

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS *CAMPUS* SOROCABA
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA



ISIS MINHÓS YANO

VARIAÇÃO FENOTÍPICA E RECONSTRUÇÃO DE CARACTERES ANCESTRAIS
NO GÊNERO *CEREUS* MILL. (CACTACEAE).

SOROCABA – SP
2021

Folha de aprovação

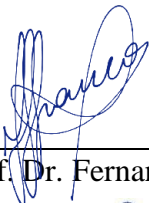
Isis Minhós Yano

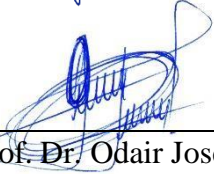
**“Variação Fenotípica e Reconstrução de Caracteres Ancestrais no Gênero
Cereus Mill. (Cactaceae)”**

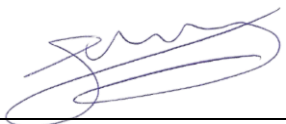
Trabalho de Conclusão de Curso

Universidade Federal de São Carlos – Campus Sorocaba

Sorocaba, 05 de novembro de 2021.

Orientador 
Prof. Dr. Fernando de Faria Franco

Membro 1 
Prof. Dr. Odair José Garcia de Almeida

Membro 2 
Prof. Dr. Evandro Marsola de Moraes

ISIS MINHÓS YANO

VARIAÇÃO FENOTÍPICA E RECONSTRUÇÃO DE CARACTERES ANCESTRAIS
NO GÊNERO *CEREUS* MILL. (CACTACEAE).

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Departamento de Biologia
da Universidade Federal de São Carlos
Campus Sorocaba - UFSCar como parte
dos Requisitos para obtenção do Título de
Bacharel em Biologia, sob Orientação do
Profº. Drº. Fernando de Faria Franco e
Co-orientação do Drº. Danilo Trabuço do
Amaral.

SOROCABA – SP

2021

SUMÁRIO

RESUMO	5
ABSTRACT	6
1. INTRODUÇÃO	7
1.1 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	8
1.1.1 A Evolução de Caracteres.....	8
1.1.2 Modelo Biológico: o gênero <i>Cereus</i>	12
1.1.3 Hipóteses Prévias.....	18
2. OBJETIVOS	21
3. METODOLOGIA	21
3.1 CARACTERIZAÇÃO DAS ESPÉCIES ALVO E ATRIBUTOS ESTUDADOS.....	21
3.2 RECONSTRUÇÃO DE CARACTERES ANCESTRAIS.....	23
3.3 ANÁLISES MULTIVARIADAS.....	23
4. RESULTADOS	25
4.1 RECONSTRUÇÃO DE CARACTERES ANCESTRAIS.....	25
4.2 ANÁLISES MULTIVARIADAS.....	29
5. DISCUSSÃO	34
5.1 RECONSTRUÇÃO DE CARACTERES ANCESTRAIS.....	34
5.2 VARIAÇÃO MORFOLÓGICA ENTRE GRUPOS.....	38
6. CONCLUSÃO	40
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	41
APÊNDICES	57

AGRADECIMENTOS

À minha família, que me apoiou desde o princípio e me incentivou a sair de casa para estudar em outra cidade, especialmente minha mãe, Mônica Minhós Yano, que desde sempre viabilizou para que eu pudesse aproveitar oportunidades e pudesse estudar. Sem você, absolutamente nada teria sido possível.

Aos meus professores dos ensinamentos fundamental e médio, que foram grandes incentivadores e amigos, e são os responsáveis pelo meu ingresso na universidade pública, toda a sua dedicação me trouxeram até aqui.

À Dr^a. Daniela Cristina Zappi e ao Dr.^o Nigel Paul Taylor pela revisão dos dados fenotípicos e toda colaboração ao longo do tempo com este trabalho.

Ao LaGEvol (Laboratório de Diversidade Genética e Evolução) pois foi o local onde conduzi minha iniciação científica e onde conheci melhor o Prof^o. Fernando de Faria Franco e o Prof^o. Evandro Marsola de Moraes, e conheci Danilo Trabuço do Amaral, Isabel Aparecida Silva Bonatelli, Monique Romeiro Brito e Milena Cardoso Telhe, pessoas que me acolheram e me deixaram confortável para expor dúvidas, e me ensinam muito a cada dia, além de serem também grandes incentivadores. Se não fossem assim, eu não teria conseguido prosseguir com a I.C..

À UFSCar Sorocaba, por ter sido o local onde conheci pessoas incríveis e aprendi muito, tanto academicamente quanto pessoalmente.

À CNPq, pelo fornecimento de bolsa PIBIC durante o período de iniciação científica.

Aos amigos que fiz na universidade, especialmente Kethelyn Rafaela Sudário de Oliveira, João Victor Cassiel Ferraz, Raissa Razera, João Victor Mendonça de Oliveira, Isabelle Christine Corrêa de Araújo, João Victor Oliveira Souza, Fernanda Campos dos Santos e Bárbara Silva Barbosa, que foram a minha família em Sorocaba, pessoas com que passei ótimos e péssimos momentos, sempre juntos, e que foram um porto seguro importante para que eu continuasse, principalmente estando sozinha em uma cidade desconhecida, e também frente aos desafios e perdas da vida pessoal. À um amigo do ensino médio, Leonardo Scramin Esteves Florindo, que sempre esteve presente, mesmo tão longe e enfrentando seus próprios desafios. Sem vocês, a universidade não teria a mesma graça e eu não teria aprendido tanto, agradeço por terem estado comigo nos momentos desafiadores da minha vida pessoal.

À meus orientadores, Prof^o. Dr^o. Fernando de Faria Franco e Prof^o. Dr^o. Danilo Trabuço do Amaral, que sempre foram profundamente pacientes com todos os meus questionamentos a qualquer hora, compreensivos com meus erros, independente do tamanho deles, presentes em todas as etapas e que me incentivam sempre a continuar. É muita sorte encontrar orientadores como eles em um meio hostil, como o mundo acadêmico. São pessoas que fizeram grandes contribuições na minha vida acadêmica e pessoal. Sem a enorme paciência e compreensão de vocês para que eu pudesse aprender, nada eu teria conseguido fazer.

Dedico este trabalho ao pensamento racional e ao ceticismo, sem as quais, o mundo não experimentaria progresso, e deixaria de ser tão fascinante.

RESUMO

O gênero *Cereus* Mill. (Cactaceae) é amplamente distribuído pela América do Sul e possui 26 espécies reconhecidas (além de seis subespécies), subdivididas em quatro subgêneros: *Cereus*, *Oblongicarpus*, *Ebneria* e *Mirabella*. Em termos filogenéticos, o gênero possui ao menos cinco linhagens principais (A-E). Neste trabalho investigamos a variação fenotípica nas espécies de *Cereus*. As hipóteses de trabalho são: 1) as transições fenotípicas ao longo da filogenia podem estar ligadas à diversificação do gênero nos ambientes secos da América do Sul e 2) existe variação fenotípica suficiente para discriminar espécies de diferentes clados e/ou subgêneros. Para testar essas hipóteses, foi triada a variação para 54 caracteres fenotípicos a partir da literatura para todas as espécies de *Cereus* e dois grupos externos. Para testar a hipótese 1, foi realizada uma reconstrução de caracteres ancestrais. Para essa reconstrução, foi utilizado o software MESQUITE v.3.61 sob os algoritmos de Máxima Parcimônia e Máxima Verossimilhança (Mk1), para os táxons com posicionamento filogenético definido (20 espécies). Para testar a hipótese 2, foram realizadas análises discriminantes usando os softwares RStudio, STATISTICA e PAST. Dentre as 54 características amostradas, 11 apresentaram mudança de estado significativa na filogenia, sendo elas: tipo de raiz (clado D, 99,9%), aréolas da flor (clado D, 99,9%), brácteas da flor (clado D, 99,9%), ramificação (clados B, 58,2%; D, 98,2%; e as duas subespécies de *C. fernambucensis* Lemaire/Ritter, 58,4% e 60,4%), margens das costelas (clados A2, 88,1%; B, 59%; e as duas subespécies de *C. jamacaru* De Candolle/Ritter, 87,2%), madeira (clado D, 47,9% cada sp), posição dos segmentos externos do perianto (clado A + B, 88,9%), dispersores (duas subespécies de *C. jamacaru* mais *C. pierre-braunianus* E. Esteves Pereira, 96,2%), deiscência (clado D, 99,6%), restos do perianto (ramo que compreende os clados A + B + C + *C. fricii* Backeberg, 77,8%), e número mínimo de espinhos radiais (clado C, 84%; as duas subespécies de *C. jamacaru*, 81,6%). As mudanças de estado para o clado D parecem ter relação com mitigação dos efeitos da transpiração e irradiação solar, além disso, as características de costelas podem estar interligadas ao ambiente seco além de atuar no controle térmico promovido pelo sombreamento destas. As raízes tuberosas possivelmente são associadas com estoque de água e amido e ainda podem funcionar como órgãos de propagação vegetativa em plantas que ocorrem em ambientes adversos. As análises multivariadas revelaram que o subgênero *Mirabella* mostrou-se muito distinto dos outros três subgêneros. A explicação adaptacionista é viável, mas não uma conclusão deste trabalho, tendo em vista outros processos que poderiam levar às mesmas observações presentes.

Palavras-chave: reconstrução de caracteres ancestrais, análise discriminante, cactaceae, morfologia.

ABSTRACT

The genus *Cereus* Mill. (Cactaceae) is widely distributed throughout South America and has 26 recognized species (in addition to six subspecies), subdivided into four subgenera: *Cereus*, *Oblongicarpus*, *Ebneria* and *Mirabella*. In phylogenetic terms, the genus has at least five main lineages (A-E). In this work we investigate the phenotypic variation in *Cereus* species. The hypotheses are: 1) the phenotypic transitions along the phylogeny may be linked to the genus diversification in dry environments in South America and 2) there is enough phenotypic variation to discriminate species of different clades and/or subgenera. To test these hypotheses, the variation for 54 phenotypic characters was screened from the literature for all *Cereus* species and two external groups. To test hypothesis 1, an ancestral state reconstruction was performed. For this reconstruction, the software MESQUITE v.3.61 was used under the algorithms of Maximum Parsimony and Maximum Likelihood (Mk1), for taxa with defined phylogenetic position (20 species). To test hypothesis 2, discriminant analysis were performed using RStudio, STATISTICA and PAST software. Among the 54 characteristics sampled, 11 showed a significant change of state in the phylogeny, namely: root type (clade D, 99.9%), flower areolas (clade D, 99.9%), flower bracts (clade D, 99.9%), branches (clades B, 58.2%; D, 98.2%; and the two subspecies of *C. fernambucensis* Lemaire/Ritter, 58.4% and 60.4%), rib margins (clades A2, 88.1%; B, 59%; and the two subspecies of *C. jamacaru* De Candolle/Ritter, 87.2%), wood (clade D, 47.9% each sp), position of the outer segments perianth (clade A + B, 88.9%), dispersers (two subspecies of *C. jamacaru* plus *C. pierre-braunianus* E. Esteves Pereira, 96.2%), dehiscence (clade D, 99.6%), perianth remains (branches comprising clades A + B + C + *C. fricii* Backeberg, 77.8%), and minimal number of radial spines (clade C, 84%; the two subspecies of *C. jamacaru*, 81.6%). State changes for clade D seem to be related to mitigation of the effects of transpiration and solar irradiation, in addition, rib characteristics may be linked to the dry environment, and to acting in the thermal control promoted by their shading. Tuberous roots are possibly associated with water and starch storage and can even function as vegetative propagation organs in plants that occur in adverse environments. Multivariate analyzes revealed that the *Mirabella* subgenus was very different from the other three subgenres. The adaptationist explanation is viable, but not a conclusion of this work, considering other processes that could lead to the same present observations.

Key-words: ancestral state reconstruction, discriminant analysis, cactaceae, morphology.

1. INTRODUÇÃO

Durante o processo evolutivo, os organismos desenvolveram diferentes características fenotípicas, como causa e/ou consequência do processo de especiação. É possível observar este fenômeno através da comparação do registro fóssil com organismos vivos. De fato, o registro fóssil é um instrumento eficiente para investigação das transformações fenotípicas ao longo do tempo, no entanto, muitos táxons não fossilizam ou não possuem registros adequados para todo tipo de investigação (ARAKAKI et al., 2011). Nesses casos, uma forma de avaliar a evolução fenotípica em espécies atuais consiste na aplicação de métodos comparativos que utilizem o contexto filogenético para reconstruir os caracteres ancestrais e entendimento dos processos evolutivos subjacentes (CUNNINGHAM, OMLAND, OAKLEY; 1998; GOOLSBY, 2017).

A partir de uma matriz de caracteres e uma topologia, métodos filogenéticos comparativos são capazes de estimar estados ancestrais recentes ou antigos, em relação aos nós de uma filogenia¹. Tradicionalmente, esses métodos podem ser baseados no princípio da parcimônia² ou em algoritmos probabilísticos, como a máxima verossimilhança, sendo necessário conhecer a filogenia do grupo, pois a reconstrução dos caracteres será feita de maneira congruente com a história evolutiva considerada (HOLLAND, 2020; HAHN & NAKHLEH, 2015). Quando não se conhece muito bem essas relações entre os táxons, os resultados podem ser enviesados (DUCHÊNE & LANFEAR, 2015).

O método limita-se por não considerar táxons extintos, o que pode trazer viés ao resultado. No entanto, grupos taxonômicos que divergiram recentemente podem não ter dados em extinção significativos, tornando a análise mais confiável nestes casos (CRISP, TREWICK, COOK; 2010).

Neste contexto, a variação fenotípica é um importante dado a ser investigado logo no princípio, pois a partir dela, será possível especular padrões que possam explicar a natureza da variação. Além disso, análises estatísticas multivariadas podem ser aliadas neste processo ao permitirem inferir similaridade ou distância entre os dados, explicitando

¹ Diagrama que representa a história de ancestralidade entre as espécies, onde duas espécies remontam a uma espécie ancestral comum (AMORIM, 2002).

² Princípio que considera que dada duas hipóteses que explicam um fenômeno, não havendo diferenças que justifiquem a exclusão de uma delas, a mais simples deve ser mais correta (SOBER, 1981).

arranjos ainda não conhecidos ao mesmo tempo que explica a variação triada (PRADO et al., 2002) Por exemplo, Aquino et al. (2019) utilizam análises multivariadas para estudar caracteres quantitativos e qualitativos em cactos do gênero *Epithelantha*, onde foi possível encontrar, entre outros resultados, que tanto o comprimento das flores quanto a razão comprimento/largura das aréolas, são caracteres importantes na discriminação de espécies. Da mesma forma, Gonzaga et al. (2019) puderam afirmar que caracteres morfológicos quantitativos, tais como comprimento do grão de pólen, são importantes na delimitação das espécies para o gênero de cactos *Arthroocereus*, também implementando dados neste método de análise.

As diferentes adaptações de Cactaceae para sobrevivência em ambientes secos e quentes (RIZZINI, 1987; MAUSETH, 1995), tornam o grupo um modelo atrativo para estudos de evolução fenotípica. Para este trabalho, o modelo biológico utilizado foi o gênero *Cereus* Mill. (Cactaceae). O gênero ocorre em diversos ambientes da América Latina (ZAPPI & TAYLOR, 2020), contendo 26 espécies (HUNT, et al., 2006; FRANCK et al., 2017; mas ver KOROTKOVA et al., 2021), sendo dividida em 5 linhagens principais (clados A-E) (BOMBONATO et al., 2020, AMARAL et al., 2021).

O objetivo geral deste trabalho é contribuir para o entendimento dos processos que levaram à diversificação do gênero *Cereus* Mill. nos ambientes secos da América do Sul. As hipóteses de trabalho e os objetivos específicos estão detalhados após a fundamentação teórica.

1.1. Fundamentação Teórica

1.1.1. A Evolução de Caracteres

Espécies proximamente relacionadas comumente apresentam fenótipos, função ecológica e fisiologias semelhantes, em decorrência da ancestralidade comum. Essas semelhanças são capazes de nos revelar tendências evolutivas e filogenéticas que permitem entender as relações entre os táxons (DAVIES et al., 2012). Podemos compreender estas relações a partir do sinal filogenético, o qual pode ser resumido como a tendência de espécies intimamente relacionadas compartilharem mais características entre si do que com outras espécies menos relacionadas, como resultado de uma história evolutiva comum (BORGES et al., 2018).

Este processo pode ser aproximado ao modelo de movimento browniano, em que a quantidade de mudança em qualquer direção é geralmente pequena e flutua em direção e magnitude de forma aleatória em relação ao tempo, tornando possível sua inferência. Essas alterações são consequência de processos evolutivos, sendo esperado que a diferenciação fenotípica se acentue em função da distância filogenética, ou seja, espera-se encontrar menor diferença fenotípica quanto menor for o tempo em que o par de espécies divergiu a partir do ancestral comum (LOSOS, 2008). Baixos valores de sinal filogenético são comumente relacionados a labilidade evolutiva³, bem como altos valores podem estar relacionados, comumente, ao conservadorismo de nicho filogenético (REVELL, HARMON & COLLAR; 2008), duas tendências evolutivas que ajudam a explicar a relação entre os táxons.

O conservadorismo de nicho filogenético (PNC – *phylogenetic niche conservatism*) consiste na tendência de espécies e/ou clados reterem atributos de nichos ancestrais ao longo de grandes escalas de tempo (BOUCHER et al., 2014). Dessa forma, é evidenciado quando espécies intimamente relacionadas apresentam mais semelhanças ecológicas entre si do que pode explicar a descendência com modificação. Isso sugere que pode existir algum processo adaptativo que/o qual restringe a divergência de nicho entre as espécies impedindo assim a expansão e ocupação de novos nichos (LOSOS, 2008; PYRON et al., 2014).

Existem modelos evolutivos que permitem estudar evolução fenotípica, revelando os processos subjacentes, como a conservação de nicho. Por exemplo, no modelo de evolução em movimento browniano (BM) o PNC se manifesta à medida que as linhagens herdaram os nichos dos ancestrais, sendo sua divergência gradual conforme as espécies mudam de habitats; no modelo de evolução em *Ornstein-Uhlenbeck* (OU), os nichos ecológicos são limitados pela seleção balanceadora, que impede que a divergência afaste as espécies do nicho ideal (LIU et al., 2015). A inferência correta dos modelos pode fornecer indícios dos processos pelos quais as espécies passaram e que as levaram a ter os caracteres que têm hoje. Pesquisadores têm cada vez mais usado métodos filogenéticos comparativos como forma de integrar e complementar estes dados em suas pesquisas (WIENS, 2010).

³ A labilidade evolutiva é a tendência de caracteres em se expressarem repetidamente e de formas diferentes ao sofrer constantes ajustes em relação ao ambiente, podendo ter como alvo tanto características fenotípicas quanto comportamentais (BROMMER, 2013; CHILDS, SHELDON & REES; 2016).

A labilidade evolutiva é uma variação contínua em resposta às variações ambientais, e ocorre tão rápido quanto a instabilidade do ambiente. Se a taxa relativa de mudança ambiental for tão alta quanto a taxa de mudança fenotípica, ou seja, o indivíduo muda tão rápido quanto o ambiente, trata-se de um caractere lábil. A plasticidade fenotípica para caracteres lábeis é quase sempre alta e são manifestadas no fenótipo dos indivíduos (SCHEINER, 1993). Desta forma, os caracteres têm custo em plasticidade variáveis, condicionado à labilidade da característica. Caracteres não-lábeis têm custo muito pequeno ou nulo, enquanto caracteres lábeis têm gasto energético substancial que tornam possível sua instabilidade. Isto leva à maior variação fenotípica entre as espécies, aumentando proporcionalmente à instabilidade do sistema (LANDE, 2014).

Os métodos para estudo de PNC possuem suas limitações, por exemplo, altos valores de sinal filogenético, normalmente implicando em PNC, podem indicar tanto seleção estabilizadora quanto tempo de divergência recente, dependendo da profundidade da filogenia estabelecida; bem como o baixo sinal filogenético implica em labilidade evolutiva (e conseqüentemente mudança evolutiva rápida) explicada por processos seletivos e estocásticos, entre outros, sem ser capaz de especificá-lo. Isso mostra que diferentes processos podem gerar resultados muito semelhantes em termos de sinal filogenético, tornando-a pouco eficiente (REVELL, HARMON & COLLAR; 2008). Da mesma forma, cálculos por si só das taxas evolutivas não são capazes de testar se nichos ecológicos são conservados ou não, apenas fornecendo o grau de PNC entre linhagens. Assim, os resultados desse tipo de análise devem ser considerados com cautela (LIU et al., 2015).

A reconstrução de caracteres ancestrais, também conhecido por ASR (*ancestral state reconstruction*), é um método filogenético comparativo pelo qual é possível estudar a evolução de caracteres. Pode ser definido como a extrapolação no tempo de características medidas a partir de unidades (neste caso biológicas, como indivíduos, populações, espécies, etc.) até os seus ancestrais comuns. Além disso, essa abordagem pode ser usada dentro de um contexto sócio-cultural, por exemplo, reconstrução de palavras e/ou fonemas de línguas antigas (VOORT, 2007), assim como aspectos culturais como suas pronúncias originais (BOUCHARD-CÔTÉ, 2013), tradições casamenteiras (WALKER et al., 2011), entre outros. Dentro de um contexto biológico, é eficiente em recuperar estados de caracteres ancestrais, sequências genéticas, aminoácidos que compõem determinada proteína, fenótipo, faixa geográfica ou espécie ancestral

(SAUQUET et al., 2017; AHLSTRAND et al., 2019; NICOLL et al., 2020; ZIZKA et al., 2020).

