

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**SISTEMÁTICA DE BARNADESIOIDEAE (ASTERACEAE)**  
**COM ENFÂSE EM *DASYPHYLLUM***



**Paola de Lima Ferreira**

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada.

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO**  
**FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA**

**Sistemática de Barnadesioideae (Asteraceae) com ênfase em**  
*Dasyphyllum*

Orientada: Paola de Lima Ferreira

Orientador: Milton Groppo Júnior

Dissertação apresentada á Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada.

**Ribeirão Preto – SP**

**2015**

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

### Ficha catalográfica

Ferreira, Paola de Lima

Sistemática de Barnadesioideae (Asteraceae) com ênfase em *Dasyphyllum*. Ribeirão Preto, 2015.

79p. : il. ; 30 cm

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientador: Groppo, Milton.

1. *Archidasyphyllum* 2. Dados moleculares 3. *Dasyphyllum* 4. Delimitação 5. Filogenia.

## FOLHA DE APROVAÇÃO

Paola de Lima Ferreira

### **Sistemática de Barnadesioideae (Asteraceae) com ênfase em** *Dasyphyllum*

Dissertação apresentada á Faculdade de  
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão  
Preto-USP, como parte das exigências  
para obtenção do título de Mestre em  
Ciências, Área: Biologia Comparada

Aprovado em: \_\_\_/\_\_\_/\_\_\_\_\_

#### Banca Examinadora

Dr. (a): \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_ Assinatura: \_\_\_\_\_

Dr. (a): \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_ Assinatura: \_\_\_\_\_

Dr. (a): \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_ Assinatura: \_\_\_\_\_

### *Dedicatória*

Aos meus pais John e Elaine, pelo carinho, amor, por sempre me apoiar e me ajudar em tudo que eu precisei nesta vida.

A minha avó Maura, que sempre cuidou de mim. Em minha infância, ela me trazia até o seu jardim e colocava várias flores em meu cabelo, despertando a minha curiosidade pelas belas flores.

## AGRADECIMENTOS

À **Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto** e ao **Programa de Pós Graduação em Biologia Comparada**, por me oferecer suporte e infraestrutura necessários para a realização da pesquisa.

Ao **Laboratório de Sistemática de Plantas** da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, por ceder o espaço físico, materiais, aparelhos, para que a minha pesquisa pudesse ser realizada.

A **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)** pela bolsa de mestrado concedida. Agradeço também a **Fundação de Amparo à pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP)** e ao **Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)** pelo financiamento de reagentes e expedições de coleta desenvolvidos neste projeto.

Ao **Prof. Dr. Milton Groppo Júnior**, por me conceder um estágio em seu laboratório mesmo sabendo que meus conhecimentos em sistemática e técnicas em biologia molecular eram basais. Obrigada por me orientar, ao longo desses anos sempre com muita dedicação e paciência.

À **Dra. Mariana Machado Saavedra**, que apesar de distante geograficamente sempre esteve próximo acompanhando meu projeto e me proporcionando conhecimentos do qual este trabalho foi realizado. Obrigada por me acompanhar em pesquisas de campo, coletas, informações, ensinamentos sobre morfologia e viagens à Ribeirão Preto.

Ao **Prof. Dr. André Olmos Simões**, da Universidade Estadual de Campinas, por conceder um estágio em seu laboratório em agosto de 2013, me orientando e supervisionando sobre metodologias de amplificação e extração de DNA para materiais de herbários.

À nossa técnica **Maria Helena Pires**, que diariamente realiza os trabalhos do herbário SPFR da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto com extrema dedicação. Agradeço também por me ajudar em várias tarefas de herbário que até então eu não conhecia.

A todos os **curadores e técnicos de herbário** pelo profissionalismo e ajuda em empréstimos que permitiram que este trabalho fosse realizado.

Aos amigos de laboratório, **Carla, Luciano, Rafael, Anelize, Carimi, Érica, Luísa, Miltinho, Carol**, por toda amizade, brincadeiras e é claro por todo o conhecimento compartilhado nesse tempo. Agradeço em especial a Carlinha pelos comandos do PAUP e os scripts das análises Bayesianas. Agradeço também aos amigos do bloco da botânica, **Paulão, Morto e Pri** pela amizade, almoços, expedições de coletas e conhecimento.

A todos os **pesquisadores** que me acompanharam em campo ou me enviaram duplicatas, material em sílica, tornando este trabalho possível. Em especial ao Marcelo Monge e a Cintia Luz que coletaram espécies de *Dasyphyllum* nos Andes e ao Eric Hattori por separar e me enviar os materiais do herbário MO.

Aos meus pais **Elaine de Lima Ferreira** e **John Kennedy Paulino Ferreira**, por todo o carinho e incentivo sempre batalhando muito para que os sonhos de seus filhos fossem realizados. Por todo carinho, amizade, apoio emocional e financeiro na realização de meus estudos, fizeram com que eu me tornasse bióloga, e agora uma estudante de pós-graduação.

Ao meu falante irmão **Pedro Augusto de Lima Paulino Ferreira**, pelas incansáveis brigas quando criança, nunca imaginaria que seria um dos meus melhores amigos na adolescência e até os dias de hoje.

Aos meus avós **Maura Vadenal Ferreira** e **Antônio Paulino Ferreira**, que cuidaram de mim desde a minha infância. Como primeira neta, era a princesinha da vovó, e mesmo após 25 anos ainda sou a princesinha da vovó. Sempre me ajudaram em tudo que eu precisei. À minha avó, que se soubesse que eu ia almoçar em sua casa, fazia a minha comida predileta. Ao meu avô, apesar de ser uma pessoa de não muitas palavras, tem um coração imenso e me ajudou muito em toda a minha vida.

A todos os meus queridos **familiares e amigos**, que seria impossível colocar o nome de todos como eu gostaria, mas fica o agradecimento por me ajudarem na realização deste sonho.

A todas as pessoas e instituições que colaboraram de alguma forma para que este trabalho fosse realizado. A todos vocês, obrigada por tudo!



*"Magno amore in familiam Synantherearum captus"*

(Lessing, 1829)

*"If you do not know the names of things, the knowledge of them is lost too"*

(Linnaeus, 1751)

## Lista de Apêndices

**Apêndice 1.** Lista de espécies utilizadas para as análises filogenéticas, país, divisão política, coletor e número, acrônimo do herbário depositado, números de acesso no Genbank (*psbA-trnH*, *trnL íntron*, *trnL-trnF* espaçador intergênico, *trnL-trnF* íntron e espaçador intergênico e ITS, respectivamente). (-) indica que não há dados para a respectiva região; (\*) apenas ITS-1 ..... 66

## Lista de Figuras

**Figura 1.** Mapas das distribuições geográficas dos gêneros em Barnadesioideae. A) *Duseniella*, *Huarpea* e *Schlechtendalia* B) *Doniophyton*, C) *Barnadesia*, D) *Arnaldoa* e *Fulcaldea*, E) *Chuquiraga*, F) *Dasyphyllum*. Mapas: A-B, E-F, extraídos de Funk & al., 2009. Mapa D, extraído de Funk & Rock, 2011.....4

**Figura 2.** Fotografia de 8 espécies de Barnadesioideae. A) *Duseniella patagonica*, B) *Schlechtendalia luzulaefolia*, C) *Doniophyton anomalum*, D) *Fulcaldea stuessyi*, E) *Arnaldoa weberbaueri*, F) *Barnadesia caryophylla*, G) *Chuquiraga jussieui*, H) *Dasyphyllum sprengelianum*. Fotos: A) S. Aubert, B) G. Heiden, C) Chloris chilenses (site), D) I. Abreu, E) M. Rabanal, F) G. Shimizu, G) L. Kurtis, H) P. Ferreira.....5

**Figura 3.** Árvore de consenso estrito obtida da análise de parcimônia baseada na região *trnL-trnF* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso estrito. Destaque em azul para o clado de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....23

**Figura 4.** Árvore de consenso de maioria obtida da análise de parcimônia baseada na região *trnL-trnF* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso de maioria. Destaque em azul para o clado de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....24

**Figura 5.** Árvore de consenso estrito obtida da análise de parcimônia baseada na região *psbA-trnH* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso estrito. Destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....25

**Figura 6.** Árvore de consenso de maioria obtida da análise de parcimônia baseada na região *psbA-trnH* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso de

maioria. Destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....26

**Figura 7.** Árvore de consenso estrito obtida da análise de parcimônia baseada na região ITS para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso estrito. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....27

**Figura 8.** Árvore de consenso de maioria obtida da análise de parcimônia baseada na região ITS para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso de maioria. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....28

**Figura 9.** Árvore de consenso estrito obtida da análise de parcimônia combinada entre as regiões *trnL-trnF* e *psbA-trnH* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso estrito. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....29

**Figura 10.** Árvore de consenso de maioria obtida da análise de parcimônia combinada entre as regiões *trnL-trnF* e *psbA-trnH* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso de maioria. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....30

**Figura 11.** Árvore de consenso estrito obtida da análise de parcimônia combinada entre as regiões *trnL-trnF*, *psbA-trnH* e ITS para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso estrito. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de

*Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....31

**Figura 12.** Árvore de consenso de maioria obtida da análise de parcimônia combinada entre as regiões *trnL-trnF*, *psbA-trnH* e ITS para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso de maioria. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....32

**Figura 13.** Filograma obtido da análise Bayesiana baseada na região *trnL-trnF* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam probabilidades posteriores acima de 50%. A escala indica o número de substituições por sítio. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....33

**Figura 14.** Filograma obtido da análise Bayesiana baseada na região *psbA-trnH* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam probabilidades posteriores acima de 50%. A escala indica o número de substituições por sítio. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....34

**Figura 15.** Filograma obtido da análise Bayesiana combinada entre as regiões *trnL-trnF* e *psbA-trnH* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam probabilidades posteriores acima de 50%. A escala indica o número de substituições por sítio. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....35

**Figura 16.** Filograma obtido da análise Bayesiana baseada na região ITS para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam probabilidades posteriores acima de 50%. A escala indica o número de substituições por sítio. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em

vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....36

**Figura 17.** Filograma obtido da análise Bayesiana combinada entre as regiões *trnL-trnF*, *psbA-trnH* e ITS para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam probabilidades posteriores acima de 50%. A escala indica o número de substituições por sítio. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.....37

**Figura 18.** Análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral obtidas por parcimônia mostrando a evolução do caráter 1-sexualidade, baseada na análise de consenso estrito da figura 11. Ilustrações deste caráter extraídos de Saavedra (2011)...38

**Figura 19.** Análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral obtidas por parcimônia mostrando a evolução do caráter 2-comprimento dos invólucros, baseada na análise de consenso estrito da figura 11. Ilustrações deste caráter extraídos de Saavedra (2011).....39

**Figura 20.** Análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral obtidas por parcimônia mostrando a evolução do caráter 3-disposição nos ramos, baseada na análise de consenso estrito da figura 11. Ilustrações deste caráter extraídos de Saavedra (2011).....40

**Figura 21.** Análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral obtidas por máxima verossimilhança mostrando a evolução do caráter 1-sexualidade, baseada na análise de consenso estrito da figura 11. As porcentagens indicam probabilidades. Ilustrações deste caráter extraídos de Saavedra (2011).....41

**Figura 22.** Análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral obtidas por máxima verossimilhança mostrando a evolução do caráter 2-comprimento dos invólucros, baseada na análise de consenso estrito da figura 11. As porcentagens indicam probabilidades. Ilustrações deste caráter extraídos de Saavedra (2011).....42

**Figura 23.** Análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral obtidas por máxima verossimilhança mostrando a evolução do caráter 3-disposição nos ramos, baseada na

análise de consenso estrito da figura 11. As porcentagens indicam probabilidades. Ilustrações deste caráter extraídos de Saavedra (2011).....	43
<b>Figura 24.</b> Folhas diafanizadas de <i>Archidasphyllum</i> e <i>Dasyphyllum</i> . A) Nervação pinada em <i>Archidasphyllum</i> : A <sup>1</sup> , <i>A. diacanthoides</i> e A <sup>2</sup> , <i>A. excelsum</i> ; B) Nervação acródoma basal ou suprabasal de <i>Dasyphyllum</i> : B <sup>1</sup> , <i>D. argenteum</i> (acródoma basal), B <sup>2</sup> <i>D. brasiliense</i> (acródoma suprabasal). Dianizações extraídas de Saavedra (2011).....	50
<b>Figura 25.</b> Ilustração e fotografias com destaque nos apêndices apicais das anteras em <i>Archidasphyllum</i> e <i>Dasyphyllum</i> . A) Ilustração das anteras: A <sup>1</sup> , <i>A. excelsum</i> , A <sup>2</sup> <i>D. ferox</i> ; B) Fotografia das anteras com destaque no apêndice apical: B <sup>1</sup> , <i>A. diacanthoides</i> , (M. Monge 2073, SPFR) B <sup>2</sup> , <i>D. trichophyllum</i> (P. Fiaschi 851, SPFR). Desenhos A <sup>1</sup> e A <sup>2</sup> extraídas de Stuessy & al. (2009).....	51
<b>Figura 26.</b> Distribuição geográfica de <i>Archidasphyllum</i> e <i>Dasyphyllum</i> . A) <i>Archidasphyllum</i> ; B) <i>Dasyphyllum</i> seção <i>Macrocephala</i> ; C) <i>Dasyphyllum</i> seção <i>Dasyphyllum</i> (= <i>Microcephala</i> ). Mapas extraídos e modificados de Stuessy & al. (1996).....	52
<b>Figura 27.</b> Imagens de <i>Archidasphyllum diacanthoides</i> . A) Hábito; B) Ramos jovens emergindo do caule; C) Ramo florífero. Fotos: A-B) M. Monge; C) R. Bayton.....	55
<b>Figura 28.</b> Imagens de <i>Archidasphyllum excelsum</i> . A) Hábito; B) Sinflorescência espiciforme. Fotos: A) C. Luz; B) R. Bayton.....	57
<b>Figura 29.</b> Fotografia de <i>Dasyphyllum capixaba</i> . A) Ramos com espinhos; B) Capítulo fechado; C) Capítulo com flores passadas; D) Capítulo seco. Fotos: A) C. Fraga; B-D) M. Saavedra.....	60
<b>Figura 30.</b> Desenho original de <i>Dasyphyllum hystrix</i> (Wedd.) Cabrera, extraído de Weddel (1855). 1) Ramo florífero, 2) Capítulo, 3) Flor completa, 4) Antera, 5) Invólucro dissecado longitudinalmente, 6) Flor, 7) Flor dissecada longitudinalmente, 8) Estruturas femininas, 9) Estigma, 10) Antera. 1-4 Indivíduo monóico; 5-9 Capítulo ginodióico.....	62

## Lista de Tabelas

<b>Tabela 01.</b> Classificação infragenérica de <i>Dasyphyllum</i> proposta por Saavedra (2011).....	9
<b>Tabela 02.</b> Listagem dos caracteres morfológicos utilizados na análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral. ....	69
<b>Tabela 03.</b> Matriz de caracteres morfológicos e terminais utilizados na análise de reconstrução de estados de caráter ancestral. ? = desconhecido.....	70
<b>Tabela 04.</b> Quadro resumo dos resultados obtidos das análises filogenéticas baseada em parcimônia das regiões <i>trnL-trnF</i> , <i>psbA-trnH</i> , ITS e das análises combinadas <i>trnL-trnF/psbA-trnH</i> , <i>trnL-trnF/psbA-trnH/ITS</i> .....	71
<b>Tabela 05.</b> Caracteres morfológicos diagnósticos para <i>Archidasyphyllum</i> , <i>Arnaldoa</i> , <i>Dasyphyllum</i> e <i>Fulcaldea</i> . ....	72



# ÍNDICE

<b>Introdução</b> .....	1
A subfamília Barnadesioideae .....	2
O gênero <i>Dasyphyllum</i> .....	6
<b>Material e Métodos</b> .....	10
1. Dados Morfológicos .....	10
1.1 Viagens de coleta .....	10
1.2 Consulta a herbários .....	11
1.3 Reconstrução dos Estados de Caráter Ancestral .....	12
2. Dados Moleculares .....	12
2.1 Táxons utilizados.....	12
2.2 Extração de DNA .....	14
2.3 Amplificação das regiões .....	14
2.4 Purificação das amostras, Quantificação e Sequenciamento .....	15
2.5 Edição e alinhamento das sequências.....	16
2.6 Análises Filogenéticas.....	16
<b>Resultados</b> .....	18
1. Análises filogenéticas .....	18
2. Reconstrução dos Estados de Caráter Ancestral.....	20
<b>Discussão</b> .....	44
1. Relações filogenéticas de Barnadesioideae .....	44
2. Relações filogenéticas de <i>Dasyphyllum</i> .....	46
3. Relações filogenéticas de <i>Dasyphyllum capixaba</i> .....	58
4. Relações filogenéticas de <i>Dasyphyllum hystrix</i> .....	61
5. Relações filogenéticas de <i>Dasyphyllum</i> seção <i>Macrocephala</i> e <i>Dasyphyllum</i> seção <i>Dasyphyllum</i> .....	63
<b>Apêndices</b> .....	66
<b>Referências Bibliográficas</b> .....	73

## RESUMO

Barnadesioideae é uma subfamília monofilética subordinada a família Asteraceae, que consiste em 9 gêneros e 85 espécies endêmicos da América do Sul. O interesse em Barnadesioideae vem aumentando consideravelmente desde que resultados em biologia molecular revelaram que constituem o grupo irmão para o restante das Asteraceae. Hipóteses filogenéticas para Barnadesioideae vêm sendo propostas nas últimas duas décadas com resultados incongruentes, especialmente em relação à monofilia de *Dasyphyllum* e sua classificação infragenérica. O intuito deste projeto é propor hipóteses filogenéticas baseadas em dados moleculares a fim de testar a monofilia de *Dasyphyllum*, de sua classificação infragenérica e as relações filogenéticas de *D. diacanthoides*, *D. excelsum*, *D. hystrix* (*incertae sedis*) e *D. capixaba*. As análises filogenéticas foram baseadas em duas regiões não codificantes do cpDNA, *trnL-trnF* e *psbA-trnH*, e uma região nuclear, ITS. As regiões plastidiais e nuclear foram analisadas separadamente e combinadas, sob os critérios de parcimônia e análise Bayesiana. Os resultados obtidos demonstram que *Dasyphyllum* não é um grupo monofilético pelo posicionamento de *D. diacanthoides* e *D. excelsum* em um clado como grupo irmão de *Fulcaldea* e *Arnaldoa* e distante filogeneticamente das outras espécies do gênero. Além disso, a monofilia de *Dasyphyllum* seção *Macrocephala* e *Dasyphyllum* seção *Dasyphyllum* em sua circunscrição atual foram rejeitadas. Visando a monofilia de *Dasyphyllum*, *Dasyphyllum* subgênero *Archidasyphyllum* é elevado ao status de gênero, *Archidasyphyllum*, com duas novas combinações, *Archidasyphyllum diacanthoides* e *Archidasyphyllum excelsum*.

**Palavras-chave:** *Archidasyphyllum*, circunscrição, dados moleculares, filogenia.

## ABSTRACT

Barnadesioideae is a monophyletic subfamily of Asteraceae, which includes 9 genera and 85 species endemic to South America. The interest in Barnadesioideae increased considerably since results with molecular data revealed this subfamily is the sister group to the other Asteraceae. Phylogenetic hypotheses for Barnadesioideae have been proposed in the last two decades with inconsistent results, especially regarding the monophyly of *Dasyphyllum* and its infrageneric classification. The objectives of this study were to propose phylogenetic hypotheses based on molecular data to test the monophyly of *Dasyphyllum*, its infrageneric classification, besides the phylogenetic relationships of *D. diacanthoides*, *D. excelsum*, *D. hystrix* (*incertae sedis*) and *D. capixaba*. The phylogenetic analyzes were based on two non-coding regions of cpDNA, *trnL-trnF* and *psbA-trnH*, and a nuclear region, ITS. The nuclear and plastid regions were analyzed separately and combined under the parsimony criterion and with Bayesian analysis. The results have shown that *Dasyphyllum* is not a monophyletic group by the positioning of *D. diacanthoides* and *D. excelsum* in a clade as sister group of *Fulcaldea* and *Arnaldoa* and phylogenetically distant from the other species of the genus. In addition, the monophyly of *Dasyphyllum* section *Macrocephala* and *Dasyphyllum* section *Dasyphyllum* in its current circumscription were rejected. In order to achieve the monophyly of *Dasyphyllum*, *Dasyphyllum* subgenus *Archidasyphyllum* is elevated to the status of genus, *Archidasyphyllum*, with two new combinations, *Archidasyphyllum diacanthoides* and *Archidasyphyllum excelsum*.

**Keywords:** *Archidasyphyllum*, circumscription, molecular data, phylogeny.

## Introdução

Asteraceae é considerada a maior família de Angiospermas, com cerca de 1600-1700 gêneros e 25.000-30.000 espécies, classificadas em 13 subfamílias e 44 tribos, representando cerca de 10% da flora mundial (Panero & al., 2014). A família é cosmopolita, encontrada em todos os continentes com exceção da Antártica. Embora muitas espécies sejam consideradas invasoras, a maioria das espécies possui uma distribuição restrita, sendo importantes na constituição da flora local. Suas espécies habitam os mais variados habitats desde florestas até o pico das mais altas montanhas, embora possuam mais representantes nas regiões temperadas e semiáridas do que em florestas tropicais úmidas (Funk & al., 2005; Roque & Bautista, 2008; Funk & al., 2009).

Asteraceae é monofilética e facilmente reconhecida pela inflorescência do tipo capítulo com maturação centrípeta; anteras fundidas por seus bordos laterais formando um tubo envolvendo o estilete e o estigma (sinanteria); um cálice altamente modificado em pápus e o fruto do tipo cipsela (Bremer, 1994; Funk & al., 2005; Roque & Bautista, 2008; Funk & al., 2009).

Na década de 1980 uma descoberta para a sistemática de Asteraceae modificaria o conhecimento das relações filogenéticas dentro da família, especialmente entre tribos e subtribos. Através dos experimentos envolvendo biologia molecular de Jasen & Palmer (1987) foi identificada uma inversão de 22kb na região única de cópia longa do genoma do cloroplasto (LSC – Large Single Copy), uma sinapomorfia para toda a família, exceto para os gêneros *Barnadesia*, *Chuquiraga* e *Dasyphyllum*, classificados na subtribo Barnadesiinae da tribo Mutisiae. Isso poderia significar que a inversão existia no ancestral comum de Asteraceae, sendo uma sinapomorfia para a família com reversão em Barnadesiinae, ou que os membros de Barnadesiinae nunca tiveram essa inversão. Estudos posteriores indicaram que os membros de Barnadesiinae nunca tiveram essa inversão, sendo uma simplesiomorfia para a família e que constituem o grupo irmão das demais Asteraceae. Esses resultados receberam suportes morfológicos e moleculares (Bremer 1987; Jasen & al., 1992), e Barnadesiinae foi elevada ao status de subfamília, Barnadesioideae (Bremer & Jasen, 1992).

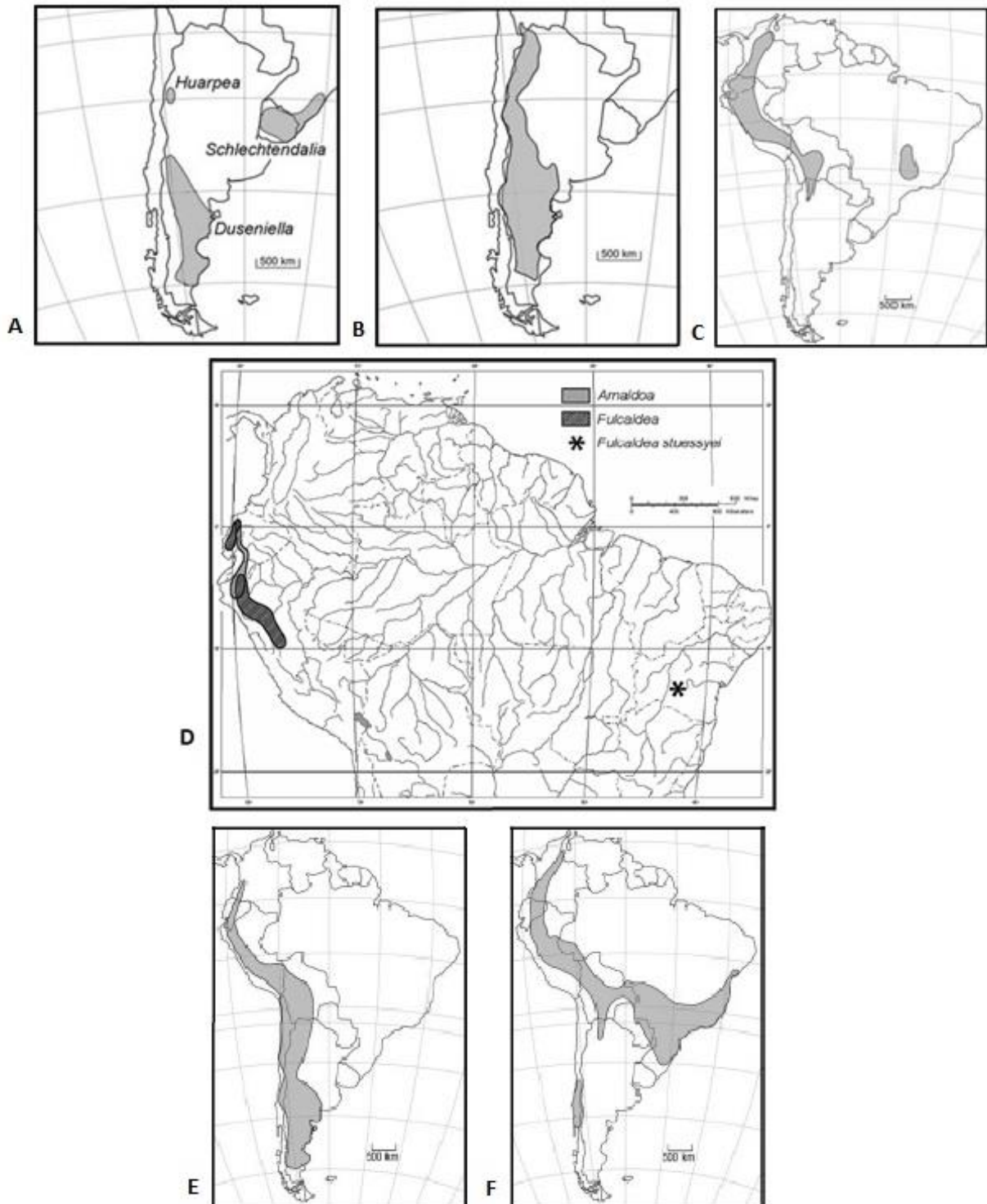
### A subfamília Barnadesioideae

Estudos em Barnadesioideae vem ganhando um interesse especial desde que os resultados de Jansen & Palmer (1987) revelaram que constituem o grupo irmão para o restante da família. Barnadesioideae é monofilética e caracterizada pelo indumento de tricomas longos, unisseriados, chamados tricomas barnadesioides nas corolas, cípselas e pápus, desconhecido em qualquer outro grupo de Asteraceae; pela presença de espinhos axilares, algumas vezes solitários, em pares ou fasciculados, encontrado na maioria das espécies; e molecularmente pela ausência de inversões no genoma do cloroplasto (Ezcurra, 1985; Jansen & Palmer 1987; Bremer & Jansen 1992; Bremer, 1994; Urtubey, 1999; Ulloa & al., 2002; Kim & al., 2005; Gruenstaeudl & al., 2009; Stuessy & al., 2009).

