero se posicionava em uma politomia junto a *Monactis* e *Kingianthus*. Embora a filogenia com dados de cloroplasto (*matK*) do presente estudo (FIG. 25) indica o posicionamento de *Idiopappus* em politomia com *Monactis* e *Kingianthus*, a filogenia com dados de nrDNA posiciona *Idiopappus* próximo ao gênero *Montanoa*, escolhido como grupo externo (FIG. 26) As sequências de ETS de *Idiopappus* e *Montanoa*, que foram amostradas, apresentaram difícil alinhamento em relação às demais Ecliptinae. Isto provavelmente influenciou muito a análise realizada, sendo que as análises feitas com dados de *matK* e ITS, de forma separada, resultaram no posicionamento de *Monactis*, *Kingianthus* e *Idiopappus* formando um único clado (FIG. 27), assim como nos estudos de Moraes (2004) e Panero *et al.* (1999).

O grupo formado por *Otopappus* e *Oblivia*, é bem suportado na análise com os marcadores combinados (FIG. 28), além de apresentar suporte de moderado a alto nas três análises com os marcadores separados (FIG. 27). Na análise combinada, este grupo se mostrou mais basal em relação aos outros clados chamados por Moraes (2004) de *Clado de Wedelia* e *Clado de Blainvillea* (FIG. 28). Na análise de IB com ITS e ETS (FIGS. 26-27), *Otopappus* e *Oblivia* posicionam-se em politomia com vários outros grupos, sendo que o clado de *Dimerostemma* posiciona-se de forma basal, mais próximo de *Kingianthus* e *Monactis*.

O *Clado de Blainvillea* assim como na análise filogenética de Moraes (2004) baseada em dados de cpDNA, também foi corroborado pelas análises do presente

estudo, feitas com os dados de *matK* combinados com os dados de nrDNA (FIG. 28). Segundo Moraes (2004), neste clado se inserem muitos gêneros que apresentam comportamento ruderal, sendo que a maior parte deles apresenta cipselas de formato estreito e oblanceolado. Formam este grupo os gêneros *Blainvillea*, *Jefea*, *Delilia*, *Synedrella*, *Lasianthaea*, *Damnixanthodium* e *Calyptocarpus*. Os gêneros *Jefea* e *Blainvillea*, apesar de estarem inseridas neste grupo segundo os dados de cpDNA, demonstram outro posicionamento nas análises baseadas apenas em dados de nrDNA. Este resultado não é surpreendente já que nos estudos realizados por Moraes (2004), esses dois gêneros já apresentaram posicionamento diferente em relação às análises feitas com cpDNA e nrDNA.

Análises com dados de nrDNA (FIGS. 26-27) indicaram *Jefea* como grupo-irmão de *Plagiolophus* (0,94 de probabilidades posteriores em IB e 74% de *bootstrap* em MV). O gênero *Jefea* foi descrito por Strother (1991) para acomodar cinco espécies do deserto Chihuahuan (México), anteriormente posicionadas dentro de *Zexmenia*. A ausência de um rostro apical em *Jefea* foi o principal motivo para que Strother (1991) posicionasse este gênero em seu “Group II”, diferente de *Plagiolophus*, que foi posicionado no “Group III” juntos de outros gêneros que apresentavam rostro apical. Apesar de Strother (1991) ter posicionado *Jefea* e *Plagiolophus* em grupos distintos, estes gêneros compartilham muitas características em comum. Este fato corrobora o posicionamento dos dois gêneros como sendo grupo irmão, que é indicado pelas análises com dados de nrDNA.

Dentre as características compartilhadas por *Jefea* e *Plagiolophus* estão as brácteas involucrais externas expandidas e foliáceas, cipselas fortemente comprimidas, aladas e de superfície frequentemente tuberculada, além do pápus formado por pequenas escamas entre duas longas aristas (FIG. 24N). De fato, *Plagiolophus* apresenta em seu

ápice uma projeção, que foi chamada de rostro por Strother (1991). No entanto esta estrutura é curvada e não se assemelha ao rostro encontrado nas cipselas de outros gêneros de Ecliptinae. Além disto, Moraes (2004) e Moraes *et al.* (2007), com base em seus estudos filogenéticos, já tinham chamado à atenção para o fato de que a presença ou ausência de rostro apical (caráter bastante utilizado em chaves de identificação) se apresentava como um caráter homoplásico na história evolutiva de Ecliptinae.

O Clado de *Wedelia*, nomeado por Moraes (2004) com base em dados de cloroplasto, também é bem suportado na análise com marcadores combinados (FIG. 28). Podem ser reconhecidos diversos subgrupos dentro desse clado, que foram bem suportados na maioria das análises e estão representados por letras (FIG. 28).

A análise com os dados concatenados mostrou que todos os gêneros que foram inseridos em Clibadiinae por Robinson (1981), *Clibadium*, *Lantanopsis* e *Riencourtia*, se posicionam formando um único clado (*clado F*) dentro do clado de *Wedelia* sensu Moraes (2004). Este clado é corroborado apenas pelos marcadores nucleares (FIGS. 26-27). Através da topologia em que o *clado F* se encontra é possível inferir que os ductos resiníferos avermelhados da corola, capítulos disciformes e demais características descritas por Robinson para Clibadiinae surgiram a partir de um único evento nesses gêneros. Esses três gêneros também podem apresentar os capítulos agrupados em glomérulos densos o que é exclusivo em Ecliptinae. *Clibadium* e *Riencourtia* também compartilham o mesmo número cromossômico $n=16$ (Robinson *et al.* 1981, Strother & Panero 1994, Stuessy & Arriagada 1993).

Além dessas características, as cipselas nos gêneros do *clado F* são extremamente semelhantes. Os gêneros deste clado apresentam cipselas largamente biconvexas, geralmente obovais e com um apêndice apical curvado para face adaxial

(FIG. 24H-M). Robinson (1981) descreveu esta estrutura como uma torção sigmoide que ocorria em *Clibadium* e *Lantanopsis*. No entanto esta estrutura também pode ser observada em *Riencourtia* (CAPÍTULOS 1 e 2) embora algumas vezes seja extremamente reduzida (FIG. 24L) ou completamente ausente. A microsuperfície da parede externa das cipselas de *Riencourtia* (CAPÍTULO 2) também mostraram muitas semelhanças com a encontrada em *Clibadium* (Stuessy & Liu 1983).

Análises feitas apenas com os dados dos marcadores nucleares (ITS+ETS) posicionaram *Riencourtia* como grupo irmão de *Clibadium*, apresentando valores de suporte não muito confiáveis (0,88 de probabilidades posteriores em IB e 58% de *bootstrap* em MV) e que *Lantanopsis* seria irmã do clado com esses dois gêneros (FIGS. 26-27). Baseando-se na observação de dados morfológicos, era esperado que *Lantanopsis* fosse o grupo mais próximo de *Riencourtia*. Esses dois gêneros apresentam hábito herbáceo ou subarborescente, capítulos reduzidos e agrupados em glomérulos, geralmente com quatro brácteas involucrais (FIG. 24B), apenas uma flor marginal feminina e flores estaminadas de corola funeiforme. *Clibadium* diferencia-se desses dois gêneros por se apresentar como grandes arbustos ou arvoretas, por conter capítulos com maior número de flores marginais e apresentar flores estaminadas com corola cilíndrica (FIG. 24G).

Riencourtia é um gênero típico de ambientes savânicos da América do Sul, e os dados de DNA nuclear indicam que este grupo de plantas provavelmente evoluiu a partir de plantas típicas de florestas, já que os gêneros *Lantanopsis*, *Clibadium*, *Rensonia*, *Perymeniopsis*, *Tilesia* e *Baltimora* ocorrem neste tipo de ambiente. A ocorrência de *Lantanopsis* em Cuba, República Dominicana e Haiti, sugere uma dispersão a partir da América do Norte devido a maior proximidade deste continente. No entanto a hipótese de um ancestral sul americano não pode ser descartada, pois a

ocorrência de alguns gêneros de Ecliptinae, como *Wollastonia* e *Pentalepis* F. Muell., no hemisfério oriental evidencia a capacidade de longa dispersão das plantas destes táxons.

Apesar de existirem muitas sinapomorfias morfológicas compartilhadas por *Clibadium*, *Lantanopsis* e *Riencourtia*, o grupo irmão desses gêneros que formam o *clado F*, não pode ser indicado de forma precisa. Análises com dados de nrDNA posicionaram os gêneros *Perymeniopsis* e *Rensonia* juntos com os gêneros do *clado F*, de forma mal resolvida (FIG. 27). Na árvore filogenética de MP com dados de ITS e ETS obtida por Moraes (2004), um clado com *Perymeniopsis* e *Rensonia* se mostrou como grupo irmão de *Clibadium* (com *bootstrap* < 50%).

Rensonia, assim como *Clibadium*, *Riencourtia* e *Lantanopsis*, apresenta capítulos pequenos, com flores do disco funcionalmente estaminadas, além de um número cromossômico semelhante, $n=17$ (Strother & Panero 1994). Em comparação, *Perymeniopsis* e *Rensonia* apresentam um diferente arranjo de flores dentro do capítulo. Em *Rensonia* as flores disco são funcionalmente estaminadas e as flores do raio pistiladas e férteis, já em *Perymeniopsis*, as flores do disco são monoclinas e férteis e as flores do raio são neutras.

Segundo a análise de IB com dados combinados (FIG. 28), é possível perceber outro clado, posicionado de forma mais basal ao *clado F* e a *Rensonia* e *Perymeniopsis*. Este clado (*clado E*) é bem suportado (principalmente pelos dados de ITS), e é formado pelos gêneros *Tilesia*, *Baltimora*, *Perymenium*, *Melanthera*, *Wollastonia* e *Lipochaeta*. Esses gêneros apresentam cipselas com secção transversal larga contendo de três a quatro ângulos, tendendo a ter ápice truncado, pápus caduco ou reduzido e páleas do receptáculo estriadas longitudinalmente (exceto em *Perymenium* e *Baltimora*). Em

algumas análises preliminares utilizando outros tipos de modelos evolutivos em IB, este clado chegou a se posicionar como grupo irmão do *clado F*.

A relação entre *Baltimora* e *Tilesia* apesar de ser bem suportada, deve ser tratada com cautela, pois algumas sequências desses gêneros que foram utilizadas nas análises eram incompletas. Além disto, a análise de MP realizada por Moraes (2004) a partir de dados de cpDNA indicou *Perymeniopsis* como grupo-irmão de *Tilesia* (65% de *bootstrap*).

Baltimora e *Tilesia* apresentam morfologia do capítulo bem distinta. Em *Tilesia* as flores do disco são monoclinas e férteis e as flores do raio neutras e estéreis, enquanto que em *Baltimora* as flores do disco são funcionalmente estaminadas e as do raio pistiladas e férteis. Outra diferença marcante entre os dois gêneros está nas páleas do receptáculo que são cartáceas e com inúmeras estrias longitudinais em *Tilesia*, enquanto que em *Baltimora* são membranáceas e com apenas uma nervura central. *Baltimora* apresenta mais semelhanças morfológicas com *Rensonia* que também apresenta capítulos pequenos, com flores do disco funcionalmente pistiladas, folhas opostas, amplas e longamente pecioladas.

Tilesia é um gênero facilmente reconhecido por apresentar cipselas carnosas, com mesocarpo suculento e desprovidas de pápus. Em Ecliptinae, estas características só são encontradas em algumas espécies de *Clibadium*, onde evoluíram de forma homoplásica. *Baltimora* apresenta mais semelhanças morfológicas com *Rensonia*, que também apresenta capítulos pequenos, com flores do disco funcionalmente pistiladas, folhas amplas e longamente pecioladas.

O gênero *Lundellianthus* apresenta o número cromossômico $n=16$ (Strother & Panero 1994) da mesma forma que em *Clibadium* e *Riencourtia*, no entanto nenhuma

das análises corrobora uma estreita relação entre esses gêneros. *Lundellianthus* se mostrou ser irmão de *Wamalchitamia* (clado C). Poucas características morfológicas aparecem em comum entre esses gêneros, como, por exemplo, as cípselas estreitas com seção formando quatro ângulos e os feixes vasculares envoltos por fibras nas corolas das flores do disco. Percebe-se que os dados de ETS foram responsáveis pelo agrupamento dos dois gêneros. Nos trabalhos de Moraes (2004), Moraes *et al.* (2007) e Panero *et al.* (1999), *Lundellianthus* e *Wamalchitamia* não se agruparam como grupo-irmão, nas filogenias com dados de cpDNA. *Wamalchitamia* é caracterizada por apresentar número cromossômico elevado (n=89-96, n=102-110). Provavelmente a história evolutiva deste gênero está relacionada com evolução reticulada.

