

MARIA FERNANDA AGUIAR CALIÓ

**SISTEMÁTICA DE HELIEAE GILG
(GENTIANACEAE)**

SÃO PAULO

2009

MARIA FERNANDA AGUIAR CALIÓ

**SISTEMÁTICA DE HELIEAE GILG
(GENTIANACEAE)**

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

Orientador: Prof. Dr. José Rubens Pirani

SÃO PAULO

2009

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

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

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

LC QK 495.G35

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. José Rubens Pirani

Orientador

ÍNDICE

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

INTRODUÇÃO GERAL

1. Gentianaceae

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

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

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

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

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

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

2. As tribos: classificação e caracterização

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

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

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

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

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

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

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

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

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

3. Helieae: caracterização morfológica e histórico nomenclatural

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

distribuí-se exclusivamente no Caribe e América Central, região onde ocorrem poucas espécies do "complexo Lisianthoide". Esse trabalho contribuiu, portanto, para o esclarecimento acerca da identidade de *Lisianthus*, encerrando a discussão sobre o relacionamento entre esse e os demais gêneros desse complexo.

Na década de 1980, Maas e seus colaboradores desenvolveram uma série de estudos taxonômicos com as espécies desse "complexo Lisianthoide", excluindo *Lisianthus* (Cobb & Maas 1983; Maas *et al.* 1983). Com base nos resultados desses trabalhos, Maas (1985) combinou os gêneros *Adenolisanthus* Gilg, *Brachycodon* Progel, *Calolisanthus*, *Chelonanthus*, *Helia* e *Pagaea* Griseb. em *Irlbachia*.

Análises filogenéticas realizadas a partir da década de 90 (vide Struwe & Albert 1998a para uma visão geral sobre o assunto) indicaram que, para que *Irlbachia sensu* Maas pudesse ser considerado um gênero monofilético, seria necessária a inclusão dos gêneros *Macrocarpaea*, *Symbolanthus* e *Tachia*. Além disso, se uma circunscrição mais ampla fosse aceita para esse grupo de plantas, o nome correto a ser utilizado, segundo o ICBN (2006, Art 11.5), seria *Helia*, devido ao fato de Kuntze (1891) ter dado prioridade ao nome *Helia* na sinonimização por ele proposta. Com base nisso, a sinonimização de *Helia* sob *Irlbachia* feita por Maas (1985) é ilegítima. Esse equívoco de Maas não foi percebido logo, e o nome *Irlbachia* foi amplamente empregado em trabalhos florísticos (Cordeiro 1987, 2003, 2005; Costa 1999; Harvey 1995; Pringle 1995) e na identificação de materiais de herbário (Struwe & Albert 1998a).

Uma das maneiras de impedir a continuidade do uso incorreto do nome *Irlbachia* é optando por circunscrever estreitamente os gêneros, ao invés de adotar um nome genérico para designar todo esse grupo de plantas. Além disso, a aceitação de gêneros mais estreitos facilita a categorização de toda a diversidade dessas plantas. Com base nisso, a presente Tese não emprega o nome *Irlbachia sensu* Maas, seguindo Struwe *et al.* (2002) na apresentação de gêneros mais estreitamente circunscritos.

4. Motivações para estudo do grupo e estabelecimento do projeto de pesquisa

Apesar de Struwe *et al.* (2002) terem contribuído para a delimitação das tribos de Gentianaceae, as hipóteses de relações filogenéticas dentro de Helieae não se sustentaram apenas com os dados de *trnL* intron e *matK*. O uso de seqüências da região do ITS do DNA nuclear ribossomal havia sido bastante elucidativo no estudo das relações filogenéticas em outras tribos (Chassot *et al.* 2001; Struwe *et al.* 1998; Thiv *et al.* 1999, 2000; Yuan *et al.* 1996), e seqüências de 5S-NTS, também do DNA nuclear ribossomal, pareciam ser informativas o suficiente para auxiliar na compreensão das relações em Helieae (Struwe &

Gould 2004). Além disso, acreditava-se que a grande diversidade morfológica do grupo poderia prover muitos caracteres para a realização de análises filogenéticas.

Embora o esforço para conhecimento e compreensão das gencianáceas tenha aumentado, Helieae é relativamente pouco conhecida se comparada às demais tribos da família (Struwe *et al.* 2002). Revisões taxonômicas preliminares de Helieae resultaram na descoberta de novos gêneros (*e.g.* Maguire 1985) e no reconhecimento de uma série de espécies (*e.g.* Struwe & Albert 1998b). Isso indica que a tribo foi ainda pouco estudada e provavelmente contém uma diversidade bem maior do que a conhecida entre os gêneros, muitos dos quais nunca foram revisados.

Em julho de 2003, iniciou-se um grande projeto de pesquisa sobre filogenia e biogeografia de Helieae (“Phylogeny and biogeography of the neotropical tribe Helieae – Gentianaceae”), financiado pela *National Science Foundation* (NSF, processo 0317612). O projeto visava analisar a diversidade de Helieae, um grupo de plantas neotropicais taxonomicamente complexo, por meio da integração de trabalhos de revisão taxonômica dos gêneros, bem como providenciar hipóteses filogenéticas e biogeográficas bem sustentadas para o grupo. Tal projeto foi proposto pela Dra. Lena Struwe (Rutgers, the State University of New Jersey, E.U.A.).

Entre os gêneros de Helieae que não haviam sido alvo de revisões, havia quatro de distribuição praticamente endêmica ao Brasil: *Calolisianthus*, *Helia*, *Prepusa* e *Senaea*. Com a necessidade de um pesquisador disposto a concentrar esforços no estudo desses gêneros endêmicos e tão pouco conhecidos, fui convidada a desenvolver um projeto de Doutorado sob orientação do Dr. Pirani.

Além da possibilidade de integrar laboratórios nacional e estrangeiro, fazer parte desse grande projeto de pesquisa contribuiria diretamente com uma das linhas de pesquisa já desenvolvida no Laboratório de Sistemática Vegetal do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo: o estudo da vegetação de áreas de alta altitude no Brasil. Outros fatores que motivaram o estudo desses gêneros foram: a) a possibilidade de conhecer a morfologia de um novo grupo de plantas (pois meus estudos durante a Iniciação Científica haviam se concentrado em outra família da ordem Gentianales, Rubiaceae); b) a possibilidade de trabalhar com técnicas laboratoriais e métodos de análises que desconhecia; c) a interessante distribuição geográfica do grupo, restrita a áreas de alta altitude brasileiras, com curiosos exemplos de disjunções e endemismos; e d) a necessidade de um mapeamento detalhado da ocorrência das espécies, uma vez que algumas delas pareciam ser raras (a julgar pelo pequeno número de espécimes em acervos de herbários), fato que poderia ser indicativo de que as mesmas encontravam-se ameaçadas.

5. Objetivos

Nesse contexto, esta Tese de Doutorado tem os seguintes objetivos:

- obter filogenias de Helieae baseadas em dados morfológicos e moleculares, para avaliar as circunscrições genéricas e elucidar as relações de parentesco entre os gêneros;
- estudar a morfologia e taxonomia das espécies de *Calolisianthus*, *Helia*, *Prepusa* e *Senaea*, gêneros ou endêmicos ou centrados no Brasil;
- documentar e estudar a distribuição geográfica das espécies;
- estudar as relações filogenéticas entre as espécies de cada gênero.

6. Organização da tese

Além desta “Introdução Geral” e das “Considerações Finais”, a Tese está organizada em 7 capítulos. Os capítulos 1 e 2 são resumos de artigos já publicados, que, por estarem redigidos em inglês, somente puderam ser incluídos como anexos. Os capítulos 3, 4 e 5 estão estruturados como artigos científicos, cada um estando de acordo com a formatação exigida pelos respectivos periódicos aos quais serão submetidos. Obras de referência, como Brummit & Powell (1992) ou Stafleu & Cowan (1976-1988), foram seguidas na elaboração desta Tese, mas não são citadas nas referências bibliográficas de cada capítulo devido às normas de cada periódico científico. Os capítulos 6 e 7 apresentam resultados que, para serem publicados, dependerão da junção com resultados obtidos por outra pesquisadora, Dra. Katherine B. Lepis (Rutgers University, NJ, EUA), que estudou o gênero *Chelonanthus*. Tal gênero mostrou-se parafilético nas análises filogenéticas: algumas espécies emergem juntamente com *Helia* e serão combinadas nesse gênero, e a espécie-tipo, *Ch. purpurascens*, emerge juntamente com duas espécies de *Calolisianthus*. Serão elaborados dois artigos, um de revisão de *Chelonanthus* (incluindo os dados do capítulo 6) e um de revisão de *Helia* (incluindo os dados apresentados no capítulo 7), ambos em colaboração com Katherine B. Lepis, Lena Struwe e José Rubens Pirani. Seguindo a formatação exigida pelos periódicos científicos, as respectivas tabelas, figuras e apêndices são apresentados ao final de cada capítulo desta Tese. Com relação às figuras, as ilustrações a nanquim referentes ao primeiro capítulo foram elaboradas por Bobbi Angel, e as demais por Klei Souza. Além disso, é importante ressaltar que as espécies, as combinações e os nomes novos apresentados nos capítulos 4, 5, 6 e 7 não estão sendo efetivamente publicados na presente Tese.

