Michelle Pires Tannure

Filogenia Molecular do gênero *Actinocephalus* (Koern.) Sano (Eriocaulaceae) e suas Implicações Taxonômicas

BELO HORIZONTE

2013

Universidade Federal de Minas Gerais
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Biologia Geral
Programa de Pós-Graduação em Genética

Filogenia Molecular do gênero *Actinocephalus* (Koern.) Sano (Eriocaulaceae) e suas Implicações Taxonômicas

Autora: Michelle Pires Tannure
Orientadora: Prof. Dr[a]. Renata Acácio Ribeiro Dias
Coorientadora: Prof. Dr[a]. Maria Bernadete Lovato

BELO HORIZONTE
2013

Michelle Pires Tannure

Filogenia Molecular do gênero *Actinocephalus* (Koern.) Sano (Eriocaulaceae) e suas Implicações Taxonômicas

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Genética do Departamento de Biologia Geral do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Genética.

Orientadora: Prof. Dr[a]. Renata Acácio Ribeiro Dias
Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri
Coorientadora: Prof. Dr[a]. Maria Bernadete Lovato
Universidade Federal de Minas Gerais

BELO HORIZONTE
2013

AGRADECIMENTOS

Chegou a hora, principalmente de agradecer! Vários lugares, vários aprendizados, várias pessoas maravilhosas pelo caminho.

Uma lista extensa e cheia de histórias....

A começar, agradeço à **Deus** por ter me dado a vida, a vontade de lutar e por iluminar e abençoar o caminho que escolhi seguir.

Uma experiência nova, valiosa!

Agradeço à minha queria orientadora **Renata Acácio** pela honra e confiança em me deixar ser sua primeira orientada. Obrigada por realizar meu sonho de trabalhar com a Genética e por ter me dado forças pra seguir em frente e não desistir de tentar... Por entender sempre minhas dificuldades, e por confiar que eu conseguiria, sendo sempre paciente e me ensinando de um jeito tão doce, paciente, e aconchegante. É com grande alegria que concluo esta etapa tão importante!

Obrigada **Maria Bernadete Lovato**, por me aceitar no **Laboratório de Genética de Populações** e ter confiado na minha capacidade. Agradeço muito à você pela oportunidade. Fui tratada com carinho, receptividade e paciência, principalmente por vocês meninas, companheiras de Laboratório. À **Rosângela Luci**, pela doçura e paciência em me ensinar cada detalhe nas reações, manuseio e preparação das amostras. À **Jacqueline Rodrigues,** meu grande anjo do Genepop. Não tenho palavras suficientes para agradecer sua ajuda. Não sei o que teria sido de mim sem você! Obrigada de coração! À **Priciane Ribeiro**, outro anjo que me apareceu, obrigada pela enorme ajuda e companhia! À **Renata Santiago, Helena Souza, Luciana Rezende, Larissa Carvalho, Ludmila hufnagel, Bruno Leles, Natália e Gabriela Chaves,** pela convivência e por ter tornado minha estadia marcada por bons momentos. Vocês foram essenciais! Torço muito pelo sucesso de cada uma de vocês!

Agradeço aos colaboradores desse projeto, **Paulo Takeo Sano**, **Lívia Echternacht** e **Fabiane Nepomuceno Costa**, por me permitirem estudar um grupo tão bonito, pela gentileza em me receber e disponibilidade em ajudar. **Lívia**, obrigada pela delicadeza e meiguice; pela sua disposição sempre, em todos os momentos que precisei da sua ajuda! E é claro, pelas fotos maravilhosas cedidas para minhas figuras. Obrigada por ter deixado este trabalho mais bonito! Confesso que sou apaixonada pelas eriocauláceas! Obrigada **Caroline Andrino**, pelo ânimo de cada dia, pelas risadas e por ter tornado tudo mais divertido. Aos professores **João Aguiar Batista** e **Marcelo Trovó** por terem aceitado contribuir com este trabalho.

Agradeço à **Universidade Federal de Minas Gerais**, em especial ao Programa de **Pós-graduação de Genética** pela oportunidade da realização desse Mestrado. Aos órgãos de pesquisa, **CAPES** e **CNPq**, pelo auxílio financeiro concedido para a realização do projeto. Ao **Laboratório de Diversidade Genética Humana,** pela convivência; ao **Laboratório de Biodiversidade e Evolução Molecular, Laboratório de Biotecnologia e Marcadores Moleculares**, **Laboratório de Microbiologia** e ao **Juliano Leal** por cederem espaço e equipamentos para as análises. Ao **Laboratório de Biologia de Plantas Vasculares** (UFVJM) e aos Herbários **BHCB e DIAM**, pela consulta dos materiais.

À todos os mestres e funcionários, em especial ao **Paulo**, por alegrar as minhas manhãs, sempre com um bom dia alegre e cheio de vida. Ao professor **Eduardo Tarazona,** pelo seu carinho e disposição em ajudar e ao **Anderson Vieira,** pela grande força com a genética. À minha companhia de trajeto de todos os dias, **Flávia Siqueira**, agradeço a sua animação matinal (na verdade, nas madrugadas), aos seus ouvidos de psicóloga, e a força sempre! Tenho saudade das nossas conversas.

Aos meus antigos e eternos amigos: **Aline Quaresma** e **Thiago Quintão,** meus mestres, ainda seremos companheiros de trabalho, podem apostar! Às minhas companheiras de céu, **República 5 Estrelas – Diamantina**: **Bárbara Ann**, **Patrícia Fróis**, **Alessandra Moraes**, **Gabrielle Lopes**, e às novas estrelas: **Carolina Mesquita**, **Rafaela Diniz** e **Ana Paula Dionísio**, obrigada pela hospedagem, pelo carinho e pela amizade sempre de vocês. À minha turminha do **Balacobaco** (**Fernanda Leite, Gabriel Marinho, Breno Silva** e **Bárbara Pereira**), **Regiane Silva** e **Mariana Machado**, pelas gargalhadas, conselhos e por tornarem meus dias mais alegres. Às minhas amigas **Val Bicalho**, **Ana Carolina Dias** e **Lara Lima**, que participaram de cada conquista minha. Aos amigos **Pedro Baracho** e **Gabriel Oliveira** por quererem tanto o meu sucesso. Às amizades sinceras que fiz nesses dois anos em Belo Horizonte: **Carol Raggi**, **Marcela Zanon**, **Coralina Ferreira**, **Deborah Marques**, **Carlla Busati**, **Luiz Dávila** e **Sant Clair**. Obrigada pelas noites mal dormidas e incríveis que passamos juntos. Amizade assim, não se acha em qualquer esquina, quero levar vocês comigo. E fiquem tranquilos, eu ainda volto pra BH! Foi maravilhoso estar aqui!

Agradeço à **Tia Geralda** e ao **Faustinho**, **Sérgio** e **Rosângela**, **Luziana** e **Júlio,** minha família em BH. Tia, eu morro de saudade da sua comidinha, dos nossos papos quando eu chegava da faculdade, das nossas andadas pela cidade. Obrigada pelos cuidados e amor de mãe!

À todas as pessoas, que por razões diversas, contribuíram para a conclusão deste sonho. Em especial, agradeço à **minha família,** que mesmo sem entender o que significavam as letrinhas coloridas na tela computador, valorizavam a apoiavam sempre a minha escolha. Obrigada pela inspiração, pelo exemplo de vida e força. Aos meus irmãos, **Diego Tannure** e **Matheus Tannure** pela amizade sincera e intensa. Obrigada pai, **Luiz Carlos Tannure**, e mãe, **Márcia Tannure**, por confiarem, mais uma vez, na vontade que vem de dentro, de continuar caminhando, mesmo distante de vocês. Dedico à vocês, todas as minhas conquistas, podem ter certeza!

O meu **MUITO** obrigada!

Michelle Pires Tannure

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS vii
LISTA DE TABELAS viii
RESUMO 1
ABSTRACT 2
1. INTRODUÇÃO 3
1.1. A família Eriocaulaceae 3
1.2. Análises filogenéticas na família Eriocaulaceae 9
1.3. História Taxônomica do gênero *Actinocephalus* 10
1.4 Distribuição Geográfica do gênero *Actinocephalus* 11
2. OBJETIVOS 14
3. MATERIAIS E MÉTODOS 15
3.1. Amostragem dos táxons 15
3.2. Extração, amplificação e sequenciamento de DNA 15
3.3. Análise de dados 16
3.4. Hipóteses Morfológicas de Homologias primárias 17
4. RESULTADOS 20
4.1. Características das sequências analisadas 20
4.2. Análises filogenéticas moleculares e morfológicas 21
5. DISCUSSÃO 26
5.1. Dados moleculares 26
5.2. Caracteres morfológicos 27
5.3. Implicações taxonômicas: *Paepalanthus* 29
5.4. Implicações taxonômicas: *Actinocephalus* 31
6. CONCLUSÕES 35
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 39
Apêndice 1 44
Apêndice 2 48
Material Suplementar 50

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Representantes de *Actinocephalus* na natureza.....5

Figura 2. Representantes de *Actinocephalus* na natureza. 6

Figura 3. Espécies do gênero *Paepalanthus* na natureza representando suas categorias infragenéricas.....7

Figura 4. Espécies de *Paepalanthus* sect. *Eriocaulopsis* e *Paepalanthu*s subsect. *Paepalanthus* na natureza.....8

Figura 5. Desenho esquemático da codificação utilizada para eixo alongado e paracládio.....18

Figura 6. Fotografias de alguns caracteres selecionados utilizados na análise cladística.....19

Figura 7. Árvore consenso de maioria (50%) de análises Bayesianas dos dados combinando os espaçadores intergênicos *trn*L-F e *psb*A-*trn*H, e o espaçador transcrito interno ITS.....23

Figura 8. Árvore consenso de maioria (50%) da análise de Máxima Parcimônia (MP) das sequências combinadas cpDNA e nrDNA (*trn*L-*trn*F, *psb*A-*trn*H, ITS).....24

Figura 9. Árvore consenso de maioria (50%) de 610 árvores mais parcimoniosas para os dados morfológicos.....25

Figura 10. A-D. *Paepalanthus camptophyllus*.....33

Figura 11. A-C. *Paepalanthus macrocephalus*.....34

Figura S1. Árvore do consenso de maioria (50%) da análise de Máxima Parcimônia (MP) da região *trn*L-trnF.....50

Figura S2. Árvore do consenso de maioria (50%) da análise de Máxima Parcimônia (MP) da região *psb*A-*trn*H. 51

Figura S3. Árvore do consenso de maioria (50%) da análise de Máxima Parcimônia (MP) da região cpDNA combinada (*trn*L-trnF e *psb*A-*trn*H).....52

Figura S4. Árvore do consenso de maioria (50%) da análise de Máxima Parcimônia (MP) da região ITS.....53

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Divisões infragenéricas de *Paepalanthus* incluindo as espécies amostradas neste estudo.....36

Tabela 2. Espécies de *Actinocephalus* agrupadas em padrões de distribuição geográfica segundo Sano (1999) 37

Tabela 3. Características das sequencias analisadas de cpDNA (*trn*L-F e *psb*A-*trn*H) e nrDNA (ITS) e das árvores filogenéticas resultantes.....38

RESUMO

A família Eriocaulaceae é facilmente reconhecida e distinta das demais monocotiledôneas pela presença de inflorescências em capítulos. É dividida em 10 gêneros com distribuição pantropical e tem como principal centro de diversidade a Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais e Bahia. Análises filogenéticas realizadas na família suportaram novas interpretações taxonômicas dentro da família, mas ainda revelam resultados não conclusivos das relações inter e infragenéricas, sendo necessários mais trabalhos em alguns táxons específicos. Neste contexto está o gênero *Actinocephalus*, recentemente elevado ao nível de gênero, mas que aparece imerso dentro de um clado composto por espécies de *Paepalanthus* pertencentes a diferentes seções. Espécies de *Paepalanthus* subsect. *Aphorocaulon,* por exibirem grande semelhança morfológica com *Actinocephalus,* recentemente foram sinonimizadas neste. O objetivo deste trabalho foi avaliar o monofiletismo de *Actinocephalus* a partir de uma amostragem maior, além de elucidar as relações filogenéticas deste com linhagens de *Paepalanthus*. A análise foi baseada em dados moleculares (regiões *trnL-trnF*, *psbA-trnH* e ITS), associados a dados morfológicos e biogeográficos. Foram amostradas folhas de 38 espécies de *Actinocephalus* (sendo 49 espécies identificadas no gênero) e 48 de *Paepalanthus,* além de três espécies do gênero *Comanthera* usadas como grupo externo. A monofilia de *Actinocephalus* foi fortemente sustentada por dados morfológicos e moleculares, com a inclusão de duas espécies de *Paepalanthus*: *P. camptophyllus* e *P. macrocephalus*. No entanto, as relações intragenéricas não puderam ser resolvidas com dados moleculares. Dentre as relações estabelecidas baseadas em dados morfológicos, espécies que possuíam um eixo alongado, paracládios em arranjo umbelado, fasciculado ou solitários nos capítulos, constituiram-se de sinapomorfias para a definição de grupos mais próximos filogeneticamente. *Actinocephalus* é um grupo morfologicamente bem circunscrito, o que foi evidenciado com base nos dados moleculares. Diferentemente, *Paepalanthus* foi tido como polifilético em quase todas suas categorias infragenéricas, permitindo assim o agrupamento de espécies não relaciondas filogeneticamente, como foi o caso de *P.* subsect. *Aphorocaulon*, *P. camptophyllus* e *P. macrocephalus.* Apontamos para a necessidade da associação dos estudos em diversas áreas, assim como de uma maior amostragem de espécies de *Paepalanthus* para que as relações dentro deste gênero possam ser melhores estabelecidas. *Actinocephalus* é endêmico do Brasil e tem como principal centro de diversidade o Planalto Diamantina.

ABSTRACT

The Eriocaulaceae family is easily distinguished from other monocots by presence of the inflorescence with umbellate arrangement of capitula. It is divided into 10 genera with pantropical distribution and has as main diversity centre the Espinhaço Range in the states of Minas Gerais and Bahia. Phylogenetic analyses realized in Eriocaulaceae supported new taxonomic interpretations onto family, but much still remains to be done to establish the relationship inter and infra-generic, being necessary more studies in some taxons specifics. In this context, the *Actinocephalus* genus, recently elevated to genus status, was inserted into clade composed for *Paepalanthus* species pertaining to different sections. *Paepalanthus* subsect. *Aphorocaulon* exhibited a large morphologic similarity with *Actinocephalus* were sinonimized in the genus. The objective of this work was to test the monophyly of the genus *Actinocephalus*, based in the higher sampling, and to elucidat phylogenetic relationships within the lineages of *Paepalanthus*. The analysis was based on molecular data (regions *trnL-trnF*, *psbA-trnH* and ITS), associated with the morphological and biogeographic data. We sampled leaves of 38 species of *Actinocephalus* (being 49 identified species in the genus) and 48 of *Paepalanthus*, in addition to three species of the genus *Comanthera* used as outgroup. The monophyly of *Actinocephalus* was strongly supported by molecular and morphologhic data (with the inclusion of *P. camptophyllus* and *P. macrocephalus*). However, the relanthioships intragenerics of *Actinocephalus* not could be established based in molecular data. Among the established relationship based on morphological data, species that had an elongate axis, umbellate arrangement of capitula, paraclades fasciculated or unique in the capitula were synapomorphies for the definition of groups more close phylogenetically. *Actinocephalus* is a group morphologically well circumscribed, which was evidenced on molecular data, differently of *Paepalanthus* that was polifiletico in nearly all its infrageneric categories. This large variability present in *Paepalanthus* permitted the grouping of species not related phylogenetically, as was the case of *P*. sect. *Aphorocaulon*, *P. camptophyllus* and *P. macrocephalus*. *Actinocephalus* is endemic in Brazil and has as its main center of diversity the Planalto Diamantina.

1. INTRODUÇÃO

1.1. A família Eriocaulaceae

A família Eriocaulaceae é composta por cerca de 1400 espécies (Giulietti *et al.,* 2012a), sendo facilmente reconhecida e distinta das demais monocotiledôneas, pela presença de pequenas flores agrupadas em capítulos (Figuras 1-4) (Giulietti *et al.*, 1995, 2000). Está inserida na ordem Poales (APG III, 2009) e divida em duas subfamílias: Eriocauloideae (flores diplostêmone, pétalas com glandulares nectaríferas, e gineceu sem apêndices e com estigmas na posição carinal) e Paepalanthoideae (flores isostêmone, pétalas eglandulares, e gineceu com apêndices na posição carinal e estigmas na posição comissural) (Ruhland, 1903, Rosa & Scatena, 2007). Após a última revisão da família (Ruhland, 1903), algumas mudanças taxonômicas foram propostas, resultando na distribuição dos representantes de Eriocaulaceae em 10 gêneros: *Eriocaulon* L. e *Mesanthemum* Koern. (incluídos em Eriocauloideae), *Actinocephalus* (Koern.) Sano (Figura 1 e 2) Sano, *Lachnocaulon* Kunth, *Leiothrix* Ruhland, *Paepalanthus* Mart. (Figura 3 e 4), *Rondonanthus* Herzog, *Syngonanthus* Ruhland, *Comanthera* L.B. Sm., e *Tonina* Aubl., (incluídos em Paepalanthoideae) (Giulietti *et al*., 2012a).

Eriocaulaceae apresenta distribuição pantropical possuindo como principal centro de diversidade as montanhas da Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais e Bahia, e como centro secundário as montanhas da Venezuela e Guianas (Giulietti & Pirani, 1988; Giulietti & Hensold, 1990; Hensold, 1991; Costa *et al.*, 2008). No Brasil, ocorrem 638 espécies de Eriocaulaceae, sendo que, 561 são endêmicas (Giulietti *et al*., 2013). Além disso, estima-se que mais de 370 espécies ocorrem na Cadeia do Espinhaço, das quais 85% são restritas a essa formação (Costa *et al.*, 2008). Segundo Echternacht *et al.* (2011a), a Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais merece atenção especial para a conservação da biodiversidade por abrigar áreas de endemismo de diversas espécies, incluindo Eriocaulaceae. As Unidades de Conservação existentes não são suficientes para proteger toda a diversidade da Cadeia, sendo necessária a criação de novas Unidades (Silva *et al.*, 2008).

Representantes desta família, juntamente com Poaceae (Gramineae), Xyridaceae, Cyperaceae e Rapataceae, são conhecidas e comercializadas como “sempre-vivas” (as plantas recebem esse nome, pois seus escapos e inflorescências conservam a aparência de vivas mesmo depois de removidas e secas). As espécies de Eriocaulaceae exibem grande importância econômica entre as citadas anteriormente (Giulietti *et al*., 1996), sendo mais de 25 espécies comercializadas, pertencentes principalmente, aos gêneros *Syngonanthus*, *Comanthera*, *Paepalanthus* e *Actinocephalus*. Por exemplo, *A. incanus* e *P. macrocephalus* (Figura 11), ambas conhecidas como botão-branco; *A. polyanthus* (Figura 1C) e *A. bongardii* (Figura 1A), conhecidas como agarradinho (Costa, 2005). O intenso extrativismo tem levado

à diminuição das populações de muitas dessas espécies. Esse fato, associado à destruição de habitat e ao endemismo de muitas espécies contribuem para que Eriocaulaceae seja uma das famílias mais citadas na lista vermelha de espécies ameaçadas de extinção. Atualmente encontram-se 54 espécies de Eriocaulaceae na Lista das Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção do Estado de Minas Gerias e 20 espécies na lista do Brasil (www.biodiversitas.org.br).