Este tipo de análise é baseada em modelos evolutivos que buscam interpretar as mudanças de estado e são responsáveis por recuperar com acurácia os dados ancestrais. Contudo, mesmo os modelos mais próximos da história evolutiva mais verossímil sofrem ao perder acurácia quanto maior a distância filogenética entre os dados. Assim, o aumento da capacidade computacional e o desenvolvimento de novos algoritmos é solução para este complicador (GROUSSIN et al., 2016; JOY et al., 2016).

Os algoritmos tradicionais de reconstrução buscam deduzir o número mínimo de alterações necessárias que possam explicar a distribuição atual dos atributos nos organismos observados (princípio da parcimônia), bem como calculam a probabilidade de cada estado de caractere em persistir em cada nó da árvore segundo um modelo de evolução pré-definido (verossimilhança - normalmente o modelo Mk1⁴) encontrando, assim, um conjunto de parâmetros que maximizem a probabilidade geral dos dados (REYES et al., 2018).

A reconstrução ancestral de caracteres pode ser implementada em diversos programas, sendo que um dos programas mais robustos para se estudar a evolução dos caracteres é o MESQUITE (MADDISON & MADDISON, 2020), o qual também tem sido utilizado com esse propósito para diversos grupos (ASPLEN et al., 2009; DEMAIO et al., 2011; QI et al., 2013; LABIAK, MICKEL & HANKS, 2015; CALVENTE et al., 2016; SANCHÉZ et al., 2017; EHRENDORFER et al., 2018; MAJURE et al., 2021). Por exemplo, para estudar o mecanismo de determinação sexual em himenópteros, Asplen et al. (2009) apresentam evidência de que a determinação complementar do sexo (CSD) é o mecanismo ancestral na ordem. Em plantas, Monteiro, Mantovani e Forzza (2015) sugerem que tanto o tamanho quanto outras características da inflorescência são características importantes para explicar a evolução das espécies de Bromeliaceae.

Em Cactaceae, esse tipo de reconstrução tem sido amplamente utilizada. Por exemplo, Sánchez et al. (2017) estudou a evolução da forma do crescimento e do lenho em 135 espécies da tribo Cacteae (Cactaceae), sendo possível concluir que diferentes tipos de células podem favorecer a forma de crescimento evitando deformação por perda

⁴ Modelo de evolução (Markov-K 1-parâmetro) que considera que todas as mudanças de estado são igualmente prováveis em todas as direções (de 0-1 ou 1-0, por exemplo) (MADDISON & MADDISON, 2020).

de água, além de identificarem paralelismo para esse tipo de caractere em diferentes ramos filogenéticos. No trabalho de Demaio et al. (2011), o programa MESQUITE foi usado para estudar as tendências morfológicas na evolução do gênero *Gymnocalycium* (Cactaceae). Os pesquisadores encontraram os conjuntos de caracteres morfológicos ancestrais prováveis dos principais clados do gênero que, junto de outras análises realizadas pelo grupo, ajudam a esclarecer conflitos nos sistemas de classificação para o gênero.

Majure et al. (2021), analisou caracteres discretos binários (por método de máxima verossimilhança) e polimórficos (por método de máxima parcimônia) utilizando o MESQUITE na tentativa de entender os estados ancestrais do gênero *Consolea* (Cactaceae), sugerindo que a dioicidia é uma sinapomorfia⁵ do grupo. No trabalho de Calvente et al. (2016), implementou-se dados morfológicos na tentativa de encontrar possíveis sinapomorfias para o clado do gênero de *Pilosocereus* (Cactaceae), na qual foram observadas algumas transições independentes, além de características do hábito e tubo floral do ancestral do subgênero *Pilosocereus*.

Neste contexto, embora exista uma diversidade de abordagens distintas para a reconstrução de caracteres ancestrais sendo propostas recentemente (GUZMÁN & VARGAS, 2005; HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ et al., 2014; WESTERMEIER et al., 2017; RANA et al., 2020; AQUINO et al., 2021; SU et al., 2021), a utilização do algoritmo do programa MESQUITE ainda tem sido amplamente considerada.

1.1.2 Modelo Biológico: o gênero *Cereus*

A ordem Caryophyllales é um grupo monofilético que inclui cerca de 12.500 espécies alocadas em 39 famílias (APGIV, 2016). O início da diversificação deste grupo é controverso, com estimativas variando entre o Cretáceo superior (Moore et al. 2009; Magallón e Castilho, 2009) ou final do Cretáceo inferior (Wiktrom et al., 2001; Bell et al., 2010; Hernández-Hernández et al., 2014). Caryophyllales possui representantes majoritariamente herbáceos e com flores monoclamídeas⁶, porém algumas famílias possuem estruturas que simulam órgãos verdadeiros. Nesse caso, um ciclo de

⁵ Caractere apomórfico: mais derivado ao comparar-se com outros caracteres para um grupo, compartilhado por um ramo filogenético (AMORIM, 2002).

⁶ Que o perianto só possui um verticilo sendo ele o cálice, conjunto de sépalas, ou a corola, conjunto de pétalas.

estaminódios⁷ petalóides ocupa o lugar da corola e em outros casos o pedicelo floral⁸ é reduzido tendo como consequência as brácteas adjacentes ao perianto simulando o cálice (MARCHIORETTO & SANTOS, 2017). Outras características marcantes dessa ordem são: crescimento secundário anômalo, plastídeos do tipo P3 no elemento de tubo crivado, embrião curvo, pigmentos betalaínicos (coloração púrpura), pólen tricelular, e metabolismo fotossintético C4 ou CAM. De forma geral, as plantas dessa ordem possuem especializações que permitem ocorrência em ambientes extremos como condições xéricas, alta salinidade e solos pobres em nitrogênio (HERNÁNDEZ-LEDESMA et al., 2015; CUÉNOUD et al., 2002; KLUGE & PRECZENHAK, 2016).

Cactaceae é composta por cerca de 1438 espécies de suculentas distribuídas em 124 gêneros, ocorrendo, no Brasil, 261 espécies (188 endêmicas) representando 39 gêneros (14 endêmicos) (GONZAGA et al., 2016; BFG, 2015). A família compõe um grupo monofilético juntamente com Portulacaceae, Anacampserotaceae, Talinaceae e Montiaceae, sendo Portulacaceae mais intimamente relacionada (APGIV, 2016). A família é subdividida em cinco subfamílias: Pereskioideae, Maihuenioideae, Leuenbergerioideae, Opuntioideae e Cactoideae, cujas relações filogenéticas são apresentadas na Figura 1 (GUERRERO et al., 2019; KOROTKOVA et al., 2021).

A origem de Cactaceae coincide com a queda global dos níveis de CO₂ no Eoceno-Oligoceno (HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ et al., 2014). A principal característica que diferencia Cactaceae de outras famílias é a presença de aréolas portando espinhos, em algumas espécies portando folhas e presença de fruto baga carnoso (GIULIETTI & COELHO, 2018). A monofilia da família baseia-se tanto em caracteres morfológicos como moleculares (NYFFELER, 2002; GUERRERO et al., 2019). Os representantes podem ter hábitos arborescente, arbustivo ou rasteiro, com ramos lenhosos ou suculentos. Exemplares suculentos podem apresentar formato palmado, globoso ou cilíndrico com espinhos distribuídos uniformemente e formando costelas ao longo do seu eixo latitudinal. O tamanho que podem chegar é bastante variável indo de 1 cm até 20 m (ALTESOR & EZCURRA, 2003). Há uma hipótese que diz que os ancestrais de Cactaceae eram plantas mesófilas que habitavam regiões subtropicais (GIBSON & NOBEL 1986 apud ALTESOR & EZCURRA, 2003) considerando que a subfamília Pereskioideae, linhagem de divergência mais antiga, apresenta características

⁷ Modificação do estame, normalmente sem anteras.

⁸ Haste da flor.

morfológicas e anatômicas consideradas plesiomórficas⁹ na família, tais como: ramos lenhosos, folhas bem desenvolvidas e metabolismo C3 (MAUSETH & LANDRUM, 1997 apud ALTESOR & EZCURRA, 2003).

Entre as principais adaptações dos cactos que permitem a ocorrência em ambientes secos, destacam-se: o parênquima aquífero, estruturas secretoras de mucilagem, caule suculento fotossintetizante ausente de folhas e presença de cutícula espessa, explicando então sua distribuição (RIZZINI, 1987; SILVA et al., 2013). Outra característica morfológica presente nesses organismos é a quantidade significativa de espaços intercelulares, favorecendo o aumento da área superficial de contato das células e, conseqüentemente, a otimização da absorção de dióxido de carbono aumentando as taxas fotossintéticas (MAUSETH, 1995).

Estão descritos quatro núcleos principais de diversidade para Cactaceae, sendo eles: os desertos do México e dos Estados Unidos, região Andina (em particular no Peru e na Bolívia), o leste do Brasil e a região centro-sul da América do Sul (OLDFIELD, 1997; GOETTSCHE et al., 2015). Seu status de conservação é preocupante, uma vez que Cactaceae é o quinto grupo taxonômico mais ameaçado, com 31% de suas espécies sob algum grau de ameaça (GOETTSCHE et al., 2015).

No aspecto ecológico, os cactos apresentam evidente importância. Devido sua ocorrência em ambientes com condições extremas, muitas espécies são responsáveis por prover umidade para outras espécies de plantas e de animais que coexistem nestes locais, sendo essencial para a sobrevivência dos últimos, como por exemplo o sistema cacto-*Drosophila*-leveduras (STARMER & FOGLEMAN, 1986). A família é polinizada por uma série de animais incluindo insetos como traças e mariposas, mamíferos como morcegos e diversas aves, e tem sementes dispersadas principalmente por vertebrados, como aves e morcegos (TAYLOR & ZAPPI, 2004), tendo estes animais papel importante em moldar a estrutura genética das populações, por contribuir com a dispersão do material genético. Contudo, em algumas subfamílias, podem ocorrer processos de autofertilização. Espécies com poucos dispersores alcançam, muitas vezes, locais mais restritos em relação àquelas espécies com ampla gama de variação de animais capazes de espalhar suas sementes e ramos. Esse fator influencia a conservação das espécies pois podem causar microendemismo (ANDERSON, 2001; GUERRERO et al., 2019).

⁹ Estado de caractere considerado mais antigo para o grupo estudado ao comparar com um estado derivado (AMORIM, 2002).

Cactoideae é um grupo monofilético pode ser subdividida em dois cladogramas (NYFFELER, 2002): o *core* Cactoideae I (incluindo a maior parte dos táxons norte americanos e da América central) *core* Cactoideae II (incluindo a maior parte dos táxons sul-americanos). Core Cactoideae I apresenta quatro tribos com ocorrência nos dois hemisférios e core Cactoideae II apresentando cinco tribos endêmicas do hemisfério sul e com maior diversidade (Fig. 1; GUERRERO et al., 2019). Cactoideae é caracterizada pela completa redução de suas folhas (NYFFELER, 2002). Possui adaptações relacionadas ao estresse hídrico, sendo que o primórdio foliar se inicia, mas não se desenvolve, formando assim, os espinhos que cumprem função de proteção, assim como para impedir perda de água por transpiração (MAUSETH & HALPERIN, 1975). Além disso, o córtex é vascularizado com uma extensa rede de feixes corticais se estendendo até a base do córtex paliádico (MAUSETH, 1995).

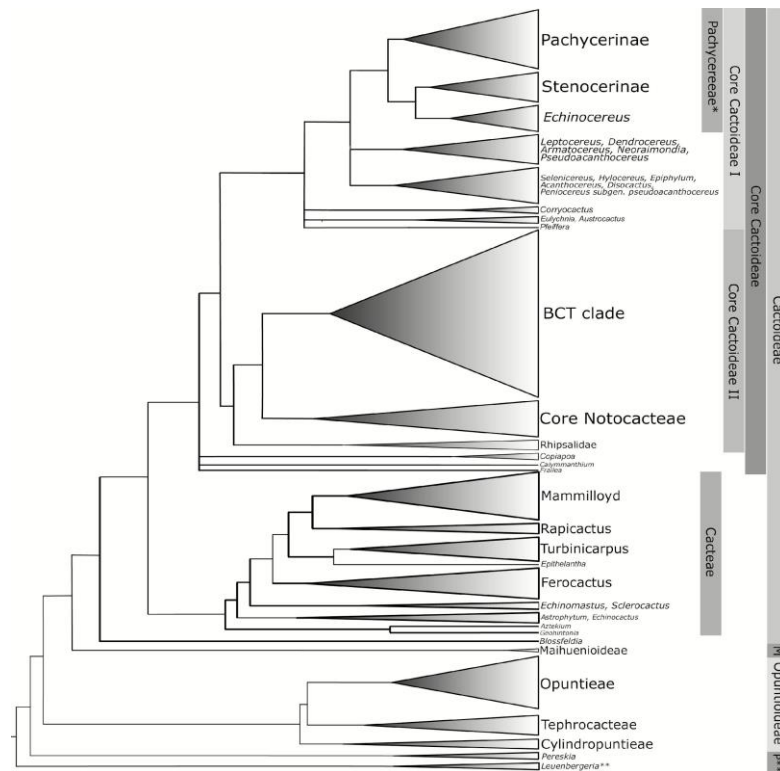


Figura 1. Conhecimento atual das relações filogenéticas dos maiores cladogramas de Cactaceae.
Fonte: GUERRERO et al., 2019.

Dentro do clado Cactoideae II, a tribo Cereeae apresenta cerca de sete gêneros e é amplamente distribuída no leste brasileiro, tendo como características diagnósticas

alguns atributos do pericarpo, tubo do receptáculo e frutos nus¹⁰. Alguns membros retêm características consideradas plesiomórficas (algumas espécies dentro de *Cereus*, *Cipocereus* e *Brasilicereus*), tais como flores que podem assumir características lanosas, espinhosas ou escamosas. Estruturas cefalóides são prevalentes na tribo, todavia não aparecem de forma uniforme e não é restrito a ela. Faz-se necessário ressaltar que estas características acima citadas não são únicas desta tribo, aparecendo também em outras linhagens (TAYLOR & ZAPPI, 1989).

O Clado BCT (parte do clado RNBCT – Rhipsalideae+Notocacteae+BCT) (Fig. 1), composto por todas as espécies da tribo Trychocereae, mais algumas espécies das tribos Browningieae e Cereeae, é um subclado alocado dentro de Cactoideae. Esse clado compreende aproximadamente 30 gêneros e 400 espécies, possuindo enorme diversidade, sobretudo com relação a planos de corpo (BARTHLOTT & HUNT, 1993; NYFFELER, 2002; RITZ et al., 2007; HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ et al., 2011). Uma hipótese biogeográfica sugere a origem do clado BCT há cerca de 6,5 milhões de anos atrás, na região dos Andes (HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ et al., 2014). O gênero modelo deste estudo, encontra-se alocado neste clado.

Cactos pertencentes ao gênero *Cereus* (Cereeae) (Fig. 2) são plantas rasteiras, arbustivas ou arbóreas de grande porte, podendo ser terrestres ou rupícolas, ramificadas acima da base com ramos cilíndricos fortemente lignificados quando maduros e sempre constrictos em intervalos mais ou menos regulares, possui muitas costelas geralmente altas, aréolas raramente inermes, normalmente armadas com espinhos centrais e radiais, os primeiros eretos e maiores do que os segundos. O tubo floral é normalmente desprovido de aréolas e de brácteas, liso, estreito e longo; os frutos são ovóides e deiscentes por uma ou mais fendas longitudinais; as flores são noturnas, e o remanescente floral pode ser decíduo ou persistente e as estruturas citadas são geralmente bem coloridas (Fig. 3). O gênero é muito bem distribuído na região neotropical e, no Brasil, ocorre em todos biomas, possui oito espécies endêmicas do Brasil (ZAPPI & TAYLOR 2017; ZAPPI & TAYLOR, 2020).

¹⁰ Que não é revestido por aréolas, tricomas, espinhos ou qualquer outra estrutura (BARTHLOTT & HUNT, 1993).



Figura 2. Representantes do gênero *Cereus*.
 À esquerda cima: *C. aethiops*. À direita cima: *C. bicolor*.
 À esquerda baixo: *C. repandus*. À direita baixo: *C. insularis*.
 Fonte: HUNT et al. (2006).



Figura 3. À esquerda cima: hábito. À direita cima: flores.
 À esquerda baixo: fruto. À direita baixo: fruto aberto (deiscência).
 Fonte: Modificado de ZAPPI & TAYLOR (2017).

O gênero *Cereus* possui 26 espécies reconhecidas (HUNT et al., 2006; FRANCK et al., 2017; mas ver KOROTKOVA et al., 2021), dentre as quais existem seis subespécies e diversas espécies não reconhecidas ou conhecidas por nomes obsoletos, divididas em quatro subgêneros, *Oblongicarpi*, *Cereus*, *Ebneria* e *Mirabella*. Certas espécies têm importância econômica, sendo estudadas com maior frequência. Esse é o caso do mandacaru (*Cereus jamacaru* DC), sendo parte da paisagem típica da Caatinga, no Nordeste do Brasil. Têm porte arbóreo e forma tronco. É utilizado como fonte de água e alimento para os animais de criação durante secas (ARAÚJO, 2016), além de ser usado de na medicina tradicional no tratamento de processos inflamatórios e problemas renais além de xaropes contra tosses, bronquites e úlceras (ANDRADE, MARQUES, ZAPPI; 2006).

O gênero *Cereus* é grupo irmão de *Cipocereus*, e provavelmente os gêneros sofreram rápida diversificação durante o Plioceno, provavelmente no Cerrado (BOMBONATO et al., 2020; AMARAL et al., 2021). A maior parte dos eventos de diversificação internas em *Cereus* ocorreram no Plio-Pleistoceno e Pleistoceno, quando eventos orogênicos e mudanças paleoclimáticas moldaram a paisagem local (FRANCO et al., 2017; BOMBONATO et al., 2020; AMARAL et al., 2021). Filogeneticamente, *Cereus* é subdividido em pelo menos cinco clados: A (A1 – *C. trigonodendron*, *C. pierrebraunianus*, *C. hexagonus*, *C. jamacaru*, *C. hildmannianus*, *C. bicolor* e *C. stenogonus*; e A2 – *C. fernambucensis* e *C. insularis*); B (*C. spegazzinii*, *C. hankeanus*, *C. aethiops*); C (*C. saddianus* e *C. kroenleinii*); D (*C. mirabella* e *C. albicaulis*); e E (*C. fricii*) (Fig. 4; AMARAL et al., 2021). No entanto, há representantes do gênero que ainda não foram posicionados filogeneticamente.

Toda a singularidade morfológica e sua importância em permitir a diversificação e ocupação de novos ambientes evidenciam a importância do estudo sistematizado da morfologia, inserido no contexto filogenético, e assim compreender as relações estabelecidas entre espécie e ambiente.

1.1.3 Hipóteses prévias

Hernández-Hernández et al. (2014) mostraram que características vegetativas e ecológicas podem ter importância na diversificação de linhagens de cactos. Embora exista uma filogenia bem estabelecida para *Cereus* (Fig. 4), ainda não foi realizada uma análise de evolução de caracteres para esse táxon. Pela amplitude geográfica desse gênero, que ocorre em diferentes biomas, é possível que diversificação em caracteres funcionais

possam ter favorecido a diversificação de suas espécies em ambientes xéricos sul-americanos, assim como encontrado por Hernández-Hernández et al. (2014) para o nível de família (Cactaceae).

Dessa forma, a primeira hipótese de trabalho é a de que características morfológicas relacionadas a adaptações que permitiram a sobrevivência da família, tais como tamanho e quantidade dos espinhos (inibição de herbivoria e proteção além de reduzir perda de água por transpiração), presença de lenho (redução de perda água e sustentação), detalhes da flor e do fruto como cores, tamanho e outros detalhes (possuem características específicas para atração de polinizadores e dispersores permitindo sua saúde genética e dispersão), dispersores e polinizadores (responsáveis pela distribuição atual de Cactaceae e conseqüentemente o nível de endemismo das espécies e o fluxo gênico) (GUERRERO et al., 2019) possam estar relacionados a diversificação do gênero *Cereus*.

A segunda hipótese de trabalho é a de que a variação fenotípica existente nos caracteres que apresentam sinal filogenético, seja suficiente para discriminar as espécies agrupadas por subgêneros (*Ebneria*, *Mirabella*, *Oblongicarpus* e *Cereus*) e/ou clados. A refutação dessa hipótese poderia sugerir alta labilidade dos caracteres usados, com maior variação fenotípica dentro dos agrupamentos pré-definidos.