O capítulo 1 é um resumo expandido do artigo "*Morphology-based phylogeny and revision of Prepusa and Senaea (Gentianaceae: Helieae) – rare endemics from eastern*

Brazil", publicado em 2008 no periódico internacional *Kew Bulletin* (Calió *et al.* 2008); o artigo, em sua versão original em inglês, compõe o Anexo 1. Esse trabalho apresenta filogenia baseada em caracteres morfológicos, detalhadas descrições morfológicas, chaves de identificação e ilustrações das espécies, além de discussões sobre a distribuição geográfica e sobre o estado de conservação dessas plantas.

O capítulo 2 é um resumo expandido do artigo "*Evolutionary patterns in Neotropical Helieae (Gentianaceae): evidence from morphology, chloroplast and nuclear DNA sequences*"; publicado em 2009 no periódico internacional *Taxon* (Struwe *et al.* 2009); o artigo, em sua versão original em inglês, compõe o Anexo 2. Esse trabalho apresenta análises filogenéticas realizadas no nível da tribo com base em dados morfológicos e moleculares (*trnL intron* e *matK* de cloroplasto, e ITS nuclear ribossomal), aponta problemas quanto à circunscrição de alguns gêneros, discute o uso de alguns atributos morfológicos tradicionalmente utilizados na classificação da tribo e, por fim, analisa a evolução de alguns caracteres morfológicos.

O capítulo 3 apresenta filogenias de Helieae resultantes da análise de dados morfológicos e moleculares (ITS e 5S-NTS, ambos nucleares ribossomais), enfatizando a circunscrição genérica de *Calolisianthus*, *Chelonanthus* e *Helia*. Esse capítulo comporá um manuscrito a ser submetido ao periódico internacional *Molecular Phylogenetics and Evolution* e, por essa razão, já se apresenta formatado segundo as normas dessa revista científica. Esse artigo será publicado em colaboração com José Rubens Pirani, Katherine B. Lepis e Lena Struwe.

O capítulo 4 apresenta a proposta de uma nova lectotipificação para o gênero *Calolisianthus* e será submetido ao periódico internacional *Taxon*, apresentando formatação segundo as normas dessa revista científica. Esse artigo será publicado em conjunto com José Rubens Pirani.

O capítulo 5 apresenta o estudo taxonômico de *Calolisianthus*, com detalhadas descrições morfológicas, chaves de identificação, ilustrações das espécies e mapas de distribuição geográfica. Assim como o capítulo 4, será submetido à *Taxon* e terá José Rubens Pirani como co-autor.

O capítulo 6 apresenta descrições morfológicas, ilustrações e mapas de distribuição de duas espécies anteriormente pertencentes a *Calolisianthus*, mas que serão combinadas em *Chelonanthus*.

O capítulo 7 apresenta uma nova lectotipificação do gênero *Helia*, bem como as descrições morfológicas, ilustrações e mapas de distribuição geográfica das espécies de *Helia sensu stricto*.

Referências Bibliográficas

- Adanson, M. 1763. *Familles de plantes*, vol. 2. Vincent, Paris.
- Albert, V.A. & Struwe, L. 2002. Gentianaceae in context. *In*: Struwe, L. Albert, V.A. (eds.), *Gentianaceae – Systematics and Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-20.
- Aublet, M.F. 1775. *Histoire des plantes de la Guiane Française*. Vol.1. P.-F. Didot, London Paris.
- APG. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann Missouri Bot. Gard.* 85: 531-553.
- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-436.
- Backlund, M., Oxelman, B. & Bremer, B. 2000. Phylogenetic relationships with the Gentianales based on *ndhF* and *rbcl* sequences, with particular reference to the Loganiaceae. *Amer. J. Bot.* 87: 1029-1043.
- Bentham, G. 1876. Gentianaceae. *In*: Bentham, G. & Hooker, J. (eds.), *Genera plantarum*, vol. 2. parte 2. L. Reeve & Co., Williams & Norgate, London, pp. 799-820.
- Bremer, B. & Struwe, L. 1992. Phylogeny of the Rubiaceae and the Loganiaceae: congruence or conflict between morphological and molecular data. *Am. J. Bot.* 79(10): 1171-1184.
- Browne, P. 1756. *The civil and natural history of Jamaica in three parts*, ed. 1. T. Osborne & J. Shipton, London.
- Brummitt, R.K. & Powell, C.E. 1992. *Authors of plant names*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Calió, M.F. 2009. Gentianaceae. *In*: Neotropikey. Version 1, March 2009. Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Gentianaceae.htm>, acessado em 5/agosto/2009.
- Calió, M.F. & Guimarães, E.F. 2009. Gentianaceae. *In*: Giulietti, A.M., Rapini, A., Andrade, M.J.G., de Queiroz, L.P. & Cardoso Silva, J.M. (org.), *Plantas raras do Brasil*. Belo Horizonte - MG: Conservação Internacional, Universidade Estadual de Feira de Santana, pp. 185-186.
- Calió, M.F., Pirani, J.R. & Struwe, L. 2008. Morphology-based phylogeny and revision of *Prepusa* and *Senea* (Gentianaceae: Helieae) – rare endemics from eastern Brazil. *Kew Bull.* 63: 169-191.
- Chassot, P., Nenomissa, S., Yuan, Y.-M. & Küpfer, P. 2001. High paraphyly of *Swertia* L. (Gentianaceae) in the *Gentianella*-lineage as revealed by nuclear and chloroplast DNA sequence variation. *Plant Syst. Evol.* 229: 1-21.
- Cobb, L. & Maas, P.J.M. 1983. Seed coat morphology in *Irlbachia* (Gentianaceae). *Proc.*

- Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, ser C., 86: 127-136.
- Cordeiro, I. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Gentianaceae. *Bol. Bot. Univ. de São Paulo* 9: 227-242.
- Cordeiro, I. 2003. Flora de Grão-Mogol, Minas Gerais: Gentianaceae. *Bol. Bot. Univ. de São Paulo* 22 (2): 137-140.
- Cordeiro, I. 2005. Gentianaceae. In: Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Melhem, T.S., Giulietti, A.M. (eds.), *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*, Vol. 4. São Paulo, pp. 211-222.
- Costa, M.A.S. 1999. Gentianaceae. In: Ribeiro, J.E.L.S. et al. (eds.), *Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Manaus, INPA, pp. 566-567.
- Crespo, S.R. de M. & Marcondes-Ferreira, W. 2009. Revisão taxonômica do gênero *Curtia* (Gentianaceae). *Rodriguésia* 60(2): 423-444.
- De Laet, J. & Smets, E. 1996. A commentary on the circumscription and evolution of the order Gentianales, with special emphasis on the position of Rubiaceae. *Opera Bot. Belg.* 7: 11-18.
- Gardner, G. 1843. Descriptions of four new genera of plants from the Organ Mountains. *Lond. J. Bot.* 2: 9-15.
- Gentian Research Network. <http://gentian.rutgers.edu/>. Acessado em 5 agosto 2009.
- Gilg, E.F. 1895. Gentianaceae. In: A. Engler & K. Prantl (eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Vol 4 (2). Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig, pp. 50-108.
- Grisebach, A.H.R. 1839 [1838]. *Genera et Species Gentianearum*. Stuttgart.
- Grisebach, A.H.R. 1845. Gentianaceae. In: De Candolle, A. (ed.), *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Fortin, Masson, et Sociorum, Paris, pp. 39-141.
- Guimarães, E.F. 1977. Revisão taxonômica do gênero *Deianira* Chamisso et Schlechtendal (Gentianaceae). *Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 21: 46-123.
- Guimarães, E.F. 2004. Novos sinônimos para as espécies de *Schultesia* Mart. e *Xestea* Griseb (Gentianaceae). *Rodriguésia* 55 (85): 67-72.
- Guimarães, E.F. & Klein, V.L.G. 1985. Revisão taxonômica do gênero *Coutoubea* Aublet (Gentianaceae). *Rodriguésia* 37: 21-45.
- Harvey, Y.B. 1995. Gentianaceae. In: Stannard, B.L. (ed.), *Flora of the Pico das Almas, Chapada Diamantina–Bahia, Brazil*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 321–327.
- Heywood, V.H. 1978. *Flowering plants of the world*. Oxford University Press. New York.
- ICBN, 2006. McNeill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., Demoulin, V., Hawksworth, D.L., Marhold, K. Nicolson, D.H., Prado, J., Silva, P.C., Skog, J.E., Wiersema, J.H. & Turland, N.J. (eds.), *International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code) adopted by the International Botanical Congress Vienna, Austria, July 2005*, A.R.G. Gantner Verlag,