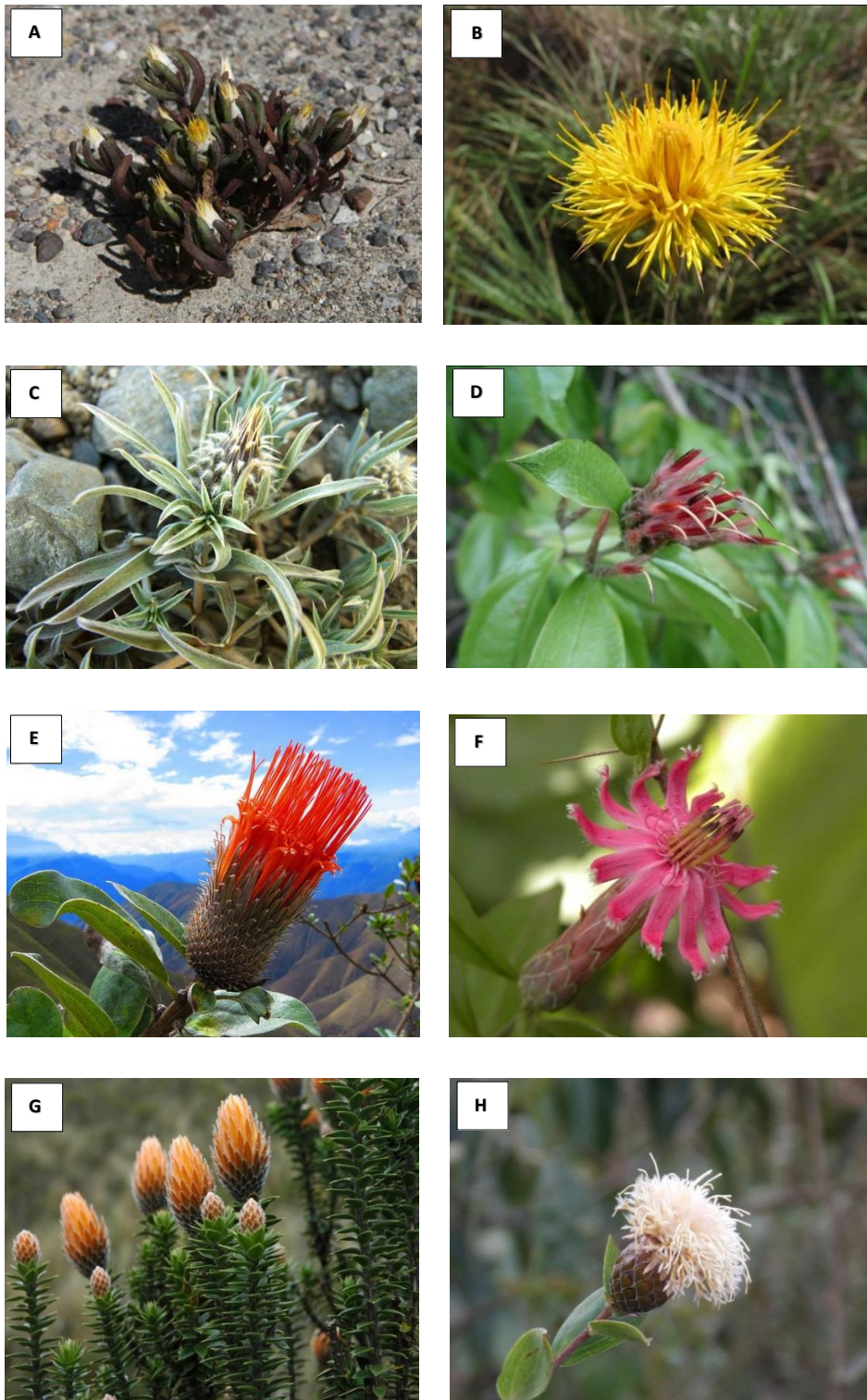
Barnadesioideae compreende 9 gêneros e 85 espécies restritos da América do Sul. *Duseniella*, *Huarpea* e *Schlechtendalia*, são gêneros monoespecíficos, variando desde herbáceas anuais e perenes, até pequenos subarbustos, endêmicas em áreas isoladas na Argentina, Uruguai e Brasil (Fig. 1A; 2A, B) (Urtubey & Stuessy, 2001; Gruenstaeudl & al., 2009; Stuessy & al., 2009). *Doniophyton* e *Fulcaldea* possuem duas espécies, variando de herbáceas até arbustos, distribuídos no deserto de Monte e Patagônia (*Doniophyton*) e no Peru e Brasil (*Fulcaldea*) (Fig. 1B, D; 2C, D) (Katinas & Stuessy, 1997; Stuessy & al., 2009; Funk & Roque, 2011). *Arnaldoa* possui três espécies arbustivas, adaptadas a condições xeromórficas, distribuídas ao sul do Equador e norte do Peru (Fig. 1D; 2E) (Stuessy & Sagástegui 1993; Ulloa & al., 2002; Gruenstaeudl & al., 2009; Stuessy & al., 2009). *Barnadesia* possui 19 espécies arbóreas e arbustivas, distribuídas ao longo dos Andes, sendo uma única espécie (*Barnadesia caryophylla*) encontrada no Brasil (Fig. 1C; 2F) (Urtubey, 1999; Hind, 2001; Gustafsson & al., 2001; Stuessy & al., 2009). *Chuquiraga* possui 23 espécies arbustivas, adaptadas a condições xeromórficas distribuídas por toda a extensão Andina e Patagônica (Fig. 1E; 2G). (Ezcurra, 1985; Granda, 1997; Harling, 1991; Sagástegui & Sánchez, 1991; Stuessy & al., 1996; Gustafsson & al., 2001; Funk & al., 2009; Gruenstaeudl & al., 2009; Padin & al., 2015). *Dasyphyllum* é o maior gênero de Barnadesioideae com 33 espécies arbóreas, arbustivas ou lianescentes, adaptado aos mais diversos biomas, com espécies distribuídas por toda a América do Sul com

exceção da região Amazônica (Fig., 1F; 2H) (Cabrera 1959; Gruenstaeudl & al., 2009; Saavedra 2011; Saavedra & al., 2014).

Análises filogenéticas baseadas em dados morfológicos (Bremer 1994; Stuessy & al., 1996; Urtubey & Stuessy, 2001; Saavedra 2011), moleculares (Gustafsson & al., 2001; Gruenstaeudl & al., 2009; Funk & Rock, 2011; Padin & al., 2015) ou análises combinadas (Gruenstaeudl & al., 2009; Saavedra 2011) revelaram incongruências das relações de parentesco entre os gêneros da subfamília; entre diferentes tipos de dados (morfológicos *vs.* moleculares); e, especialmente, em relação à monofilia de *Dasyphyllum* (Gustafsson & al., 2001; Gruenstaeudl & al., 2009; Funk & Rock, 2011; Saavedra 2011; Padin & al., 2015), bem como de suas seções (Gustafsson & al., 2001; Urtubey & Stuessy, 2001; Saavedra 2011), demonstrando a necessidade de estudos a nível infragenérico a cerca deste gênero, possibilitando a sua recircunscrição.



**Figura 1.** Mapas das distribuições geográficas dos gêneros em Barnadesioideae. A) *Duseniiella*, *Huarpea* e *Schlechtendalia*, B) *Doniophyton*, C) *Barnadesia*, D) *Arnaldoa* e *Fulcaldea*, E) *Chuquiraga*, F) *Dasyphyllum*. Mapas: A-B, E-F, extraídos de Stuessy & al. (2009). Mapa D, extraído de Funk & Rock (2011).



**Figura 2.** Fotografia de 8 espécies de Barnadesioideae. A) *Duseniella patagonica*, B) *Schlechtendalia luzulaefolia*, C) *Doniophyton anomalum*, D) *Fulcaldea stuessyi*, E) *Arnaldoa weberbaueri*, F) *Barnadesia caryophylla*, G) *Chuquiraga jussieui*, H) *Dasyphyllum sprengelianum*. Fotos: A) S. Aubert, B) G. Heiden, C) Chloris chilenses (<http://www.snipview.com/q/Doniophyton>), D) I. Abreu, E) M. Rabanal, F) G. Shimizu, G) L. Kurtis, H) P. Ferreira.



### O gênero *Dasyphyllum*

*Dasyphyllum* foi descrito por Kunth (1820) que reconheceu apenas uma espécie, *Dasyphyllum argenteum* para o Equador. Posteriormente, Baker (1884) em seu extenso trabalho de revisão para as Asteraceae, sinonimizou *Dasyphyllum* em *Chuquiraga* e propôs um classificação infragenérica para o gênero. A sinonimização de *Dasyphyllum* em *Chuquiraga* permaneceu até a revisão proposta por Cabrera (1959).

Cabrera (1959) propôs a primeira revisão para *Dasyphyllum*. Em seu trabalho, o autor “ressuscita” *Dasyphyllum*, alegando que *Chuquiraga* e *Dasyphyllum* são gêneros distintos. Cabrera (1959) reconheceu 36 espécies, classificadas em dois subgêneros com distribuição disjunta: *Dasyphyllum* subgênero *Archidasyphyllum*, com duas espécies arbóreas, folhas peninérveas com uma nervura central e anteras com apêndices conectiviais obtusos ou emarginados, endêmicos do centro do Chile e zonas limítrofes da Argentina, enquanto que *Dasyphyllum* subgênero *Dasyphyllum* compreende 34 espécies arbóreas e arbustivas, classificadas em duas seções propostas por Baker (1884) e adotadas por este autor, distintas basicamente pelo comprimento dos involúcros e a disposição dos capítulos nos ramos: *Dasyphyllum* seção *Macrocephala*, com 11 espécies, com capítulos grandes e solitários ou reunidos em poucas sinflorescências, distribuídos pelo Brasil e norte do Paraguai e *Dasyphyllum* seção *Microcephala*, com 23 espécies, com capítulos pequenos ou medianos, numerosos, dispostos em racemos ou corimbos, com distribuição que se estende pelas vertentes dos Andes e pelos planaltos e montanhas do Brasil.

Cabrera (1959) propôs que *Dasyphyllum* seria relacionado filogeneticamente a um pequeno grupo de gêneros sul-americanos da tribo Mutisieae, como *Barnadesia*, *Huarpea*, *Schlechtendalia*, *Fulcaldea*, *Chuquiraga* e *Doniophyton*. Estes gêneros apresentam (com exceção de *Schlechtendalia*) um pápus com cerdas plumosas e estigma colunar bilobado no ápice desprovido de pelos coletores, classificando estes gêneros em uma subtribo independente, as “*Barnadesineas*”. O autor considerou *Dasyphyllum*, especialmente o subgênero *Archidasyphyllum* como sendo o mais primitivo da subtribo, tendo surgido nas montanhas costeiras na porção central do Chile e migrando para o Norte antes do levantamento total da Cordilheira Andina.

Análises filogenéticas prévias revelaram incongruências nas relações filogenéticas de *Dasyphyllum*, permanecendo dúvidas em relação à monofilia das seções (Urtubey & Stuessy, 2001; Gustaffson & al., 2001; Saavedra 2011) e da monofilia do gênero (Gustaffson & al., 2001; Gruenstaeudl & al., 2009; Funk & Rock, 2011; Saavedra, 2011; Padin & al., 2015).

Diante dos resultados contrastantes para *Dasyphyllum*, Saavedra (2011) propôs uma nova revisão, reconhecendo 33 espécies (ver tabela 1). Além da revisão taxonômica, a autora propôs hipóteses filogenéticas baseadas em dados morfológicos e combinadas. As análises filogenéticas baseadas em dados morfológicos sustentam *Dasyphyllum* e a seção *Macrocephala* como grupos monofiléticos, entretanto quando a autora combinou seus dados morfológicos com as sequências de ITS provenientes do trabalho de Gustafsson & al. (2001) em sua análise de consenso estrito, *Dasyphyllum* não emergiu monofilético pelo posicionamento de *D. diacanthoides* (Less.) Cabrera, *D. excelsum* (D. Don) Cabrera e *D. hystrix* (Wedd.) Cabrera. As relações filogenéticas dessas três espécies variaram consideravelmente nas análises propostas o que fez com que a autora rejeitasse os subgêneros propostos por Cabrera (1959), aceitando apenas suas seções *Dasyphyllum* seção *Macrocephala* e *Dasyphyllum* seção *Dasyphyllum* (= *Microcephala*). Diante da incerteza das relações de parentesco de *D. diacanthoides*, *D. excelsum* e *D. hystrix* a autora colocou as espécies em *incertae sedis*, sugerindo que mais estudos seriam necessários a fim de haver mudanças nomenclaturais.

Além disso, uma nova espécie encontrada pela autora, *Dasyphyllum capixaba*, Saavedra *sp. nov. ined.*, apresenta caracteres diagnósticos para *Dasyphyllum* seção *Macrocephala* como capítulos grandes e solitários no ápice, porém em suas análises filogenéticas a espécie emergiu como grupo irmão de *Dasyphyllum* seção *Dasyphyllum*, o que fez com que a autora classificasse *D. capixaba* na seção *Dasyphyllum* e redefinisse os caracteres diagnósticos para esta seção.

As análises filogenéticas moleculares realizadas por diversos autores até o presente momento objetivaram o esclarecimento das relações filogenéticas entre os gêneros em Barnadesioideae, portanto não incluem uma extensa amostragem infragenérica (Gustafsson & al., 2001; Gruenstaeudl & al., 2009; Funk & al., 2011; Padin & al., 2015). Desta maneira, hipóteses filogenéticas moleculares, incluindo mais

espécies, se fazem necessárias para a elucidação das relações filogenéticas de *Dasyphyllum*.

Para acessar a filogenia de *Dasyphyllum* foram utilizadas sequências de três regiões não codificantes: duas provenientes do genoma do cloroplasto (*psbA-trnH* e *trnL-trnF*) e uma região nuclear (ITS). Essas regiões têm sido amplamente utilizadas para a elucidação das relações filogenéticas em Asteraceae (Bayer & Starr, 1998; Gustafsson & al., 2001; Panero & Funk, 2008; Gruenstaeudl & al., 2009; Funk & al., 2011; Panero & al., 2014; Padin & al., 2015). Conhecendo as limitações das regiões codificantes para reconstruções filogenéticas de níveis taxonômicos inferiores, os íntrons e os espaçadores intergênicos (regiões não codificantes), por sofrerem pouca ou baixa pressão seletiva, faz com que essas regiões se tornem mais informativas do que as regiões codificantes (Kelchner, 2000).

Partindo do pressuposto que *Dasyphyllum* não é um grupo monofilético, baseado em análises filogenéticas prévias (Gustafsson & al., 2001; Gruenstaeudl & al., 2009; Funk & Rock, 2011; Saavedra, 2011; Padin & al., 2015), o intuito deste trabalho é propor hipóteses filogenéticas baseadas em dados moleculares para *Dasyphyllum*, utilizando como métodos de reconstrução filogenética a parcimônia e a análise Bayesiana, a fim de avaliar a monofilia do gênero bem como de suas seções perante a classificação infragenérica proposta por Saavedra (2011); além das relações filogenéticas de *D. diacanthoides*, *D. excelsum*, *D. hystrix* (*incertae sedis*) e *D. capixaba*.

**Tabela 01.** Classificação infragenérica de *Dasyphyllum* proposta por Saavedra (2011).

<b><i>Dasyphyllum</i> Kunth</b>		
seção <i>Macrocephala</i>	seção <i>Dasyphyllum</i> (= <i>Microcephala</i> )	<i>Incertae sedis</i>
<i>D. cryptocephalum</i> (Baker) Cabrera	<i>D. argenteum</i> Kunth	<i>D. diacanthoides</i> (Less.) Cabrera
<i>D. donianum</i> (Gardner) Cabrera	<i>D. armatum</i> (J.Kost.) Cabrera	<i>D. excelsum</i> (D.Don) Cabrera
<i>D. fodinarum</i> (Gardner) Cabrera	<i>D. brasiliense</i> (Spreng.) Cabrera	<i>D. hystrix</i> (Wedd.) Cabrera
<i>D. reticulatum</i> (DC.) Cabrera	<i>D. brevispinum</i> Sagást. & Dillon	
<i>D. sprengelianum</i> (Gardner) Cabrera	<i>D. capixaba</i> sp. nov. ined.	
<i>D. trichophyllum</i> (Baker) Cabrera	<i>D. colombianum</i> (Cuatr.) Cabrera	
	<i>D. diamantinense</i> Saavedra & Monge	
	<i>D. ferox</i> (Wedd.) Cabrera	
	<i>D. flagellare</i> (Casar.) Cabrera	
	<i>D. floribundum</i> (Gardner) Cabrera	
	<i>D. globosum</i> sp. nov. ined.	
	<i>D. inerme</i> (Rusby) Cabrera	
	<i>D. lanceolatum</i> (Less.) Cabrera	
	<i>D. leiocephalum</i> (Wedd.) Cabrera	
	<i>D. leptacanthum</i> (Gardner) Cabrera	
	<i>D. littorale</i> sp. nov. ined.	
	<i>D. maria-lianae</i> Zardini & Soria	
	<i>D. minutiflorum</i> sp. nov. ined.	
	<i>D. popayanense</i> (Hieron.) Cabrera	
	<i>D. retinens</i> (S.Moore) Cabrera	
	<i>D. spinescens</i> (Less.) Cabrera	
	<i>D. vagans</i> (Gardner) Cabrera	
	<i>D. varians</i> (Gardner) Cabrera	
	<i>D. vepreculatum</i> (D.Don) Cabrera	

\*Nomes não validamente publicados.

## **Material e Métodos**

### **1. Dados Morfológicos**

O estudo morfológico das estruturas vegetativas e reprodutivas foi realizado a partir de observações em campo realizadas nas viagens de coleta, consulta de vouchers depositados em herbários, materiais frescos ou conservados em álcool. Além disso, bibliografias contendo descrições foram utilizadas para a codificação dos estados de caráter nas análises de reconstrução de caracteres (Stuessy & Sagástegui 1993; Ulloa & al., 2002; Funk & Roque, 2011; Saavedra 2011).

A terminologia utilizada para as estruturas vegetativas e forma dos indumentos seguiram Stearn (1995); folhas e brácteas involucrais seguiram Ellis & al. (2009) e as estruturas florais seguiram Stuessy & Urtubey (2006) e Roque & Bautista (2008).

As decisões taxonômicas realizadas no presente estudo seguiram os princípios, regras e recomendações do Código Internacional Nomenclatura Botânica (McNeill, 2012). Os novos nomes apresentados neste estudo não devem ser considerados validamente publicados.

#### **1.1 Viagens de coleta**

Foram realizadas viagens a campo a fim de analisar as espécies em seu ambiente natural e para a coleta e obtenção de material para estudos morfológicos e moleculares. Para a herborização foram retirados ramos férteis ou estéreis, prensados e levados à estufa para a desidratação do material. Posteriormente foram incorporados ao herbário do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, notadamente Herbário SPFR, e as suas duplicatas foram enviadas a herbários nacionais (ALCB, ECT, SPF, RB, UEC) e internacionais (K). Durante as coletas foram retiradas algumas folhas e conservados em sílica gel para os estudos moleculares. Flores e frutos foram conservados em álcool 70% para os estudos morfológicos.

As escolhas das localidades das coletas foram baseadas em um banco de dados com informações obtidas através de fichas de herbário. As viagens a campo realizadas estão listadas abaixo:

03 a 05/05/2013      Petrópolis, Vale das Videras, Morro do Cuca e Teresópolis,

	Bairro da Quinta Linda, Rio de Janeiro, Brasil.
17 a 24/05/2013	Chapada Diamantina e toda porção Sul do Estado da Bahia, Bahia, Brasil.
23 a 28/09/2013	Campos do Jordão e toda a porção Norte e Sul do Litoral do Estado de São Paulo, São Paulo, Brasil.
13 e 14/10/2013	Salesópolis, Estação Biológica de Boracéia, São Paulo, Brasil.
22 a 27/05/2014	Ubatuba, Parque Nacional da Serra do Mar, núcleo Picinguaba, São Paulo, Brasil.
18/08/2014	Altinópolis, Morro do Forno, São Paulo, Brasil.

## 1.2 Consulta a herbários

Foram realizadas consultas e solicitação de empréstimos a herbários nacionais e internacionais para o estudo morfológico da subfamília Barnadesioideae. Os acrônimos foram conferidos em Thiers (2012).

Abaixo são listados os herbários cujas coleções foram analisadas (coleções analisadas via empréstimos indicados com \*).

<b>ALCB</b>	Herbário Alexandre Leal Costa, Salvador, Bahia, Brasil.
<b>CEPEC</b>	Herbário André Maurício Vieira de Carvalho, Itaibuna, Bahia, Brasil.
<b>HRCB*</b>	Herbário Rioclarense, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil.
<b>QCA*</b>	Herbário da Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Equador.
<b>K*</b>	Herbário Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Inglaterra.
<b>HUEFS</b>	Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia, Brasil.
<b>MO*</b>	Herbário do Missouri Botanical Garden, Missouri, Estados Unidos.
<b>RB</b>	Herbário do Instituto de Pesquisas do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
<b>SPF</b>	Herbário do Instituto de Biologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

**SPFR** Herbário do Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil.

Todos os espécimes analisados nos herbários foram fotografados e armazenados em um banco de imagens para análises futuras.

### **1.3 Reconstrução dos Estados de Caráter Ancestral**

Com o objetivo de discutir a classificação infragenérica, foram selecionados três caracteres diagnósticos para as seções de *Dasyphyllum* (sexualidade, comprimento dos invólucros e disposição nos ramos), na circunscrição proposta por Saavedra (2011) para a análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral. A codificação dos estados de *Archidasyphyllum*, *Arnaldoa* e *Fulcaldea* foi obtida através da análise de vouchers e/ou de descrições em artigos publicados (Stuessy & Sagástegui 1993; Ulloa & al., 2002; Roque & Roque, 2011). A matriz morfológica proposta por Saavedra (2011) foi utilizada para a codificação dos caracteres de *Dasyphyllum*. Os caracteres e seus estados de caráter utilizados nesta análise podem ser vistos na Tabela 2. A matriz morfológica incluindo os táxons, os caracteres e a codificação podem ser vistos na Tabela 3.

A evolução dos caracteres sexualidade, comprimento dos invólucros e disposição nos ramos foram analisados separadamente nas análises de reconstrução dos estados de caráter ancestral, obtidas através da parcimônia e da máxima verossimilhança.

As análises de reconstrução dos estados de caráter ancestral foram realizadas no programa Mesquite versão 2.75 (Madison & Madison, 2011), utilizando a parcimônia e a máxima verossimilhança baseada no parâmetro “Markov *k*-state one-parameter model” (Lewis, 2001). Os caracteres foram tratados de maneira não ordenada e com pesos iguais em todas as análises.

## **2. Dados Moleculares**

### **2.1 Táxons utilizados**

Para as análises filogenéticas foram incluídos todos os gêneros da subfamília Barnadesioideae, utilizados neste estudo como grupo interno. Como grupo externo foi

utilizado uma espécie da família Calyceraceae, apontada em estudos morfológicos e moleculares como grupo irmão de Asteraceae (Gustafsson & al., 2001; Funk & al., 2009) e duas espécies do gênero *Mutisia*, pertencente à subfamília Mutisioideae, relacionada filogeneticamente com Barnadesioideae (APG 2009; Funk & al., 2009).

Os táxons, seus respectivos números de acessos retirados do Genbank e os materiais utilizados para as sequências provenientes deste estudo (não publicadas) utilizadas nas análises filogenéticas podem ser vistas no apêndice 01.

Análises preliminares indicaram que *Dasyphyllum* não é um grupo monofilético, devido ao posicionamento de *D. diacanthoides* e *D. excelsum* emergir como grupo irmão de *Fulcaldea* e *Arnaldoa* e distante filogeneticamente das outras espécies do gênero (Gustafsson & al., 2001; Gruenstaeudl & al., 2009; Funk & Rock, 2011; Saavedra; 2011; Padin & al., 2015). Portanto, foi necessário aumentar o número de táxons utilizados na análise. Com este propósito, foram incluídos nas análises, sequências de DNA depositadas no site National Center for Biotechnology Information (Genbank) provenientes dos trabalhos de Gustafsson & al. (2001); Katinas & al. (2008); Gruenstaeudl & al. (2009); Funk & Rock (2011); Funk & al. (2014).

A taxonomia e a nomenclatura dos táxons foram baseadas nas recentes revisões ou em artigos publicados para espécies novas de *Barnadesia* (Urtubey, 1999; Hind, 2001), *Doniophyton* (Katinas & Stuessy, 1997), *Dasyphyllum* (Saavedra, 2011; Saavedra & al., 2014), *Fulcaldea* (Funk & Roque, 2011), *Arnaldoa* (Stuessy & Sagástegui, 1993; Ulloa & al., 2002) e *Chuquiraga* (Ezcurra, 1985; Granda, 1997; Harling, 1991; Sagástegui & Sanchez, 1991; Padin & al., 2015). Por questões de praticidade consideramos neste trabalho *Dasyphyllum sensu stricto* todas as espécies propostas na circunscrição de Saavedra (2011) excluindo as espécies *D. diacanthoides* e *D. excelsum*.

A extração, amplificação, purificação e quantificação dos fragmentos foram realizadas no Laboratório de Sistemática de Plantas do Departamento de Biologia, da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, da Universidade de São Paulo.



## 2.2 Extração de DNA

O DNA total foi extraído a partir de materiais frescos desidratados conservados em sílica ou folhas provenientes de materiais de herbários. As folhas provenientes dos materiais de herbários foram retiradas somente com autorização prévia dos curadores dos herbários.

Para os materiais frescos priorizou-se a coleta de folhas sadias e jovens, armazenados em sílica gel para uma rápida desidratação dos tecidos de acordo com o procedimento de Chase & Hils (1991). Esses materiais foram obtidos através de coletas realizadas ou disponibilizadas por pesquisadores brasileiros.

Para os materiais de herbário houve pequenos ajustes no procedimento como a incubação em banho-maria modificado para 1 hora para ocorrer à lise nas células vegetais e a diluição final do material reduzida a 50µl para que o material fique mais concentrado.

Os materiais frescos e os materiais de herbários foram extraídos com o Kit Dneasy Plant Mini Kit (Qiagen) de acordo com o protocolo do fabricante, exceto para os ajustes supracitados para materiais de herbário. O material extraído foi armazenado em freezer -20°C para posteriores ampliações.

## 2.3 Amplificação das regiões

As amostras foram preparadas a um volume de 50µl para amplificação por PCR (Polymerase Chain Reaction, White & al., 1990). Estão incluídas neste volume 32µl de ddH<sub>2</sub>O, 6µl de Betaína, 5µl de Buffer (10x) com (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> MgCL<sub>2</sub>, 2.5µl de dNTPs Mix (2.4nM cada), 1µl de cada primer (10 pM), 0.5µl de Taq Polimerase (500 unidades/µl) e 2µl de amostra de DNA (diluída 1:10 ou não diluída para os materiais de herbário). Os buffers, dNTPs e a Taq polimerase utilizados são da marca Thermo Scientific.

A região ITS foi amplificada utilizando os primers ITS 18s F (forward) e ITS 26s R (reverse), que amplificam as regiões ITS-1, 5.8S e ITS-2, descritos por Gruenstaeudl & al. (2009). A metodologia da reação de amplificação foi à mesma

utilizada por Gruenstaeudl & al. (2009), descrita em Barfuss & al. (2005), exceto para a temperatura de anelamento, amplificada neste estudo a 64°C.