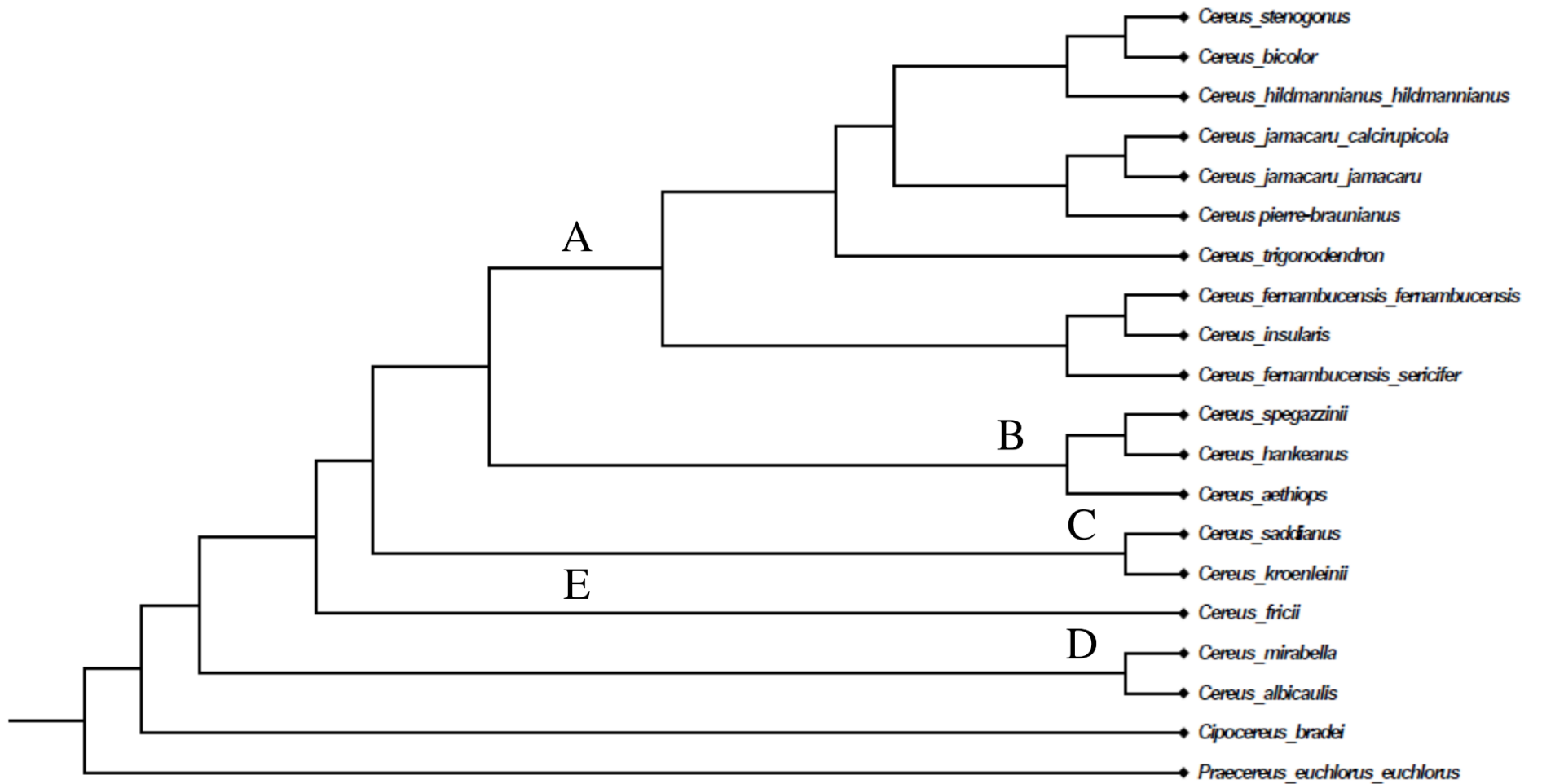


Figura 4. Árvore Filogenética calibrada para o gênero *Cereus*, construída sob inferência bayesiana, a partir de 1.500 loci (AMARAL et al., 2021).

2. OBJETIVOS

O objetivo geral do presente projeto é contribuir para o entendimento dos eventos e processos de diversificação no gênero *Cereus* fornecendo dados sobre a evolução de caracteres. Foram definidos os seguintes objetivos específicos:

- Triar caracteres morfológicos com base na literatura especializada disponível, além de consultas com taxonomistas associados ao projeto;
- Realizar uma reconstrução de caracteres ancestrais com a base de dados fenotípicos obtida;
- Verificar se a variação encontrada nos caracteres triados é suficiente para discriminação das espécies agrupadas por clados ou subgênero.

3. METODOLOGIA

3.1 Caracterização das espécies alvo e atributos estudados

As variáveis bióticas para as análises de evolução de caracteres foram obtidas em revisões e descrições taxonômicas publicados na literatura (ANDERSON, 2001; TAYLOR & ZAPPI, 2004; HUNT et al., 2006), no banco de dados Flora do Brasil 2020 (ZAPPI & TAYLOR, 2020), bem como em artigos científicos (Apêndice 4). Após a triagem inicial, os dados foram revisados e complementados pelos taxonomistas associados ao grupo, a Dra. Daniela Cristina Zappi (Museu Paraense Emílio Goeldi) e Dr. Nigel Paul Taylor (Universidade de Gibraltar), colaboradores no presente trabalho. No total, 63 caracteres foram triados. A listagem de espécies estudadas do gênero bem como seus respectivos clados é representada pela Tabela 1 e a escolha das espécies se deu usando o livro *The New Cactus Lexicon* (HUNT et al., 2006), com alterações sugeridas pelos taxonomistas associados.

Foram estudados atributos fenotípicos que possuíssem informação em pelo menos 50% das espécies (Apêndices 1 e 2). Para a reconstrução de caracteres ancestrais, e testagem da hipótese 1, foram utilizados apenas os táxons com posicionamento filogenético conhecido e dois táxons de grupo externo (20 táxons, Fig. 4). Para testar a hipótese segunda, toda a amostragem de espécies foi utilizada (41 táxons; Apêndice 3).

Tabela 1. Espécies do gênero *Cereus* utilizadas no presente estudo.

Espécies	Clado*
Subgênero <i>Oblongicarpus</i>	
<i>Cereus fricii</i> Backeberg	E
<i>Cereus horrispinus</i> Backeberg	ND**
<i>Cereus mortensenii</i> Croizat	ND**
<i>Cereus repandus</i> Linnaeus	A1
Subgênero <i>Mirabella</i>	
<i>Cereus albicaulis</i> Britton & Rose	D
<i>Cereus mirabella</i> N. P. Taylor	D
Subgênero <i>Ebneria</i>	
<i>Cereus adelmarii</i> Rizzini & Mattos	ND**
<i>Cereus aethiops</i> Haworth	B
<i>Cereus estevesii</i> Braun	ND**
<i>Cereus kroenleinii</i> N. P. Taylor	C
<i>Cereus saddianus</i> Rizzini & Mattos	C
<i>Cereus spgazzinii</i> F. A. C. Weber	B
Subgênero <i>Cereus</i>	
<i>Cereus bicolor</i> Rizzini & Mattos	A1
<i>Cereus fernambucensis fernambucensis</i> Lemaire	A2
<i>Cereus fernambucensis sericifer</i> Ritter	A2
<i>Cereus hankeanus</i> F. A. C. Weber & K.Schum	B
<i>Cereus hexagonus</i> Linnaeus	A1
<i>Cereus lepidotus</i> Salm & Dyck	ND**
<i>Cereus hildmannianus hildmannianus</i> K.Schum	A1
<i>Cereus hildmannianus uruguayanus</i> Kiesling	A1
<i>Cereus insularis</i> Hemsley	A2
<i>Cereus jamacaru jamacaru</i> De Candolle	A1
<i>Cereus jamacaru calcirupicola</i> Ritter	A1
<i>Cereus lanosus</i> Ritter	ND**
<i>Cereus pierre-braunianus</i> E. Esteves Pereira	A1
<i>Cereus stenogonus</i> K.Schum	A1
<i>Cereus trigonodendron</i> K.Schum	A1
<i>Cereus vargasianus</i> Cárdenas	ND**

*segundo Bombonato et al. (2020) e Amaral et al. (2021).

**ND, não disponível.

3.2 Reconstrução de Caracteres Ancestrais

Após a triagem de dados faltantes, restaram 52 caracteres para a análise de reconstrução de caracteres ancestrais, que se deu a partir de dois métodos: máxima parcimônia e máxima verossimilhança. Para tanto, separou-se os dados em três conjuntos principais: categóricos (e.g. hábito), contínuos (e.g. comprimento dos espinhos) e merísticos (e.g. número de costelas). A topologia mais recente elaborada para o gênero *Cereus* (Fig. 4) foi empregada na reconstrução. Foi identificado, para cada caractere, os estados presentes na amostragem e para cada estado foi atribuída uma codificação (0,1,2,...), ao qual cada espécie recebeu um ou mais estados (no caso de polimorfismo).

Para o método de verossimilhança: as informações polimórficas foram codificadas como um estado adicional já que o método não suporta polimorfismos, unindo então as características em um só código (por exemplo: espécie que apresente estado 1 e 2 foi codificado como 3, um novo estado). Além disso, as características merísticas e contínuas também tiveram que ser adaptadas para o método, visto que também não são suportadas em suas formas originais. Deste modo, caracteres merísticos foram contados como categóricos (uma vez que não permite variação decimal entre os estados, esta codificação aproxima-se mais dos caracteres categóricos), enquanto foi feita uma separação em agrupamentos de pequenos intervalos representando as características contínuas. Para as últimas, avaliou-se, para cada caractere, o intervalo em que ocorriam na amostragem e a divisão foi feita de modo que todo intervalo abrangesse a mesma amplitude de unidades.

A mudança de estado foi considerada significativa quando recuperada tanto pelo método de máxima parcimônia quanto pelo de máxima verossimilhança. Para o último, a probabilidade de mudança foi considerada significativa quando sua probabilidade fosse maior que 70% para os atributos binários e maior que 50% para os atributos com três ou mais estados.

3.3 Análises Multivariadas

A Análise de Componentes Principais (PCA) é uma técnica estatística multivariada que transforma um conjunto original de variáveis em um conjunto menor, que possa explicar a maior parte do conjunto original de informações. Consiste na ideia de redução de dimensionalidade dos dados com a menor perda de informação. Tem como objetivo explicar a variância de um vetor e funciona agrupando indivíduos de acordo com esta variação, explicitando o comportamento do dado na população (HONGYU, SANDANIELO & JUNIOR, 2015). Para realização da PCA, foi utilizado um script para

o programa R (R team, 2019) com 41 táxons, todas as espécies de *Cereus*, mais grupo externo: *Cipocereus* e *Praecereus* (Apêndice 3). Novas triagens foram feitas a partir da caracterização principal e novos conjuntos de dados foram formados para outros valores de dados faltantes, sendo elas: $\leq 50\%$, $\leq 75\%$, $\leq 90\%$, e para caracteres que apresentaram sinal filogenético em AMARAL et al. (2021), $\leq 39\%$, $\leq 10,7\%$, $\leq 9,5\%$ e $\leq 7,3\%$. Os caracteres merísticos foram analisados junto dos caracteres categóricos (mesmo critério usado anteriormente). Os resultados das análises não apresentam diferenças usando os dados brutos ou normalizados (Apêndice 2). Dessa forma, as análises subsequentes foram implementadas apenas com os dados brutos.

Para testar se a variação morfológica obtida é suficiente para discriminar as espécies agrupadas por subgênero, foram realizadas análises discriminantes a partir dos valores dos escores individuais para os 10 primeiros PCs obtidos nas análises de componentes principais. Inicialmente, foram realizadas análises preliminares para todas as bases de dados, variantes com relação a porcentagem de dados faltantes e sinal filogenético, como forma de avaliar qual desses conjuntos tem maior potencial de discriminação dos grupos. Essas análises foram conduzidas no software STATISTICA v. 10 (StatSoft), sendo o poder discriminatório avaliado pelas estatísticas F e Lambda de Wilks', bem como porcentagem de reclassificação correta dos indivíduos. A matriz de dados com o melhor cenário de discriminação foi utilizada para produzir gráficos bi-dimensionais para os eixos discriminantes obtidos. Para tanto, foi utilizado o programa PAST v. 4.03.

Para testar se a variação morfológica obtida é suficiente para o agrupamento das espécies por clados (BOMBONATO et al., 2020), foram realizadas análises de agrupamento pelo método de UPGMA (SNEATH & SOKAL, 1973), com base nas distâncias de Mahalanobis (MAHALANOBIS, 1930). Essas análises foram realizadas no programa PAST v 4.03. Valores de bootstrap (10.000 replicações) foram usados como medidas de suporte dos ramos. O índice de Jackknife (QUENOUILLE, 1956; TUKEY, 1958) foi usado para avaliar a porcentagem de reclassificação dos indivíduos em seus subgêneros. A correlação cofenética (SOKAL & ROHLF, 1962), que mede o grau de preservação das distâncias sobrepostas pelo dendrograma resultante do agrupamento em relação às distâncias originais, foi utilizada para medir a existência de distúrbios nos dendrogramas obtidos. Índices menores do que 0,7 indicam alto grau de distorção (ROHLF, 1970) entre as distâncias originais e aquelas representadas pelo dendrograma.

Outros estudos usam o limite de 0,8 (SOKAL & ROHLF, 1962; STANTON et al., 1994) enquanto outros, consideram desejável, valores entre 0,95-1 (ROHLF, 1970).

As análises de agrupamento foram úteis para testar a diferenciação fenotípica por clados e por subgêneros, no entanto, para a análise discriminante foi possível testar apenas a discriminação por subgênero, uma vez que a falta de dados sobre posicionamento filogenético de alguns táxons (Tabela 1), além do gênero possuir um clado contendo apenas uma espécie (clado E – *C. fricii*), impedindo a implementação do método que avalia também a variação dentro de cada grupo.

4. RESULTADOS

4.1 Reconstrução de Caracteres Ancestrais¹¹

Dos 63 caracteres triados, 52 foram implementados na análise de reconstrução. O critério utilizado para a exclusão de atributos era ter menos de 50% de informação. Do total de 41 táxons, apenas aqueles que possuem posição filogenética conhecida foi considerado, totalizando 20 táxons. Os algoritmos de reconstrução escolhidos foram Máxima Parcimônia e Máxima Verossimilhança (Mk1).

Das 52 características amostradas (Apêndice 1), 11 apresentaram mudança significativa de estado em algum dos clados ou espécies (Figs. 5 e 6). As características que apresentaram alta probabilidade para esta condição foram: raiz (clado D), aréolas da flor (clado D), brácteas da flor (clado D), ramificação (clados B, D, e as duas subespécies de *C. fernambucensis*), margens das costelas (clados A2 e B, e as duas subespécies de *C. jamacaru*), madeira (clado D), posição dos segmentos externos do perianto (clado A + B), dispersores (ramo que compreende as duas subespécies de *C. jamacaru* mais *C. pierre-braunianus*), deiscência (clado D), restos do perianto (ramo que compreende os clados A + B + C + E) e número mínimo de espinhos radiais (clado C e duas subespécies de *C. jamacaru*). Na Tabela 2 estão apresentados os estados que apresentaram probabilidades significativas de mudança.

¹¹ Os resultados obtidos nessas análises foram incorporados ao trabalho AMARAL et al., 2021.

Tabela 2. Probabilidades e estados para caracteres com transições significativas.

Caractere	Clado	Estado ancestral	Estado derivado	Prob.
Raiz	D	Não tuberosa	Tuberosa	0,999
Aréolas na Flor	D	Sem aréolas	Areolada	0,999
Brácteas da Flor	D	Pequena glabra	Pequena c/ tricomas	0,999
Ramificação	D	Ereta	Decumbente	0,982
Ramificação	B	Ereta	Decumbente	0,583
Ramificação <i>C. fernambucensis sericifer</i>	A2	Ereta	Decumbente + Ereta	0,605
Ramificação <i>C. fernambucensis fernambucensis</i>	A2	Ereta	Decumbente + Ereta	0,584
Margens Costelas CA2	A2	Todos	Crenado	0,882
Margens Costelas	B	Todos	Ondulado	0,591
Margens Costelas <i>C. jamacaru</i>	A1	Todos	Liso + Crenado	0,873
Madeira	D	Lenhoso	a) Amarela; b) Branca	a) 0,479 ; b) 0,479
Posição Segmentos Externos Perianto	A + B	Reflexa + "spreading"	"Spreading"	0,889
Dispersores	A1	Vertebrados	Avifauna	0,963
Deiscência	D	Deiscente	Indeiscente	0,996
Resto do Perianto	A + B + C + E	Decíduo	Decíduo*	0,779
Nº Mínimo de Espinhos Radiais	C	2	5	0,841
Nº Mínimo de Espinhos Radiais <i>C. jamacaru</i>	A1	2	7	0,816

*considerado o momento onde a probabilidade torna-se significativa, separando o clado D do restante de *Cereus*, sendo assim, mais uma característica importante que denota a distinção do clado mencionado.

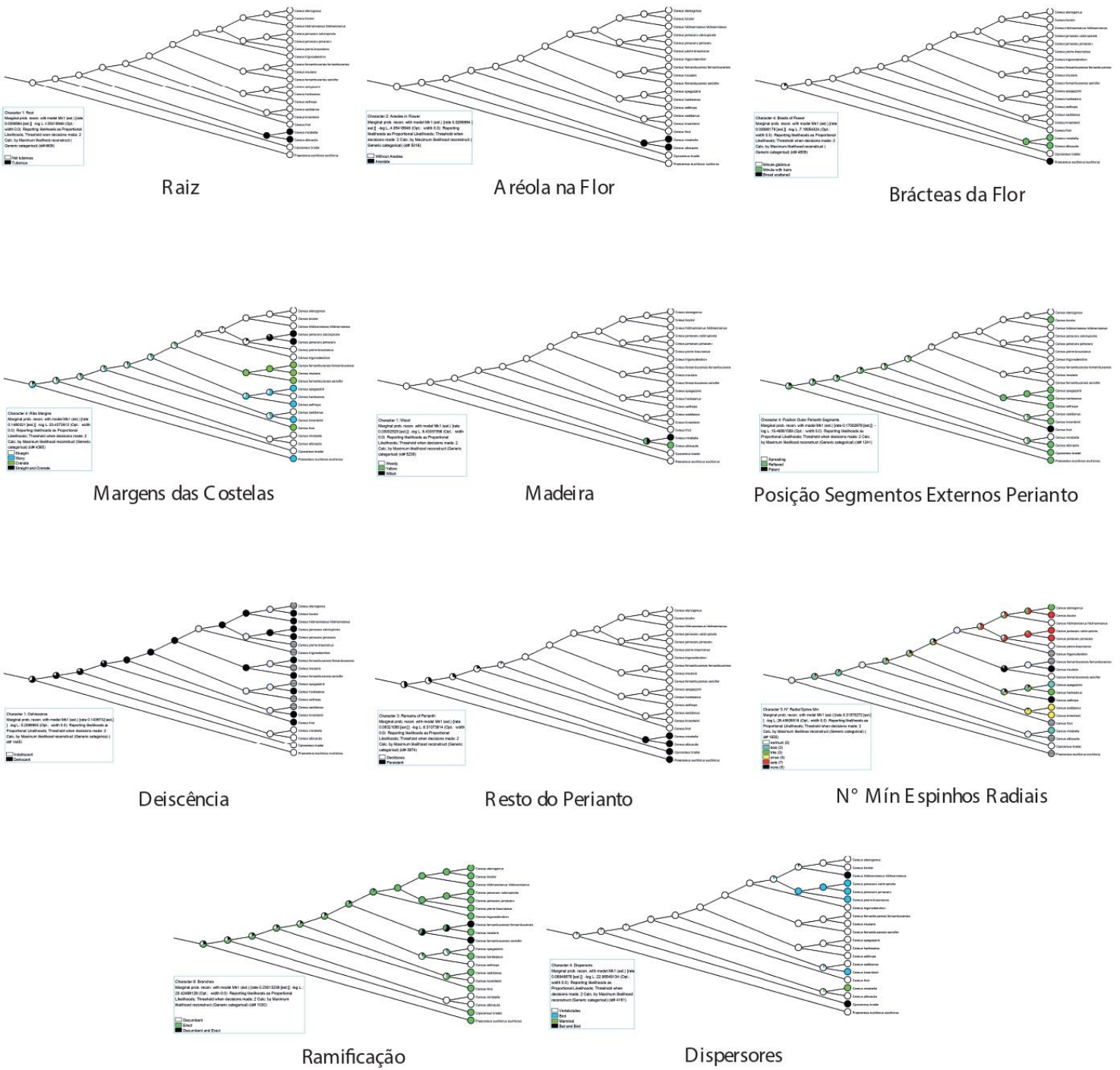


Figura 5. Reconstrução de Caracteres Ancestrais dos caracteres que apresentaram mudanças significativas de estado, pelo método de Máxima Verossimilhança. Detalhamento destas reconstruções pode ser encontrado no Apêndice 13.