CONCLUSÕES

Segundo as análises e novos dados implementados neste trabalho, é possível concluir que a presença de corola com ductos resiníferos avermelhados, capítulos disciformes e diversas outras características descritas por Robinson (1981) para Clibadiinae evoluíram de forma homóloga em *Clibadium*, *Riencourtia* e *Lantanopsis*. Esta inferência é suportada apenas pelas análises baseadas em dados de nrDNA. Os gêneros *Perymeniopsis* e *Rensonia* (ou um clado formado por esses dois gêneros) devem ser considerados como grupos irmãos mais prováveis para este clado. Outro grande clado formado por sete gêneros (clado E) também está fortemente ligado a esses cinco gêneros sendo posicionado de forma mais basal, segundo os dados de nrDNA. O posicionamento filogenético entre esses gêneros deve ser mais investigado aumentando o número de marcadores amostrados. Outro resultado inédito trazido por este estudo é a estreita relação filogenética entre os gêneros *Plagiolophus* e *Jefea* corroborada por ITS e ETS.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Clevinger, J. A. & J. L. Panero. 2000. Phylogenetic analysis of *Silphium* and subtribe Engelmanniinae (Asteraceae: Heliantheae) based on ITS and ETS sequence data. *American Journal of Botany* 87: 565-572.
- Darriba, D., G. L. Taboada, R. Doallo & D. Posada. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- Drummond, A. J., B. Ashton, M. Cheung, J. Heled, M. Kearse, R. Moir, S. Stones-Havas, T. Thierer & A. Wilson. 2009. Geneious, version 4.8.5 <http://www.geneious.com>.
- Doyle, J. J. & J. L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*: 19:11-15.
- Edgar, R. C., R. M. Drive & M. Valley. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792-1797.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris, & K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.
- Guindon, S. & O. Gascuel. 2003. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood. *Systematic Biology* 52: 696-704.
- Karis, P. O. 1993. Heliantheae sensu lato (Asteraceae), clades and classification. *Plant Systematics and Evolution* 188: 139-195.
- Karis, P. O. & O. Ryding. 1994. Tribe Heliantheae. Pp. 559-625 in: *Asteraceae: cladistics and classification*, ed. K. Bremer Portland: Timber Press.

- Lessing, C. F. 1832. *Synopsis generum compositarum earumque dispositionis novae tentamen, monographis multarum Capensium interjectis*. Berolini :: sumtibus Dunckeri et Humblotii.
- Markos, S. & B. G. Baldwin. 2001. Higher-level relationships and major lineages of *Lessingia* (Compositae, Astereae) based on nuclear rDNA internal and external transcribed spacer (ITS and ETS) sequences. *Systematic Botany* 26: 168–183.
- Miller, M. A.; W. Pfeiffer & T. Schwartz.: 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Gateway Computing Environments Workshop*. New Orleans.
- Moraes, M. D. 2004. Taxonomia e filogenia de *Dimerostemma*, e sua relação intergenérica na subtribo Ecliptinae (Asteraceae: Heliantheae). PhD thesis, Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Moraes, M. D., J. L. Panero & J. Semir. 2007. Relações filogenéticas na subtribo Ecliptinae (Asteraceae: Heliantheae). *Revista Brasileira de Biociências* 5: 705-707.
- Mort, M. E., C. P. Randle, R. T. Kimball, M. Tadesse & D. J. Crawford. 2008. Phylogeny of Coreopsidae (Asteraceae) inferred from nuclear and plastid DNA sequences. *Taxon* 57: 109-120.
- Panero, J. L. 2007. XXVI. Tribe Heliantheae Cass. Pp. 440–477 in: *Families and genera of vascular plants. Flowering plants, Eudicots, Asterales*, eds. J. W. Kadereit, C. Jeffrey Berlin: Springer-Verlag.
- Panero, J. L. & B. S. Crozier. 2003. Primers for PCR amplification of Asteraceae chloroplast DNA. *Lundellia* 6: 1-9.
- Panero, J. L., R. K. Jansen & J. A. Clevinger. 1999. Phylogenetic relationships of subtribe Ecliptinae (Asteraceae: Heliantheae) based chloroplast DNA restriction. *American Journal of Botany* 86: 413-427.

- Plovanich, A. E. & J. L. Panero. 2004. A phylogeny of the ITS and ETS for *Montanoa* (Asteraceae: Heliantheae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 815-821.
- Rambaut, A. & A. J. Drummond 2007. Tracer, Version 1.5 edn. <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Rauscher, J. T. 2002. Molecular phylogenetics of the Espeletia complex (Asteraceae): evidence from nrDNA ITS sequences on the closest relatives of an Andean adaptive radiation. *American Journal of Botany* 89: 1074-1084.
- Robinson, H. 1981. A revision of tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 51: 1-102.
- Robinson, H., A. M. Powell, R. M. King & J. F. Weedin. 1981. Chromosome Numbers in Compositae, XII: Heliantheae. *Smithsonian Contributions to Botany* 52: 1-28.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. *Bioinformatics* 30:1312-1313.
- Strother, J. L. 1991. Taxonomy of *Complaya*, *Elaphandra*, *Iogeton*, *Jefea*, *Wamalchitamia*, *Wedelia*, *Zexmenia*, and *Zyzyxia* (Compositae-Heliantheae-Ecliptinae). *Systematic Botany Monographs* 33: 1-86.
- Strother, J. L. & J. L. Panero. 1994. Chromosome Studies: Latin American Compositae. *American Journal of Botany* 81: 770-775.
- Stuessy, T. F. 1977. Heliantheae: systematic review. Pp. 621-671 in: *The Biology and Chemistry of the Compositae*, eds. V. H. Heywood, J. B. Harbone, B. L. Turner London/New York: Academic Press.
- Stuessy, T. F. & J. E. Arriagada. 1993. Chromosome counts in *Clibadium* (Compositae, Heliantheae) from Latin America. *Brittonia* 45: 172-176.

Stuessy, T. F. & H. Liu. 1983. Anatomy of pericarp of *Clibadium*, *Desmanthodium* and *Ichthyothere* (Compositae, Heliantheae) and systematic implications. *Rhodora* 83: 213-227.

White, T. J., T. Bruns, S. Lee & J. Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenies. Pp. 315-322 in: *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications* eds. M. Innis, D. Gelfand, J. Sninsky, T. White San Diego: Academic Press.

CAPÍTULO 4:

**A filogenia e história evolutiva da inflorescência em *Riencourtia* Cass.
(Ecliptinae, Heliantheae, Asteraceae) e gêneros relacionados¹**

¹ Trabalho fomentado pelo programa PDSE-CAPES, processo 18686-12-5, junto à University of Texas, Austin, com orientação do Dr. Jose L. Panero.

Resumo—Ecliptinae é a maior das subtribos em Heliantheae, que apresenta a maioria dos seus táxons ocorrendo nos Neotrópicos. Os gêneros *Riencourtia*, *Clibadium* e *Lantanopsis* compartilham uma série de sinapomorfias morfológicas como capítulos disciformes e corolas com ductos resiníferos avermelhados, que ocorreram em um único evento na evolução de Ecliptinae, segundo dados de nrDNA. Este trabalho tem como finalidade principal testar a monofilia desses gêneros e averiguar a circunscrição das espécies em *Riencourtia*. Para isto foi gerada uma matriz com sequências de ITS e ETS para 52 terminais, sendo 38 deles constituídos por sequências inéditas para espécies de *Clibadium*, *Lantanopsis* e *Riencourtia*. Estes dados foram analisados por Inferência Bayesiana e Máxima Parcimônia. Além disto, foram conduzidas análises de reconstrução de caracter ancestral, segundo o critério de parcimônia, para área, hábito de crescimento e inflorescência. A monofilia de *Riencourtia*, *Clibadium* e *Lantanopsis* foi confirmada. Um valor de suporte, não confiável indica *Riencourtia* posicionada como grupo-irmão de *Clibadium*. As amostras das espécies *Riencourtia oblongifolia* e *Riencourtia tenuifolia* se posicionaram de forma parafilética. As espécies de *Clibadium* amostradas divergiram em dois clados bem suportados. Um destes clados agrupou apenas três espécies de distribuição restrita à América Central, e o outro clado agrupou 15 espécies, sendo a maioria delas de ocorrência sul-americana. Também foi observado que o agrupamento de capítulos em glomérulos ocorreu pelo menos quatro vezes durante a história evolutiva de *Clibadium*.

Palavras-chaves—taxonomia, evolução, reconstrução de caracter ancestral, *Clibadium*, *Lantanopsis*.

Abstract—Ecliptinae is the richest subtribe in Heliantheae, with most part of its taxons occurring in Neotropical Region. The genera *Clibadium*, *Riencourtia* and *Lantanopsis*

share some synapomorphic traits, such as the disciform capitula and the reddish resin duct in corolla. This work aims to test the monophyly of these three genera and test the circumscription of *Riencourtia*'s species. One matrix with sequences of ITS and ETS for 52 terminals was made and 38 terminals have new sequences produced for *Clibadium*, *Riencourtia* and *Lantanopsis*. Were performed analyses by Maximum Likelihood and Bayesian Inference using these data. Added to that, ancestral state reconstruction of area, habit and inflorescence was performed under maximum parsimony criterion. The phylogenetic analyses supported the monophyly of *Riencourtia*, *Clibadium* and *Lantanopsis*. The species of *Clibadium* that were sampled diverged in two well supported clades. One of them contains only three species endemic to the Central America. The second clade is composed by 15 species with most part of them occurring in Andean region of South America. Moreover, the analyses performed concluded that the cluster of heads that occurs in some *Clibadium* species is a homoplastic feature that originated at least four times in its evolution history.

Key-words—taxonomy, evolution, ancestral character reconstruction, *Clibadium*, *Lantanopsis*.

INTRODUÇÃO

Ecliptinae é a maior das 14 subtribos de Heliantheae *sensu stricto*, apresentando 49 gêneros e cerca de 410 espécies, distribuídas principalmente nos Neotrópicos (Panero 2007). A circunscrição desta subtribo é suportada, essencialmente, por filogenias com dados moleculares de DNA (Moraes 2004, Moraes *et al.* 2007, Panero *et al.* 1999). Morfologicamente, Ecliptinae é caracterizada, por apresentar cípselas de parede não estriada, base não estipitada, anteras negras, ramos do estilete com papilas formando duas linhas marginais, flores do disco e do raio geralmente com as mesmas

cores (brancas ou amarelas), e corola com feixes vasculares com ductos geralmente descoloridos (Panero 2007, Panero *et al.* 1999).

Dentro da subtribo, existe um grupo de gêneros peculiar por apresentar feixes vasculares com ductos resiníferos avermelhados, capítulos disciformes frequentemente agrupados em glomérulos e cipselas geralmente com um apêndice curvado para face abaxial. Dados de nrDNA nuclear indicam que essas características originaram-se de forma homóloga dentro de Ecliptinae (CAPÍTULO 3). Este pequeno grupo é formado por *Clibadium* L. (ca. 26 espécies), *Lantanopsis* C.Wright ex Griseb. (ca. 3 espécies) e *Riencourtia* Cass. (4 espécies) (FIG. 29A-K).

O número de flores e brácteas em cada capítulo é um dos caracteres morfológicos mais utilizados para se reconhecer esses gêneros (Barroso *et al.* 1991, Funk 1991, Panero 2007). *Riencourtia* e *Lantanopsis*, em comparação a outros gêneros de Ecliptinae apresentam uma notável redução no número de flores por capítulo. Esta redução no número de flores é mais extrema em *Lantanopsis*, que apresenta no máximo duas flores estaminadas e apenas uma pistilada, enquanto que em *Riencourtia* ocorrem de quatro a nove flores estaminadas e apenas uma pistilada. Os capítulos nesses dois gêneros são sempre agrupados em glomérulos e apresentam geralmente dois pares de brácteas involucrais dispostas de forma decussada (FIG. 29A-B, E-H).