A separação das subfamílias e dos gêneros de Eriocaulaceae proposta por Ruhland (1903) baseou-se em poucos caracteres florais (Giulietti *et al.*, 1995, 2000). Dessa forma, as relações inter e infragenéricas possuem uma grande quantidade de problemas taxonômicos, com táxons emergindo como polifiléticos em análises cladísticas/filogenéticas (Unwin, 2004; Giulietti *et al.*, 1995, 2000, 2012a; Andrade *et al*., 2010; Trovó *et al.,* 2013). Dentre eles, o gênero *Paepalanthus*, considerado o maior gênero de Eriocaulaceae (Giulietti & Hensold, 1990; Stutzel, 1998), apresenta grande complexidade taxonômica. Considerando as recentes mudanças taxonômicas, o gênero está dividido em diferentes categorias infragenéricas, incluindo cinco subgêneros e seis seções: *P*. subg. *Thelxinoë* Ruhland; *P*. subg. *Xeractis* Koern.; *P*. subg. *Monosperma* Hensold; *P*. subg. *Platycaulon* Koern. (com *P.* sect. *Divisi* e *P.* sect. *Conferti*); e, *P*. subg. *Paepalocephalus* Ruhland (com *P.* sect. *Conodiscus* Ruhland, *P.* sect. *Dyostiche* Ruhland, *P.* sect. *Diphyomene* Ruhland e *P.* sect. *Eriocaulopsis* Ruhland). Esta última, por sua vez, está agrupada em diferentes subseções: *P.* subsect. *Polycladus* Ruhland; *P.* subsect. *Dicocladus* Ruhland; *P.* subsect. *Polyactis* Ruhland; *Actinocephaloides*; e, *P.* subsect. *Eupaepalanthus* Ruhland (dividida em cinco categorias sem classificação que chamaremos de séries: *P.* ser. *Dimeri* Ruhland, *P.* ser. *Leptocephali* Ruhland, *P.* ser. *Rosulati* Ruhland, *P.* ser. *Vivipari* Ruhland e *P.* ser. *Variabilis* Ruhland) (Ruhland, 1903; Sano, 2004; Trovó & Stützel, 2013). As categorias infragenéricas de *Paepalanthus* estão representadas na Tabela 1, e ilustradas nas Figuras 1 e 2. Apesar de ser facilmente reconhecida em campo devido sua morfologia, *Paepalanthus* apresenta características morfológicas que não são sinapomorfias, sendo que poucas dessas características (não únicas) são compartilhadas por todos os seus representantes. É um gênero heterogêneo, caracterizado por abrigar espécies com variados hábitos e padrões florais (Giulietti & Hensold, 1990).

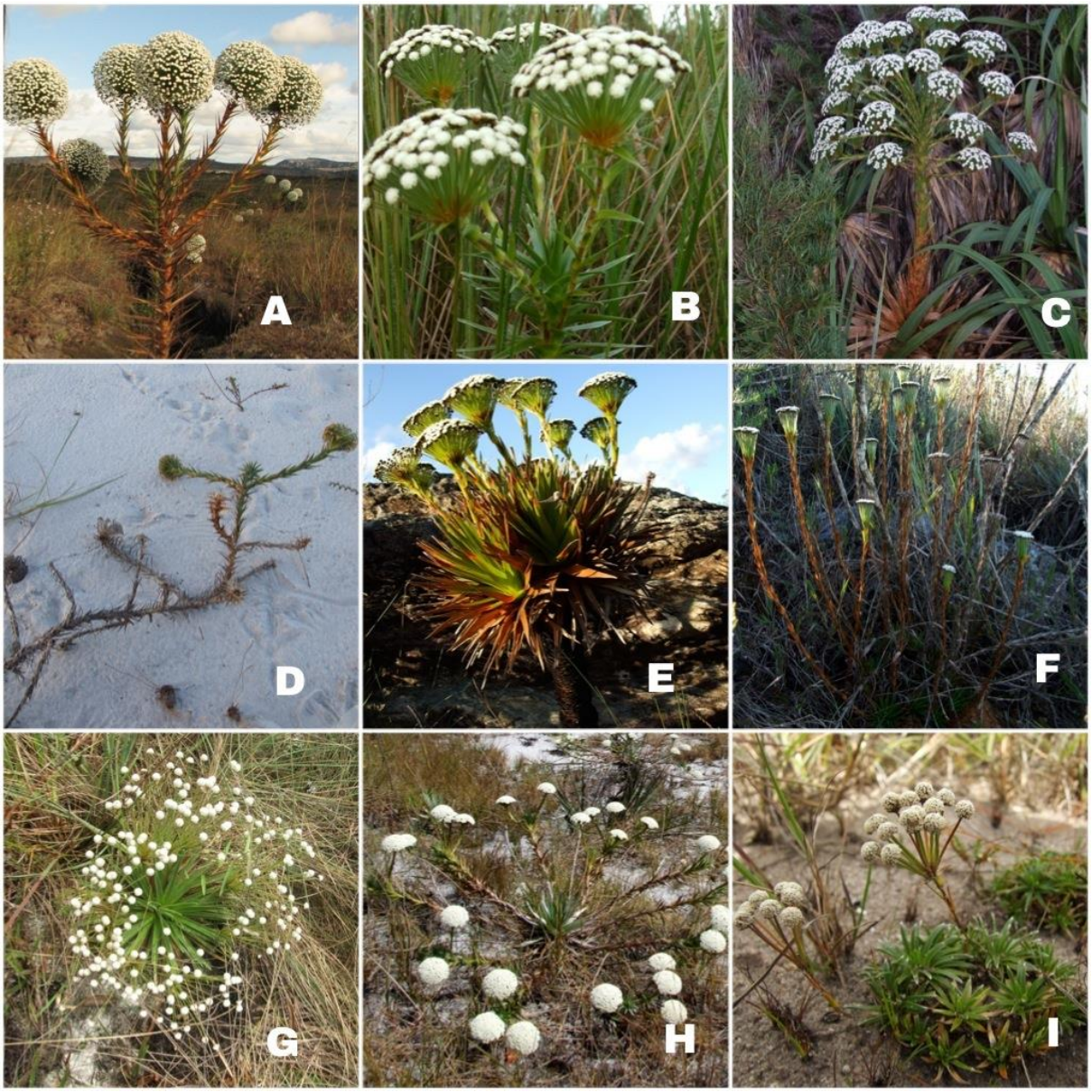

Figura 1. Representantes de *Actinocephalus* na natureza. **A**. *Actinocephalus bongardii* (A. St.-Hil.) Sano. **B**. *Actinocephalus ramosus* (Wikstr) Sano. **C**. *Actinocephalus polyanthus* (Bong.) Sano. **D**. *Actinocephalus ochrocephalus* (Koern.) Sano. **E**. *Actinocephalus robustus* (Silveira) Sano. **F**. *Actinocephalus coutoensis* (Silveira) Sano. **G**. *Actinocephalus cipoensis* (Silveira) Sano. **H**. *Actinocephalus vividus* Sano (*Actinocephalus sp. nov.*). **I.** *Actinocephalus herzogii var. humilis* (Sano) Sano. [Fotografias: F. Santos (A), L. Echternacht (B-I)].

Figura 2. Representantes de *Actinocephalus* na natureza. **A**. *Actinocephalus divaricatus* (Bong.) Sano. **B**. *Actinocephalus ithyphyllus* (Mart.) Sano. **C**. *Actinocephalus giuliettiae* Sano. **D**. *Actinocephalus rigidus* (Bong.) Sano. **E**. *Actinocephalus cabralensis* (Silveira) Sano. **F**. *Actinocephalus aggregatus* F. N. Costa. **G**. *Actinocephalus arenicola* (Silveira) F. N. Costa. **H**. *Actinocephalus glareosus* (Bong.) F. N. Costa. **I**. *Actinocephalus variabilis* (Bong.) F. N. Costa. [Fotografias: L. Echternacht].

Figura 3. Espécies do gênero *Paepalanthus* na natureza representando suas categorias infragenéricas. **A**. *Paepalanthus scleranthus* Ruhland (*P*. subg. *Thelxinoë*). **B**. *Paepalanthus villosulus* Mart. ex Körn (*P.* subg. *Platycaulon*). **C-D**. *Paepalanthus argenteus* (Bong.) Körn (*P.* subg. *Xeractis*): Hábito (**C**) e Detalhe para os capítulos (**D**). **E**. *Paepalanthus fraternus* N. E. Br. (*P.* subg. *Monosperma*). **F**. *Paepalanthus chiquitensis* Herzog (*P.* sect. *Diphyomene*). **G**. *Paepalanthus exiguus* (Bong.) körn. (*P.* sect. *Conodiscus*). **H**. *Paepalanthus distichophyllus* Mart. (*P.* sect. *Dyostiche*). **I**. *Paepalanthus polygonus* (*P.* subsect. *Polycladus*). [Fotografias: L. Echternacht (A,E,G,H); C. Andrino (B); F. Costa (C,D,F); M. Tannure (I)].

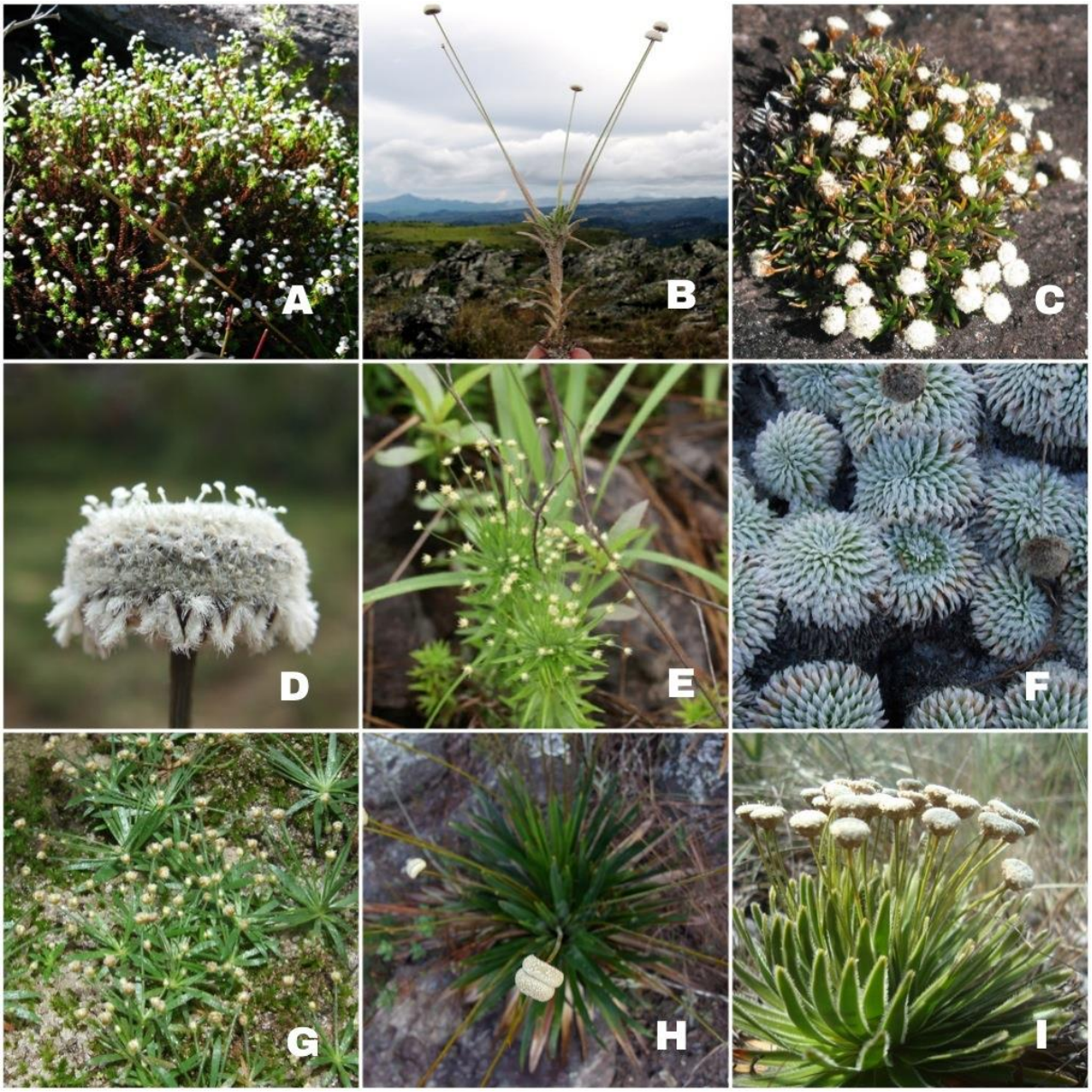

Figura 4. Espécies do gênero *Paepalanthus* seção *Eriocaulopsis* (A-C) e subseção *Eupaepalanthus* (D-I) na natureza. **A**. *Paepalanthus microphyllus* (Guill.) Kunth (*P.* subsect. *Polyactis*). **B**. *Paepalanthus canescens* (*P.* subsect. *Actinocephaloides*). **C**. *Paepalanthus bonsai* Trovo & Sano (*P.* subsect. *Dichocladus*). **D**. *Paepalanthus elongatus* (*P.* ser. *Dimeri*), detalhe para a inflorescência em forma de capítulo das Eriocaulaceae. **E**. *Paepalanthus bifidus* (Scharad. ex Schult.) Kunth (*P.* ser. *Leptocephali*). **F**. *Paepalanthus aretioides* Ruhland (*P.* ser. *Rosulati*). **G**. *Paepalanthus viridulus* (*P.* ser. *Vivipari*). **H**. *Paepalanthus regalis* (*P.* ser. *Variabilis*). **I**. *Paepalanthus eriophaeus* (*P.* ser. *Variabilis*). [Fotografias: F. Costa (A,C); M. Trovó (B); L. Echternacht (D,F,G,H); C. Andrino (I)].

1.2. Análises filogenéticas na família Eriocaulaceae

A primeira análise filogenética em Eriocaulaceae foi realizada por Giulietti *et al.* (1995), utilizando dados morfológicos de táxons distribuídos em oito gêneros. Estudos subsequentes, realizados pela mesma autora, reuniram dados anatômicos, morfológicos e fitoquímicos, analisados em um número maior de táxons (Giulietti *et al.*, 2000). Esses dados mostraram alguns resultados semelhantes, como a monofilia dos gêneros *Leiothrix* e *Syngonanthus*, e a ausência de sinapomorfia em *Paepalanthus* (Giulietti *et al.*, 1995, 2000). Estudos filogenéticos moleculares foram realizados pela primeira vez em Eriocaulaceae por Unwin (2004), utilizando sequências de três regiões do DNA plastidial (*trnL* intron, espaçador *trnL-F* e gene *ndhF*). No entanto, nesse estudo não foi amostrado todos os gêneros da família e, em alguns, o número de espécies analisadas foi pequeno. Neste estudo, os *Lachnocaulon* e *Leiothrix* apareceram como grupos monofiléticos, enquanto *Syngonanthus* apareceu como parafilético e *Paepalanthus* como polifilético (Unwin, 2004).

Estudos filogenéticos subsequentes foram realizados por Andrade (2007), Andrade *et al.* (2010), Trovó (2010), Giulietti *et al.* (2012a) e Trovó *et al.* (2013). Andrade *et al.* (2010) realizaram a primeira análise filogenética incluindo todos os gêneros da família, baseada em sequências do DNA plastidial (intron *trnL*, espaçadores *trnL-F* e *trn*H-*psb*A) e DNA nuclear (região ITS). Nesta análise, os gêneros *Eriocaulon* e *Leiothrix* aparecem como monofiléticos, *Syngonanthus* não tem resolução e *Paepalanthus* revela-se parafilético (Andrade *et al.*, 2010). *Paepalanthus* dividide-se em dois clados, um incluindoespécies de *Actinocephalus*, *Lachnocaulon* e *Tonina*, e o outro, espécies de *Blastocaulon*. No primeiro clado encontram-se espécies de *P*. subg. *Thelxinoë* e *P*. subg. *Paepalanthus* (citado por Ruhland (1903) como *Paepalocephalus*), enquanto no segundo, estão *P*. subg. *Paepalanthus*, *P*. subg. *Xeractis* e *P*. subg. *Platycaulon*. Baseado nos resultados, os autores sugerem que os gêneros *Actinocephalus*, *Lachnocaulon*, *Tonina* e *Blastocaulon* sejam sinonimizados em *Paepalanthus* (Andrade *et al*., 2010).

O estudo realizado por Giulietti *et al.* (2012a) reuniu dados de morfologia, anatomia, taxonomia, fitoquímica, filogenia molecular, entre outros, com o objetivo de compreender melhor as relações inter e infragenéricas dentro de Eriocaulaceae, em especial no gênero *Paepalanthus*. Os resultados moleculares revelam que os gêneros *Syngonanthus*, *Comanthera*, *Leiothrix* e *Rondonathus* são monofiléticos, *Tonina* e *Lachnocaulon* juntos formam um grupo monofilético e, por último, *Paepalanthus* é polifilético. Especificamente, *P.* subgen *Platycaulon* é tido como monofilético, porém a divisão em suas duas seções não é suportada; enquanto que, *P.* subgen. *Xeractis* e *P.* subgen *Paepalocephalus* são tidos como parafiléticos (Giulietti *et al*., 2012a).

Recentemente, Trovó *et al.* (2013) combinaram dados morfológicos e moleculares com o objetivo de inferir a filogenia da subfamília Paepalanthoideae, com ênfase em

espécies de *Paepalanthus* neotropicais. A relação filogenética observada entre a maioria dos gêneros analisados é similar aos estudos previamente realizados (Unwin, 2004; Andrade, 2007; Andrade *et al*., 2010). Os dados revelam que *P*. subgen. *Xeractis, P.* subgen. *Platycaulon, P.* subgen. *Monosperma e P.* subgen. *Thelxinoë* constituem grupos monofiléticos, enquanto que *P*. subgen. *Paepalanthus* é polifilético (Trovó *et al.*, 2013). Os autores relatam que baseado na amostragem realizada, tendo em vista a grande diversidade de Paepalanthus, torna-se difícil a tomada de decisões taxonômicas. Isso evidencia a necessidade de se amostrar um número maior de espécies destes gêneros para esclarecer as relações filogenéticas entre *Actinocephalus* e subgêneros de *Paepalanthus*.

As análises citadas acima suportaram novas interpretações taxonômicas dentro da família Eriocaulaceae, como a sinonimização de *Philodice* em *Syngonathus* (Giulietti *et al*., 2012b); o restabelecimento de *Comanthera* L.B. Sm. a partir de duas seções de *Syngonanthus* (Parra *et al.*, 2010); e, a sinonimização de *Blastocaulon* em *Paepalanthus* (Andrade *et al*., 2010). Apesar das mudanças já realizadas em Eriocaulaceae, as relações inter e infragenéricas ainda são muito discutidas, sendo necessários mais trabalhos em alguns táxons específicos (como *Paepalanthus* e *Actinocephalus*), tanto a nível morfológico como molecular, utilizando uma amostragem maior, para o estabelecimento de uma classificação filogenética bem suportada (Andrade *et al.*, 2010; Giulietti *et al.*, 2012a; Trovó *et al.*, 2013).

1.3. História taxonômica do gênero *Actinocephalus*

No tratamento de Eriocaulaceae da *Flora Brasiliensis*, Koernicke (1863) considerou categorias infragenéricas para *Paepalanthus,* entre elas, *P.* subg. *Actinocephalus*. Ruhland (1903) fez a última revisão para a família, dividindo este gênero em 23 categorias infragenéricas, baseando-se principalmente na classificação proposta por Koernicke (1863), e reduzindo *Paepalanthus* subg. *Actinocephalus* à seção. Sendo assim, *Paepalanthus* subg. *Paepalanthus* agrupava cinco seções: *P*. sect. *Conodiscus* (três espécies), *P*. sect. *Diphyomene* (nove), *P*. sect. *Dyostiche* (uma), *P*. sect. *Actinocephalus* (19) e *P*. sect. *Paepalanthus* (128 espécies e dividida em subseções). *Paepalanthus* sect. *Paepalanthus*, por sua vez, foi subdividida em seis subseções (citado acima), incluindo *P*. subsect. *Aphorocaulon* (10 espécies) (Tabela 1). Ruhland (1903) também descreveu quatro novas espécies para *P*. sect. *Actinocephalus.* Vinte novas espécies e quatro variedades foram descritas por Silveira (1908, 1928) e juntamente com uma espécie descrita por Herzog (1924) foram alocadas em *P.* sect. *Actinocephalus*, que então contava com 44 espécies (Sano, 1999). Posteriormente, novas espécies também foram descritas por Moldenke (1937, 1946, 1978) e Sano (1998).

A revisão taxonômica de *P*. sect. *Actinocephalus* foi realizada por Sano (1999), que propôs a sua elevação ao nível de gênero, baseado numa revisão de diversos caracteres morfológicos analisados em uma grande amostra de espécimes. Vários estudos corroboraram *Actinocephalus* como um grupo bem circunscrito em Eriocaulaceae (Castro & Menezes, 1990; Sano, 1993, 1996; Scatena & Barros, 1996; Sano & Giulietti, 1997; Santos, 1997; Andrade, 1999). Em sua revisão, Sano (2004) caracterizou o gênero e propôs 17 sinonimizações, oito lectotipificações, cinco novos status e um novo nome, totalizando 28 espécies no gênero. Posteriormente, outros estudos foram realizados em *Actinocephalus*, entre eles, estudos anatômicos (Oriane *et al.*, 2005; Scatena *et al.*, 2005), morfológicos (Oriane *et al.*, 2008; Trovó *et al.*, 2008), taxonômicos (Costa, 2005), de distribuição geográfica (Trovó *et al.*, 2008), e de descrição de novas espécies (Costa, 2006; Trovó & Costa, 2009; Trovó & Sano, 2010; Echernacht *et al.*, 2011b).