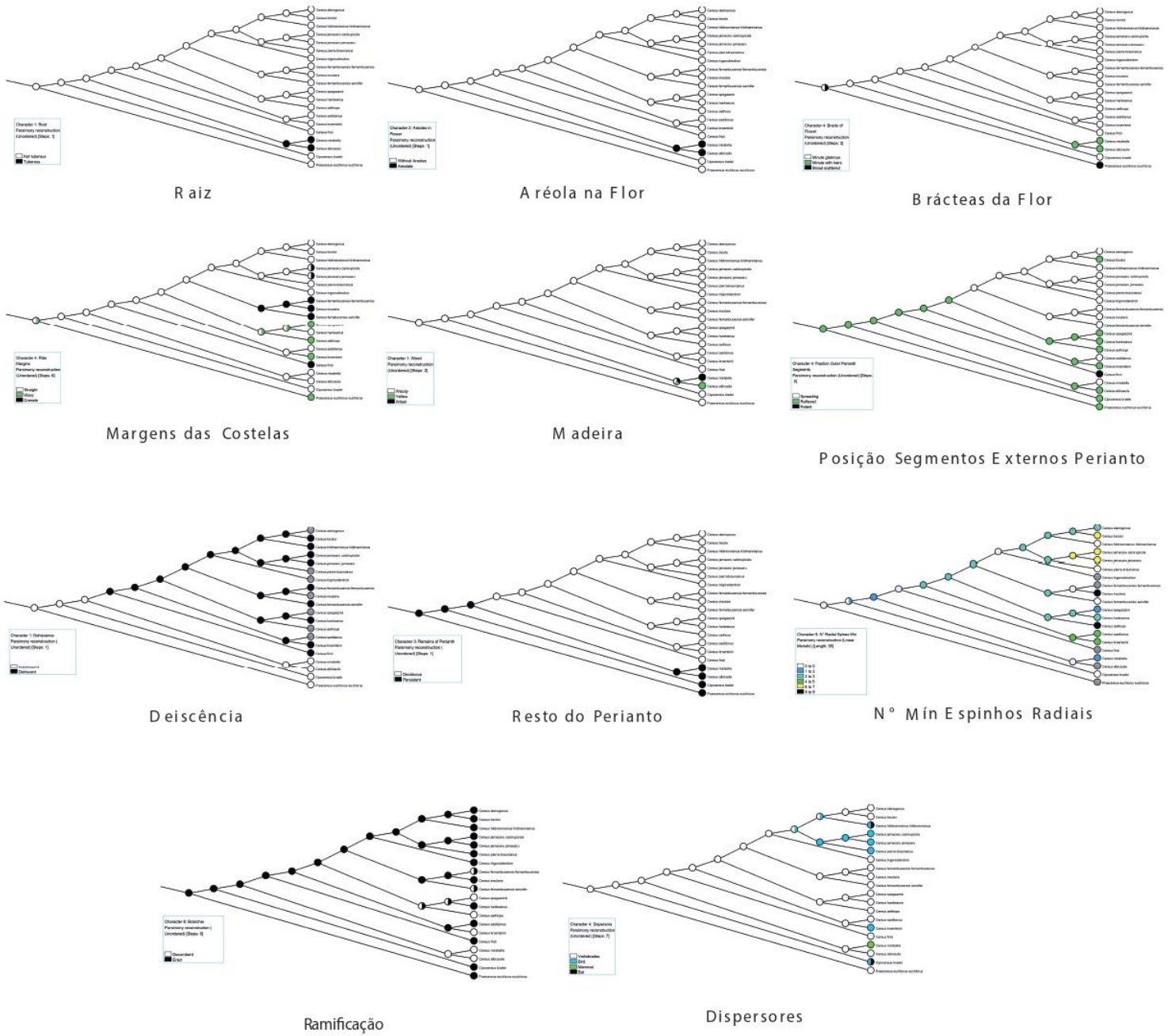


Figura 6. Reconstrução de Caracteres Ancestrais dos caracteres que apresentaram mudanças significativas de estado, pelo método de Máxima Parcimônia. Detalhamento destas reconstruções pode ser encontrado no Apêndice 14.

4.2 Análises Multivariadas

A análise de PCA se deu com os 41 táxons para diferentes conjuntos de dados, variando a quantidade permitida de lacunas (50%, 75%, 90%) e atributos que possuíam sinal filogenético. As coordenadas resultantes foram implementadas em uma análise discriminante, e, dali, foram retiradas algumas estatísticas.

Dentre os conjuntos de dados testados, os melhores foram aqueles compostos por caracteres com sinal filogenético de Amaral et al. (2021), sem normalização (dados brutos) e com menor porcentagem de dados faltantes (10,7%), conforme Tabela 3.

Com exceção das espécies do subgênero *Mirabella*, não foi possível identificar aproximação das espécies dos outros subgêneros como grupos coesos em uma análise de PCA (Figura 7). Os autovalores resultantes da análise discriminante, feita no programa PAST v. 4.03, para cada conjunto de dados, pode ser encontrado no Apêndice 6. A primeira dimensão pôde explicar, para todas as bases de dados, pelo menos 90% da variação fenotípica, separando sempre, o subgênero *Mirabella* dos outros três subgêneros. Para as amostragens com caracteres que apresentaram sinal filogenético (em AMARAL et al., 2021), os autovalores são maiores e a primeira dimensão explica no mínimo 98% da variação, explicitando a mesma relação supracitada (Figs. 8 e 9). Os demais gráficos de dispersão podem ser encontrados no Apêndice 10.

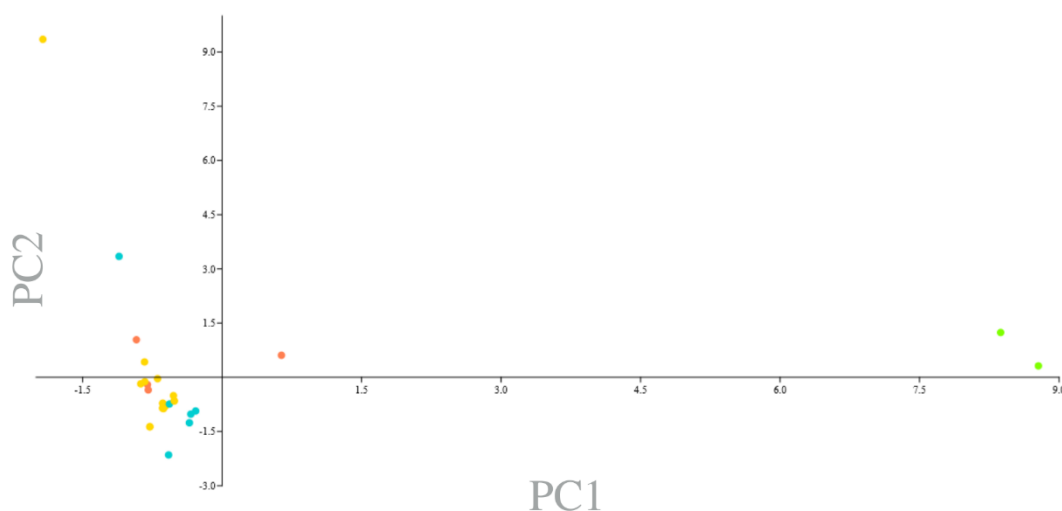


Figura 7. Gráfico bi-dimensional da Análise de Componentes Principais obtidas para a base de dados para a base de dados sifg_bruto_sge_10,7% (Tabela 3). Verde: *Mirabella*, Amarelo: *Cereus*, Azul: *Ebneria*, Vermelho: *Oblongicarpus*. PC1: 23,36% variação; PC2: 17,17% variação.

Tabela 3. Proporção acumulada de variação, porcentagem de reclassificação e significância estatística das análises discriminantes para cada conjunto de dados, utilizando “subgênero” como variável de agrupamento.

Base de Dados***	PCs	Proporção Acumulada	Wilks' Lambda	Estatística F	Valor p	% reclassificação
50%_brutos_sge	1-10	67%	0,0016944	F (30,44) = 11,61012	<0.00001	100
50%_mddpu_sge*	1-10	67%	0,0017141	F (30,44) = 11,55867	<0.00001	100
50%_pv_sge**	1-10	67%	0,0017222	F (30,44) = 11,53769	<0.00001	100
75%_brutos_sge	1-10	60%	0,0019994	F (30,44) = 10,89183	<0.00001	100
90%_brutos_sge	1-10	60%	0,0022823	F (30,44) = 10,34597	<0.00001	100
sifg_bruto_sge_42.9%	1-10	87%	0,0001458	F (30,44) = 28,72331	<0.00001	100
sifg_bruto_sge_10.7%	1-10	89%	0,0001342	F (30,44) = 29,59166	<0.00001	100

*Base de dados com normalização contendo média e desvio padrão únicos.

**Base de dados com normalização contendo média e desvio padrão por caractere.

***Estas normalizações só são encontradas para 50% de lacunas, pois, não houve diferença significativa entre estas e os dados brutos, tendo sido dada preferência, então, à implementação dos dados originais para os conjuntos de dados subsequentes.

Porcentagens representam quantidade de dados faltantes; “brutos”, são dados não normalizados, utilizados em seus valores brutos; “sge”, significa sem grupo externo; “sifg”, são conjuntos de dados que apresentaram sinal filogenético em AMARAL et al. (2021).

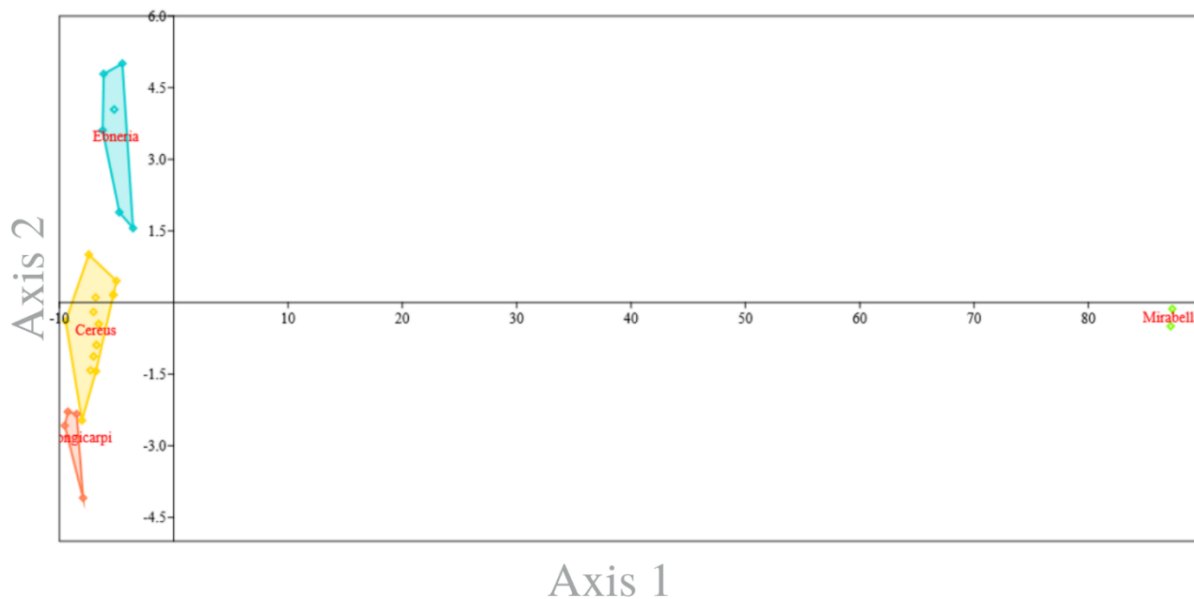


Figura 8. Gráfico de dispersão dos indivíduos contra os dois primeiros eixos discriminantes (base de dados sigf_brutos_sge_10,7%). Autovalores: eixo 1 – 684,91 (99,2%); eixo 2 – 4,58 (0,66%).

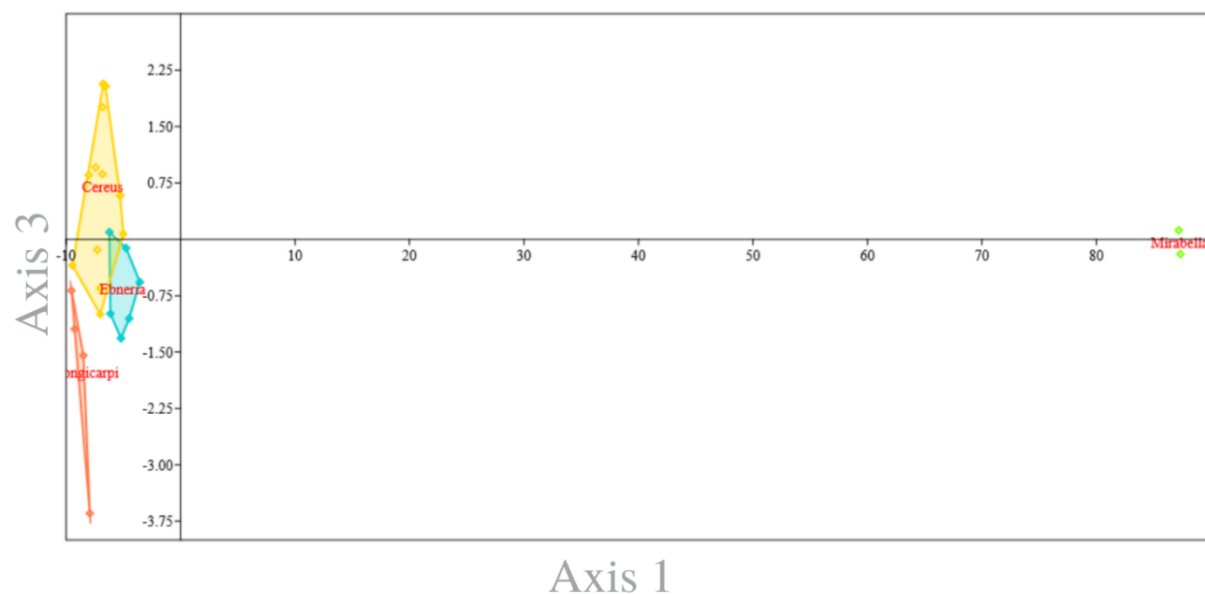


Figura 9. Gráfico de dispersão dos indivíduos contra os eixos discriminantes 1 e 3 (base de dados sigf_brutos_sge_10,7%). Autovalores: eixo 1 – 684,91 (99,2%); eixo 3 – 0,95 (0,14%).

Os índices de Jackknife gerados para a matriz de confusão, mostram a porcentagem de reclassificação dos subgêneros, bem como os autovalores, para todas as bases de dados (Apêndice 6). Para a base mais significativa, o índice Jackknife foi o maior de todos, 85,71% de reclassificação. Pela configuração padrão do programa, todos os conjuntos de dados reclassificaram 100% dos agrupamentos de entrada, com exceção da base que continha até 75% de dados faltantes, em valores brutos, sem grupo externo

(75%_brutos_sge), que reclassificou 96,43% dos subgêneros. Do conjunto de dados mais significativo (Tabela 3), quatro espécies foram reclassificadas em subgênero diferente do informado, são elas: *Cereus estevesii*, *Cereus kroenleinii*, *Cereus lanosus* e *Cereus trigonodendron*, representada pela matriz de confusão (Tabela 4) e tabela de classificação (Apêndice 5).

Tabela 4. Matriz de confusão gerada pela análise discriminante utilizando a base de dados contendo caracteres com sinal filogenético, em valores brutos, sem grupo externo, para 10,7% de dados faltantes.

	<i>Ebneria</i>	<i>Mirabella</i>	<i>Cereus</i>	<i>Oblongicarpus</i>	Total
<i>Ebneria</i>	4	0	1	1	6
<i>Mirabella</i>	0	2	0	0	2
<i>Cereus</i>	1	0	14	1	16
<i>Oblongicarpus</i>	0	0	0	4	4
Total	5	2	15	6	28

Os dendrogramas, resultado da análise de agrupamento, não recuperaram a subdivisão em clados ou subgêneros em nenhum conjunto de dados. Os valores de correlação cofenética foram todos maiores do que pelo menos 0,93, demonstrando que a distorção causada pelo resumo dos dados n-dimensionais em apenas duas dimensões, não trouxe prejuízo para a acurácia. Neste contexto, apenas o dendrograma gerado pela matriz de dados com maior poder discriminatório de subgêneros (Tabela 3) está apresentado (Figura 10).

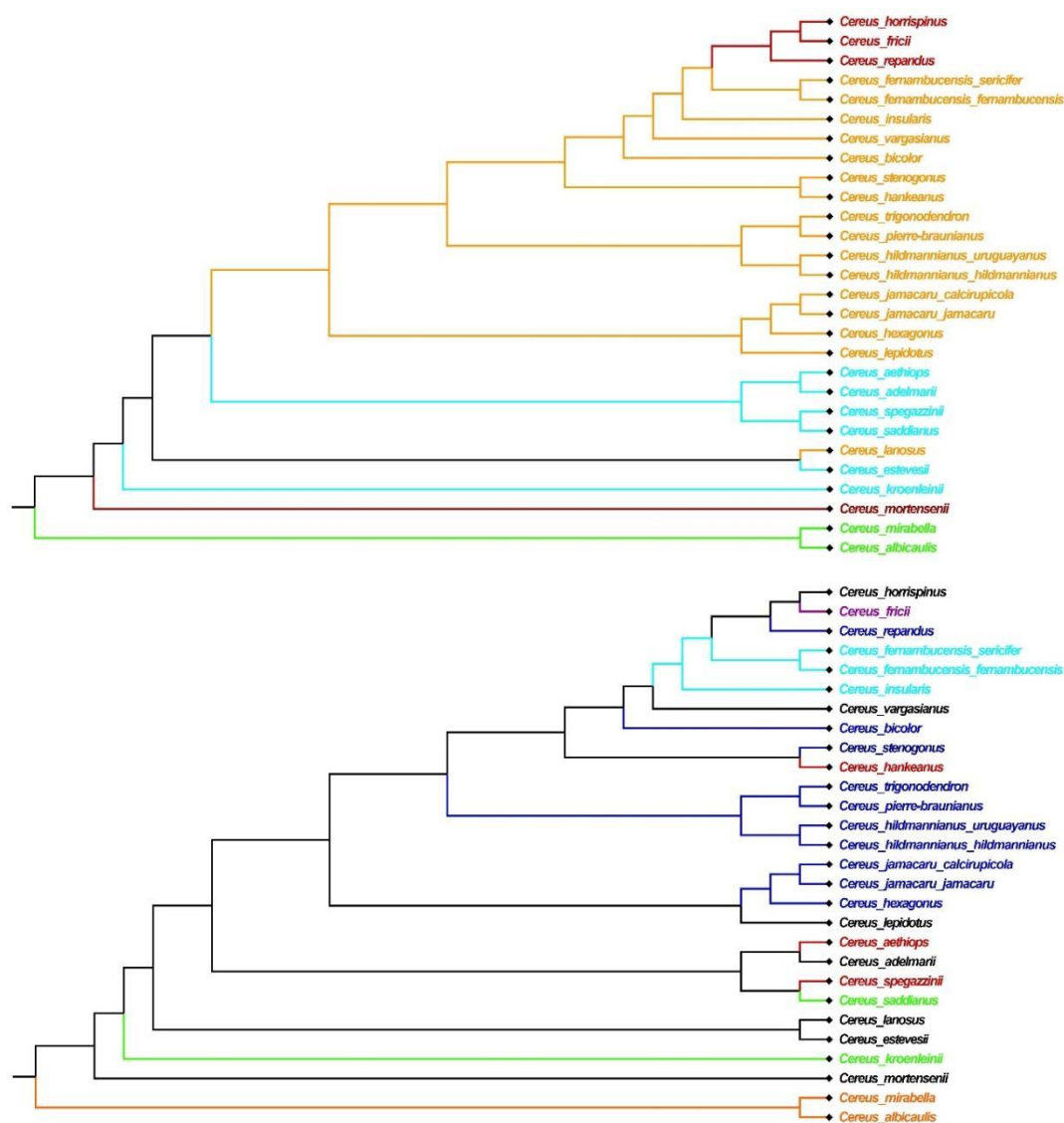


Figura 10. Dendrogramas gerados para base de dados significativa (sifg_brutos_sge_10,7%), bootstrap = 10.000, método UPGMA de agrupamento, correlação cofenética = 0,97.

Cima: Subgênero. Vermelho: *Oblongicarpus*, laranja: *Cereus*, azul: *Ebneria*, verde: *Mirabella*.

Baixo: Clados. Preto: desconhecido, azul escuro: A1, azul claro: A2, vermelho: B, verde: C, laranja: D, roxo: E.

Os dendrogramas tiveram nível de distorção relativamente baixo, com valores de correlação cofenética transitando entre 0,93 e 0,97, e, uma vez que o intervalo desejável para este coeficiente é de 0,95-1 (ROHLF, 1970; MEYER, 2002), a distorção do resultado, causada pela redução do número de dimensões dos dados, não é significativa. Assim, este resultado poderia ser consequência da natureza dos dados (variação fenotípica não discrimina nos grupos considerados) ou possíveis falhas e/ou escassez na amostragem e processamento. As demais matrizes de confusão e dendrogramas, podem ser encontrados nos Apêndices 7- 9.

5. DISCUSSÃO

5.1 *Reconstrução de Caracteres Ancestrais*

No presente estudo, foi realizada uma análise de reconstrução de caracteres ancestrais para as espécies do gênero *Cereus*. Esse resultado inédito foi incorporado em um trabalho mais amplo produzido pelo grupo de pesquisa, aprovado para publicação (AMARAL et al., 2021). Em resumo, nesta reconstrução foram identificadas mudanças significativas de estado para um total de 11 atributos fenotípicos (Tabela 2), sendo seis no clado D, uma no clado C, duas no clado B, uma no clado A + B e uma no clado A + B + C + D. Embora esses resultados não tenham uma explicação única, é possível que parte dessas mudanças sejam adaptativas e possam estar ligadas a transições biogeográficas observadas para diferentes linhagens do gênero. Abaixo, são apresentadas algumas funcionalidades dos atributos fenotípicos relacionados à mudança de estado significativa em clados de *Cereus*, que podem servir como subsídios para estabelecimento de hipóteses para serem explicitamente testadas em trabalhos futuros.

Uma raiz tuberosa, é a modificação de uma raiz secundária, tornando-se mais espessa, caracterizada pelo alongamento da raiz acompanhado de deposição de amido e aumento do volume e peso do tecido do órgão. Além de armazenamento do polissacarídeo, estas raízes modificadas podem funcionar como órgãos de propagação vegetativa para plantas que ocorrem em locais com condições ambientais adversas (podendo passar por período de dormência), pois a existência de dois mecanismos reprodutivos, aumentam as chances de sobrevivência nestes locais (GREGORY, 1965).