- Ruggel Liechtenstein.
- Jensen, S.R. & Schripsema, J. 2002. Chemotaxonomy and pharmacology of Gentianaceae. *In: Struwe, L. & Albert, V.A. (eds.), Gentianaceae: Systematics and Natural History.* Cambridge University Press, pp. 573-631.
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F. 2002. *Plant systematics: a phylogenetic approach.* Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 2ª edição.
- Jussieu, A.L. 1789. *Genera plantarum, secundum ordines naturales disposita, juxta methodum in Horto regio parisiensi exaratam, anno M.DCC.LXXIV.* Herissant, Paris.
- Kuntze, C.E.O. 1891. *Revisio generum plantarum, vol. 2.* Arthur Felix, Leipzig.
- Leewenberg, A.J.M. & Leenhouts, P.W. 1980. Taxonomy. *In: Leewenberg, A.J.M. (ed.), Engler and Prantl's Die natürlichen Pflanzenfamilien, Angiospermae: Ordnung Gentianales, Fam. Loganiaceae.* Vol. 28b (1). Duncker and Humblot, Berlin, pp. 8-96.
- Linnaeus, C. 1767. *Mantissa plantarum.* Impensis Direct. Laurentii Salvii, Stockholm.
- Linnaeus, C. 1774. *Systema vegetabilium, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus et differentiis.* J.C. Dieterich, Gottingae et Gothae. 13º ed.
- Maas, P.J.M. 1985. Nomenclatural notes on neotropical Lisiantheae (Gentianaceae). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Ser. C.* 88: 405-412.
- Maas, P.J.M., Nilsson, S., Hollants, A.M.C., Welle, B.J.H., Persoon, H. & Heusden, E.C.H. 1983. Systematic studies in neotropical Gentianaceae - the *Lisianthus* complex. *Acta bot. Neerl.* 32: 371-374.
- Maguire, B. 1981. Gentianaceae. *In: Maguire, B. et al. (eds.), The Botany of the Guayana Highland Part XIII. Mem. New York Bot. Gard.* 51: 2-56.
- Maguire, B. 1985. Gentianaceae – part 2. *Phytologia* 57: 311-312.
- Maguire, B. & Boom, B.M. 1989. Gentianaceae (part 3). *In: Maguire, B. et al. (eds.), The Botany of the Guayana Highland Part XI. Mem. New York Bot. Gard.* 32: 330-388.
- Maguire, B. & Pires, J.M. 1978. Saccifoliaceae – a new monotypic family of the Gentianales. *In: Maguire B. et al. (eds.), The Botany of the Guayana Highland – Part X. Mem. New York Bot. Gard.* 29: 230-245.
- Martius, C.F.P., von. 1827. *Nova genera et species plantarum quas in itinere per Brasiliam, vol. 2.* V. Wolf, München.
- Melderis, A. 1972. Taxonomic studies on the european species of the genus *Centaurium* Hill. *Bot. J. Linn. Soc.* 65(2): 224-250.
- Mészáros, S., Laet, J. De, Goethals, V., Smets, E. & Nilsson, S. 2002. Cladistics of Gentianaceae: a morphological approach. *In: Struwe, L. & Albert, V.A. (eds.), Gentianaceae: Systematics and Natural History.* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 310-376.

- Nilsson, S. 1968. Pollen morphology in the genus *Macrocarpaea* (Gentianaceae) and its taxonomical significance. *Svensk Bot. Tidskr.* 62: 338-364.
- Nilsson, S. 1970. Pollen morphological contributions to the taxonomy of *Lisianthus* L. *s.lat.* (Gentianaceae). *Svensk Bot. Tidskr.* 64: 1-43.
- Nilsson, S. 2002. A review of palinology. In: Struwe, L. & Albert, V.A. (eds.), *Gentianaceae: Systematics and Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 377-572.
- NSF (National Science Foundation).
<http://www.nsf.gov/awardsearch/showAward.do?AwardNumber=0317612>
- Pringle, J.S. 1995. Family 159A. Gentianaceae. In: Harling, G. & Andersson, L. (eds.), *Flora of Ecuador*, vol. 53. Department of Systematic Botany, Gothenburg University, Göteborg, pp. 1-131.
- Simpson, M.G. 2006. *Plant systematics*. Elsevier Academic Press. Amsterdam, Boston.
- Stafleu, F.A. & Cowan, R.S. 1976-1988. *Taxonomic Literature: A selective guide to botanical publications and collections, with dates, commentaries and types*. 2nd much enlarged ed. v. 1-7, suppl. 1-6.
- Stevens, P.F. 2008 onwards. *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 9, June 2008. [and more or less continuously updated since]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Acessado em 4 agosto 2009.
- Struwe, L. & Albert, V.A. 1998a. *Lisianthus* P.Br., its probable homonym *Lisyanthus* Aubl. (Gentianaceae) and the priority of *Helia* Mart. over *Irlbachia* Mart. as its substitute. *Harvard Pap. Bot.* 3: 67-71.
- Struwe, L. & Albert, V.A. 1998b. Six new species of Gentianaceae from the Guayana Shield. *Harvard Pap. Bot.* 3: 181-197.
- Struwe, L. & Albert, V.A. 1999. Nomenclatural issues in Helieae-Gentianaceae: a response to Zijlstra *et al.* *Harvard Pap. Bot.* 4 (1): 293.
- Struwe, L. & Albert, V.A. 2004. A monograph of Neotropical *Potalia* Aublet (Gentianaceae: Potalieae). *Syst. Bot.* 29 (3): 670-701.
- Struwe, L., Albert, V.A. & Bremer, B. 1994. Cladistics of the family level classification of the Gentianales. *Cladistics* 10: 175-206.
- Struwe, L., Albert, V.A., Calió, M.F., Frasier, C., Lepis, K.B., Mathews, K.G., Grant, J.R., 2009. Evolutionary patterns in Neotropical Helieae (Gentianaceae): evidence from morphology, chloroplast and nuclear DNA sequences. *Taxon* 58(2): 479-499.
- Struwe, L. & Gould, K.R. 2004. Redefinition of *Symbolanthus* to include *Wurdackanthus* (Gentianaceae-Helieae). *Novon* 14: 354-359.
- Struwe, L., Kadereit, J., Klackenberg, J., Nilsson, S., Thiv, M., von Hagen, K.B. & Albert, V.A. 2002. Systematics, character evolution and biogeography of Gentianaceae, including a

- new tribal and subtribal classification. *In*: Struwe, L. & Albert, V.A. (eds.), *Gentianaceae – Systematics and Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 21-309.
- Struwe, L., Maas, P.J.M. & Albert, V.A. 1997. *Aripuana cullmaniorum*, a new genus and species of Gentianaceae from white-sands of southeastern Amazonas, Brazil. *Harvard Pap. Bot.* 2: 235-253.
- Struwe, L., Maas, J.P., Pihlar, O. & Albert, V.A. 1999. Gentianaceae. *In*: Berry, P.E., Yatskievych, K. & Holst, B.K. (eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 5 Missouri Botanical Garden, St. Louis, pp. 474-542.
- Struwe, L., Thiv, M., Kadereit, J.W., Pepper, A.S.-R., Motley, T.J., White, P.J., Rova, J.H.E., Potgieter, K. & Albert, V.A. 1998. *Saccifolium* (Saccifoliaceae), an endemic of Sierra de la Neblina on the Brazilian-Venezuelan frontier, is related to a temperate-alpine lineage of Gentianaceae. *Harvard Pap. Bot.* 3: 199-214.
- Thiv, M., Struwe, L., Albert, V.A. & Kadereit, J.W. 1999. The phylogenetic relationships of *Saccifolium bandeirae* Maguire & Pires (Gentianaceae) reconsidered. *Harvard Pap. Bot.* 4: 519-526.
- Thiv, M., Struwe, L. & Kadereit, J.W. 2000. The phylogenetic relationships and evolution of the Canarian laurel forest endemic *Ixanthus viscosus* (Aiton) Griseb. (Gentianaceae): evidence from matK and ITS sequences, and floral morphology and anatomy. *Plant Syst. Evol.* 218: 299-317.
- Wagenitz, G. 1964. Gentianales. *In*: Melchior, H.A. *Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*, vol. 2, ed. 12. Gebr. Börntraeger, Berlin, pp. 405-424.
- Weaver, R.E. 1972. A revision of the neotropical genus *Lisianthus* (Gentianaceae). *J. Arnold Arb.* 53: 76-100, 234-272, 273-311.
- Yuan, Y.-M., Küpfer, P. & Doyle, J.J. 1996. Infrageneric phylogeny of the genus *Gentiana* (Gentianaceae) inferred from nucleotide sequences of the internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Amer. J. Bot.* 83(5): 641-652.
- Zijlstra, G., Maas, P.J.M., Gandhi, K. 1999. On the nonexistence of *Lisyanthus* Aublet. *Harvard Pap. Bot.* 4(1): 289-292.

Considerações Finais

Como resultado de um esforço conjunto de grupos de pesquisa internacionais, o conhecimento acerca de Helieae (Gentianaceae), uma tribo de plantas neotropicais taxonomicamente complexo, vem crescendo consideravelmente nos últimos anos. Por meio da integração de trabalhos de cunho filogenético e taxonômico, a real diversidade da tribo é aos poucos revelada, bem como se cria a base necessária para inferências acerca de padrões evolutivos e biogeográficos da tribo.

Nesse contexto, a presente Tese de Doutorado teve como principal objetivo estudar as espécies de Helieae cuja ocorrência é endêmica ou está centrada no leste do Brasil. Tais espécies agrupavam-se em quatro gêneros — *Calolisianthus* Gilg, *Helia* Mart., *Prepusa* Mart. e *Senaea* Taub. — e haviam sido muito pouco estudadas até então, já que grande parte das pesquisas envolvendo espécies de Helieae havia sido realizada com base em material proveniente das regiões amazônica e das Guianas.

Prepusa e *Senaea* são gêneros endêmicos a habitats montanos dos estados brasileiros da Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais e Rio de Janeiro. Os dados coligidos durante o desenvolvimento desta Tese constataram o alto grau de endemismo e a restrita distribuição geográfica dessas espécies, o que levou à categorização das mesmas como "Vulneráveis" a "Criticamente em Perigo", segundo os critérios da IUCN. Além disso, empregando dados morfológicos, foi possível reconstruir as relações filogenéticas entre as espécies de *Prepusa* e *Senaea*, que compreendem, respectivamente, 5 e 2 espécies (Capítulo 1). Embora compartilhem atributos morfológicos com as demais Helieae, ambos os gêneros exibem morfologia bastante distinta dos demais, sendo que seu posicionamento na tribo era uma hipótese que carecia de embasamento filogenético.