A região *trnL-trnF* foi amplificada utilizando dois primers universais *trn-C* (forward) e *trn-F* (reverse), que compreende o íntron *trnL* e o espaçador intergênico *trnL-trnF*, descritos por Taberlet & al. (1991). As reações de amplificação consistiram em uma desnaturação inicial de 8 minutos a 94°C, seguida de 30 ciclos de 1 minuto de desnaturação a 94°C, 1 minuto de anelamento a 54°C, 2 minutos de extensão a 72°C, seguido por uma extensão final de 3 minutos a 72°C.

O espaçador intergênico *psbA-trnH* foi amplificado utilizando os primers *psbaF* (forward) e *trnHR* (reverse), descritos por Sang & al. (1997). A reação de amplificação consistiu no mesmo ciclo utilizado na região *trnL-trnF*.

Após as amplificações, as amostras eram verificadas sob luz U.V. em eletroforese por 40 minutos a 90V, em um gel de agarose 1% corado com GelRed (Biotium).

#### **2.4 Purificação das amostras, Quantificação e Sequenciamento**

As amostras de PCR cuja amplificação haviam sido bem sucedidas foram submetidas à purificação enzimática, utilizando o produto Illustra ExoProStar 1-Step (GE Healthcare Life Science). Foram adicionados 3µl deste produto no volume de 50µl de DNA e submetidas a um ciclo de PCR de 15 minutos a 38°C, 15 minutos a 70°C, finalizando em 15 minutos a 38°C.

As amostras purificadas foram quantificadas via espectrofotometria no aparelho NanoDrop Lite e os valores de concentração de DNA por µl enviados ao Laboratório de Biologia Molecular de Plantas da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto sob supervisão da Profa. Dra. Maria Helena Goldman ou no CREBIO (Centro de Recursos Biológicos e Biologia Genômica) sob supervisão da Dra. Agda Paula Fancicani.

## 2.5 Edição e alinhamento das sequências

A análise, edição e alinhamento das sequências foram realizadas com o auxílio do programa Biological Sequence Alignment Editor (BioEdit) version 7.0.9 (Tom Hall, copyright 1997-2000). As sequências (forward e reverse) de cada amostra foram analisadas, editadas manualmente e separadamente corrigindo os erros de sequenciamento. Posteriormente à análise e edição, as sequências foram concatenadas em uma matriz para cada região (ou combinadas entre as regiões), e submetidas a um alinhamento múltiplo utilizando o programa Clustal W (Thompson & al., 1994) implementado no programa Bioedit. O alinhamento resultante do programa Clustal W foi novamente refinado manualmente no programa BioEdit, excluindo as bases iniciais e finais do alinhamento que correspondem às regiões dos iniciadores e geralmente contém erros de sequenciamento.

## 2.6 Análises Filogenéticas

As análises filogenéticas foram baseadas nos dados moleculares, utilizando como métodos de reconstrução filogenética de parcimônia e análise Bayesiana.

A análise de parcimônia foi realizada utilizando o programa PAUP versão 4.0b10 (Swofford, 2002). Foram executadas buscas heurísticas, com as árvores iniciais obtidas através do *stepwise addition* com adição aleatória dos táxons, retendo 10 árvores após cada réplica, sem a opção multrees. Foi utilizado o algoritmo de rearranjos de ramos conhecido como *Tree Bisection and Reconnection* (TBR), com buscas limitadas a 10.000 árvores. Os caracteres foram tratados de maneira não ordenada, com pesos iguais. Os *gaps* não foram codificados e considerados dados ausentes em todas as análises.

A sustentação dos ramos foi inferida através do método de bootstrap (Felsenstein, 1985), com 1000 réplicas, utilizando os mesmos critérios de busca iniciais de árvores (exceto pela retenção de 10 árvores para cada réplica, modificada para 1 árvore para cada passo) e o mesmo algoritmo para a troca dos ramos. Os valores de bootstrap inferiores a 50% não foram demonstrados nas árvores filogenéticas.

Para a análise Bayesiana foi necessário estimar o modelo evolutivo mais adequado para o conjunto de dados apresentados. A escolha do modelo evolutivo foi realizada pelo programa JModelTest 0.1.1, segundo o critério “*Akaike Information Criterion*” (AIC) (Posada, 2008). Os modelos de substituição de nucleotídeos selecionados foram: TIM1+ G, para o alinhamento da região *trnL-trnF*; TPM1uf + G para o alinhamento da região *psbA-trnH* e GTR + G, para a região ITS.

A análise Bayesiana foi realizada no programa MrBayes 3.1.2. (Huesenbeck & Ronquist, 2001). Cada análise foi conduzida com duas corridas independentes, cada corrida com quatro cadeias de Markov, utilizando os valores das taxas de substituição e a probabilidade das frequências dos nucleotídeos como hipótese *a priori*. Cada busca foi iniciada com uma árvore aleatória e executada com 10.000.000 de gerações, sendo amostradas a cada 1.000 gerações. Após o término da análise foi verificado se as cadeias teriam atingido a convergência (i.e, *average standart deviation of split frequencies* < 0.01). Se atingida à convergência a análise era encerrada, e 25% das árvores descartadas correspondente ao *burnin*, sendo as árvores restantes utilizadas para inferir o consenso de maioria. As probabilidades posteriores foram calculadas durante a análise para estimar a sustentação dos ramos.

## Resultados

As hipóteses filogenéticas inferidas nas análises de Parcimônia e Bayesiana podem ser vistas nas figuras 3 a 17. As congruências e as dissimilaridades encontradas nos diferentes métodos serão apresentadas nos resultados, entretanto, os objetivos deste estudo apresentados na introdução serão aprofundados na discussão.

As análises de reconstrução dos estados de caráter ancestral obtidas nas análises de parcimônia e Bayesiana podem ser vistos nas figuras 18 a 23. A listagem dos caracteres e seus estados de caráter podem ser vistos na Tabela 2. A matriz morfológica utilizada para a reconstrução dos estados de caráter ancestral pode ser vista na Tabela 3.

O número de táxons para determinada região estudada bem como os números de caracteres totais, constantes, variáveis não informativos e informativos para parcimônia, índices de retenção e de consistência, números de passos e o número de árvores igualmente parcimoniosas, obtidas na análise de parcimônia podem ser vistos na Tabela 4.

### 1. Análises filogenéticas

As hipóteses filogenéticas propostas separadamente para cada região (com exceção da região ITS) ou combinada entre as regiões *trnL-trnF* e *psbA-trnH*, apresentaram baixa resolução infragenérica (Figuras 3-6, 9, 10, 13 a 15). Com o propósito de uma discussão a nível infragenérico para *Dasyphyllum*, os resultados serão apresentados com base na análise combinada entre as regiões *trnL-trnL*, *psbA-trnH* e ITS (Figs. 11, 12 e 17).

Comparando as topologias das árvores obtidas na análise de parcimônia e da análise Bayesiana perante o mesmo conjunto de dados, de um modo geral, são bastante congruentes. As maiores diferenças nas relações filogenéticas são encontradas nas hipóteses para a região *psbA-trnH* (Figs. 5, 6 e 14). Nesta região, para a análise de parcimônia (Figs. 5 e 6), *Arnaldoa weberbaueri* (Muschl.) Ferreyra e *Fulcaldea stuessyi* Roque & V.A. Funk emergem no clado compreendendo as espécies de *Dasyphyllum*, entretanto, para a análise Bayesiana (Fig. 14) *A. weberbaueri* e *F. stuessyi* emergem em

um clado com baixa resolução compreendendo *F. laurifolia* (Bonpl.) Poir, *D. diacanthoides* e *D. excelsum*.

Barnadesioideae é monofilética em todas as análises filogenéticas propostas no presente estudo, inferidas em parcimônia (Figuras de 3 a 12), com sustentação nos ramos >60% de Bootstrap (BS) e nas análises Bayesianas (Figs. 13 a 17) com probabilidade posterior (PP) >76%.

As relações filogenéticas entre os gêneros da subfamília são incongruentes e variam dependendo da região estudada: *Dasyphyllum* ora é proposto como grupo irmão de *Barnadesia* (Figs. 5, 6, 9, 10, 14 e 15), ora como grupo irmão de um clado compreendendo os gêneros *Arnaldoa* e *Fulcaldea* bem como as espécies *D. excelsum* e *D. diacanthoides* (Figs. 7, 8, 11, 12, 16 e 17); ou ainda em uma politomia juntamente com dois cladogramas (um clado compreendendo os gêneros *Chuquiraga*, *Doniophyton*, *Duseniella* e *Schlechtendalia* e um segundo clado compreendendo os gêneros *Arnaldoa* e *Fulcaldea* bem como as espécies *D. excelsum* e *D. diacanthoides*) (Figs. 3, 4 e 13). Além das incongruências apresentadas em *Dasyphyllum*, *Schlechtendalia* emerge como grupo irmão do restante das Barnadesioideae nas análises de parcimônia e bayesiana das regiões *psbA-trnH* e ITS e nas análises combinadas entre as regiões *psbA-trnH/trnL-trnF* e *psbA-trnH/trnL-trnF/ITS* (Fig., 5-12), entretanto, para a análise de parcimônia da região *trnL-trnF*, *Schlechtendalia* emerge como grupo irmão do clado compreendendo *Chuquiraga*, *Doniophyton* e *Duseniella* (Figs., 3 e 4), e na análise bayesiana emerge em uma politomia com três cladogramas em Barnadesioideae (um clado compreendendo *Arnaldoa*, *Fulcaldea*, *D. diacanthoides* e *D. excelsum*; um clado compreendendo *Chuquiraga*, *Doniophyton* e *Duseniella*; e um clado compreendendo as espécies de *Dasyphyllum* sensu estrito) (Fig. 13).

*Barnadesia* e *Huarpea* são grupos irmãos em todas as análises do presente trabalho (Figs. 3-17), com sustentação > 89% de BS para a parcimônia e 100% de PP para as análises Bayesianas. Em relação à classificação infragenérica de *Barnadesia*, os subgêneros *Barnadesia* e *Bacasia* propostos por Urtubey (1999) no presente estudo são monofiléticos (Figuras 7, 8, 12, 16, 17). Entretanto, as variedades de *Barnadesia lehmannii* não são monofiléticas (Figs. 7, 8, 11, 12, 16 e 17).

Outro clado consistente compreende os gêneros *Chuquiraga*, *Duseniella* e *Doniophyton* (Figs. 3-17), com sustentação > 96% de BS para a parcimônia e 100% de PP para as análises Bayesianas. Em relação à classificação infragenérica, o posicionamento de *Duseniella* faz com que *Chuquiraga* se torne parafilético (Figs. 5-8, 14, 16, 17).

As relações filogenéticas entre os membros da subfamília Barnadesioideae serão discutidas no tópico 1 da discussão.

Para as análises filogenéticas combinadas entre as regiões *trnL-trnF*, *psbA-trnH* e ITS, foram incluídos 27 terminais para *Dasyphyllum*, sendo a maior amostragem para o gênero em uma análise molecular até o presente momento.

A hipótese a priori de que *Dasyphyllum* não é um grupo monofilético foi corroborada neste estudo a partir das análises de parcimônia (Figs. 3, 4, 7, 8 a 12), e nas análises Bayesianas (Figs. 13 a 17), devido ao posicionamento de *D. diacanthoides* e *D. excelsum* em um clado compreendendo os gêneros *Fulcaldea* e *Arnaldoa* e distante filogeneticamente das outras espécies do gênero.

As análises de parcimônia e Bayesiana baseada na região ITS e combinadas entre as regiões *trnL-trnF*, *psbA-trnH* e ITS, são congruentes em relação ao posicionamento de *D. hystrix* como grupo irmão do restante do gênero (Figs. 11, 12, 16 e 17). Em relação à classificação infragenérica de *Dasyphyllum*, as seções *Macrocephala* e *Dasyphyllum* proposta por Saavedra (2011) não são monofiléticas (Figs. 5-8, 10, 11, 14-17). *Dasyphyllum* seção *Macrocephala* não é monofilética, pela inclusão de *Dasyphyllum capixaba* (*Dasyphyllum* seção *Dasyphyllum*) entre seus membros (Figs. 5, 6, 10-12, 14, 15, 17). Tampouco se sustenta a monofilia da seção *Dasyphyllum*, pelo posicionamento de *D. brasiliense*, *D. diamantinense*, *D. leptacanthum*, *D. littorale*, *D. minutiflorum*, *D. inerme* e *D. hystrix* (Figs. 7, 8, 11, 12, 16, 17).

## **2. Reconstrução dos Estados de Caráter Ancestral**

Para acessar a evolução dos caracteres morfológicos foi utilizada a árvore de consenso estrito obtida da análise de parcimônia combinada entre as regiões *trnL-trnF*,

*psbA-trnH* e ITS (Fig. 11). Esta hipótese filogenética foi escolhida por apresentar boa resolução e o maior número de terminais para *Dasyphyllum*.

As análises de reconstrução de caracteres obtidas nas análises de parcimônia podem ser vistos nas figuras 18 a 20, e das análises de máxima verossimilhança nas figuras 21 a 23.

O caráter sexualidade apresentado nas análises de parcimônia e de máxima verossimilhança (Figs. 18 e 21), indicam que o estado ginodióico está presente no ancestral comum de *Dasyphyllum s.s.*, *D. excelsum*, *D. diacanthoides*, *Arnaldoa* e *Fulcaldea* (probabilidade de 95%). A condição ginodióica é mantida para o ancestral comum mais recente do clado *D. diacanthoides*, *D. excelsum*, *Arnaldoa* e *Fulcaldea*, bem como para as espécies de *Dasyphyllum* seção *Dasyphyllum*. Por outro lado, o estado monóico é uma novidade evolutiva que ocorre de maneira independente no ancestral comum mais recente do clado compreendendo as espécies da seção *Macrocephala* e *D. capixaba*, bem como o ancestral comum mais recente de *Arnaldoa* e *Fulcaldea*.

O caráter comprimento dos invólucros apresentados nas análises de parcimônia e de máxima verossimilhança (Figs 19 e 22), indicam que o estado invólucros de 10-22 mm está presente no ancestral comum para *Dasyphyllum s.s.*, *D. diacanthoides* e *D. excelsum*, *Arnaldoa* e *Fulcaldea* (probabilidade de 99%). O estado invólucros 10-20 mm é mantida para o ancestral comum mais recente de *D. diacanthoides*, *D. excelsum*, *Arnaldoa* e *Fulcaldea*, nas análises de parcimônia e com 99% de probabilidade para a análise de máxima verossimilhança, bem como para as espécies de *Dasyphyllum*. seção *Dasyphyllum*. Por outro lado, o estado invólucros >20 mm é novidade evolutiva que ocorre de maneira independente no ancestral comum mais recente do clado compreendendo as espécies da seção *Macrocephala* e *D. capixaba*, bem como o ancestral comum mais recente de *Arnaldoa*.

A análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral mostrando a evolução do caráter disposição nos ramos apresenta divergências entre as diferentes metodologias inferidas (Figuras 20 e 23). Na análise de parcimônia para este caráter (Fig. 20), o estado solitário ou reunidos em sinflorescências aparecem igualmente



prováveis para o ancestral comum de: 1) *Dasyphyllum s.s.*, *D. diacanthoides* e *D. excelsum*, *Fulcaldea* e *Arnaldoa*; 2) *D. hystrix* e o restante de *Dasyphyllum s.s.*; 3) do clado *D. littorale*, *D. minutiflorum*, *D. inerme*, *D. brasiliense*, *D. diamantinense* e *D. leptacanthum* como grupo irmão de um clado compreendendo a seção *Macrocephala* e o restante da espécies da seção *Dasyphyllum*; 4) *Dasyphyllum* seção *Macrocephala* e parte espécies da seção *Dasyphyllum*, enquanto que na análise de máxima verossimilhança (Fig. 23), o estado solitário emerge no ancestral comum para *Dasyphyllum s.s.*, *D. diacanthoides* e *D. excelsum*, *Fulcaldea* e *Arnaldoa* e para o ancestral comum de *D. hystrix* e o restante de *Dasyphyllum s.s.* enquanto que o estado reunido em sinflorescências emerge no ancestral comum do clado *D. littorale*, *D. minutiflorum*, *D. inerme*, *D. brasiliense*, *D. diamantinense* e *D. leptacanthum* e para o ancestral comum de *D.* seção *Macrocephala* e parte espécies da seção *Dasyphyllum*.

Na análise de máxima verossimilhança (Fig. 23) o estado de caráter solitário emerge no ancestral de *Dasyphyllum s.s.*, e mantido no ancestral comum mais recente da seção *Macrocephala* e de *D. capixaba*, mas também observado de maneira independente em *D. leptacanthum* e *D. hystrix*. Por outro lado, a condição reunidos em sinflorescências é uma novidade evolutiva que emerge nas espécies de *Dasyphyllum* seção *Dasyphyllum*.

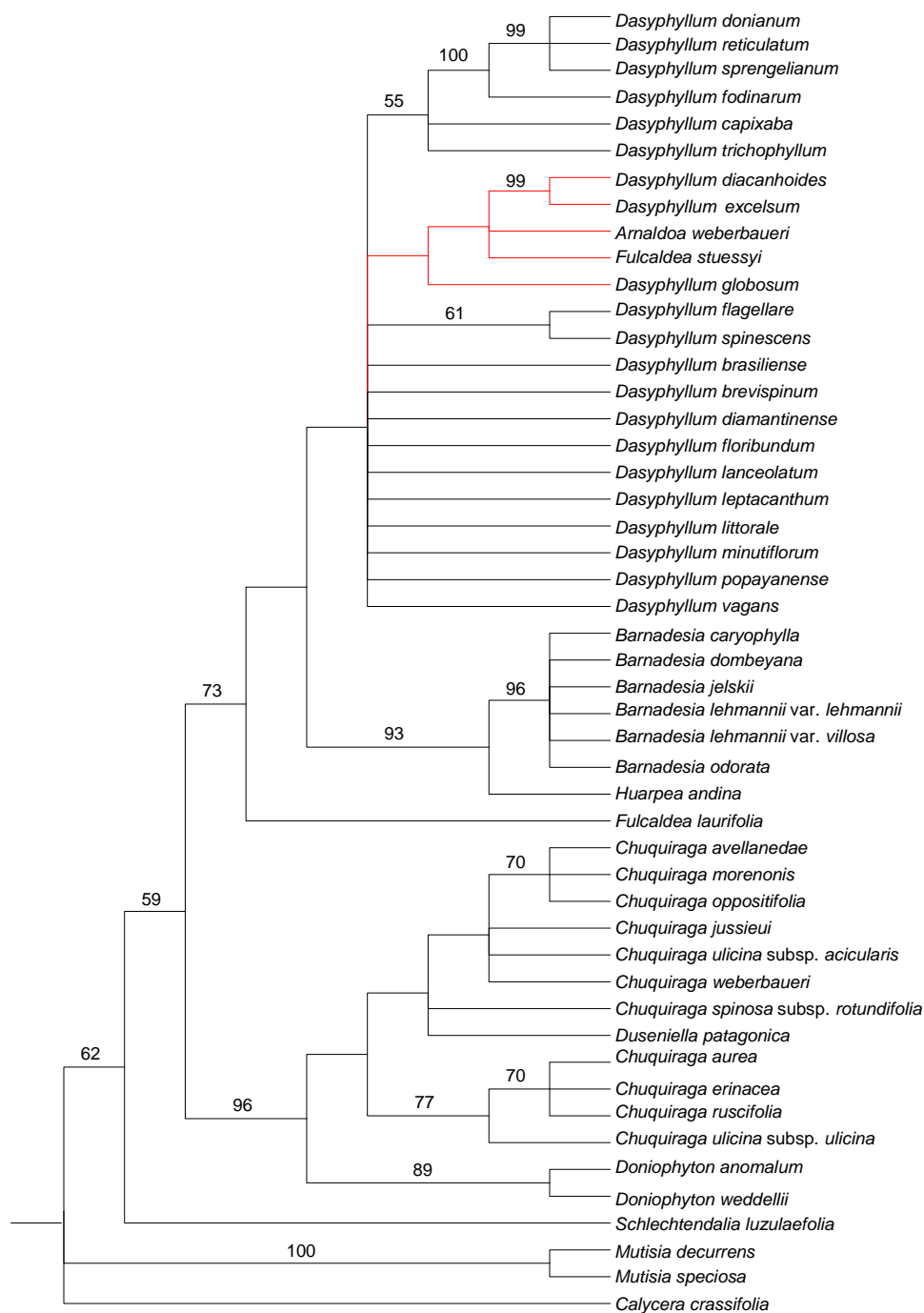
A monofilia, circunscrição e os caracteres diagnósticos para as seções serão apresentadas com maiores detalhes no tópico 5 da discussão deste trabalho.



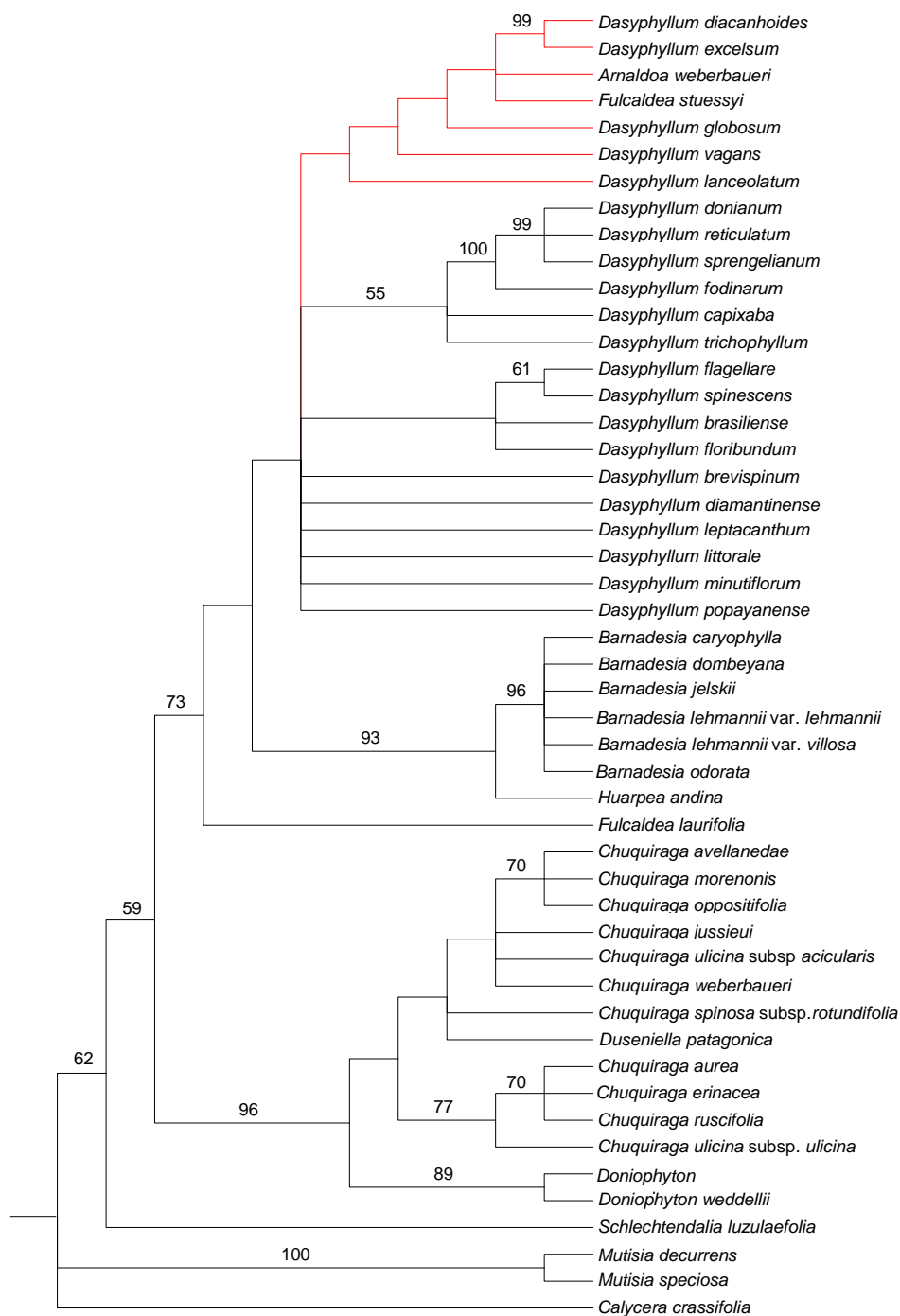
**Figura 3.** Árvore de consenso estrito obtida da análise de parcimônia baseada na região *trnL-trnF* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso estrito. Destaque em azul para o clado de *Dasyphyllum* s.s., destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.



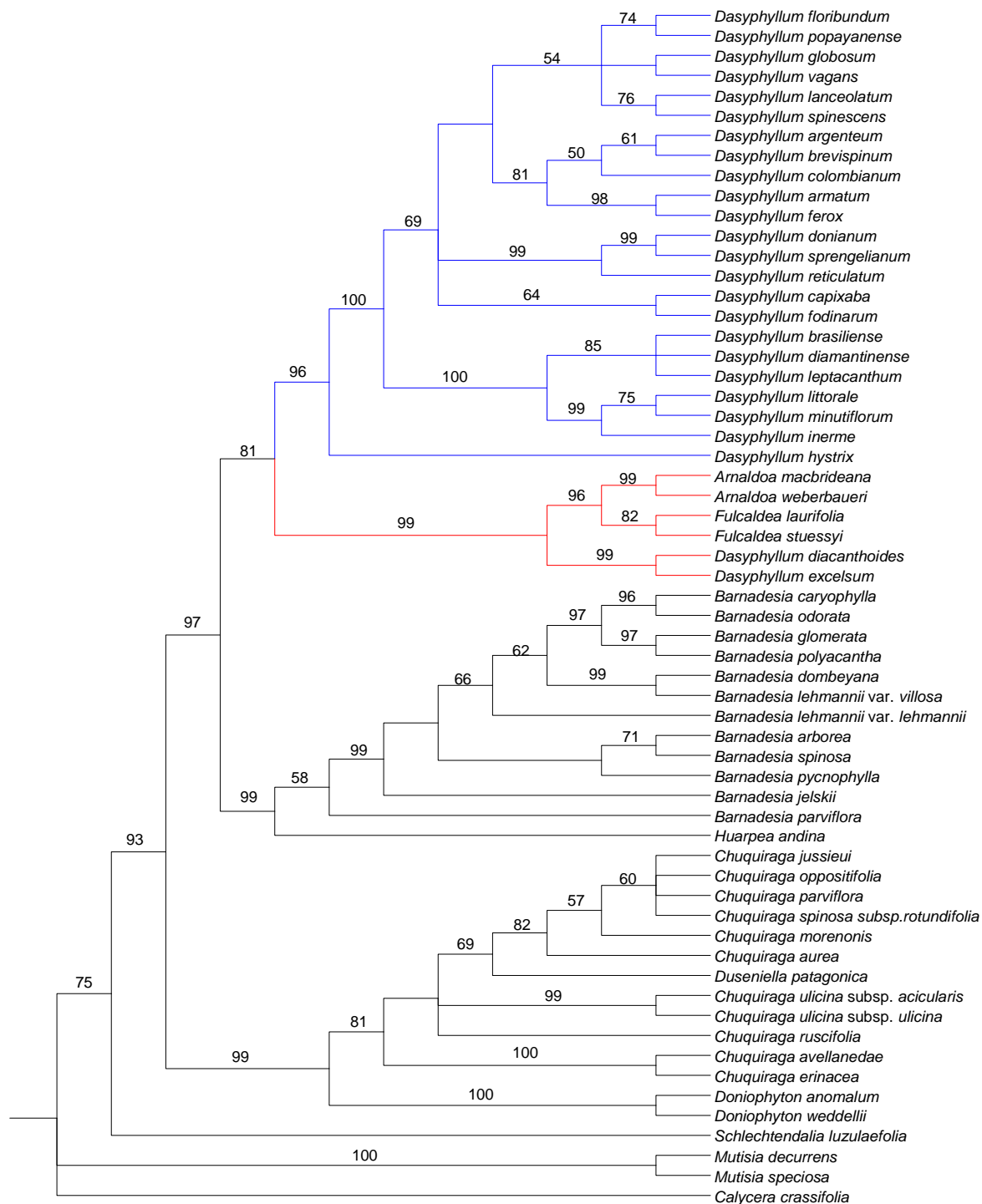
**Figura 4.** Árvore de consenso de maioria obtida da análise de parcimônia baseada na região *trnL-trnF* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso de maioria. Destaque em azul para o clado de *Dasyphyllum* s.s., destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.



