

FILOGENIA DAS ANGIOSPERMAS - PRIMEIROS PASSOS:

Quando lançamos a primeira edição deste livro, o objetivo foi que ele servisse de guia para a identificação das famílias que ocorrem no Brasil, além de atualizar os estudantes e profissionais sobre as alterações recentes na circunscrição das famílias. O livro teve muito boa aceitação na comunidade científica e também entre os estudantes, por ter tido como proposta a apresentação de um texto tão leve quanto possível e de uma farta quantidade de imagens de plantas. Notamos, entretanto, que o livro, por si só, ainda não era o suficiente para que se abandonasse o ensino de sistemas de classificação aos quais hoje poderia ser atribuída importância apenas histórica, como os sistemas de Engler e de Cronquist. Isto ocorre principalmente porque muitos docentes têm tido dificuldade em apresentar aos seus alunos os principais conceitos sobre filogenia, principalmente pela falta de livros-texto básicos. Assim, perpetua-se um ciclo inadequado em que os alunos que estão sendo agora formados podem estar sendo privados de um conhecimento que também lhe faltará quando estiverem atuando em sua carreira de pesquisador ou docente e omite-se o que é inegável: que a Sistemática Filogenética mudou e que essas mudanças vieram para ficar.

O objetivo desse texto, assim, é apresentar uma linguagem simples, voltada para alunos de graduação e para profissionais que desejam se atualizar sobre o que vem acontecendo com a Sistemática Vegetal que, sem dúvida, passa por uma de suas maiores revoluções. Embora tenha sido mantido o rigor no uso dos termos técnicos, procurou-se utilizá-los ao mínimo, introduzindo-os aos poucos. Da mesma forma, referências bibliográficas foram também reduzidas apenas àqueles casos inevitáveis e às situações em que a transcrição literal da frase utilizada pelo autor foi considerada recomendável. O objetivo não foi criar um texto estritamente acadêmico, mas um texto com finalidade didática, cujo principal objetivo é tornar acessível a compreensão dos trabalhos científicos que envolvem filogenia, os quais vêm se intensificando nas últimas décadas. Esta parte do livro está organizada em “passos”

porque esta é a exata imagem que temos sobre a aprendizagem da cladística. Cada um deve dar os passos que achar necessário e alguns deles (os primeiros) estão aqui apresentados. Logicamente quem pretende se aprofundar em cladística terá aqui apenas uma leitura inicial, mas certamente para aqueles que a desconhecem por completo e pretendem se atualizar, passos importantes poderão ser dados. Procuramos apresentar os passos de uma forma em que a interrupção da leitura ao final de cada um deles já encerra em si alguns conceitos principais e é possível que, para alguns, a leitura de apenas uma parte deste texto já traga os conceitos suficientes para suas expectativas.

Passo 1 - O que é Filogenia?

Definição: **Filogenia** = Uso da distância evolutiva como principal (ou único) critério para classificação dos organismos.

Um pouco de história...

Pode-se dizer que os primeiros sistemas filogenéticos surgiram logo após a difusão das ideias sobre evolução postuladas por Darwin em 1859 em seu “Origem das Espécies”. O sistema de Eichler, aperfeiçoado por Engler no final do século XIX já trazia claramente uma preocupação em organizar as Angiospermas de acordo com o seu grau de evolução e parentesco. Vamos encontrar, neste último sistema, nomes como Archiclamideae (Archi=antigo) que já refletem a sua preocupação evolutiva.

A expressão “Sistema de Classificação Filogenético”, entretanto, ganhou uma nova dimensão a partir do surgimento da cladística. Esta ferramenta de análise teve seus primórdios no início da segunda metade do século XX, em estudos principalmente relacionados à Zoologia e apenas a partir da década de 1980 começou a ganhar alguma força no meio botânico, tendo um impacto maior a partir da década de 1990, quando a maioria dos artigos das principais revistas científicas da área de Sistemática passou a incluir alguma forma de análise filogenética. A partir de então, os sistematistas e mesmo os botânicos de uma forma geral não puderam mais ignorar

que uma importante revolução nos conceitos e na forma de análise estava definitivamente consolidada. Sistemas de classificação mais tradicionais e não baseados em qualquer tipo de análise filogenética passaram a ser chamados de gradistas - este é o caso dos Sistemas de Engler e de Cronquist, por exemplo - ao passo que aqueles baseados em análises cladísticas passaram a ser chamados de cladistas, como é caso dos trabalhos de APG (1998), APG II (2003) e APG III (2009). Alguns botânicos consideram apenas os sistemas cladistas como sendo filogenéticos, mas deve ser lembrado que esta expressão é muito mais antiga.

Como ocorre em qualquer outra área da ciência, a filogenia utiliza as melhores ferramentas disponíveis pela tecnologia para gerar resultados e novos conhecimentos. A existência de ferramentas já comprovadamente eficientes para o estudo filogenético faz com que sejam indefensáveis os sistemas de classificação criados de forma empírica, ou seja, através da análise das informações sem o uso de uma metodologia clara e replicável. Defender, hoje, que um sistema de classificação não seja baseado nos recursos de informática e de estatística disponíveis é como sugerir que se possa estudar melhor a estrutura da membrana celular a partir de um microscópio comum ao invés de um microscópio eletrônico de varredura (M.E.V.). Sabia-se muito sobre a membrana celular antes do M.E.V., mas é inegável que a partir da sua criação passou-se a saber muito mais e a se ajustar interpretações dúbias sobre a estrutura desta membrana. Em síntese, a ciência evolui, novas técnicas e equipamentos surgem e os cientistas vão se adequando às novas realidades. Vamos, assim, falar em uma filogenia que utilize este ponto de partida.