Em *Clibadium*, o número de flores estaminadas pode variar de três a 24 enquanto que o número de flores pistilada três a 40. A espécie com o menor capítulo, *Clibadium microcephalum* apresenta apenas três flores pistiladas e três flores estaminadas (Arriagada 2003). O número de cada tipo de flor por capítulo também é muito importante para se reconhecer as seções e os subgêneros em *Clibadium* (Arriagada 2003). Além de apresentar maior porte e hábito lenhoso, muitas espécies de

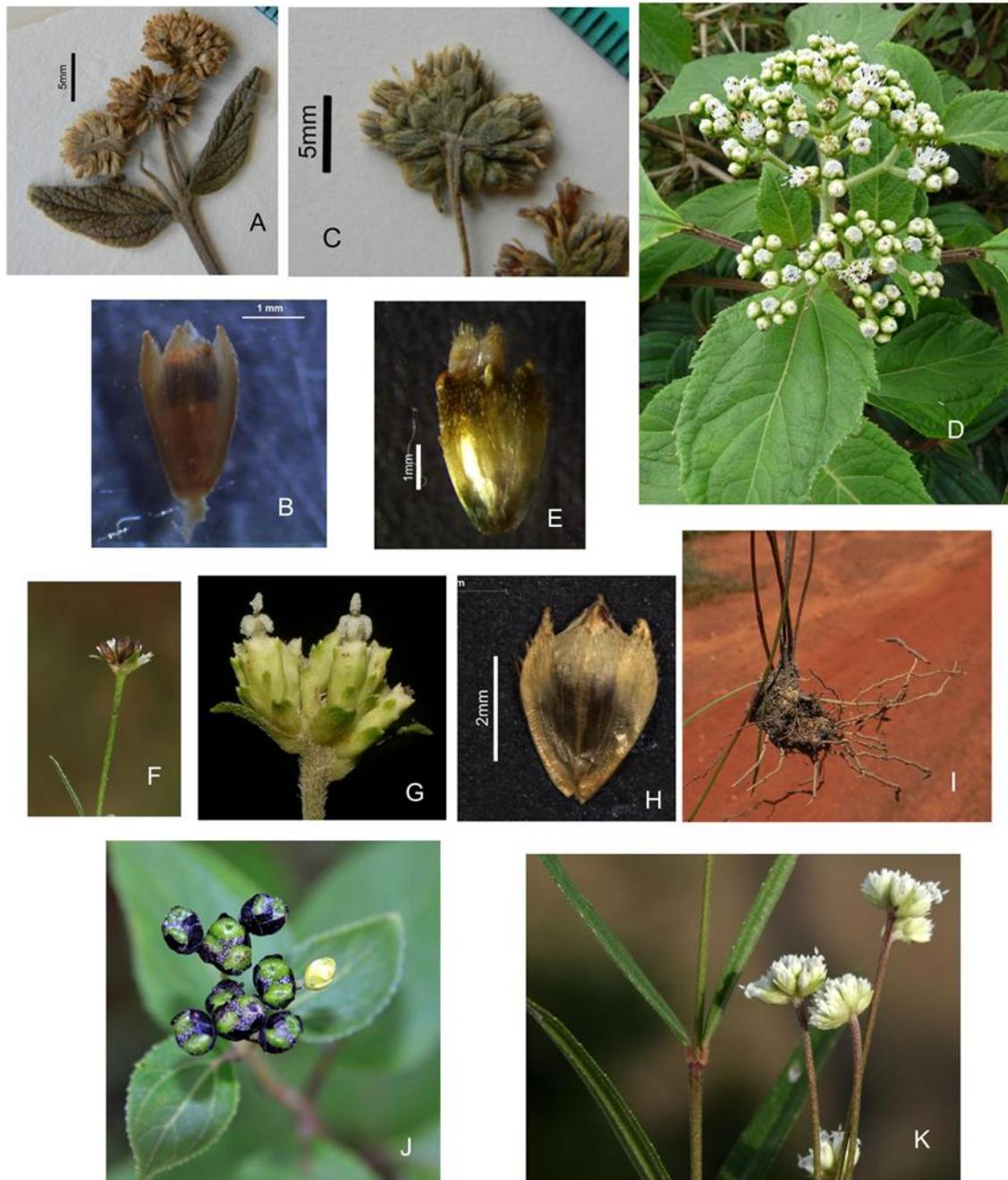


FIG. 29: Aspectos morfológicos de *Riencourtia* e gêneros de Ecliptinae filogeneticamente próximos: **A-B** *Lantanopsis hofmanii*. **A.** Arranjo de capítulos. **B.** Capítulo. **C.** Glomérulo de capítulos em *Clibadium anceps*. **D.** Sinflorescência em *Clibadium erosum* (foto: Areces, disponível em <http://floraelverde.catec.upr.edu>). **F-G.** Glomérulo de capítulos. **F.** *Riencourtia tenuifolia* [Foto: Henrique Moreira]. **G.** *Riencourtia oblongifolia* [Foto: Moises Mendoza]. **H.** Cipsela dentro de capítulo em *Riencourtia pedunculosa*, **I.** Xilopódio em *R. tenuifolia*. **J.** Cipselas dentro de capítulo em *Clibadium armanii* [foto: Marcelo Kulmann]. **K.** Glomérulo de capítulos em *Riencourtia oblongifolia* [foto: Henrique Moreira].

Clibadium não apresentam os capítulos agrupados em glomérulos (FIG. 29D, J) como em *Riencourtia* e *Lantanopsis*.

A drástica redução do número de flores dos capítulos, simultânea a um adensamento dessas estruturas nas sinflorescências, não é um fenômeno raro em Asteraceae e está presente em diversas tribos (Harris 1999, Katinas *et al.* 2008). Na tribo Vernonieae o agrupamento dos capítulos em glomérulos ou capítulos de segunda ordem (sincefalia), ocorre em oito das 21 subtribos tribos reconhecidas (Bringel Jr. *et al.* 2011, Keeley & Robinson 2009). O fenômeno da sincefalia teria ocorrido pelo menos três ou quatro vezes ao longo da evolução dos táxons neotropicais desta tribo (Loeuille 2011). Na subtribo Helianthinae (Heliantheae), o agrupamento combinado à redução dos capítulos também ocorreu pelo menos três vezes durante a história evolutiva deste táxon (Schilling & Panero 2011), sendo presente em *Lagascea* Cav., *Calanticaria* (B.L.Rob. & Greenm.) E.E.Schill. & Panero e em um pequeno grupo de *Aldama* La Llave, reconhecido anteriormente como *Alvordia* Brandege (Carter 1964, Harris 1994, González Elizondo *et al.* 2000). Em Nassauviinae (Mutiseae), o adensamento de capítulos teria ocorrido provavelmente duas vezes estando presente nos gêneros *Moscharia* Ruiz & Pav., *Nassauvia* Commers. ex Juss., *Polyachyrus* Lag. e *Triptilion* Ruiz & Pav. (Katinas *et al.* 2008).

O presente trabalho apresenta como proposta, testar a monofilia de *Riencourtia*, *Lantanopsis* e *Clibadium*, sendo dada ênfase em *Riencourtia*, a fim de suportar a circunscrição das espécies (Capítulo 1). Outro objetivo é traçar a história evolutiva das características de hábito e do adensamento dos capítulos em glomérulos, nesses três gêneros além de se traçar hipóteses fitogeográficas a serem testadas em trabalhos futuros.

MATERIAL E MÉTODOS

Amostragem—Foram amostradas 18 espécies de *Clibadium* (66,7% do total de espécies), quatro espécies de *Riencourtia* (100%) duas espécies de *Lantanopsis* (66,7%), somando 24 espécies dos três gêneros (TABELA 1). Cada espécie de *Riencourtia* foi representada por pelo menos três acessos provenientes de populações distintas. A espécie *Riencourtia pedunculosa* (Rich.) Pruski foi representada por espécimes de todos os morfotipos descritos anteriormente (CAPÍTULOS 1-2). Os binômios *Riencourtia longifolia* Baker (= *Riencourtia tenuifolia* Gardner) e *Riencourtia angustifolia* Gardner (= *Riencourtia oblongifolia* Gardner) apesar de serem considerados como sinônimos, também foram representados na amostragem por espécimes que apresentam morfotipos muito semelhantes aos encontrados nos exemplares tipos das supostas espécies. Os espécimes que apresentam tais morfotipo estão indicados na TABELA 6, sendo que um desses espécimes (Bringel & Borges 1029) foi coletado na mesma região de coleta dos exemplares tipos de *R. longifolia*.

Os grupos irmãos ao clado de *Riencourtia*, *Clibadium* e *Lantanopsis* foram definidos com base nos trabalhos de Panero *et al.* (1999), Moraes (2004) e nos resultados apresentados no capítulo anterior. *Otopappus* e *Oblivia* foram escolhidos como grupos externos. Ao total, a amostragem apresenta 20 acessos provenientes de material de herbário, 17 acessos provenientes de folhas conservadas em sílica gel e 15 acessos utilizados já apresentavam sequência depositadas no Genbank (TABELA 6).

TABELA 6. Informações sobre táxons amostrados. [ma=morfotipo de *Riencourtia angustifolia*, ml=morfotipo de *Riencourtia longifolia*, mp=morfotipo padrão em *Riencourtia pedunculosa*, m1=morfotipo 1 em *R. pedunculosa* e m2=morfotipo 2 em *R. pedunculosa*; H=amostras que tiveram DNA extraído a partir de material de herbário, C=amostras que tiveram DNA extraído a partir de material coletado em campo].

Espécie	N° de coleta ou acesso no GenBank	Coleção	Informações de coleta	Marcadores amostrados	Extração
<i>Baltimora recta</i> L.	AY303403, AY303465	GenBank	—	ITS+ETS	—
<i>Blainvillea rhomboidea</i> Cass.	AY303404, AY303466	GenBank	—	ITS+ETS	—
<i>Clibadium anceps</i> Greenm.	Pounds et al. 65	OS	Costa Rica, Monte Verde, 7500-1600m alt.	ITS	H
<i>Clibadium arboreum</i> Donn.Sn.	Beaman et al. 6088	TEX	México, Veracruz, Santiago Tuxtla, 600m alt.	ITS+ETS	H
<i>Clibadium armanii</i> (Balb.) Sch. Bip. ex O.E. Schulz	Bringel et al. 851	CEN, UB	Brasil, Distrito Federal, 936m alt.	ITS+ETS	C
<i>Clibadium cf. micranthum</i>	McDaniel et al. 32843	TEX	Peru, Loreto, Maynas, 90m alt.	ITS	H
<i>Clibadium divaricatum</i> S.F.Blake	Grahan & Vigo 824	NY	Peru, Purus, Rio Curanja	ITS+ETS	H
<i>Clibadium eggersii</i> Hieron.	Brandbygen & Jorgensen 42799	NY	Equador, Manabi, 400m alt.	ITS+ETS	H
<i>Clibadium eggersii</i> Hieron.	Delprete et al. 5114	NY	Costa Rica, San Jose, 300-500m alt.	ITS	H
<i>Clibadium erosum</i> (Sw.) DC.	Liogier & Martorell s.n.	NY	Porto Rico, Cerro Maravilla, 1000m alt.	ITS	H
<i>Clibadium glabrescens</i> S.F. Blake	Arriagada 153	OS	Costa Rica, Puntarenas, Rincon de Osa, 100m alt.	ITS+ETS	H