Análises filogenéticas empregando dados moleculares (i.e, seqüências de *matK*, *trnL* intron, ITS) e morfológicos (127 caracteres estruturais, incluindo dados sobre pólen e semente) corroboraram o posicionamento de *Prepusa* e *Senaea* como grupos-irmãos dos demais gêneros de Helieae (Capítulo 2). Além disso, grande parte das espécies emergiu agrupada em dois cladogramas principais: o subclado "*Macrocarpaea*" (incluindo os gêneros *Chorisepalum* Gleason & Wodehouse, *Macrocarpaea* Gilg, *Tachia* Aubl. e *Zonanthus* Griseb.) e o subclado "*Symbolanthus*" (incluindo diversos gêneros, entre eles *Calolisianthus* e *Helia*). Tais análises também refutaram a monofilia de *Chelonanthus* Gilg e *Irlbachia* Mart. e diagnosticaram possíveis sinapomorfias morfológicas no nível genérico.

Com base em uma maior amostragem de táxons pertencentes ao subclado "*Symbolanthus*" e na inclusão de um novo conjunto de dados moleculares (seqüências de 5S-NTS), prosseguiu-se com a investigação das relações filogenéticas de Helieae (Capítulo

3). As topologias resultantes dessas análises revelaram um quadro consistente das relações entre as espécies da tribo, embasando a proposição de novas circunscrições genéricas para *Calolisianthus*, *Chelonanthus*, *Helia* e *Symbolanthus* G. Don (Capítulo 3).

As espécies tradicionalmente tratadas como *Calolisianthus* emergiram em 2 clados filogeneticamente distantes: um contendo duas espécies (uma delas o lectótipo do gênero); e outro contendo quatro espécies. O estudo taxonômico das espécies de *Calolisianthus* evidenciou que as características morfológicas do lectótipo do gênero contradiziam o protólogo, fato que indicava a necessidade de uma nova lectotipificação. Portanto, com base nos resultados filogenéticos, designou-se um novo lectótipo para *Calolisianthus*, escolhido dentre as espécies que emergiram no clado com maior número de espécies, que condizem com o protólogo (Capítulo 4). A partir dessa nova lectotipificação, o gênero *Calolisianthus*, em sua nova circunscrição contendo apenas 4 espécies, foi revisado (Capítulo 5). Tais espécies são endêmicas dos campos rupestres e cerrados do Brasil e caracterizam-se pelo hábito herbáceo a subarborescente, pelas flores de cor rosa, vermelha, roxo-azulada ou lilás, e pelas tétrades polínicas com exina reticulada, apresentando ilhas de retículo mais espessado.

As outras duas espécies tradicionalmente tratadas como *Calolisianthus* emergiram juntamente com *Chelonanthus purpurascens*, o tipo de *Chelonanthus*, formando um clado fortemente sustentado. Com base nesses resultados filogenéticos, ambas foram transferidas para esse gênero (Capítulo 6). As outras espécies de *Chelonanthus*, informalmente denominadas "*Chelonanthus* de flores verdes", emergiram em um grande clado filogeneticamente distante de *Chelonanthus purpurascens*, juntamente com *Adenolisianthus arboreus*, um gênero monoespecífico, e as duas espécies tradicionalmente tratadas como *Helia* (i.e. *Helia s.str.*). Os integrantes desse clado compartilham características morfológicas que, apesar de homoplásticas no nível da tribo, poderiam se configurar como sinapomorfias de um gênero amplamente circunscrito, que incluísse todas essas espécies. Com base nesses resultados, será realizado um estudo de revisão de *Helia s.l.* (o nome genérico mais antigo disponível para nomear esse clado), incluindo as duas espécies de *Helia s.str.*, *Adenolisianthus* e as nove espécies de "*Chelonanthus* de flores verdes". Parte desse trabalho, i.e. dados parciais obtidos com a revisão das espécies de *Helia s.str.* e argumentação das questões relacionadas à tipificação do nome do gênero, é apresentada no capítulo 7 desta Tese.

Em suma, os resultados obtidos ao longo desse doutoramento trouxeram importantes contribuições para o conhecimento acerca da sistemática de Helieae. O estudo aprofundado de alguns clados esclareceu as relações entre diversas espécies, embasando circunscrições genéricas mais robustas, além de sugerir alguns padrões evolutivos e biogeográficos. Os resultados indicam ainda a necessidade do aumento da amostragem de

táxons com dados moleculares, especificamente 5S-NTS, o que certamente trará maior resolução nas relações filogenéticas da tribo. Particularmente, há necessidade de concentrar esforços nas espécies de *Macrocarpaea* e *Symbolanthus*, os dois gêneros com maior número de representantes, mas pouco amostrados até o momento. Finalmente, há a necessidade da continuidade da investigação da morfologia comparada, com a busca por novas fontes de evidência que possam trazer contribuições ao entendimento da evolução do grupo.

Espera-se que haja prosseguimento das pesquisas envolvendo a sistemática de Helieae, bem como de toda a família Gentianaceae. As perspectivas de estudo nessa área são excelentes, visto que, nos últimos anos, houve rápido avanço no entendimento das relações filogenéticas das Gentianaceae neotropicais. Prevê-se que, com a continuidade desses estudos e com a obtenção de novos dados moleculares e morfológicos, será possível evidenciar um quadro mais consistente das relações entre os gêneros e espécies de Helieae e, dessa forma, elucidar padrões evolutivos e biogeográficos desse importante grupo de plantas neotropicais.

Resumo

Helieae, uma das seis tribos de Gentianaceae, compreende 23 gêneros e mais de 200 espécies encontradas exclusivamente nos Neotrópicos. Trata-se de um grupo de plantas bastante diversificado e de complicada história taxonômica. Diversos gêneros de Helieae eram pouco conhecidos e as relações filogenéticas dentro da tribo careciam de resolução. Nesse contexto, a presente Tese, organizada em sete capítulos, teve como objetivo principal prover hipóteses sólidas quanto às relações filogenéticas da tribo, focando principalmente no estudo de quatro desses gêneros pouco conhecidos: *Calolisianthus* Gilg, *Helia* Mart., *Prepusa* Mart. e *Senaea* Taub., todos com distribuição centrada principalmente no Brasil. No primeiro capítulo são apresentadas a filogenia morfológica e as revisões taxonômicas de *Prepusa* e *Senaea*. Com base no estudo de coleções de herbários, cinco espécies de *Prepusa* e duas de *Senaea* foram reconhecidas. Todas são endêmicas a habitats montanos dos estados brasileiros da Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais e Rio de Janeiro. São apresentadas descrições morfológicas, chaves de identificação, ilustrações e mapas da distribuição de cada espécie. *Prepusa* e *Senaea* são morfológica, geográfica e filogeneticamente isolados entre as *Helieae* e a presença de flores 6-meras sustenta sua proximidade filogenética. Análises filogenéticas de 33 caracteres morfológicos usando parcimônia e métodos Bayesianos apresentaram um quadro consistente das relações de *Prepusa* e *Senaea*; os gêneros são monofiléticos e irmãos entre si. No segundo capítulo desta Tese, são apresentadas análises filogenéticas de parcimônia incluindo 22 gêneros e 60 espécies de Helieae. Esse estudo baseou-se em dados de morfologia, palinologia e sementes (127 caracteres estruturais), bem como em seqüências de DNA (*matK*, *trnL* intron, ITS). As reconstruções filogenéticas baseadas em ITS e morfologia proveram maior resolução nas relações entre os gêneros da tribo. *Celiantha*, *Prepusa* e *Senaea* emergiram juntos como clado-irmão das demais Helieae, as quais se apresentaram subdivididas em dois grandes subclados: "*Macrocarpaea*" e "*Symbolanthus*". O primeiro subclado inclui *Macrocarpaea*, irmão de *Chorisepalum*, *Tachia* e *Zonanthus*. *Irlbachia* e *Nebliantha* emergiram como grupos-irmãos do subclado "*Symbolanthus*", o qual inclui *Aripuana*, *Calolisianthus*, *Chelonanthus*, *Helia*, *Lagenanthus*, *Lehmanniella*, *Purdieanthus*, *Rogersonanthus*, *Roraimaea*, *Sipapantha* e *Symbolanthus*. No nível genérico foi evidenciado que *Chelonanthus* e *Irlbachia* são polifiléticos. Discute-se a evolução de alguns atributos morfológicos, sendo que novos caracteres polínicos e de sementes são avaliados pela primeira vez em uma análise filogenética combinada. No terceiro capítulo, as relações filogenéticas de Helieae foram investigadas com base em novos dados moleculares e maior amostragem de alguns clados. Seqüências de DNA de duas regiões nucleares (ITS e 5S-