As análises filogenéticas realizadas na família Eriocaulaceae evidenciaram a relação do gênero *Actinocephalus* com determinadas seções/subseções de *Paepalanthus* (Giulietti *et al*., 2000; Unwin, 2004; Andrade *et al*., 2010; Giulietti *et al*., 2012a; Trovó *et al*., 2013). Em algumas análises, *Actinocephalus* aparece parafilético em relação a *P*. subsect. *Aphorocaulon* (Unwin, 2004; Andrade *et al*., 2010; Trovó *et al.* 2013). Adicionalmente, esse clado aparece como irmão do clado composto por *P.* sect. *Diphyomene* e *P.* ser. *Dimeri* (Trovó 2010; Trovó *et al*., 2013; Giulietti *et al*., 2012a).

Baseado em dados morfológicos, Costa (2005) realizou a revisão taxonômica de *P.* subsect. *Aphorocaulon* com o objetivo de elucidar as relações desta com os outros táxons de Eriocaulaceae, especificamente *Actinocephalus*. As análises evidenciaram uma grande semelhança morfológica entre os dois táxons, que incluía, entre outros caracteres, a presença de paracládios (Costa, 2005). Costa & Sano (no prelo), não encontraram evidências que justificassem a separação dos dois grupos, incluindo as espécies de *P.* subsect *Aphorocaulon* em *Actinocephalus* (totalizando 49 espécies), exceto *P. macrocephalus*, *P. microphorus*, *P. praemorsus* e *P. sholiophyllus* que foram realocados em outros táxons de *Paepalanthus.* Ainda segundo os autores, essa inclusão tornaria a delimitação do gênero mais coerente com os dados de estudos filogenéticos (Giulietti *et al*., 2000; Unwin, 2004; Andrade *et al*. 2010), mesmo que estes ainda sejam incipientes. As figuras 1 e 2 mostram alguns dos representantes de *Actinocephalus* em campo.

1.4. Distribuição geográfica do gênero *Actinocephalus*

O gênero *Actinocephalus* é restrito ao Brasil (Costa *et al.*, 2008; Giulietti et al., 2013; Costa & Sano, no prelo), com 44 espécies (das 49 espécies estimadas no gênero) ocorrendo na Cadeia do Espinhaço, destas somente quatro (*A. bongardii*, *A. polyanthus*, *A. ramosus* e *A. denudatus*) encontram-se além dos seus limites. Dentre aquelas que não

ocorrem nesta formação, estão: *A. phaeocephalus*, restrita a Chapada dos Veadeiros e A. *armeria,* conhecida por poucas coletas efetuadas no século XIX na Chapada de São Marcos, regiões serranas no estado de Goiás; *A. claussenianus*, endêmica da Serra da Canastra e, *A. ochrocephalus* exclusiva das dunas do litoral baiano.

A grande diversidade do gênero concentra-se em Minas Gerais, onde 39 espécies são endêmicas do Espinhaço mineiro, contrastando com apenas uma endêmica do Espinhaço baiano (*A. herzogii*), e somente quatro ocorrendo simultaneamente no dois estados: *A. bongardii*, *A. denudatus*, *A. divaricatus* e *A. ramosus* (Sano, 1999; Costa, 2005). O Planalto Diamantina é a região que concentra o maior número de espécies de *Actinocephalus* (23 espécies ocorrem nesta região), tendo como centro secundário a região da Serra do Cipó (Sano, 1999; Costa 2005). A região de Diamantina também concentra todo o espectro de variabilidade morfológica de *A. bongardii* e *A. polyanthus*, duas espécies de ampla distribuição, reforçando sua importância biológica para a família de um modo geral, assim como para a necessidade de medidas mais efetivas para a sua conservação (Sano, 1999).

A distribuição destas espécies varia ao longo da Cadeia do Espinhaço, com algumas apresentando distribuição geográfica contínua, outras disjuntas e várias restritas a poucas localidades, ou até mesmo a uma única localidade (Costa, 2005). Sano (1999) relatou quatro padrões de distribuição geográfica para os representantes de *Actinocephalus* (Tabela 2), que incluem: 1) Espécies disjuntas entre áreas montanhosas e áreas de restinga; 2) Espécies de distribuição centrada na Cadeia do Espinhaço com disjunções em outras áreas: este padrão inclui espécies que se distribuem em regiões montanhosas e/ou não montanhosas dentro e fora da Cadeia; 3) Espécies endêmicas da Cadeia do Espinhaço: estão incluídas aqui, as espécies com uma distribuição centrada exclusivamente na Cadeia do Espinhaço, em Minas Gerais e/ou Bahia; e, 4) Espécies endêmicas restritas: é o padrão de distribuição mais frequente em *Actinocephalus,* tendo sido observado em 32 das 49 espécies do gênero. Dentro deste último padrão, podem-se definir dois sub-padrões: 4.1) Espécies que apresentam uma distribuição que não se restringe a um único local, mesmo sendo endêmicas; e, 4.2) Espécies "micro-endemicas", ou seja, que ocorrem exclusivamente em uma área muito restrita, uma única localidade, como o topo de uma serra, até mesmo uma única população, sendo algumas conhecidas apenas pelo holótipo ou por pouquíssimas coleções. O padrão 4.1 inclui 12 espécies, enquanto 20 espécies do gênero (41% do total de espécies do gênero) estão incluídas no padrão 4.2. Com exceção de *A. ochrocephalus* (exclusiva das dunas do litoral baiano) todas as demais espécies endêmicas de *Actinocephalus* encontram-se em áreas montanhosas. A maioria das espécies micro-endêmicas ocorre na Cadeia do Espinhaço, principalmente na área que se estende de Serro a Couto de Magalhães de Minas, em Minas Gerais (Sano, 1999).

O padrão de distribuição restrita à Cadeia do Espinhaço, e disjunta entre esta e outras áreas montanhosas, verificado em *Actinocephalus*, pode ser explicado por diversos fatores, entre eles, a combinação das exigências ecológicas e biológicas das espécies e as oscilações climáticas e vegetacionais ocorridas no Pleistoceno e Holoceno. Com a retração e expansão de tipos vegetacionais diferentes (Ledru *et al*., 1996), as montanhas constituiriam refúgios e tornariam um ambiente propício para a especiação, tendo assim influência sobre a distribuição das plantas nestes locais (Morton, 1972).

Sano (1999) propôs hipóteses para tentar explicar o alto grau de micro-endemismos presentes em *Actinocephaus*: 1) as espécies seriam resultantes do isolamento geográfico e/ou genético ou da elevada taxa de especiação; 2) seriam híbridos; 3) representavam os extremos de variação morfológica e assim eram coletados e tidos como espécies novas; ou 4) devido à baixa frequência de indivíduos, não seriam registradas novas coletas. Ainda segundo Sano (1999), os padrões de distribuição dos *Actinocephalus* podem ser explicados pela vicariância e/ou dispersão, ou seja, por fatores presentes em ambos modelos, resultando nos padrões observados.

Adicionalmente, informações obtidas através da literatura (Sano, 1999; Costa, 2005, 2006; Echernacht *et al.,* 2011b; Trovó *et al.,* 2012) permitiram agrupar os representantes de *Actinocephalus* no Brasil em locais de ocorrência. Esses locais incluem: a Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais (ERMG) dividido por Echternacht *et al.* (2011b) em 6 macro-áreas biogeográficas representadas por: A = Complexo Montanhas do Norte (NMC), B = Serra do Cabral (SCa), C = Platô Diamantina (DP), D = Serra do Cipó (SCi), E = Conceição do Mato Dentro (CMD), e F = Complexo Montanhas do Sul (SMC); a Cadeia do Espinhaço na Bahia (representado por G), os estados de Goiás (I), Tocantins (J), Espírito Santo (K), Rio de Janeiro (L), São Paulo (M), Piauí (N) e Bahia, exceto a Cadeia (O). Estes dados estão representados na Figura 9.

2. OBJETIVOS

Considerando que todas as análises filogenéticas realizadas anteriormente contaram com poucas amostras de *Actinocephalus* e que o gênero passou por recentes mudanças taxonômicas, baseadas principalmente em dados morfológicos, o principal objetivo deste trabalho foi avaliar a monofilia do gênero *Actinocephalus*, utilizando dados moleculares associados a dados morfológicos e biogeográficos.

Para alcançar o objetivo principal, os seguintes objetivos específicos foram apontados: (i) elucidar as relações filogenéticas das espécies do gênero *Actinocephalus* com linhagens de *Paepalanthus*, baseado em dados de DNA plastidial (espaçadores *trnL-trnF* e *psbA-trnH*) e DNA nuclear (região ITS); (ii) relacionar os dados moleculares, morfológicos e biogeográficos no que diz respeito à relação filogenética entre os gêneros *Actinocephalus* e *Paepalanthus*; (iii) dar suporte às mudanças taxonômicas propostas dentro dos gêneros *Actinocephalus* e *Paepalanthus,* assim como fornecer subsídios para mudanças posteriores.

O presente projeto teve como colaboradores especialistas da família Eriocaulaceae, principalmente dos gêneros *Actinocephalus* e *Paepalanthus*: Profa. Dra. Fabiane Nepomuceno Costa (UFVJM), Prof. Dr. Paulo Takeo Sano (USP) e Dra. Lívia Echternacht (UFMG). A maior parte das amostras para a realização deste trabalho foi cedida pelos colaboradores que também auxiliaram na análise morfológica do gênero e na discussão dos resultados.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Amostragem dos táxons

No Apêndice 1 estão descritas as espécies amostradas para as análises filogenéticas e suas informações de voucher. O total de 97 taxa incluindo 89 espécies e 8 réplicas foi analisado, destas, 86 compuseram o grupo interno, sendo 38 espécies de *Actinocephalus* e 48 de *Paepalanthus*; e três espécies de *Comanthera* (*C. elegans, C. nitida* e *C. aciphylla*) foram utilizadas como grupo externo.

Das espécies analisadas, 41 não foram incluídas em estudos anteriores (28 de *Actinocephalus* e 13 de *Paepalanthus*), e outras 27 espécies, mesmo com sequências disponíveis no banco de dados, foram reamostradas neste estudo e sequenciadas, que incluem 13 espécies (5 de *Actinocephalus* e 7 de *Paepalanthus*) sequenciadas para os três marcadores, e outras 14 espécies (5 de *Actinocephalus*, 7 de *Paepalanthus* e 1 de *Comanthera*) sequenciadas apenas para aqueles marcadores que não se encontravam disponíveis no GenBank. Algumas sequências divergiram daquelas disponíveis no banco de dados e por esta razão, ambas foram incluídas. Vinte e três espécies (21 de *Paepalanthus* e 2 de *Comanthera*) foram obtidas exclusivamente do GenBank (National Center for Biotechnology Information, website www.ncbi.nlm.nhi.gov).

Para *Paepalanthus* foram amostrados todas as categorias infragenéricas, que incluem: *P.* subgen. *Thelxinoë* (duas espécies amostradas), *P.* subg. *Platycaulon* (2), *P.* subg. *Xeractis* (2), *P.* subg. *Monosperma* (2) e *P.* subg. *Paepalanthus* (41). Este último é o maior subgênero de *Paepalanthus* e o que possui o maior número de categorias inferiores, apresentando-se assim como o mais amostrado, que incluem: *P.* subg. *Paepalanthus, P.* sect*. Diphyomene* (5 espécies amostradas), *P.* sect. *Conodiscus* (3), *P.* sect. *Dyostiche* (1), *P.* sect. *Eriocaulopsis* ([*P.* subsect. *Polycladus* (1); *P.* subsect. *Polyactis* (8); *P.* subsect. *Actinocephaloides* (1); *P.* subsect. *Dichocladus* (2); e para *P.* subsect. *Eupaepalanthus*: *P.* ser *Dimeri* (3), *P.* ser. *Leptocephali* (4), *P.* ser. *Rosulati* (2), *P.* ser. *Vivipari* (1), *P.* ser. *Variabilis* (6)]. Todas as espécies de *Paepalanthus* amostradas e suas respectivas categorias taxonômicas estão representadas na Tabela 1.

3.2. Extração, amplificação e sequenciamento de DNA

O DNA foi extraído de folhas secas em sílica gel ou material obtido de herbário (20-50mg) e maceradas em nitrogênio líquido, utilizando o protocolo CTAB (Doyle e Doyle, 1987) com algumas modificações. Duas regiões do DNA de cloroplasto (cpDNA): espaçadores intergênicos *trnL-trnF* e *psbA-trnH*, e uma região do DNA ribossomal nuclear (nrDNA):o espaçador interno transcrito (ITS), foram analisadas. Essas regiões foram amplificadas e sequenciadas através dos iniciadores descritos por Taberlet *et al.* (1991),

Sang *et al.* (1997) e Desfeaux *et al*. (1996), respectivamente. A escolha destes marcadores baseou-se em estudos moleculares previamente realizados na família, que demonstraram a utilidade e a eficácia destes marcadores em fornecer resolução para as relações intergenéricas e interespecíficas na família Eriocaulaceae (Unwin, 2004; Andrade, 2007; Andrade *et al*., 2010; Giulietti *et al*., 2012; Trovó *et al*., 2013).

Todas as reações de amplificação foram realizadas em um volume final de 25 ml contendo 5-40 ng de DNA genômico, 1X tampão IC para PCR (contendo 2.0 mM de $MgCl_2$, 50 mM KCl, 10 mM Tris-HCl pH 8,4 e 0,1% Triton X-100), 0.2 mM dNTPs, 0,5 µM de cada primer, 1U de Taq DNA polymerase (Phoneutria Ltda, Belo Horizonte, Brazil) e água deionizada autoclavada. Para as regiões do cpDNA foram adicionadas a reação de amplificação 0,24-0,4 µg BSA (Albumina Sérica Bovina), enquanto que, para a região do nrDNA foram adicionadas 0,08-0,24 µg BSA, 0,5 M Betaína e 10% DMSO (Dimetilsulfóxido). As condições de PCR foram realizadas de acordo com Andrade *et al*. (2010) e Trovó *et al.* (2012) em termociclador Eppendorf, alterando em algumas reações a temperatura de anelamento (*trnL-trnF* variou de 50-55°, *psbA-trnH* 50°-62°, e ITS 53°-58°). As amostras foram purificadas com 20% Polietilenoglicol (PEG) e quantificadas em Nanodrop 2000. Os produtos foram visualizados em géis de agarose 1% antes e após a purificação com PEG. As amostras foram sequenciadas em ambas as direções utilizando o *Kit DYEnamic ET dye terminator* no sequenciador automático MegaBACE 1000 (GE Healthcare) ou o *Kit Dye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction* no sequenciador ABI (Perkin Elmer, Applied Biosystems, Applera Europe BV, Rotkreuz, Switzerland).

3.3. Análise de dados

A qualidade das sequências das regiões do cpDNA e do nrDNA foram analisadas e os fragmentos sobrepostos usando os programas PHRED v.0.20425 (Ewing e Green, 1998), PHRAP v.0.990319 (http://www.phrap.org/) e CONSED v.12.0 (Gordon *et al.*, 1998). As sequências consenso obtidas foram alinhadas com o auxílio do aplicativo MUSCLE (Edgar, 2004) implementado no programa MEGA v.5 (Tamura *et al*., 2011) e revisadas manualmente. As sequencias de cpDNA e nrDNA foram analisadas separadas (*trnL-trnF*, *psbA-trnH*, ITS) e combinadas (*trnL-trnF* + *psbA-trnH*, e *trnL-trnF* + *psbA-trnH* + ITS). A divergência de cada sequência entre as espécies analisadas foi estimada através dos valores de *p-distance* calculados no PAUP v.4.0b10 (Swofford, 2002).

Análises de parcimônia foram feitas no programa PAUP v.4.0b10 (Swofford, 2002), mediante buscas heurísticas com 1000 réplicas com adição aleatória de táxon (random sequence addition) utilizando o algoritmoTBR (*tree bisection-reconnection*) para a troca dos ramos e usando o caracter de transformação acelerada (ACCTRAN). Todos os caracteres foram igualmente ponderados e as lacunas (*gaps*) foram tratadas como dados faltantes

(*missing data*). Medição de suporte para os grupos foi estimada utilizando 1000 repetições de bootstrap (BP), com colapso de ramos com valores menores que 50%. Até 500 árvores foram retidas por cada réplica. Foi calculado o número de caracteres informativos para parcimônia. Para estimar a confiabilidade dos grupamentos em um cladograma, foi calculado o índice de consistência (IC) (Kluge e Farris 1969) e o índice de retenção (IR) (Farris, 1989).

Análises bayesianas foram feitas através do programa MRBAYES v.3.1 (Ronquist *et al.*, 2011). Para selecionar o modelo evolutivo e os parâmetros para os diferentes conjuntos de dados foi utilizado o programa MrModeltest v.2.3 (Posada, 2008), e escolhidos de acordo com o critério de informação Akaike (AIC). Duas corridas simultâneas independentes com quatro cadeias de Markov convergiram sobre cinco milhões de gerações. Uma árvore foi amostrada a cada 100 gerações. A convergência foi determinada quando o desvio padrão das frequências de divisão (split frequencies) ficou menor que 0.01, sendo confirmada através da inspeção da probabilidade *log* depois da corrida. As primeiras 20% de todas as árvores obtidas antes de convergir foram descartas como burn-in. Uma árvore consenso de maioria (majority-rule consensus tree) foi computada para obter a probabilidade posterior (PP) que está mostrada nos ramos. As corridas foram repetidas para que os resultados fossem confirmados.

As árvores obtidas tanto nas análises parcimoniosas como bayesianas foram visualizadas nos programas Treeview (http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/treeview.html), FigTree v.1.4.0 (http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/) e Mesquite v.2.75 (Maddison & Maddison, 2011).

3.4. Hipóteses Morfológicas de Homologias Primárias

Uma análise parcimoniosa baseada em dados morfológicos foi realizada apenas entre as espécies de *Actinocephalus*, usando como grupo externo *Paepalanthus*. Foram selecionados 15 caracteres morfológicos em 41 táxons, sendo 36 de *Actinocephalus* e cinco espécies de *Paepalanthus*. Para *A. variabilis*, foram utilizadas duas amostras codificadas como *A. variabilis* 1 e *A. variabilis* 2, pois diferiram na codificação de dois dos seus caracteres, o que alteraria os resultados das análises caso somente uma delas fosse incluída. Não foram consideradas categorias infra-específicas na codificação dos caracteres morfológicos. Os caracteres selecionados distribuídos numa matriz morfológica estão representados no Apêndice 2 e exemplificados nas Figuras 5-6.

A arquitetura de *Actinocephalus* é extremamente complexa e potencialmente muito informativa filogeneticamente (Oriani *et al.*, 2008), fornecendo a maioria dos caracteres utilizados nas análises cladísticas. Codificamos o eixo alongado e o eixo da sinflorescência (referido para *Actinocephalus*), e o eixo reprodutivo (referido para *P.* sect. *Diphyomene*),

como homólogos, visto que todos eles são prolongamentos do eixo central da roseta. Toda estrutura caulinar que parte do eixo central do caule, seja da axila das folhas ou do eixo alongado, foi codificada como paracládio, que pode ramificar-se ou não (a Figura 5 ilustra essa definição). Outro carácter, de importância para a taxonomia e ecologia do grupo, refere-se à dispersão dada pelos escapos, uma condição que está presente na maioria das espécies de *Actinocephalus* descritas por Sano (2004).