Ao final desse passo, espera-se que tenha ficado claro que:

- A elaboração de sistemas filogenéticos não é uma ideia recente.
- As atuais ferramentas de análise, como a cladística, representam hoje o que há de mais adequado para a classificação dos vegetais. Negar esta realidade é insistir em adotar métodos já ultrapassados, o que não é recomendável a um cientista.

Passo 2 - Escolha das características em um estudo filogenético

Um erro bastante comum das pessoas é imaginar que os recentes estudos filogenéticos são baseados exclusivamente no sequenciamento do DNA. Isto não é verdade. Qualquer característica das plantas pode ser analisada, desde aquelas relacionadas à morfologia externa (inserção das folhas, coloração das flores, número de sementes, etc.) até aquelas relacionadas à anatomia interna ou à fitoquímica, passando, inclusive, pela composição das macromoléculas, como as proteínas, RNA e DNA.

Antes de toda esta revolução, era comum se atribuir peso às características utilizadas nos estudos taxonômicos. Algumas tendências podem ser notadas ao longo da história, mas é curioso notar que cada novidade passou por um período de euforia, onde se tinha a impressão que todos os problemas taxonômicos poderiam ser sanados com o uso desta ou daquela forma de análise. No final percebia-se que, como qualquer caráter, aquela novidade tinha uma aplicação limitada, boa em algumas situações, ruim em outras. Isto ocorreu por um tempo, por exemplo, com o uso da genética, através da análise dos cariótipos, com a fitoquímica e também com a palinologia. Em alguns casos, modelos de evolução eram propostos exclusivamente com base em uma destas análises e, por várias vezes, tinham utilidade taxonômica muito limitada, por proporem alterações em grupos tradicionalmente reconhecidos com base apenas no pólen ou outra característica do tipo.

A verdade é que nenhum caráter taxonômico é melhor do que outro a priori. Não podemos querer, por exemplo, reconstruir a evolução das Apocynaceae com base no seu cariótipo ou na estrutura química de seus pigmentos, principalmente antes de saber se eles possuem mesmo um significado evolutivo. Pode ser que, a partir de estudos mais amplos, fique evidenciado que estes caracteres são significativos, mas esta decisão deverá ser tomada a posteriori, ou seja, após um estudo e não antes. As características, assim, não possuem um valor a priori, o que corresponde a dizer que o número de cromossomos não é melhor taxonomicamente

nem pior do que o formato das folhas. Este não é um conceito novo e já foi referido por muitos autores, como Stace (1980), antes mesmo de todo o impacto da cladística.

Neste sentido, o avanço da genética contribuiu muito. Hoje se sabe que pequenas alterações genéticas podem causar grandes transformações morfológicas e isto, sem dúvida, é um fato importantíssimo quando consideramos a evolução das Angiospermas. Um caso emblemático é o de *Lacandonia schismatica*, uma pequena planta saprófita, nativa da América Central. Esta espécie foi descrita em 1989, causando grande impacto, pois era o primeiro caso de uma Angiosperma com androceu interno em relação ao gineceu. Muito se especulou na época, de que se tratava de uma inflorescência e não de uma flor ou que aquilo era resultado de toda uma linhagem paralela às demais Angiospermas e, assim, poderia até mesmo ser considerada como uma nova divisão destas. Afinal, como entender um passo evolutivo tão significativo como este? A Genética respondeu. Na realidade, aquilo que se julgava ser fruto de milhões de anos de evolução e de milhares de gerações, era decorrente de uma mutação ocorrida em uma espécie já conhecida de *Triuris*. Além disso, verificou-se recentemente que algumas populações de *Triuris* também apresentam indivíduos com flores com androceu interno ao gineceu. Ou seja, uma drástica modificação pode ocorrer por uma simples mutação e pode não ter nenhum significado taxonômico. Qual foi o erro - visto do prisma da filogenia contemporânea - dos taxonomistas naquele primeiro momento de impacto pela novidade? Atribuir a priori uma importância taxonômica a uma determinada característica, antes de uma análise mais geral.

Portanto, é extremamente importante que fique claro para aqueles que desejam compreender os estudos filogenéticos recentes que, a princípio, todas as características taxonômicas têm igual peso. Apenas depois de realizado um estudo filogenético poderá ficar mais evidente quais são as características mais importantes na definição dos táxons. No início de um estudo filogenético, a presença de uma timina ou de uma adenina na

posição 128 do íntron *trnL-F*, por exemplo, deve ser considerada tão relevante quanto o fato de as pétalas serem livres ou unidas.

Ao final desse passo, espera-se que tenha ficado claro que:

- O sequenciamento de trechos do DNA é apenas uma das fontes de informação que podem ser utilizadas na construção de sistemas de classificação filogenéticos.
- O peso de uma característica só pode ser adequadamente determinado depois de realizadas as análises filogenéticas.
- Grandes diferenças morfológicas entre plantas podem ser decorrentes de pequenas diferenças genéticas.

Passo 3 - Quais são as tendências evolutivas nas Angiospermas?

Este é um conceito importante de ser entendido na moderna filogenia. Ou melhor, a reformulação deste conceito é importante. Cronquist, um autor que não utilizou cladística em suas análises (até porque esta estava iniciando na Botânica quando seu sistema foi pela primeira vez proposto), assim como outros autores, foram fortemente influenciados pelas ideias de Bessey, que postulava a existência de determinadas tendências evolutivas nas Angiospermas que, em linhas gerais, podem ser resumidas em três direções: proteção, redução e fusão. Por exemplo, a princípio, um ovário ínfero deveria ser considerado como mais derivado que um ovário súpero (proteção), uma flor com poucos estames mais derivada que uma flor com muitos estames (redução) uma corola gamopétala mais derivada do que uma corola dialipétala (fusão). Logicamente estes autores consideravam que estas tendências eventualmente poderiam ser revertidas e plantas com ovário ínfero originarem plantas com ovário súpero, mas estes eram considerados casos excepcionais. As mudanças nas Angiospermas, além disso, seriam fruto de um processo evolutivo que se desenvolvia ao longo de inúmeras gerações e, assim, lentamente uma situação ia se transformando na outra. No caso citado acima, por exemplo, o ovário iria, ao longo das gerações, ficando cada vez mais imerso

no hipanto, até que se tornasse completamente ínfero. Todos estes (pré-) conceitos devem ser abandonados em um estudo em cladística.