NTS) e dados morfológicos foram analisados separadamente e em conjunto por meio de inferências de parcimônia e Bayesiana. Foram incluídos 86 espécimes representantes de 17 gêneros e 51 espécies de Helieae. Desse total, 47 espécimes possuíam seqüências das duas regiões e oito possuíam apenas dados morfológicos. O conjunto de dados completo gerou topologias largamente congruentes com aquelas obtidas com a análise de dois subconjuntos, um sem "dados ausentes" e outro incluindo táxons sem dados para uma das partições moleculares. A inclusão de maior número de táxons e de um novo conjunto de dados gerou um resultado consistente quanto ao posicionamento relativo de alguns clados, permitindo a definição de novas circunscrições genéricas para *Calolisianthus*, *Chelonanthus*, *Helia* e, em menor grau, para *Symbolanthus*. O gênero *Calolisianthus* constituía-se de 6–10 espécies, mas como resultado desses estudos filogenéticos moleculares e morfológicos, no quarto capítulo desta Tese uma nova circunscrição é apresentada e a atual lectotipificação questionada com base em conflito com o protólogo. O gênero recircunscrito, revisado no quinto capítulo, contém 4 espécies (uma delas nova para a ciência) endêmicas dos campos rupestres e cerrados do Brasil. O gênero é caracterizado pelo hábito herbáceo a subarborescente, pelas flores de cor rosa, vermelha, roxo-azulada ou lilás e por tétrades polínicas com exina reticulada, apresentando ilhas de retículo mais espessado. São fornecidas chave de identificação, descrições morfológicas, ilustrações, mapas de distribuição e comentários sobre o *status* de conservação de cada espécie. Também como resultado dos estudos filogenéticos desta Tese, duas espécies que pertenciam ao gênero *Calolisianthus* são transferidas para *Chelonanthus*. No sexto capítulo, são apresentadas descrições morfológicas, ilustrações e mapas de distribuição geográfica dessas espécies. Por fim, propõe-se que *Adenolisianthus* e os "*Chelonanthus* de flores verdes", os quais não são proximamente relacionados à espécie tipo do gênero, sejam incluídos em um gênero *Helia* mais amplamente circunscrito. No último capítulo, a lectotipificação de *Helia* é questionada com base na dificuldade de reconhecimento da identidade do atual lectótipo. Propõe-se que esse lectótipo seja rejeitado e substituído pela designação de um novo. *Helia sensu stricto* compreende 2 espécies que ocorrem em brejos e campos úmidos do Brasil e Paraguai. Caracteriza-se pelo hábito herbáceo e pelas corolas salverformes de coloração amarelo-esverdeada, creme ou alva. São apresentadas suas descrições morfológicas, chave de identificação e mapas de distribuição.

Abstract

Helieae, one of the six Gentianaceae tribes, comprises about 23 genera and over 200 species found exclusively in the Neotropics. It is a highly diverse assemblage of plants, which have traditionally been problematic regarding generic circumscriptions. Several Helieae genera were understudied and phylogenetic relationships within the tribe were unclear. On these grounds, the present seven-chapter Thesis aimed to provide solid hypothesis on the phylogenetic relationships of the tribe, focusing primarily on the study of four of these poorly known genera, specifically, *Calolisianthus* Gilg, *Helia* Mart., *Prepusa* Mart. and *Senaea* Taub., which occur mainly in Brazil. In the first chapter, a morphology-based phylogeny and taxonomic revision of *Prepusa* and *Senaea* are presented. Based on studies of herbarium collections, five species of *Prepusa* and two species of *Senaea* are recognized. All are endemic to montane habitats in the Brazilian states of Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais and Rio de Janeiro. Morphological descriptions, identification keys, illustrations and distribution maps for each species are provided. *Prepusa* and *Senaea* are morphologically, geographically, and phylogenetically isolated within *Helieae*, and their close relationship is supported by 6-merous flowers. Phylogenetic analyses of 33 morphological characters using both parsimony and Bayesian methods provide a consistent picture of the relationships of *Prepusa* and *Senaea*. The two genera are monophyletic and sister to one another. Parsimony-based phylogenetic analyses including 22 genera and 60 species of the tribe Helieae are presented in the second chapter. This study is based on data from morphology, palynology, and seed micromorphology (127 structural characters), and DNA sequences (*matK*, *trnL* intron, ITS). Phylogenetic reconstructions based on ITS and morphology provided the greatest resolution. *Celiantha*, *Prepusa* and *Senaea* together appear as the sister clade to the rest of Helieae. The remainder of Helieae is largely divided into two large subclades, the "*Macrocarpaea*" subclade and the "*Symbolanthus*" subclade. The first subclade includes *Macrocarpaea*, sister to *Chorisepalum*, *Tachia*, and *Zonanthus*. *Irlbachia* and *Neblinantha* are placed as sisters to the "*Symbolanthus*" subclade, which includes *Aripuana*, *Calolisianthus*, *Chelonanthus*, *Helia*, *Lagenanthus*, *Lehmanniella*, *Purdieanthus*, *Rogersonanthus*, *Roraimaea*, *Sipapoantha*, and *Symbolanthus*. Generic-level polyphyly is detected in *Chelonanthus* and *Irlbachia*. Evolution of morphological characters is discussed, and new pollen and seed characters are evaluated for the first time in a combined morphological-molecular phylogenetic analysis. In the third chapter, phylogenetic relationships in Helieae were studied based on new data and larger sampling in particular clades. DNA sequences from two nuclear regions (ITS and 5S-NTS) and morphological data were analyzed separately and in combination using parsimony and Bayesian inference. A

total of 86 specimens representing 17 and 51 Helieae genera and species, respectively, were included in the phylogenetic analyses; 47 specimens are sequenced for both regions, and eight have only morphological data. The complete data set produced topologies largely congruent with the ones obtained from two subsets, one without missing data, and another including taxa without data for one molecular partition. The use of new information led to a consistent result in the relative position of some clades and allowed defining new generic circumscriptions for *Calolisianthus*, *Chelonanthus*, *Helia*, and, to a lesser extent, *Symbolanthus*. The genus *Calolisianthus* formerly encompassed 6–10 species. As a result of these molecular and morphological phylogenetic studies, in the fourth chapter a new circumscription is presented and the existing lectotypification of *Calolisianthus* is questioned. It is proposed that this lectotype is rejected and superseded by the designation of a new lectotype, based chiefly on the conflict with the protologue. The genus *Calolisianthus* in its new circumscription, revised in the fifth chapter, comprises 4 species (one new to science) endemic to *campos rupestres* and *cerrados* in Brazil. The genus is characterized by herbaceous to subshrubby habit, by pink, red, purple-blue or lilac flowers, and by shedding pollen in reticulate tetrads with islands of coarse reticulum. Taxonomic key, morphological descriptions, illustrations, distribution maps, and comments about conservation status are provided. Moreover, two former *Calolisianthus* species are transferred to *Chelonanthus*. Morphological descriptions, illustrations and geographic distribution maps of these species are presented in the sixth chapter. Finally, it is proposed that *Adenolisianthus* and the "green-flowered *Chelonanthus*", which are not closely related to the type species, be included in a largely circumscribed *Helia*. In the final chapter, the existing lectotypification of *Helia* is questioned based on the difficulties in recognizing the material identity. It is proposed that this lectotype is rejected and superseded by the designation of a new lectotype. *Helia sensu stricto* comprises 2 species that occur in swamps and wet fields in Brazil and Paraguay. They are characterized by their herbaceous habit and greenish-yellow, cream or white, salverform corollas. Morphological descriptions, identification keys, illustrations, and distribution maps are provided for both of them.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

CAPÍTULO 1

Calió, M.F., Pirani, J.R. & Struwe, L. 2008. Morphology-based phylogeny and revision of *Prepusa* and *Senaea* (Gentianaceae: Helieae) – rare endemics from eastern Brazil. *Kew Bull.* 63: 169-191. Anexo 1.

CAPÍTULO 2

Struwe, L., Albert, V.A., Calió, M.F., Frasier, C., Lepis, K.B., Mathews, K.G., Grant, J.R., 2009. Evolutionary patterns in Neotropical Helieae (Gentianaceae): evidence from morphology, chloroplast and nuclear DNA sequences. *Taxon* 58(2): 479-499. Anexo 2.

Struwe, L., Kadereit, J., Klackenberg, J., Nilsson, S., Thiv, M., von Hagen, K.B. & Albert, V.A. 2002. Systematics, character evolution, and biogeography of Gentianaceae, including a new tribal and subtribal classification. In: Struwe, L. & Albert, V.A. (eds.) *Gentianaceae – Systematics and Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 21-309.

CAPÍTULO 3

Albert, V.A., Struwe, L., 2002. Gentianaceae in context. In: Struwe, L., Albert, V.A. (Eds.), *Gentianaceae – Systematics and Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1–20.

Bouman, F., Cobb, L., Deventer, N., Goethals, V., Maas, P.J.M., Smets, E., 2002. The seeds of Gentianaceae. In: Struwe, L. and Albert, V.A. (Eds.), *Gentianaceae – Systematics and Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 498–572.

Cabrera, A.L., Willink, A., 1980. Biogeografía de América Latina. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C.

Calió, M. F., Pirani, J.R., em prep. Nova lectotipificação de *Calolisianthus* Gilg.

Chassot, P., Nemomissa, S., Yuan, Y.-M., Küpfer, P., 2001. High paraphyly of *Swertia* L. (Gentianaceae) in the *Gentianella*-lineage as revealed by nuclear and chloroplast DNA sequence variation. *Plant Syst. Evol.* 229, 1–21.

Cox, A.V., Bennet, M.D., Dyer, T.A., 1992. Use of the polymerase chain reaction to detect spacer size heterogeneity in plant 5S-rRNA gene clusters and to locate such clusters in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 83, 684–690.