Espécie	N° de coleta ou acesso no GenBank	Coleção	Informações de coleta	Continuação...	
				Marcadores amostrados	Extração
<i>Clibadium glomeratum</i> Greenm.	Arriagada 153	OS	Costa Rica, Puntarenas, Rincon de Osa, 100m alt.	ITS+ETS	H
<i>Clibadium laxum</i> S.F. Blake	AY303406, AY303468	GenBank	—	ITS+ETS	—
<i>Clibadium leiocarpum</i> Steetz	Arriagada 161	OS	Costa Rica, San Jose, 2420m alt.	ITS	H
<i>Clibadium microcephalum</i> S.F.Blake	Neil et al. 5889	NY	Equador, Pastaza, 1200m alt.	ITS+ETS	H
<i>Clibadium pentaneuron</i> S.F.Blake	Arriagada 300	NY	Colômbia, Cundinamarca, 1905 m alt.	ITS+ETS	H
<i>Clibadium peruvianum</i> Poepp. ex DC.	Beck 6576	NY	Peru, Prov. Ichilo, Santa Cruz.	ITS	H
<i>Clibadium sprucei</i> S.F. Blake	Luteyn & Cotton 11197	OS	Equador, Morona-Santiago, 2800-3100m alt.	ITS+ETS	C
<i>Clibadium surinamense</i> L.	Panero	US	Venezuela	ITS+ETS	H
<i>Clibadium sylvestre</i> (Aubl.) Baill	Arriagada 135-C	OS	Costa Rica, Puntarenas.	ITS	H
<i>Clibadium trianae</i> (Hieron.) S.F.Blake	Ollgard et al. 98131	NY	Equador, Carchi, 3150-3050m alt.	ITS	H
<i>Lantanopsis hispidula</i> C. Wright ex Griseb.	Clase et al. 4306	MO	Republica Dominicana, Independencia, 1800m alt.	ITS+ETS	H
<i>Lantanopsis hoffmannii</i> Urb.	Pimentel et al. 800	TEX	Republica Dominicana. Cordillera Central. Prov. Peravia	ITS	H
<i>Lipochaeta integrifolia</i> (Nutt.) A. Gray	AY303428, AY303490	GenBank	—	ITS+ETS	—

Espécie	N° de coleta ou acesso no GenBank	Coleção	Informações de coleta	Continuação...	
				Marcadores amostrados	Extração
<i>Melanthera nivea</i> (L.) Small	AY303431, AY303493	GenBank	—	ITS+ETS	—
<i>Melanthera remyi</i> (A.Gray) W.L.Wagner & H.Rob.	AY169242	GenBank	—	ITS	—
<i>Oblivia mikanioides</i> (Britton) Strother	AY303433, AY303495	GenBank	—	ITS+ETS	—
<i>Otopappus epaleaceus</i> Hemsl.	AY303434, AY303497	GenBank	—	ITS+ETS	—
<i>Perymeniopsis ovalifolia</i> (A. Gray) H. Rob.	AY303438, AY303500	GenBank	—	ITS+ETS	—
<i>Perymenium jelskii</i> (Hieron.) S.F. Blake	AY303501, AY303439	GenBank	—	ITS+ETS	—
<i>Perymenium macrocephalum</i> Greenm.	AY303440, AY303502	GenBank	—	ITS+ETS	—
<i>Rensonia salvadorica</i> S.F. Blake	AY303441 AY303503	GenBank	—	ITS+ETS	—
<i>Riencourtia latifolia</i> Gardner	Bringel & Moreira 873	UB	Brasil, Tocantins, Pindorama, 568m alt.	ITS+ETS	C
<i>Riencourtia latifolia</i> Gardner	Bringel et al. 650	UB, CEN	Brasil, Goiás, Campinorte, 530m alt.	ITS+ETS	C
<i>Riencourtia latifolia</i> Gardner	Faria et al. 2284	UB	Brasil, Tocantins, Lajeado, 377m alt.	ITS+ETS	C
<i>Riencourtia oblongifolia</i> Gardner	Bringel & Moreira 718	CEN, UB	Brasil, Tocantins, Pindorama, 540m alt.	ITS+ETS	C

Espécie	N° de coleta ou acesso no GenBank	Coleção	Informações de coleta	Continuação...	
				Marcadores amostrados	Extração
<i>Riencourtia oblongifolia</i> Gardner	Bringel & Moreira 766	CEN, UB	Brasil, Goiás, Alto Paraíso, 1100m alt.	ITS+ETS	C
<i>Riencourtia oblongifolia</i> Gardner	Bringel 926	CEN, UB	Brasil, Distrito Federal, 915m alt.	ITS+ETS	C
<i>Riencourtia oblongifolia</i> Gardner – ma	Faria et al. 2254	UB	Brasil, Tocantins, Alvorada do Tocantins, 267m alt	ITS	C
<i>Riencourtia pedunculosa</i> (Rich.) Pruski – m1	Faria et al. 2306	CEN, UB	Brasil, Tocantins, Araguaína, 261m alt.	ITS+ETS	C
<i>Riencourtia pedunculosa</i> (Rich.) Pruski – mp	Silva et al. 3985	IBGE	Brasil, Tocantins, Ilha do Bananal, 190m alt.	ITS+ETS	H
<i>Riencourtia pedunculosa</i> (Rich.) Pruski – mp	Viana et al. 5224	BHCB	Brasil, Pará, Serra dos Carajás, ca. 500m alt.	ITS+ETS	C
<i>Riencourtia pedunculosa</i> (Rich.) Pruski – m2	Viana et al. 5250	BHCB	Brasil, Pará, Serra dos Carajás ca. 500m alt.	ITS+ETS	C
<i>Riencourtia pedunculosa</i> (Rich.) Pruski – mp	Viana et al. 5273	BHCB	Brasil, Pará, Serra dos Carajás ca. 500m alt.	ITS+ETS	C
<i>Riencourtia tenuifolia</i> Gardner – ml	Bringel & Borges 1029	CEN, UB	Brasil, Goiás, Cristalina, 1072m alt.	ITS+ETS	C
<i>Riencourtia tenuifolia</i> Gardner	Bringel & Moreira 728	CEN, UB	Brasil, Tocantins, Ponte Alta, Jalapão, ca. 300m alt.	ITS+ETS	C
<i>Riencourtia tenuifolia</i> Gardner	Bringel & Moreira 734	CEN, UB	Brasil, Tocantins, Mateiros, Jalapão, 444m alt.	ITS+ETS	C
<i>Riencourtia tenuifolia</i> Gardner	Bringel & Pastore 812	CEN, UB	Brasil, Goiás, Cavalcante, 1150m alt.	ITS+ETS	C
<i>Riencourtia tenuifolia</i> Gardner – ml	Bringel & Moreira 748	CEN, UB	Brasil, Goiás, Cavalcante, 1097m alt.	ITS	C

Espécie	N° de coleta ou acesso no GenBank	Coleção	Informações de coleta	Continuação...	
				Marcadores amostrados	Extração
<i>Riencourtia tenuifolia</i> Gardner	Faria et al. 2358	UB	Brasil, Bahia, Barreiras, Luiz Eduardo Magalhães, 754m alt.	ITS+ETS	C
<i>Tilesia baccata</i> (L.) Pruski	AY303445, AY303507	GenBank	—	ITS+ETS	—
<i>Wollastonia biflora</i> (Less.) DC.	AY303451, AY303513	GenBank	—	ITS+ETS	—
<i>Wollastonia montana</i> (Blume) DC.	JQ065017	GenBank	—	ITS	—

Extração, amplificação e sequenciamento—Amostras conservadas em sílica gel tiveram DNA total extraído segundo o protocolo descrito por Doyle & Doyle (1987), sendo introduzidas pequenas modificações. Amostras obtidas a partir de espécimes de herbário tiveram DNA extraído segundo metodologia descrita por DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Valencia, Califórnia, EUA) e purificado segundo protocolo desenvolvido por 1-step DNA Isolation (nexttec™ Biotechnologie GmbH, Hilgertshausen, Baviera Alemanha). Na amplificação do ITS (espaçador 1, gene rRNA 5.8s e espaçador 2), utilizou-se os primers ITS 7.5 desenvolvido por Plovanich & Panero (2004) e ITS5 e ITS4 desenvolvidos por White *et al.* (1990), enquanto que na amplificação do ETS, utilizou-se os primers 18s e Ast1 desenvolvidos Markos & Baldwin (2001).

Análises filogenéticas—As sequências obtidas tiveram seu cromatograma analisado e corrigido quando necessário usando o programa Geneious (Drummond *et al.* 2009). O alinhamento das sequências foi realizado com auxílio do software MUSCLE (Edgar *et al.* 2004), seguido por ajustes manuais. Foram feitas análises de Máxima Verossimilhança, e Inferência Bayesiana (IB).

Foi realizada a análise de Máxima Verossimilhança (MV), com a utilização do programa RaxML (Stamatakis 2014) conduzido segundo os critérios padrão do portal eletrônico CIPRES (Miller *et al.* 2010) na ferramenta RaxML Black Box, que utiliza como modelo de evolução GTR+G e como suporte estatístico 1.000 replicações de *bootstrap*.

Para a análise de IB os dados foram divididos em duas partições, referentes aos dados de ITS e ETS. Foi escolhido o modelo de evolução mais apropriado para cada partição com o auxílio do programa jModeltest 2 (Darriba *et al.* 2012, Guindon &

Gascuel 2003) utilizando-se como critério de escolha o parâmetro de informação de Akaike (AIC). A análise de IB foi conduzida em duas corridas, cada uma com quatro cadeias, em 10.000.000 de gerações, sendo amostradas numa frequência de 1.000. Foi constatada a convergência das duas corridas e o número de árvores descartadas como *burn-in* (20%) foi coerente com a análise do software Tracer 1.6 (Rambaut & Drummond 2007).

Análise de dados morfológicos e área—Dados morfológicos sobre o hábito dos táxons em Ecliptinae e arranjo dos capítulos em *Clibadium* foram preenchidos, juntamente com os dados geográficos em uma matriz formulada no programa Mesquite (Maddison & Maddison 2007), utilizando como fonte de dados, referências bibliográficas (Arriagada 2003, Panero 2008) e a base de dados *online* Compositae Global Checklist (Flann 2009). Foram amostradas de forma aleatória 500 das árvores 16.000 geradas por MCMC em IB, após a fase de *burn-in*. Dessas árvores, foi gerada uma árvore de consenso (50% *majority rule*) e posteriormente realizada uma reconstrução de estado ancestral (comando *Trace character over trees*) utilizando o critério de parcimônia.

RESULTADOS

O alinhamento resultou em uma matriz de 52 terminais com 1.034 pares de bases, sendo desses 454 variáveis e 299 parcimoniosamente informativos (TABELA 7). O marcador ITS mostrou-se mais informativo, no entanto, o ETS apresentou maior proporção de caracteres informativos por comprimento. Para o marcador ETS, 12 acessos não tiveram amplificação bem sucedida ou geraram sequências de difícil leitura.

TABELA 7. Dados das matrizes de alinhamento geradas com cada marcador [CV=caracteres variáveis, CPI=caracteres parcimoniosamente informativos, bp=pares de base].

Marcador	Tamanho da matriz (bp)	CV	CPI	CPI (%)	Modelo de evolução
ITS	660	275	187	28,3	SYM+G
ETS	374	179	112	29,9	TrN+G
ITS+ETS	1034	454	299	28,9	—

Para estes terminais os dados de ETS foram considerados como ausência de dados (missing=?). O alinhamento mostrou que todas as sequências de ITS geradas a partir das amostras do gênero *Riencourtia* apresentaram uma deleção de cinco ou seis bases na região do ITS2. O modelo de evolução mais apropriado, considerando-se o parâmetro AIC, foi o SYM+G para o ITS e o TrN+G para o ETS.

Foram obtidas algumas sequências com cópias polimórficas tanto para o ITS quanto para o ETS, que não foram utilizadas no alinhamento. Quando as cópias polimórficas variaram em um ou dois indels, foi possível inferir qual era a cópia ortóloga (FIG. 30A). Algumas amostras de *Riencourtia* apresentaram cromatograma com picos duplos, sugerindo hibridação (FIG. 30B).