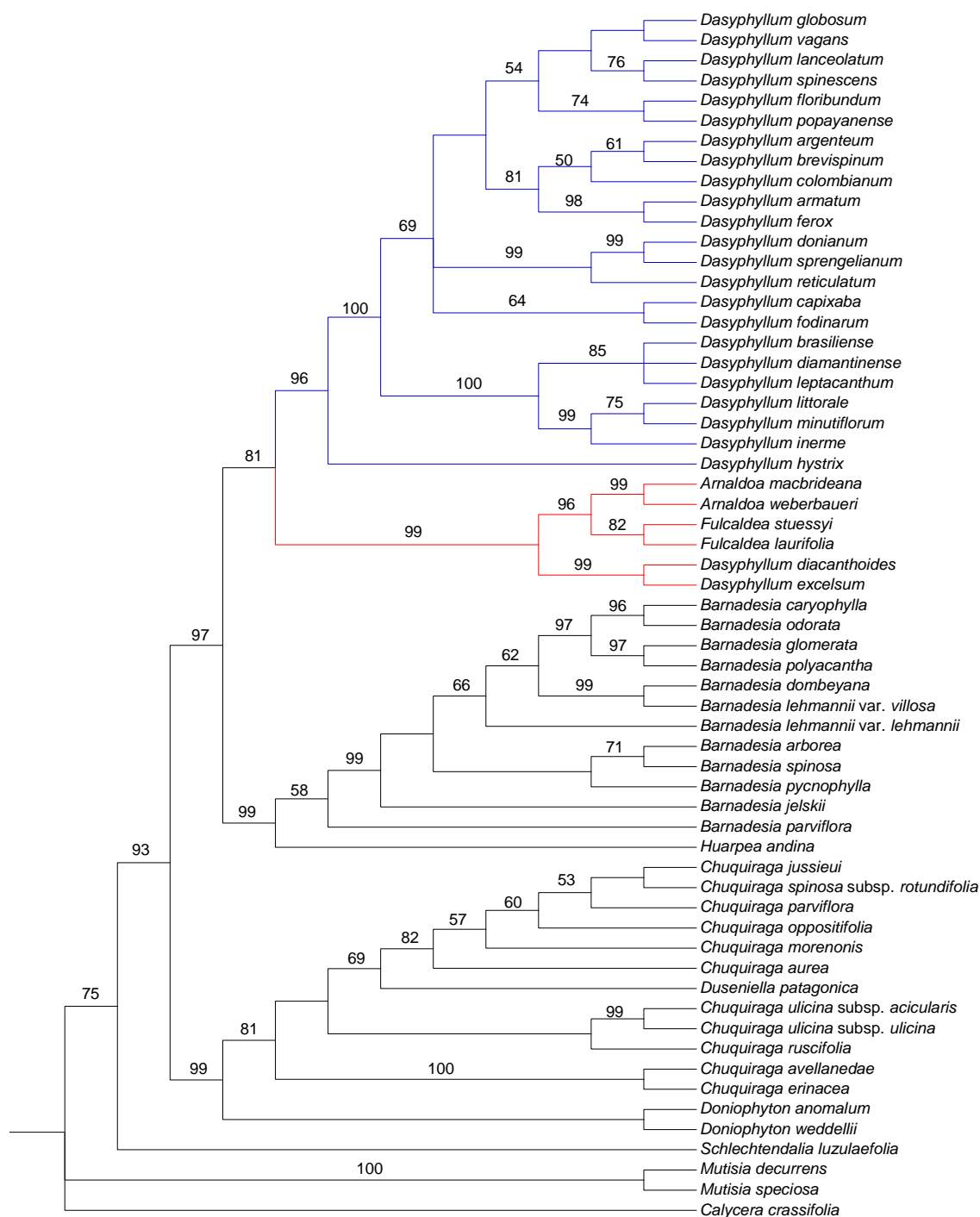
**Figura 5.** Árvore de consenso estrito obtida da análise de parcimônia baseada na região *psbA-trnH* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso estrito. Destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.



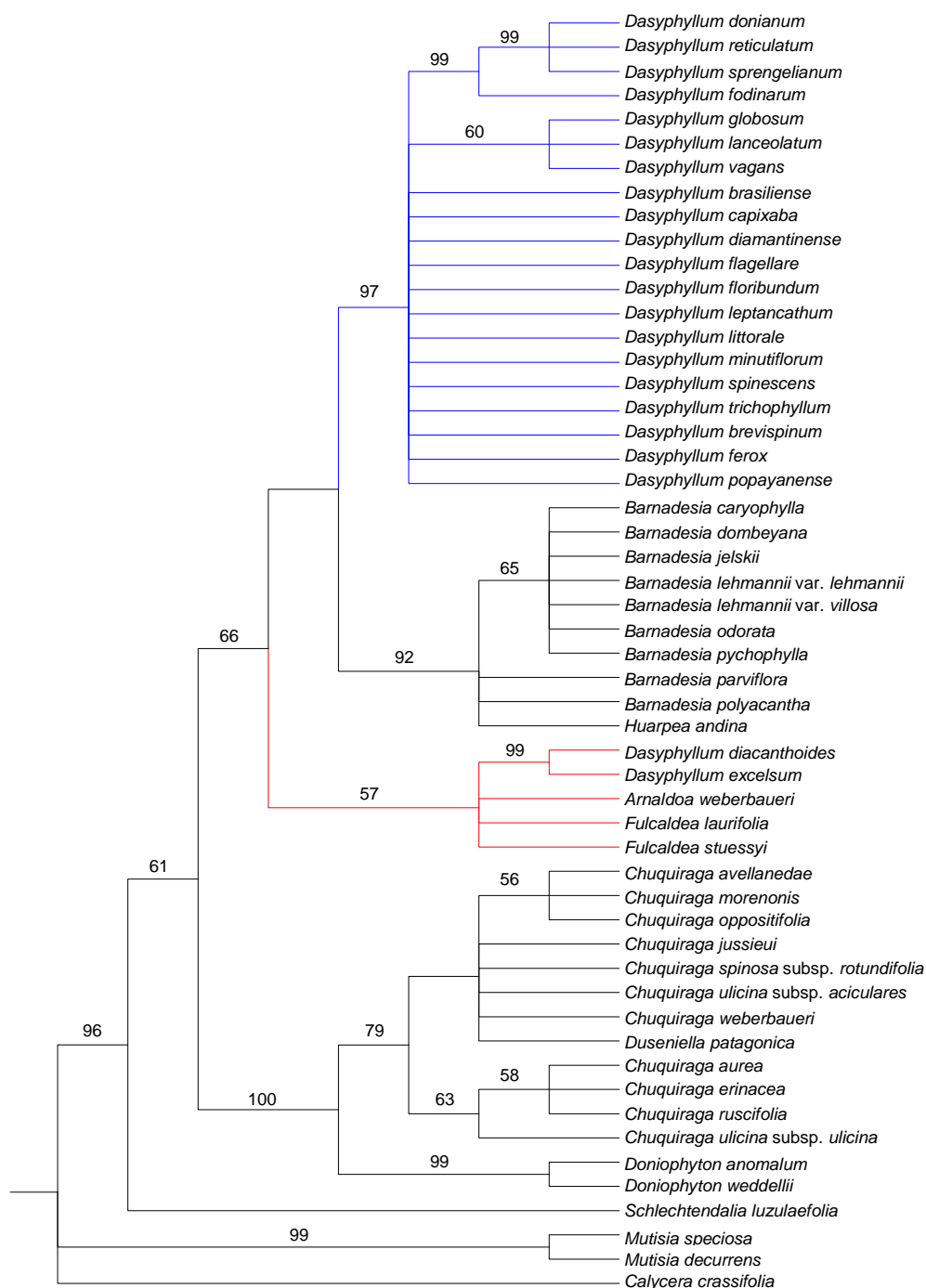
**Figura 6.** Árvore de consenso de maioria obtida da análise de parcimônia baseada na região *psbA-trnH* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso de maioria. Destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.



**Figura 7.** Árvore de consenso estrito obtida da análise de parcimônia baseada na região ITS para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso estrito. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.

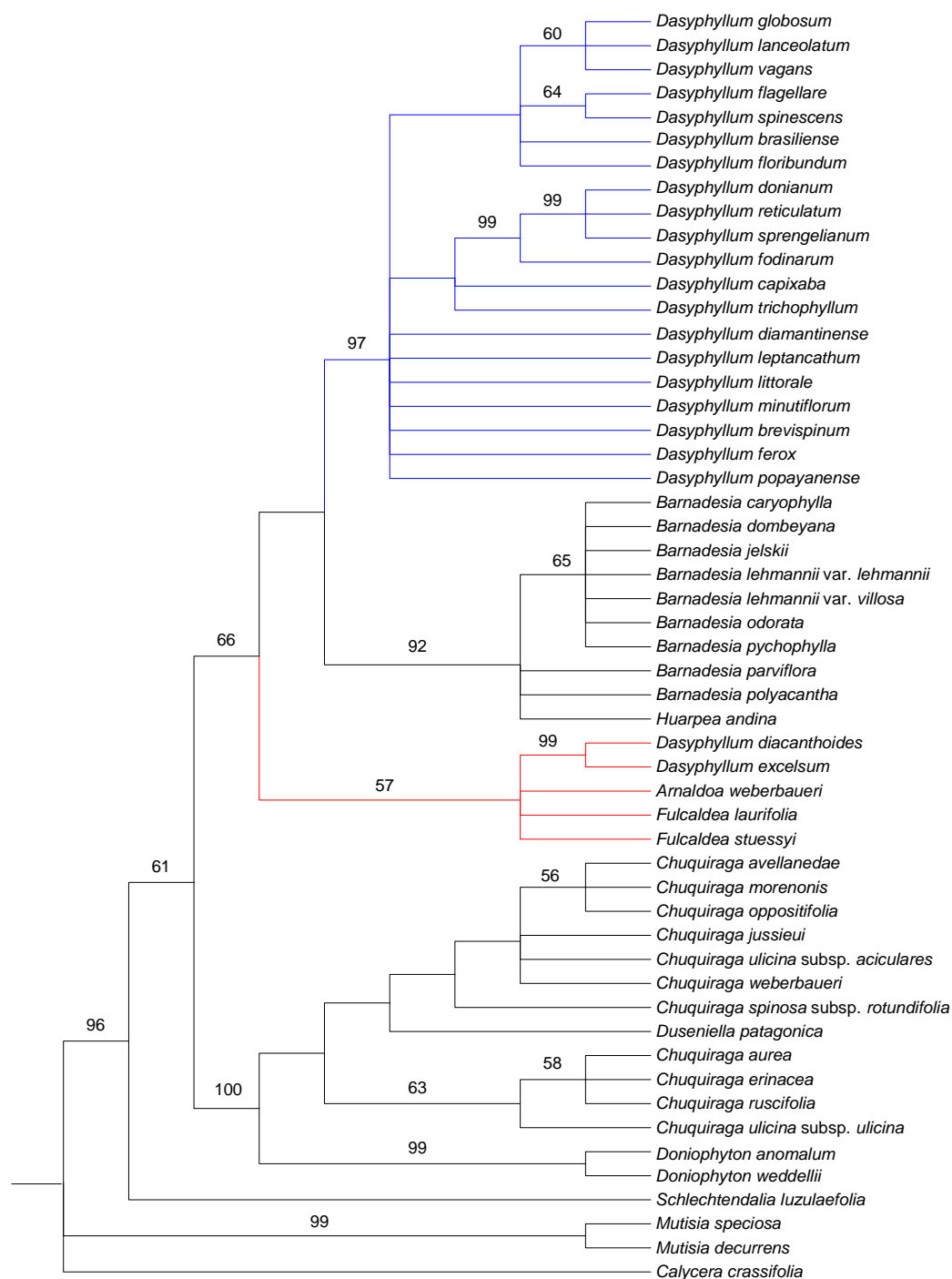


**Figura 8.** Árvore de consenso de maioria obtida da análise de parcimônia baseada na região ITS para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso de maioria. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum* s.s., destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.

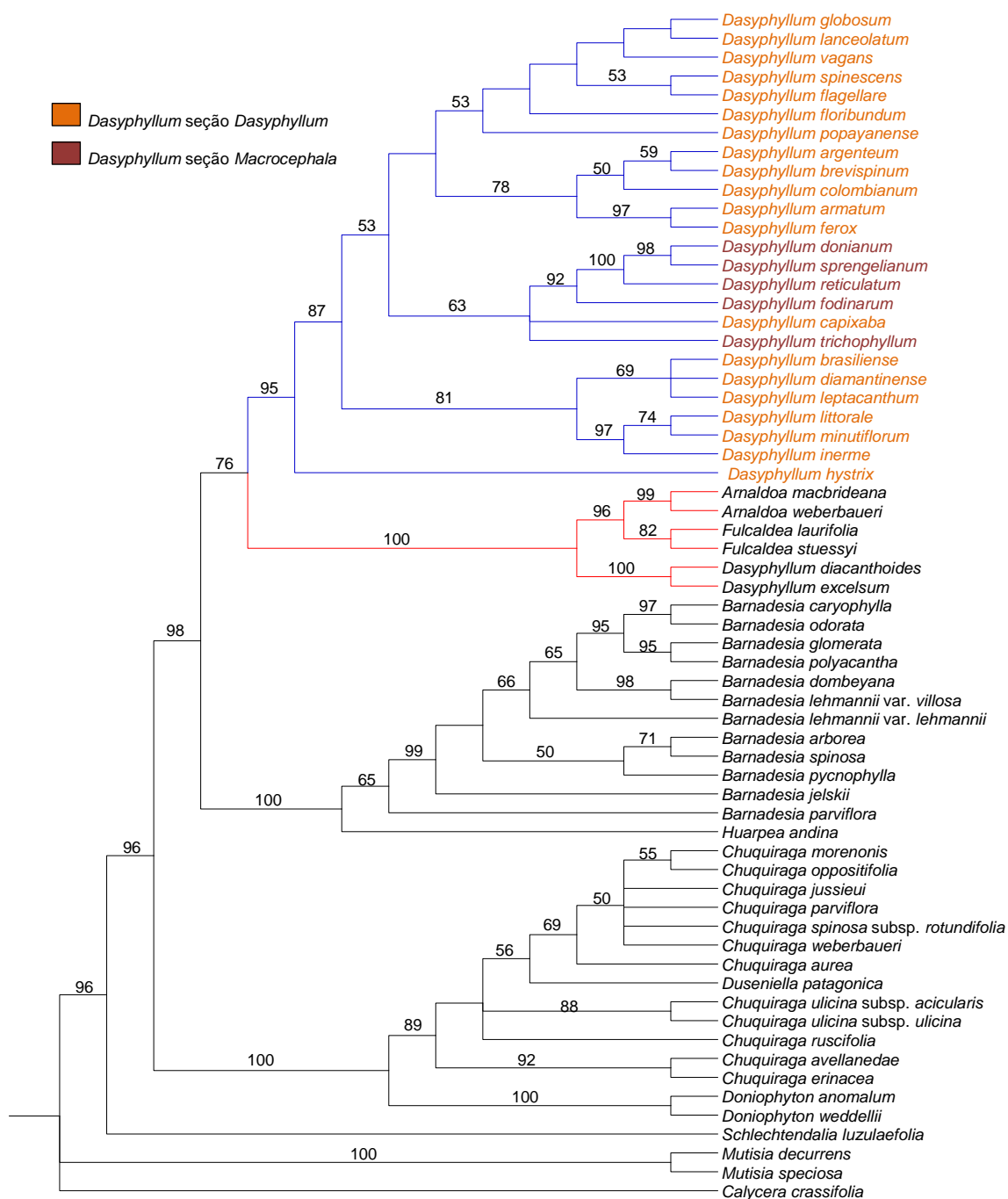


**Figura 9.** Árvore de consenso estrito obtida da análise de parcimônia combinada entre as regiões *trnL-trnF* e *psbA-trnH* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso estrito. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum* s.s., destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.

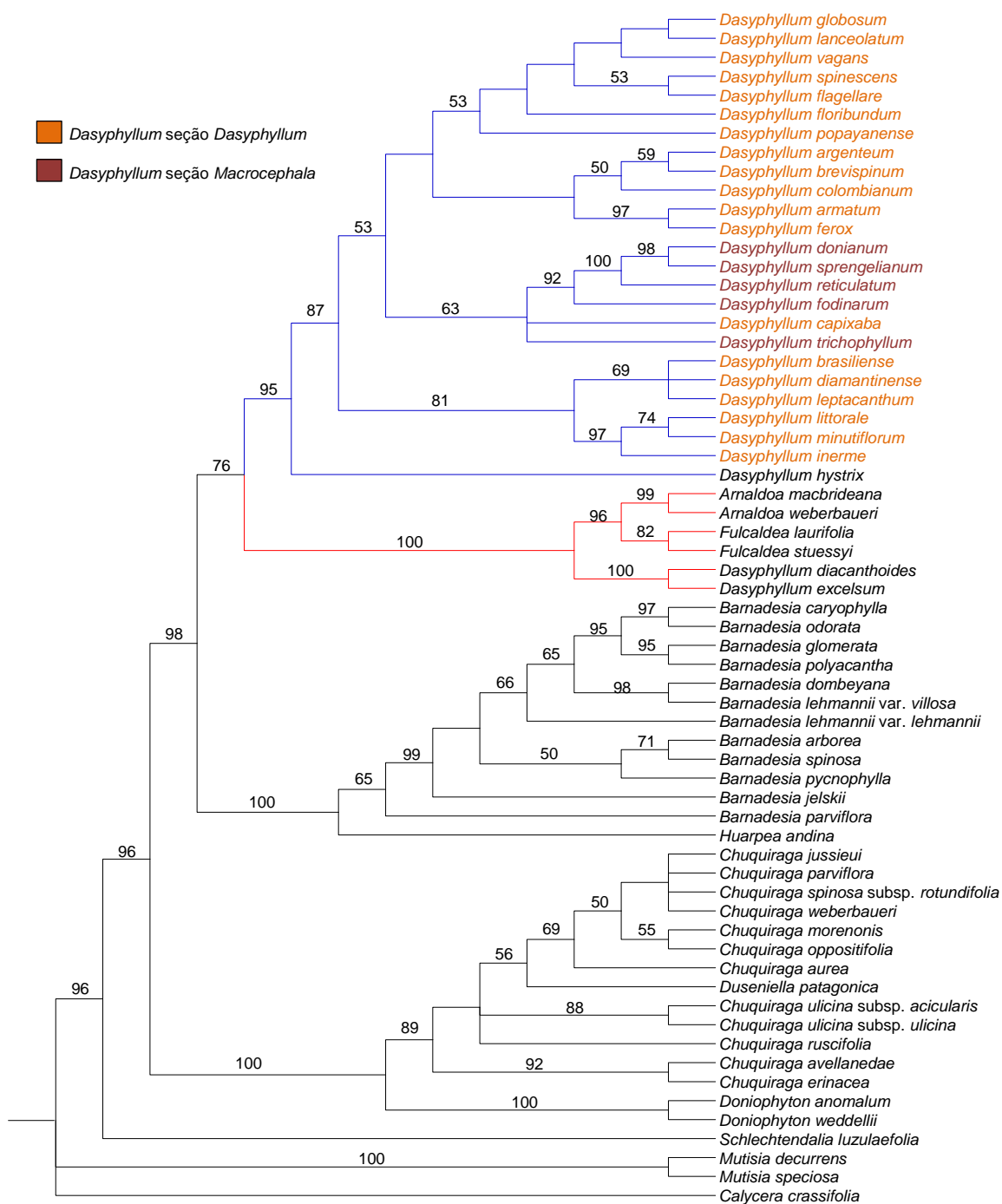




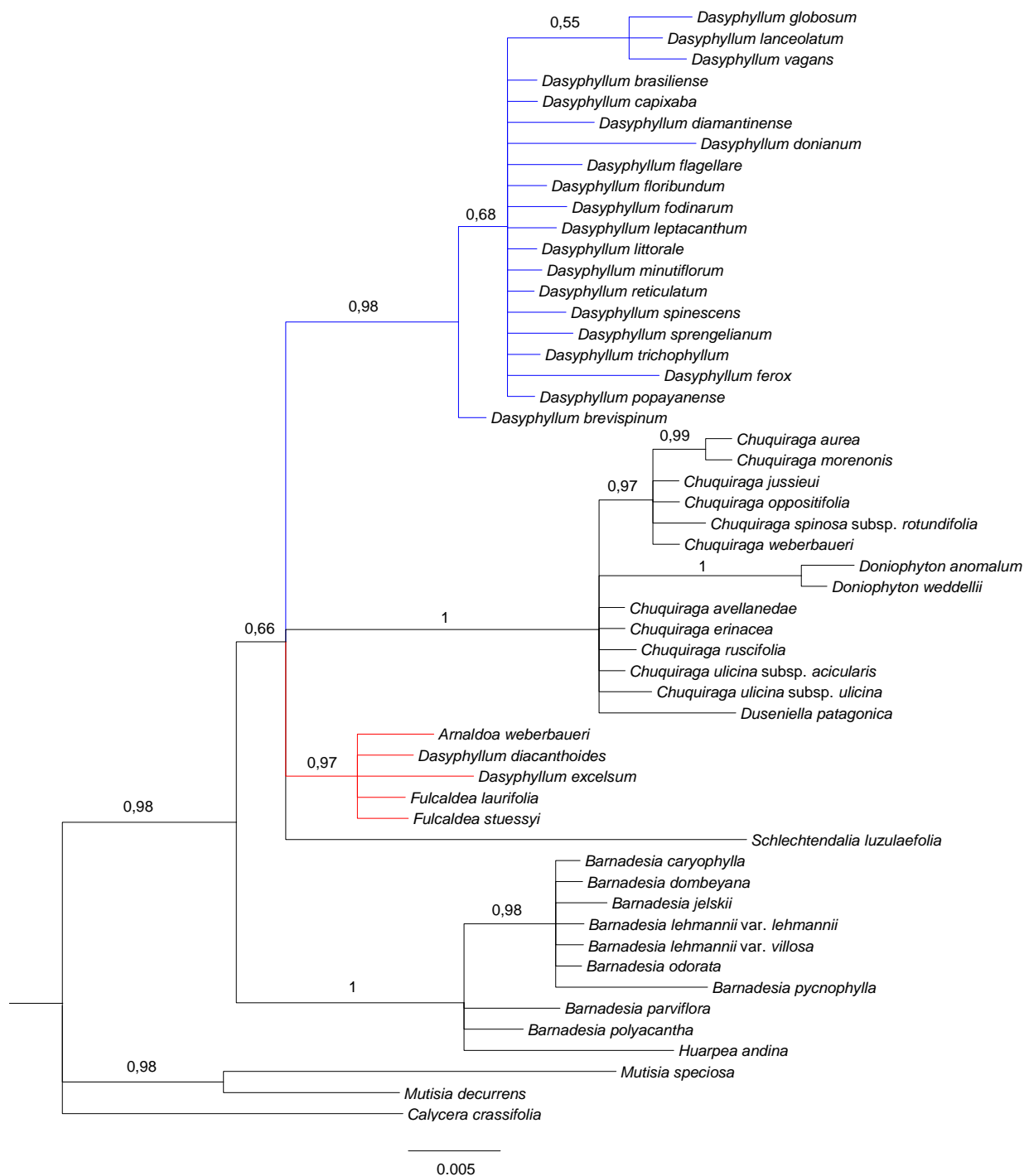
**Figura 10.** Árvore de consenso de maioria obtida da análise de parcimônia combinada entre as regiões *trnL-trnF* e *psbA-trnH* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso de maioria. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum* s.s., destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.



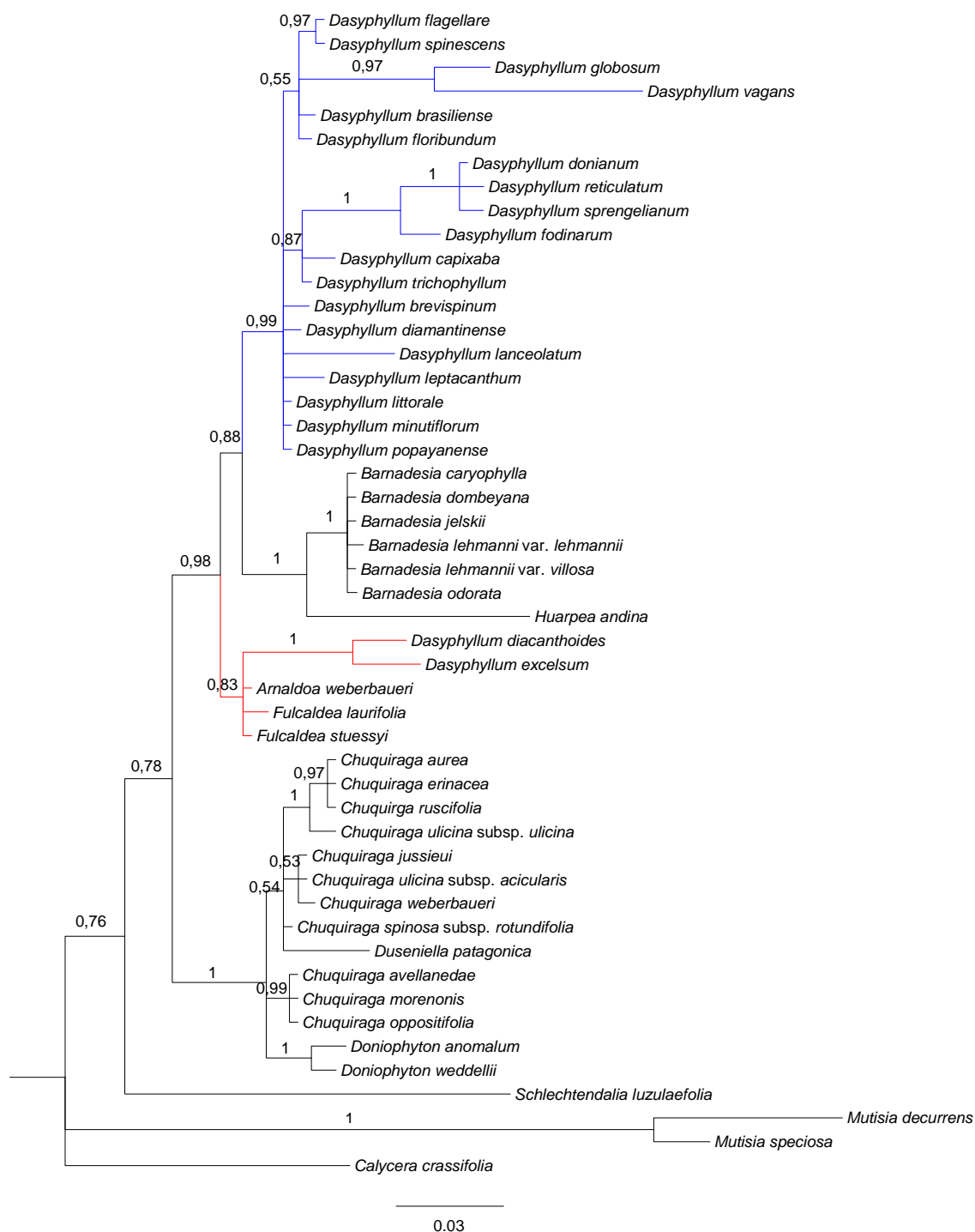
**Figura 11.** Árvore de consenso estrito obtida da análise de parcimônia combinada entre as regiões *trnL-trnF*, *psbA-trnH* e ITS para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso estrito. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum* s.s., destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.