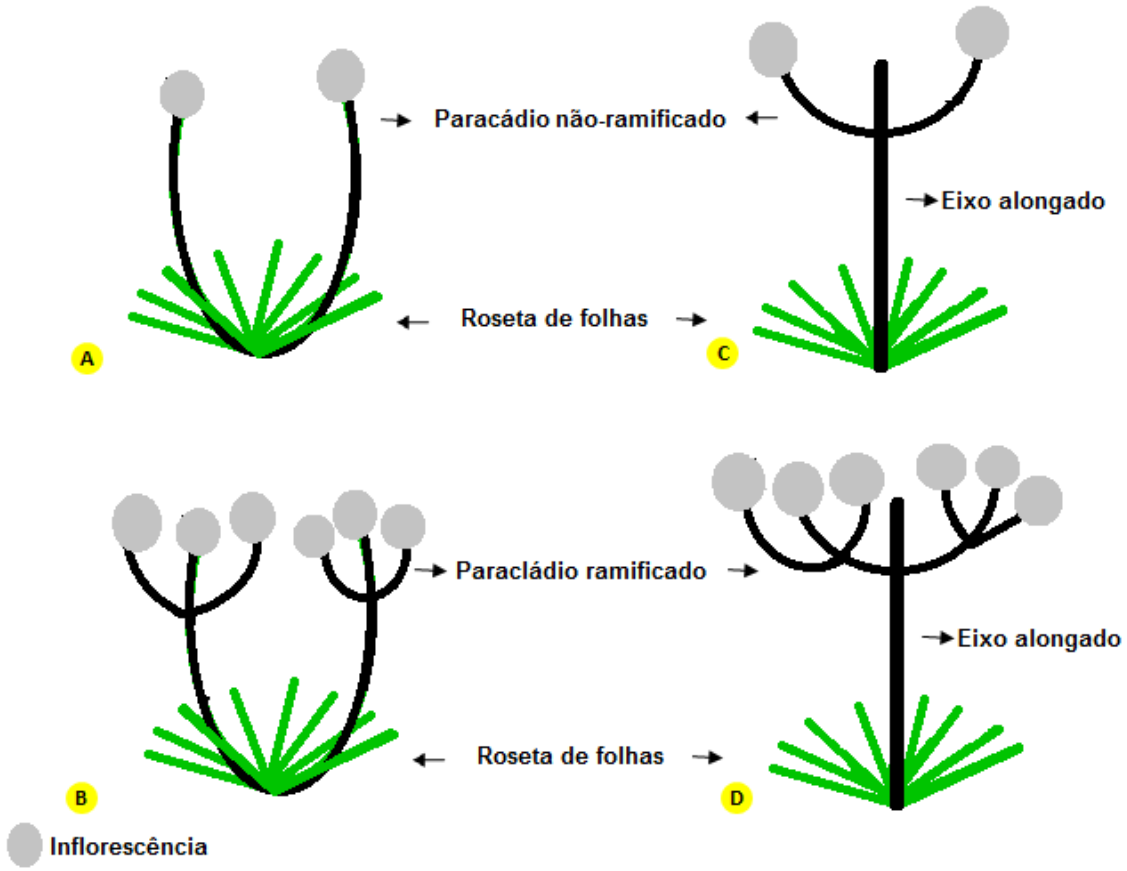

Figura 5. Desenho esquemático da codificação utilizada para eixo alongado e paracládio. **A-B**. Não possui eixo alongado. Os paracládios partem da axila das folhas e terminam imediatamente em uma inflorescência, e podem ser não-ramificados (A) ou ramificados (B). **C-D**. Há a presença de um eixo alongado que é um prolongamento da porção terminal da roseta. Os paracládios são a ramificação desse eixo, e que por sua vez não se ramificam (C) ou se ramificam (D).

Figura 6. Fotografias de alguns caracteres selecionados utilizados na análise cladística. Os caracteres (referidos entre parênteses e acompanhados da letra C) e números de estado de caráter (referidos entre parênteses e separados por um hífen) estão relacionados com o Apêndice 2. **A.** *Actinocephalus cabralensis.* Eixo alongado presente (C6-1), crescimento monopodial (C7-0), paracládio não-ramificado (C10-0) dispostos em arranjo sub-verticilado (C9-1). **B.** *Actinocephalus stereophyllus.* Caule aéreo restrito à roseta (C5-0), crescimento simpodial (C7-1), paracládio ramificado (C10-1) dispostos em arranjo divaricado (C9-1) portando escapos em umbela (C12-1) que são decíduos na maturação do fruto (C14-1). **C.** *Actinocephalus ciliatus.* Pacládios não-ramificados (C -) partindo da axila das folhas (C -) , portando inflorescências umbeliformes (C -). **D.** *Actinocephalus polyanthus.* Eixo alongado presente (C6-1) (=eixo da sinflorescência), paracládio não-ramificado (C10-0) dispostos em sub-espiral (C9-1). **E.** *Actinocephalus robustus.* Caule aéreo curto (C -), com pacládios não-ramificados (C -) partindo da axila das folhas (C -), e que portam inflorescência em arranjo umbeliforme (C -). **F.** *Actinocephalus glareosus.* Eixo alongado ausente (C6-1), crescimento monopodial (C7-0), paracládio não-ramificado (C10-0) portando um único escapo (C11-1). [Fotografias: L. Echternach (A-B), M. Tannure (C-F)].

4. RESULTADOS

4.1. Características das sequências analisadas

As características das regiões de cpDNA e nrDNA analisadas separadas (*trn*L-*trn*F, *psb*A-*trn*H e ITS) e combinadas (*trn*L-*trn*F+*psb*A-*trn*H e *trn*L-*trn*F+*psb*A-*trn*H+ITS) estão apresentadas na Tabela 3. A variação das sequências de cpDNA entre espécies de *Actinocephalus*, *Paepalanthus* e *Comanthera* foi devido mais a inserções e deleções (*indels*) do que à substituição de nucleotídeos, sendo que o contrário foi observado para as sequências de nrDNA. De uma maneira geral, observamos que as sequências de cpDNA e nrDNA das espécies de *Actinocephalus* divergiram pouco entre si, enquanto uma alta divergência foi revelada entre as *Paepalanthus* (Tabela 3).

A região *trn*L-*trn*F variou em comprimento de 595 (*P. scirpeus*) a 745 pb (*P. fulgidus*), sendo que do total dos caracteres analisados 23,6% são parcimoniosos. Já a região *psb*A-*trn*H apresentou uma variação de 546 (*P. amoenus*) a 658 pb (*A. ochrocephalus*), e apenas 11,6% dos caracteres parcimoniosos. Ambas as regiões exibiram inúmeros *indels*, variando de um a 100 pb, com alta divergência de sequência entre as espécies de *Paepalanthus*, e baixíssima divergência entre *Actinocephalus* (Tabela 3). No entanto, os maiores níveis de divergência foram estimados na região *trn*L-*trn*F das espécies *P. fraternus* e *P. fulgidus*; ao retirá-los da análise, observa-se que a divergência de sequência reduziu para metade do valor inicialmente estimado (Tabela 3). Vale ressaltar que a região *psb*A-*trn*H exibiu um trecho de 62 pb bastante variável, com *indels* em alguns táxons de até 51 pb, inclusive variando dentro do gênero *Actinocephalus*. Observou-se nas regiões do cpDNA que algumas inserções e deleções estavam presentes somente nos representantes de certos grupos, como *Actinocephalus*, *Paepalanthus camptophyllus* e *P. macrocephalus*, *P.* subgen. *Thelxinoë*, *P.* sect. *Diphyomene* e *P.* ser. *Dimeri,* evidenciando o agrupamento dessas espécies.

A região ITS exibiu pouca variação em comprimento nas espécies analisadas, estendendo de 554 (*P. reflexus*) a 591 bp (*C. elegans*). Dos 617 caracteres analisados, mais de 40% foram parcimoniosos, uma porcentagem maior que o observado para as regiões do cpDNA. Como nas regiões do cpDNA, a região do nrDNA também foi altamente divergente entre as espécies de *Paepalanthus*, enquanto entre *Actinocephalus* pouco divergente (Tabela 3).

As análises combinadas das regiões *trn*L-*trn*F+*psb*A-*trn*H e *trn*L-*trn*F+*psb*A-*trn*H+ITS incluíram sequências de 82 e 80 taxa (número reduzido devido a disposição de taxa com as duas ou três sequências analisadas), totalizando 13,7 e 25,4% caracteres parcimoniosos, respectivamente (Tabela 3). A divergência entre as sequências quando analisadas

combinadas foram menores que analisadas separadas, devido principalmente ao menor número de amostras usadas nas primeiras (Tabela 3).

4.2. Análises filogenéticas moleculares e morfológicas

As análises separadas (*trn*L-*trn*F e *psb*A-*trn*H) e combinadas das regiões de cpDNA (*trn*L-*trn*F e *psb*A-*trn*H) resultaram em topologias similares, onde a monofilia de *Actinocephalus* foi suportada (com a inclusão de *Paepalanthus camptophyllus* e *P. macrocephalus*) (Figuras S1, S2 e S3). No entanto, as relações entre as espécies de *Actinocephalus* foram fracamente suportados, o que impediu a realização de análises mais detalhadas. A divergência de sequências observada dentro das amostras de *Actinocephalus* foi muito baixa no cpDNA (Tabela 3), o que evidencia a existência de poucos passos mutacionais entre os seus representantes, explicando o fraco suporte das relações intragenéricas. A análise separada da região do nrDNA (ITS) exibiu uma topologia diferente da observada no cpDNA, principalmente, em relação a monofilia de *Actinocephalus*. Esse gênero apresentou-se agrupado (politomia) com espécies de *Paepalanthus* pertencentes aos *P.* subg. *Paepalocephalus* e *P.* subg.*Thelxinoë* (Figura S4). Estes resultados parecem ser devido a maior variabilidade de ITS em relação aos outros marcadores (Tabela 3). Além disso, a região ITS foi a que apresentou o maior índice de homoplasia (Tabela 3).

As árvores filogenéticas obtidas das análises de máxima parcimônia (MP) e bayesianas (BS) baseadas nas regiões combinando os três marcadores (*trn*L-*trn*F, *psb*A-*trn*H, ITS) foram congruentes. As relações nas análises combinadas foram mais fortemente sustentadas do que nas análises separadas, sendo que essas últimas serão discutidas quando relevantes. A maioria dos resultados e discussões será baseada na árvore consenso das análises BS combinadas (Figura 7), onde os clados foram nomeados com letras que representam grupos monofiléticos. A árvore consenso das análises MP combinadas está representada na Figura 8. Análises MP e BS realizadas apenas com as espécies de *Actinocephalus* geraram árvores politômicas (resultados não mostrados).

O gênero *Paepalanthus* foi dividido em vários grupos, que diferiram em sua resolução interna, especialmente dentro do core *Paepalanthus* como também na relação de algumas espécies deste gênero e *Actinocephalus* (Figura 7 e 8). Porém em todas as análises (exceto *trn*L-*trn*F), *Paepalanthus* aparece divido em dois agrupamentos (clado D e E+C). Esses agrupamentos foram coincidentes ou não com a classificação taxonômica infragenérica proposta por Ruhland (1903). O gênero *Actinocephalus* apareceu imerso em um destes agrupamentos (clado D) de *Paepalanthus* juntamente com espécies pertencentes à *P.* sect. *Diphyomene*, *P.* sect. *Eriocaulopsis (P.* subsect. *Polyactis e P.* ser *Dimeri), P.* sect. *Dyostiche, P.* sect. *Conodiscus e P.* subg*. Thelxinoë* (Figura 7). Estes três últimos formam o grupo irmão de *Actinocephalus*. A relação entre *Actinocephalus* e *Paepalanthus* aparece

não resolvida em todas as análises separadas de cpDNA (MP) e nas análises combinadas de cpDNA (*trn*L-*trn*F+*psb*A-*trn*H) (Figuras S1-S3). Somente na análise combinada BS entre cpDNA e nrDNA (*trn*L-*trn*F, *psb*A-*trn*H, ITS) a relação entre *Actinocephalus* e *Paepalanthus* é estabelecida (clado K, Figura 7).

O segundo agrupamente (clado E+C) reuniu os demais subgêneros de *Paepalanthus*, que incluem as espécies pertencentes *P.* subg. *Monosperma*, *P.* subg. *Platycaulon, P.* subg. *Paepalocephalus e P.* subg. *Xeractis* (Figura 7). Os dois primeiros são monofiléticos, enquanto os dois últimos são parafiléticos. Em *Paepalanthus* subg. *Paepalocephalus, P.* sect. *Conodiscus* e *P.* sect. *Eriocaulopsis* são parafiléticas, P. sect. *Dyostiche* é constituído por apenas uma espécie, e somente *P.* sect. *Diphyomene* é monofilética (exceto em *psb*A-*trn*H*)*, embora com baixo suporte em *trnL-trnF*, esta seja monofilética com a inclusão das espécies *P. flaccidus* e *P. trichophyllus*.

Dentro de *P.* sect. *Eriocaulopsis*, *P.* subsect *Dichocladus* é monofilética; *P*. subsect. *Eupaepalanthus* e P. subsect. Polyactis são parafiléticas; e, *P.* sect. *Actinocephaloides* e *P.* sect. *Polycladus* são representadas aqui por uma única espécie. Em *Paepalanthus* subsect. *Eupaepalanthus*, *P.* ser *Dimeri* está inserida em uma politomia com *P.* sect. *Diphyomene*; enquanto *P.* ser. *Variabilis*, *P.* ser. *Leptocephali* e *P.* ser. *Rosulati* são parafiléticas, e *P*. ser. *Vivipari* tem um único representante amostrado (Figuras 7, S1 e S4).

Para os dados morfológicos, *Actinocephalus* também foi tido monofilético, permitindo a formação de grupos suportados por sinapomorfias morfológicas que serão discutidos em seguida. Para facilitar a discussão, referiremos às espécies descritas por Sano (2004) e Echternacht *et al*. (2011) como *Actinocephalus* sensu stricto. A árvore consenso MP está representada na Figura 9, relacionando os dados morfológicos com os padrões de arquitetura morfológica referidas para o gênero, como também a distribuição geográfica encontrada em *Actinocephalus*.

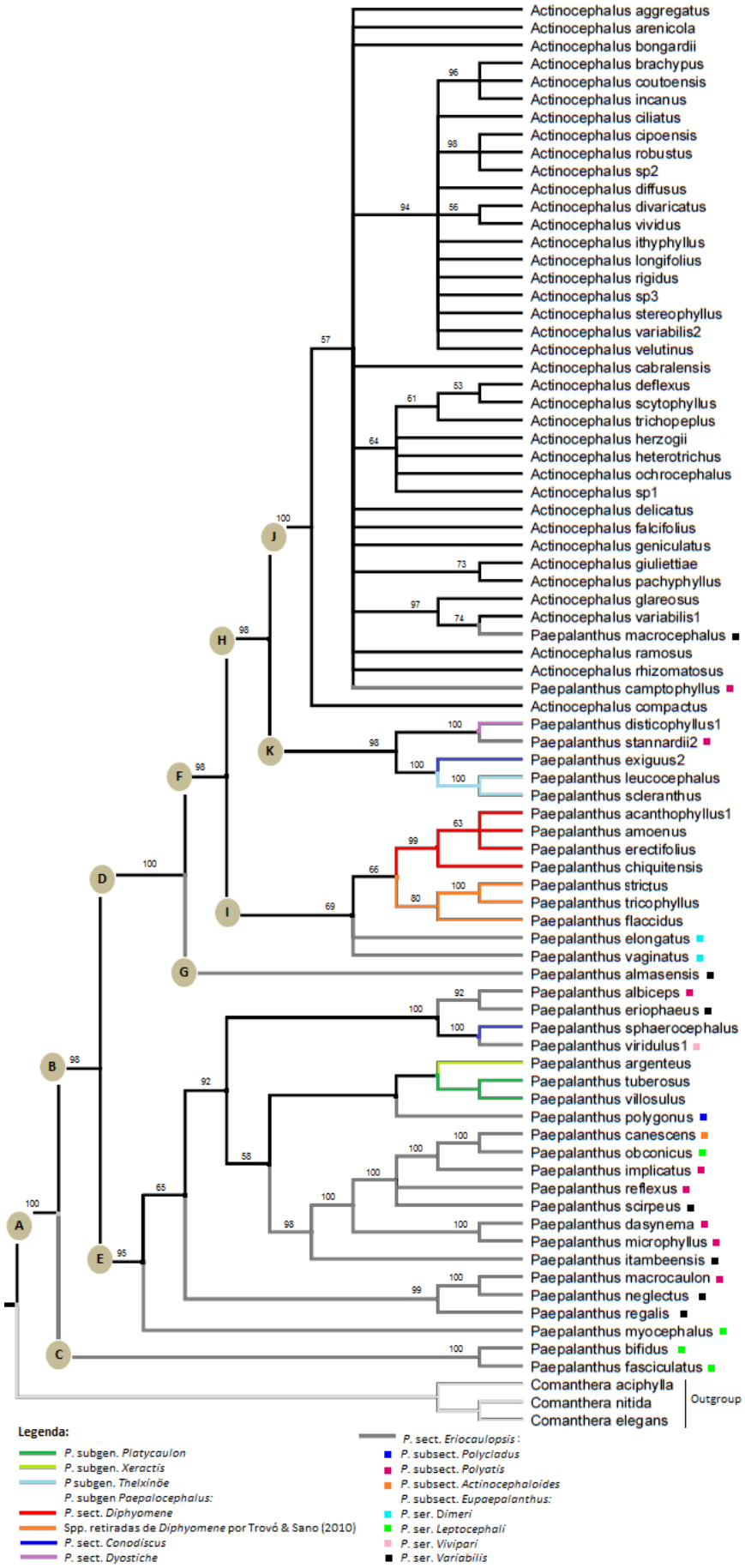

Figura 7. Árvore consenso de maioria (50%) de análises Bayesianas dos dados combinando os espaçadores intergênicos *trn*L-F e *psb*A-*trn*H, e o espaçador transcrito interno ITS. Os números acima dos ramos indicam probabilidade posterior Bayesiana. O clado *Actinocephalus* é indicado pela letra J. Os nomes dos clados seguem a classificação de Rhuland (1903).

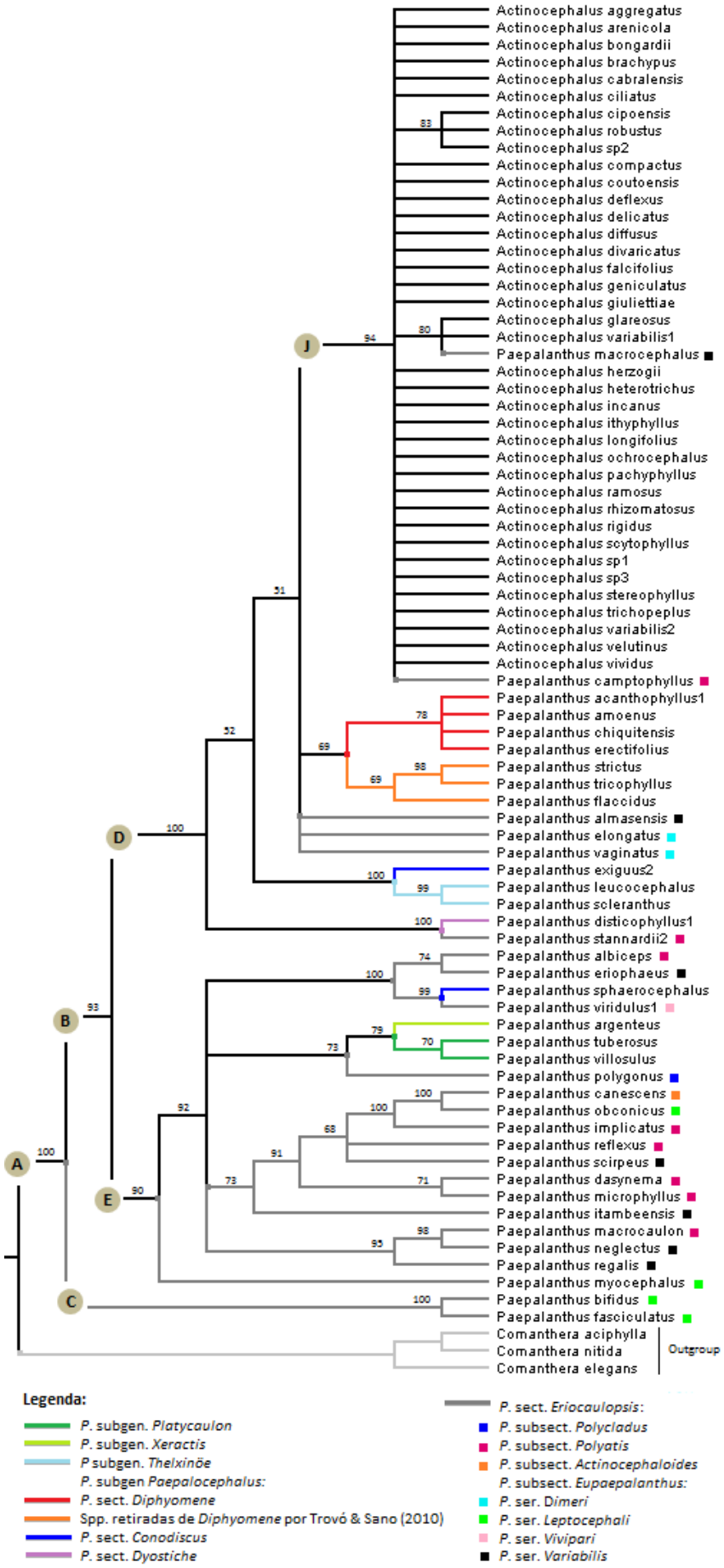

Figura 8. Árvore consenso de maioria (50%) da análise de Máxima Parcimônia (MP) das sequências combinadas cpDNA e nrDNA (*trn*L-*trn*F, *psb*A-*trn*H, ITS). Os números acima dos ramos indicam valores de bootstrap. O clado *Actinocephalus* é indicado pela letra J. Os nomes dos clados seguem a classificação de Rhuland (1903).