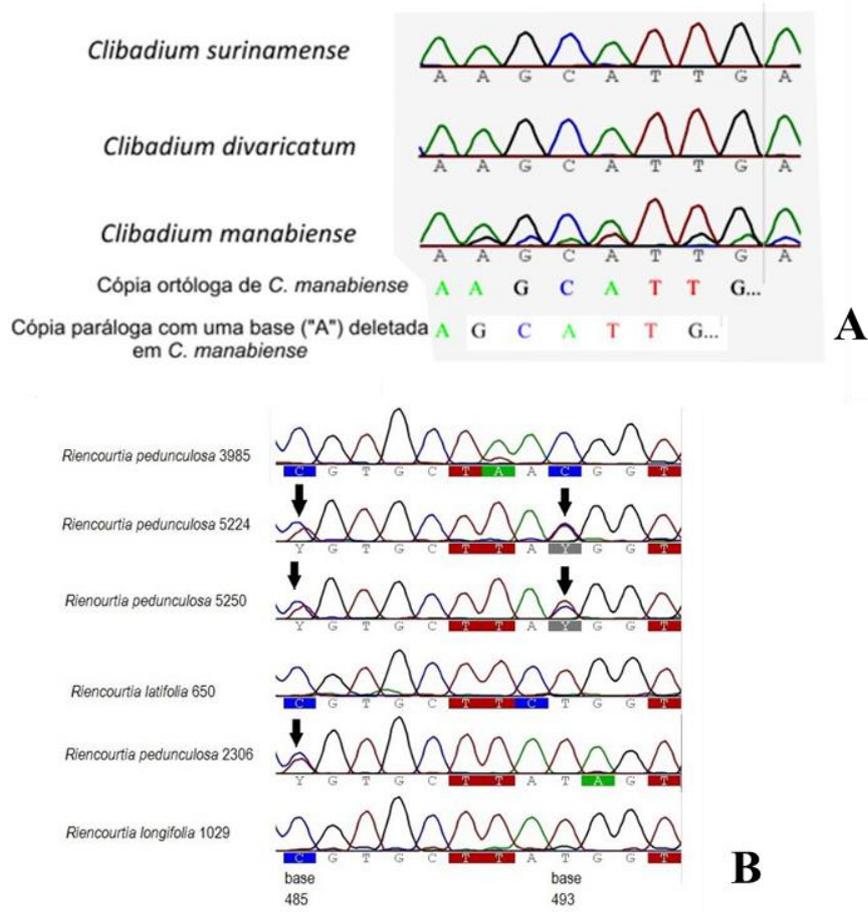


FIG. 30. Cromatogramas de algumas seqüências obtidas. **A.** Identificação de cópia paróloga em alinhamento com seqüências de ETS. **B.** Cromatogramas com picos duplos (seta) sugerindo hibridação em alinhamento com seqüências de ITS.

As análises de MV e IB não diferiram quanto à topologia, sendo observadas apenas diferenças nos valores de suporte. Todas as análises realizadas suportaram a monofilia dos gêneros *Lantanopsis*, *Clibadium* e *Riencourtia* (FIG. 31). O menor valor de suporte encontrado no clado com as duas espécies de *Lantanopsis* pode ser explicado em parte pelo fato de *Lantanopsis hoffmanii* não apresentar os dados de ETS.

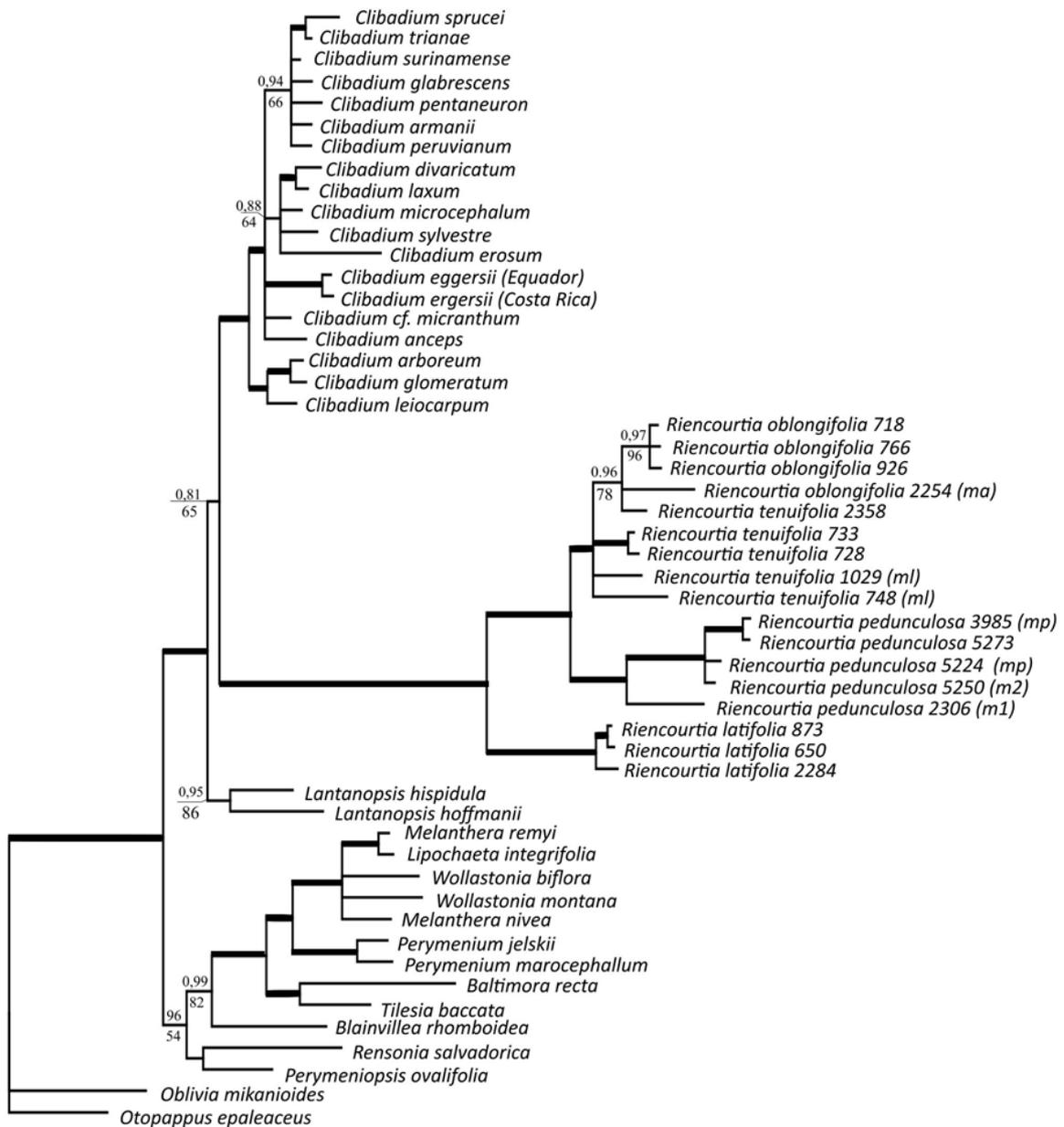


FIG. 31: Análise filogenética das espécies de *Riencourtia* e gêneros relacionados, baseada em dados de nrDNA (ITS+ETS). Árvore de consenso (50% *majority rule*) gerada por IB a partir de 16.000 árvores obtidas por duas corridas de 10^7 gerações em MCMC, excluindo-se as árvores da fase de *burn-in*. [Valores acima dos ramos representam probabilidades posteriores (PP) em IB, valores abaixo dos ramos representam *bootstrap* (%) da análise de MV, ramos espessados apresentam PP > 0,98 em IB e *bootstrap* > 80% em MV, números a direita dos táxons de *Riencourtia* representam nº de coleta dos diferentes acessos, ma=morfotipo de *Riencourtia angustifolia*, ml=morfotipo de *Riencourtia longifolia*, mp=morfotipo padrão em *Riencourtia pedunculosa*, m1=morfotipo 1 em *R. pedunculosa* e m2=morfotipo 2 em *R. pedunculosa*]

DISCUSSÃO

A topologia resultante da filogenia sugere o posicionamento de *Lantanopsis* como grupo-irmão de um clado formado por *Riencourtia* e *Clibadium*. Este resultado não era esperado devido ao hábito herbáceo aliado à extrema redução do número de flores pistiladas nos capítulos, serem características compartilhadas por *Lantanopsis* e *Riencourtia*. Estas características possivelmente existiam no ancestral comum desses três gêneros e em *Clibadium* teriam retornado ao estado de hábito lenhoso e com capítulos com maior número de flores, assim como ocorre em gêneros próximos como, por exemplo, *Rensonia* e *Perymeniopsis*. O valor de suporte relacionado ao posicionamento de *Clibadium* como gênero irmão de *Riencourtia* não é alto e é possível mudança na topologia deste grupo assim que forem adicionados dados de novos marcadores à filogenia. Contudo, a estreita relação dos três gêneros, permanece bem suportada com a adição de táxons infragenéricos, não amostrados anteriormente (CAPÍTULO 3).

Riencourtia—O gênero *Riencourtia*, que é típico de vegetações savânicas da América do Sul, além de ter sua monofilia confirmada com um alto valor de suporte, aparece em um ramo longo o que sugere muitas sinapomorfias adquiridas neste grupo. Isto provavelmente está relacionado com o fato de plantas herbáceas apresentarem uma taxa de substituição no ITS, mais a acelerada do que plantas as lenhosas perenes (Kay *et al.* 2006). Todas as amostras da espécie *Riencourtia latifolia* posicionam-se formando um único clado, fortalecendo o reconhecimento da espécie como natural. Esta espécie se posiciona como grupo-irmão de todas as outras espécies do gênero que formam outro clado, que também é bem suportado. Neste segundo clado, a espécie *Riencourtia*

pedunculosa, que geralmente ocupa áreas de savanas amazônicas e áreas de ecótono, separa-se das demais espécies que ocorrem em áreas de cerrado.

Todos os morfotipos identificados em *Riencourtia pedunculosa* (CAPÍTULOS 1-2), se agruparam no mesmo clado, justificando o reconhecimento desses morfotipos dentro da mesma espécie. Apesar disto, uma amostragem mais ampla de *R. pedunculosa* em estudos filogenéticos poderá corroborar a divisão da espécie em dois táxons infraespecíficos.

O clado que agrupa as espécies de Cerrado não é bem resolvido. Morfotipos semelhantes ao dos espécimes-tipo de *Riencourtia angustifolia* (= *Riencourtia oblongifolia*) e *Riencourtia longifolia* (= *Riencourtia tenuifolia*) se posicionaram de forma que corrobora o não reconhecimento desses binômios como espécies naturais, o que já era esperado (CAPÍTULO 1). As espécies *Riencourtia oblongifolia* e *Riencourtia tenuifolia* reconhecidas como espécies distintas também não divergiram em dois cladros separados. A amostra de *R. tenuifolia* 2358 posiciona-se em um clado onde estão todas as amostras de *R. oblongifolia*, indicando que as duas espécies não seriam naturais.

Filogenias com marcadores moleculares de múltiplas cópias, como são o ITS o ETS, podem ser problemáticas quando o mecanismo de evolução concertada não é capaz de homogeneizar mutações das diversas cópias, levando à formação de cópias parálogas (Álvarez & Wendel 2003). A hipótese de hibridação entre as espécies de *Riencourtia* também deve ser levada em consideração tendo em vista as sequências que apresentaram cromatograma com vários picos duplos, além da existência de espécimes que apresentam características morfológicas intermediárias (CAPÍTULO 1). A hipótese de hibridação, caso seja confirmada, poderia explicar a não divergência das espécies *R.*

oblongifolia e *R. tenuifolia*. Portanto, deve-se ter certo cuidado antes de formular decisões taxonômicas baseadas nos resultados da filogenia aqui apresentada.

Resultados preliminares baseados nos marcadores de cloroplasto *matK* e *ndhF* (FIG. 32) também indicam que *R. oblongifolia* e *R. tenuifolia* são espécies parafiléticas (ou polifiléticas). No entanto, a amostragem nesta análise é bem reduzida. Somado a isto valores de suporte baixos em alguns ramos além da falta de resolução impede conclusões mais precisas.

Estudos filogenéticos, desenvolvidos com a metodologia de relógio molecular estimaram que linhagens adaptadas ao Cerrado nas famílias Fabaceae e Melastomataceae divergiram das demais entre o final do Mioceno e o Plioceno, de forma coincidente com a época de dominância das gramíneas C₄ no bioma (Simon *et al.* 2009). Algumas linhagens desses grupos teriam se diferenciado em um período mais recente (no Quaternário), devido à influência da glaciação e aridez do clima, com a consequente expansão do Cerrado (Simon *et al.* 2009).