Como início, vamos definir alguns termos úteis: caráter e estado de caráter. Caráter é, por exemplo, “posição do ovário”, estado de caráter é “súpero” (ou “ínfero”). Outro exemplo, caráter: cor de flor; estado de caráter: azul. Estes conceitos são bastante simples e, certamente, você poderá pensar em inúmeros outros exemplos. Apesar de simples, são bastante úteis. Na matriz apresentada no próximo tópico, por exemplo, os nomes de cada uma das colunas são os caracteres e os símbolos + e -, representando presença ou ausência, indicam os estados de caráter.

Para os autores tradicionais, havia uma tendência a se imaginar que os estados de caráter seguiriam determinadas direções. Na cladística isto é assumido como falso. Um determinado estado de caráter pode ser plesiomórfico (“primitivo”) em um grupo e apomórfico (“derivado”) em outro, sem que se deva assumir nenhuma tendência ou excepcionalidade a priori. Quem vai responder se o caráter é plesiomórfico ou apomórfico é a própria análise. Além disso, os estados de caráter podem caminhar de um sentido ao outro várias vezes na história evolutiva de um grupo e tudo indica que as reversões podem ocorrer muitas vezes, em uma comparação grosseira, como um interruptor que liga e desliga. Este “interruptor” é o gene que pode ligar (codificar) ou desligar (não codificar) um determinado estado de caráter, às vezes dependendo de uma única base nitrogenada em uma determinada posição. Lembre-se que alterações genéticas muito pequenas podem causar grandes transformações morfológicas, não necessariamente ao longo de inúmeras gerações. Assim, o grupo A, com flores unissexuadas pode gerar o grupo B, com flores bissexuadas, que pode gerar C, com flores unissexuadas, que pode gerar D, com flores bissexuadas e assim sucessivamente. Alguns botânicos tradicionais consideravam mais provável que uma flor bissexuada originasse uma flor unissexuada do que o contrário, uma vez que o desaparecimento de um órgão seria mais provável do que o surgimento a partir do nada.

Na verdade, o órgão não surge do nada, mas pode estar presente nos genes em uma forma inativa, bastando uma única mutação para que ele volte a codificar os órgãos necessários para a formação de uma flor bissexuada.

Em suma, vimos no passo anterior que os caracteres não possuem uma importância intrínseca e, neste passo, que não existem tendências evolutivas que possam ser assumidas a priori e que grandes transformações morfológicas podem ser decorrentes de pequenas mudanças genéticas. Se estes conceitos não estiverem perfeitamente incorporados é praticamente impossível entender com clareza a cladística. O problema é que estes conceitos, além de serem contrários à intuição, entram em choque com conceitos trabalhados ao longo da vida estudantil da maioria de nós, já que são bastante recentes.

Por fim, respondendo à pergunta do título deste capítulo, não existem tendências evolutivas nas Angiospermas (ou em qualquer grupo de organismos) que possam ser assumidas a priori. Apenas com um estudo filogenético podem ficar evidentes quais estados de caráter são plesiomórficos ou apomórficos e, de qualquer forma, estas conclusões estarão restritas ao grupo investigado.

Ao final desse passo, espera-se que tenha ficado claro:

- Que nada pode ser considerado universal em relação a tendências evolutivas nas Angiospermas.
- A diferença entre caráter e estado de caráter.
- Que, para a cladística, um estado de caráter pode se transformar em outro e vice-versa com igual probabilidade.

Passo 4 - Construindo uma árvore e entendendo a parcimônia

Uma análise filogenética utiliza o máximo possível de informações sobre os organismos (aqui plantas) que estão sendo estudados. Como a quantidade ideal de informações é grande demais para o nosso cérebro integrar de forma eficiente e imparcial, utilizamos programas de computador que fazem isto por nós. Existem muitos programas que fazem este tipo de análise,

sendo um dos mais difundidos o PAUP (sigla de Phylogenetic Analysis Using Parsimony). Este programa parte de uma matriz (tabela) cujos dados serão utilizados para estabelecer as relações entre as espécies, as quais serão baseadas **não** em suas semelhanças (este seria o tipo de análise realizado pela taxonomia numérica ou fenética, não abordada aqui), mas em um critério fácil de entender, mas difícil de explicar, chamado de PARCIMÔNIA, ou seja, o pressuposto de que os caminhos evolutivos mais prováveis são os mais curtos. Entender o que é parcimônia fica mais fácil através do seguinte exercício:

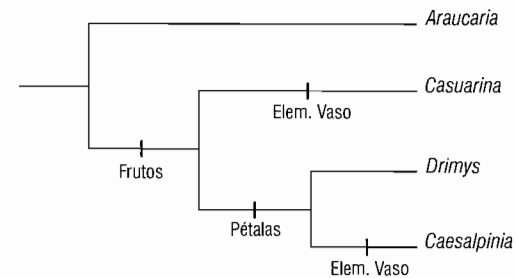
Vamos considerar plantas dos seguintes gêneros: *Casuarina* (uma Angiosperma com flores sem pétalas), *Araucaria* (uma Gimnosperma típica), *Drimys* (uma Angiosperma com pétalas e sépalas, mas que, como ocorre com as Gimnospermas, não apresenta elementos de vaso) e *Caesalpinia* (uma Angiosperma típica). Com base nestas informações poderíamos montar uma matriz bastante simples, baseada em presença (+) e ausência (-), como se segue:

	Frutos	Pétalas	Elementos de vaso
<i>Casuarina</i>	+	-	+
<i>Araucaria</i>	-	-	-
<i>Drimys</i>	+	+	-
<i>Caesalpinia</i>	+	+	+

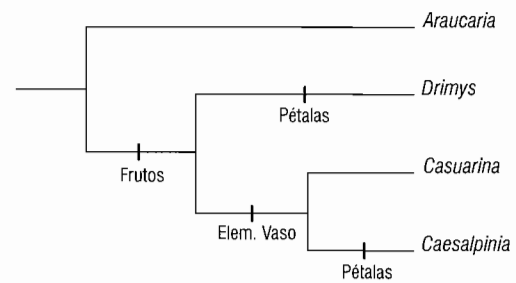
A evolução das plantas ocorre por uma sucessão de mutações que vão se somando e permitindo que os organismos tenham maior ou menor sucesso na ocupação de determinados nichos. Vamos considerar, assim, que cada um dos passos evolutivos sugeridos acima ocorreu independentemente (o que é um conceito básico em evolução) e que um não é mais importante do que o outro (veja capítulo anterior).

Sendo assim, algumas possíveis reconstruções da história evolutiva deste grupo de plantas que está sendo analisado poderiam ser propostas. A seguir está representada uma possibilidade, sendo indicados os momentos onde ocorreram as mutações ou um conjunto delas que levou à aquisição de uma nova característica que

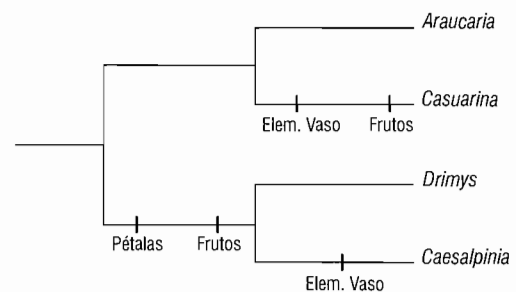
foi retida nos descendentes. Note que foi considerado que o primeiro evento foi o surgimento dos frutos e, a seguir, o surgimento das pétalas. Nesta consideração, seria necessário que os elementos de vaso surgissem duas vezes independentemente. Note, assim, que foram necessários quatro eventos (mutações) para a construção desta árvore (uma vez frutos, uma vez pétalas e duas vezes elementos de vaso).



Por outro lado, se considerarmos que os elementos de vaso surgiram antes das pétalas, a árvore apresentará uma outra forma:



Note que, nesta segunda hipótese, são as pétalas que surgem duas vezes na história evolutiva deste grupo, mas o número de eventos permanece sendo quatro.



Vamos considerar, agora, uma outra possibilidade, em que inicialmente surgiram as pétalas.

Nesta última situação, cinco eventos foram necessários para reconstruir a história evolutiva do grupo.

Como não sabemos qual evento ocorreu primeiro, devemos considerar todas as hipóteses. Note, entretanto, a partir do exemplo acima, que algumas hipóteses exigem que um número maior de mutações tenha ocorrido para chegar à situação que temos hoje. A partir do entendimento disto, é possível inserir um dos princípios da cladística: considerar como mais prováveis os caminhos evolutivos mais curtos, ou seja, os que exigiram um número menor de mutações. Este é o princípio da PARCIMÔNIA. Serão mais parcimoniosas aquelas árvores que apresentarem caminhos mais curtos. No caso deste exercício há duas árvores mais parcimoniosas e certamente um número muito maior do que o apresentado de árvores menos parcimoniosas, principalmente se considerarmos que reversões são perfeitamente possíveis. Comumente vamos encontrar nos artigos científicos, na legenda de uma árvore filogenética, a expressão “uma das árvores mais parcimoniosas”. Se este exercício foi entendido até aqui, o significado disto deve estar bastante claro.

Mas, lembre-se, ninguém pode fazer qualquer suposição evolutiva baseada em um número tão pequeno de características. O exemplo mostrado acima serve apenas para auxiliar no entendimento do método de análise. Perceba que apesar de terem sido utilizadas quatro espécies e três características, o processo é trabalhoso e exige algum raciocínio. Imagine agora árvores que envolvem o uso de dezenas de espécies e de centenas de características. Evidentemente um ser humano é capaz de fazer uma análise cladística destas dimensões, mas levaria semanas, ao passo que um computador apresenta as árvores mais parcimoniosas em questão de poucos segundos. Fica evidente, assim, a importância do avanço da informática e dos programas de computador no desenvolvimento da cladística.

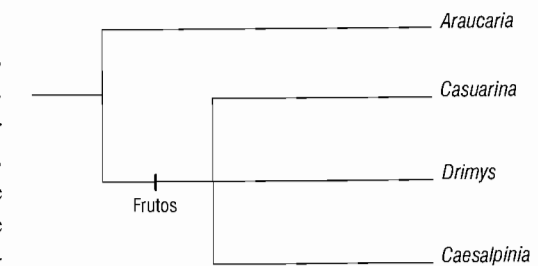
Ao final desse passo, espera-se que tenha ficado claro:

- Como são construídas as árvores filogenéticas.
- O que é parcimônia.

- O que é uma árvore mais parcimoniosa.
- A importância da informática na cladística.