Chen, S., Xia, T., Wang, Y., Liu, J., Chen, S., 2005. Molecular systematics and biogeography of *Crawfordia*, *Metagentiana* and *Tripterosperrum* (Gentianaceae) based on nuclear ribosomal and plastid DNA sequences. *Ann. Bot.* 96, 413–424.

- Daly, D.C., Cameron, K.M., Stevenson, D.W., 2001. Plant systematics in the Age of Genomics. *Plant Physiol.* 127, 1328–1333.
- Felsenstein, J., 1985. Confidence-limits on phylogenies – an approach using the bootstrap. *Evolution* 39, 753–779.
- Fiaschi, P., Pirani, J.R., no prelo. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *J. Syst. Evol.*
- Frasier, C.L., Albert, V.A., Struwe, L., 2008. Amazonian lowland, white sand areas as ancestral regions for South American biodiversity: biogeographic and phylogenetic patterns in *Potalia* (Angiospermae: Gentianaceae). *Org. Div. Evol.* 8, 44–57.
- Gilg, E.F., 1895. Gentianaceae. In: Engler, A., Prantl, K. (Eds.), *Die Natürlichen Pflanzfamilien*. Vol 4 (2). Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig, pp. 50–108.
- Gould, K.R., Struwe, L., 2004. Phylogeny and evolution of *Symbolanthus* and *Wurdackanthus* (Gentianaceae – Helieae) in the Guayana Highlands and Andes, based on ribosomal 5S-NTS sequences. *Ann. MO. Bot Garden* 91, 438–446.
- Hagen, K.B. von, Kadereit, J.W., 2001. The phylogeny of *Gentianella* (Gentianaceae) and its colonization of the southern hemisphere as revealed by nuclear and chloroplast DNA sequence variation. *Org. Div. Evol.* 1, 61–79.
- Huelsenbeck, J.P., Ronquist, F., 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17, 754–755.
- Jensen, S.R., Schripsema, J., 2002. Chemotaxonomy and pharmacology of Gentianaceae. In: Struwe, L., Albert, V.A. (Eds.), *Gentianaceae: Systematics and Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 573–631.
- ICBN, 2006. McNeill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., Demoulin, V., Hawksworth, D.L., Marhold, K., Nicolson, D.H., Prado, J., Silva, P.C., Skog, J.E., Wiersema, J.H. & Turland, N.J. (Eds.), *International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code)* adopted by the International Botanical Congress Vienna, Austria, July 2005, A.R.G. Gantner Verlag, Ruggel Liechtenstein.
- Lee, M.S.Y., 2004. Molecular and morphological datasets have similar numbers of relevant phylogenetic characters. *Taxon* 53, 1019–1022.
- Lewis, P.O., 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Syst. Biol.* 50, 913–925.
- Maddison, D.R., Maddison, W.P., 2005. *MacClade4 (Versão 4.08): analysis of phylogeny and character evolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Mansion, G., Struwe, L., 2004. Generic delimitation and phylogenetic relationships within the subtribe Chironiinae (Chironieae: Gentianaceae), with special reference to *Centaurium*: evidence from nrDNA and cpDNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 32, 951–977.

- Martius, C.F.P. von., 1827. *Nova genera et species plantarum quas in itinere per Brasiliam*, vol. 2. V. Wolf, München.
- Mészáros, S., Laet, J. De, Goethals, V., Smets, E., Nilsson, S., 2002. Cladistics of Gentianaceae: a morphological approach. In: Struwe, L., Albert, V.A. (Eds.), *Gentianaceae: Systematics and Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 310–376.
- Nickrent, D.L., Schuetz, K.P., Starr, E.D., 1994. A molecular phylogeny of *Arceuthobium* (Viscaceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences. *Am. J. Bot.* 81, 1149–1160.
- Nilsson, S., 2002. Gentianaceae – a review of palynology. In: Struwe, L., Albert, V. A. (Eds.), *Gentianaceae – Systematics and natural history*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 377–497.
- Nylander, J.A.A., 2004. MrModeltest versão 2.2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University. Disponível em: <http://www.abc.se/~nylander/>
- Pringle, J.S., 1995. Family 159A. Gentianaceae. In: Harling, G., Andersson, L. (Eds.), *Flora of Ecuador*, vol. 53. Department of Systematic Botany, Gothenburg University, Göteborg, pp. 1–131.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P., 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed model. *Bioinformatics* 19, 1572–1574.
- Sastri, D.C., Hilu, K., Appels, R., Lagudah, E.S., Playford, J., 1992. An overview of evolution in plant 5S DNA. *Plant Syst. Evol.* 183, 169–181.
- Scotland, R.W., Olmstead, R.G., Bennet, J.R., 2003. Phylogeny reconstruction: the role of morphology. *Syst. Biol.* 52, 539–548.
- Simmons, M.P., 2004. Independence of alignment and tree search. *Mol. Phylogenet. Evol.* 31, 874–879.
- Simmons, M.P., Ochoterena, H., 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Syst. Biol.* 49, 369–381.
- Struwe, L., Albert, V.A., 1998. *Lisianthus* P.Br., its probable homonym *Lisyanthus* Aubl. (Gentianaceae) and the priority of *Helia* Mart. over *Irlbachia* Mart. as its substitute. *Harvard Pap. Bot.* 3, 67–71.
- Struwe, L., Albert, V.A., Calió, M.F., Frasier, C., Lepis, K.B., Mathews, K.G., Grant, J.R., 2009. Evolutionary patterns in Neotropical Helieae (Gentianaceae): evidence from morphology, chloroplast and nuclear DNA sequences. *Taxon* 58, 479–499.
- Struwe, L., Kadereit, J., Klackenberg, J., Nilsson, S., Thiv, M., von Hagen, K.B., Albert, V.A., 2002. Systematics, character evolution, and biogeography of Gentianaceae, including a

- new tribal and subtribal classification. In: Struwe, L., Albert, V.A. (Eds.), *Gentianaceae – Systematics and Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 21–309.
- Struwe, L., Thiv, M., Kadereit, J.W., Pepper, A.S.-R., Motley, T.J., White, P.J., Rova, J.H.E., Potgieter, K., Albert, V.A., 1998. *Saccifolium* (Saccifoliaceae), an endemic of Sierra de la Neblina on the Brazilian-Venezuelan frontier, is related to a temperate-alpine lineage of Gentianaceae. *Harvard Pap. Bot.* 3, 199–214.
- Swofford, D.L., 2000. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using parcimony * and Other Methods. Version 4.0b10. Sinauer, Sunderland, USA.
- Thiv, M., Struwe, L., Kadereit, J.W., 1999. The phylogenetic relationships and evolution of the Canarian laurel forest endemic *Ixanthus viscosus* (Aiton) Griseb. (Gentianaceae): evidence from matK and ITS sequences, and floral morphology and anatomy. *Plant Syst. Evol.* 218, 299–317.
- Thompson, J.D., Gibson, T.J., Plewniak, F., Jeanmougin, F., Higgins, D.G., 1997. The Clustal X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Res.* 25, 4876–4882.
- White, T.J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J., 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis, M.A., Gelfund, D.H., Sninsky, J.J., White, T.J. (Eds.), *PCR protocols: a guide to methods and amplifications*, Academic Press, San Diego, California, USA, pp. 315–322.
- Wiens, J.J., 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Syst. Biol.* 53, 653–661.
- Yuan, Y.-M., Kupfer, P., 1995. Molecular phylogenetics of the subtribe Gentianinae (Gentianaceae) inferred from the sequences of internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Plant Syst. Evol.* 196, 207–226.
- Yuan, Y.-M., Wohlhauser, S. Möller, M., Chassot, P., Mansion, G., Grant, J., Küpfer, P., Klackenberg, J., 2003. Monophyly and relationships of the tribe Exaceae (Gentianaceae) inferred from nuclear ribosomal and chloroplast DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 28, 500–517.
- Zijlstra, G., Maas, P.J.M., Gandhi, K., 1999. On the nonexistence of *Lisyanthus* Aublet. *Harvard Pap. Bot.* 4, 289-292.

CAPÍTULO 4

Calió, M.F. & Pirani, J.R., em prep. Revisão de *Calolisianthus* Gilg (Helieae, Gentianaceae), um gênero endêmico dos campos rupestres e cerrados no Brasil. A ser submetido a *Taxon*.