Além disso, raízes tuberosas provêm estoque de água e amido entre períodos de dormência e floração para os órgãos aéreos (APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2008). Uma vez que o clado D ocorre na Caatinga (AMARAL et al., 2021), e a região é caracterizada por baixa precipitação anual (300 mm/ano – 1000 mm/ano), clima seco típico da região semi-árida, secas prolongadas e grande exposição ao vento; é comum haverem adaptações típicas deste ambiente, com fisiologias e comportamentos reprodutivos específicos (COSTA, ARAÚJO & LIMA-VERDE, 2007; OLIVEIRA et al., 2012; SILVA, LEAL & TABARELLI; 2017), o que pode explicar a tuberização das raízes de *C. mirabella* e *C. albicaulis* (Tabela 2, Figs. 5 e 6). Plantas do Cerrado frequentemente possuem essa adaptação, pois, a partir deste órgão, é possível haver rebrotamento após períodos de

dormência, perturbações ambientais ou senescência dos ramos aéreos (MORAES et al., 2016).

O receptáculo que se prolonga entre o ovário e o perianto (pericarpelo) pode ser nu ou recoberto por brácteas ou aréolas (BARTHLOTT & HUNT, 1993). As aréolas são gemas axilares onde estão contidas células meristemáticas que dão origem aos aglomerados de espinhos, flores e novos ramos. Localizam-se em sulcos por todo o cladódio (MAUSETH, 2017). Entretanto, esta estrutura pode assumir também a função de nectário extrafloral¹², funcionando como glândulas que secretam água açucarada que atrai espécies de Arthropoda (Fig. 11), não atuando apenas como polinizadores, mas também como agentes de limpeza e patrulheiros (Fig. 11), o que promove proteção contra organismos nocivos. Além disso, afetam a disponibilidade de biomoléculas no solo, como no caso de formigas (Hymenoptera) que formam colônias próximas aos cactos e carregam sua comida pelas redondezas; e aumentam, indiretamente, a diversidade genética, pois o acesso às flores é limitado a apenas polinizadores voadores àquelas plantas guardadas por colônias (RUFFNER & CLARK, 1986; NESS, 2006; CHAMBERLAIN & HOLLAND, 2008; MAUSETH, REBMANN & MACHADO, 2016). Desta maneira, a interação com artrópodes na forma de mutualismo, pode oferecer vantagens às plantas em possuírem aréolas nos ramos florais. Contudo, esta relação pode ser melhor avaliada em futuros estudos.

¹² Nectário Extranupcial. Discute-se o uso do termo “extrafloral”, uma vez que para alguns casos, a estrutura secretora de néctar está alocada na flor, mas não atua diretamente na polinização (BERNADELLO et al., 2007). Para alguns autores (PAIVA, 2011; ALMEIDA et al., 2013), o termo mais adequado para estes casos, é “extranupcial”.



Figura 11. À esquerda cima: ramo floral de *Leptocereus weingartianus* com gotas de néctar.
 À direita cima: Aréolas do ramo floral de *Acanthocereus tetragonus* produzindo néctar.
 À esquerda baixo: Formiga visitando nectário extrafloral de *Pachycereus gatesii*.
 À direita baixo: Formiga visitando nectário extrafloral de *Ferocactus emoryi*.
 Fonte: MAUSETH, REBMANN & MACHADO (2016).

Outra característica com potencial de atração óptica para polinizadores são as brácteas, nuas ou revestidas de tricomas (BARTHLOTT & HUNT, 1993). Tricomas podem ser estruturas secretoras que auxiliam na atração de polinizadores (diferente dos nectários florais), bem como solutos para proteção contra herbivoria, entrada de patógenos, exposição à luz UV e desidratação, uma vez que as plantas têm adaptações funcionais para proteção do órgão que atrai agentes externos (LEITÃO et al., 2005; BARROS et al., 2017). A aquisição, do clado D, de tricomas para as brácteas das flores, pode ser explicada por alguma das características mencionadas acima. No entanto, não existem evidências suficientes neste estudo, que apontem para uma destas. Mais pesquisas são necessárias para que seja possível fazer tal afirmação.

As costelas dos cactos são formadas a partir da fusão vertical da podaria, que são, originalmente, as folhas modificadas que crescem sob as aréolas. Isto produz uma haste capaz de expandir-se e contrair-se conforme muda a disponibilidade de água do ambiente (BARTHLOTT & HUNT, 1993), uma adaptação essencial na sobrevivência em ambientes áridos. Além disso, temperatura é determinante para o funcionamento adequado da fisiologia dos seres vivos, assim, o sombreamento é uma forma de controle térmico eficiente (DREZNER, 2017), sendo possível que o aumento de espinhos radiais de 2 para 5, nas espécies *C. saddianus* e *C. kroenleinii*, e de 2 para 7 em *C. jamacaru*, além da mudança na forma da margem das costelas, sejam relacionados com este fator; assim como encontrado por Nobel (1978) na influência dos espinhos na temperatura dos gêneros de cacto *Mammillaria*, *Carnegiea* e *Ferocactus*. Além disso, parece haver relação entre variáveis ambientais (irradiação solar e disponibilidade de água) e tamanho dos espinhos para *Pilosocereus arrabidae* (Cactaceae) (MENEZES et al., 2015), denotando a importância destas variáveis para este tipo de atributo.

A característica de ter sementes dispersadas majoritariamente por pássaros, encontrada para as espécies *Cereus jamacaru* e *Cereus pierre-braunianus* pode ter uma explicação, ao menos para a primeira espécie. Como sugerido por Gomes, Quirino e Araújo (2014) a alta produção de frutos e elevada sincronia de maturação da espécie, acarretam em curto período em que os frutos estão disponíveis na natureza, tornando mais frequentes a procura por este alimento pelos pássaros em um ecossistema sazonal (Caatinga).

Além disso, o trabalho dos autores pôde explicitar queda significativa no tempo de germinação daquelas sementes que passaram pelo trato digestório de pássaros, o que resultaria em estabelecimento e crescimento mais rápido para a espécie. Pelo curto período em que os animais costumam permanecer no cacto, a probabilidade de regurgitação ou defecação próximos à planta mãe é pequena. O período de maior deiscência para o gênero e de maior atividade das aves amostradas é o mesmo, demonstrando que esta relação pode ser estendida para outras espécies do mesmo gênero.

A dispersão da maneira como foi apontada é funcional para organismos que possuem frutos deiscentes, já para organismos indeiscentes, o processo pode diferir. A indeiscência atrasa a liberação das sementes, permitindo mais tempo para a dispersão do fruto e menor chance de germinação adjacente à planta-mãe. A dispersão, então, pode ocorrer por meio de características morfológicas (frutos que ficam presos nas penas de pássaros ou pêlos de animais, por exemplo).

Quando a relação apresentada acima não é verdadeira, o atraso na liberação dos zigotos pode ser resultado de uma adaptação das plantas a ambientes áridos, uma vez que o regime de chuvas nestes locais é irregular, e a proteção garantida pelo fruto pode manter a capacidade de germinação por mais tempo. Assim, as sementes são soltas no ambiente após a decomposição do pericarpo, ainda germináveis, em períodos mais úmidos (MÜHLHAUSEN et al., 2010). Este caso pode explicar a indeiscência do clado D, apesar de não ser possível afirmá-lo com certeza para este estudo. Também não é possível supor uma razão para que outras espécies que também ocorrem em ambientes com vegetação xérica não possuam esta mesma característica.

Para os demais fenótipos estudados para os quais foram observadas mudanças significativas de estado na filogenia, isto é: crescimento decumbente, cor da madeira, posição dos segmentos externos do perianto e restos do perianto, não foi estabelecida nenhuma potencial explicação adaptativa para sua diferenciação. Pela ausência de testes, no presente trabalho, que estabeleçam relação de causalidade entre os casos do gênero *Cereus* com as hipóteses discutidas, não é razoável sustentá-las sem testes prévios. Por este motivo, é encorajado o questionamento acerca da natureza dessas transições. A explicação adaptacionista é plausível, mas não exclusiva, visto que outros fenômenos são capazes de promover variação fenotípica, tais como exaptação (GOULD & VRBA, 1982), ou efeitos pleiotrópicos. Estudos futuros poderão elucidar as questões apresentadas aqui.

5.2 Variação morfológica entre grupos

Para as análises de agrupamento, os clados não formam grupos coesos de espécies por subgênero ou clados, não indicando uma correlação direta entre às relações filogenética e variação fenotípica a partir desta amostragem. A única exceção foi o clado D, composto pelas espécies do subgênero *Mirabella* (BOMBONATO et al. 2020) (Figura 10). Conforme apresentado na reconstrução de caracteres, essa linhagem apresenta uma série de transições de estados fenotípicos (Figuras 5 e 6, Tabela 2), tornando essa linhagem significativamente distinta das demais.

Com relação à análise discriminante, em que as informações de agrupamento são dadas como informação *a priori*, os subgêneros *Oblongicarpi*, *Ebneria* e *Cereus* se mostram bastante diferenciados de *Mirabella* em todas as análises, para todos os conjuntos de dados (Figs 10-14. Apêndice 2), sempre com relação ao eixo discriminante 1. Com já mencionado, esse padrão também foi recuperado na reconstrução de caracteres

ancestrais, onde o clado apresenta algumas diferenças morfológicas consideradas significativas (Tabela 3). A diferenciação entre os subgêneros *Oblongicarpus*, *Cereus* e *Ebneria*, foi menos pronunciada e mais relacionada aos eixos discriminantes 2 e 3, que explicam uma pequena parte da variação morfológica e autovalores baixos (Apêndice 6), sugerindo que esses eixos têm pouco poder explanatório.

As espécies *Cereus estevesii*, *Cereus kroenleinii*, *Cereus lanosus* e *Cereus trigonodendron* foram reclassificadas em um subgênero distinto do informado (para o conjunto mais significativo), apesar de este padrão não ser facilmente observável nos gráficos bidimensionais (Figs. 5 e 6). Essa discrepância pode ser artefato do método, que, ao basear-se na redução da dimensionalidade das observações (reduzir um objeto n-dimensional a apenas duas ou três), acaba também resumindo algumas relações, o que influencia a observação gráfica (VICINI & SOUZA, 2005). Isto, no entanto, não altera a significância do resultado, uma vez que apenas uma dimensão foi capaz de explicar 99,2% da variação fenotípica (Apêndice 6).

A única espécie em que é possível visualizar, nos gráficos, a mudança de subgênero (*Cereus saddianus*), não foi reclassificada pelo índice de Jackknife (Apêndice 6). De toda forma, toda variação descrita na matriz de reclassificação (Apêndice 5) ocorre entre os três subgêneros mais proximamente relacionados, quando em comparação com *Mirabella*.

A pouca distinção entre os subgêneros *Oblongicarpus*, *Ebneria* e *Cereus*, pode ser resultado de tamanha idiosincrasia de *Mirabella*, que influenciou a escala e tornou qualquer diferença entre os primeiros, irrelevante; ou indicar labilidade evolutiva para os atributos escolhidos nestas espécies. Isto porque, a alta variabilidade fenotípica entre espécies, consequentes de caracteres lábeis (SHEINER, 1993), enfraqueceriam os agrupamentos de um nível taxonômico maior (subgênero). Estando esta hipótese correta, este resultado pode sugerir que, na época da diversificação do gênero, marcado por mudanças climáticas e eventos orogênicos (Plio-Pleistoceno) (AMARAL et al., 2021), *Cereus* pode ter respondido rapidamente à instabilidade ambiental. Da mesma maneira, os próximos eventos climáticos influenciarão diretamente em seu fenótipo. Ainda assim, esforços em conservação para espécies de cactos são urgentes, independentemente da existência ou não de caracteres lábeis.

Em termos de conservadorismo de nicho filogenético (PNC), os atributos analisados parecem conservados para os subgêneros *Oblongicarpus*, *Ebneria* e *Cereus*, explicando sua frequente proximidade; ao passo que existe uma clara mudança de nicho

do subgênero *Mirabella*, que pode ter ocorrido em consequência da transição do bioma Cerrado-Caatinga (AMARAL et al., 2021).

6. CONCLUSÃO

A primeira hipótese alternativa (existem caracteres fenotípicos que foram importantes no processo de diversificação do gênero) foi, em parte, corroborada. Apesar de serem necessários mais testes que estabeleçam a relação direta entre os caracteres reconstruídos e o ambiente seco de vegetação xérica específicos para o gênero *Cereus*, esta relação é verdadeira para outros espécimes de cactos, sendo crível que estas características também tenham sido importantes para a sua diversificação. A segunda hipótese alternativa (a variação fenotípica do gênero é suficiente para sua discriminação em clado ou subgênero) foi também, em parte, corroborada. Foi possível identificar que o subgênero *Mirabella* é bastante distinto de seus subgêneros irmãos, sendo sua variação fenotípica, muito eficiente em discriminá-la do restante. No entanto, talvez devido à tamanha peculiaridade do subgênero supracitado, não foi possível recuperar esta mesma distinção entre *Oblongicarpus*, *Ebneria* e *Cereus* com suporte estatístico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AHLSTRAND, N. I.; VERSTRAETE, B.; HASSEMER, G.; DUNBAR-CO, S.; HOGGARD, R.; MEUDT, H. M.; RONSTED, N.. Ancestral range reconstruction of remote oceanic island species of *Plantago* (Plantaginaceae) reveals differing scales and modes of dispersal, **Journal of Biogeography**, v. 46, n°4, p. 706-722, 2019.

ALMEIDA, O. J. G.; COTA-SÁNCHEZ, J. H.; PAOLI, A. A. S.. The systematic significance of floral morphology, nectaries, and nectar concentration in epiphytic cacti of tribes Hylocereeae and Rhipsalideae (Cactaceae), **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Elsevier, 2013.

ALTESOR, A.; EZCURRA, E.. Functional morphology and evolution of stem succulence in cacti. **Journal of Arid Environments**, Elsevier Science Ltd, v. 53, n°4, p. 557-567, 2003.

AMARAL, D. T.; MINHÓS-YANO, I.; OLIVEIRA, J. V. M; ROMEIRO-BRITO, M.; BONATELLI, I. A. S.; TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C.; MORAES, E. M.; EATON, D.; FRANCO, F. F.. Tracking the Xeric Biomes of South America: The Spatio-Temporal Diversification of Mandacaru Cactus, **Journal of Biogeography**, 2021.

AMORIM, D. de S.. Fundamentos da Sistemática Filogenética, Holos Editora Ribeirão Preto, 2002.

ANDERSON, E. F.. The Cactus Family. Timber Press, Inc. Portland, 2001.

ANDRADE, C. T. S.; MARQUES, J. G. W.; ZAPPI, D. C.. Utilização medicinal de cactáceas por sertanejos baianos, **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v. 8, n°3, p. 36-42, Botucatu, 2006.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CURY, G.; SOARES, M. K. M.; ROCHA, R.; HAYASHI, A. H.. Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado, **Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 135, n°1, p. 103-113, 2008.

APGIV – Angiosperms Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV, **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 180, p. 1-20, 2016.

AQUINO, D.; CERVANTES, R. C.; GERNANDT, D. S.; ARIAS, S.. Species Delimitation and Phylogeny of *Epithelantha* (Cactaceae), **Systematic Botany**, American Society of Plant Taxonomists, v. 44, n°3, p. 600-615, 2019.

AQUINO, D.; MORENO-LETELIER, A.; GONZÁLEZ-BOTELLO, M.; ARIAS, S.. The importance of environmental conditions in maintaining lineage identity in *Epithelantha* (Cactaceae), **Ecology & Evolution**, v. 11, p. 4520-4531, 2021.

ARAKAKI, M.; CHRISTIN, P. A.; NYFFELER, R.; LENDEL, A.; EGGLI, U.; OGBURN, R. M.; SPRIGGS, E.; MOORE, M. J.; EDWARDS, E. J.. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages, **Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)**, v. 108, n°20, p. 8379-8384, 2011.

ARAÚJO, I. N. da S.. Biometria de Frutos do Mandacaru (*Cereus jamacaru*) Plantados em Áreas Degradadas no Seridó Paraibano, Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia, Monografia, Picuí, Paraíba, 2016.

ASPLEN, M. K.; WHITFIELD, J. B.; BOER, J. G. de; HEIMPEL, G. E.. Ancestral state reconstruction analysis of hymenopteran sex determination mechanisms, **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, n°8, p. 1762-1769, 2009.

BARTHLOTT, W.; HUNT, D. R.. Cactaceae. In KUBITZKI, K.; ROHWER, J. G.; BITTRICH, V.. *Cactaceae in The Families and Genera of Vascular Plants*, **Springer Verlag**, Berlim, Alemanha, vol. 2, p. 161– 197, 1993.

BARROS, T. C. de; MARINHO, C. R.; PEDERSOLI, G. D.; PAULINO, J. V.; TEIXEIRA, S. P.. Beyond pollination: diversity of secretory structures during flower development in different legume lineages, **Acta Botanica Brasilica**, v. 31, n°3, p. 358-373, 2017.

BELL, C. D.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.. The Age And Diversification Of The Angiosperms Re-Revisited, **American Journal of Botany**, v. 97, n°8, p. 1296-1303, 2010.

BERNADELLO, G.; NEPI, M.; NICOLSON, S. W.; PACINI, E.; PETANIDOU, T.; THORNBURG, R. W.. Nectaries and Nectar, Springer, 2007.

BFG - The Brazil Flora Group. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil, **Rodriguésia**, v. 66, p. 1085-1113, 2015.

BOMBONATO, J. R.; AMARAL, D. T. do; SILVA, G. A. R.; KHAN, G.; MORAES, E. M.; SILVA ANDRADE, S. C.; EATON, D. A. R.; ALONSO, D. P.; RIBOLLA, P. E. M.; TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C.; FRANCO, F. F.. The potential of genome-wide RAD sequences for resolving rapid radiations: a case study in Cactaceae, **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 151, 2020.

BORGES, R.; MACHADO, J. P.; GOMES, C.; ROCHA, A. P.; ANTUNES, A.. Measuring phylogenetic signal between categorical traits and phylogenies, **Bioinformatics**, Oxford, v. 35, n°11, p. 1862-1869, 2018.

BOUCHARD-CÔTÉ, A.; HALL, D.; GRIFFITHS, T. L.; KLEIN, D.. Automated reconstruction of ancient languages using probabilistic models of sound change, **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America – PNAS**, p. 4224-4229, 2013.

BOUCHER, F. C.; THUILLER, W.; DAVIES, T. J.; LAVERGNE, S.. Neutral Biogeography and the Evolution of Climatic Niches, **The American Naturalist**, v. 183, n°5, 2014.

BROMMER, J. E.. Phenotypic plasticity of labile traits in the wild, **Current Zoology**, v. 59, n°4, p. 485-505, 2013.

CALVENTE, A.; MORAES, E. M.; LAVOR, P.; BONATELLI, I. A. S.; NACAGUMA, P.; VERSIEUX, L. M.; TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C.. Phylogenetics Analysis of *Pilosocereus* (Cactaceae) inferred from plastid and nuclear sequences, **Botanical Journal of the Linnean Society**, The Linnean Society of London, v. 183, n°1, p. 25-38, 2016.

CHAMBERLAIN, S. A.; HOLLAND, J. N.. Density-mediated, context-dependent consumer-resource interactions between ants and extrafloral néctar plants, **Ecology**, v. 89, p. 1364-1374, 2008.

CHILDS, D. Z.; SHELDON, B. C.; REES, M.. The evolution of labile traits in sex-and age-structured populations, **Journal of Animal Ecology**, v. 85, n°2, p. 329-342, 2016.

COSTA, R. C. da; ARAÚJO, F. S. de; LIMA-VERDE, L. W.. Flora and life-form spectrum in an area of deciduous thorn woodland (caatinga) in northeastern, Brazil, **Journal of Arid Environments**, Elsevier, v. 68, p. 237-247, 2007.

CRISP, M. D.; TREWICK, S. A.; COOK, L. G.. Hypothesis testing in biogeography, **Trends in Ecology and Evolution**, Cell Press, Elsevier Ltd, v. 26, n°2, p. 66-72, 2010.

CUÉNOUD, P.; SAVOLAINEN, V.; CHATROU, L. W.; POWELL, M.; GRAYER, R. J.; CHASE, M. W.. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcL*, *atpB*, and *matK* DNA sequences, **American Journal of Botany**, v. 89, n°1, p. 132-144, 2002.

CUNNINGHAM, C. E.; OMLAND, K. E.; OAKLEY, T. H.. Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal, **Tree**, Elsevier, v. 13, n°9, p. 361-366, 1998.

DAVIES, T. J.; KRAFT, N. J. B.; SALAMIN, N.; WOLKIVICH, E. M.. Incompletely resolved phylogenetic trees inflate estimates of phylogenetic conservatism, **Ecology**, Ecological Society of America, v. 93, n°2, p. 242-247, 2012.

DEMAIO, P. H.; BARFUSS, M. H. J.; KIESLING, R.; TILL, W.; CHIAPELLA, J. O.. Molecular phylogeny of *Gymnocalycium* (Cactaceae): Assessment of Alternative

Infrageneric Systems, a New Subgenus, and Trends in the Evolution of the Genus, **American Journal of Botany**, p. 1841–1854, 2011.

DREZNER, T. D.. Shape and size adjustments of a cactus with rib and furrow morphology, **Journal of Arid Environments**, Elsevier, v. 138, p. 1-8, 2017.

DUCHÊNE, S.; LANFEAR, R.. Phylogenetic Uncertainty Can Bias the Number of Evolutionary Transitions Estimated From Ancestral State Reconstruction Methods, **Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution**, v. 324, n° 6, p. 517-524, 2015.

EHRENDORFER, F.; BARFUSS, M. H. J.; MANEN, J. F.; SCHNEEWEISS, G. M.. Phylogeny, Character Evolution and Spatiotemporal Diversification of the Species-Rich and World-Wide Distributed Tribe Rubieae (Rubiaceae), **PLOS One**, v. 13, n°12, 2018.