Os táxons (ou morfotipos) de *Riencourtia*, que são endêmicos de Cerrado apresentam frequentemente xilopódio (FIG. 24I), que é uma adaptação ao fogo. Além disto, as folhas nestas espécies são mais espessas e rígidas, com a epiderme abaxial com cutícula lisa (que provavelmente é mais espessada) e frequentemente apresentam estômatos encobertos na epiderme adaxial (CAPÍTULO 2). Embora este estudo não apresente uma análise datada por relógio molecular, é razoável supor que a linhagem de *Riencourtia* endêmica do Cerrado teria surgido entre o final do Mioceno e o Pleistoceno, assim como nas linhagens analisadas no estudo de Simon *et al.* (2009). Poucos estudos aplicaram a metodologia de relógios moleculares em filogenia na família Asteraceae (Baldwin & Sanderson 1998, Knope *et al.* 2012, Schilling *et al.*

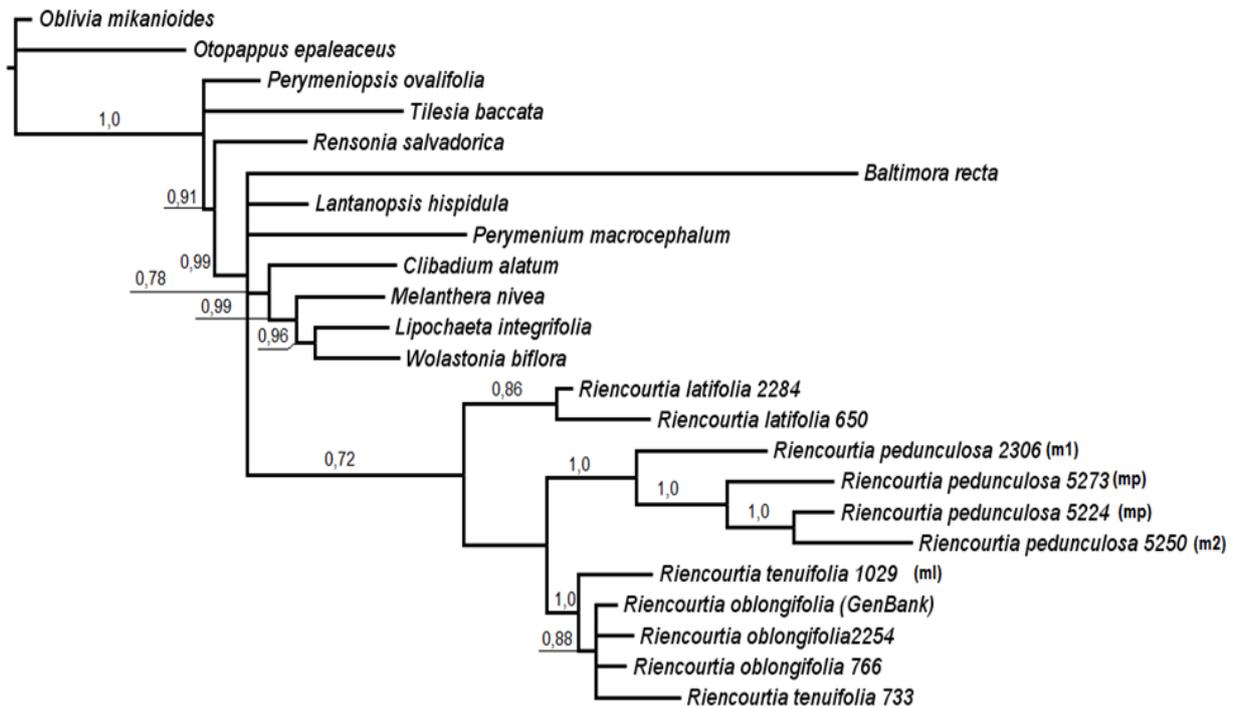


FIG. 32: Análise preliminar das espécies de *Riencourtia* e gêneros próximos¹, baseada em dados de cpDNA² (*matK*+*ndhF*). Árvore de consenso (70% *majority rule*) gerada por IB a partir de 16.000 árvores obtidas por duas corridas de 10⁷ gerações em MCMC, excluindo-se as árvores da fase de *burn-in*. [Valores sobre os ramos representam PP em IB, números a direita dos táxons de *Riencourtia* representam o n° de coleta dos diferentes acessos, ml=morfotipo de *Riencourtia longifolia*, mp=morfotipo padrão em *Riencourtia pedunculosa*, m1=morfotipo 1 em *R. pedunculosa* e m2=morfotipo 2 em *R. pedunculosa*].

¹ A análise de IB com dados de cpDNA foi conduzida da mesma forma que a análise de IB com dados de nrDNA descrita neste capítulo, com exceção do modelo de evolução aqui adotado que foi o GTR+I+G e os *gaps* que foram tratados como ausência de dados (*missing data*).

² As sequências dos marcadores *matK* e *ndhF* utilizadas nesta análise foram obtidas e alinhadas da mesma forma que as sequências de nrDNA, conforme a descrição neste capítulo, exceto os primers utilizados que foram os desenvolvidos por Panero & Crozier (2003). Algumas reações de PCR não foram bem sucedidas, gerando sequências incompletas. Este fato somado à reduzida amostragem dos táxons impedem que os resultados da análise sejam discutidos aqui com maior profundidade.

2013, Tremetsberger *et al.* 2013). Em Eupatorieae, que é uma tribo próxima de Heliantheae, foram estimadas divergências infragenéricas extremamente recentes (< 0,01-1,91 Ma) nos gêneros *Asanthus*, *Brickelliastrum* e *Steviopsis* que ocorrem na América do Norte (Schilling *et al.* 2013). Uma recente divergência da linhagem de Cerrado em *Riencourtia* poderia estar relacionada com a difícil distinção morfológica entre suas espécies.

Schilling & Panero (2011) supuseram que, linhagens derivadas de Helianthinae tiveram a mudança da forma de hábito lenhoso para o herbáceo, devido à influência da queda de temperatura e aridez climática, evidenciadas a partir do Plioceno, com a consequente expansão de ambientes savânicos e campestres. Caso futuramente seja confirmado em *Riencourtia* um tempo de divergência tão recente quantos aos encontrados em Eupatorieae (Schilling *et al.* 2013) é possível que o surgimento do gênero esteja relacionado com este mesmo fenômeno. Estudos baseados em marcadores de cloroplasto já indicavam que *Riencourtia* estava inserido em um clado politômico onde também se encontravam muitos dos gêneros de Ecliptinae que são endêmicos de florestas úmidas (Moraes 2004, Moraes *et al.* 2007).

Clibadium—O gênero *Clibadium* pode ser claramente dividido em dois clados bem suportados. Em um desses clados são encontradas apenas três espécies, *Clibadium leiocarpum*, *Clibadium arboreum* e *Clibadium glomeratum*. Todas essas espécies são endêmicas da Região Mesoamericana. O outro clado agrupa 15 espécies com padrões de distribuição variados (FIG.33).

Neste segundo clado a maior parte das espécies ocorre ao longo da América do Sul Andina, em vegetações florestais, situadas tanto em altitudes baixas, como em altitudes mais elevadas, chegando a alcançar 3.150 m de altitude em *Clibadium sprucei*.

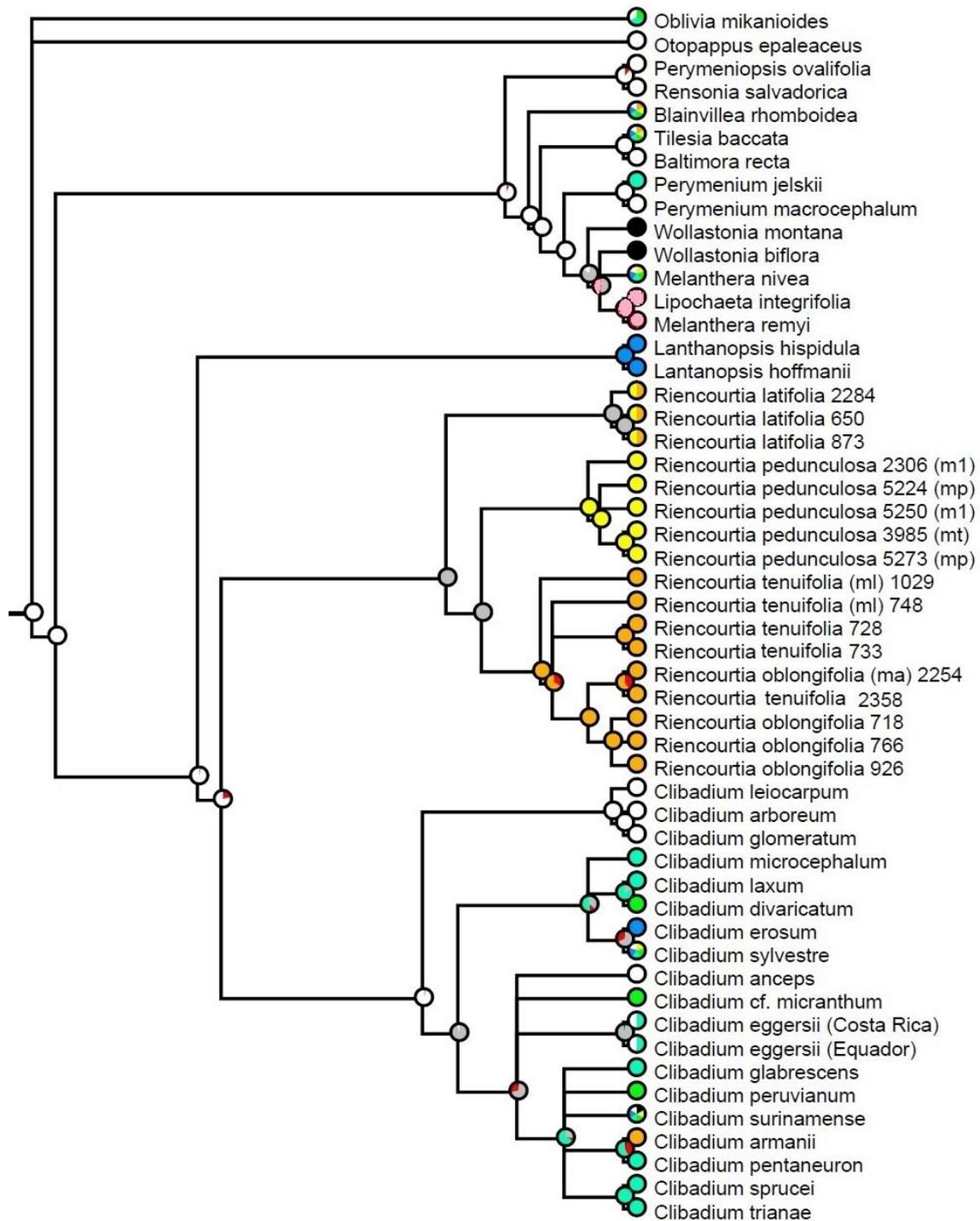


FIG. 33: Reconstrução de área ancestral em *Riencourtia* e gêneros filogeneticamente relacionados. Árvore de consenso (50% majority rule) gerada a partir de 500 árvores, que foram amostradas aleatoriamente na análise de IB (após fase de *burn-in*), e que tiveram área ancestral inferido segundo critério de parcimônia [branco=Mesoamérica, azul=Índias Ocidentais, azul claro= Norte da América Andina, verde=Centro e Sul da América Andina, amarelo=Guianas e Amazônia, laranja=cerrado (Brasil e Bolívia), rosa=Havaí, preto=Hemisfério Leste, vermelho=nós ausentes, cinza=dados em equívoco]

Nove espécies são endêmicas da América Andina, sendo seis restritas à porção Norte e três restritas à porção Central e Sul. A análise de área ancestral indicou que a espécie *Clibadium armanii*, que é endêmica do Cerrado, juntamente com *Clibadium surinamense* de ampla distribuição, provavelmente apresentam um ancestral comum oriundo do Norte da América Andina. O mesmo pode ter ocorrido com as espécies *Clibadium erosum* (Índias Ocidentais) e *Clibadium sylvestre* (ampla distribuição), no entanto, com uma probabilidade consideravelmente menor.