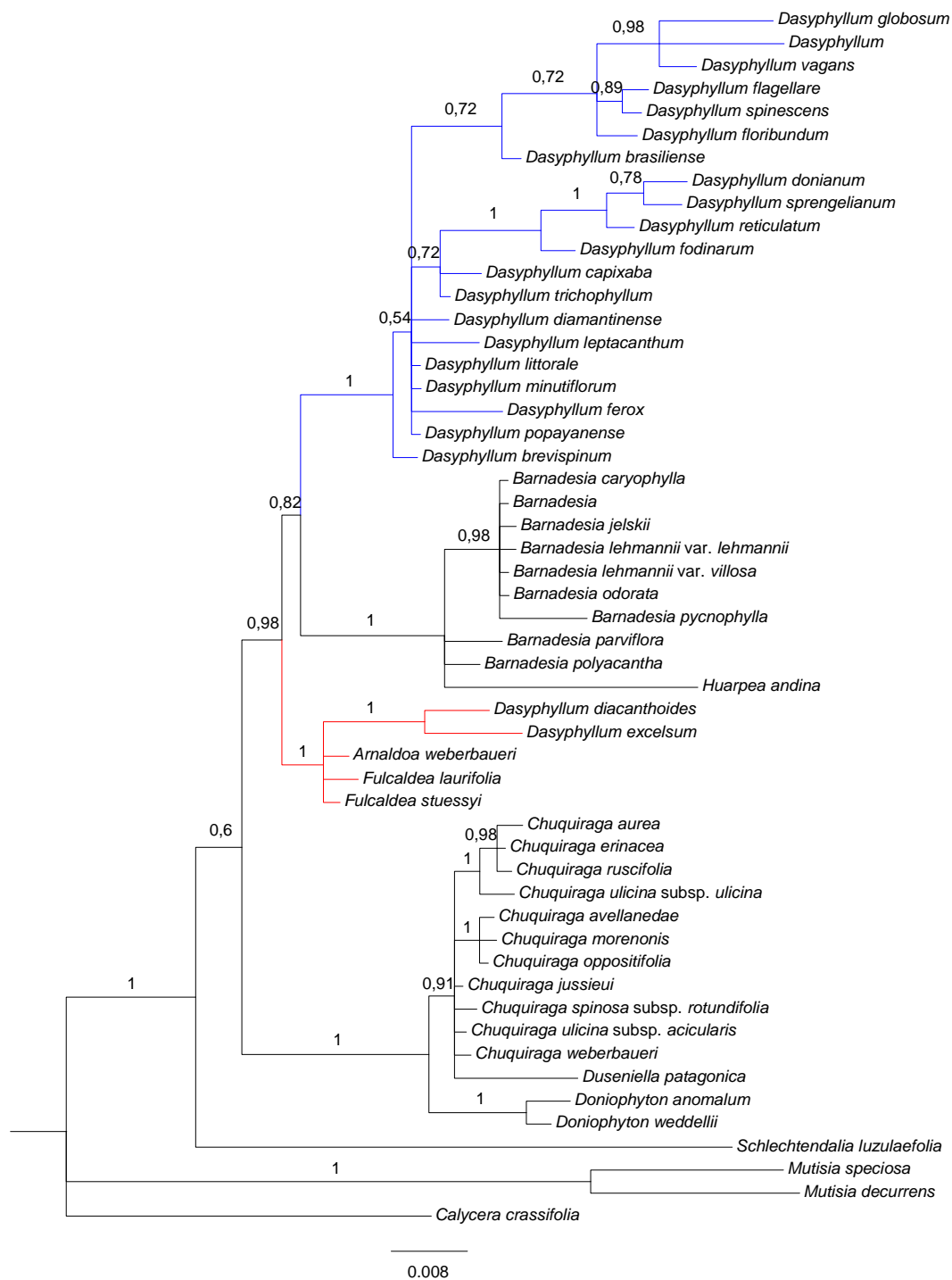
**Figura 12.** Árvore de consenso de maioria obtida da análise de parcimônia combinada entre as regiões *trnL-trnF*, *psbA-trnH* e ITS para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam valores de bootstrap acima de 50%, concordantes com a análise de consenso de maioria. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum* s.s., destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.



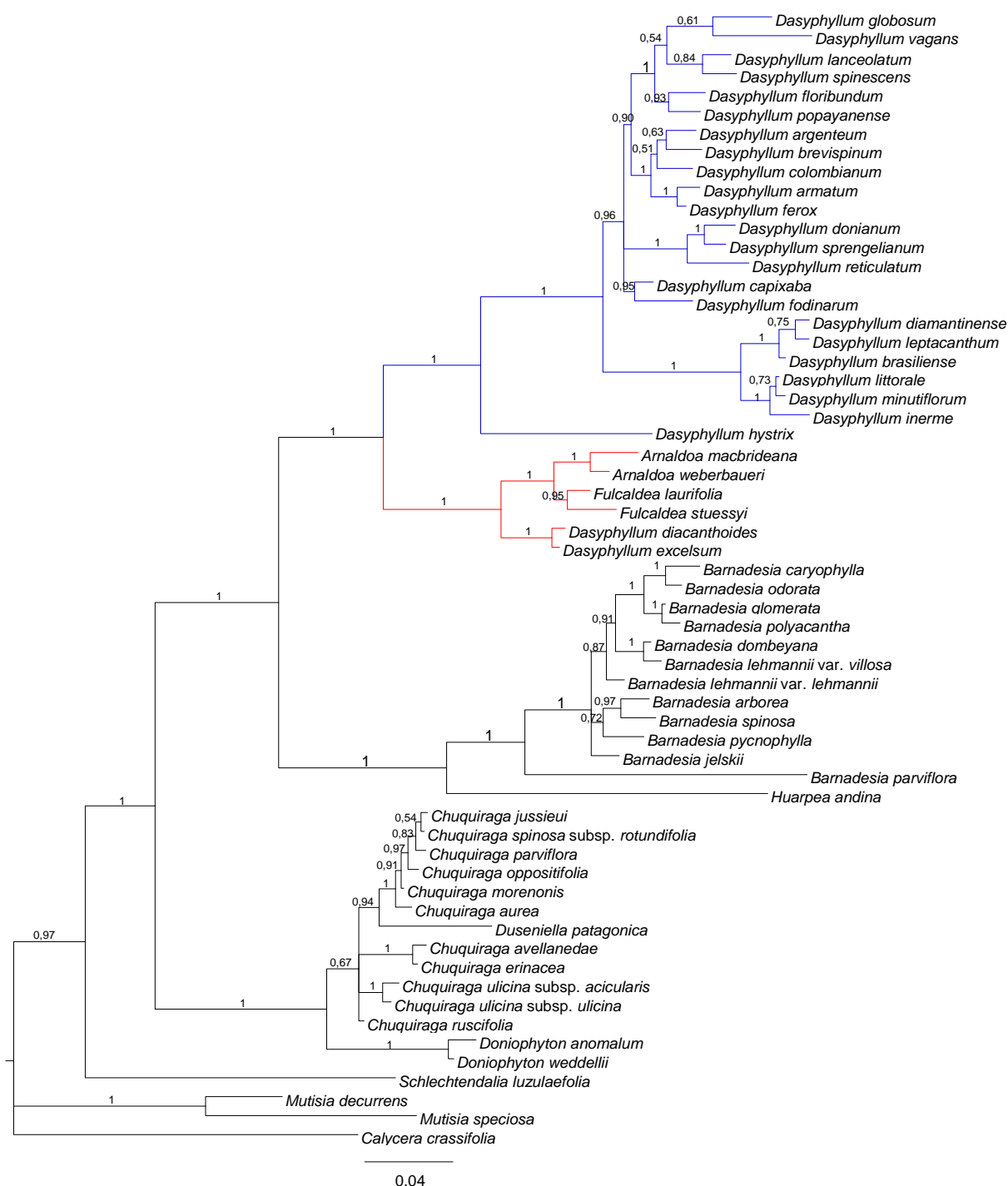
**Figura 13.** Filograma obtido da análise Bayesiana baseada na região *trnL-trnF* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam probabilidades posteriores acima de 50%. A escala indica o número de substituições por sítio. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum s.s.*, destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.



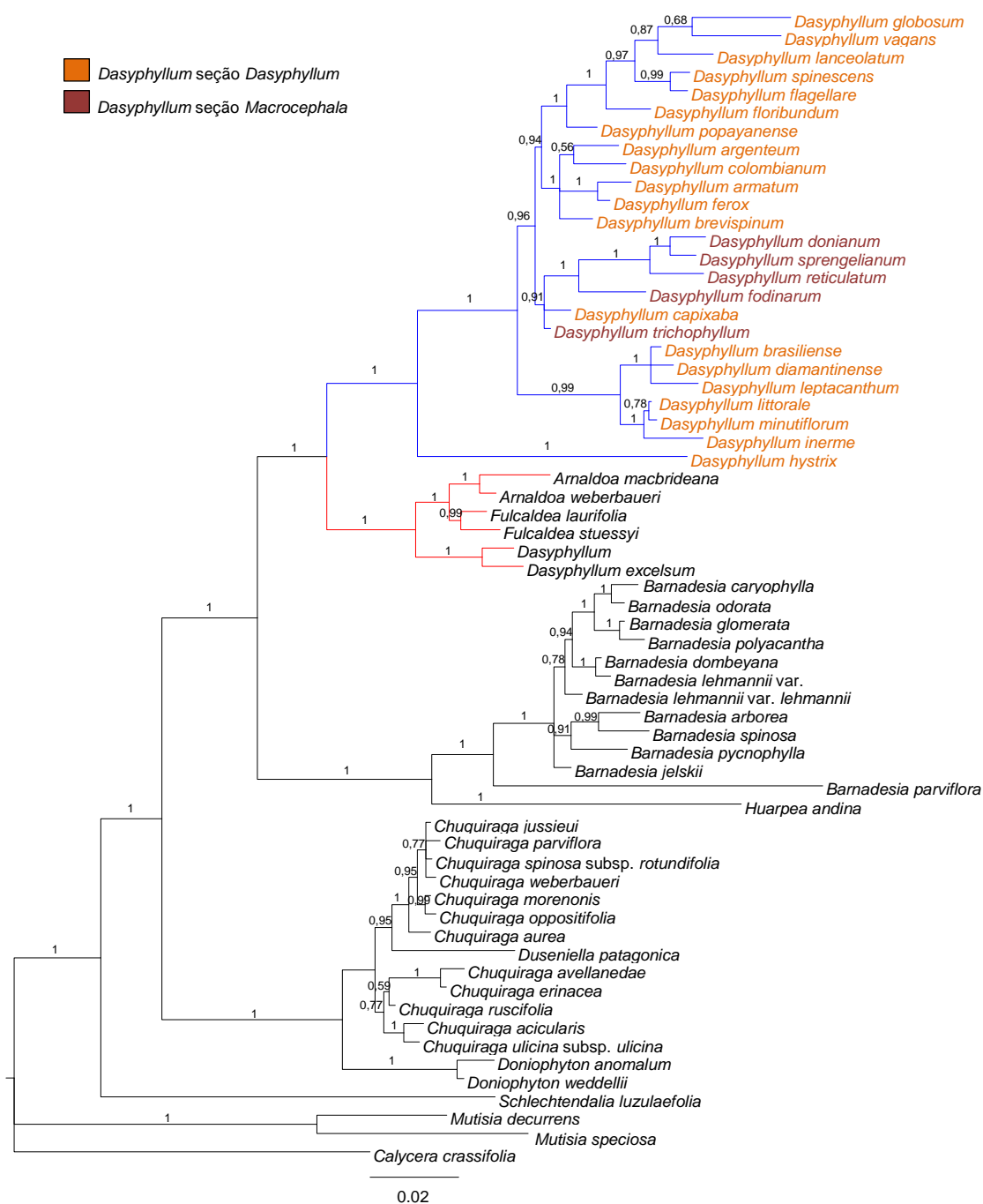
**Figura 14.** Filograma obtido da análise Bayesiana baseada na região *psbA-trnH* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam probabilidades posteriores acima de 50%. A escala indica o número de substituições por sítio. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum* s.s., destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.



**Figura 15.** Filograma obtido da análise Bayesiana combinada entre as regiões *trnL-trnF* e *psbA-trnH* para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam probabilidades posteriores acima de 50%. A escala indica o número de substituições por sítio. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum* s.s., destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.

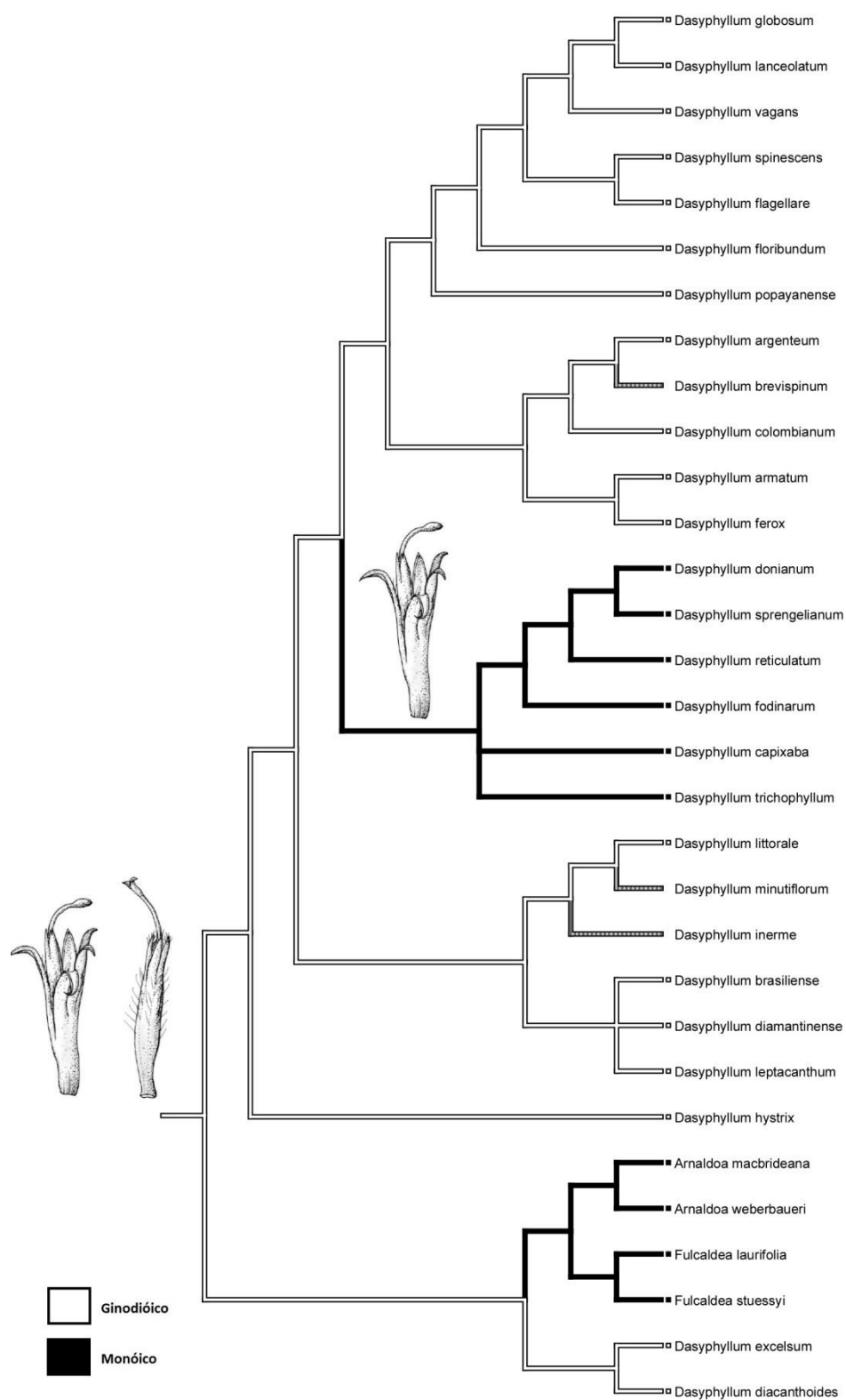


**Figura 16.** Filograma obtido da análise Bayesiana baseada na região ITS para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam probabilidades posteriores acima de 50%. A escala indica o número de substituições por sítio. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum* s.s., destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.

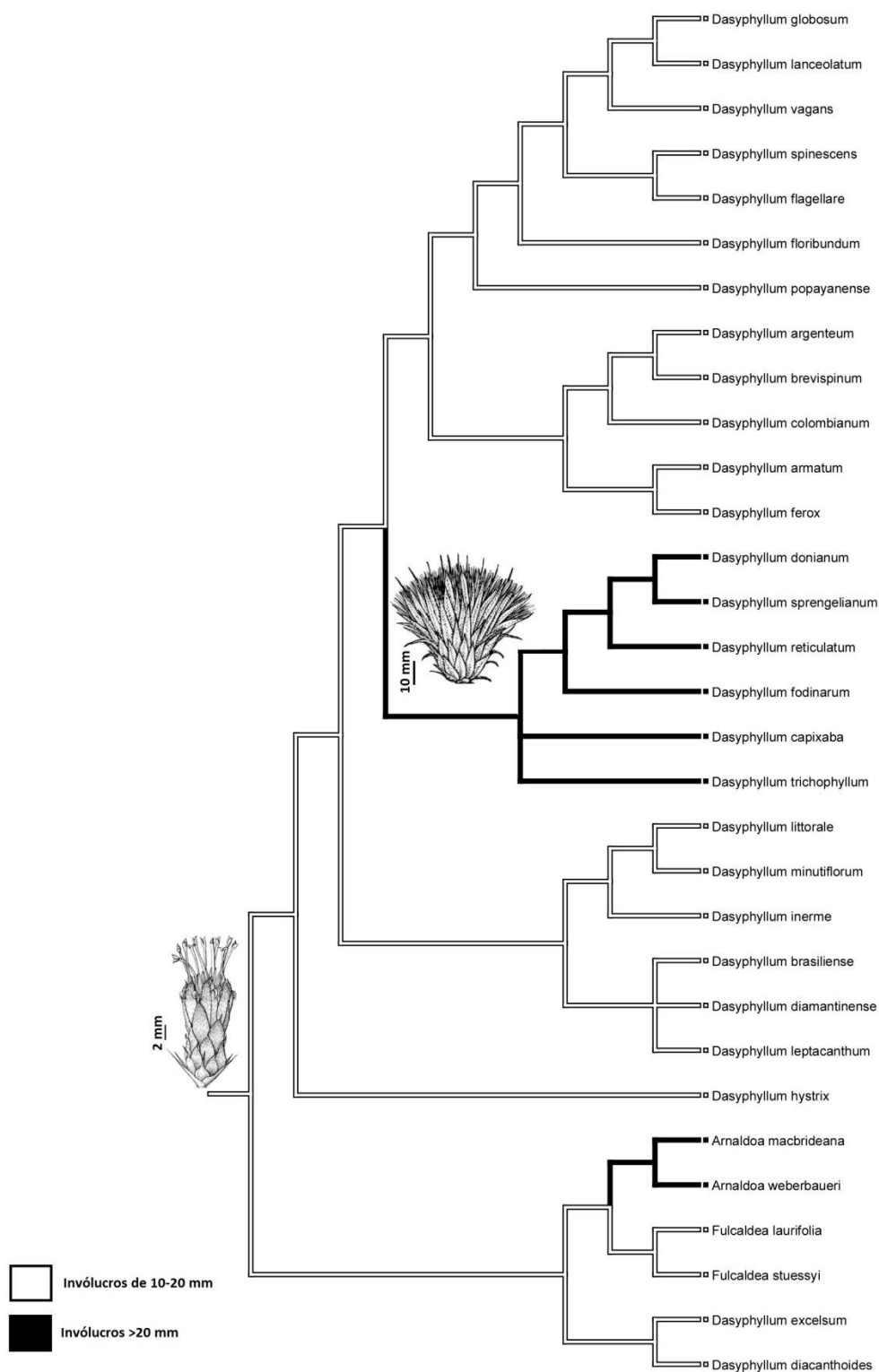


**Figura 17.** Filograma obtido da análise Bayesiana combinada entre as regiões *trnL-trnF*, *psbA-trnH* e ITS para a subfamília Barnadesioideae. Números acima dos ramos indicam probabilidades posteriores acima de 50%. A escala indica o número de substituições por sítio. Destaque em azul para o clado contendo as espécies de *Dasyphyllum* s.s., destaque em vermelho para o clado contendo as espécies *Dasyphyllum diacanthoides* e *Dasyphyllum excelsum*.

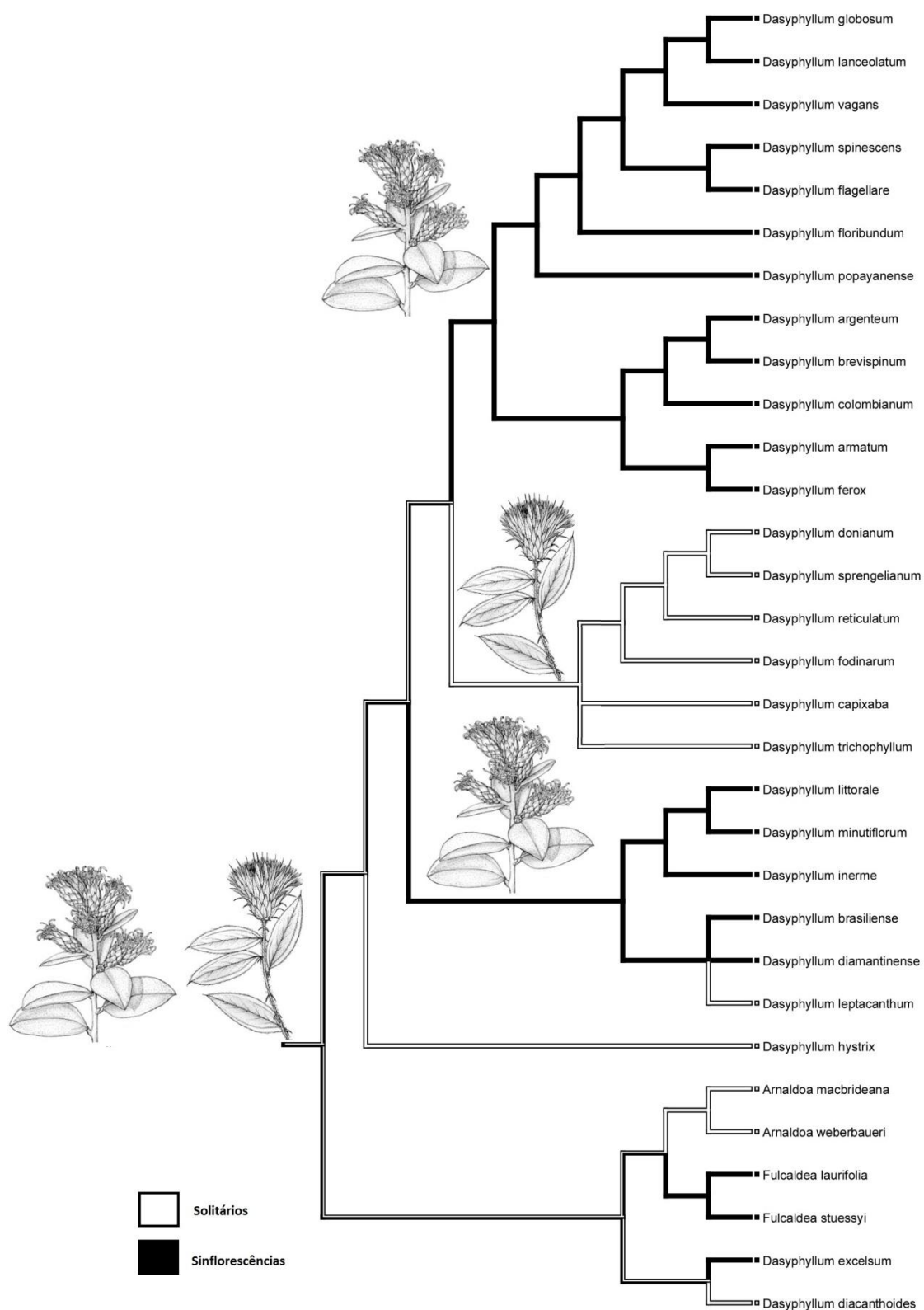




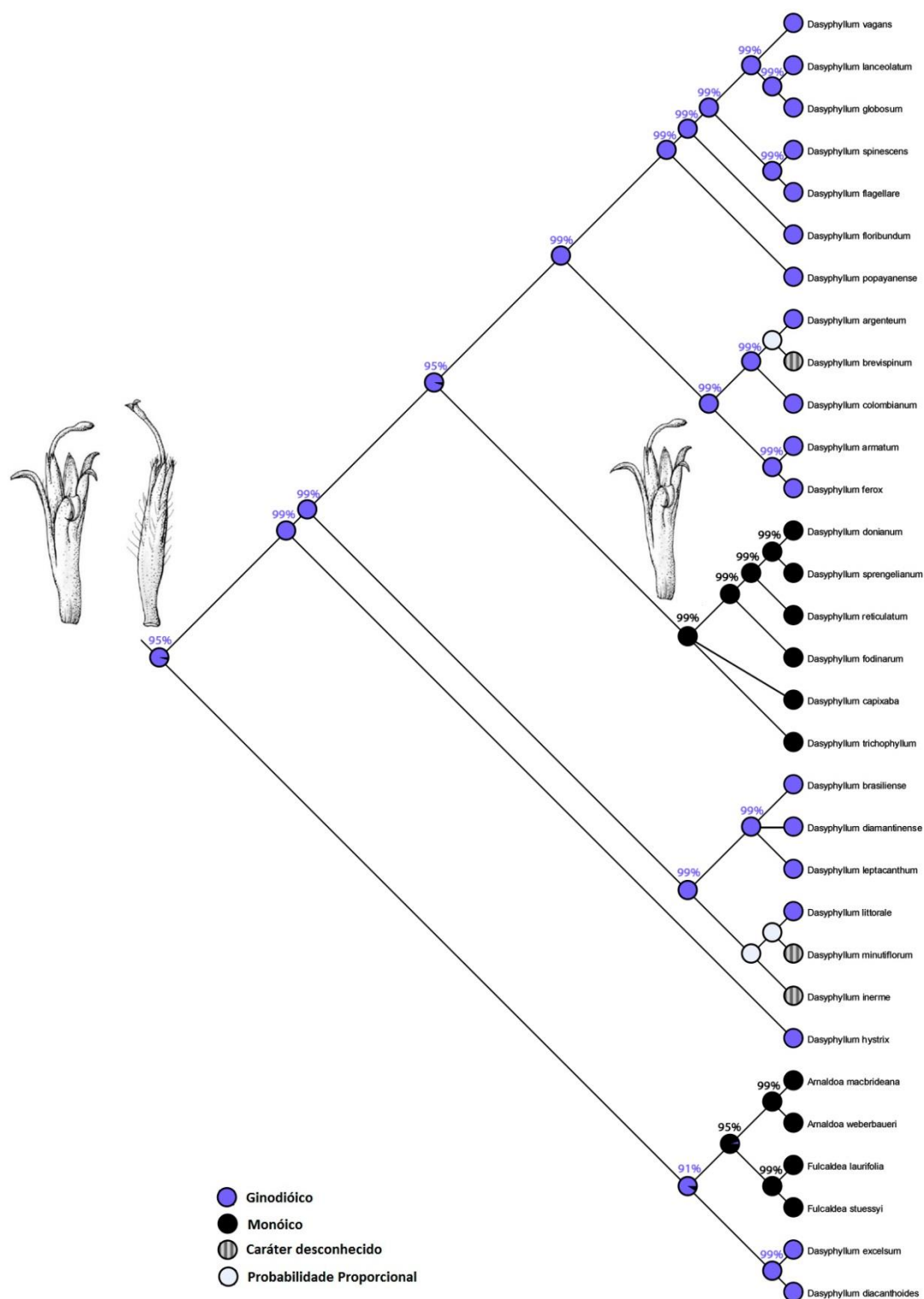
**Figura 18.** Análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral obtidas por parcimônia mostrando a evolução do caráter 1-sexualidade, baseada na análise de consenso estrito da figura 11. Ilustrações deste caráter extraídos de Saavedra (2011).