FRANCK, A. R.; PEGUERO, B.; CINEA, W.; JESTROW, B.. A New Species of *Cereus* S. Str. (Cactaceae) Endemic to Haiti, **Phytoneuron**, v. 29, p. 1-17, 2017.

FRANCO, F. F.; SILVA, G. A. R.; MORAES, E. M.; TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C.; JOJIMA, C. L.; MACHADO, M. C.. Plio-Pleistocene diversification of *Cereus* (Cactaceae, Cereeae) and closely allied genera, **Botanical Journal of the Linnean Society**, The Linnean Society of London, v. 183, p. 199-210, 2017.

GIBSON, A.C. & NOBEL, P.. *The Cactus Primer*. Cambridge, Harvard University Press, 286 p., 1986.

GIULIETTI, A. M.; COELHO, A. P.. Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Portulacaceae, **Rodriguésia**, v. 69, n°1, p. 197-203, 2018.

GOETTSCH, B.; HILTON-TAYLOR, C.; CRUZ-PIÑÓN, G.; DUFFY, J. P.; FRANCES, A.; HERNÁNDEZ, H. M.; INGER, R.; POLLOCK, C.; SCHIPPER, J.; SUPERINA, M.; TAYLOR, N. P.; TOGNELLI, M.; ABBA, A. M.; ARIAS, S.; ARREOLA-NAVA, H. J.; BAKER, M. A.; BÁRCENAS, R. T.; BARRIOS, D.; BRAUN, P.; BUTTERWORTH, C. A.; BÚRQUEZ, A.; CACERES,

F.; CHAZARO-BASAÑEZ, M.; CORRAL-DÍAZ, R.; DEL VALLE PEREA, M.; DEMAIO, P. H.; BARROS, W. A. D. de; DURÁN, R.; YANCAS, L. F.; FELGER, R. S.; FITZ-MAURICE, B.; FITZ-MAURICE, W. A.; GANN, G.; GÓMEZ-HINOSTROSA, C.; GONZALES-TORRES, L. R.; PATRICK GRIFFITH, M.; GUERRERO, P. C.; HAMMEL, B.; HEIL, K. D.; HERNÁNDEZ-ORIA, J. G.; HOFFMANN, M.; ISHIHARA, M. I.; KIESLING, R.; LAROCCA, J.; LEÓN-DE LA LUZ, J. L.; LOAIZA, S. C. R.; LOWRY, M.; MACHADO, M. C.; MAJURE, L. C.; ÁVALOS, J. G.; MARTORELL, C.; MASCHINSKI, J.; MÉNDEZ, E.; MITTERMEIER, R. A.; NASSAR, J. M.; NEGRÓN-ORTIZ, V.; OAKLEY, L. J.; ORTEGA-BAES, P.; FERREIRA, A. B.; PINKAVA, D. J.; PORTER, J. M.; PUENTE-MARTINEZ, R.; GAMARRA, J. R.; PÉREZ, P. S.; MARTÍNEZ, E. S.; SMITH, M.; MANUEL SOTOMAYOR M DEL, C. J.; STUART, S. N.; MUÑOZ, J. L.; TERRAZAS, T.; TERRY, M.; TREVISSON, M.; VALVERDE, T.; VAN DEVENDER, T. R.; VÉLIZ-PÉREZ, M. E.; WALTER, H. E.; WYATT, S. A.; ZAPPI, D.; ALEJANDRO ZAVALA-HURTADO, J.; GASTON, K.J.. High proportion of cactus species threatened with extinction, **Nature Plants**, 2015.

GOMES, V. G. N.; QUIRINO, Z. G. M.; ARAÚJO, H. F. P.. Frugivory and seed dispersal by birds in *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) in the Caatinga of Northeastern Brazil, **Brazilian Journal of Biology**, v. 74, n°1, p. 32-40, 2014.

GONZAGA, D. R.; MORAES, R.; NETO, L. M.; PEIXOTO, A. L.. Rediscovery, considerations about type locality and conservation of *Rhipsalis agudoensis* (Cactaceae) from the Brazilian Atlantic Forest, **Phytotaxa**, 2016.

GONZAGA, D. R.; SOUZA, M. A. de; NETO, L. M.; PEIXOTO, A. L.; MENDONÇA, C. B. F.; GONÇALVES-ESTEVEES, V.. The systematic value of pollen morphology in *Arthrocereus* A. Berger (Cactaceae, Cactoideae), **Review of Palaeobotany and Palynology**, Elsevier, v. 269, p. 33-41, 2019.

GOOLSBY, E. W.. Rapid maximum likelihood ancestral state reconstruction of continuous characters: A rerooting-free algorithm, **Ecology and Evolution**, p. 1-7, 2017.

GOULD, S. J.; VRBA, E. S.. Exaptation—a missing term in the science of form, **Paleobiology**, v. 8, n°1, p. 4-15, 1982.

GREGORY, L. E.. Physiology of tuberization in plants. (Tubers and tuberous roots.), **Differenzierung Und Entwicklung/Differentiation and Development**, Springer Verlag Berlin Heidelberg, 1965.

GROUSSIN, M.; DAUBIN, V.; GOUY, M.; TANNIER, E.. Ancestral Reconstruction: Theory and Practice, **Encyclopedia of Evolutionary Biology**, Elsevier, v. 1, p. 70-77, 2016.

GUERRERO, P. C.; MAJURE, L. C.; CORNEJO-ROMERO, A.; HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T.. Phylogenetic Relationships and Evolutionary Trends in the Cactus Family, **Journal of Heredity**, American Genetic Association, Oxford, v. 110, n°1, p. 4-21, 2019.

GUZMÁN, B.; VARGAS, P.. Systematics, character evolution, and biogeography of *Cistus* L. (Cistaceae) based on ITS, trnL-trnF, and matK sequences, **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Elsevier, v. 37, p. 644-660, 2005.

HAHN, M. W.; NAKHLEH, L.. Irrational exuberance for resolved species trees, **Evolution**, The Society for the Study of Evolution, v. 70, n°1, p. 7-17, 2015.

HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T.; BROWN, J. W.; SCHLUMPBERGER, B. O.; EGUIARTE, L. E.; MAGALLÓN, S.. Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome, **New Phytologist**, 2014.

HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T.; HERNÁNDEZ, H. M.; DE-NOVA, J. A.; PUENTE, R.; EGUIARTE, L. E.; MAGALLÓN, S.. Phylogenetic Relationships and Evolution of Growth Form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae), **American Journal of Botany**, v. 98, n°1, p. 44-61, 2011.

HERNÁNDEZ-LEDESMA, P.; BERENDSOHN, W. G.; BORSCH, T.; MERING, S. V.; AKHANI, H.; ARIAS, S.; CASTAÑEDA-NOA, I.; EGGLI, U.; ERIKSSON, R.; FLORES-OLVERA, H.; FUENTES-BAZÁN, S.; KADEREIT, G.; KLAK, C.; KOROTKOVA, N.; NYFFELER, R.; OCAMPO, G.; OCHOTERENA, H.; OXELMAN, B.; RABELER, R. K.; SANCHEZ, A.; SCHLUMPBERGER, B. O.; UOTILA, P.. A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order Caryophyllales, **Willdenowia**, University of Zurich, v. 45, p. 281-383, 2015.

HOLLAND, B. R.; KETELAAR-JONES, S.; O'MARA, A. R.; WOODHAMS, M. D.; JORDAN, G. J.. Accuracy of ancestral state reconstruction for non-neutral traits, **Scientific Reports**, 2020.

HONGYU, K.; SANDANIELO, V. L. M.; JUNIOR, G. J. de O.. Análise de Componentes Principais: resumo teórico, aplicação e interpretação, **Engineering and Science**, v.1, n°5, p. 83-90, 2015.

HUNT, D.; TAYLOR, N.; CHARLES, G.. The New Cactus Lexycon, DH Books, 2006.

JOY, J. B.; LIANG, R. H.; MCCLOSKEY, R. M.; NGUYEN, T.; POON, A. F. Y.. Ancestral Reconstruction, **PLoS Computational Biology**, v. 12, n°7, 2016.

KLUGE, R. A.; PRECZENHAK, A. P.. Betalaínas em Beterraba Minimamente Processada: Perdas e Formas de Preservação, **Revista Iberoamericana de Tecnologia Postcosecha**, v. 17, n°2, p. 175-192, 2016.

KOROTKOVA, N.; AQUINO, D.; ARIAS, S.; EGGLI, U.; FRANCK, A.; GÓMEZ-HINOSTROSA, C.; GUERRERO, P. C.; HERNÁNDEZ, H. M.; KOHLBECKER, A.; KÖHLER, M.; LUTHER, K.; MAJURE, L. C.; MÜLLER, A.; METZING, D.; NYFFELER, R.; SÁNCHEZ, D.; SCHLUMPBERGER, B.; BERENDSOHN, W. G.. Cactaceae at Caryophyllales.org – a dynamic online species-level taxonomic backbone for the Family, **Willdenowia**, v. 5, n°2, p. 251-270, 2021.

LABIAK, P. H.; MICKEL, J. T.; HANKS, J. G.. Molecular Phylogeny and Character Evolution of Anemiaceae (Schizaeales), **Taxon**, v. 64, n°6, p. 1141-1158, 2015.

LANDE, R.. Evolution of phenotypic plasticity and environmental tolerance of a labile quantitative character in a fluctuating environment, **Journal of Evolutionary Biology**, European Society for Evolutionary Biology, 2014.

LEITÃO, C. A. E.; MEIRA, R. M. S. A.; AZEVEDO, A. A.; ARAÚJO, J. M. de; SILVA, K. L. F.; COLLEVATTI, R. G.. Anatomy of the floral, bract, and foliar nectaries of *Triumfetta semitriloba* (Tiliaceae), **Canadian Journal of Botany**, v. 83, p. 279-286, 2005.

LIU, H.; XU, Q.; HE, P.; SANTIAGO, L. S.; YANG, K.; YE, Q.. Strong phylogenetic signals and phylogenetic niche conservatism in ecophysiological traits across divergent lineages of Magnoliaceae, **Scientific Reports**, v. 5, 2015.

LOSOS, J. B.. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species, **Ecology Letters**, v. 11, p. 995-1007, 2008.

MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R.. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 3.61, 2020.

MAGALLÓN, S.; CASTILLO, A.. Angiosperm Diversification Through Time, **American Journal of Botany**, v. 96, n°1, p. 349-365, 2009.

MAHALANOBIS, P. C.. On tests and measures of group divergence: theoretical formulae, **Journal and Proceedings of Asiatic Society of Bengal**, v. 26, p. 541-588, 1930.

MAJURE, L. C.; BARIOS, D.; DÍAZ, E.; ZUMWALDE, B. A.; TESTO, W.; NEGRÓN-ORTÍZ, V.. Pleistocene aridification underlies the evolutionary history of the Caribbean endemic, insular, giant *Consolea* (Opuntioideae), **American Journal of Botany**, v. 108, n°2, p. 1-16, 2021.

MARCHIORETTO, M. S.; SANTOS, G. F.. Análise da Distribuição Geográficas das Espécies Ameaçadas da Ordem Caryophyllales no Rio Grande do Sul. **Pesquisas, Botânica**, n°70, p. 139-156, 2017.

MAUSETH, J. D.. An Introduction To Cactus Areoles Part I, **Cactus and Succulent Journal**, Cactus and Succulent Society of America, v. 89, n°3, p. 128-134, 2017.

MAUSETH, J. D.. Ontogenetic mechanisms and the evolution of Cactaceae, **Giornale Botanico Italiano**, v. 129, n° 1, p. 429-435, 1995.

MAUSETH, J. D.; HALPERIN, W.. Hormonal Control of Organogenesis in *Opuntia Polyacantha* (Cactaceae), **American Journal of Botany**, v. 62, n°8, p. 869-877, 1975.

MAUSETH, J. D.; LANDRUM, J.V.. Relictual vegetative anatomical characters in Cactaceae: the genus *Pereskia*, **Journal of Plant Research**, v. 110, p. 55–64, 1997.

MAUSETH, J. D.; REBMANN, J. P.; MACHADO, S. R.. Extrafloral Nectaries in Cacti, **Cactus and Succulent Journal**, Cactus and Succulent Society of America, v. 88, n° 4, p. 156-171, 2016.

MENEZES, M. O. T.; TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C.; LOIOLA, M. I. B.. Spines and ribs of *Pilosocereus arrabidaei* (Lem.) Byles & G.D. Rowley and allies (Cactaceae): Ecologic or genetic traits?, **Flora**, Elsevier, v. 214, p. 44-49, 2015.

MEYER, A. da S.. Comparação de Coeficientes de Similaridade Usados em Análises de Agrupamento com Dados de Marcadores Moleculares Dominantes, Dissertação de Mestrado, ESALQ-USP, Piracicaba, 2002.

MONTEIRO, R. F.; MANTOVANI, A.; FORZZA, R. C.. Morphological Phylogenetic Analysis of Two Early-Diverging Genera of Bromelioideae (Bromeliaceae), **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, 2015.

MOORE, M. J.; SOLTIS, P. S.; BELL, C. D.; BURLEIGH, G.; SOLTIS, D. E.. Phylogenetic analysis of 83 plastid genes further resolves the early diversification of

eudicots, **PNAS – Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, v. 107, n°10, p. 4623-4628, 2010.

MORAES, M. G. de; CARVALHO, M. A. M. de; FRANCO, A. C.; POLLOCK, C. J.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. de C. L.. Fire and Drought: Soluble Carbohydrate Storage and Survival Mechanisms in Herbaceous Plants from the Cerrado, **BioScience**, v. 66, n°2, p. 107-117, 2016.

MÜHLHAUSEN, A.; POLSTER, A.; THEIBEN, G.; MUMMENHOFF, K.. Evolution of Fruit Dehiscence in Brassicaceae – Examples from *Aethionema* and *Lepidium*, **Acta Horticulturae**, v. 867, p. 207-220, 2010.

NESS, J. H.. A Mutualism's Indirect Costs: The Most Aggressive Plant Bodyguards Also Deter Pollinators, **Oikos - Synthesising Ecology**, v. 113, p. 506-514, 2006.

NICOLL, C. R.; BAILLEUL, G.; FIORENTINI, F.; MASCOTTI, M. L.; FRAAIJE, M. W.; MATTEVI, A.. Ancestral-sequence reconstruction unveils the structural basis of function in mammalian FMOs, **Nature Structural and Molecular Biology**, v. 27, p. 14-24, 2020.

NOBEL, P. S.. Surface Temperatures of Cacti - Influences of Environmental and Morphological Factors, **Ecology**, Ecological Society of America, v. 59, n°5, p. 986-996, 1978.

NYFFELER, R.. Phylogenetic Relationships in the Cactus Family (Cactaceae) Based on Evidence From *Trnk/ Matk* And *Trnl-Trnf* Sequences, **American Journal of Botany**, v.89, n°2, p. 312–326, 2002.

OLDFIELD, S.. Cactus and Succulent Plants – Status Survey and Conservation Action Plan. **IUCN/SSC Cactus an Succulent Specialist Group**. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, 1997.

OLIVEIRA, G. de; ARAÚJO, M. B.; RANGEL, T. F.; ALAGADOR, D.; DINIZ-FILHO, J. A. F.. Conserving the Brazilian semiarid (Caatinga) biome under climate change,

Biodiversity and Conservation, Springer Science+Business Media, v. 21, p. 2913–2926, 2012.

PAIVA, E. A. S.. Petaline nectaries in *Swietenia macrophylla* (Meliaceae): Distribution and structural aspects, **Flora**, Elsevier, v. 206, p. 484-490, 2011.

PRADO, P. I.; LEWINSOHN, T. M.; CARMO, R. L. do; HOGAN, D. J.. Ordenação multivariada na ecologia e seu uso em ciências ambientais, **Ambiente & Sociedade**, n° 10, 2002.

PYRON, R. A., COSTA, G. C., PATTEN, M. A., BURBRINK, F. T.. Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation, **Biological Reviews**, Cambridge Philosophical Society, 2014.

QUENOUILLE, M. H.. Notes on Bias Estimation, **Biometrika**, v. 43, n°3-4, p. 353-360, 1956.

QI, Z.; CAMERON, K. M.; LI, P.; ZHAO, Y.; CHEN, S.; CHEN, G.; FU, C.. Phylogenetics, Character Evolution, and Distribution Patterns of the Greenbriers, Smilacaceae (Liliales), a Near-Cosmopolitan Family of Monocots, **Botanical Journal of The Linnean Society**, The Linnean Society of London, v. 173, p. 535-548, 2013.

RANA, S. K.; LUO, D.; RANA, H. K.; CHEN, S.; SUN, H.. Molecular phylogeny, biogeography and character evolution of the montane genus *Incarvillea* Juss. (Bignoniaceae), **Plant Diversity**, v. 43, n°1, p. 1-14, 2020.

REVELL, L. J.; HARMON, L.J; COLLAR, D. C.. Phylogenetic Signal, Evolutionary Process, and Rate, **Systematic Biology**, v. 57, n°4, p. 591-601, 2008.

REYES, E.; NADOT, S.; BALTHAZAR, M. von; SCHÖNENBERGER, J.; SAUQUET, H.. Testing the impact of morphological rate heterogeneity on ancestral state reconstruction of five floral traits in angiosperms, **Scientific Reports**, 2018.

RITZ, C. M.; MARTINS, L., MECKLENBURG, R.; GOREMYKIN, V.; HELLWIG, F. H.. The Molecular Phylogeny of *Rebutia* (Cactaceae) and its Allies Demonstrates the

Influence of Paleogeography on the Evolution of South American Mountain Cacti, **American Journal of Botany**, v. 94, n°8, p. 1321-1332, 2007.

RIZZINI, C. T. Cactáceas: Os segredos da sobrevivência, **Revista Ciência Hoje**, v. 5, n°30, p. 30-37, 1987.

ROHLF, F. J.. Adaptive Hierarchical Clustering Schemes, **Systematic Zoology**, Society of Systematic Biologists, Oxford University Press, Taylor & Francis, v. 19, n°1, p. 58-82, 1970.

RUFFNER, G. A.; CLARK, W. D.. Extrafloral Nectar of *Ferocactus acanthodes* (Cactaceae): Composition and its Importance To Ants, **American Journal of Botany**, v. 73, p. 185–189, 1986.

SANCHÉZ, M. V.; TERRAZAS, T.; GREGO-VALENCIA, D.; ARIAS, S.. Growth form and wood evolution in the tribe Cactaeae (Cactaceae), **Willdenowia**, 2017.

SAUQUET, H.; BALTHAZAR, M. von; MAGALLÓN, S.; DOYLE, J. A.; ENDRESS, P. K.; BAILES, E. J.; MORAIS, E. B. de; BULL-HEREÑU, K.; CARRIVE, L.; CHARTIER, M.; CHOMICKI, G.; COIRO, M.; CORNETTE, R.; EL OTTRA, J. H. L.; EPICOCO, C.; FOSTER, C. S. P.; JABBOUR, F.; HAEVERMANS, A.; HAEVERMANS, T.; HERNÁNDEZ, R.; LITTLE, S. A.; LÖFSTRAND, S.; LUNA, J. A.; MASSONI, J.; MADOT, S.; PAMPERL, S.; PRIEU, C.; REYES, E.; SANTOS, P. dos; SCHOONDERWOERD, K. M.; SONTAG, S.; SOULEBEAU, A.; STAEDLER, Y.; TSCHAN, G. F.; LEUNG, A. W.-S.; SCHÖNENBERGER, J.. The ancestral flower of angiosperms and its early diversification, **Nature Communications**, v. 8, 2017.

SCHEINER, S. M.. Genetics and Evolution of Phenotypic Plasticity, **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 24, p. 35-68, 1993.

SCHUSTER, T. M.; REVEAL, J. L.; KRON, K. A.. Phylogeny of Polygoneae (Polygonaceae: Polygonoideae), **Taxon**, v. 60, n°6, p. 1653-1666, 2011.

SHEINER, S. M.. Genetics and Evolution of Phenotypic Plasticity, **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, p. 35-68, 1993.

SILVA, C. H. G. da; CALVENTE, A.; SOLLER, A.; MARANHO, L. T.; BOEGER, M. R. T.; SOFFIATTI, P.. Anatomia de *Rhipsalis* subgênero *Erythrorhipsalis* A. Berger (*Rhipsalideae*, *Cactaceae*), **Iheringia**, v. 68, n. 2, p. 249-259, Porto Alegre, 2013.

SILVA, J. M. C. da; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. Editors. Caatinga - The Largest Tropical Dry Forest Region in South America, **Springer**, 2017.

SNEATH, P. H. A.; SOKAL, R. R.. Numerical Taxonomy – The Principle and Practice of Numerical Classification, **W. H. Freeman and Co.**, 1973.

SOBER, E.. The Principle of Pasimony, **The British Journal for the Philosophy of Science**, v. 32, p. 145-156, 1981.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J.. The comparison of dendrograms by objective methods, **Taxon**, v. 11, n^o2, p. 33-40, 1962.

STANTON, M. A.; STEWART, J. McD.; PERCIVAL, A. E.; WENDEL, J. F.. Morphological Diversity and Relationships in the A-Genome Cottons, *Gossypium arboreum* and *G. herbaceum*, **Crop Science**, v. 34, p. 519-527, 1994.

STARMER, W. T.; FOGLEMAN, J. C.. Coadaptation of *Drosophila* and yeasts in their natural habitat, **Journal of Chemical Ecology**, v. 12, p. 1037-1055, 1986.

SU, C.; DUAN, L.; LIU, P.; LIU, J.; CHANG, Z.; WEN, J.. Chloroplast Phylogenomics and Character Evolution of Eastern Asian *Astragalus* (Leguminosae): Tackling the Phylogenetic Structure of the Largest Genus of Flowering Plants in Asia, **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Elsevier, v. 156, 2021.