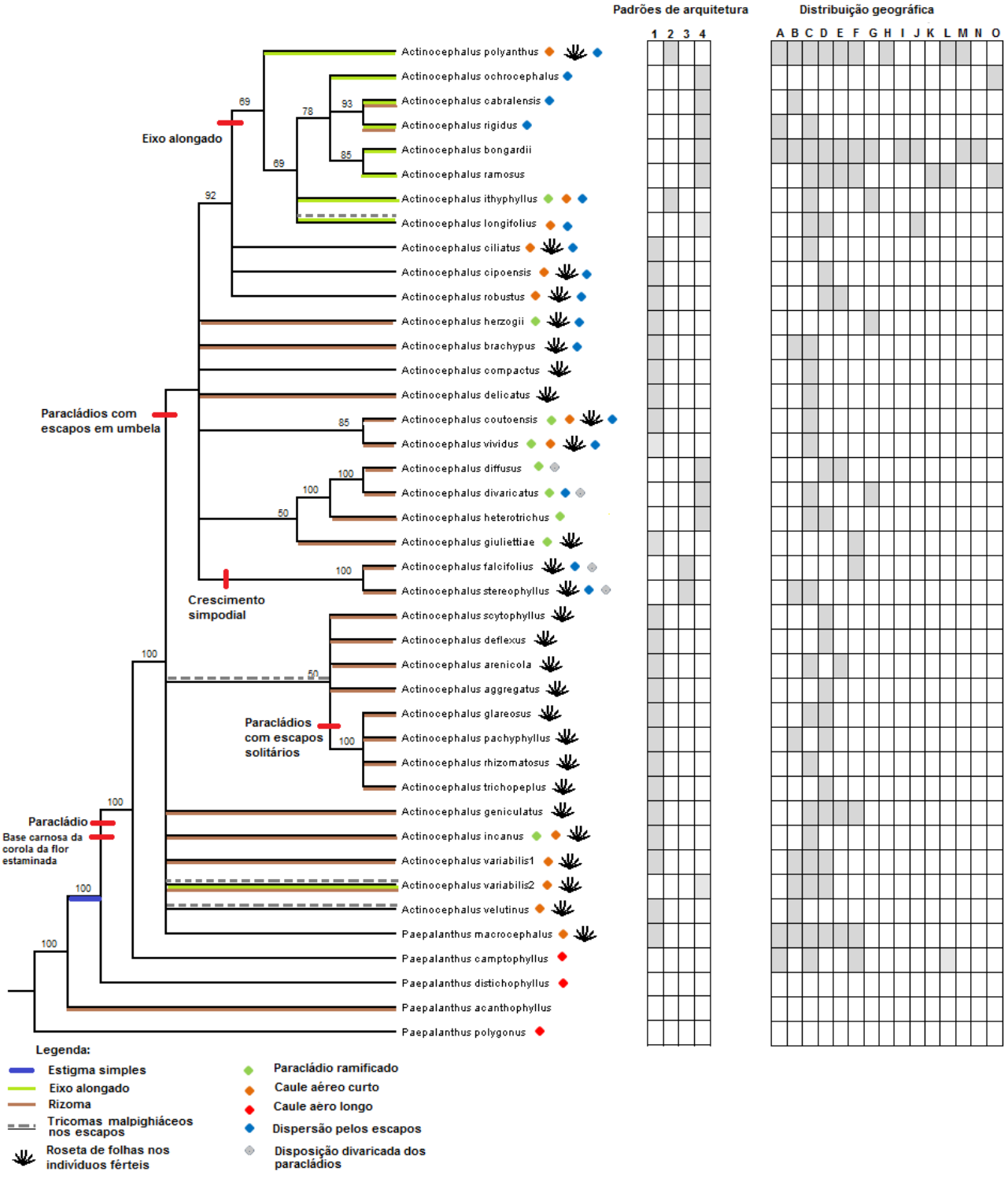

Figura 9. Árvore consenso de maioria (50%) de 610 árvores mais parcimoniosas para os dados morfológicos. Os padrões de arquitetura morfológica estão especificados por Oriani *et al.* (2008) com modificações discutidas no texto. Os locais de ocorrência das espécies amostradas de *Actinocephalus* seguem a literatura; as letras correspondem às regiões geográficas definidas no texto.

5. DISCUSSÃO

5.1. Dados moleculares

As relações filogenéticas entre as espécies de *Actinocephalus* foram fracamente suportadas nas análises parcimoniosas baseadas em dados moleculares, impedindo a realização de análises mais detalhadas, porém formando alguns agrupamentos bem suportados em análises bayesianas. Entretanto, esses agrupamentos foram diferentes para os diferentes marcadores utilizados, talvez devido à baixa variabilidade nucleotídica presente nas espécies de *Actinocephalus* (Tabela 3) e assim, qualquer passo mutacional poderiam agrupa-las. Não foi encontrado um padrão que pudesse relacionar os grupos formados baseados nos dados moleculares com a distribuição geográfica ou características morfológicas das espécies. As poucas relações que puderam ser estabelecidas referem-se a grupos muito pequenos, e que, não foram os mesmos obtidos em todas as análises. O único consenso entre todas as análises moleculares é a inclusão de *Paepalanthus camptophyllus* e *P. macrocephalus* dentro do clado *Actinocephalus*.

Devido ao fato de serem utilizados os mesmos marcadores em estudos anteriores para a família Eriocaulaceae, resultados similares aos nossos são evidentes. Porém, algumas conclusões tornaram-se diferentes, principalmente pela inclusão de novos táxons e análise de três marcadores (*trnL-trnF*, *psbA-trnH*, ITS). A relação entre os representantes de *Actinocephalus* e as espécies de *Paepalanthus* só foi clara nos estudos de Trovó *et al*. (2013). Nos outros trabalhos (Andrade *et. al.,* 2010; Giulietti *et al.,* 2012a), esta relação permanecia incerta, pois *Actinocephalus* relacionava-se com espécies com flores dímeras pertencentes a *Paepalanthus* subg. *Paepalanthus* e *P.* subg. *Thelxinoë*. O clado composto por plantas dímeras também é bem sustentado em nossas análises, discordando da classificação de Ruhland (1903) e confirmando o parafiletismo de *P.* sect. *Eriocaulopsis*. Este clado aparece como irmão de *Actinocephalus* no estudo de Trovó *et al*. (2013), contrastando os nossos resultados, que mostram *Actinocephalus* como irmão de *P.* subg. *Thelxinoë, P.* sect. *Conodiscus (P. exiguus)* e *P.* sect. *Dyostiche* (*P. distichophyllus*), e de *P.* subsect. *Polyactis* (*P. stannardii*) (clado K, Figura 7). A relação entre *P.* subg. *Thelxinoë* e *Paepalanthus exiguus* já havia sido relatada, e é confirmada aqui com o sequenciamento de novas amostras destas espécies. Apesar das sequências se diferenciarem uma da outra (*P. exiguus* 1: sequenciada neste estudo; e *P. exiguus* 2: disponível no GenBank), elas não alteraram o resultado das análises anteriores. Há uma relação, pelo menos a nível molecular, entre esses dois táxons, com *P. eriocauloides*, também pertencente a *P.* sect. *Conodiscus* relacionando-se com *P.* subg. *Thelxinoë* (análises utilizando todas as espécies disponíveis independente do número de marcadores; resultados não mostrados). As outras duas espécies que compõem este clado, *P. stannardii* e *P. distichophyllus* possuem um

caule alongado e flores trímeras, e segundo Trovó *et al.* (2013) exibem um padrão de ramificação não usual, que poderia tornar-se uma sinapormofia.

Todo o clado H é irmão do grupo composto por espécies de flores dímeras que incluem *P.* ser. *Dimeri* e *P.* sect. *Diphyomene* (incluindo aqui as espécies *P. tricophyllus* e *P. flaccidus* recentemente retiradas da seção e realocadas no *P*. subg. *Paepalocephalus* por Trovó & Sano, 2010), confirmando a estreita relação existente entre estas espécies (Figura 7). *Paepalanthus almasensis*, é uma espécie com flores dímeras, descrita por Moldenke (1980) e não foi colocada em nenhuma categoria taxonômica, mas morfologicamente se aproxima de espécies de *P.* ser. *Dimeri*. Esta aproximação pode ser suportada a nível molecular com as análises de MP (exceto *trnL-trn*F).

5.2. Caracteres Morfológicos

Para Eriocaulaceae, as flores tem importância fundamental, pois foram e ainda são utilizadas para a distinção de seus grupos taxonômicos, especialmente para os gêneros. Dentro de *Actinocephalus*, porém, a morfologia floral apresenta grande homogeneidade entre as espécies, e mesmo quando difere, apresenta-se polimórfica (Sano, 1999). Assim, poucos caracteres florais foram incluídos nas análises. A maior parte dos caracteres foi codificada a partir da arquitetura do caule e inflorescência, pois são constantes dentro das espécies, permitindo agrupá-las.

As inflorescências de Eriocaulaceae, em geral, são sustentadas por escapos que partem diretamente do caule. Em *Actinocephalus*, essas inflorescências estão dispostas em paracládios que reúnem um a muitos capítulos, em forma umbelada ou fasciculada. A variação da disposição e ramificação destes paracládios pode ser um dos motivos para a diversidade de formas de crescimento encontrada em *Actinocephalus* (Sano, 2004), assim como para a definição de padrões de arquitetura (Oriani *et al.*, 2008). Esta última definide 4 padrões característicos para *Actinocephalus*

Sano (1999) definiu o termo “eixo alongado” para designar o “caule alongado” das espécies de *Actinocephalus* que origina as florescências, correspondendo ao eixo central da planta, não a um eixo lateral, e que só se desenvolvem no período reprodutivo. Por esta razão, referimos como paracládio quando a estrutura corresponde a uma ramificação do centro do caule, como no caso da estrutura lateral que parte do rizoma das espécies incluídas no padrão 3 por Oriani *et al.* (2008). Por outro lado, referimos como “eixo alongado” a estrutura que emerge do eixo do caule em alguns *Actinocephalus* e em *P.* sect. *Diphyomene*. Assim como Sano (1999), Trovó & Sano (2010) mencionam a incerteza de sua origem, destacando ser este um ponto crucial para avaliar corretamente a homologia entre elas. Só compreenderemos bem essas estruturas com estudos ontogenéticos e de

desenvolvimento; até lá, permanecemos na dúvida se trata de uma estrutura apical ou axilar (Figura 9, Apêndice 2).

As análises morfológicas permitiram agrupamentos suportados por sinapomorfias. A presença de paracládios com escapos em umbela foi uma sinapomorfia compartilhada por todos os representantes de *Actinocephalus sensu stricto*, enquanto o arranjo em fascículos dos mesmos estava presente nas espécies recentemente retiradas da subseção *Aphorocaulon* por Costa & Sano (no prelo). A presença de tricomas malpighiáceos nos escapos, também só ocorre neste último, em sua grande maioria, e também em *A. longifolius.* Ainda dentro deste último grupo, os paracládios portando escapos solitários foi uma sinapomorfia de *A. glareosus*, *A. rhizomatosus*, *A. pachyphyllus* e *A. trichopeplus*, sendo compartilhada também por *P. macrocephalus* (Figura 9, Apêndice 2).

O eixo alongado é uma sinapomorfia que suporta um grupo composto pelas espécies de mais ampla distribuição geográfica, que se estendem além dos limites da cadeia do Espinhaço. Porém, não é exclusiva desde grupo. Costa (2005) menciona que *Actinocephalus variabilis* (referido como *A. variabilis* 2) pode apresentar um eixo de sinflorescência em algumas populações, e nestes casos, a espécie apresenta o padrão 4, assim como *A. longifolius*. O eixo alongado está isoladamente presente em *A. variabilis* 2.

Este grupo reúne espécies que se encaixam nos padrões 2 e 4 referidos por Oriani *et al.* (2008). Seus representantes possuem a dispersão pelos escapos (exceto em *A. bongardii* e *A. ramosus*) e seus paracládios não ramificam (exceto em *A. ithyphyllus*), o caule é restrito à roseta de folhas (exceto em *A. polyanthus* e *A. ithyphyllus*), e esta não está presente nos indivíduos férteis (exceto *A. polyanthus*). Esta ausência da roseta é compartilhada com um grupo de espécies com rizoma e paracládio ramificado. Ambos os caracteres são homoplásicos e aparecem em linhagens que não se relacionam filogeneticamente (com base na morfologia), assim como a presença de um caule aéreo (Figura 9, Apêndice 2).

Paepalanthus camptophyllus possui um caule aéreo alongado e um hábito característico que o diferencia, em termos de arquitetura morfológica, dos demais *Actinocephalus*. Por essa razão, ele não se encaixa em nenhum dos padrões de arquitetura propostos por Oriani *et al.* (2008). O caule aéreo alongado também está presente em *P. distichophyllus* e *P. polygonus*. Para esta última, Ruhland (1903), chama a atenção para sua semelhança morfológica com a seção *Actinocephalus*, porém inclui *P. polygonus* na subseção *Polycladus*, assim como faz Silveira (1928) ao descrever uma nova espécie *Paepalanthus arborescens* (um sinônimo de *P. polygonus*) dentro da seção *Actinocephalus.* Essa semelhança retratada pelos autores foi um dos motivos que nos levaram a incluir *P. polygonus* em nossas análises, tanto morfológicas, quanto moleculares. Porém, em nenhuma delas esta espécie se aproxima de *Actinocephalus*. Ela é caracterizada por

escapos que partem da axila das brácteas do caule (no topo dos ramos) mostrando um arranjo verticilado e não apresenta um paracládio, uma autapomorfia que suporta o gênero (Figura 9, Apêndice 2).

Em algumas espécies de *Actinocephalus*, o eixo alongado pode continuar vegetativo, sendo referido por Sano (1999), como um eixo da sinflorescência. As espécies que possuem um eixo da sinflorescência apresentam estratégias de reprodução diferentes, com floração do tipo explosão, oferecendo um maior número de flores em um número menor de vezes, apresentando assim um tempo de vida mais curto. Essas espécies são aquelas que apresentam o padrão 2 de arquitetura morfológica, representadas, neste estudo, por *A. polyanthus* e *A*. *ithyphyllus*.

Inflorescências em ramos divaricados só estão presentes em quatro espécies que compõem *Actinocephalus sensu stricto: A. diffusus*, *A. divaricatus*, *A. falcifolius* e *A. stereophyllus*. Estas duas últimas compartilham a ramificação simpodial como uma autapomorfia, só estandopresente nestas duas espécies, tanto no gênero, como na família (Oriani 2008) (Figura 9, Apêndice 2).

5.3. Implicações taxonômicas: *Paepalanthus*

Sano (2004) na tentativa de resolver os problemas taxonômicos presentes na família Eriocaulaceae, estudou espécies pertencentes à *Paepalanthus* de onde propôs que *Actinocephalus* fosse elevado a gênero, por se tratar de um grupo bem definido (ou grupo uniforme), iniciando seu trabalho entre filogenia e classificação taxonômica. *Paepalanthus* é o maior gênero de Eriocaulaceae, caracterizado por espécies com diferentes características reprodutivas e vegetativas, variados padrões florais e que habitam ambientes diversos. Essa grande variabilidade está representada no grande número de divisões infragenéricas propostas para o gênero, baseado principalmente em caracteres morfológicos como hábito, padrão de ramificação e organização da inflorescência. Trovó *et al.* (2013) relata que a extensa variação morfológica em *Paepalanthus* pode obscurecer as relações filogenéticas, e explicar, pelo menos em parte, sua complexa história nomenclatural e taxonômica.

Dentro de *Paepalanthus, P.* subg. *Paepalanthus* é o que possui o maior número de espécies, e o de caracterização mais complexa (Costa *et al.,* 2008). As características que unem as seções, assim como suas subseções são muitas vezes compartilhadas por indivíduos de outras seções, o que dificulta ainda mais os estudos taxonômicos e filogenéticos. *Paepalanthus* sect. *Eriocaulopsis* é aquela de mais difícil caracterização e que inclui a maior diversidade dentro do subgênero, principalmente por conter espécies muito distintas morfologicamente representadas por *P.* ser. *Variabilis*. Isto faz com que estas categorias taxonômicas representem agregações de possíveis espécies não relacionadas filogeneticamente, como verificado neste e em estudos anteriores (Trovó *et al.,*2013).

Todos os estudos anteriores na família Eriocaulaceae corroboram *Paepalanthus* como um gênero polifilético, assim como a maioria dos seus táxons infragenéricos. Espécies pertencentes a uma mesma seção aparecem distantes filogeneticamente com base em dados moleculares, e morfologicamente, não possuem características consistentes e únicas para sua união. As hipóteses filogenéticas permitem dois arranjos taxonômicos alternativos para que *Paepalanthus* torne-se monofilético: a inclusão de *Actinocephalus*, como proposto por Andrade *et. al* (2010); ou, a permanência de *Actinocephalus* como gênero e a divisão de *Paepalanthus* em vários gêneros menores e bem suportados, como proposto por Trovó *et. al.* (2013). Na análise morfológica das espécies de *P*. sect. *Diphyomene* foi proposto elevar essa seção ao status genérico com o objetivo de tornar a classificação de *Paepalanthus* congruente com as filogenias de Eriocaulaceae (Trovó, 2010).

Um dos subgêneros tidos como monofiléticos *Paepalanthus* subg*. Platycaulon* teve sua revisão taxonômica realizada recentemente (Tissot-Squali, 1997). Giulietti (1997) já havia mencionado que os caracteres taxonômicos encontrados em *Platycaulon* poderiam suportar a sua nova condição de gênero. Por sua vez, Bosqueiro (2000) relata a presença de isocumarinas como constituintes majoritários dos extratos alcoólicos das espécies desse táxon, tanto de capítulos quanto de folhas, podendo ser considerado um importante marcador taxonômico para o grupo. *Paepalanthus* subg. *Xeractis* foi revisto recentemente por Hensold (1988), porém aparece como um grupo parafilético intimamente relacionado com *P.* subg. *Platycaulon*. De acordo com os estudos de Echternacht *et al.* (2011c), não há uma sinapomorfia morfológica exclusiva para *Xeractis* quando consideramos todas as eriocauláceas, entretanto há informação filogenética em caracteres morfológicos dependendo do nível hierárquico estudado.

Estamos presos a uma classificação taxônomica baseada em caracteres que não são sinapomórficos, tornando-se necessário assim, o agrupamento destas espécies em grupos naturais suportados por sinapormofias que vão além da morfologia das flores, reunindo grupos mais uniformes dentro do gênero, seja por padrões de morfologia e ramificações caulinares, organização das inflorescências, escultura da semente, composição química, anatomia ou unicamente por sinapomorfias moleculares. Não há dúvidas de que *Paepalanthus* seja um gênero polifilético e que deva ser realmente dividido em grupos menores e mais naturais. Para isso, estudos em diversas áreas devem ser associados, com uma maior amostragem, para que se possa chegar a uma conclusão sobre a sua filogenia.

5.4. Implicações taxonômicas: *Actinocephalus*

Análises morfológicas e moleculares suportam a inclusão de *Paepalanthus camptophyllus* e *P. macrocephalus* dentro de *Actinocephalus*. Segundo Sano (1999), os autores Bongard (1831), Kunth (1841), Koernicke (1863), Ruhland (1903) e Silveira (1928) designaram o eixo alongado e as brácteas dos *Actinocephalus* como “caules” e “folhas”.

Na descrição de *P. camptophyllus* proposta por Rhuland (1903), a espécie apresenta estigma simples, caule alongado, e pedúnculos (escapos) muito curtos na ponta dos ramos terminais em arranjo umbelado. Até então, não se havia percebido a homologia entre a ramificação do caule em *P. camptophyllus* e os paracládios em *Actinocephalus*. Analisando as exsicatas depositas no BHCB e nas fotos do tipo da espécie, concluímos que tal ramificação de fato corresponde a paracládios (Figura 10); tendo como conceito a definição de Weberling: "ramos laterais que terminam em uma coflorescência" (Weberling, 1898, p.225, citado por Sano, 1999). *Paepalanthus camptophyllus* não tem um eixo central, mas um caule ramificado e alongado, presente durante todo o ciclo de vida da planta, mesmo em indivíduos estéreis; este caule alongado apresenta ramificações laterais sempre férteis e terminadas em fascículos.