Estudos com táxons de diversas famílias, que utilizaram a metodologia de relógio molecular (Antonelli *et al.* 2009, Hughes & Eastwood 2006, Kay *et al.* 2005, Richardson *et al.* 2001, Särkinen *et al.* 2007) apontaram tempos de divergências que coincidem com o soerguimento da porção Norte dos Andes, dado entre o final do Mioceno (~12Ma) e o início do Plioceno (~4,5Ma) (Gregory-Wodzicki 2000, Hoorn *et al.* 2010). Em *Clibadium* provavelmente este evento geológico não contribuiu para o isolamento geográfico, da mesma forma como teria ocorrido em *Lupinus* (Fabaceae), que o ocorre em ambientes mais secos e de maior altitude, (Hughes & Eastwood 2006) ou em *Cyathostegia mathewsii* (Fabaceae) (Pennington *et al.* 2010) que ocorre em florestas estacionais decíduais de vales entre as cordilheiras Leste e Oeste dos Andes. Isto, porque, *Clibadium* é um gênero que ocorre geralmente em florestas tropicais úmidas, raramente alcançando altitudes a cima de 2.000 m. Além disto, existem poucas espécies micro-endêmicas no gênero, o que torna mais improvável o relacionamento do soerguimento dos Andes com a diversidade encontrada em um dos clados de *Clibadium*.

A análise executada indicou um provável ancestral de origem mesoamericana para *Clibadium*. No entanto, isto não deve ser considerado como uma inferência relevante, pois o resultado desta análise poderia ter sido diferente caso fosse escolhido

um grupo externo de origem sul-americana. Todas as inferências fitogeográficas abordadas neste trabalho, referentes não só a *Clibadium*, mas também *Riencourtia* e *Lantanopsis*, devem ser consideradas como hipóteses que serão testadas futuramente com a utilização da metodologia de relógio molecular e metodologias mais apropriadas para inferência de área ancestral.

Análise morfológica—A análise de caráter ancestral realizada não foi capaz de indicar de forma satisfatória a forma de hábito do ancestral comum mais recente compartilhado por *Clibadium*, *Lantanopsis* e *Riencourtia* (FIG. 34). No entanto, é possível que os gêneros *Rensonia* e *Perymeniopsis* estejam ligados de forma mais próxima ao clado desses três outros gêneros. Esta relação talvez não esteja evidenciada na topologia aqui apresentada, devido ao fato de não ter sido amostrada toda a subtribo (ver CAPÍTULO 3). *Rensonia* e *Perymeniopsis* apresentam hábito lenhoso. Caso seja confirmado futuramente que estes dois gêneros são mais próximos do clado de *Riencourtia*, *Clibadium* e *Lantanopsis*, a hipótese de um ancestral de hábito lenhoso para este grupo se concretize.

A análise de caráter ancestral indica que o agrupamento dos capítulos em glomérulos teria surgido quatro vezes ao longo da história evolutiva de *Clibadium* (FIG. 35). Schilling & Panero (2011) atribuíram o grande número de características homoplásticas nos capítulos de Helianthinae à pressão de seleção que provavelmente é exercida pela intensa predação das cipselas.

O denso arranjo de capítulos encontrado em *Riencourtia* e *Lantanopsis* aparenta apresentar vantagens quanto à proteção das flores contra a predação por larvas de insetos. Neste tipo de estrutura cada glomérulo de pequenos capítulos funcionaria com a

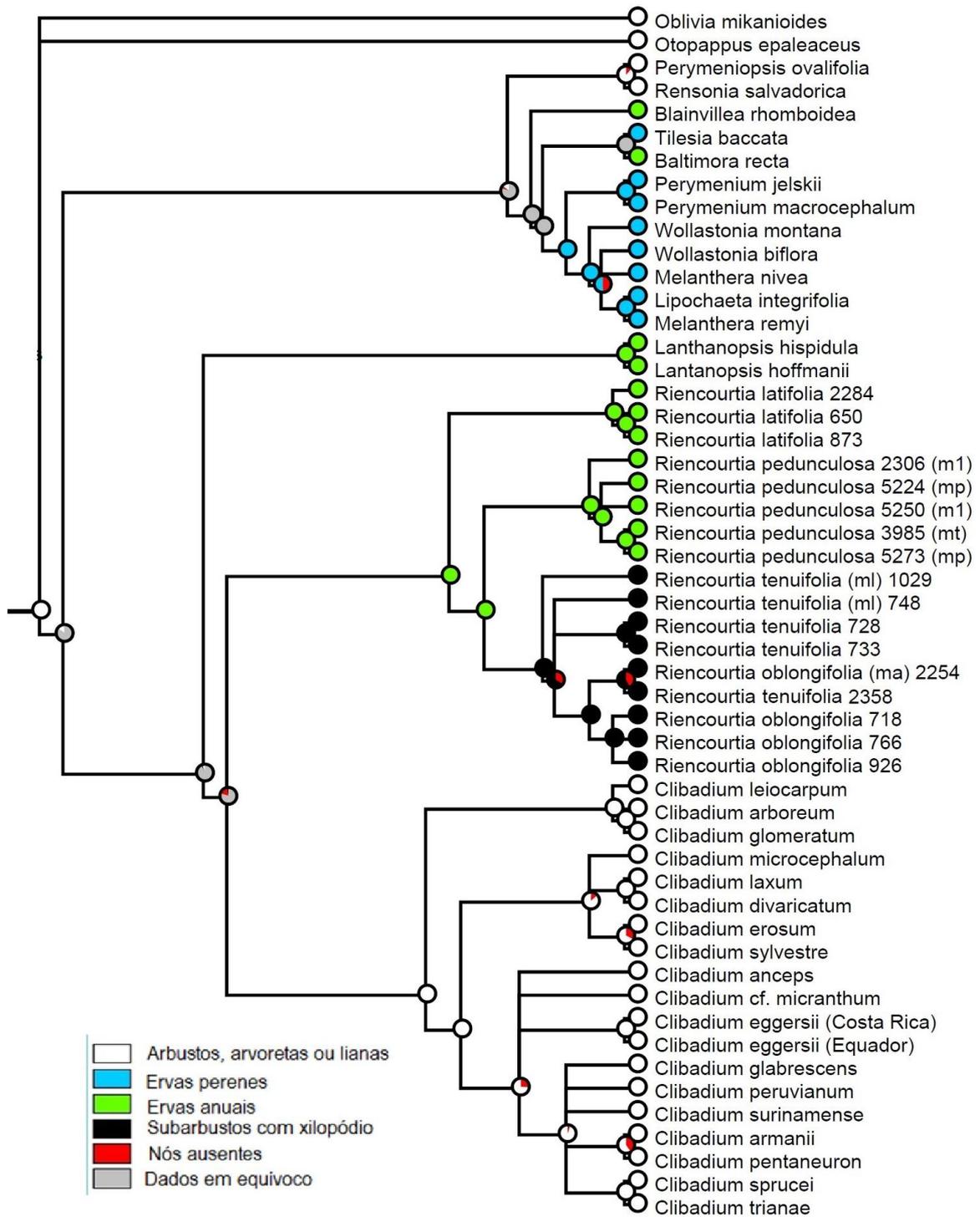


Figura 34: Reconstrução de estado ancestral de hábito em *Riencourtia* e gêneros filogeneticamente relacionados. Árvore de consenso (50% *majority rule*) gerada a partir de 500 árvores, que foram amostradas aleatoriamente na análise de IB (após fase de *burn-in*), e que tiveram estado de carácter ancestral inferido segundo critério de parcimônia.

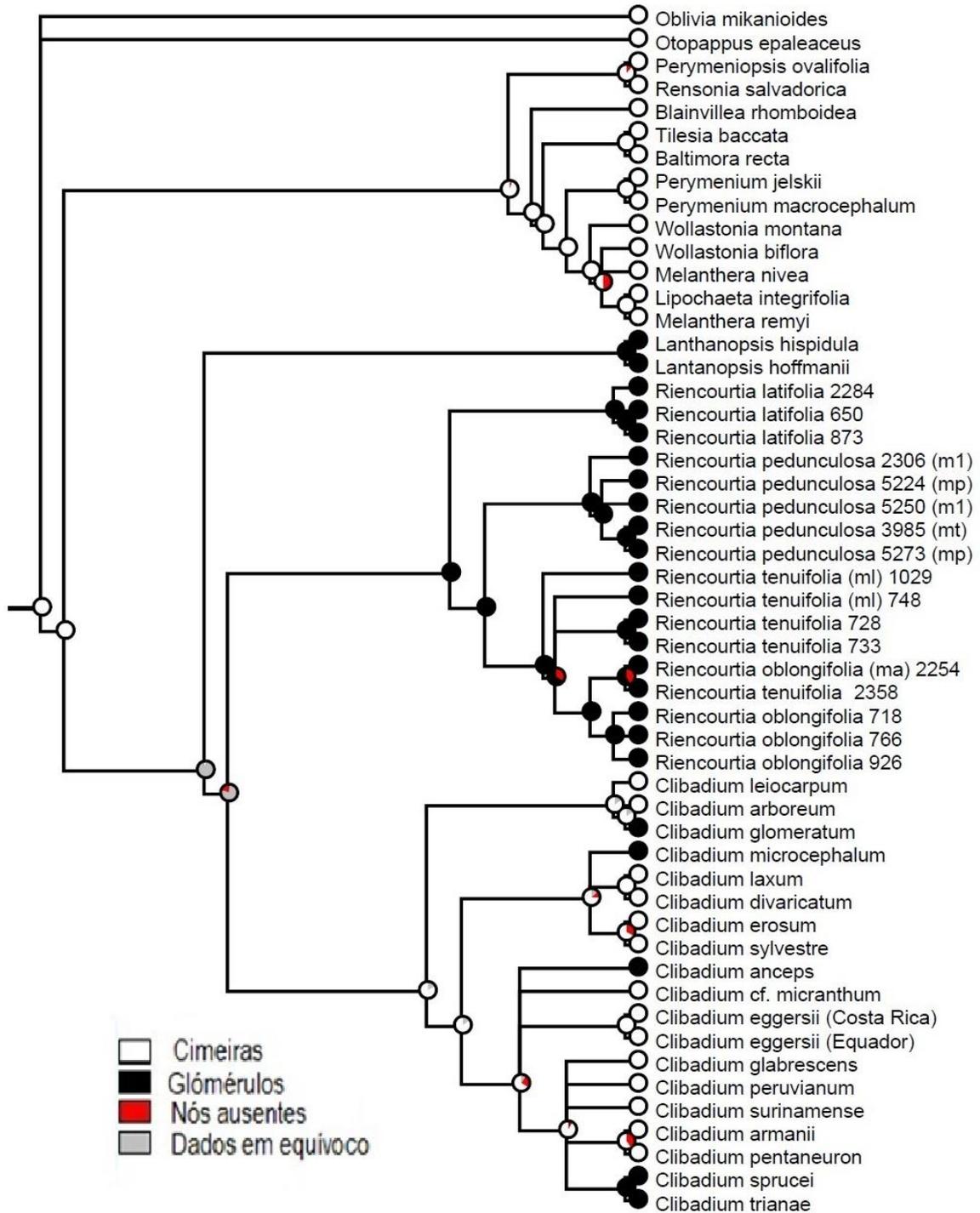


FIG. 35: Reconstrução de estado ancestral da inflorescência em *Riencourtia* e gêneros filogeneticamente relacionados. Árvore de consenso (50% *majority rule*) gerada a partir de 500 árvores, que foram amostradas aleatoriamente na análise de IB (após fase de *burn-in*), e que tiveram estado de carácter ancestral inferido segundo critério de parcimônia.

mesma capacidade de atração de polinizadores encontrada em um capítulo comum, mas com a vantagem de ter cada flor pistilada bem protegida por quatro brácteas geralmente de consistência escariosa. Um efeito semelhante ocorreria nas espécies de *Clibadium* com capítulos em glomérulos, com a diferença de que o capítulo apresentaria mais de duas flores pistiladas.