- Calió, M.F., Pirani, J.R. Struwe, L. & Lepis, K.B., em prep. Estudo filogenético de Helieae (Gentianaceae) com ênfase nos limites genéricos de *Calolisianthus* Gilg, *Chelonanthus* Gilg e *Helia* Mart., baseado em dados moleculares e morfológicos. A ser submetido a *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- ICBN, 2006. McNeill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., Demoulin, V., Hawksworth, D.L., Marhold, K. Nicolson, D.H., Prado, J., Silva, P.C., Skog, J.E., Wiersema, J.H. & Turland, N.J. (eds.), *International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code) adopted by the International Botanical Congress Vienna, Austria, July 2005*, A.R.G. Gantner Verlag, Ruggel Liechtenstein.
- Gilg, E. 1895. Gentianaceae. Pp. 50–108 in: Engler, H.G.A. & Prantl, K.A.E. (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 4(2). Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Grisebach, A.H.R. 1839 [1838]. *Genera et species plantarum*. J.G. Cotta, Stuttgart and Tübingen.
- Grisebach, A.H.R. 1845. Gentianaceae. Pp. 39–141 in: Candolle, A. de (ed.), *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, vol. 9. Fortin, Masson, et Sociorum, Paris.
- Kuntze, C.E.O. 1891. *Revisio generum plantarum*, vol. 2. Arthur Felix, Leipzig.
- Maas, P.J.M. 1985. Nomenclatural notes on neotropical Lisyntheae (Gentianaceae). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. C* 88: 405–412.
- Nilsson, S. 2002. Gentianaceae – a review of palynology. Pp. 377–497 in: Struwe, L. & Albert, V.A. (eds.), *Gentianaceae – systematics and natural history*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pringle, J.S. 1995. Family 159A. Gentianaceae. Pp. 1–131 in: Harling, G. & Andersson, L. (eds.), *Flora of Ecuador*, vol. 53. Department of Systematic Botany, Gothenburg University, Göteborg.
- Struwe, L. & Albert, V.A. 1998. *Lisianthus* P.Br., its probable homonym *Lisyanthus* Aubl. (Gentianaceae) and the priority of *Helia* Mart. over *Irlbachia* Mart. as its substitute. *Harvard Pap. Bot.* 3(1): 67–71.
- Struwe, L. & Gould, K. 2004. Redefinition of *Symbolanthus* to include *Wurdackanthus* (Gentianaceae — Helieae). *Novon* 14: 354–359.
- Struwe, L., Kadereit, J., Klackenberg, J., Nilsson, S., Thiv, M., von Hagen, K.B. & Albert, V.A. 2002. Systematics, character evolution and biogeography of Gentianaceae, including a new tribal and subtribal classification. Pp. 21–309 in: Struwe, L. & Albert, V.A. (eds.), *Gentianaceae – Systematics and Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Struwe, L., Maas, P.J.M. & Albert, V.A. 1997. *Aripuana cullmaniorum*, a new genus and species of Gentianaceae from white-sands of southeastern Amazonas, Brazil. *Harvard Pap. Bot.* 2(2): 235–253.

- Weaver, R.E., Jr. 1972. A revision of the neotropical genus *Lisianthus* (Gentianaceae). *J. Arnold Arb.* 53: 76–100, 234–272, 273–311.
- Zijlstra, G., Maas, P.J.M., Gandhi, K. 1999. On the nonexistence of *Lisyanthus* Aublet. *Harvard Pap. Bot.* 4(1): 289–292.

CAPÍTULO 5

- Angely, J. 1965. *Flora analítica do Paraná*, vol. 7 Coleção Saint-Hilaire. Phytton, São Paulo.
- Angely, J. 1971 [1970]. *Flora analítica e fitogeográfica do Estado de São Paulo*, vol. 4. Phytton, São Paulo.
- Bell, A.D. 1991. *Plant Form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford University Press, New York.
- Bouman, F., Cobb, L., Devente, N., Goethals, V., Maas, P.J.M. & Smets, E. 2002. The seeds of Gentianaceae. Pp. 498–572 in: Struwe, L. & Albert, V.A. (eds.), *Gentianaceae – Systematics and Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cabrera, A.L. & Willink, A. 1980. *Biogeografía de America Latina*. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C.
- Calió, M.F. 2009. Gentianaceae. in: Neotropikey. Version 1, March 2009. Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Gentianaceae.htm>, acessado em 20/julho/2009.
- Calió, M.F. & Pirani, J.R., em prep. Nova lectotipificação de *Calolisanthus* Gilg (Helieae – Gentianaceae). A ser submetido a *Taxon*.
- Calió, M.F., Pirani, J.R. Struwe, L. & Lepis, K.B., em prep. Estudo filogenético de Helieae (Gentianaceae) com ênfase nos limites genéricos de *Calolisanthus* Gilg, *Chelonanthus* Gilg e *Helia* Mart., baseado em dados moleculares e morfológicos. A ser submetido a *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- Chamisso, L.K.A. von & Schlechtendal, D.F.L. von. 1826. De plantis in expeditione speculatoria Romanoffiana observatis rationem dicunt Ad. de Chamisso et D. de Schlechtendal. *Linnaea* 1: 1–677.
- Cordeiro, I. 1983. Flora fanerogâmica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo, Brasil) – 133 – Gentianaceae. *Hoehnea* 10: 49–52.
- Cordeiro, I. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais. Gentianaceae. *Bol. Bot. Univ. de São Paulo* 9: 209–249.
- Cordeiro, I. 2004. Flora de Grão-Mogol Minas Gerais: Gentianaceae. *Bol. Bot. Univ. de São Paulo* 22(2): 137–140.
- Cordeiro, I. 2005. Gentianaceae. Pp. 211–222 in: Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Melhem, T.S., Giulietti, A.M. (eds.), *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*, vol. 4. FAPESP, São Paulo.

- Costa, C.M.R., Herrmann, G., Martins, C.S., Lins, L.V. & Lamas, I.R. 1998. *Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação*. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.
- Delgado, M.N. 2008. *Caracterização morfoanatômica de espécies de Gentianaceae em áreas de cerrado e campo rupestre em Minas Gerais*. Dissertação, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- ESRI, Environmental Systems Research Institute, INC. 2006. ArcGis – ArcView Desktop 9.2.
- Fabris, H.A. & Klein, R.M. 1971. Gentianaceae. Pp. 3–30 in: Reitz, P.R. (ed.), *Flora Ilustrada Catarinense*, parte 1, fascículo GENC. Herbário "Barbosa Rodrigues", Itajaí.
- Fiaschi, P. & Pirani, J.R. no prelo. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *J. Syst. Evol.*
- Freitas, L. & Sazima, M. 2009. Floral biology and mechanisms of spontaneous self-pollination in five neotropical species of Gentianaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 160: 357–368.
- Gilg, E. 1895. Gentianaceae. Pp. 50–108 in: Engler, H.G.A. & Prantl, K.A.E. (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 4(2). Verlag von Wilhem Engelmann, Leipzig.
- Giulietti, A.M. & Pirani, J.R. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. Pp. 39–69 in: Vanzolini, P.E. & Heyer, W.R. (eds.), *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Grisebach, A.H.R. 1839 [1838]. *Genera et species plantarum*. J.G. Cotta, Stuttgart and Tübingen.
- Grisebach, A.H.R. 1845. Gentianaceae. Pp. 39–141 in: Candolle, A. de (ed.), *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, vol. 9. Fortin, Masson, et Sociorum, Paris.
- Harley, R.M. 1988. Evolution and distribution of *Eriope* (Labiatae), and its relatives, in Brazil. Pp. 71–120 in: Vanzolini, P.E. & Heyer, W.R. (eds.), *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Harley, R.M. & Simmons, N.A. 1986. *Florula of Mucugê, Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. A descriptive check-list of the campo rupestre area*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Harvey, Y.B. 1995. Gentianaceae. Pp. 321–327 in: Stannard, B.L. (ed.), *Flora of the Pico das Almas, Chapada Diamantina–Bahia, Brazil*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Hickey, L.J. 1979. A revised classification on the architecture of dicotyledonous leaves. Pp. 25–39 in: Metcalfe, C.R. & Chalk, L. (eds.) *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. 1. Ed. 2. Clarendon Press, Oxford.
- IUCN 2001. IUCN Red List categories and criteria. Version 3.1. IUCN, Gland, Switzerland & Cambridge, U.K.
- Klink, C.A. & Machado, R.B. 2005. A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade* 1(1): 147–155.

- Kuntze, C.E.O. 1891. *Revisio generum plantarum*, vol. 2. Arthur Felix, Leipzig.
- Maas, P.J.M. 1985. Nomenclatural notes on neotropical Lisyantheae (Gentianaceae). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, ser C, 88: 405–412.
- Machado, R.B., Ramos Neto, M.B., Pereira, P.G.P., Caldas, E.F., Gonçalves, D.A., Santos, N.S., Tabor, K. & Steininger, M. 2004. *Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro*. Relatório técnico não publicado. Conservação Internacional, Brasília, DF.
- Maguire, B. 1981. Gentianaceae. Pp. 330–388 in: Maguire, B. & collaborators (eds.), *The Botany of the Guayana Highland – Part XI*. Memoirs of the New York Botanical Garden 32, Bronx.
- Maguire, B. 1985. Gentianaceae – part 2. *Phytologia* 57: 311-312.
- Maguire, B. & Boom, B.M. 1989. Gentianaceae – Part 3. Pp. 2–56 in: Maguire, B. & collaborators (eds.), *The Botany of the Guayana Highland – Part XIII*. Memoirs of the New York Botanical Garden 51, Bronx.
- Martius, C.F.P. von. 1827. *Nova genera et species plantarum quas in itinere per Brasiliam*, vol. 2, parte 2. V. Wolf, München.
- Nilsson, S. 2002. Gentianaceae – a review of palynology. Pp. 377–497 in: Struwe, L. & Albert, V.A. (eds.), *Gentianaceae – systematics and natural history*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pio-Correa, M. 1926. *Dicionário das plantas úteis do Brasil e das plantas cultivadas*, vol. 3, F–G. Ministério da Agricultura, Rio de Janeiro.
- Prance, G.T. 1994. A comparison of the efficacy of higher taxa and species number in the assessment of biodiversity in the neotropics. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 345: 89–99.
- Pringle, J.S. 1995. Family 159A. Gentianaceae. Pp. 1–131 in: Harling, G. & Andersson, L. (eds.), *Flora of Ecuador*, vol. 53. Department of Systematic Botany, Gothenburg University, Göteborg.
- Progel, A. 1865. Gentianaceae. Pp. 198–248 in: Martius, C.F.P. von (ed.), *Flora Brasiliensis*, vol. 6, parte 1. Frid. Fleischer, Monachii.
- Radford, A.E., Dickson, W.C., Massey, J.R. & Bell, C.R. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row Publishers, New York, Evanston, San Francisco, London.
- Stafleu, F.A. & Cowan, R.S. 1976. *Taxonomic Literature: A selective guide to botanical publications and collections, with dates, commentaries and types*. 2nd much enlarged ed. v. 1. Bohn, Scheltema & Holkema, W. Junk b.v., Publishers, The Hague.
- Stafleu, F.A. & Cowan, R.S. 1985. *Taxonomic Literature: A selective guide to botanical publications and collections, with dates, commentaries and types*. 2nd much enlarged ed. v. 5. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht/Antwerpen; Boston, W. Junk b.v., Publishers, The Hague.