Paepalanthus macrocephalus é uma espécie bastante complexa, composta por muitas variedades, inclusive uma delas, *P. macrocephalus* var. *pachyphyllus,* recentemente elevada a espécie de *Actinocephalus* por Trovó et al. (2012): *A. pachyphyllus.* A ocorrência de paracládios muito reduzidos em *P. macrocephalus* foi verificada por Costa (2001) em análises feitas em diversas exsicatas, que na maioria das vezes alcançam apenas alguns milímetros de comprimento (2-15 mm). A autora chama a atenção para a grande redução da estrutura encontrada, assim como para a dificuldade de visualização e a possibilidade de confusão com outras espécies de *Paepalanthus*. Entretanto, Costa & Sano (2013, no prelo) relata eventualmente a ausência desses paracládios e transfere *Paepalanthus macrocephalus*, que pertencia a *P.* subsect. *Aphorocaulon* para *P.* ser *Variabilis*. Analisando as exsicatas dos materiais depositados nos herbários DIAM e BHCB, pode-se perceber que em algumas delas não há paracládios, porém em outras sim, com até 1 cm, de onde partem brácteas e escapo (Figura 11).

Características diagnósticas para a delimitação do gênero, como a presença de paracládio, corola da flor estaminada com base carnosa, flores pistiladas com estigma simples e estaminódeos escamiformes são compartilhados por *P. camptophyllus* e *P. macrocephalus*, assim como a presença de flores trímeras (Ruhland, 1903; Costa, 2001), reforçando uma nova combinação dentro do gênero *Actinocephalus.* Porém, ressaltamos a necessidade de estudos adicionais, principalmente anatômicos, para o entendimento do “caule alongado” de *P. camptophyllus* e dos “mini-paracládios” de *P. macrocephalus*.

Paepalanthus camptophyllus pertence a *P.* subsect. *Polyactis,* cujas espécies possuem escapos que partem diretamente do caule, que continua crescendo e se

ramificando, podendo originar outros escapos. *Paepalanthus camptophyllus* e *P. bongardii* são as únicas espécies da subseção que apresentam os escapos sempre reunidos no ápice de ramos laterais (paracládios). Ambas as espécies são extremamente parecidas morfologicamente e provavelmente são sinônimas (Trovó *et al.*, em preparação), sendo a primeira descrita da Serra do Caraça e a segunda da Serra da Piedade (MG). Como nesse estudo apenas materiais da Serra do Caraça foi amostrado para esse táxon, o tratamento taxonômico se limitou a *P. camptophyllus*. Ambas as espécies, assim como os representantes de *Actinocephalus* são endêmicos do Brasil (Giulietti *et al*., 2013 – Lista de espécies da flora do Brasil).

Figura 10. A-D. *Paepalanthus camptophyllus*. A-B. Hábito. C-D. Fotografia do tipo da espécie, com detalhe para o paracládio. [Fotos: I. Echternacth].

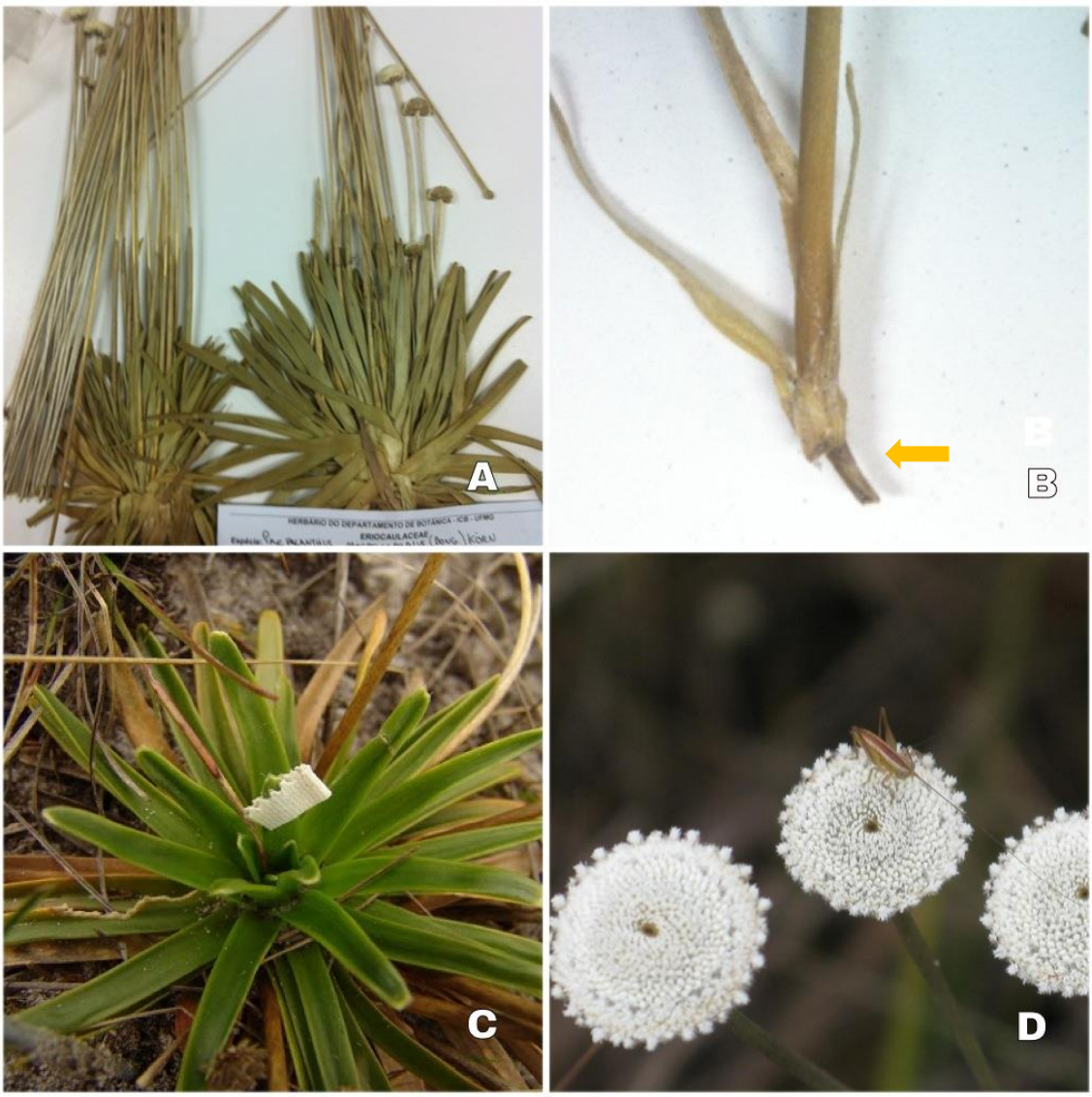

Figura 11. A-C. *Paepalanthus macrocephalus*. A-B. Exsicata Roseta basal. B. Detalhe para o mini-paracládio. C. Roseta basal em campo. D. Capítulos [Fotos: M. Goulart (A), F. Costa. (B), M. Tannure (C)].

6. CONCLUSÕES

- *Actinocephalus* é morfologicamente e molecularmente um grupo bem circunscrito. Sua monofilia só é garantida com a inclusão de duas espécies pertencentes a *Paepalanthus*: *P. camptophyllus e P. macrocephalus* em todas as análises realizadas.

- À nível molecular, o gênero *Actinocephalus* apresentou-se muito pouco variável, com base nos marcadores utilizados. Até mesmo no marcador ITS, que foi bem variável para *Paepalanthus,* para *Actinocephalus* apresentou-se pouco. Por essa razão, não foi possível estabeler relações filogenéticas entres suas espécies, apontando para a necessidade da utilização de um número maior de marcadores moleculares.

- Os caracteres morfológicos utilizados, em sua maioria, referem-se aos padrões de arquitetura do caule e inflorescência de *Actinocephalus*. Porém, para uma filogenia morfológica do grupo, um número adicional de caracteres que envolvam diversas áreas do conhecimento, como anatomia, química e ontogenia, precisam ser utilizados para que as relações de parentesco entre suas espécies possam ser definidas, uma vez que os padrões aqui utilizados não nos permitiram essas conclusões.

Tabela 1. Divisões infragenéricas de *Paepalanthus* de acordo com Ruhland (1903), atualizada em Hensold (1991), Giulietti e Hensold (1991), Sano (2004) Trovó & Stützel (2013) incluindo as espécies amostradas neste estudo.

P.* subgen. *Thelxinoë			
P. scleranthus			
P. leucocephalus			
P.* subgen. *Platycaulon			
P. villosulus			
P. tuberosus			
P.* subgen. *Xeractis			
P. argenteus			
P. nigrescens			
P.* subgen. *Monosperma			
P. fulgidus			
P. fraternus			
P.* subgen. *Paepalocephalus	***P.* sect. *Diphyomene***		
P. flaccidus	*P. erectifolius*		
P. trichophyllus	*P. amoenus*		
P. strictus	*P. acanthophyllus*		
	P. polycladus		
	P. chiquitensis		
	P.* sect. *Conodiscus		
	P. eriocauloides		
	P. exiguus		
	P. sphaerocephalus		
	P.* sect. *Dyostiche		
	P. disticophyllus		
	P.* sect. *Eriocaulopsis	***P.* subsect. *Polycladus***	
		P. polygonus	
		P.* subsect. *Polyactis	
		P. albiceps	
		P. camptophyllus	
		P. microphyllus	
		P. reflexus	
		P. stannardii	
		P. dasynemaP. implicatus	
		P. macrocaulon	
		P.* subsect. *Actinocephaloides	
		P. canescens	
		P.* subsect. *Dichocladus	
		P. bonsai	
		P. glaziovii	
		Subsect. *Eupaepalanthus*	***P.* ser. *Dimeri***
			P. vaginatus
			P. elongatus
			P. almasensis
			P.* ser. *Leptocephali
			P. obconicus
			P. bifidus
			P. fasciculatus
			P. myocephalus
			P.* ser. *Rosulati
			P. acantholimon
			P. aretioides
			P.* ser. *Vivipari
			P. viridulus
			P.* ser. *Variabilis
			P. scirpeus
			P. macrocephalus
			P. itambeensis
			P. regalis
			P. eriophaeus
			P. neglectus

Tabela 2. Espécies de *Actinocephalus* agrupadas em padrões de distribuição geográfica segundo Sano (1999), que incluem: disjuntas entre áreas montanhosas e áreas de restinga (padrão 1), distribuição centrada na Cadeia do Espinhaço com disjunções em outras áreas (padrão 2), endêmicas da Cadeia do Espinhaço (padrão 3) e endêmicas restritas (padrão 4). Este último pode ser dividido em: espécies de distribuição que não se restringe a um único local (padrão 4.1) e micro-endemicas (padrão 4.2)

Padrão de distribuição geográfica / Espécies				
Padrão 1	**Pardão 2**	**Padrão 3**	**Padrão 4.1**	**Padrão 4.2**
A. polyanthus	*A. bongardii*	*A. arenicola*	*A. aggregatus*	*A. actinocephaloides*
A. ramosus	*A. denudatus*	*A. brachypus*	*A. barbiger*	*A. armeria*
		A. divaricatus	*A. cabralensis*	*A. callophylus*
		A. geniculatus	*A. ciliatus*	*A. cipoensis*
		A. glareosus	*A. deflexus*	*A. claussenianus*
		A. heterotrichus	*A. delicatus*	*A. compactus*
		A. ithyphyllus	*A. falcifolius*	*A. coutoensis*
		A. longifolius	*A. herzorgii*	*A. diffusus*
		A. pachyphyllus	*A. incanus*	*A. fimbriatus*
		A. rigidus	*A. ochrocephalus*	*A. giulietiiae*
		A. robustus	*A. stereophyllus*	*A. glabrescens*
		A. scytophyllus	*A. velutinus*	*A. graminifolius*
		A. variabilis		*A. heteropus*
				A. koernickeanus
				A. nodifer
				A. perbracchiatus
				A. phaeocephalus
				A. rhizomatosus
				A. trichopeplus
				A. verae

Tabela 3. Características das sequencias analisadas de cpDNA (*trn*L-F e *psb*A-*trn*H) e nrDNA (ITS) e das árvores filogenéticas resultantes.

Características das sequencias analisadas	*trn*L-*trn*F	*psb*A-*trn*H	ITS	Análises combinadas	
				cpDNA (*trn*L-*trn*F, *psb*A-*trn*H)	*cpDNA+nrDNA* (*trn*L-*trn*F, *psb*A-*trn*H, ITS)
N° de taxa	95	82	94	82	80
Tamanho das sequências analisadas (bp)	595-745	546-658	554-591	1242-1389	1816-1973
Tamanho do alinhamento total (bp)	859	723	617	1582	2186
Caracteres constantes	551	587	299	1219	1519
Caracteres variáveis	308	136	318	363	667
Caracteres parcimoniosos	203	84	269	217	469
Divergência da sequência (*Actinocephalus*) (%)	0 – 1,3	0 – 1,6	0 – 1,9	0 – 0,9	0,1 – 1,1
Divergência da sequência (*Paepalanthus*) (%)	0 – 19,6 (0 – 8,5)***	0 – 5,6	0,9 – 26,9	0,1 – 6,4	0,3 – 12,4
Divergência da sequência (grupo interno/externo) (%)	0 – 20,7 (0-12,6)***	0 – 7,4	0,9 – 31,3	0,1 – 9,2	0,3 – 15,8
N° de árvores obtidas*	500000	461500	371507	387500	145500
Comprimento da árvore*	497	243	869	772	1406
Índice de consistência (IC)**	77,8	67,9	59,9	7,1	6,5
Índice de retenção (IR)*002A	91,9	88,7	90,4	89,3	88,9

* Valores referentes às análises de parcimônia.
** Valores em porcentagem referentes às análises de parcimônia.
*** Valores referentes retirando as espécies *Paepalanthus fraternus* e *Paepalanthus fulgidus*.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDRADE, F.D.P., SANTOS, L.C., DOKKEDAL, A.L., VILEGAS, W. 1999. Acyl glucosylated flavonols from Paepalanthus species. Phytochemistry. 5: 411-415.

ANDRADE, M.J.G. 2007. Filogenia e Taxonomia em Eriocaulaceae neotropicais. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Brasil.

ANDRADE, M.J.G., GIULIETTI, A.M., RAPINI, A., QUEIROZ, L.P., CONCEIÇÃO, A.S., ALMEIDA, P.R.M. & van den Berg, C. 2010. A comphreensive molecular phylogenetic analysis of Eriocaulaceae: evidence from nuclear (ITS) and plastid (psbA-trnH and trnL-trnF) DNA sequences. Taxon. 59: 379-388.

ANGIOSPERMS PHYLOGENY GROUP. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Botanical Journal of the Linnean Society. 161: 105-121.

Biodiversitas. 2008. Lista vermelha de espécies ameaçadas de extinção. Disponível em: http://www.biodiversitas.org.br/conservacao. Acessado em: 08/11/2011.

BONGARD, M. 1831. Essai monografique sur les espèces d`*Eriocaulon* du Brésil. Mem. Acad. Imp. St. Pétersbourg, Sér. 6, Sci Math 1: 601-655.

CASTRO, N.M. & MENEZES, N.L. 1990. Considerações sobre a natureza das células altas da epiderme abaxial das folhas de Paepalanthus Kunth - Eriocaulaceae. Bol. Bot., Univ. São Paulo 12:95-100.

COSTA, F. N. 2001. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: *Blastocaulon* Ruhland, *Paepalanthus* subg. *Thelxinoë* Ruhland e *Paepalanthus* subg. *Paepalocephalus* Ruhland *pro parte* (Eriocaulaceae). Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

COSTA, F. N. 2005. Recircunscrição de Actinocephalus (Koern.) Sano (Eriocaulaceae). Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

COSTA, F.N.C. 2006. Three new species of *Actinocephalus* (Korn.) Sano (Eriocaulaceae) from Minas Gerais, Brazil. Novon 16: 212—215.

COSTA, F.N.C., TROVÓ, M. & SANO, P.T. 2008. Eriocaulaceae na Cadeia do Espinhaço: riqueza, endemismo e ameaças. Revista Megadiversidade. 4: 89-96.

COSTA, F.N.C. & SANO, P.T. no prelo. New Circumscription of the Endemic Brazilian genus *Actinocephalus* (Eriocaulaceae).Novon. 4: 89-96.

DESFEAUX, C., MAURICE, S., HENRY, J.P., LEJEUNE, B. & GOUYON, P.H. 1996. The evolution of reproductive system in the genus Silene. Proceedings of the Royal Society of London ser. B, Biological Sciences. 263: 409-414.

DOYLE, J.J. & DOYLE, J.L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small amounts of fresh leaf tissue. Phytochemistry Bulletin. 19: 11-15.

EWING, B. & GREEN, P. 1998. Basecalling of automated sequencer traces using Phred II: error probabilities. Genome Res. 8: 186-194.

ECHTERNACHT, L., TROVÓ, M., OLIVEIRA, C.T. & PIRANI, R.J. 2011a. Areas of endemism in the Espinhaço Range in Minas Gerais, Brazil. Flora. doi:10.1016.

ECHTERNACHT, L., TROVÓ, M. & SANO, P.T. 2011b. Two new species of Actinocephalus (Eriocaulaceae) from Minas Gerais, Brazil. Phytotaxa 27: 26-36.

ECHTERNACHT, L., SANO, P.T., TROVÓ, M. & DUBUISSON, A-Y. 2011c. Phylogenetic analysis of the Brazilian microendemic *Paepalanthus* subgenus *Xeractis* (Eriocaulaceae) inferred from morphology. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **167**, 137–152.

FARRIS, J.S. 1989. The retention index and rescaled consistency index. Cladistics 5:417–419.

GIULIETTI, A.M. & PIRANI, J.R. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brasil. In: HEYER, W.R. & VANZOLINE, P.E. (eds). Proceedings of a workshop on Neotropical Distribution Patterns. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

GIULIETTI, N., GIULIETTI, A.M., PIRANI, J.R. & MENEZES, N.L.DE. 1988. Estudos em sempre-vivas: importância econômica do extrativismo em Minas Gerais, Brasil. Acta Bot. Bras. 1(2): 179-193.

GIULIETTI, A.M. & HENSOLD, N. 1990. Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. Acta Botanica Brasilica. 4: 133-159.

GIULIETTI, A.M, AMARAL, M.C. & BITTRICH, V. 1995. Phylogenetic analysis of inter- and infrageneric relationships of Leiothrix Ruhl. (Eriocaulacaceae). Kew Bull. 50: 55-71.

GIULIETTI, A.M., WANDERLEY, M.G.L., LONGHI-WAGNER, H.M., PIRANI, J.R & PARRA, L.R. 1996. Estudos em “sempre-vivas”: taxonomia com ênfase nas espécies de Minas Gerais, Brasil. Acta Bot. Bras. 10(2): 329-377.

GIULIETTI, A.M., SCATENA, V.L., SANO, P.T., PARRA, L.R., QUEIROZ, L.P., HARLEY, R.M., MENEZES, N.L., ISEPPON, A.M.B., SALATINO, A., SALATINO, M.L., VILEGAS,VW., SANTOS, L.C., RICCI, C.W., BONFIM, M.C.P. & MIRANDA, E.B. 2000. Multidisciplinary studies on Neotropical Eriocaulaceae. Pp. 580--589 in: Wilson, K. L & Morrison, D. A. (eds.), Monocots: Systematics and Evolution. CSIRO, Collingwood.

GIULIETTI, A.M., ANDRADE, M.J.G., SCATENA, V.L., TROVÓ, M., COAN, A.I., SANO P.T., SANTOS, F.A.R., BORGES, R.L.B. & VAN DEN BERG, C. 2012a. Molecular Phylogeny, morphology and their implications for the taxonomy of Eriocaulaceae Rodriguésia 63(1): 001-019.

GIULIETTI, A.M., HENSOLD, N., PARRA, L.R, ANDRADE, M.J.G, VAN DEN BERG & HARLEY, R.M. 2012b. The synonymization of *Philodice* with *Syngonanthus* (Eriocaulaceae). *Phytotaxa* 60: 50–56.

GIULIETTI, A.M., SANO, P.T., COSTA, F.N., PARRA, L.R., ECHTERNACHT, L., TISSOT-SQUALI, M.L., TROVÓ, M., WATANABE, M.T.C., FREITAS, M.P. & HENSOLD, N. 2013. Eriocaulaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB110.

GORDON, D., ABAJIAN, C. & GREEN, P. 1998. Consed: A graphical tool for sequence finishing. Genome Res. 8: 195-202.

HENSOLD, N. 1991. Revisionary studies in the Eriocaulaceae of Venezuela. Annals of the Missouri Botanical Garden. 78: 424-440.