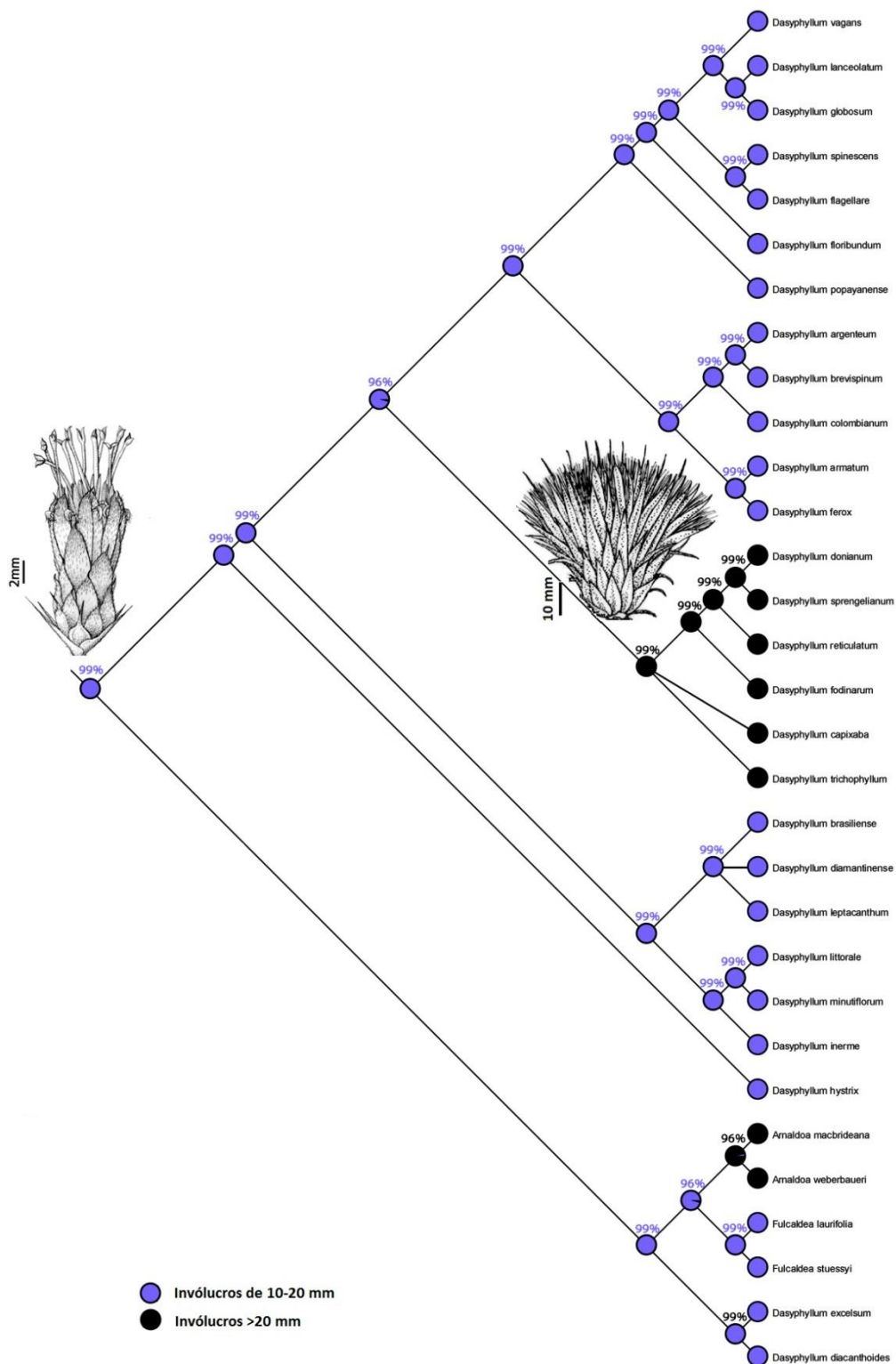
**Figura 19.** Análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral obtidas por parcimônia mostrando a evolução do caráter 2-comprimento dos involúcros, baseada na análise de consenso estrito da figura 11. Ilustrações deste caráter extraídos de Saavedra (2011).



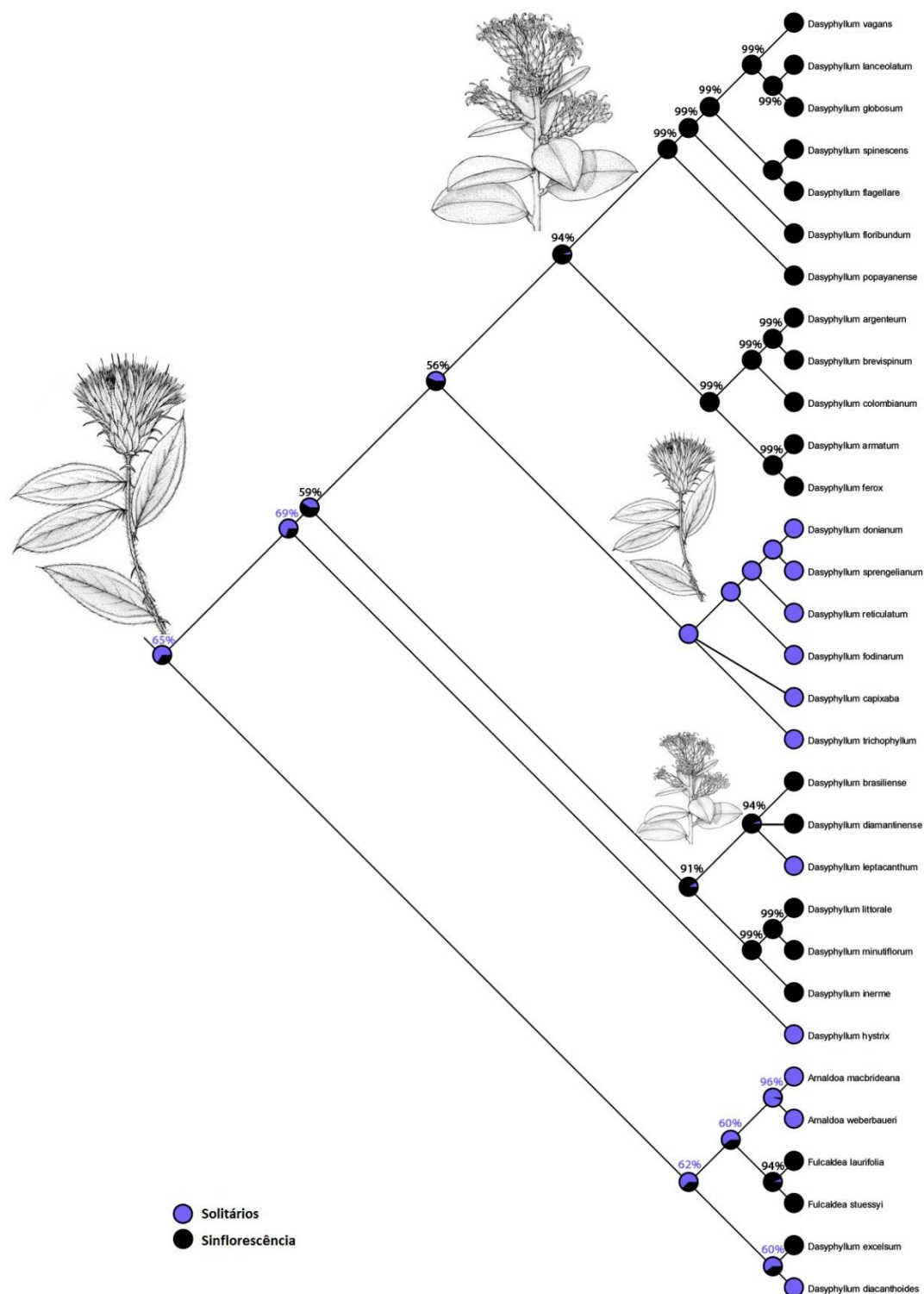
**Figura 20.** Análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral obtidas por parcimônia mostrando a evolução do caráter 3-disposição nos ramos, baseada na análise de consenso estrito da figura 11. Ilustrações deste caráter extraídos de Saavedra (2011).



**Figura 21.** Análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral obtidas por máxima verossimilhança mostrando a evolução do caráter 1-sexualidade, baseada na análise de consenso estrito da figura 11. As porcentagens indicam probabilidades. Ilustrações deste caráter extraídos de Saavedra (2011).



**Figura 22.** Análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral obtidas por máxima verossimilhança mostrando a evolução do caráter 2-comprimento dos invólucros, baseada na análise de consenso estrito da figura 11. As porcentagens indicam probabilidades. Ilustrações deste caráter extraídos de Saavedra (2011).



**Figura 23.** Análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral obtidas por máxima verossimilhança mostrando a evolução do caráter 3-disposição nos ramos, baseada na análise de consenso estrito da figura 11. As porcentagens indicam probabilidades. Ilustrações deste caráter extraídos de Saavedra (2011).

## Discussão

### 1. Relações filogenéticas de Barnadesioideae

Os resultados obtidos nas análises filogenéticas no presente estudo corroboram algumas relações intergenéricas demonstradas em estudos prévios para Barnadesioideae. *Barnadesia* e *Huarpea* são um grupo irmão e corroboram todas as hipóteses filogenéticas publicadas (Bremer, 1994; Stuessy & al., 1996; Urtubey, 1999; Gustafsson & al., 2001; Urtubey & Stuessy, 2001; Gruenstaeudl & al., 2009; Funk & Rock, 2011; Padin & al., 2015). Este clado é sustentado por pólen psilolofado e bases das anteras decurrentes ou curtamente sagitadas (Urtubey, 1999). Em relação à classificação infragenérica de *Barnadesia*, as variedades de *B. lehmanni* não formam um grupo monofilético, sendo necessários mais estudos taxonômicos e sistemáticos a cerca de suas variedades para a elucidação das relações filogenéticas.

*Chuquiraga*, *Doniophyton* e *Duseniella* formam um grupo monofilético bem sustentado (> 96% BS, 100% PP). Estes resultados corroboram análises filogenéticas baseadas em dados morfológicos (Stuessy & al., 1996; Urtubey & Stuessy, 2001; Ezcurra, 2002), e dados moleculares (Gustafsson & al., 2001; Gruenstaeudl & al., 2009; Padin & al., 2015). Este clado é sustentado por pólen sem depressões intercolpares com exina columelada granular (Urtubey & Telléria, 1998), apêndices basais das anteras longamente caudadas e por habitar áreas xeromórficas no Sul dos Andes e Patagônia (Stuessy & al., 1996; Stuessy & Urtubey, 2001; Stuessy & al., 2009; Padin & al., 2015).

Apesar de *Doniophyton* e *Duseniella* serem propostos como gêneros distintos e relacionados filogeneticamente a *Chuquiraga*, análises filogenéticas prévias demonstram que o posicionamento de *Doniophyton* (Ezcurra, 2002; Gruenstaeudl & al., 2009; Padin & al., 2015) ou de *Duseniella* (Ezcurra, 2002) tornam *Chuquiraga* parafilético. O presente trabalho corrobora a hipótese de parafilía de *Chuquiraga* devido ao posicionamento de *D. patagonica* (Figs. 5-8, 14, 16, 17).

Recentemente, Padin & al. (2015), publicaram a análise filogenética molecular mais abrangente para *Chuquiraga*, utilizando-se 20 das 23 espécies *sensu* Ezcurra (1987). Diante dos resultados inclusivos em relação à monofilia de *Chuquiraga*, Padin

& al. (2015) sugeriram que mais estudos morfológicos deveriam ser realizados a fim de propor uma nova circunscrição, indicando que *Doniophyton* e *Duseniella* podem vir a ser sinonimizados em *Chuquiraga*.

Baseada no princípio de prioridade de publicação estabelecida pelo Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Fungos e Plantas (McNeill & al., 2012), e a fim de manter uma classificação que reflita apenas grupos naturais, mudanças nomenclaturais em *D. patagonica* deverão ser realizadas. Entretanto, neste estudo não foi possível avaliar as características morfológicas de *Duseniella* bem como de *Chuquiraga*, devido à escassez de coletas de *D. patagonica* e de vouchers andinos nos herbários brasileiros. Desta forma, em um futuro próximo serão realizadas visitas a herbários internacionais para um estudo morfológico aprofundado a cerca destas espécies, visando mudanças nomenclaturais.

Corroborando hipóteses filogenéticas prévias baseadas em dados moleculares (Gustafsson & al., 2001; Gruenstaeudl & al., 2009; Funk & Rock 2011; Padín & al., 2015), *D. excelsum* e *D. diacanthoides* emergem em um clado como grupo irmão de *Fulcaldea* e *Arnaldoa*, e distante filogeneticamente das demais espécies de *Dasyphyllum*, sendo necessária a sua recircunscrição. Para maiores detalhes sobre a recircunscrição de *Dasyphyllum*, ver o tópico 2 da discussão.

O posicionamento de *Schlechtendalia luzulaefolia* Less. permanece incerto. *S. luzulaefolia* emerge como grupo irmão de toda a subfamília, corroborando hipóteses filogenéticas prévias (Stuessy & al., 1996; Urtubey & Stuessy, 2001; Gruenstaeudl & al., 2009; Saavedra, 2011, Padin & al., 2015). Entretanto, para a região *trnL-trnF*, esta espécie emerge como grupo irmão do clado contendo os gêneros *Chuquiraga*, *Doniophyton* e *Duseniella*. Estes resultados são parcialmente sustentados por hipóteses prévias (Bremer, 1994; Gustaffson & al., 2001; Padin & al., 2015). Segundo Gruenstaeudl & al. (2009), *S. luzulaefolia* emerge em diferentes relações de parentesco dependendo da região plastidial analisada provavelmente devido à atração dos ramos longos. Hipóteses filogenéticas envolvendo mais dados (outras regiões do genoma; dados polínicos; ontológicos; etc) são necessárias para a elucidação das relações filogenéticas de *S. luzulaefolia*.



## 2. Relações filogenéticas de *Dasyphyllum*

Um dos objetivos do presente trabalho foi ampliar o número de terminais para *Dasyphyllum* a fim de avaliar a sua monofilia bem como de suas seções perante a classificação proposta por Saavedra (2011). As análises filogenéticas no presente trabalho, (com exceção da análise de parcimônia para a região *psbA-trnH*, Figs. 5 e 6), corroboraram a hipótese que *Dasyphyllum* não é um grupo monofilético (Figs. 3, 4, 7-17), pelo posicionamento de *D. excelsum* e *D. diacanthoides* em um clado como grupo irmão de *Fulcaldea* e *Arnaldoa* com sustentação > 57 de bootstrap (BS) e > 87 de probabilidade posterior (PP) e distante filogeneticamente das outras espécies do gênero. Estes resultados são sustentados por análises filogenéticas prévias baseadas em dados moleculares e combinadas (Gustaffson & al., 2001; Gruenstaeudl & al., 2009; Funk & Rock, 2011; Saavedra, 2011, Padin & al., 2015) e contrapõem os resultados de análises morfológicas (Urtubey & Stuessy, 2001; Saavedra, 2011).

As análises filogenéticas que possuem resolução para o clado *Arnaldoa*, *Fulcaldea*, *Dasyphyllum excelsum* e *D. diacanthoides*, demonstram que esses grupos são monofiléticos e bem sustentados. Morfológicamente são bem demarcados, distintos e nunca foram propostos como uma unidade taxonômica (Tab. 05). Polén parcialmente cavado, uma camada de exina (Urtubey & Tellería, 1998; Funk & Roque, 2011) e a presença de catafilos na base dos ramos são sinapomorfias que sustentam este clado.

Na classificação infragênerica proposta por Cabrera (1959), *Dasyphyllum* subgênero *Archidasphyllum* é composto por duas espécies arbóreas: *D. excelsum* e *D. diacanthoides*. Este subgênero apresenta como caracteres diagnósticos folhas peninervadas e anteras com apêndice conectival obtuso ou ligeiramente emarginado. Além disso, geograficamente, os subgêneros propostos por Cabrera (1959), possuem uma distribuição disjunta, *Dasyphyllum* subgênero *Archidasphyllum* é endêmico do centro do Chile e zonas limítrofes da Argentina, enquanto que o subgênero *Dasyphyllum* é distribuído pelas montanhas e planaltos no Brasil, pelo Paraguai, e por todo o noroeste da Argentina e nas vertentes ocidentais dos Andes, desde a Colômbia até a Argentina.

Diante dos resultados inferidos das análises filogenéticas no presente estudo e a fim de manter uma classificação que reflita apenas grupos naturais, é evidente que se faz necessário a recircunscrição do gênero. *Dasyphyllum argenteum* é a espécie tipo de do gênero e emerge em um clado considerado por este trabalho como *Dasyphyllum sensu stricto* (Figs. 7-10, 16 e 17), portanto o nome *Dasyphyllum* deve permanecer ligado a este clado. Sendo assim, mudanças nomeclaturais devem ser realizadas em *D. diacanthoides* e *D. excelsum*. Neste trabalho, *Dasyphyllum* subgênero *Archidasyphyllum* (Cabrera, 1959) é proposto em um novo status, baseado nos artigos 6.10 e 41.2 do ICBN (McNeill, 2012). Além disso, neste trabalho apresentamos um tratamento taxônomico para *Archidasyphyllum* e combinações novas para *Dasyphyllum diacanthoides* e *D. excelsum*.

### Tratamento taxonômico

*Archidasyphyllum* (Cabrera) – Saavedra & P.L.Ferreira **stat. nov.**  $\equiv$  *Dasyphyllum* subgênero *Archidasyphyllum* Cabrera in Revista Mus. de La Plata, Secc. Bot., 9(38): 44. 1959. - Tipo: *Archidasyphyllum diacanthoides* (Less.) Saavedra & P.L.Ferreira

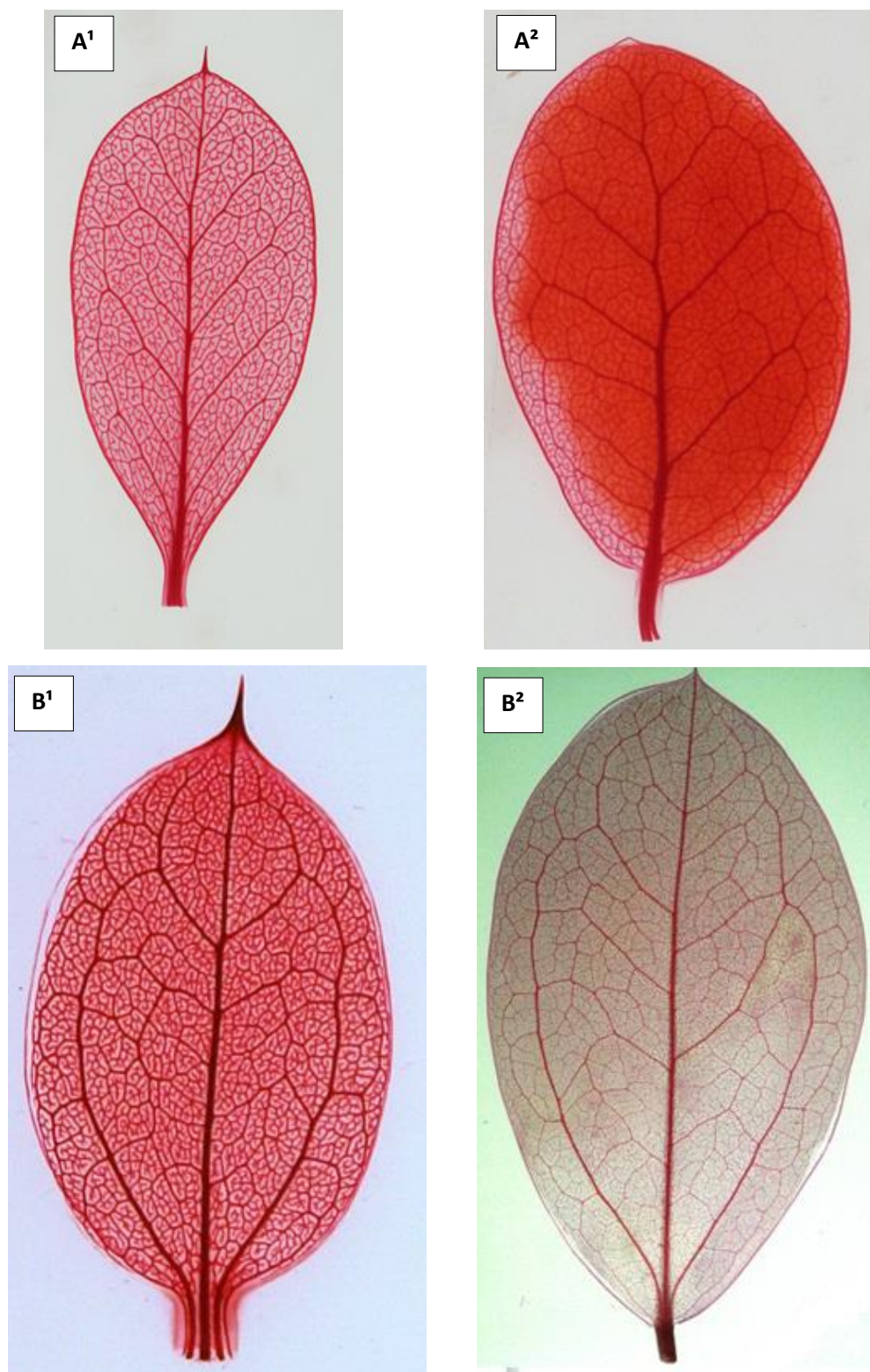
**Árvores**, ginodióicas, ramos castanhos ou cinéreos, eretos ou decumbentes, glabros ou hirtos, armados ou inermes, estriados, lenticelados, catafilos imbricados na base; espinhos duplos, retos, caducos. **Folhas** alternas espiraladas; coriáceas, glabras ou glabrescentes, subsésseis ou pecioladas; pecíolos glabros ou pilosos; lâmina elíptica, obovada a orbicular, ápice inerme, mucronado ou apiculado, eretos, margem inteira, plana, glabrescente, face abaxial glabra, face adaxial glabra a glabrescente, opaca ou brilhante, nervação pinada, broquidódroma. **Capítulos** homógamos, discóides, subsésseis, sésseis ou pedunculados, solitários ou em sinflorescências espiciformes. **Invólucro** campanulado; brácteas involucrais imbricadas, 3-4 seriadas, eretas, coriáceas a papiráceas, ápice mucronado ou apiculado, margem plana, ciliada. **Receptáculo** paleáceo; páleas lineares. **Flores** monóclinas ou pistiladas por atrofia do androceu; corola tubulosa, ligulada, sub-bilabiada ou bilabiada, tubo glabro em ambas as faces; lobos iguais ou desiguais, externamente serícea no ápice, face interna glabra a glabrescente; estames epipétalos, filetes retos, anteras calcaradas, apêndice apical inteiro, obtuso; estilete papiloso, glabro, ramos curtamente bilobados. **Cipselas** fusiformes, seríceas. **Papus** plumoso, persistente, 1-seriado.

**Etimologia:** *Archi* (grego) = Primeiro, Primitivo; *Dasyphyllum* = gênero pertencente à subfamília Barnadesioideae. O epíteto genérico se refere à proposição de Cabrera (1959) de que o subgênero *Archidasyphyllum*, pertencente ao gênero *Dasyphyllum* seria primitivo em relação ao subgênero *Dasyphyllum*, e que estes dois subgêneros derivariam os demais gêneros em Barnadesioideae.

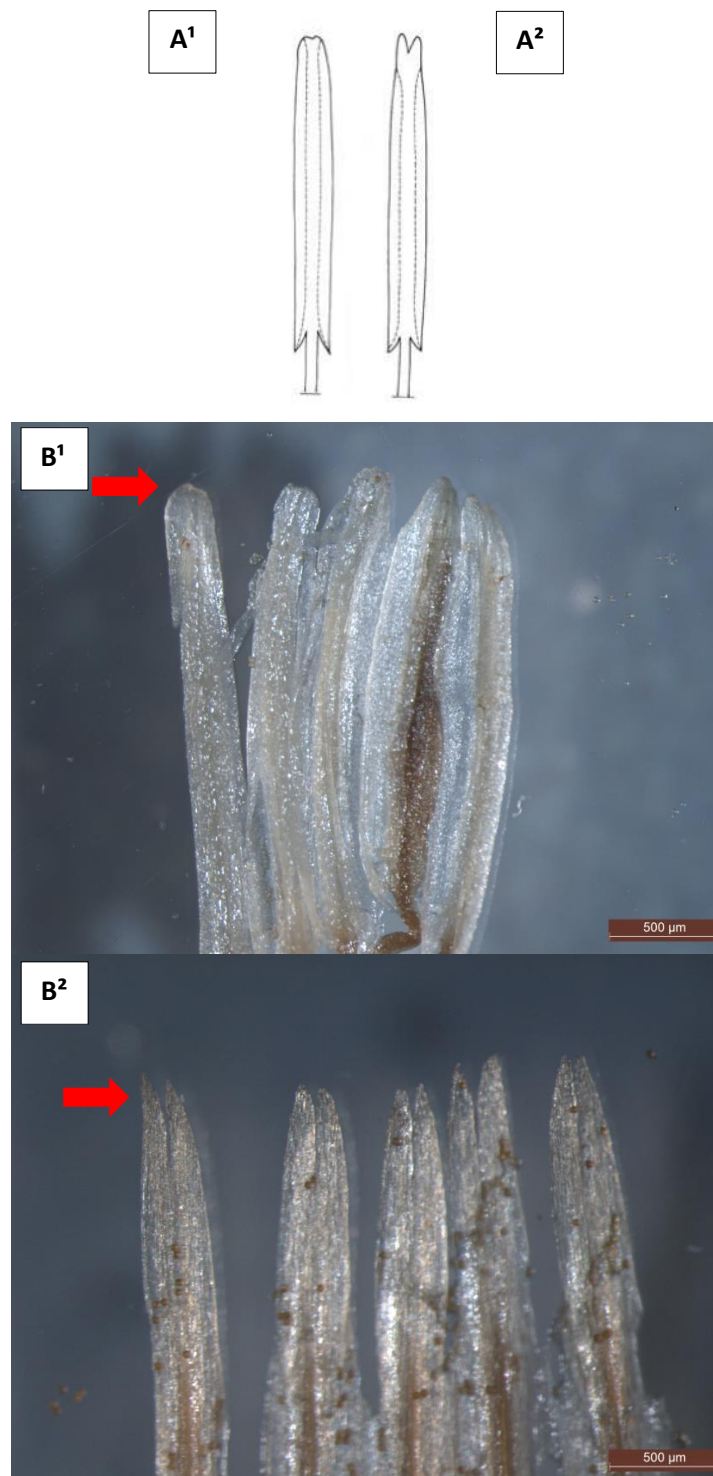
**Comentários:** *Archidasyphyllum* possui duas espécies, sendo distinguido de *Dasyphyllum* por possuir folhas com nervação pinada (Fig. 24) (*versus* nervação acródroma), apêndices apicais das anteras obtusos (Fig. 25) (*versus* bilobados). O gênero é endêmico do centro do Chile e zonas limítrofes da Argentina (Fig. 26).