TAYLOR, N.; ZAPPI, D.. An alternative view of generic delimitation and relationships in tribe Cereeae (*Cactaceae*), **Bradleya**, 1989.

TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C.. Cacti of Eastern Brazil, The Royal Botanical Gardens Kew, 2004.

TUKEY, J. W.. Bias and Confidence in Not-Quite Large Sample, **Annals of Mathematical Statistics**, v. 29, 1958.

VICINI, L.; SOUZA, A. M.. Análise Multivariada da Teoria à Prática, Universidade Federal de Santa Maria, 215 p., 2005.

VOORT, H. van der. Proto-Jabutí: um primeiro passo na reconstrução da língua ancestral dos Arikapú e Djeoromitxí, *Museu Paraense Emilio Goeldi*, v. 2, n°2, p. 133-168, Belém, 2007.

WALKER, R. S.; HILL, K. R.; FLINN, M. V.; ELLSWORTH, R. M.. Evolutionary History of Hunter-Gatherer Marriage Practices, **PLOS One**, 2011.

WESTERMEIER, A. S.; FLEISCHMANN, S.; MÜLLER, K.; SCHÄFERHOFF, B.; RUBACH, C.; SPECK, T.; POPPINGA, S.. Trap Diversity and Character Evolution in Carnivorous Bladderworts (*Utricularia*, Lentibulariaceae), **Scientific Reports**, v. 7, 2017.

WIENS, J. J.; ACKERLY, D. D.; ALLEN, A. P.; AMACKER, B. L.; BUCKLEY, L. B.; CORNELL, H. V.; DAMSCHEN, E. I.; DAVIES, T. J.; GRYTNES, J. A.; HARRISON, S. P.; HAWKINS, B. A.; HOLT, R. D.; MCCAIN, C. M.; STEPHENS, P. R.. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology, **Ecology Letters**, p. 1310-1324, 2010.

WISTRÖM, N.; SAVOLAINEN, V.; CHASE, M. W.. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree, **Proceedings of the Royal Society of London**, The Royal Society, v. 268, p. 2211-2220, 2001.

ZAPPI, D.; TAYLOR, N. *Cactaceae in Flora do Brasil 2020 em construção*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB1434>>. Acesso em: 28 abr. 2020.

ZAPPI, D. C.; TAYLOR, N. P.. Flora das cangas da Serra dos Carajás, Pará, Brasil: Cactaceae, **Rodriguésia**, v. 68, n°3, p. 925-929, 2017.

ZAPPI, D.; TAYLOR, N.; RIBEIRO-SILVA, S.; MACHADO, M.; MORAES, E. M. de; CALVENTE, A.; CRUZ, B., CORREIA, D.; LAROCCA, J.; ASSIS, J. G. de A.; AONA, L.; MENEZES, M. O. T. de; MEIADO, M.; MARCHI, M. N.; SANTOS, M. R.; BELLINTANI, M.; COELHO, P.; NAHOUM, P. I.; RESENDE, S.. Plano de Ação Nacional de Conservação das Cactáceas. **Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade**, Série Espécies Ameaçadas n° 24, Brasília, 2011.

ZIZKA, A.; CARVALHO-SOBRINHO, J. G.; PENNINGTON, T.; QUEIROZ, L. P.; ALCANTARA, S.; BAUM, D. A.; BACON, C. D.; ANTONELLI, A.. Transitions between biomes are common and directional in Bombacoideae (Malvaceae), **Journal of Biogeography**, v. 47, n°6, p. 1310-1321, 2020.

APÊNDICES

Apêndice 1. Relação de atributos estudados no presente estudo.

ECOLÓGICOS	
Polinizadores	Alcance da Dispersão
Dispersores	
REPRODUTIVOS	
Aréolas na Flor	Cor Segmentos Internos Perianto
Brácteas da Flor	Cor Segmentos Externos Perianto
Comprimento Mín da Flor	Comprimento Segmentos Internos Perianto
Comprimento Máx da Flor	Diâmetro da Flor
Forma da Flor	
VEGETATIVOS	
Aréolas Tricomadas	Formato do Fruto
Hábito	Tipo de Raíz
Cor do Cladódio	Forma das Costelas
Cor Resto do Perianto	Margens das Costelas
Cor Polpa do Fruto	Comprimento Espinhos Radiais
Cor do Pericarpo	Comprimento Espinhos Centrais
Cor Espinhos Jovens	Distância Areolar Mín
Cor Espinhos Maduros	Distância Areolar Máx
Cor da Semente	Ramificação
Restos do Perianto	Nível da Ramificação
Posição Segmentos Externos Perianto	Comprimento Máx Fruto
Posição Segmentos Internos Perianto	Diâmetro Máx Fruto
Testa da Semente	Comprimento Semente
Forma da Semente	Nº Mín Costelas
Espinhas Centrais e Radiais (similaridade)	Nº Máx Costelas
Altura Mín Planta	Nº Mín Espinhos Centrais
Altura Máx Planta	Nº Máx Espinhos Centrais
Largura Mín Cladódio	Nº Mín Espinhos Radiais
Largura Máx Cladódio	Nº Máx Espinhos Radiais
Deiscência	Madeira

Apêndice 2. Relação dos atributos estudados para 41 espécies.

ECOLÓGICOS	
Polinizadores	Alcance da Dispersão
Dispersores	
REPRODUTIVOS	
Aréolas na Flor	Cor Segmentos Internos Perianto
Brácteas da Flor	Comprimento Segmentos Internos Perianto
Comprimento Mín da Flor	Diâmetro da Flor
Comprimento Máx da Flor	Forma da Flor
VEGETATIVOS	
Aréolas Tricomadas	Tipo de Raíz
Hábito	Forma das Costelas
Cor Polpa do Fruto	Margens das Costelas
Formato do Fruto	Restos do Perianto
Comprimento Espinhos Radiais	Distância Areolar Mín
Comprimento Espinhos Centrais	Distância Areolar Máx
Nº Mín Espinhos Centrais	Ramificação
Nº Máx Espinhos Centrais	Nível da Ramificação
Nº Mín Espinhos Radiais	Comprimento Máx Fruto
Nº Máx Espinhos Radiais	Diâmetro Máx Fruto
Posição Segmentos Externos Perianto	Comprimento Semente
Posição Segmentos Internos Perianto	Nº Mín Costelas
Testa da Semente	Nº Máx Costelas
Forma da Semente	Região Florífera (cefálio)
Espinhos Centrais e Radiais (similaridade)	Largura Mín Cladódio
Altura Mín Planta	Largura Máx Cladódio
Altura Máx Planta	Deiscência
Madeira	

Apêndice 3. Listagem de espécies válidas de *Cereus*, *Cipocereus* e *Praecereus* (HUNT et al., 2006).

Espécies <i>Cereus</i>	Espécies Grupo Externo
<i>Cereus adelmarii</i>	<i>Cipocereus bradei</i>
<i>Cereus aethiops</i>	<i>Cipocereus crassisepalus</i>
<i>Cereus albicaulis</i>	<i>Cipocereus laniflorus</i>
<i>Cereus bicolor</i>	<i>Cipocereus minensis minensis</i>
<i>Cereus estevesii</i>	<i>Cipocereus minensis leiocarpus</i>
<i>Cereus fernambucensis fernambucensis</i>	<i>Cipocereus pleurocarpus</i>
<i>Cereus fernambucensis sericifer</i>	<i>Cipocereus pusilliflorus</i>
<i>Cereus fricii</i>	<i>Praecereus euchlorus euchlorus</i>
<i>Cereus hankeanus</i>	<i>Praecereus euchlorus amazonicus</i>
<i>Cereus hexagonus</i>	<i>Praecereus euchlorus diffusus</i>
<i>Cereus lepidotus</i>	<i>Praecereus euchlorus jaenensis</i>
<i>Cereus hildmannianus hildmannianus</i>	<i>Praecereus euchlorus smithianus</i>
<i>Cereus hildmannianus uruguayanus</i>	<i>Praecereus saxicola</i>
<i>Cereus horrispinus</i>	
<i>Cereus insularis</i>	
<i>Cereus jamacaru jamacaru</i>	
<i>Cereus jamacaru calcirupicola</i>	
<i>Cereus kroenleinii</i>	
<i>Cereus lanosus</i>	
<i>Cereus mirabella</i>	
<i>Cereus mortensenii</i>	
<i>Cereus pierre-braunianus</i>	
<i>Cereus repandus</i>	
<i>Cereus saddianus</i>	
<i>Cereus spgazzinii</i>	
<i>Cereus stenogonus</i>	
<i>Cereus trigonodendron</i>	
<i>Cereus vargasianus</i>	

Apêndice 4. Artigos científicos usados na caracterização dos polinizadores.

Espécie	Artigo	DOI
<i>Cereus aethiops</i>	P: Eggli, Giorgetta. Flowering Phenology and Observations on the Pollination Biology of South American Cacti. 2. <i>Cereus aethiops</i> , BioOne Complete, 2015.	10.2985/026.021.0105
<i>Cereus fernambucensis fernambucensis</i>	P: Locatelli & Machado. Floral biology of <i>Cereus fernambucensis</i> : a sphingophilous cactus of restinga, Bradleya, 1999.	10.25223/brad.n17.1999.a5
<i>Cereus fernambucensis sericifer</i>	P: Locatelli & Machado. Floral biology of <i>Cereus fernambucensis</i> : a sphingophilous cactus of restinga, Bradleya, 1999.	10.25223/brad.n17.1999.a5
<i>Cereus hildmannianus hildmannianus</i>	P: Silva & Sazima. Hawkmoth pollination in <i>Cereus peruvianus</i> , a columnar cactus from southeastern Brazil, Flora, 1995.	10.1016/S0367-2530(17)30674-6
<i>Cereus hildmannianus uruguayanus</i>	P: Silva & Sazima. Hawkmoth pollination in <i>Cereus peruvianus</i> , a columnar cactus from southeastern Brazil, Flora, 1995.	10.1016/S0367-2530(17)30674-6
<i>Cereus horrispinus</i>	P: Nassar, Ramírez, Linares. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of néctar-feeding bats in their sexual reproduction, American Journal of Botany, 1997.	10.2307/2446282
<i>Cereus jamacau jamacaru</i>	Gomes, Quirino, Araujo. Frugivory and seed dispersal by birds in <i>Cereus jamacaru</i> DC. ssp. <i>jamacaru</i> (Cactaceae) in the Caatinga of Northeastern Brazil, Brazilian Journal of Biology, 2014.	10.1590/1519-6984.15312
<i>Cereus jamacaru calcirupicola</i>	Gomes, Quirino, Araujo. Frugivory and seed dispersal by birds in <i>Cereus jamacaru</i> DC. ssp. <i>jamacaru</i> (Cactaceae) in the Caatinga of Northeastern Brazil, Brazilian Journal of Biology, 2014.	10.1590/1519-6984.15312

<i>Cereus repandus</i>	P: Petit & Freeman. Nectar production of two sympatric columnar cacti, <i>Biotropica</i> , 1997.	10.1111/j.1744-7429.1997.tb00022.x
<i>Cipocereus crassisepalus</i>	Silveira. Ecologia de <i>Discocactus pseudoinsignis</i> e <i>Discocactus</i> , Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Ouro Preto, 2015. placentiformis simpátricos e endêmicos da Serra do Espinhaço, MG, Brasil.	*Endereço da web logo após tabela.
<i>Cipocereus laniflorus</i>	P: Rego, Franceschinelli, Zappi. Reproductive biology of a highly endemic species: <i>Cipocereus laniflorus</i> N.P. Taylor & Zappi (Cactaceae), <i>Acta Botanica Brasilica</i> , 2012	10.1590/S0102-33062012000100023
<i>Cipocereus minensis minensis</i>	P: Martins, Oliveira, Filho, Lopes, Silveira, Silva, Aguiar, Antonini. Reproductive biology of <i>Cipocereus minensis</i> (Cactaceae)—A columnar cactus endemic to rupestrian fields of a Neotropical savannah, <i>Flora</i> , Elsevier, 2015.	10.1016/j.flora.2015.11.010
<i>Cipocereus minensis leiocarpus</i>	P: Martins, Oliveira, Filho, Lopes, Silveira, Silva, Aguiar, Antonini. Reproductive biology of <i>Cipocereus minensis</i> (Cactaceae)—A columnar cactus endemic to rupestrian fields of a Neotropical savannah, <i>Flora</i> , Elsevier, 2015.	10.1016/j.flora.2015.11.010
<i>Praecereus saxicola</i>	Gomes, Fava, Souza, Zappi, Araujo. <i>Cactos do Chaco Brasileiro</i> , Guia de campo ilustrado, 2017.	**Endereço da web logo após tabela.

*https://www.repositorio.ufop.br/bitstream/123456789/5934/1/DISSERTA%C3%87%C3%83O_EcologiaDicocactusEspinha%C3%A7o.pdf

**<https://www.rufford.org/files/18851-1%20Field%20Guide.PD>

Apêndice 5. Reclassificação por espécie para conjunto caracteres com sinal filogenético, em valores brutos, sem grupo externo, para 10,7% de lacunas (sifg_brutos_sge_10,7%). Destaque: espécies que reclassificaram diferente do informado.

Espécie	Informado	Jackknife
<i>Cereus adelmarii</i>	<i>Ebneria</i>	<i>Ebneria</i>
<i>Cereus aethiops</i>	<i>Ebneria</i>	<i>Ebneria</i>
<i>Cereus albicaulis</i>	<i>Mirabella</i>	<i>Mirabella</i>
<i>Cereus bicolor</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus estevesii</i>	<i>Ebneria</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus fernambucensis fernambucensis</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus fernambucensis sericifer</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus fricii</i>	<i>Oblongicarpi</i>	<i>Oblongicarpi</i>
<i>Cereus hankeanus</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus hexagonus</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus hildmannianus hildmannianus</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus hildmannianus uruguayanus</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus horrispinus</i>	<i>Oblongicarpi</i>	<i>Oblongicarpi</i>
<i>Cereus insularis</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus jamacaru jamacaru</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus jamacaru calcirupicola</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus kroenleinii</i>	<i>Ebneria</i>	<i>Oblongicarpi</i>
<i>Cereus lanosus</i>	<i>Cereus</i>	<i>Ebneria</i>
<i>Cereus lepidotus</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus mirabella</i>	<i>Mirabella</i>	<i>Mirabella</i>
<i>Cereus mortensenii</i>	<i>Oblongicarpi</i>	<i>Oblongicarpi</i>
<i>Cereus pierre-braunianus</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus repandus</i>	<i>Oblongicarpi</i>	<i>Oblongicarpi</i>
<i>Cereus saddianus</i>	<i>Ebneria</i>	<i>Ebneria</i>
<i>Cereus spagazzinii</i>	<i>Ebneria</i>	<i>Ebneria</i>
<i>Cereus stenogonus</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>
<i>Cereus trigonodendron</i>	<i>Cereus</i>	<i>Oblongicarpi</i>
<i>Cereus vargasianus</i>	<i>Cereus</i>	<i>Cereus</i>

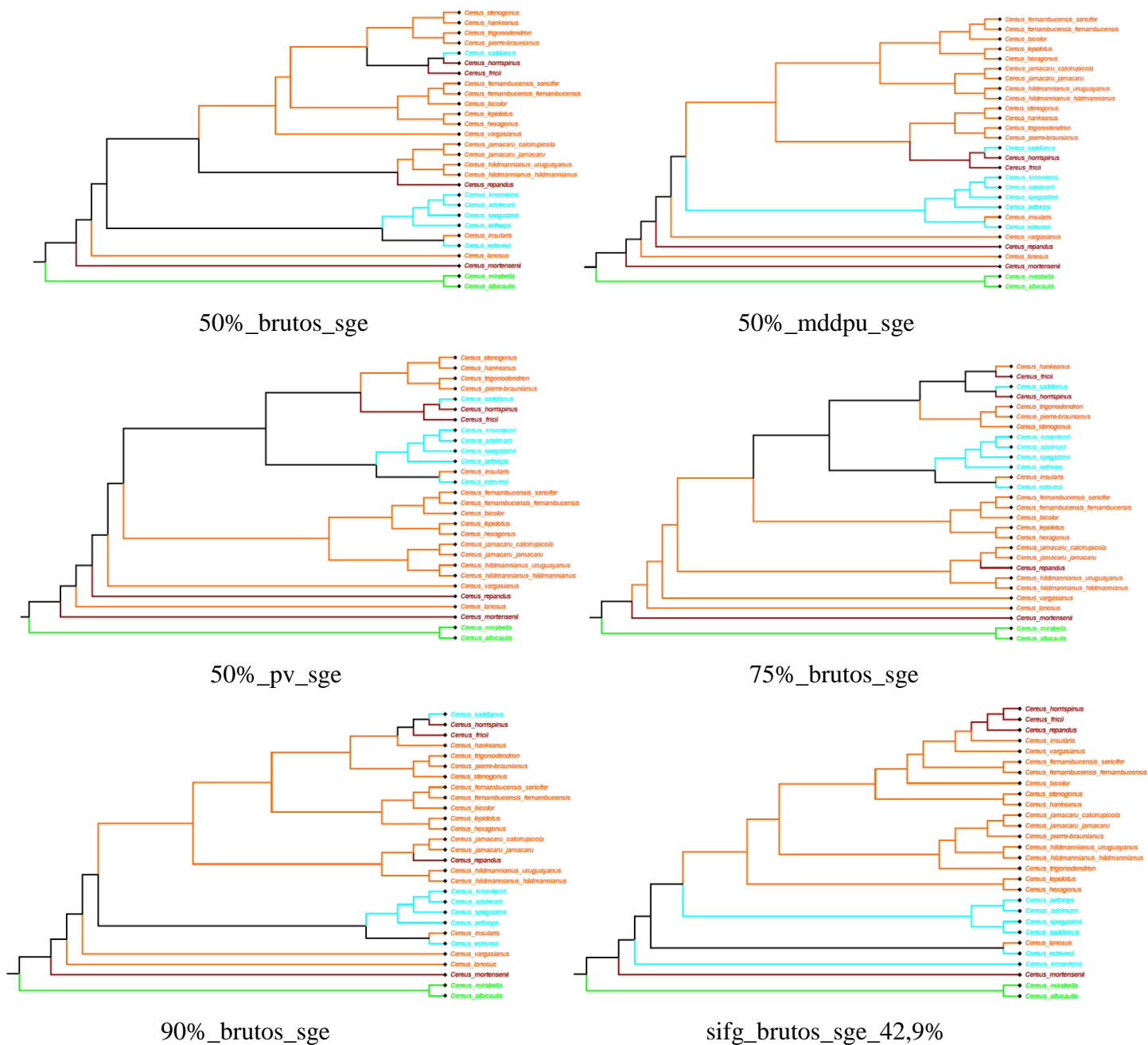
Apêndice 6. Autovalores, porcentagem por dimensão e índice *Jackknife* para reclassificação de subgênero, para cada conjunto de dados.

Base de Dados	Autovalores	%	<i>Jackknife</i>
50%_brutos_sge	1 - 50,606	91,35	78,57%
	2 - 2,6976	4,87	
	3 - 2,0929	3,778	
50%_mddpu_sge	1 - 51,675	91,7	82,14%
	2 - 2,5829	4,584	
	3 - 2,0912	3,711	
50%_pv_sge	1 - 50,427	91,4	78,57%
	2 - 2,6521	4,807	
	3 - 2,0917	3,791	
75%_brutos_sge	1 - 45,363	90,76	82,14%
	2 - 2,7153	5,433	
	3 - 1,9036	3,809	
90%_brutos_sge	1 - 45,404	91,55	78,57%
	2 - 2,4626	4,965	
	3 - 1,7271	3,483	
sifg_bruto_sge_42,9%	1 - 562,46	98,99	82,14%
	2 - 4,531	0,7974	
	3 - 1,2007	0,2113	
sifg_bruto_sge_10,7%	1 - 684,91	99,2	85,71%
	2 - 4,5782	0,6631	
	3 - 0,948	0,1373	

Apêndice 7. Matrizes de Confusão para todos os conjuntos de dados testados.