HERZOG, T. 1924. Neue sudamerikanische Eriocaulaceae. Feddes Repert. 20:82-88.

KOERNICKE, F. 1863. Eriocaulaceae. In C. P. von Martius & A. W. Eichler (eds.) Flora Brasiliensis. Monachii, Typographia regia 3(1):273-307.

KUNTH, C. Eriocaulaceae. 1841. *In*: Enumeratio Plantarum, Vol. 3. Ed. Cottae, J. G. Stuttgart.

LEDRU, M. P., BRAGA, P. I. S, SOUBIES, F., FOURNIER, M., MARTIN, L., SUGUIO, K. & TURCQ, B. 1996. The last 50,000 years in the Neotropics (Southern Brazil): evolution of vegetation and climate. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 123:239-257.

MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R. 2011. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis, version 2.75 for windows. Disponível em: http://mesquiteproject.org.

MOLDENKE, H.N. 1937. Paepalanthus herzogii Moldenke. Revista Sudamer. Bot. 4:17.

MOLDENKE, H.N. 1946. Paepalanthus coutoensis Moldenke. Phytologia. 2:140.

MOLDENKE, H.N. 1978. Paepalanthus brachypus f. brevipilosus Moldenke. Phytologia. 40:261.

MOLDENKE, H.N. 1980. *Paepalanthus almasensis* Moldenke, Phytologia 45: 470.

MORTON , J.K. 1972. Phytogeography of the West African Mountains. In Valentine, D. H. (ed.). Taxonomy, phytogeography and evolution. Academic Press, London.

ORIANI, A., SCATENA, V.L & SANO, P.T. 2005. Anatomia das folhas, brácteas e escapos de *Actinocephalus* (Koern.) Sano (Eriocaulaceae). Revista Brasil. Bot., V.28, n.2, p.229-240.

ORIANI, A., SCATENA, V.L & SANO, P.T. 2008. Morphological architecture of *Actinocephalus* (Koern.) Sano (Eriocaulaceae). *Flora* 203: 341–349.

PARRA, L.R., GIULIETTI, A.M., ANDRADE, M.J.G.DE & VAN DEN BERG., C. 2010. Reestablishment and new circumscription of Comanthera (Eriocaulaceae). Taxon. 59: 1135-1146.

POSADA, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. Molecular Biology and Evolution, v.25, p.1253-1256.

RUHLAND, W. 1903. Eriocaulaceae. Pp. 1-294 In: Engler, A. (ed.), Das Pflanzenreich. Vol. IV, 30. Leipzig: Engelman.

RONQUIST, F., HUELSENBECK, J.P & TESLENKO, M. 2011. Draft MrBayes version 3.2 Manual: Tutorials and Model Summaries November 15, 2011

SANG, T., CRAWFORD, D.J. & STUESSY, T.F. 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *Amer. J. Bot.* 84: 1120–1136.

SANO, P.T. 1993. O gênero Paepalanthus Kunth seção Actinocephalus Koern. (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil: Taxonomia e Fenologia. Dissertação de Mestrado. Inst. Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

SANO, P.T. 1996. Fenologia de Paepalanthus hilairei Koern., P. polyanthus (Bong.) Kunth e P. robustus Silveira: Paepalanthus sect. Actinocephalus Koern. - Eriocaulaceae. Acta. Bot. Brasil. 10(1): 317-328.

SANO, P.T. & GIULIETTI, A.M. 1997. Sinonimizacao de *Paepalanthus spirifer* Silveira em *P. polyanthus* (Bong.) Kunth *(Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* - Eriocaulaceae). Bol. Bot. Univ. Sao Paulo. 16: 111-113.

SANO, P.T. 1998. Paepalanthus humilis Sano, a New Species of Paepalanthus Kunth sect. Actinocephalus Koern. (Eriocaulaceae) from Bahia State. Brazil. Novon. 8(3):298-300.

SANO, P.T. Revisão de Actinocephalus (Koern.) Sano – Eriocaulaceae. 1999. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

SANO, P.T. 2004. Actinocephalus (Koern.) Sano (Paepalanthus sect. Actinocephalus), a new genus of Eriocaulaceae, and other taxonomic and nomenclatural changes involving Paepalanthus Mart. Taxon. 53: 99-107.

SANTOS, L.C. 1997. Estudo químico de Paepalanthus hilairei Koern. Dissertação de Mestrado. Instituto de Química. Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho. Araraquara.

SCATENA, V.L. & BARROS, A.M. 1996. Aspectos morfo-anatÔmicos de Paepalanthus hilairei Koern. (Eriocaulaceae) da Serra do Cipó, MG. Arq. Biol. Tecnol. 39(1):75-88.

SCATENA, V.L., ORINAI, A. & SANO, P.T. 2005. Anatomia de raízes de *Actinocephalus* (Koern.) Sano (Eriocaulaceae). Acta bot. bras. 19(4): 835-841.

SILVA, A.J; MACHADO, R.C.; AZEVEDO, A.A.; DRUMOND, G.M.; FONSECA, R.L.; GOULART, M.F.; JÚNIOR, E.A.M; MARTINS, C.S. & NETO, M.B.R. 2008. Identificação de áreas insubstituíveis para conservação da Cadeia do Espinhaço, estados de Minas Gerais e Bahia, Brasil. Revista Megadiversidade. 4: 248-270.

SILVEIRA, A.A. 1908. Flora e serras mineiras. Imprensa Official. Belo Horizonte.

SILVEIRA, A.A. 1928. Floralia montium vol. 1. Imprensa Official. Belo Horizonte.

SWOFFORD, D.W. 2002. PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods), version 4 beta 10. Sinauer Associates, Sunderland, Massachussets, USA.

TABERLET, P., GIELLY, L., PAUTOU, G. & BOUVET, J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. Plant Molecular Biology. 17: 1105-1109.

TAMURA, K., PETERSON, D., PETERSON, N., STECHER, G., NEI, M. & KUMAR, S. 2001, MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distante, and Maximum Parsimony Methds. Molecular Biology and Evolution 28: 2731-2739.

TROVÓ, M.; SANO, P.T.; WINKWORTH, R.C. 2008. Morphology and environment: geographic distribution,ecological disjunction, and morphological variation in Actinocephalus polyanthus (BONG.) Sano (Eriocaulaceae). Feddes Repertorium, v. 119, p. 658-667.

TROVÓ, M. & COSTA, F.N. 2009. *Actinocephalus koernickeanus*, a New Species of Eriocaulaceae from Minas Gerais, Brazil. Novon 19: 256--258.

TROVÓ, M. Sistemática de Paepalanthoideae (Euriocaulaceae): Filogenia, morfologia e taxonomia de Diphyomene (Ruhland) Trovó. 2010. Tese de doutorado. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo.

TROVÓ, M. & SANO, P.T. 2010. *Actinocephalus verae* (Eriocaulaceae), a new species from the Brazilian Campos Rupestres. Brittonia 62: 35--38.

TROVÓ, M, COSTA, F.N. & ECHTERNACTH, L. 2012. *Actinocephalus pachyphyllus*: reestablishment, redefinition, and a new combination in Eriocaulaceae from Brazil. Kew Bulletin 67: 25--31.

TROVÓ, M. & STÜTZEL, T. 2013. On the morphological position of *Paepalanthus* subgenus *Psilandra* (Eriocaulaceae). Plant Systematics and Evoution JCR,v. 299, p. 115-121.

TROVÓ, M., ANDRADE, M.J.G., SANO, P.T., RIBEIRO, P.L. & VAN DEN BERG, C. 2013. Molecular phylogenetics and biogeography of Neotropical Paepalanthoideae with emphasis on Brazilian *Paepalanthus* (Eriocaulaceae). Botanical Journal of the Linnean Society,171, 225–243.

UNWIN, M.M. 2004. Molecular systematics of Eriocaulaceae Martynov. Tese de Doutorado. Miami University, Ohio, USA.

APÊNDICE 1. Informações de voucher e números de acesso do GenBank para os táxons analisados; classificação baseada em Ruhland (1903). Todas as amostras são do Brasil. As siglas dos herbários seguem Holmgren *et. al.* (1990). Os números de acesso do GenBank são dados na seguinte sequência: *trn*L-trnF, psbA-trnH, ITS; substituídos com # quando não amostrados.

Actinocephalus (Koern.) Sano: ***Actinocephalus aggregatus*** Costa (1): FN Costa 1351 (DIAM), Congonhas do Norte/MG, XX, YY, #; ***Actinocephalus aggregatus*** Costa (2): L. Echternacht 1875 (SPF), Santana de Pirapama/MG, #, #, WW. ***Actinocephalus arenicola*** (Silveira) F. N. Costa: FN Costa 1316 (DIAM), Gouveia/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus bahiensis*** (Silveira) F. N. Costa (1): CO Andrino 107 (DIAM), Mendanha/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus bahiensis*** (Silveira) F. N. Costa (2):L. Echternacht 1759 (SPF), Santo Antônio do Itambé/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus bongardii*** (A.St.-Hil.) Sano (1): L. Echternacht 2151 (BHCB/SPF), Felício dos Santos/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus brachypus*** (Bong.) Sano (1): FN Costa 1353 (DIAM), Diamantina/MG, XX, #, WW; ***Actinocephalus brachypus*** (Bong.) Sano (2): MJG Andrade 521 (HUEFS), Diamantina/MG, #, EU924354, #. ***Actinocephalus cabralensis*** (Silveira) Sano: L. Echternacht 1848 (SPF), Buenópolis/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus ciliatus*** (Silveira) Sano (1): L. Echternacht 1835 (SPF), Serro/MG, XX, #, WW; ***Actinocephalus ciliatus*** (Silveira) Sano (2): MJG Andrade 544 (HUEFS), Diamantina/MG, #, EU924356, #. ***Actinocephalus cipoensis*** (Silveira) Sano: L. Echternacht 1728 (SPF/BHCB), Itabira/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus compactus*** (Gardner) Sano*:* FN Costa 1412 (DIAM), Olhos D'Água/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus coutoensis*** (Silveira) Sano: L. Echternacht 1763 (SPF/BHCB), Santo Antônio do Itambé/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus deflexus*** Costa: L. Echternacht 1756 (SPF), Congonhas do Norte/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus delicatus*** Sano: L. Echternacht 2140 (BHCB/P/SPF), Itamarandiba/MG, XX, YY, WW. **Actinocephalus diffusus** (Silveira) Sano: PT Sano ? (SPF), ??/??, XX, YY, WW. ***Actinocephalus divaricatus*** (Bong.) Sano: L. Echternacht 2152 (BHCB/P/SPF), Felício dos Santos/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus falcifolius*** (Körn.) Sano: L. Echternacht 1635 (BHCB/SPF), Lavras Novas/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus geniculatus*** *(*Bong) F. N. Costa: L. Echternacht 1856 (SPF), Joaquim Felício/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus giugiettiae*** Sano: L. Echternacht 1944 (BHCB/P/SPF), Itabirito/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus glareosus*** (Bong.) F. N. Costa (1): CO Andrino 98 (DIAM), Presidente Kubistschek/MG, #, #, WW; ***Actinocephalus glareosus*** (Bong.) F. N. Costa (2): L. Echternacht 2046 (BHCB/P/SPF), Santana de Pirapama/MG, XX, #, #; ***Actinocephalus glareosus*** (Bong.) F. N. Costa (3): MJG Andrade 548 (HUEFS), Datas/MG, #, EU924397, #.

Actinocephalus herzogii* var. *humilis (Sano) Sano: L. Echternacht 2041 (BHCB/P/SPF), Piatã/BA, XX, YY, WW. ***Actinocephalus heterotrichus*** (Silveira) Sano: L. Echternacht 2182 (SPF), Santana do Riacho/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus incanus*** (Bong.) F. N. Costa: L. Echternacht 1792 (SPF), Diamantina/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus ithyphyllus*** (Mart.) Sano: L. Echternacht 1743 (SPF), Itambé do Mato Dentro/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus longifolius*** (Körn.) F. N. Costa: FN Costa 1338 (DIAM), Congonhas do Norte/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus ochrocephalus*** (Koern.) Sano: L. Echternacht 2051(BHCB/P/SPF), Salvador/BA, XX, YY, WW. ***Actinocephalus pachyphyllus*** F.N. Costa & Trovó & Echtern.: L. Echternacht 1882 (SPF), Santana de Pirapama/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus polyanthus*** (Bong.) Sano: L. Echternacht 1783 (SPF), Santo Antônio do Itambé/MG, XX, YY, #. ***Actinocephalus polyanthus var. bifrons*** (Silveira) Sano: FN Costa 1359 (DIAM), Diamantina/MG, #, #, WW. ***Actinocephalus polyanthus var. polyanthus*** (Bong.) Sano: CO Andrino 101 (DIAM), Mendanha/MG, #, #, WW. ***Actinocephalus ramosus*** (Wikstr.) Sano (1): L. Echternacht 2029 (BHCB/P/SPF), Piatã/BA, XX, #, WW; ***Actinocephalus ramosus*** (Wikstr.) Sano (2): BRN Araújo 78 (HUEFS), Rio das Contas/BA, #, EU924357, #. ***Actinocephalus rhizomatosus*** (Silveira) F. N. Costa: FN Costa 1354 (DIA), Diamantina/MG. XX, YY, WW. ***Actinocephalus rigidus*** (Bong.) Sano: L. Echternacht 1691 (BHCB/SPF), Diamantina/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus robustus*** (Silveira) Sano: L. Echternacht 1732 (SPF), Itabira/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus scytophyllus*** (Ruhland) F. N. Costa: FN Costa 1319 (DIAM), Congonhas do Norte/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus sp nov. 1***: L. Echternacht 2212, Itambé do Mato Dentro/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus sp nov. 2***: L. Echternacht 2183 (SPF), Santana do Riacho/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus sp nov. 3***: L. Echternacht ??, ??/??, XX, YY, WW. ***Actinocephalus stereophyllus*** (Ruhland) Sano: MJG Andrade 514, Diamantina/MG, EU924437, EU924285, EU924358. ***Actinocephalus trichopeplus*** (Silveira) F. N. Costa: L. Echternacht 1930 (BHCB/SPF), Santa do Riacho/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus velutinus*** (Silveira) F. N. Costa: FN Costa 1171 (DIAM), Joaquim Felício/MG, XX, YY, WW. ***Actinocephalus vividus*** Sano: PT Sano 3890 (SPF), Rio Vermelho/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus*** Mart.: ***Paepalanthus acantholimon*** Ruhland: MLO Trovó 250 (SPF), Alto Caparaó/MG, GQ475232, #, GQ475202. ***Paepalanthus acantophyllus*** Ruhland (1): XX, YY, WW; ***Paepalanthus acantophyllus*** Ruhland (2): MLO Trovó 287 (SPF), Alto Paraíso de Goiás/GO, GQ475203, #, GQ475233. ***Paepalanthus albiceps:*** Echternacht 2237 (SPF), São Gonçalo do Rio Preto/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus almasensis*** Moldenke: MJG Andrade 429, Rio das Contas/BA, EU924468, EU924390, EU924315. ***Paepalanthus amoenus*** (Bong.) Koern. (1): Echternacht 1947 (BHCB/P), Itabirito/MG, XX, #, WW; ***Paepalanthus amoenus*** (Bong.) Koern (2): #, #, WW. ***Paepalanthus aretioides*** Ruhland: MLO Trovó 357 (SPF), Diamantina/MG, GQ475205, GQ475235. ***Paepalanthus argenteus***

*(*Bong.) Körn (1).: MP Tannure 27 (DIAM), Gouveia/MG, XX, #, WW. ***Paepalanthus argenteus*** *(*Bong.) Koern (2): MJG Andrade 539 (HUEFS), Diamantina/MG, #, EU924406, #. ***Paepalanthus biffidus*** (Scharad. ex Schult.) Kunth (1): Echternacht 2006 (SPF), Gentio do Ouro/BA, XX, #, YY; ***Paepalanthus biffidus*** (Scharad. ex Schult.) Kunth (2): MJG Andrade 489 (HUEFS), Grão-Mogol/MG, #, EU924374, #. ***Paepalanthus bonsai*** Trovó & Sano: PL Vianna 2776 (SPF), São Gonçalo do Rio Preto/MG, GQ475206, #, GQ475237. ***Paepalanthus camtophyllus*** Ruhland: Echternacht 1643 (BHCB), Catas Altas/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus canescens*****:** MJG Andrade 536 (HUEFS), Diamantina/MG, EU924477, EU924399, EU924324. ***Paepalanthus chiquitensis*** Herzog***:*** Echternacht 1970 (BHCB), São Roque de Minas/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus dasynema*** Ruhland: Echternacht 1989 (BHCB), Congonhas do Norte/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus distichophyllus*** Mart.: Echternacht 2165 (BHCB/P/SPF), Felício dos Santos/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus elongatus*** (Bong.) Koern.: MJG Andrade 572 (HUEFS), Tiradentes/MG, EU924467, EU924389, EU924314. ***Paepalanthus erectifolius*** Silveira: CO Andrino 53 (DIAM), Gouveia/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus eriocauloides*** Ruhland***:*** Echternacht 1690 (BHCB), Diamantina/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus eriophaeus*** Ruhland: MJG Andrade 504 (HUEFS), Itacambira/MG, EU924459, EU924381, EU924307. ***Paepalanthus exiguus*** (Bong.) körn. (1): Echternacht 1626 (BHCB), Rio Preto/MG, XX, #, WW; ***Paepalanthus exiguus*** (Bong.) koern. (2): E. Guarçoni 710 (HUEFS), Alto Caparaó/MG, #, EU924403, #. ***Paepalanthus extremensis*** Silveira: MJG Andrade 491 (HUEFS), Grão Mogol/MG, EU924471, EU924393, EU924318. ***Paepalanthus fasciculatus*** (Rottb.) Kunth : FAC 1463/1467 (BHCB/SPF), Santo Antônio do Itambé/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus flaccidus*** (Bong.) Kunth (1) : Echternacht 1778 (SPF), Santo Antônio do Itambé/MG, XX, #, WW; ***Paepalanthus flaccidus*** (Bong.) Kunth (2): #, #, WW. ***Paepalanthus fraternus*** N. E. Br.: P Fiaschi 3202 (SPF), Mount Roraima/Venezuela, GQ475214, #, GQ475246. ***Paepalanthus fulgidus*** Moldenke: P Fiaschi 3196 (SPF), Mount Roraima/Venezuela, GQ475215, #, GQ475247. ***Paepalanthus glaziovii*** Ruhland: Sano 3851 (SPF), Diamantina/MG, GQ475217, #, GQ475249. ***Paepalanthus implicatus*** Silveira: MJG Andrade 550 (HUEFS), Datas/MG, EU924472, EU924394, EU924319. ***Paepalanthus itambeensis*** Silveira: Echternacht 1781 (BHCB/SPF), Santo Antônio do Itambé/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus leucocephallus*** Ruhland: MJG Andrade 620 (HUEFS), Rio das Contas/BA, EU924487, EU924409, EU924334. ***Paepalanthus macrocaulon*** Silveira: MJG Andrade 431 (HUEFS), Rio das Contas/BA, EU924470, EU924392, EU924317. ***Paepalanthus macrocephalus*** (Bong.) Koern.: FN Costa 1238 (DIA), XX/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus microphyllus*** (Guill.) Kunth: Echternacht 1651 (BHCB/SPF), Santana do Riacho/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus myocephalus*** (Mart.) Körn.: MJG Andrade 613 (HUEFS), Feira de Santana/BA, EU924454, EU924375, EU924301. ***Paepalanthus***

neglectus Koern.: BRN Araújo 85 (HUEFS), Rio das Contas/BA, EU924460, EU924382, EU924308. ***Paepalanthus nigrescens*** Silveira: CO Andrino 97 (DIAM), Presidente Kubistschek/MG, XX, #, YY. ***Paepalanthus obconicus*** Silveira: Echternacht 2154 (BHCB/P/SPF), Felício dos Santos/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus polycladus*** Silveira: MLO Trovó 391 (SPF), São Roque de Minas/MG, GQ475226, #, GQ475256. ***Paepalanthus polygonus*** Koern.: MP Tannure 24, Gouveia/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus reflexus*** Silveira: Echternacht 1864 (BHCB/SPF), Joaquim Felício/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus regalis*** Mart.: R Harley 54640 (HUEFS), Mucugê/BA, EU924462, EU924384, EU924310. ***Paepalanthus scirpeus*** Mart. ex Körn.: Echternacht 1760 (SPF), Santo Antônio do Itambé/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus scleranthus*** Ruhland (1): Echternacht 2149 (BHCB/SPF), Itamarandiba/MG, XX, #, WW; ***Paepalanthus scleranthus*** Ruhland (2): MJG Andrade 537 (HUEFS), Diamantina/MG, #, EU924410, #. ***Paepalanthus sphaerocephalus*** Ruhland: MJG Andrade 456 (HUEFS) Rio das Contas/BA, EU924480, EU924402, EU924327. ***Paepalanthus stannardii*** Giul. & L. R. Parra (1): *L.* Echternacht 2057 (BHCB/P/SPF), Mucugê/BA, XX, #, YY; ***Paepalanthus stannardii*** Giul. & L. R. Parra (2): MJG Andrade 438 (HUEFS), Rio das Contas/BA, #, EU924395, #. ***Paepalanthus tricophyllus*** (Bong.) körn. (1): Echternacht 2059 (BHCB/SPF), Rio das Contas/BA, XX, #, WW; ***Paepalanthus tricophyllus*** (Bong.) körn. (2): MJG Andrade 439 (HUEFS), Rio das Contas/BA, #, EU924401, #. ***Paepalanthus tuberosus*** (Bong.) Kunth: van den Berg 1364 (HUEFS), Conceição do Mato Dentro/MG, EU924486, EU924408, EU924333. ***Paepalanthus vaginatus*** Koern.: Echternacht 1786 (BHCB/SPF), Diamantina/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus villosulus*** Mart. ex Koern.: CO Andrino 99 (DIAM), Diamantina/MG, XX, YY, WW. ***Paepalanthus viridulus*** Ruhland: Echternacht 2065 (BHCB/SPF), Lima Duarte/MG, XX, YY, WW. ***Comanthera*** L.B. Sm.: ***Comanthera aciphylla*** (Bong.) L.R. Parra & Giul.: MJG Andrade 532 (HUEFS), Diamantina/MG, EU924491, EU924414, EU924339; ***Comanthera elegans*** (Bong.) L.R. Parra & Giul. (1): MP Tannure 34 (DIAM), Olhos D'Água/MG, XX, **#**, WW, ***Comanthera elegans*** (Bong.) L.R. Parra & Giul. (2): PT Sano 3047, Diamantina/MG, #, YY, #. ***Comanthera nitida***, XX, YY, WW.