**Chave de Identificação para as espécies de *Archidasyphyllum*:**

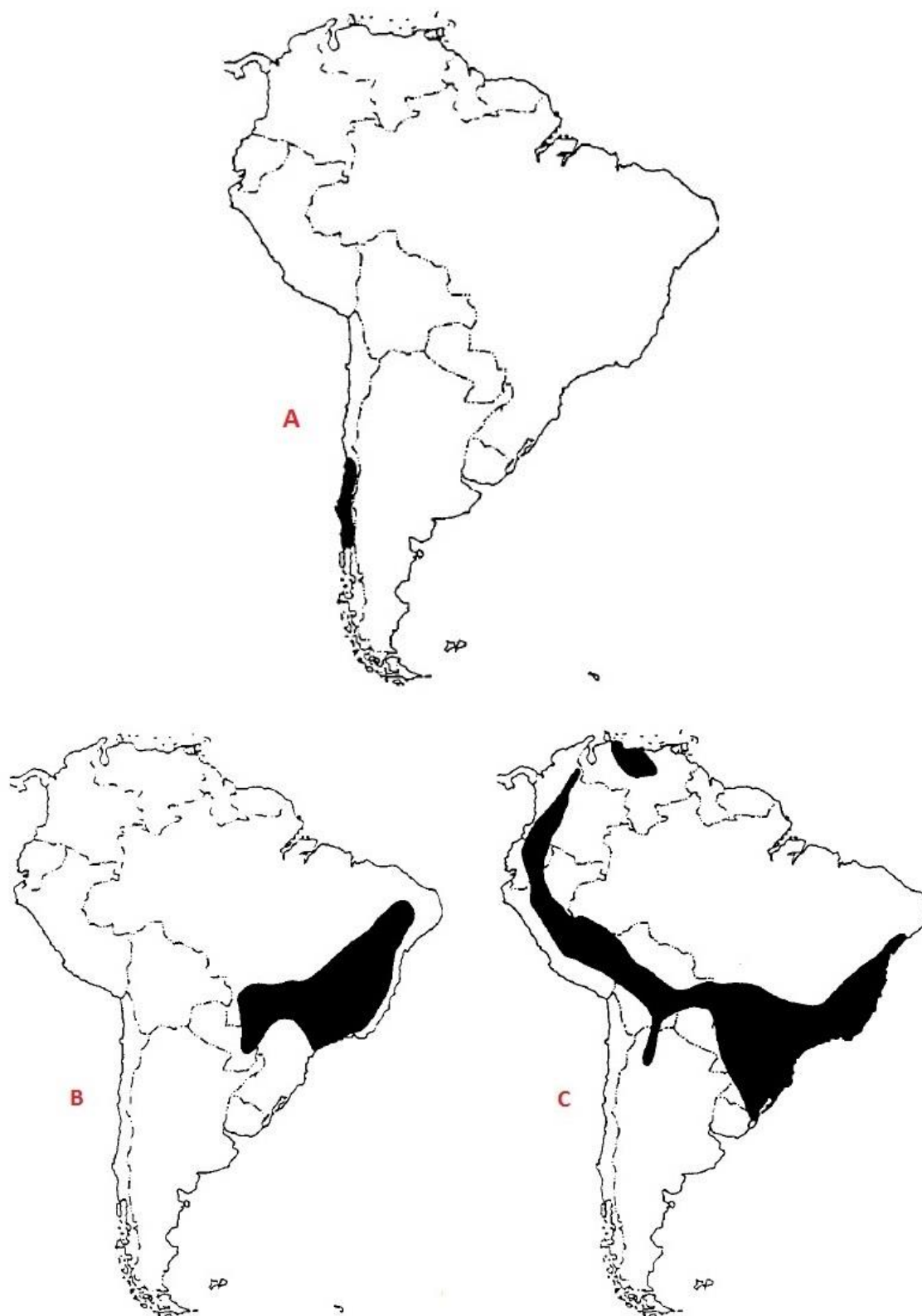
1. Capítulos solitários no ápice de ramos curtos, catafilos imbricados na base dos ramos.....***A. diacanthoides***
1. Capítulos reunidos em sinflorêscencia espiciformes, catafilos ausentes.....***A. excelsum***



**Figura 24.** Folhas diafanizadas de *Archidasphyllum* e *Dasyphyllum*. A) Nervação pinada em *Archidasphyllum*: A<sup>1</sup>, *A. diacanthoides* e A<sup>2</sup>, *A. excelsum*; B) Nervação acródrroma basal ou suprabasal de *Dasyphyllum*: B<sup>1</sup>, *D. argenteum* (acródroma basal), B<sup>2</sup> *D. brasiliense* (acródroma suprabasal). Dianizações extraídas de Saavedra (2011).



**Figura 25.** Ilustração e fotografias com destaque nos apêndices apicais das anteras em *Archidasphyllum* e *Dasyphyllum*. A) Ilustração das anteras: A<sup>1</sup>, *A. excelsum*, A<sup>2</sup> *D. ferox*; B) Fotografia das anteras com destaque no apêndice apical: B<sup>1</sup>, *A. diacanthoides*, (M. Monge 2073, SPFR) B<sup>2</sup>, *D. trichophyllum* (P. Fiaschi 851, SPFR). Desenhos A<sup>1</sup> e A<sup>2</sup> extraídas de Stuessy & al. (2009).



**Figura 26.** Distribuição geográfica de *Archidasphyllum* e *Dasyphyllum*. A) *Archidasphyllum*; B) *Dasyphyllum* seção *Macrocephala*; C) *Dasyphyllum* seção *Dasyphyllum*. Mapas extraídos e modificados de Stuessy & al. (1996).

*Archidasphyllum diacanthoides* (Less.) Saavedra & P.L.Ferreira **comb. nov.** ≡ *Flotovia diacanthoides* Less, *Syn. Gen. Composit.*: 95. 1832. ≡ *Piptocarpha diacanthoides* (Less.) Hook. & Arn., *Comp. Bot. Mag.* 1: 110. 1835. ≡ *Dasyphyllum diacanthoides* (Less.) Cabrera, *Revista Mus. La Plata, Secc. Bot.*, 9(38): 44. 1959. - *Typus*: Chile, Antuco, *E.F. Poeppig* 793, XII.1828 (*Holotypus*: B (destruído), F (imagem!); *Lectotypus hic designatus*: M!; *Isolectotypus*: BM!, BR!, NY!, P!).

Figuras: 24A<sup>1</sup>; 25B<sup>1</sup>; 27.

**Árvore**, 3-8 m alt., ramos hirtos, armados, catafilos imbricados na base; espinhos 10-20 mm compr. nos ramos. **Folhas** 1-8,5 X 0,5-3,7 cm, pecioladas a subsésseis; pecíolo 1-7 mm compr., piloso; lâmina obovada, orbicular, elíptica ou largoeelíptica, base arredondada a levemente atenuada, ápice arredondado ou convexo, apiculado ou mucronado, 0,5-2 mm compr., face adaxial glabra a glabrescente, opaca. **Capítulos** sésseis a subsésseis, solitários no ápice de ramos curtos. **Invólucro** 8-14 X 8-15 mm, ápice mucronado a levemente apiculado. **Flores monóclinas** com corola 7-9 mm compr., tubulosa, bilabiada, ligulada; tubo 4-7 mm compr., lígula 2-3 mm compr.; lobos 1-3 mm compr., subiguais, face externa com tricomas ultrapassando até 0,5 mm os lobos, face interna glabra a glabrescente; estames com filetes 1-2 mm compr., inseridos ca. 3 mm acima da base da corola, anteras 2-4 mm compr.; estilete 10-13 mm compr. **Flores pistiladas** com corola 7-8 mm compr., tubulosa ou bilabiada; tubo 3-5 mm compr., face externa glabra, face interna glabrescente; lobos 1-3 mm compr., subiguais, face externa serícea no ápice, com tricomas ultrapassando até 0,5 mm os lobos, face interna glabra; estaminódios com filetes 2-4,5 mm compr., retos, inseridos 3 mm acima da base da corola, anteras 1-1,5 mm compr.; estilete 9-11 mm compr. **Cipselas** 4-5 mm compr. **Papus** 7 mm compr.

**Distribuição e habitat**: *Archidasphyllum diacanthoides* é distribuída ao Sul do Chile e zonas limítrofes da Argentina na região andina do norte da Patagônia, entre 38° e 43° S, habitando florestas úmidas, em altitudes entre 400 e 1200 m.

**Nome popular**: “Palo santo”, “palo blanco”, “tayu”. Extraídos de Cabrera (1959).

**Fenologia**: Floresce de novembro a abril.



**Material examinado: CHILE. Região de Valparaíso.** Limache, Parque Nacional La Campanã, próximo à entrada do Parque, M. Monge & A.S.M. Muñoz 2073, 22.X.2012. (SPFR); **Região de la Araucanía, Provincia de Cautín;** 3 km E of Melipeuco, 38°51'S, 71°42'W, 600m elev., M.F. Gardner & S.G. Knees 4704, 3.II.1990 (K); Osorno, Parque Nacional Ouyehue, Termas de Puyehue, 40°40'S, 72°20'W, 560m elev., M.F. Gardner & S.G. Knees 4045, 1.II. 1988 (K).



**Figura 27.** Imagens de *Archidasphyllum diacanthoides*. A) Hábito; B) Ramos jovens emergindo do caule; C) Ramo florífero. Fotos: A-B) M. Monge; C) R. Bayton;

*Archidasyphyllum excelsum* (D. Don) Saavedra & P.L.Ferreira **comb. nov.** ≡ *Chuquiraga excelsa* D.Don, Phil. Mag. 11: 392. 1832. ≡ *Piptocarpha excelsa* (D.Don) Hook. & Arn., Comp. Bot. Mag. 1:110. 1835. ≡ *Dasyphyllum excelsum* (D.Don) Cabrera, *Revista Mus. La Plata, Secc. Bot.*, 9(38): 46. 1959. Protólogo: “...*Chilean collections of Mr. H. Cuming...*”.– *Typus*: Chile, Valparaíso, *H. Cuming* 328, 1832 (*Lectotypus hic designatus*: K!; *Isolectotypus*: BM!, FI (imagem!), GH (imagem!), P!).

Figuras: 24A<sup>2</sup>; 25A<sup>1</sup>; 28.

**Árvore**, ca. 9-12 m alt.; ramos glabros, hirtos no ápice, inermes; catafilos ausentes na base. **Folhas** 1,2-5,3 X 1-3,2 cm, pecioladas; pecíolo 2-3 mm compr., glabro; lâmina elíptica a obovada, base levemente atenuada, ápice obtuso, arredondado, inerme, algumas vezes mucronado, raro apiculado, até 0,5(-1) mm compr., face adaxial glabra, brilhante. **Capítulos** sésseis a pedunculados, reunidos em sinflorescências espiciformes; pedúnculos até 6 mm compr. **Invólucros** 8-11 X 6-10 mm, ápice levemente mucronado. **Flores monóclinas** com corola ca. 7 mm compr., ligulada ou sub-bilabiada; tubo ca. 4 mm compr.; lígula ca. 3 mm compr.; lobos 1,5-2 mm compr., iguais, face externa com tricomas não ultrapassando o comprimento dos lobos; estames com filetes ca. 2 mm compr., inseridos 2,5-3 mm acima da base da corola, anteras ca. 3 mm compr.; estilete 11,5-15 mm compr. **Flores pistiladas** não vistas. **Cipselas** 1-2 mm compr. **Papus** 5-6 mm compr.

**Nome popular**: “Huilli”. Extraído de Cabrera (1959).

**Fenologia**: Flores de novembro a abril.

**Distribuição e habitat**: *Archidasyphyllum excelsum* é endêmica da região central do Chile, ocorrendo entre 32° e 34°S, em altitudes entre 350 e 900m.

**Material examinado**: CHILE. Região de Valparaíso. Prov. de Quillota: Olmué, Parque Nacional La Campana (Sector granizo), 32°58'16.69''S, 71°07'02.52''W, 1000m elev., P. Baxer *et. al.* 1676, 27.XI.2004 (K).



**Figura 28.** Imagens de *Archidasyphyllum excelsum*. A) Hábito; B) Sinflorescência espiciforme. Fotos: A) C. Luz; B) R. Bayton.

### 3. **Relações filogenéticas de *Dasyphyllum capixaba***

*Dasyphyllum capixaba* foi descrito por Saavedra (2011), em sua tese de doutorado, não tendo sido ainda efetivamente publicada, portanto não é considerado um táxon válido segundo as normas do Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Fungos e Plantas, (McNeill & al., 2012). O artigo para a validação do nome encontra-se em preparação (Saavedra, com. pess.).

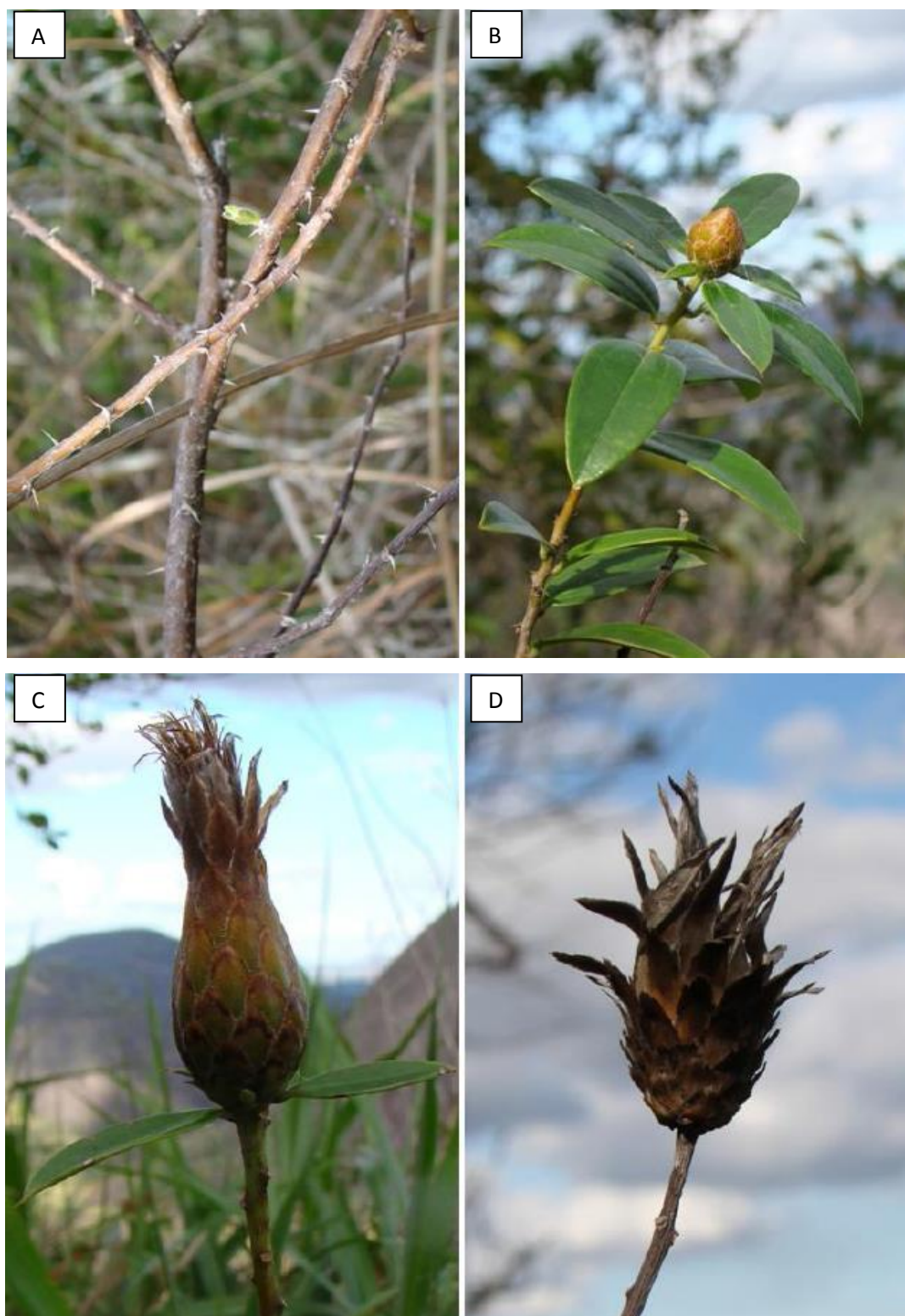
A circunscrição das seções propostas por Baker (1884) e adotadas por Cabrera (1959) como citada anteriormente, são distintas basicamente pelo tamanho dos invólucros e sua disposição nos ramos. Caracteres morfológicos de *D. capixaba* como capítulos grandes com cerca de 4 cm, solitários no ápice dos ramos e a sexualidade monóica, faria com que esta espécie fosse posicionada em *Dasyphyllum* seção *Macrocephala* (Fig. 29B, C e D).

Entretanto, as análises filogenéticas propostas por Saavedra (2011) baseada em dados morfológicos contradizem os caracteres diagnósticos das seções, uma vez que *D. capixaba* emergiu como grupo irmão do clado compreendendo as espécies de *Dasyphyllum* seção *Dasyphyllum*, o que levou a autora classificar *D. capixaba* nesta seção e redefinir os caracteres diagnósticos. Entretanto, apenas dados morfológicos eram conhecidos para espécie, permanecendo dúvidas em relação ao posicionamento desta espécie perante as seções. Saavedra (2011) sugeriu que análises filogenéticas moleculares ajudariam a esclarecer o seu posicionamento perante as seções.

Nas análises filogenéticas do presente trabalho baseadas em parcimônia (Figura 5, 6, 10, 11 e 12), e nas análises Bayesianas (Fig. 14, 15 e 17), *D. capixaba* emerge em um clado juntamente com as espécies da seção *Macrocephala*, contrapondo as análises filogenéticas baseadas em dados morfológicos, a monofilia e a circunscrição das seções propostas por Saavedra (2011).

A partir dos resultados apresentados neste trabalho, conclui-se que *Dasyphyllum capixaba* deve ser transferida para a seção *Macrocephala*, possibilitando a sua monofilia, além de corroborar com os caracteres diagnósticos propostos por Baker (1884) e adotados por Cabrera (1959) para a circunscrição desta seção.

**Material examinado: BRASIL. Espírito Santo: Águia Branca, Pedra da Bandeira, Santa Luzia, propriedade Ciro Ferreira, 18°58'40"S, 40°39'56"W, 170-600m elev., L.F.S. Magnago *et al.* 1127, 26.VII.2006, fl. (RB), *idem*, 385m elev., M.M. Saavedra & L.F.S. Magnago 1035, 2.VIII.2010 (RB).**



**Figura 29.** Fotografia de *Dasyphyllum capixaba*. A) Ramos com espinhos; B) Capítulo fechado; C) Capítulo com flores passadas; D) Capítulo seco. Fotos: A) C. Fraga; B-D) M. Saavedra.

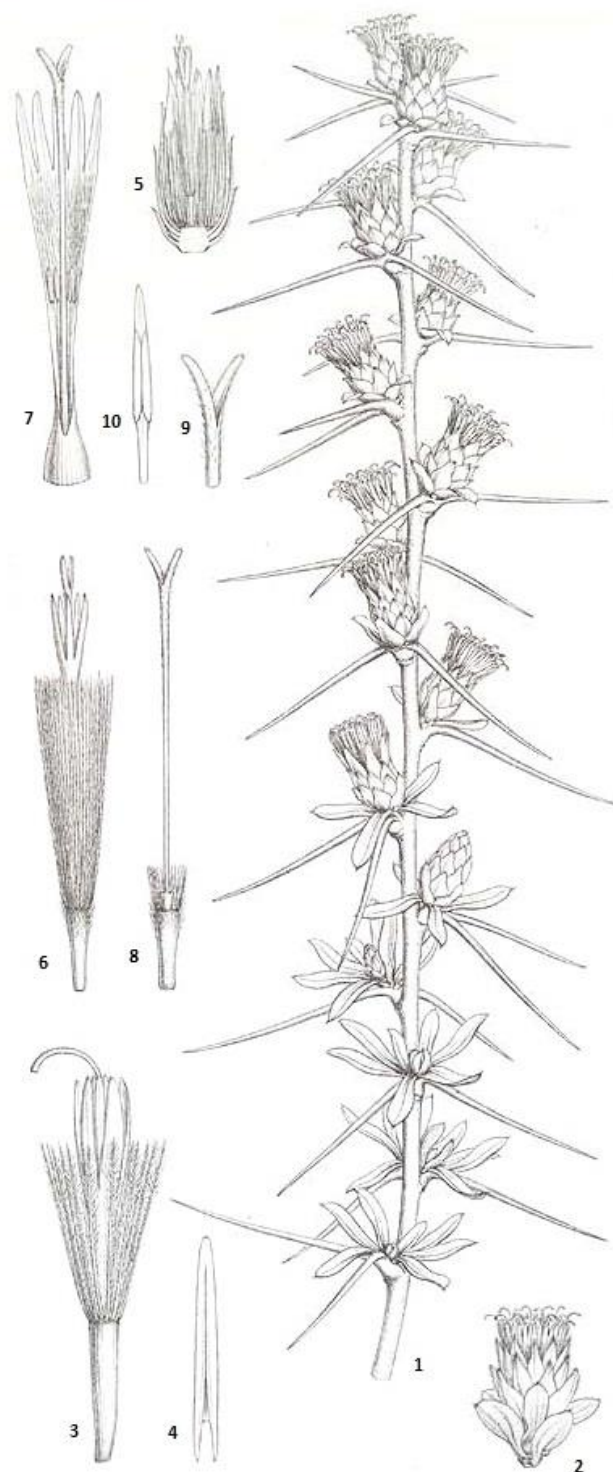
#### 4. **Relações filogenéticas de *Dasyphyllum hystrix***

Análises filogenéticas incluindo *Dasyphyllum hystrix* revelaram incongruências entre as relações filogenéticas desta espécie, permanecendo dúvidas em relação à monofilia de *Dasyphyllum* (Saavedra, 2011), bem como da seção *Dasyphyllum* (Gustaffson & al., 2001; Saavedra, 2011). Diante das incertezas das relações filogenéticas, Saavedra (2011) posicionou *D. hystrix* em *incertae sedis* juntamente com *D. excelsum* e *D. diacanthoides*. A autora ressaltou que *D. hystrix* possui autapomorfias como folhas fasciculadas, estilete piloso na parte superior e cipsela glabra que a distingue das demais espécies do gênero.

Neste estudo foi possível sequenciar apenas a região ITS proveniente de material de herbário (apêndice 01). Nas análises filogenéticas propostas no presente trabalho baseadas em parcimônia (Figura 7, 8, 11 e 12) e análises Bayesianas (Fig. 16 e 17), *Dasyphyllum hystrix* emerge como grupo irmão das demais espécies do gênero, corroborando com análises filogenéticas baseadas em dados moleculares propostos por Gustafsson & al. (2001) e nas análises de consenso de maioria baseadas em dados moleculares e combinadas (Saavedra, 2011). Estes resultados contrapõem as árvores de consenso estrito baseadas em dados moleculares e combinadas propostas por Saavedra (2011) que sugeriam o estabelecimento de um novo gênero.

A partir dos resultados inferidos nas análises filogenéticas (Figuras 7, 8, 11, 12, 16 e 17), sugere-se a manutenção de *Dasyphyllum hystrix* dentro de *Dasyphyllum* devido ao seu posicionamento como grupo irmão do restante do gênero.





**Figura 30.** Desenho original de *Dasyphyllum hystrix* (Wedd.) Cabrera, extraído de Weddel (1855). 1) Ramo florífero, 2) Capítulo, 3) Flor completa, 4) Antera, 5) Invólucro dissecado longitudinalmente, 6) Flor, 7) Flor dissecada longitudinalmente, 8) Estruturas femininas, 9) Estigma, 10) Antera. 1-4 Indivíduo monóico; 5-9 Capítulo ginodióico.

## 5. **Relações filogenéticas de *Dasyphyllum* seção *Macrocephala* e *Dasyphyllum* seção *Dasyphyllum***

A histórica taxônomica da classificação infragenérica de *Dasyphyllum* teve início com os trabalhos de Baker (1884), que reconheceu *Dasyphyllum* como sinônimo de *Chuquiraga*, compreendendo 21 espécies classificadas em duas seções distintas basicamente pelo tamanho e disposição dos capítulos nas plantas: *Macrocephalae*, com involúcros de 12-18mm frequentemente solitários, e *Microcephalae*, com involúcros de 4-6mm frequentemente dispostos em panículas.

Análises filogenéticas utilizando classificações infragenéricas vêm sendo propostas nos últimas duas décadas com resultados incongruentes, especialmente em relação à monofilia de *Dasyphyllum* (tópico 1 da discussão) bem como de suas seções (Stuessy & al., 1996; Urtubey & Stuessy, 2001; Gustaffson & al., 2001; Gruenstaeudl & al., 2009; Funk & Rock, 2011; Saavedra, 2011).

Os resultados inferidos em análises filogenéticas prévias demonstraram que *Dasyphyllum* seção *Macrocephala sensu* Cabrera (1959) é monofilética apenas na análise molecular proposta por Gustaffson & al. (2001), contrapondo o resultado da análise morfológica proposta por Urtubey & Stuessy (2001). Se por um lado diferentes tipos de dados colocam em dúvida a monofilia da seção *Macrocephala*, a seção *Dasyphyllum* não é monofilética seja baseada em dados morfológicos (Stuessy & Urtubey, 2001) seja em dados moleculares (Gustafsson & al., 2001; Gruenstaeudl & al., 2009).

No presente trabalho, a monofilia das seções *Macrocephala* e *Microcephala* foram avaliadas perante a classificação proposta por Saavedra (2011) (ver tabela 01). Diante dos resultados das análises filogenéticas propostas neste estudo, as seções *Macrocephala* e *Dasyphyllum* não são grupos monofiléticos e necessitam ser recircunscritos (Figs. 5 a 8, 10 a 12, 14 a 17). *Dasyphyllum* seção *Macrocephala* não é monofilética pela inclusão de *D. capixaba* em um clado juntamente às espécies desta seção (Figs. 5,6, 10, 11, 12, 14, 15, 17) (ver tópico 2 da discussão).