Passo 5 - Construção de uma Árvore de Consenso

Vamos considerar o exemplo apresentado no capítulo anterior. Há duas árvores mais parcimoniosas. Devemos entender que as duas árvores envolvem o mesmo número de passos para reconstruir a história evolutiva do grupo em questão. Nelas há pontos em comum e pontos divergentes. Em ambas, *Araucaria* surge como uma linhagem diferente dos demais gêneros. Já as relações entre os três gêneros restantes não são claras. Afinal *Caesalpinia* tem mais afinidade com *Drimys* ou com *Casuarina*? Os dados disponíveis não nos permitem tomar esta decisão e há uma forma gráfica de mesclar as árvores mais parcimoniosas em uma árvore de consenso. Na árvore de consenso apenas os ramos que se mantêm constantes são apresentados de forma dicotômica, os demais são apresentados colapsados em uma politomia (um ramo não dicotômico da árvore filogenética). Naquele exercício apresentado anteriormente, a árvore de consenso apresentaria uma politomia e ficaria da seguinte forma:



O que podemos extrair de informações desta árvore de consenso é que, considerando os táxons analisados, duas linhas surgiram, sendo que o surgimento de um estado de caráter é especialmente marcante nesta história: a presença de frutos. As semelhanças entre *Casuarina* e *Araucaria* (ausência de pétalas) e entre *Drimys* e *Araucaria* (ausência de vasos) poderiam ser resultado de uma convergência ou da retenção de um caráter plesiomórfico, mas não foram fundamentais na reconstrução do histórico evolutivo do grupo analisado. Mas, continue

se lembrando que este é apenas um exercício extremamente simplificado. Em uma análise real muitos caracteres são analisados e, em contrapartida, os dados obtidos são muito mais robustos e confiáveis.

Deve ser salientado que a posição dos táxons em um determinado clado (ramo da árvore filogenética que, assim, compartilha um ancestral em comum) não tem qualquer importância. Por exemplo, a sequência *Casuarina*, *Drimys*, *Caesalpinia* poderia estar representada por *Drimys*, *Casuarina*, *Caesalpinia* ou *Drimys*, *Caesalpinia*, *Casuarina* ou qualquer outra combinação que se deseje.

A fim de medir o grau de confiabilidade das árvores geradas existem índices, dos quais o mais amplamente utilizado é o *bootstrap*. Esta é uma ferramenta estatística, disponível no PAUP que promove rearranjos no agrupamento dos dados, o que pode gerar resultados diferentes. Habitualmente um *bootstrap* abaixo de 70 (%) é considerado muito baixo e apenas aqueles acima de 90 devem ser considerados mais robustos.

Ao final desse passo, espera-se que tenha ficado claro:

- Como é gerada uma árvore de consenso.
- Os conceitos de clado e terminal.

Passo 6 - Aplicação dos resultados da cladística na taxonomia

Há um critério básico na filogenia para a definição de um táxon. Para que um grupo de organismos seja considerado um táxon ele deve ser **monofilético**. Para ser monofilético um táxon deve incluir todos os elementos de um determinado clado (ramo da árvore filogenética). Se ele não incluir todos os terminais ou se for necessária a inclusão de terminais que não pertencem ao clado em questão, ele não é monofilético e, assim, aquele grupo não deve ser considerado como um táxon. Vamos ver o exemplo abaixo:

Tradicionalmente as Angiospermas foram divididas em duas classes Monocotiledôneas (Liliopsida) e Dicotiledôneas (Magnoliopsida). O cladograma apresentado por APG III (2009),

por exemplo, evidenciou que todas as Monocotiledôneas pertencem a um mesmo clado. As demais Angiospermas, que não estão neste clado, são aquelas que foram tradicionalmente classificadas como Dicotiledôneas. Note que há um clado que inclui todas as Monocotiledôneas, mas não há um clado que reúne todas as Dicotiledôneas, ou melhor, o clado que incluiria todas as Dicotiledôneas inclui também as Monocotiledôneas. Portanto o grupo das Monocotiledôneas é monofilético e, assim, poderia ser considerado como um táxon. Já as Dicotiledôneas não são monofiléticas e, assim, não podem ser consideradas um táxon. Ou seja, a divisão tradicional das Angiospermas em Monocotiledôneas e Dicotiledôneas não encontra sustentação nas análises filogenéticas.

Olhando novamente a árvore apresentada em APG III, pode ser notado que o clado das Eudicotiledôneas - onde se localiza a maior parte das plantas tradicionalmente consideradas como Dicotiledôneas - em termos de parentesco, é mais próximo das Monocotiledôneas do que das Magnoliídeas - onde estão plantas como o abacate e a fruta do conde (tradicionalmente incluídas entre as Dicotiledôneas). Daí decorre a lógica e a importância do critério de monofilismo (ou monofilise ou monofilia), para que um táxon seja considerado válido. Isto garante que as plantas sejam organizadas de acordo com o seu grau de parentesco, que é o princípio de um sistema de classificação filogenético, desde os seus primórdios.

Como eram as primeiras Angiospermas?

Árvores como esta, mostram apenas as linhas evolutivas nas Angiospermas, não tendo quase nada a revelar sobre como eram as primeiras Angiospermas (este é um erro de interpretação comum). Note, por exemplo, que as Amborellaceae são um grupo basal das Angiospermas, significando apenas que este grupo seguiu, logo no início, uma linha distinta das demais Angiospermas. O fato de terem flores pequenas, por exemplo, NÃO indica que as primeiras Angiospermas teriam flores pequenas. O tamanho das flores pode ter mudado diversas vezes ao longo da extensa história evolutiva das

Amborellaceae e a semelhança com as demais Angiospermas com flores pequenas é uma convergência e não uma relação de parentesco. Mais nada. Dizer, portanto, que Amborellaceae é a família mais primitiva das Angiospermas é um erro. Cronquist considerava que plantas como as Magnoliaceae seriam as Angiospermas viventes com maiores semelhanças em relação às primeiras Angiospermas. Qual são, então, de acordo com APG III, as Angiospermas viventes mais parecidas com as primeiras Angiospermas? A resposta é: a cladística, método usado pelo APG III, não é, isoladamente, a ferramenta mais adequada para investigar este tipo de questão.