APÊNDICE 2. Caracteres morfológicos, códigos de estado de carácter e a matriz morfológica. **1.** Ramos estigmáticos: 0 = bífidos, 1 = simples; **2.** Flor estaminada (base da corola): 0 = membranácea, 1: carnosa; **3.** Rizoma: 0 = ausente, 1 = presente; **4.** Caule aéreo: 1 = restrito à roseta, 1 =curto, 2 = alongado; **5.** Eixo alongado: 0 = ausente, 1 = presente; **6.** Crescimento: 0: monopodial, 1: simpodial; **7.** Paracládio: 0 = ausente, 1 = presente; **8.** Disposição divaricada dos paracládios: 0 = ausente, 1 = presente. **9.** Paracládio: 0 = não-ramificado, 1 = ramificado; **10.** Paracládios com escapos solitários: 0 = ausentes, 1 = presentes; **11.** Paracládios com escapos: 0 = em fascículos, 1 = em umbelas; **12.** Escapos com tricomas em forma de T: 0 = ausentes, 1 = presentes; **13.** Dispersão pelos escapos: 0 = ausente, 1 = presente; **14.** Roseta de folhas em indivíduos férteis: 0 = ausente, 1 = presente; **15.** Ciclo de vida: 0 = perene, 1 = monocárpica.

Taxa/caracter	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**
Actinocephalus aggregatus	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0
Actinocephalus arenicola	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0
Actinocephalus bongardii	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Actinocephalus cabralensis	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0
Actinocephalus ciliatus	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0
Actinocephalus cipoensis	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0
Actinocephalus compactus	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
Actinocephalus coutoensis	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
Actinocephalus deflexus	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0
Actinocephalus delicatus	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
Actinocephalus diffusus	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0
Actinocephalus divaricatus	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Actinocephalus falcifolius	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0
Actinocephalus geniculatus	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Actinocephalus giuliettiae	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	0	0	1	0
Actinocephalus glareosus	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0
Actinocephalus herzogii	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
Actinocephalus heterotrichus	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
Actinocephalus incanus	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
Actinocephalus ithyphyllus	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
Actinocephalus longifolius	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
Actinocephalus ochrocephalus	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0
Actinocephalus pachyphyllus	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0
Actinocephalus polyanthus	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
Actinocephalus ramosus	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Actinocephalus rhizomatosus	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0
Actinocephalus rigidus	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0
Actinocephalus robustus	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0

Taxa/caracter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Actinocephalus stereophyllus	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0
Actinocephalus trichopeplus	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0
Actinocephalus variabilis1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Actinocephalus variabilis2	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0
Actinocephalus velutinus	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0
Actinocephalus vividus	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0
Paepalanthus acanthophyllus	0	0	1	0	1	0	0	-	-	-	-	0	0	0	0
Paepalanthus camptophyllus	1	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Paepalanthus distichophyllus	1	0	0	2	0	-	0	-	-	-	-	-	0	0	0
Paepalanthus macrocephalus	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
Paepalanthus polygonus	0	0	0	2	0	-	0	-	-	-	-	0	0	1	0

Material Suplementar

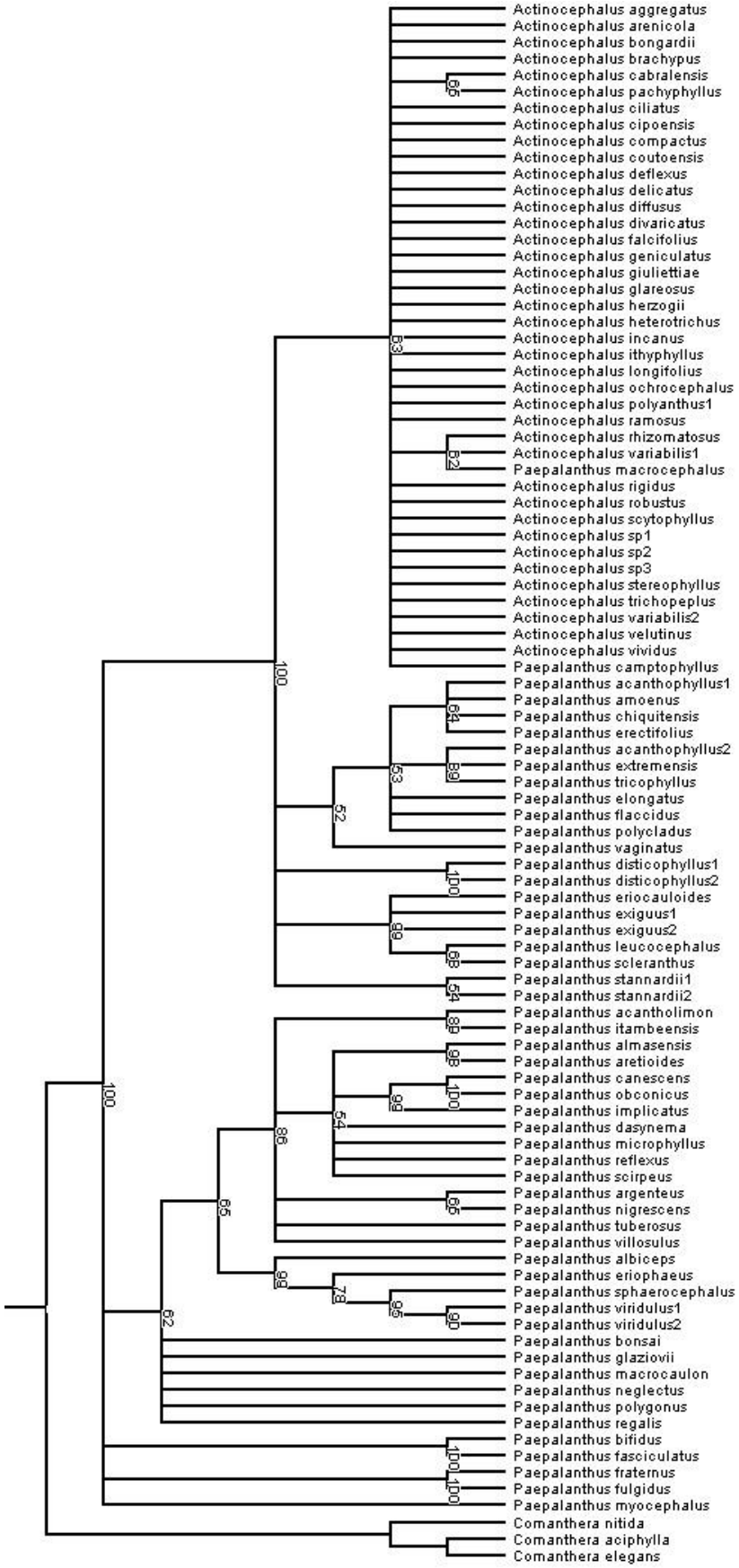

Figura S1. Árvore do consenso de maioria (50%) da análise de Máxima Parcimônia (MP) da região *trn*L-trnF. Os números acima dos ramos indicam valores de bootstrap.

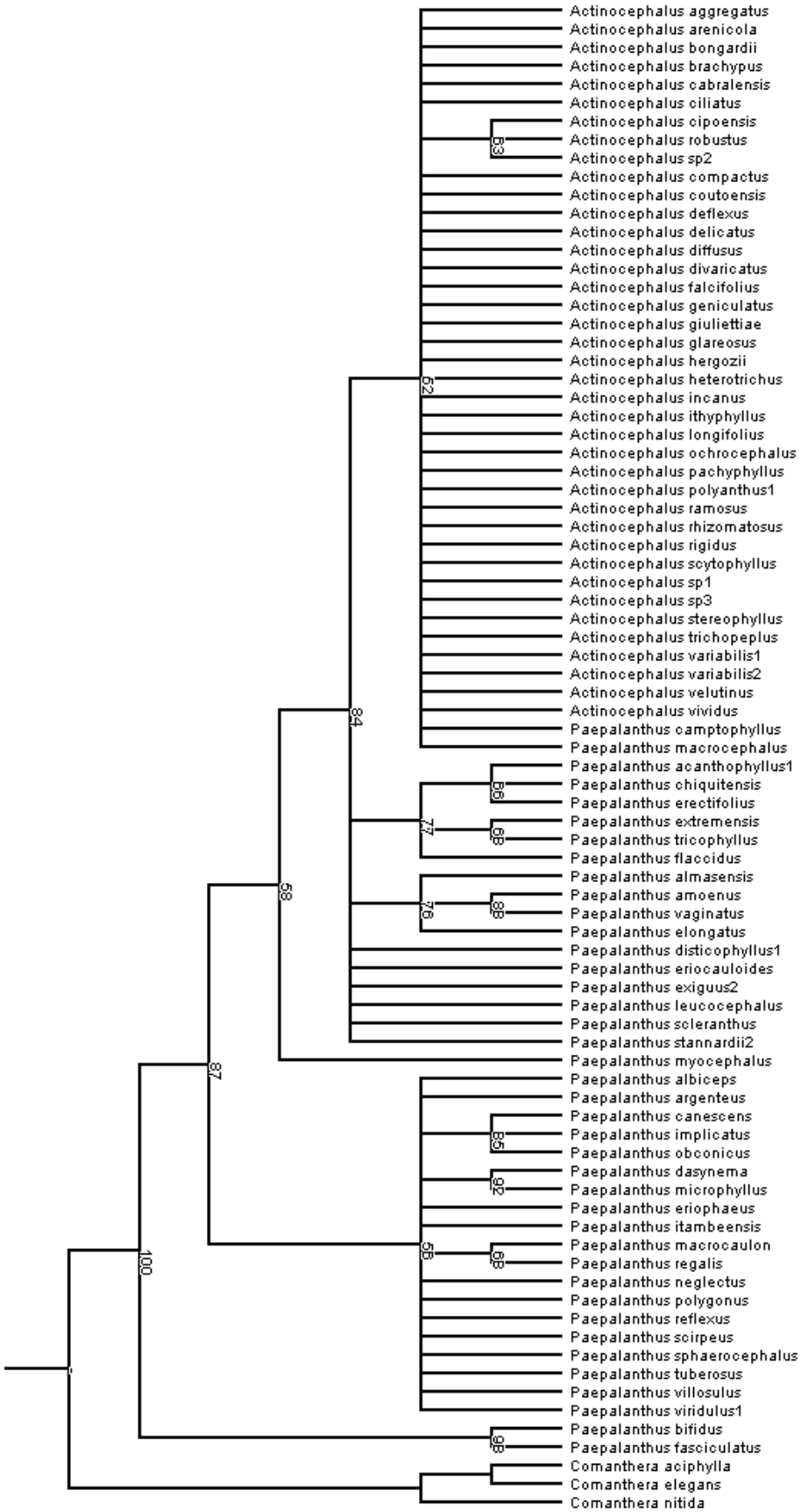

Figura S2. Árvore do consenso de maioria (50%) da análise de Máxima Parcimônia (MP) da região *psb*A-*trn*H. Os números acima dos ramos indicam valores de bootstrap.

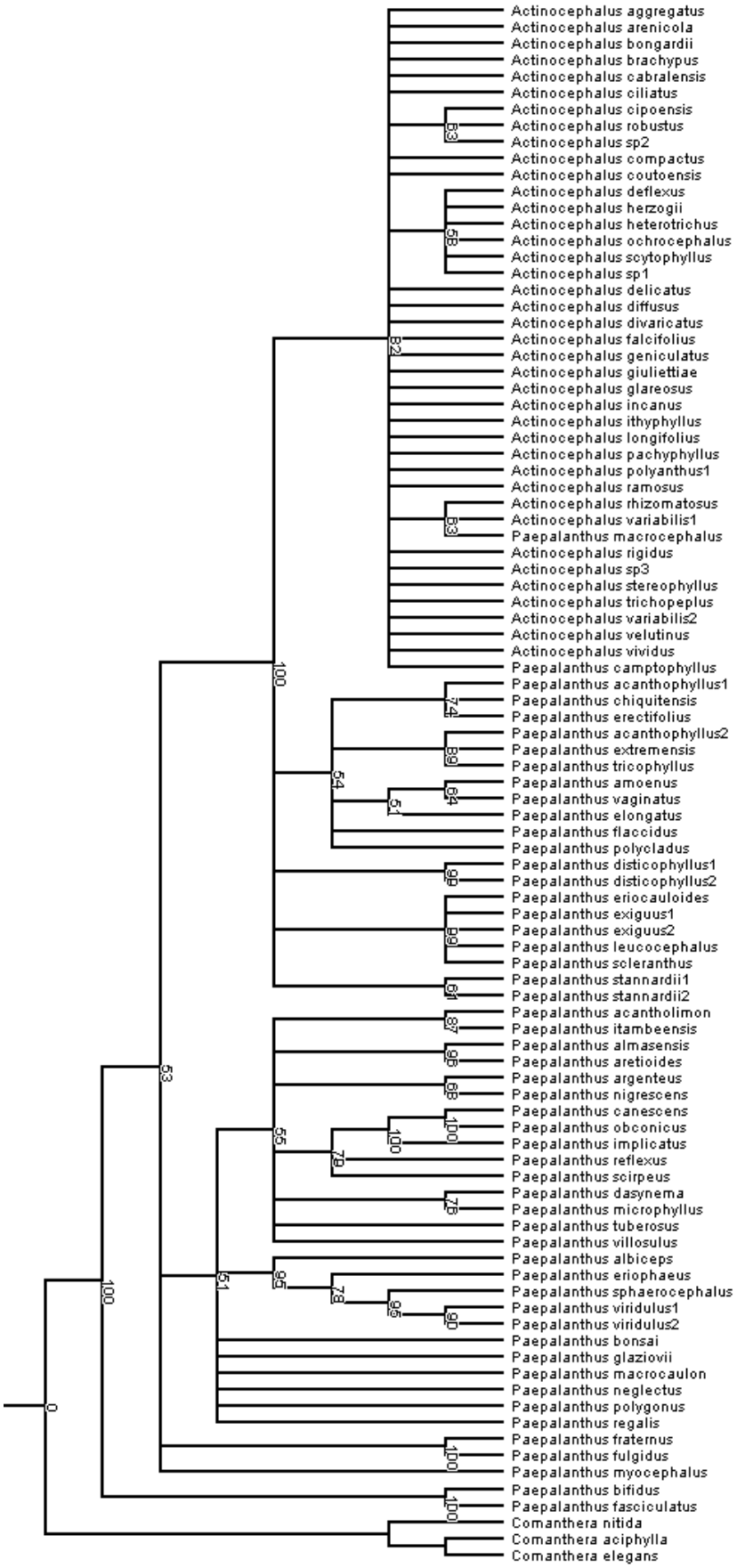

Figura S3. Árvore do consenso de maioria (50%) da análise de Máxima Parcimônia (MP) da região cpDNA combinada (*trn*L-trnF e *psb*A-*trn*H). Os números acima dos ramos indicam valores de bootstrap.

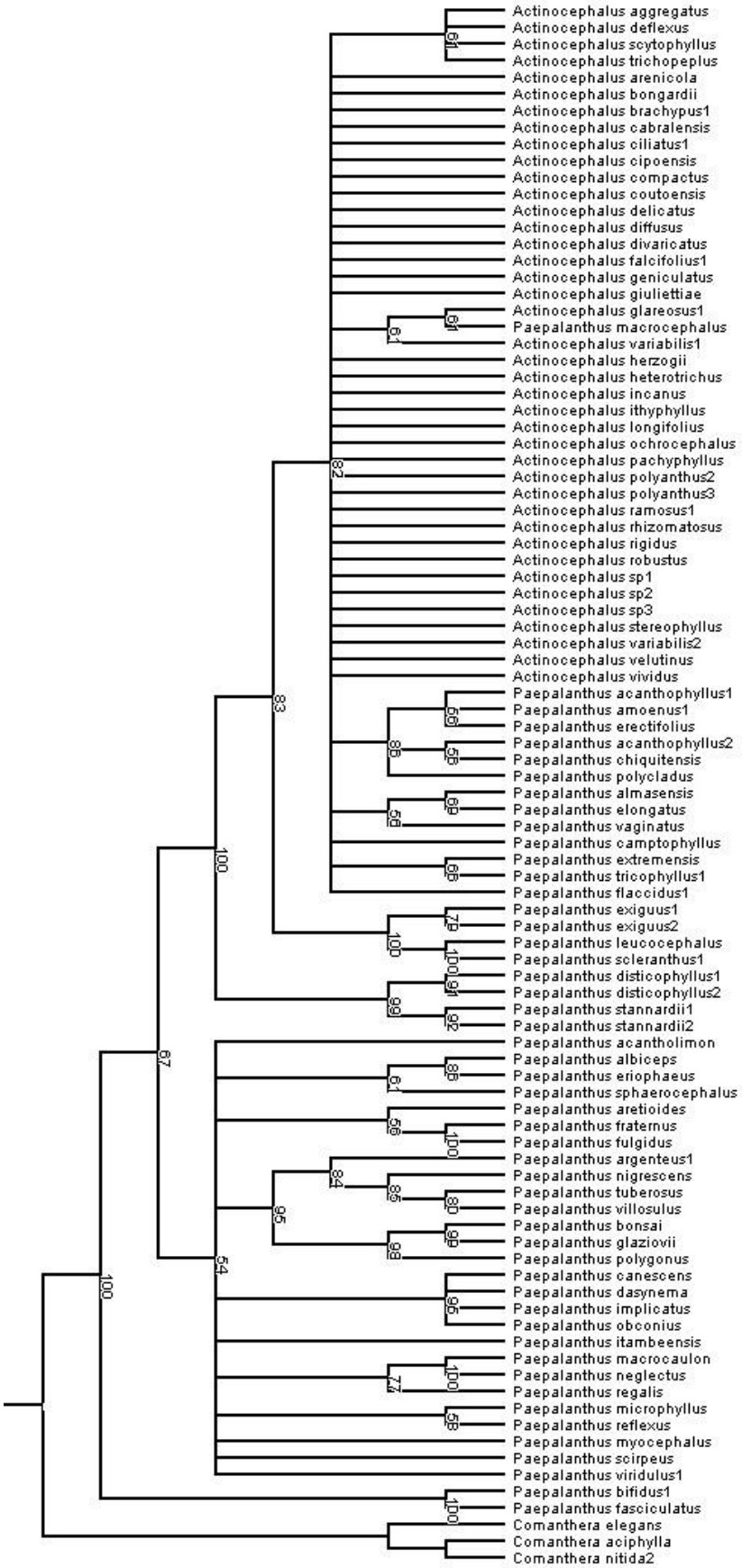

Figura S4. Árvore do consenso de maioria (50%) da análise de Máxima Parcimônia (MP) da região ITS. Os números acima dos ramos indicam valores de bootstrap.