Outra possível vantagem presente em *Clibadium*, *Lantanopsis* e *Riencourtia* seria apresentar as flores com gineceu fértil menos atrativas a insetos, devido à ausência de nectário e de corola liguliforme. Em *Riencourtia* e *Lantanopsis* a flor estaminada é mais atrativa (apresentando nectário) e se projeta acima do nível das brácteas durante a antese devido ao desenvolvimento do ovário, enquanto as flores estaminadas férteis permanecem com a cipsela (ou ovário) protegida pelas brácteas, mesmo após a dispersão do fruto (FIG. 29-H).

Embora *Clibadium* não apresente todas estas supostas vantagens, é possível observar algumas outras características, que funcionariam como adaptações. Muitas espécies de *Clibadium* apresentam cipselas e/ou brácteas involucrais suculentas, provavelmente facilitando a dispersão por aves (Arriagada 2003). Também existem registros de espécies que apresentam o composto neurotóxico ichthyotherol (álcool poliacetilênico ou acetato de cunaniol), sendo que a espécie *Clibadium sylvestre* é amplamente utilizada como veneno para peixe (Arriagada 1995, Costa *et al.* 2006, Czerson *et al.* 1979, Quilliam & Stables 1968). É possível que ichthyotherol ou outros compostos similares também ajam como um repelente a insetos, no entanto, são necessários mais estudos para se comprovar este fato.

CONCLUSÃO

O presente trabalho comprova a monofilia dos gêneros *Clibadium*, *Riencourtia* e *Lantanopsis* (este com menor suporte) e a estreita relação filogenética entre eles. Levando-se em consideração a revisão taxonômica do gênero *Riencourtia* em andamento, os resultados aqui apresentados corroboram a circunscrição das espécies *R. latifolia* e *R. pedunculosa*, entretanto a distinção das espécies *R. tenuifolia* e *R. oblongifolia* não foi suportada. Uma conclusão mais precisa e definitiva sobre a monofilia destas duas espécies ainda carece de estudos com uma amostragem maior de espécie e que sejam capazes de averiguar a ocorrência de hibridação entre as espécies de *Riencourtia*. Para isto, uma nova filogenia com os mesmos dados de ITS e ETS, poderia trazer contribuições significantes caso os as sequências sejam clonadas. Da mesma forma, uma filogenia bem suportada e com boa resolução com dados de cpDNA, auxiliaria na confirmação da monofilia das espécies *R. oblongifolia* e *R. tenuifolia*, além de auxiliar na identificação de possíveis híbrido entre as espécies de *Riencourtia*.

O gênero *Clibadium* diverge em um clado com três espécies de distribuição mesoamericana e outro clado mais diverso, que apresenta a maioria das espécies ocorrendo em áreas úmidas da América Andina. O agrupamento de capítulos em glomérulos ocorreu pelo menos quatro vezes durante a história evolutiva de *Clibadium*. Outras hipóteses evolutivas e fitogeográficas deverão ser corroboradas em estudos futuros com metodologias mais elaboradas e com a estimativa do tempo de divergência entre as linhagens deste grupo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Álvarez, I. & J. F. Wendel. 2003. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 417–434.
- Antonelli, A., J. A. A. Nylander, C. Persson & I. Sanmartín. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 9749-9754.
- Arriagada, J. E. 1995. Notes on economic plantas: Ethnobotany of *Clibadium* L. (Compositae, Heliantheae) in Latin America. *Economic Botany* 49: 328-330.
- Arriagada, J. E. 2003. Revision of the genus *Clibidium* (Asteraceae, Heliantheae). *Brittonia* 55: 245-301.
- Baldwin, B. G. & M. J. Sanderson. 1998. Age and rate of diversification of the Hawaiian silversword alliance (Compositae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95: 9402-9406.
- Barroso, G. M., A. L. Peixoto, C. L. F. Ichaso, C. G. Costa, E. F. Guimarães & H. C. Lima. 1991. *Sistemática de Angiospermas do Brasil*, vol. 3. Viçosa: Editora Universitária UFV.
- Bringel Jr., J. B. A., J. N. Nakajima & H. Robinson. 2011. *Allocephalus gamolepis* a new genus and species of Dipterocypselinae (Vernonieae, Asteraceae) from Central Brazil. *Systematic Botany* 36: 785-788.
- Carter, A. M. 1964. The genus *Alvordia* (Compositae) of a Baja California, Mexico. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 30: 157-174.
- Costa, E. A., F. F. Rocha, M. L. B. Torres, C. Souccar, T. C. M. De Lima, A. J. Lapa & M. T. R. Lima-Landman. 2006. Behavioral effects of a neurotoxic compound

- isolated from *Clibadium surinamense* L (Asteraceae). *Neurotoxicology and Teratology* 28: 349-353.
- Czerson, H., F. Bohlmann, T. F. Stuessy & N. H. Fischer. 1979. Sesquiterpenoid and acetylenic constituents of some *Clibadium* species. *Phytochemistry* 18: 257-260.
- Darriba, D., G. L. Taboada, R. Doallo & D. Posada. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- Doyle, J. J. & J. L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*: 11-15.
- Drummond, A. J., B. Ashton, M. Cheung, J. Heled, M. Kearse, R. Moir, S. Stones-Havas, T. Thierer & A. Wilson. 2009. Geneious, version 4.8.5 <http://www.geneious.com>.
- Edgar, R. C., R. M. Drive & M. Valley. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792-1797.
- Flann, C. 2009. Global Compositae Checklist <http://compositae.landcareresearch.co.nz/-Default.aspx>. abr. 2014.
- Funk, V. A. 1991. The Compositae of the Guianas, I: Heliantheae (Heliantheae, Tageteae, Coreopsideae). *Rhodora* 93: 256-267.
- González Elizondo, M. S., M. González Elizondo & J. Rzedowski. 2000. Nuevas especies de *Viguiera* (Compositae, Heliantheae) del estado de Durango, México. *Acta Botanica Mexicana* 53: 35-48.
- Gregory-Wodzicki, K. M. 2000. Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin* 112: 1091-1105.
- Guindon, S. & O. Gascuel. 2003. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood. *Systematic Biology* 52: 696-704.

- Harris, E. M. 1994. Developmental evidence for the derivation of syncephalia in *Lagascea* (Heliantheae, Asteraceae). *American Journal of Botany* 81: 1139-1148.
- Harris, E. M. 1999. Capitula in the Asteridae: A widespread and varied phenomenon. *Botanical Review* 65: 348 - 369.
- Hoorn, C., F. P. Wesselingh, H. ter Steege, M. A. Bermudez, A. Mora, J. Sevink, I. Sanmartín, A. Sanchez-Meseguer, C. L. Anderson, J. P. Figueiredo, C. Jaramillo, D. Riff, F. R. Negri, H. Hooghiemstra, J. Lundberg, T. Stadler, T. Särkinen & A. Antonelli. 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* 330: 927-931.
- Hughes, C. & R. Eastwood. 2006. Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 10334–10339.
- Katinas, L., J. V. Crisci, R. S. Jabaily, C. Williams, J. Walker, B. Drew, J. M. Bonifacino & K. J. Sytsma. 2008. Evolution of secondary heads in Nassauviinae (Asteraceae, Mutisieae). *American Journal of Botany* 95: 229-240.
- Kay, K., J. Whittall and S. Hodges. 2006. A survey of nuclear ribosomal internal transcribed spacer substitution rates across angiosperms: an approximate molecular clock with life history effects. *BMC Evolutionary Biology* 6: 36.
- Kay, K. M., P. A. Reeves, R. G. Olmstead & D. W. Schemske. 2005. Rapid speciation and the evolution of hummingbird pollination in neotropical *Costus* subgenus *Costus* (Costaceae): evidence from nrDNA ITS and ETS sequences. *American Journal of Botany* 92: 1899-1910.

- Keeley, S. C. & H. Robinson. 2009. Vernonieae. Pp. 439-469 in: *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*, eds. V. A. Funk, A. Susanna, T. F. Stuessy, J. G. Baker Vienna: IAPT.
- Knope, M. I., C. W. Morden, V. A. Funk & T. Fukami. 2012. Area and the rapid radiation of Hawaiian *Bidens* (Asteraceae). *Journal of Biogeography* 39: 1206–1216.
- Loeuille, B. 2011. Towards a phylogenetic classification of Lychnophorinae (Asteraceae: Vernonieae). PhD thesis, São Paulo: Universidade de São Paulo.
- Maddison, W. P. & D. R. Maddison 2007. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.75.
- Markos, S. & B. G. Baldwin. 2001. Higher-level relationships and major lineages of *Lessingia* (Compositae, Astereae) based on nuclear rDNA internal and external transcribed spacer (ITS and ETS) sequences. *Systematic Botany* 26: 168–183.
- Miller, M. A.; W. Pfeiffer & T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*; 14 Nov. 2010; New Orleans.
- Moraes, M. D. 2004. Taxonomia e filogenia de *Dimerostemma*, e sua relação intergenérica na subtribo Ecliptinae (Asteraceae: Heliantheae). PhD thesis, Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- Moraes, M. D., J. L. Panero & J. Semir. 2007. Relações Filogenéticas na subtribo Ecliptinae (Asteraceae: Heliantheae). *Revista Brasileira de Biociências* 5: 705-707.
- Panero, J. L. 2007. XXVI. Tribe Heliantheae Cass. Pp. 440–477 in: *Families and genera of vascular Plants Heliantheae. Flowering plants, Eudicots, Asterales*, eds. J. W. Kadereit, C. Jeffrey Berlin: Springer-Verlag.

- Panero, J. L. & B. S. Crozier. 2003. Primers for PCR amplification of Asteraceae chloroplast DNA. *Lundellia* 6: 1-9.
- Panero, J. L., R. K. Jansen & J. A. Clevinger. 1999. Phylogenetic relationships of subtribe Ecliptinae (Asteraceae: Heliantheae) based chloroplast DNA restriction. *American Journal of Botany* 86: 413-427.
- Pennington, R. T., M. Lavin, T. Särkinen, G. P. Lewis, B. B. Klitgaard & C. E. Hughes. 2010. Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 13783-13787.
- Plovanich, A. E. & J. L. Panero. 2004. A phylogeny of the ITS and ETS for Montanoa (Asteraceae: Heliantheae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 815-821.
- Quilliam, J. P. & R. Stables. 1968. The effect of cunaniol, a polyacetylenic alcohol isolated from the plant *Clibadium sylvestre*, on piscine behaviour. *British Journal Pharmacology* 34: 679-680.
- Rambaut, A. & A. J. Drummond 2007. Tracer, Version 1.5 edn. <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Richardson, J. E., R. T. Pennington, T. D. Pennington & P. M. Hollingsworth. 2001. Rapid Diversification of a Species-Rich Genus of Neotropical Rain Forest Trees. *Science* 293: 2242-2245.
- Särkinen, T. E., M. F. Newman, P. J. M. Maas, H. Maas, A. D. Poulsen, D. J. Harris, J. E. Richardson, A. Clark, M. Hollingsworth & R. Toby Pennington. 2007. Recent oceanic long-distance dispersal and divergence in the amphi-Atlantic rain forest genus *Renealmia* L.f. (Zingiberaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 968-980.

- Schilling, E. E. & J. L. Panero. 2011. A revised classification of subtribe Helianthinae (Asteraceae: Heliantheae) II. Derived lineages. *Botanical Journal of the Linnean Society* 167: 311-331.
- Schilling, E. E., J. L. Panero, B. S. Crozier & P. D. Aranda. 2013. Relationships of *Asanthus* (Asteraceae, Eupatorieae). *Systematic Botany* 38: 253-258.
- Simon, M. F., R. Grether, L. P. de Queiroz, C. Skema, R. T. Pennington & C. E. Hughes. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 20359-20364.
- Smith, S. A. & M. J. Donoghue. 2008. Rates of molecular evolution are Linked to life history in flowering plants. *Science* 322: 86-89.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis & Post-Analysis of Large Phylogenies. *Bioinformatics*: 30: 1312-1313.
- Tremetsberger, K., B. Gemeinholzer, H. Zetsche, S. Blackmore, N. Kilian & S. Talavera. 2013. Divergence time estimation in Cichorieae (Asteraceae) using a fossil-calibrated relaxed molecular clock. *Organisms Diversity and Evolution* 13: 1-13.
- White, T. J., T. Bruns, S. Lee & J. Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenies. Pp. 315-322 in: *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications* eds. M. Innis, D. Gelfand, J. Sninsky, T. White San Diego: Academic Press.