Ao final desse passo, espera-se que tenha ficado claro:

- O que é um grupo monofilético.
- Porque a divisão tradicional das Angiospermas em Monocotiledôneas e Dicotiledôneas não deve ser aceita.
- Porque é tão importante para a filogenia que apenas grupos monofiléticos sejam considerados táxons.
- Que a cladística não deve ser, isoladamente, a ferramenta utilizada para definir como seriam as primeiras Angiospermas.

Passo 7 - Quais clados devem receber nomes?

Foram apresentados nos capítulos anteriores diversos conceitos ligados à filogenia moderna. Assim, um grupo taxonômico somente pode ser considerado como um táxon se estiver evidenciado que ele é monofilético. Se olharmos um cladograma como o de APG III (2009), vamos verificar que podemos reconhecer inúmeros clados, mas que nem todos receberam nomes. Por exemplo, Fabales, Rosales, Cucurbitales e Fagales formam um clado, mas note que não foi atribuído um nome a ele. Na realidade, todo táxon deve ser monofilético, mas nem tudo o que é monofilético deve ser reconhecido como um táxon, caso contrário teríamos uma infinidade de táxons sem qualquer significado prático.

Note também que se Ceratophyllales for incluída nas Eudicotiledôneas, ainda assim este

último táxon permanecerá sendo monofilético. Como, então, foi decidido que esta ordem deveria ficar fora das Eudicotiledôneas?

Embora não seja uma regra na filogenia, há três critérios principais que podem ser utilizados na decisão se um clado deve ou não ser considerado um táxon. Não há um consenso sobre qual destes critérios é o mais importante ou mesmo se todos eles devem ser utilizados. Este é, sem dúvida, um dos poucos pontos que deixam alguma margem de subjetividade na cladística, já que um autor pode considerar um critério mais relevante do que outro autor e sistemas de classificação diferentes seriam obtidos a partir da mesma árvore. Sem dúvida é uma limitação do método que, ainda assim, é o mais objetivo que se pode utilizar. Os critérios são os seguintes:

1. Estabilidade nomenclatural: Se um determinado táxon foi tradicionalmente reconhecido e esta circunscrição é adequada do ponto de vista filogenético, não há motivos para alterá-la. Por exemplo, não é recomendável incluir as Monocotiledôneas entre as Eudicotiledôneas, alterando a circunscrição de um grupo que há muito tempo é reconhecido como válido. Além disso, se possível, deve ser evitada a descrição de novos táxons, a menos que isto represente um comprometimento muito grande nos critérios seguintes.
2. Coerência morfológica. Grupos taxonômicos devem ser, na medida do possível, reconhecíveis morfológicamente, a fim de otimizar a sua utilização pelos botânicos de uma forma geral. A criação de táxons sustentados exclusivamente por caracteres moleculares, por exemplo, deve ser evitada até o limite do possível. Na maioria das vezes grupos monofiléticos, por possuírem um histórico evolutivo em comum, compartilham caracteres morfológicos similares. Em muitos casos, entretanto, a superficialidade nos estudos morfológicos é a responsável por não serem encontrados caracteres morfológicos que sustentem os clados, o que reforça a importância da organografia e da ontogenia também nos estudos filogenéticos. Deve ser ressaltado que, entre as famílias de

Angiospermas, aquelas que tradicionalmente foram reconhecidas como naturais e fortemente sustentadas em caracteres morfológicos, como as Orchidaceae, Asteraceae, Poaceae (Gramineae) ou Arecaceae (Palmae) são monofiléticas. Por outro lado, aquelas famílias que têm se mostrado não monofiléticas são exatamente as mesmas sobre as quais já se desconfiava que seriam artificiais por serem baseadas em caracteres pouco consistentes, como Scrophulariaceae, ou cuja delimitação em relação a famílias próximas já era questionável, como Apocynaceae e Malvaceae.

3. Táxons grandes demais ou pequenos demais devem ser evitados. Devemos evitar ao máximo criar táxons monotípicos (por exemplo uma família com um único gênero) mas, por outro lado, devemos evitar formar táxons excessivamente grandes. O meio termo é o mais adequado, principalmente se for possível levar em consideração os critérios anteriores.

Mas lembre-se, mesmo aplicando todos estes critérios, há um em relação ao qual não se pode abrir mão: o táxon deve ser monofilético.

Ao final desse passo, espera-se que tenha ficado claro:

- Que nem todo clado deve ser considerado um táxon. Esta decisão pode levar a algum grau de subjetividade na análise cladística.
- Quais critérios devem ser utilizados para decidir se um clado pode ou não constituir um táxon.
- Que há uma tendência de similaridade morfológica em grupos que têm um histórico evolutivo em comum. Assim, famílias tradicionalmente reconhecidas como naturais mostraram-se monofiléticas.

Passo 8 - Alguns conceitos adicionais

As expressões abaixo estão comumente presentes nos textos de filogenia e, assim, estão sendo apresentadas de acordo com o seu conceito mais amplamente utilizado, já que muitas delas se alteraram ao longo da curta história da moderna filogenia. Considerou-se aqui que o domínio destes termos já representa um passo relativamente avançado no entendimento da cladística

e é bastante provável que a maioria deles seja desnecessária para aqueles que apenas desejam possuir noções básicas sobre o assunto e, assim, extrapola-se ligeiramente o alvo deste livro. De qualquer forma, o conteúdo abaixo pode ser utilizado como um glossário rápido, quando eventuais dúvidas surgirem.