- Struwe, L. & Albert, V.A. 1998. *Lisianthus* P.Br., its probable homonym *Lisyanthus* Aubl. (Gentianaceae) and the priority of *Helia* Mart. over *Irlbachia* Mart. as its substitute. *Harvard Pap. Bot.* 3(1): 67–71.
- Struwe, L., Albert, V.A., Calió, M.F., Frasier, C., Lepis, K.B., Mathews, K.G., Grant, J.R. 2009. Evolutionary patterns in neotropical Helieae (Gentianaceae): evidence from morphology, chloroplast and nuclear DNA sequences. *Taxon* 58(2): 479–499.
- Struwe, L., Kadereit, J., Klackenberg, J., Nilsson, S., Thiv, M., von Hagen, K.B. & Albert, V.A. 2002. Systematics, character evolution and biogeography of Gentianaceae, including a new tribal and subtribal classification. Pp. 21–309 in: Struwe, L. & Albert, V.A. (eds.), *Gentianaceae – Systematics and Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Struwe, L., Maas, P.J.M. & Albert, V.A. 1997. *Aripuana cullmaniorum*, a new genus and species of Gentianaceae from white-sands of southeastern Amazonas, Brazil. *Harvard Pap. Bot.* 2(2): 235–253.
- Weberling, F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press. New York.
- Zijlstra, G., Maas, P.J.M., Gandhi, K. 1999. On the nonexistence of *Lisyanthus* Aublet. *Harvard Pap. Bot.* 4(1): 289–292.

CAPÍTULO 6

- Calió, M. F., Pirani, J.R., em prep. Nova lectotipificação de *Calolisianthus* Gilg (Helieae, Gentianaceae). A ser submetido a *Taxon*.
- Calió, M.F. & Pirani, J.R., em prep. Revisão de *Calolisianthus* Gilg (Helieae, Gentianaceae), um gênero endêmico dos campos rupestres e cerrados no Brasil. A ser submetido a *Taxon*.
- Calió, M.F., Pirani, J.R. Struwe, L. & Lepis, K.B., em prep. Estudo filogenético de Helieae (Gentianaceae) com ênfase nos limites genéricos de *Calolisianthus* Gilg, *Chelonanthus* Gilg e *Helia* Mart., baseado em dados moleculares e morfológicos. A ser submetido a *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- ESRI, Environmental Systems Research Institute, INC. 2006. ArcGis – ArcView Desktop 9.2.
- Hickey, L.J. 1979. A revised classification on the architecture of dicotyledonous leaves. Pp. 25–39 in: Metcalfe, C.R. & Chalk, L. (eds.) *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. 1. Ed. 2. Clarendon Press, Oxford.
- IUCN 2001. IUCN Red List categories and criteria. Version 3.1. IUCN, Gland, Switzerland & Cambridge, U.K.
- Martius, C.F.P. von. 1827. *Nova genera et species plantarum quas in itinere per Brasiliam*, vol. 2, pars 2. V. Wolf, München.

- Martius, C.F.P. von. 1838 [1837]. Gentianaceae. *Flora* 21(2), Beibl. 4-5. Monachii.
- Radford, A.E., Dickson, W.C., Massey, J.R. & Bell, C.R. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row Publishers, New York, Evanston, San Francisco, London.
- Pringle, J.S. 1995. Family 159A. Gentianaceae. Pp. 1–131 in: Harling, G. & Andersson, L. (eds.), *Flora of Ecuador*, vol. 53. Department of Systematic Botany, Gothenburg University, Göteborg.
- Weberling, F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, New York.

CAPÍTULO 7

- Calió, M.F., Pirani, J.R. Struwe, L. & Lepis, K.B., em prep. Estudo filogenético de Helieae (Gentianaceae) com ênfase nos limites genéricos de *Calolisianthus* Gilg, *Chelonanthus* Gilg e *Helia* Mart., baseado em dados moleculares e morfológicos. A ser submetido a *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- Chamisso, L.K.A. 1833. Spicilegium plantarum e familiis jam prius recensitis, praesertim brasiliensium serius a Sellowio missarum. *Linnaea* 8(1): 7–17.
- Cordeiro, I. 2005. Gentianaceae. Pp. 211–222 in: Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Melhem, T.S., Giulietti, A.M. (eds.), *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*, vol. 4. FAPESP, São Paulo.
- ESRI, Environmental Systems Research Institute, INC. 2006. ArcGis – ArcView Desktop 9.2.
- Fabris, H.A. & Klein, R.M. 1971. Gentianaceae. Pp. 3–30 in: Reitz, P.R. (ed.), *Flora Illustrada Catarinense*, parte 1, fascículo GENC. Herbário "Barbosa Rodrigues", Itajaí.
- Gilg, E. 1895. Gentianaceae. Pp. 50–108 in: Engler, H.G.A. & Prantl, K.A.E. (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 4(2). Verlag von Wilhem Engelmann, Leipzig.
- Gilg, E. 1896. Beiträge zur Kenntnis der Gentianaceae I. *Bot. Jahrb. Syst.* 22: 301–347.
- Grisebach, A.H.R. 1839 [1838]. *Genera et species plantarum*. J.G. Cotta, Stuttgart and Tübingen.
- Hassler, E. 1917. *Addenda ad Plantas Hasslerianas: familiae genera et species pro flora paraguariensi nova vel in Plantis Hasslerianis I et II haud enumerata*. Parte 1. A. Kundig, Geneva.
- Hickey, L.J. 1979. A revised classification on the architecture of dicotyledonous leaves. Pp. 25–39 in: Metcalfe, C.R. & Chalk, L. (eds.) *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. 1. Ed. 2. Clarendon Press, Oxford.
- IUCN 2001. IUCN Red List categories and criteria. Version 3.1. IUCN, Gland, Switzerland & Cambridge, U.K.
- Kunth, C.S. 1819 [1818]. Gentianaceae (*Lisianthus*). Pp. 180–185 in: Humboldt, A., Bonpland, A. & Kunth, C.S. (eds.), *Nova Genera et Species Plantarum*, vol. 3. Paris,

Lutetiae Parisiorum.

- Kuntze, C.E.O. 1891. *Revisio generum plantarum*, vol. 2. Arthur Felix, Leipzig.
- Lepis, K.B. 2009. *Evolution and systematics of Chelonanthus (Gentianaceae)*. Dissertation. Rutgers The State University of New Jersey, New Brunswick.
- Maas, P.J.M. 1985. Nomenclatural notes on neotropical Lisyntheae (Gentianaceae). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, ser C, 88: 405–412.
- Martius, C.F.P. von. 1827. *Nova genera et species plantarum quas in itinere per Brasiliam*, vol. 2, parte 2. V. Wolf, München.
- Nilsson, S. 2002. Gentianaceae – a review of palynology. Pp. 377–497 in: Struwe, L. & Albert, V.A. (eds.), *Gentianaceae – systematics and natural history*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pfeiffer, L.K.G. 1874. *Nomenclator botanicus*. vol. 1, parte altera. Cassellis, Sumptibus Theodori Fischeri.
- Pio-Corrêa, M. 1926. *Dicionário das plantas úteis do Brasil e das plantas cultivadas*, vol. 3, F–G. Ministério da Agricultura, Rio de Janeiro.
- Radford, A.E., Dickson, W.C., Massey, J.R. & Bell, C.R. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row Publishers, New York, Evanston, San Francisco, London.
- Stafleu, F.A. & Cowan, R.S. 1983. *Taxonomic Literature: A selective guide to botanical publications and collections, with dates, commentaries and types*. 2nd much enlarged ed. v. 4. Utrecht/Antwerpen, Bohn, Scheltema & Holkema; Boston, W. Junk b.v., Publishers, The Hague.
- Struwe, L. & Albert, V.A. 1998. *Lisianthus* P.Br., its probable homonym *Lisyanthus* Aubl. (Gentianaceae) and the priority of *Helia* Mart. over *Irlbachia* Mart. as its substitute. *Harvard Pap. Bot.* 3(1): 67–71.
- Struwe, L., Albert, V.A., Calió, M.F., Frasier, C., Lepis, K.B., Mathews, K.G., Grant, J.R. 2009. Evolutionary patterns in neotropical Helieae (Gentianaceae): evidence from morphology, chloroplast and nuclear DNA sequences. *Taxon* 58(2): 479–499.
- Struwe, L., Kadereit, J., Klackenberg, J., Nilsson, S., Thiv, M., von Hagen, K.B. & Albert, V.A. 2002. Systematics, character evolution and biogeography of Gentianaceae, including a new tribal and subtribal classification. Pp. 21–309 in: Struwe, L. & Albert, V.A. (eds.), *Gentianaceae – Systematics and Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Weberling, F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press. New York.