Com o objetivo de discussão na circunscrição das seções, os caracteres diagnósticos como a sexualidade, comprimento dos involúcros e disposição nos ramos

propostos por Saavedra (2011) foram avaliados separadamente nas análises de reconstrução dos estados de caráter ancestral (Figuras 18 a 23). Os resultados inferidos nesta análise corroboram que os estados de caráter capítulos grandes, solitários e sexualidade monóica definem o clado compreendendo as espécies da seção *Macrocephala* com a transferência de *D. capixaba* para esta seção. Estes resultados contrapõem as análises filogenéticas propostas por Saavedra (2011). Entretanto, os estados de caráter ginodióico, capítulos pequenos e agrupados em sinflorescências são caracteres plesiomórficos e não podem ser utilizados para a delimitação da seção *Dasyphyllum* (Figs. 7, 8, 11, 12, 16, 17) como proposto previamente (Baker 1884; Cabrera 1959; Saavedra 2011).

*Dasyphyllum argenteum* é a espécie tipo do gênero bem como da seção *Dasyphyllum* e emerge em um clado com espécies de distribuição andina, portanto, o nome da seção *Dasyphyllum* deve permanecer ligado a este clado (Figs. 7, 8, 11, 12, 16 e 17).

Diante dos resultados inferidos nas análises filogenéticas (Figura 11), *Dasyphyllum* seção *Dasyphyllum* poderia ser segregada em 3 ou 4 seções: 1) uma seção monoespecífica para *D. hystrix*, 2) uma seção para as espécies *D. brasiliense*, *D. diamantinense*, *D. leptacanthum*, *D. littorale*, *D. minutiflorum* e *D. inerme*, 3) uma seção para as espécies andinas *D. argenteum*, *D. brevispinum*, *D. colombianum*, *D. armatum* e *D. ferox*, 4) uma seção para *D. globosum*, *D. lanceolatum*, *D. vagans*, *D. spinescens*, *D. flagellare*, *D. floribundum* e *D. popayanense*, ou ainda podem ser classificadas na mesma seção do tópico 3 devido as suas relações filogenéticas.

Baseada na topologia na encontrada árvore de consenso estrito obtida da análise de parcimônia (Figura 11), foi realizada uma busca por caracteres morfológicos que sustentem os clados supracitados com o objetivo de propor uma nova classificação infragenérica para *Dasyphyllum*. Analisando 67 caracteres e seus estados de caráter propostos por Saavedra (2011), não foi possível encontrar suporte morfológico que sustentem os clados. Um estudo aprofundado envolvendo diversos tipos de dados morfológicos (anatômicos, polínicos, ontológicos, etc.) são necessários na busca por possíveis sinapomorfias morfológicas.

Apesar da necessidade evidente de propor uma nova classificação infragenérica para *Dasyphyllum*, os dados morfológicos obtidos são inconclusivos para a delimitação de novas seções.

## Apêndices

**Apêndice 1.** Lista de espécies utilizadas para as análises filogenéticas, país, divisão política, coletor e número, acrônimo do herbário depositado, números de acesso no Genbank (*psbA-trnH*, *trnL* íntron, *trnL-trnF* espaçador intergênico, *trnL-trnF* íntron e espaçador intergênico e ITS, respectivamente). (-) indica que não há dados para a respectiva região; (\*) apenas ITS-1.

---

*Arnaldoa macbrideana* Ferreyra -, -, -, -, AF412837\*. *Arnaldoa weberbaueri* (Muschl.) Ferreyra EU841268, EU841055, EU547617, -, EU841139. *Barnadesia arborea* Kunth -, -, -, -, AF412883. *Barnadesia caryophylla* (Vell.) S.F. Blake, Brasil, Rio de Janeiro, *P. Ferreira* 7, (SPFR), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Barnadesia dombeyana* Less. EU841270, EU841057, EU547619, -, EU841140. *Barnadesia glomerata* Kuntze -, -, -, -, AF412880. *Barnadesia jelskii* Hieron EU841273, EU841060, EU547622, -, EU841143. *Barnadesia lehmanni* Hieron. var. *lehmannii* EU841271, EU841058, EU547620, -, EU841141. *Barnadesia lehmannii* Hieron. ex Sodiro var. *villosa* (I.C.Chung) Urtubey EU841272, EU841059, EU547621, -, EU841142. *Barnadesia odorata* Griseb. EU841274, EU841061, EU547623, -, EU841144. *Barnadesia parviflora* Spruce ex Benth -, AF412925, -, -, AF412876. *Barnadesia polyacantha* Wedd. -, AF412924, -, -, -, AF412886. *Barnadesia polyacantha* Wedd. -, -, -, -, AF412886. *Barnadesia pycnophylla* Muschl. -, AF412919, -, -, AF412885. *Barnadesia spinosa* L. F. -, -, -, -, AF412884. *Calycera crassifolia* Hicken EU841314, EU841096, EU547628, -, EU841176. *Chuquiraga aurea* Skotts. , EU841277, EU841064, EU547632, -, EU841147. *Chuquiraga avellanadae* Lorentz, EU841281, EU841070, EU547638, -, EU841152. *Chuquiraga erinacea* D.Don, EU841278, EU841065, EU547633, -, EU841148. *Chuquiraga jussieui* J.F.Gmel. EU841286, EU841071, EU547639, -, EU841153. *Chuquiraga morenonis* (Kuntze) C.Ezcurra EU841282, EU841072, EU547640, -, EU841154. *Chuquiraga oppositifolia* EU841280, EU841069, EU547637, -, EU841151. *Chuquiraga parviflora* (Griseb.) Hieron -, -, -, -, AF412863. *Chuquiraga ruscifolia* D.Don EU841279, EU841066, EU547634 EU547634, -, EU841149. *Chuquiraga spinosa* subsp. *rotundifolia* (Wedd.) EU841285, EU841068, EU547636, -, EU841150. *Chuquiraga ulicina* subsp. *acicularis* (D.Don) C. Ezcurra EU841275, EU841062, EU547630, -, EU841145. *Chuquiraga*

### Continuação do Apêndice 1.

*ulicina* Hook and Arn. subsp. *ulicina* EU841276, EU841063, EU547631, -, EU841146. *Chuquiraga weberbaueri* Tovar EU841283, EU841067, EU547635, -, -. *Dasyphyllum argenteum* Kunth, -, -, -, AF412855. *Dasyphyllum armatum* (J.Kost.) Cabrera -, -, -, -, AF412847. *Dasyphyllum brasiliense* (Spreng.) Cabrera, Brasil: Paraná, *Saavedra 521*, (SPFR), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Dasyphyllum brevispinum* Sagást. & M.O. Dillon EU841290, EU841076, EU547644, -, EU841158. *Dasyphyllum capixaba* sp. nov, Brasil, Espírito Santo, *Saavedra 1035*, (RB), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Dasyphyllum colombianum* (Cuatrec.) Cabrera -, -, -, AF412852. *Dasyphyllum diacanthoides* (Less.) Cabrera, Chile, Val Paraiso, *M. Monge 2073* (SPFR), Este estudo, -, -, Este estudo, EU841156. *Dasyphyllum diamantinense* Saavedra & M. Monge, Brasil, Bahia, *P. Ferreira 8*, (SPFR), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Dasyphyllum donianum* (Gardner) Cabrera, Brasil, Bahia, *Saavedra 993* (RB), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Dasyphyllum excelsum* (D.Don) Cabrera, Chile, *Cintia Luz 195*, (SPFR), Este estudo, -, -, Este estudo, EU841155. *Dasyphyllum ferox* (Wedd.) Cabrera, -, AF412917, -, -, AF412850. *Dasyphyllum flagellare* (Casar.) Cabrera, Brasil: Espírito Santo, *Saavedra 796*, (RB), Este estudo, -, -, Este estudo, -. *Dasyphyllum floribundum* sp. nov., Brasil: Bahia, *Saavedra 997*, (RB), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Dasyphyllum fodinarum* (Gardner) Cabrera, Brasil: Bahia, *Fraga 3330*, (RB), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Dasyphyllum globosum* sp. nov., Brasil: Bahia, *Saavedra 1005*, (RB), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Dasyphyllum hystrix* (Wedd.) Cabrera, -, -, -, -, Este estudo. *Dasyphyllum lanceolatum* (Less.) Cabrera, Brasil: Bahia, *Saavedra 934*, (RB), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Dasyphyllum leptacanthum* (Gardner) Cabrera, Brasil: Rio de Janeiro, *Ferreira 1*, (SPFR), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Dasyphyllum littorale* sp. nov., Brasil: Rio de Janeiro, *Saavedra 508*, (RB), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Dasyphyllum minutiflorum* sp. nov, Brasil: Rio de Janeiro, *Kollmann 11062*, (RB), -, -, -, Este estudo, -. *Dasyphyllum minutiflorum* sp. nov., Brasil: Rio de Janeiro, *Saavedra 828*, (RB), Este estudo, -, -, -, Este estudo. *Dasyphyllum popayanense* (Hieron.) Cabrera, EU841289, EU841075, EU547643, -, EU841157. *Dasyphyllum reticulatum* (DC.) Cabrera, Brasil: Minas Gerais, *Fraga 3352*, (RB), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo.

**Continuação do Apêndice 1.**

---

*Dasyphyllum sprengelianum* (Gardner) Cabrera, Brasil: Pernambuco, *Fontana 6261*, (RB), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Dasyphyllum spinescens* (Less.) Cabrera, Brasil: Rio de Janeiro, *Saavedra 1018*, (RB), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Dasyphyllum trichophyllum* (Baker) Cabrera, Brasil: Minas Gerais, *Saavedra 578*, (RB), Este estudo, -, -, Este estudo, -. *Dasyphyllum vagans* (Gardner) Cabrera, Brasil: Minas Gerais, *Saavedra 1039*, (RB), Este estudo, -, -, Este estudo, -. *Dasyphyllum vagans* (Gardner) Cabrera, -, -, -, AF412858. *Doniophyton anomalum* (D.Don) Kurtz EU841296, EU841082, EU547651, -, EU841164. *Doniophyton weddellii* Katinas & Stuessy EU841294, EU841081, EU547650, -, EU841163. *Duseniella patagonica* (O. Hoffm.) K. Schum., JF920290, -, -, JF920295, EF530273. *Fulcaldea laurifolia* Poir. EU841298, EU841298, -, -, EU841165. *Fulcaldea stuessyi* Rock & V.A.Funk JF920289, -, -, JF920294, KF989504. *Huarpea andina* Cabrera, EU841299, EU841084, EU547653, -, EU841167. *Mutisia decurrens* Cav., EU841304, EU841087, EU841304, -, EU841169. *Mutisia speciosa* Aiton ex. Hook, Brasil: São Paulo, *Ferreira 24*, (SPFR), Este estudo, -, -, Este estudo, Este estudo. *Schlechtendalia luzulaefolia* Willd., Uruguay: Maldonado, *T. Stuessy 12820*, (WU), EU841300, -, -, -, EU841168. *Schlechtendalia luzulaefolia* Willd., Brasil: Santa Catarina, *Heiden 2008*, (SPF), -, -, -, Este estudo, -.

**Tabela 02.** Listagem dos caracteres morfológicos utilizados na análise de reconstrução dos estados de caráter ancestral.

**1. Sexualidade**

- 0. Ginodióico
- 1. Monóico

**2. Comprimento dos involúculos**

- 0. Involúculos de 10-20mm
- 1. Involúculos >20mm

**3. Disposição nos ramos**

- 0. Solitários ou agrupados de 2-4
- 1. Sinflorescências



**Tabela 03.** Matriz de caracteres morfológicos e terminais utilizados na análise de reconstrução de estados de caráter ancestral. ? = desconhecido.

	1	2	3
<i>Archidasyphyllum diacanthoides</i>	0	0	0
<i>Archidasyphyllum excelsum</i>	0	0	1
<i>Arnaldoa macbrideana</i>	1	1	0
<i>Arnaldoa weberbueri</i>	1	1	0
<i>Dasyphyllum argenteum</i>	0	0	1
<i>Dasyphyllum armatum</i>	0	0	1
<i>Dasyphyllum brasiliense</i>	0	0	1
<i>Dasyphyllum brevispinum</i>	?	0	1
<i>Dasyphyllum capixaba</i>	1	1	0
<i>Dasyphyllum colombianum</i>	0	0	1
<i>Dasyphyllum diamantinense</i>	0	0	1
<i>Dasyphyllum donianum</i>	1	1	0
<i>Dasyphyllum ferox</i>	0	0	1
<i>Dasyphyllum flagellare</i>	0	0	1
<i>Dasyphyllum floribundum</i>	0	0	1
<i>Dasyphyllum fodinarum</i>	1	1	0
<i>Dasyphyllum globosum</i>	0	0	1
<i>Dasyphyllum hystrix</i>	0	0	0
<i>Dasyphyllum inerme</i>	?	0	1
<i>Dasyphyllum lanceolatum</i>	0	0	1
<i>Dasyphyllum leptacanthum</i>	0	0	0
<i>Dasyphyllum littorale</i>	0	0	1
<i>Dasyphyllum minutiflorum</i>	?	0	1
<i>Dasyphyllum popayanense</i>	0	0	1
<i>Dasyphyllum reticulatum</i>	1	1	0
<i>Dasyphyllum spinescens</i>	0	0	1
<i>Dasyphyllum sprengelianum</i>	1	1	0
<i>Dasyphyllum trichophyllum</i>	1	1	0
<i>Dasyphyllum vagans</i>	0	0	1
<i>Fulcaldea laurifolia</i>	1	0	1
<i>Fulcaldea stuessyi</i>	1	0	1

**Tabela 04.** Quadro resumo dos resultados obtidos das análises filogenéticas baseada em parcimônia das regiões *trnL-trnF*, *psbA-trnH*, ITS e das análises combinadas *trnL-trnF/psbA-trnH*, *trnL-trnF/psbA-trnH/ITS*.

	<i>trnL-trnF</i>	<i>psbA-trnH</i>	ITS	Combinada <i>trnL-trnF</i> e <i>psbA-trnH</i>	Combinada <i>trnL-trnF</i> , <i>psbA-trnH</i> e ITS
N° de terminais	53	49	60	53	63
N° total de caracteres	910	570	969	1480	2449
N° de caracteres constantes	754	332	452	1112	1557
N° de caracteres variáveis não informativos para parcimônia	84	122	132	183	321
N° de caracteres variáveis informativos para parcimônia	72	116	385	185	571
Índice de retenção (RI)	0,9470	0,8824	0,8400	0,8226	0,8469
Índice de consistência (CI)	0,8770	0,8291	0,5577	0,9023	0,6194
N° de Passos	187	351	1481	513	2026
N° de árvores igualmente parcimoniosas	10,000	3,178	133	10,000	616

**Tabela 05.** Caracteres morfológicos diagnósticos para *Archidasyphyllum*, *Arnaldoa*, *Dasyphyllum* e *Fulcaldea*.

<b>Caráter diagnóstico</b>	<i>Archidasyphyllum</i>	<i>Arnaldoa</i>	<i>Dasyphyllum</i>	<i>Fulcaldea</i>
Hábito	Árvores	Arbustos	Árvores, arbustos ou lianas	Arbustos
Nervação das folhas	Pinada	Acródoma supra-basal	Acródoma basal ou supra-basal	Acródoma supra-basal
Disposição dos capítulos nos ramos	Solitários ou reunidos em sinflorêscencias	Solitários	Solitários ou reunidos em sinflorêscencias	Reunidos em Sinflorêscencias
Forma do involúcro	Campanulado	Campanulado	Campanulado, cilíndrico, infundibuliforme, globoso ou fusiforme	Cilíndrico
Tipo de corola	Ligulada, sub-bilada, bilabiada ou tubulosa	Sub-bilabiada	Ligulada, sub-bilabiada, bilabiada ou tubulosa	Tubular
Número de flores por capítulo	20-35	30-95	6-60	1
Apêndice apical das anteras	Inteiro obtuso	Inteiro agudo	Bilobado	Inteiro agudo
Distribuição geográfica	Chile e zonas limítrofes da Argentina	Norte do Peru e Sul do Equador	Ámerica do Sul (com exceção do Chile, Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Uruguai)	Norte do Peru e Sul do Equador

## Referências Bibliográficas

- APG III.** 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. Jour. of the Linnean Society* 161: 105--121
- Baker, J.G.** 1884. Compositae. Pp 354-364 in: Martius, C.F.P. & Eichler, A.G. (eds.) *Flora brasiliensis*, vol. 6. München: Wien, Leipzig.
- Barfuss, M.H., Samuel, R., Till, W., Stuessy, T.F.** 2005. Phylogenetic relationship in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *Amer. J. Bot.* 92: 337-351.
- Bayer, J.R. & Starr, J.R.** 1998. Tribal phylogeny of the Asteraceae based on two non-coding chloroplast sequences, the trnL intron and trnL/trnF intergenic spacer. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 242-256.
- Bremer, K. & Jansen, R.K.** 1992. A new subfamily of the Asteraceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 414-415.
- Bremer, K.** 1987. Tribal interrelationships of the Asteraceae. *Cladistics* 3: 210--253.
- Bremer, K.** 1994. *Asteraceae: Cladistics and classification*. Portland: Timber Press.
- Cabrera, A.L.** 1959. Revision del genero *Dasyphyllum* (Compositae). *Revista Mus. La Plata, Secc. Bot.*, 9: 21-100.
- Chase, M.W. & Hills, H.H.** 1991. Silica gel: An ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. *Taxon* 40: 215-220.
- Don, D.** 1832. *The Philosophical magazine, or annals of chemistry, mathematics, astronomy, natural history, and general science*, vol. 11. London: University of London.
- Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, L.J., Johnson, K.R., Mitchell, J.D., Wilf, P. & Wing, S.L.** 2009. *Manual of leaf architecture*. New York: Cornell University Press.

- Ezcurra, C.** 1985. Revisión del género *Chuquiraga* (Compositae-Mutiseae). *Darwiniana* 26: 219-284.
- Ezcurra, C.** 2002. Phylogeny, Morphology, and Biogeography of *Chuquiraga*, an Andean-Patagonian genus of Asteraceae-Barnadesioideae. *The Bot. Rev.* 68: 153-170.
- Felsenstein, J.** 1985. Confidence limits of phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Funk, V.A. & Roque, N.** 2011. The monotypic Andean genus *Fulcaldea* (Compositae, Barnadesioideae) gains a new species from northeastern Brazil. *Taxon* 60: 1095--1103.
- Funk, V.A., Bayer, R.J., Keeley, S., Chan, R., Watson, L., Gemeinholzer, B., Schilling, E., Panero, J.L., Baldwin, B.G., Garcia-Jacas, N., Susanna, A. & Jansen, R.K.** 2005. Everywhere but Antarctica: Using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Biol. Skr.* 55: 343-374.
- Funk, V.A., Sancho, G., Roque, N., Kelloff, C.L., Ventosa-Rodriguez, I., Diazgranados, M., Bonifacino, J.M., & Chan R.** 2014. A phylogeny of the Gochnatieae: Understanding a critically placed tribe in the Compositae. *Taxon* 63: 859-882.
- Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Robison H.** 2009. Classification of Compositae. Pp 171-189 in: Funk, V.A., Sussana, A., Stuessy, T.F., Bayer, R.J. (eds.), *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. Vienna: IAPT.
- Granda, P.A.** 1997. Una nueva especie de *Chuquiraga* (Asteraceae-Mutisieae) del Perú. *Kurtziana* 25: 151-156.
- Gruenstaeudl, M., Urtubey, E., Jansen, R.K., Samuel, R., Barfuss, H.J.M. & Stuessy, T.F.** 2009. Phylogeny of Barnadesioideae (Asteraceae) inferred from DNA sequence data and morphology. *Molec. Phylog. Evol.* 51: 572-587.
- Gustafsson, M.H.G, Pepper, A.S.R., Albert, V.A. & Källersjö, M.** 2001. Molecular phylogeny of the Barnadesioideae (Asteraceae). *Nordic J. Bot.* 21: 149-160.

- Hall, T.A.** 1999. Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids Symp. Ser.* 41: 95-98.
- Hansen, V.H.** 1991. Phylogenetic studies in Compositae tribe Mutiseae. *Opera Bot.* 109: 1-50.
- Harling, G.**, 1991. Compositae-Mutiseae. Pp 1-105 in: Harling, G., Andersson, L. (Eds.) *Flora Of Ecuador*. Göteborg:
- Hind, D.J.N.** 2001. A new species of *Barnadesia* (Compositae: Barnadesieae) from Bolivia. *Kew Bull.* 56: 705-110.
- Hooker, W.J. & Arnott, G.A.W.** 1835. Contributions towards a flora of South America and the Islands of the Pacific. *Companion Bot. Mag.* 1: 29-111.
- Huelsenbeck, J.P. & Ronquist, F.** 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754—755.
- Jansen, R.K. & Palmer, J.D.** 1987. A chloroplast DNA inversion marks an ancient evolutionary split in the sunflower family (Asteraceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 84: 5818–5822.
- Jansen, R.K., Michaels, H.J., Wallace, R.S., Kim, K.-J., Keeley, S.C., Watson, L.E. & Palmer, J.D.** 1992. Chloroplast DNA variation in the Asteraceae: phylogenetic and evolutionary implications. Pp. 252--279 in: Soltis, P.S., Soltis, D.E. & Doyle, J.J. (eds). *Mol. Syst. of Pl.* New York: Kluwer Academic Publishers.
- Katinas, L. & Stuessy, T.** 1997. Revision of *Doniophyton* (Compositae, Barnadesioideae). *Pl. Syst. Evol.* 206: 33-45.
- Katinas, L., Crisci, J.V., Jabaily, R.S., Willians, C., Walker, J., Drew, B., Bonifacino, J.M. & Sytsma, K.J.** 2008. Evolution of secondary heads in Nassauviinae (Asteraceae, Mutiseae). *Am. Jour. of Bot.* 95: 229-240.
- Kelchner, S.A.** 2000. The evolution of non-coding chloroplast DNA and its application in plant systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 87: 482-498.

- Kim, H.-G., Choi, K.-S. & Jansen, R.K.** 2005. Two chloroplast DNA inversions originated simultaneously during the early evolution of the sunflower family (Asteraceae). *Molec. Biol. Evol.* 22: 1–10.
- Kunth, C.S.** 1820. Compositae. *In*: F.W.H.A. Humboldt, A.J.A. Bonpland & K.S. Kunth, **Nova genera et species plantarum...** Lutetiae Parisiorum [Paris] (Sumptibus librariae greco-latini-germanicae...) v. 4, p 1-312.
- Lessing, C.P.** 1832. Synopsis generum compositarum earumque dispositionis novae tentamen monographiis multarum capensium interjectis. Berolini [Berlin], (sumtibus Dunckeri et Humboldtii.) prostat Parisiis (apud F.G. Levrault.) Londini (apud Black, Young and Young.).
- Lewis, P.O.** 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Sys. Biol.* 50: 913-925
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R.** 2011. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis, version 2.75. <http://mesquiteproject.org>.
- McNeill, J., Barrie, F.R., Buck, W.R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'homme van Reine, W.F., Smith, G.F., Wiersema, J.H. & Turland, N.J.** 2012. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. — Königstein: Koeltz Scientific Books. [Regnum Vegetabile 154].
- Padin, A.L., Calviño, C.I. & Ezcurra C.** 2015. Molecular Phylogeny of *Chuquiraga* (Asteraceae-Barnadesioideae): Infrageneric Classification and Generic Affinities. *Sys. Bot* 40: 316-326.
- Panero, J.L. & Funk, V.** 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: Major clades of the Asteraceae are revealed. *Mol. Phylo Evo.* 47: 757-782.
- Panero, L.J., Freire, S.E., Espinar, L.A., Crozier, B.S., Barboza, G.E., & Cantero, J.J.** 2014. Resolution of deep nodes yields na improved backbone phylogeny and a

- new basal lineage to study early evolution an Asteraceae. *Mol. Phylo. and Evo.* 80: 43-53. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2014.07.012>
- Posada, D.** 2008. JModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Mol. Biol. Evol.* 25: 1253-1256.
- Roque, N. & Bautista, H.** 2008. *Asteraceae: Caracterização e Morfologia Flora*. Salvador: EDUFBA.
- Saavedra, M. M.** 2011. Sistemática de *Dasyphyllum*. Dissertation, Escola Nacional de Botânica Tropical.
- Saavedra, M.M., Monge, M., & Guimarães, E.F.** 2014. *Dasyphyllum diamantinense* (Asteraceae, Barnadesioideae): a new species from Chapada Diamantina, Bahia State, Brazil. *Phytotaxa* 174: 231-236. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.174.4.4>
- Sagástegui, A.A. & Sánchez, V.I.** 1991. Una nueva especie de *Chuquiraga* (Asteraceae-Mutiseae) del Norte del Perú. *Arnaldoa* 1: 1-4.
- 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. <http://dx.doi.org/10.2307/2446155>
- Stearn, W.T.** 1995. *Botanical Latin*. Portland: Timber Press.
- Stuessy, T.F. & Sagástegui A.A.** 1993. Revision de *Arnaldoa* (Compositae, Barnadesioideae) genero endemico del norte del Peru. *Arnaldoa* 1: 9-21.
- Stuessy, T.F. & Urtubey, E.** 2006. Phylogenetic implication of corolla morphology in subfamily Barnadesioideae (Asteraceae). *Flora* 201: 340-352.
- Stuessy, T.F., Sang T., & DeVore, M.L.** 1996. Phylogeny and biogeography of the subfamily Barnadesioideae with implications for early evolution of the Compositae. Pp. 463--490 in: Hind, D.J.N. & Beentje, H.J. (eds.), *Compositae: Systematics. Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994*, vol.1 *Compositae: Systematics*. Kew: Royal Botanic Gardens.



- Stuessy, T.F., Urtubey, E. & Gruenstaeudl, M.** 2009. Barnadesieae (Barnadesioideae). Pp. 215--228 in: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T. & Bayer, R.J. (eds.), *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*. Vienna: IAPT.
- Swofford, D.L.** 2002. *PAUP\**: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods), version 4.0b10. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. & Bouvet, J.** 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Pl. Mol. Biol.* 17: 1005-1109. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00037152>
- Thiers, B.** 2012. [Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff] <http://sweetgum.nybg.org/ih/>. (accessed 26 Jan. 2015)
- Thompson, J.D., Higgins, D.G. & Gibson, T.J.** 1994. Clustal W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucl. Acids. Res.* 22: 4673-4680.
- Ulloa, C.U., Jorgensen, P.M. & Dillon, M.O.** 2002. *Arnaldoa argentea* (Barnadesioideae: Asteraceae), a New species and a New Generic Record for Ecuador. *Novon* 12: 415-419.
- Urtubey, E. & Stuessy, T.F.** 2001. New hypotheses of phylogenetic relationships in Barnadesioideae (Asteraceae) based on morphology. *Taxon* 50: 1043-1066.
- Urtubey, E. & Tellería, M.C.** 1998. Pollen morphology of the subfamily Barnadesioideae (Asteraceae) and its phylogenetic and taxonomic significance. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 104: 19-37.
- Urtubey, E.** 1999. Revisión del género *Barnadesia* (Barnadesioideae, Asteraceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 57-111.
- Weddell, H.A.** 1855. *Chloris andina*: essai d'une flore de la région alpine de Cordillères de l'Amérique du Sud. Paris: P. Bertrand. Vol. 1.

**White, T.J., Bruns, T., Lee, S., & Taylor, J.** 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Pp. 315-322 in: Innis, M., Gelfrand, D., Sninsky, J. & White, T. (eds.), *PCR protocols: A guide to methods and applications*. San Diego: Academic Press.