Parafilético. Um grupo é considerado parafilético (portanto não monofilético) quando para se tornar monofilético ele precisar incluir um outro grupo monofilético. Este é o caso das Dicotiledôneas.

Polifilético. Um grupo é considerado polifilético (portanto não monofilético) quando para se tornar monofilético ele precisar incluir dois ou mais grupos monofiléticos. Veja o seguinte exemplo, ainda utilizando o cladograma de APG III: suponha que simplificadamente desejássemos formar um táxon juntando as ordens Malvales, Brassicales e Ericales (elas estavam juntas em Dilleniidae no sistema de Cronquist). Para reuni-las a partir de um único ancestral precisaríamos incluir diversos grupos monofiléticos (não apenas um). Portanto um suposto táxon que reunisse estas ordens seria parafilético, como, de fato, ocorre com as Dilleniidae.

Sinapomorfia. Chama-se sinapomorfia o compartilhamento de uma condição apomórfica (sin=união + apomorfia). A sinapomorfia é um indicativo de proximidade na relação filogenética e se constitui na base da construção dos cladogramas. São, portanto, os estados de caráter mais importantes em uma análise filogenética. Não se deve, entretanto, esquecer, que embora as sinapomorfias representem alterações importantes ocorridas na base do clado, reversões podem ocorrer posteriormente, o que faz com que sinapomorfia, embora geralmente represente o estado de caráter mais comum em um determinado táxon, não necessariamente estará presente em todos os elementos do clado. Por exemplo, pólen com três aberturas é considerado uma sinapomorfia para as Eudicotiledôneas, mas isto não significa que todas as Eudicotiledôneas possuem pólen com três aberturas, pois modificações neste caráter

ocorreram posteriormente na história evolutiva do grupo e, assim, é possível encontrar grãos de pólen com toda a gama de variação, incluindo diferentes números de aberturas ou até mesmo nenhuma abertura.

Simplesiomorfia. Chama-se simplesiomorfia o compartilhamento de um estado de caráter plesiomórfico (sin=união + plesiomorfia). Ao contrário das sinapomorfias, as simplesiomorfias têm muito pouco a revelar sobre as relações filogenéticas. Ao estudar um determinado grupo de plantas, o compartilhamento de um estado de caráter plesiomórfico (já presente nos ancestrais) - por exemplo, a presença de folhas compostas em duas espécies de *Caesalpinia* (praticamente todas as leguminosas possuem folhas compostas) terá pouca importância no estudo das relações filogenéticas entre as espécies do gênero, tratando-se de um exemplo de simplesiomorfia ou, em outras palavras, a retenção de um estado de caráter plesiomórfico.

Autapomorfia. Chama-se autapomorfia (auto + apomorfia) um estado de caráter derivado (ou seja uma apomorfia) encontrado em apenas um terminal de um determinado clado. Opõe-se à sinapomorfia, por esta representar um estado de caráter apomórfico compartilhado por mais de um terminal e tem pouca utilidade prática.

Grupo irmão. Nome aplicado ao táxon que é mais próximo filogeneticamente de outro táxon, compartilhando um ancestral comum exclusivo dos dois. Em outras palavras, corresponde a cada um dos cladogramas que se dividem a partir de uma única linhagem. Note, por exemplo, no cladograma de APG III, que as Lamiídeas são o grupo irmão das Campanulídeas e vice-versa.

Passo 9 - Cladística e Nomenclatura

Deve ser entendido que a cladística, embora seja uma ferramenta utilíssima na definição do que deve ou não ser considerado um táxon, não revela qual nível taxonômico deve ser utilizado, se espécie, gênero, família, ordem ou outro. Por sinal, há muitos que defendem que tais categorias taxonômicas deveriam ser abandonadas, passando-se a considerar apenas os cladogramas, uma vez que a evolução

dos organismos ocorreu de forma assimétrica. Isto exigiria mudanças drásticas demais neste momento e, provavelmente por esta razão, devem ser alvo de discussões mais aprofundadas nas próximas décadas, antes que mudanças efetivas nas regras nomenclaturais venham a ocorrer.

Fica evidente, de qualquer forma, que as atuais regras de nomenclatura não são perfeitamente adequadas à cladística, principalmente no que se refere à hierarquia dos táxons. Vamos ver um exemplo. Observe novamente o cladograma apresentado por APG III e imagine que se as Angiospermas fossem uma Divisão, que é o conceito tradicional, Amborellaceae deveria ser, na melhor das hipóteses, uma Subdivisão, e o resto das Angiospermas outra. A seguir teríamos as Nymphaeaceae que seriam uma Superclasse a parte, depois as Austrobaileyales que seriam uma Classe e as demais Angiospermas outra Classe. Note que estamos no começo e as categorias taxonômicas tradicionais estão se esgotando rapidamente - lembre-se que os terminais deste cladograma são Ordens ou Famílias, as quais também vão ser compostas por inúmeros cladogramas. A saída seria a criação de uma infinidade de categorias intermediárias que, na prática, teriam utilidade limitadíssima. Portanto, há uma clara incompatibilidade entre a moderna taxonomia e a nomenclatura botânica.

Ao final desse passo, espera-se que tenha ficado claro que:

- As categorias taxonômicas reconhecidas pelo atual código de nomenclatura não se adequam aos resultados da moderna filogenia.

Passo 10 - Vantagens e Desvantagens do uso de sistemas filogenéticos

Há sem dúvidas diversas vantagens no uso dos sistemas de classificação filogenéticos baseados em cladística. Mas também há desvantagens. Vamos ver um pouco de ambas:

Vantagens:

- Hoje existe um critério para a classificação. Tradicionalmente houve quem questionasse

se a Taxonomia seria mesmo uma Ciência, já que não possuiria uma metodologia clara e replicável. Hoje, com o uso dos métodos de análise filogenética, esta crítica não pode mais ser aplicada.

• Uma vez que existe uma metodologia clara, universal e replicável, os sistemas de classificação, embora estejam passando por uma verdadeira reforma, tendem a ser mais estáveis. Embora seja muito provável que ainda apareçam novidades na circunscrição de algumas famílias insuficientemente estudadas, como Scrophulariaceae sensu lato ou Euphorbiaceae, a realidade é que as principais modificações vieram para ficar. Não há, por exemplo, a mínima possibilidade de que em algum momento volte a se considerar Dicotiledôneas como sendo um táxon, a menos que os sistemas de classificação deixassem de ser filogenéticos, como são há quase 150 anos.

Desvantagens:

• A parcimônia é questionável. Não há motivos para acreditar que necessariamente os caminhos mais curtos foram efetivamente seguidos na evolução. A parcimônia é uma premissa que assume que esta hipótese esteja correta, mas não necessariamente prova ou reflete fielmente a realidade. Há outras formas de análise filogenética que levariam em consideração a maior ou menor probabilidade de uma modificação ocorrer mas, ainda assim, o desconhecimento que temos dos processos evolutivos provavelmente nos impede de calcular adequadamente tais probabilidades. De qualquer forma, tais análises, como a máxima verossimilhança e a análise bayesiana representam um avanço.

• Os métodos filogenéticos que vêm sendo utilizados consideram apenas um modelo de evolução linear, não reticulado. A especiação, assim, surgiria apenas através da ocorrência de mutações e não através da hibridação de dois organismos pré-existentes (evolução reticulada). Sabe-se que na maioria dos grupos de animais a especiação reticulada é inexpressiva, entretanto para as plantas ela já foi demonstrada várias vezes e provavelmente foi mais importante na diversificação biológica do que a maioria das

pessoas imagina. Esta pode ser uma das razões porque a cladística obteve, de uma forma geral, melhores resultados entre os animais do que entre as plantas.

• Para a obtenção de dados para uma análise cladística são necessários equipamentos e reagentes caros, não acessíveis para boa parte das instituições. Alternativamente, é possível o uso de caracteres morfológicos para estudos cladísticos, que demandam menor custo, mas um estudo minucioso deve ser realizado antes de definir os caracteres e os estados de caráter que serão estudados. Por exemplo, antes de se definir que vai ser utilizado o caráter “presença ou ausência de espóra na flor”, é preciso verificar se estamos mesmo comparando a mesma estrutura. Caso contrário, uma espécie com espóra originada do cálice vai supostamente compartilhar um estado de caráter com outra que possua uma espóra originada da corola. Se vários erros deste tipo forem cometidos, o resultado será uma reconstrução irreal da história evolutiva, que trará mais malefícios do que benefícios ao conhecimento científico e à credibilidade do método.

• De forma relativamente paradoxal ao colocado anteriormente, embora o método de sequenciamento de DNA seja caro, ele é relativamente simples, o que permite que grupos de pesquisadores mesmo com insuficiente conhecimento sobre o grupo taxonômico que está sendo estudado gerem dados que, se por um lado são valiosíssimos do ponto de vista científico, são também muito perigosos se mal interpretados. Deve ser lembrado que não basta que um grupo taxonômico seja monofilético para que ele constitua um táxon. Dos três critérios apresentados no passo 7, dois dependem de um certo conhecimento do grupo que está sendo estudado, ou seja do quanto ele é tradicionalmente reconhecido e o quanto ele é coerente morfológicamente, aspectos que um leigo em taxonomia, na maioria das vezes, não domina completamente. Deve ser destacado que os melhores trabalhos em Filogenia de Angiospermas, até o momento, são provenientes de grupos de pesquisa que contam com pelo menos um especialista na taxonomia do grupo estudado.

Chave para famílias de FANERÓGAMAS da Flora Brasileira (incluindo famílias nativas e exóticas)

1. Gimnospermas	Chave A (p. 26)
1. Angiospermas.....	2
2. Flores aclamídeas	Chave B (p. 26)
2. Flores monoclamídeas ou diclamídeas	3
3. Flores monoclamídeas ou com corola apenas vestigial	4
3. Flores diclamídeas (aqui estão consideradas aquelas flores que possuem mais de um verticilo de proteção, independentemente do verticilo externo ser ou não semelhante ao interno)	5
4. Flores unissexuadas	Chave C (p. 28)
4. Flores bissexuadas	Chave D (p. 32)
5. Pétalas 1-3	Chave E (p. 36)
5. Pétalas 4-numerosas, às vezes em dois verticilos de 3 ou unidas formando uma caliptra.....	6
6. Ovário ínfero	Chave F (p. 42)
6. Ovário súpero.....	7
7. Corola dialipétala ou formada por apenas uma pétala.....	Chave G (p. 46)
7. Corola gamopétala (às vezes três ou quatro pétalas unidas e uma ou duas livres ou formando uma caliptra).....	Chave H (p. 57)

Observações:

- Utilizou-se os termos cálice/sépala (e não perigônio/tépala) para as flores monoclamídeas.
- Utilizou-se a expressão “margem serreada” para designar qualquer margem foliar não lisa.
- Estão sendo empregados os nomes alternativos de famílias (ex. Poaceae, Clusiaceae), sendo indicados os nomes “de longo uso” entre parêntesis (veja art. 18.5 e 18.6 - Código Internacional de Nomenclatura Botânica).