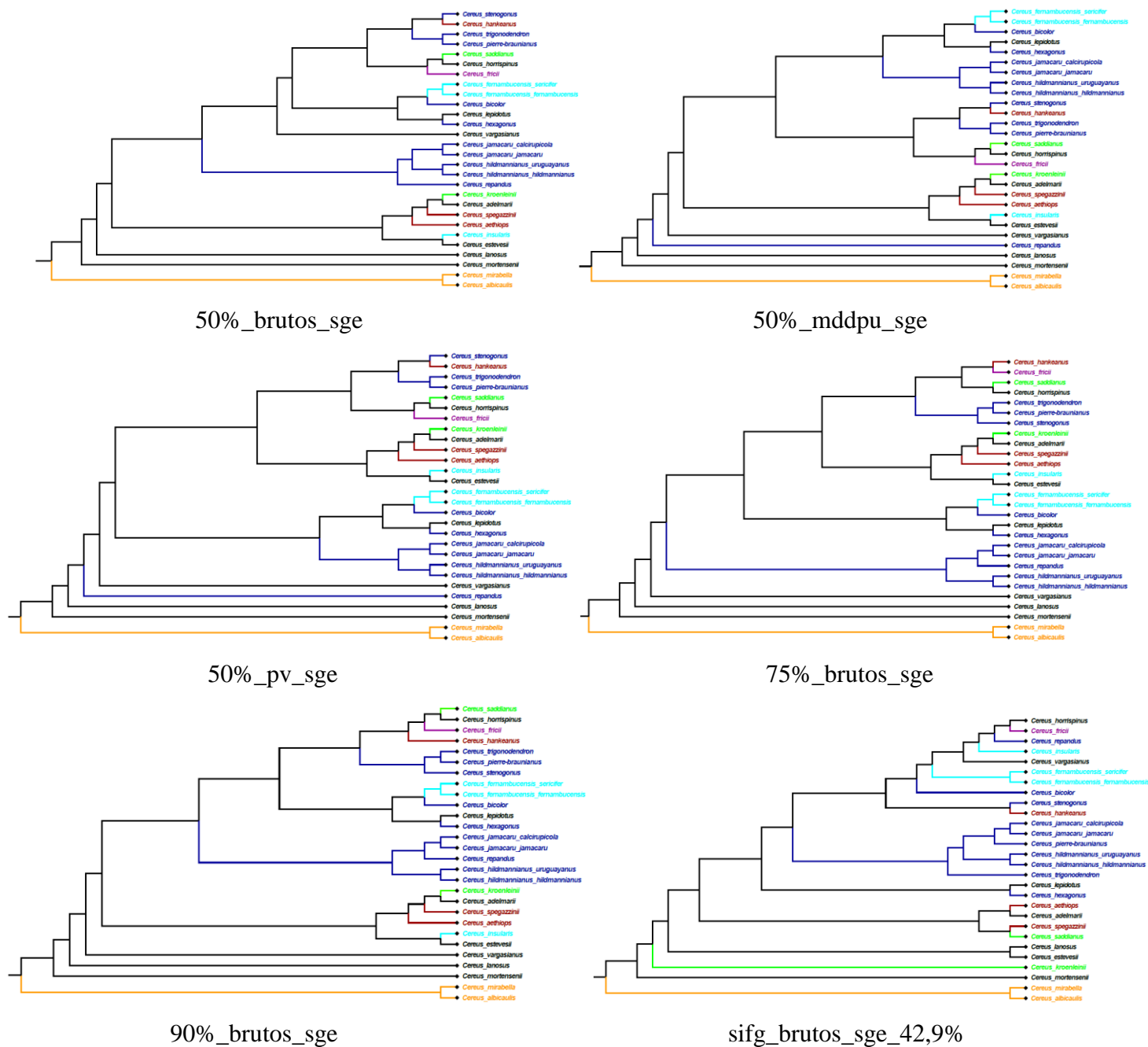
Base de Dados	Matriz de Confusão					
		<i>Ebneria</i>	<i>Mirabella</i>	<i>Cereus</i>	<i>Oblongicarp</i>	Total
50%_brutos_sge	<i>Ebneria</i>	5	0	1	0	6
	<i>Mirabella</i>	0	2	0	0	2
	<i>Cereus</i>	3	0	13	0	16
	<i>Oblongicarp</i>	1	0	1	2	4
	Total	9	2	15	2	28
50%_mddpu_sge		<i>Ebneria</i>	<i>Mirabella</i>	<i>Cereus</i>	<i>Oblongicarp</i>	Total
	<i>Ebneria</i>	5	0	1	0	6
	<i>Mirabella</i>	0	2	0	0	2
	<i>Cereus</i>	2	0	14	0	16
	<i>Oblongicarp</i>	1	0	1	2	4
Total	8	2	16	2	28	
50%_pv_sge		<i>Ebneria</i>	<i>Mirabella</i>	<i>Cereus</i>	<i>Oblongicarp</i>	Total
	<i>Ebneria</i>	5	0	1	0	6
	<i>Mirabella</i>	0	2	0	0	2
	<i>Cereus</i>	2	0	13	1	16
	<i>Oblongicarp</i>	1	0	1	2	4
Total	8	2	15	3	28	
75%_brutos_sge (Reclassificação padrão do programa)		<i>Ebneria</i>	<i>Mirabella</i>	<i>Cereus</i>	<i>Oblongicarp</i>	Total
	<i>Ebneria</i>	6	0	0	0	6
	<i>Mirabella</i>	0	2	0	0	2
	<i>Cereus</i>	1	0	15	0	16
	<i>Oblongicarp</i>	0	0	0	4	4
Total	7	2	15	4	28	
75%_brutos_sge (Reclassificação por índice <i>Jackknife</i>)		<i>Ebneria</i>	<i>Mirabella</i>	<i>Cereus</i>	<i>Oblongicarp</i>	Total
	<i>Ebneria</i>	5	0	1	0	6
	<i>Mirabella</i>	0	2	0	0	2
	<i>Cereus</i>	1	0	14	1	16
	<i>Oblongicarp</i>	1	0	1	2	4
Total	7	2	16	3	28	
90%_brutos_sge		<i>Ebneria</i>	<i>Mirabella</i>	<i>Cereus</i>	<i>Oblongicarp</i>	Total
	<i>Ebneria</i>	4	0	1	1	6
	<i>Mirabella</i>	0	2	0	0	2
<i>Cereus</i>	1	0	14	1	16	

	<i>Oblongicarpi</i>	1	0	1	2	4	
	Total	6	2	16	4	28	
sifg_brutos_sge_42,9 %		<i>Ebneria</i>	<i>Mirabella</i>	<i>Cereus</i>	<i>Oblongicarpi</i>	Total	
		<i>Ebneria</i>	4	0	1	1	6
		<i>Mirabella</i>	0	2	0	0	2
		<i>Cereus</i>	2	0	13	1	16
		<i>Oblongicarpi</i>	0	0	0	4	4
		Total	6	2	14	6	28

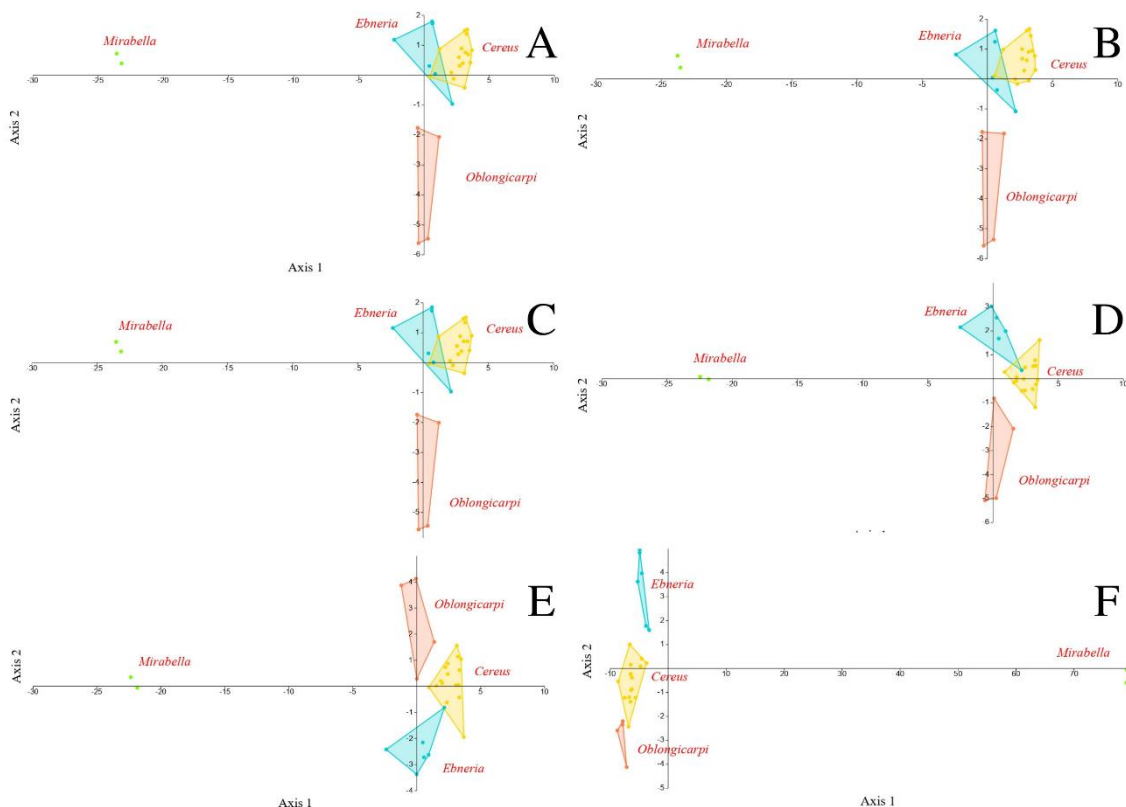


Apêndice 8. Dendrogramas gerados para clados, bootstrap = 10.000, método UPGMA de agrupamento.

Subgênero - vermelho: *Oblongicarpus*, laranja: *Cereus*, azul: *Ebneria*, verde: *Mirabella*.



Apêndice 9. Dendrogramas gerados para clados, bootstrap = 10.000, método UPGMA de agrupamento. Clados - preto: desconhecido, azul escuro: A1, azul claro: A2, vermelho: B, verde: C, laranja: D, roxo: E.



Apêndice 10. Gráfico de dispersão dos indivíduos contra os dois primeiros eixos discriminantes.

A: 50%_brutos_sge; B: 50%_mddpu_sge; C: 50%_pv_sge; D: 75%_brutos_sge; E: 90%_brutos_sge;
F: sigf_brutos_sge_42,9%.

Apêndice 11. Detalhes sobre normalização dos dados para PCA.

Os dados contínuos foram separados em brutos e normalizados. A normalização consistia na divisão do valor de subtração do bruto pela média pelo valor de desvio padrão: $(\text{bruto} - \text{média}) / \text{desvio padrão}$. A normalização foi calculada, para cada táxon, com 1) média e desvio padrão por caractere e 2) média e desvio padrão únicos de toda a amostragem de caracteres do conjunto de dados utilizado. Estas etapas ocorreram para o conjunto de dados que abrigava todas as espécies (41 táxons) e com valor de dados faltantes para $\leq 50\%$. As normalizações não apresentaram diferença entre si e com os dados brutos, desta forma, mais uma tentativa foi implementada, e transformou-se os valores para logaritmo na base 10. Esta abordagem também não se mostrou diferente das demais. Como resultado, as próximas análises foram implementadas com os dados brutos.

Outros testes também foram implementados na tentativa de encontrar o conjunto de dados que melhor descrevessem as variações dos taxa. Para isso, foi retirado o grupo externo de algumas análises e alterado o conjunto de dados (aumentando o limite para

lacunas). O seguinte apêndice (Apêndice 12) descreve todas as variações dos conjuntos de dados.

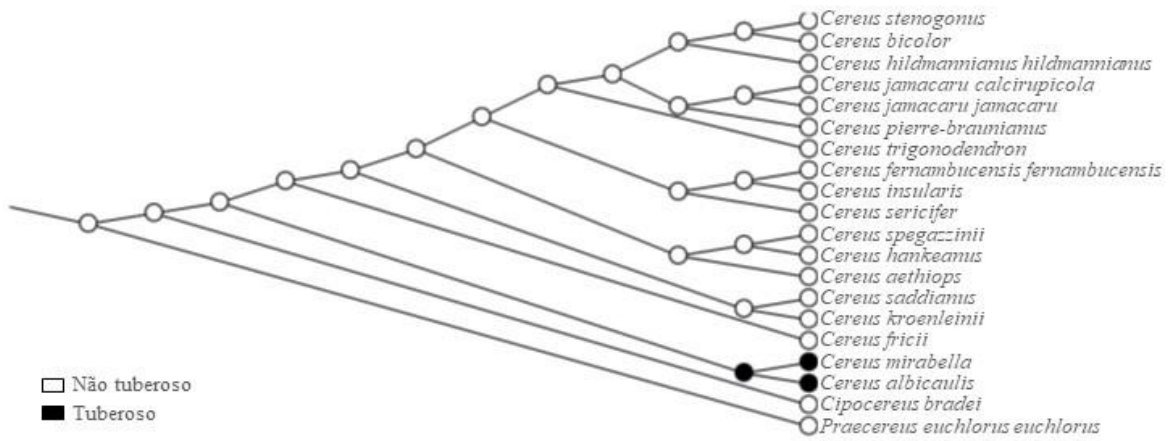
Apêndice 12. Conjuntos de Dados de traits empregados nas análises das espécies do gênero *Cereus*. co = contínuos; ca = categóricos.

% Faltantes	Caracteres	Grupo Externo
≤ 50%	45 (15 co; 30 ca)	com
≤ 50%	43 (15 co; 28 ca)	sem
≤ 75%	48 (17 co; 31 ca)	com
≤ 75%	49 (20 co; 29 ca)	sem
≤ 90%	52 (21 co; 31 ca)	com
≤ 39%	16 (2 co; 14 ca)	com
≤ 10,7%	12 ca	sem
≤ 9,5%	6 ca	sem*
≤ 7,3%	14 ca	com

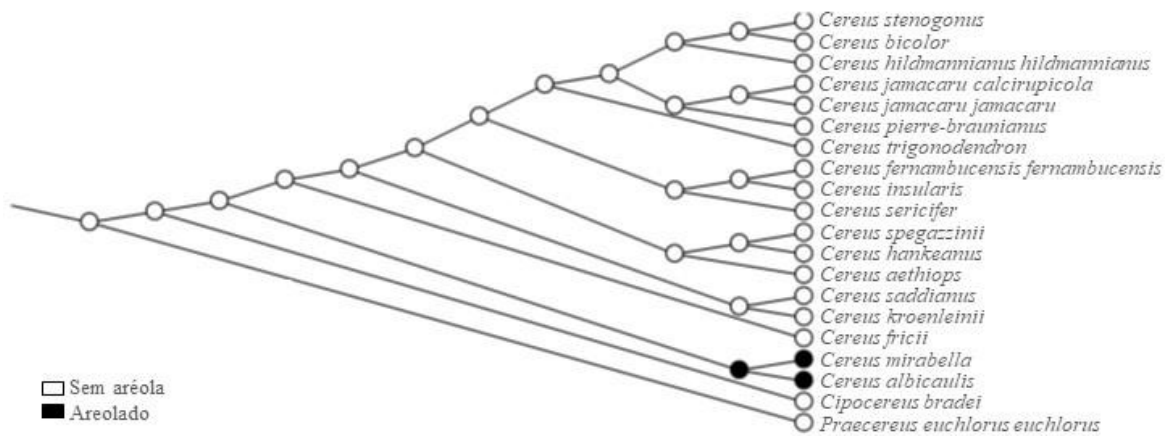
*também não apresentava os táxons *C. albicaulis*, *C. mirabella*, *C. estevesii*, *C. horrispinus*, *C. kroenleinii*, *C. lanosus* e *C. mortensenii*. Removidos para alteração da escala da PCA e tornar possível a leitura dos demais táxons.

A retirada de alguns caracteres entre um conjunto de dados de mesmo limite de lacunas é devida a falta de variação nos caracteres retirados para os táxons restantes. A retirada dos caracteres contínuos das últimas 3 análises se deu devido à impossibilidade do programa em ler apenas uma coluna de dados (já que dos caracteres contínuos que apresentaram sinal filogenético, um apresentava 16 lacunas e esta seria retirada para diminuição da quantidade de dados faltantes).

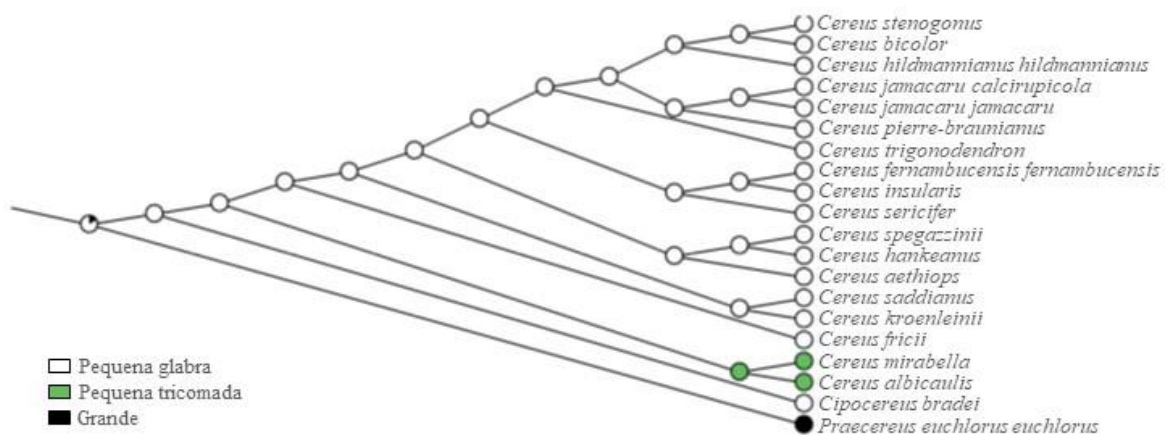
Apêndice 13. Detalhamento das reconstruções de caracteres ancestrais pelo método de Máxima Verossimilhança.



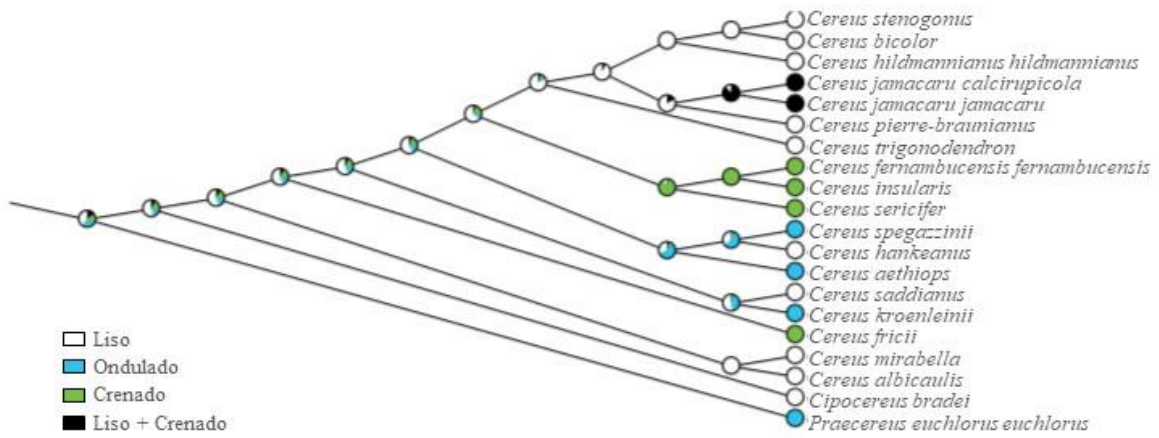
Raiz



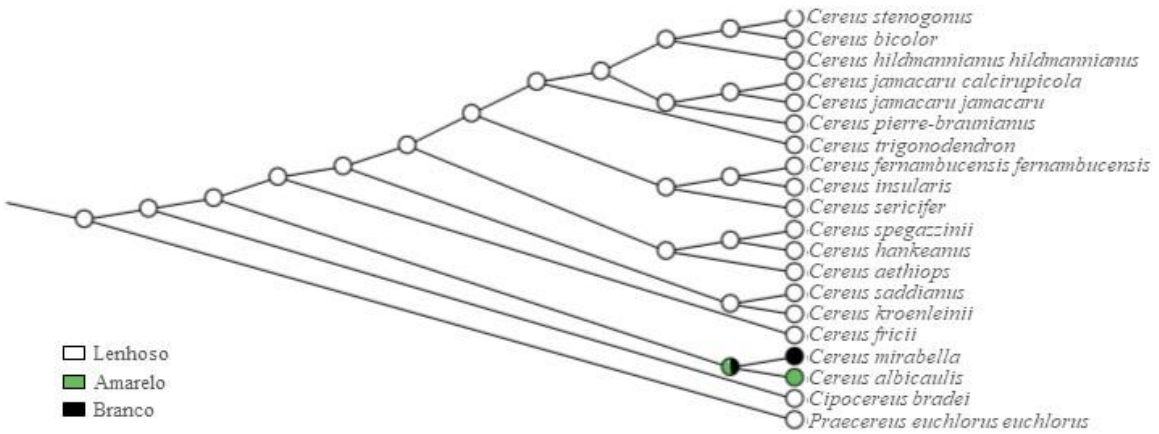
Aréola da Flor



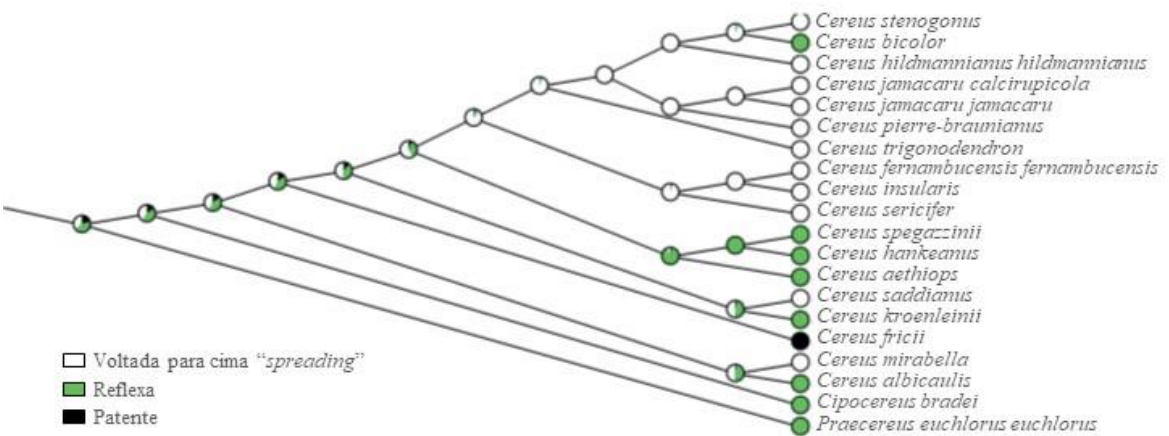
Brácteas da Flor



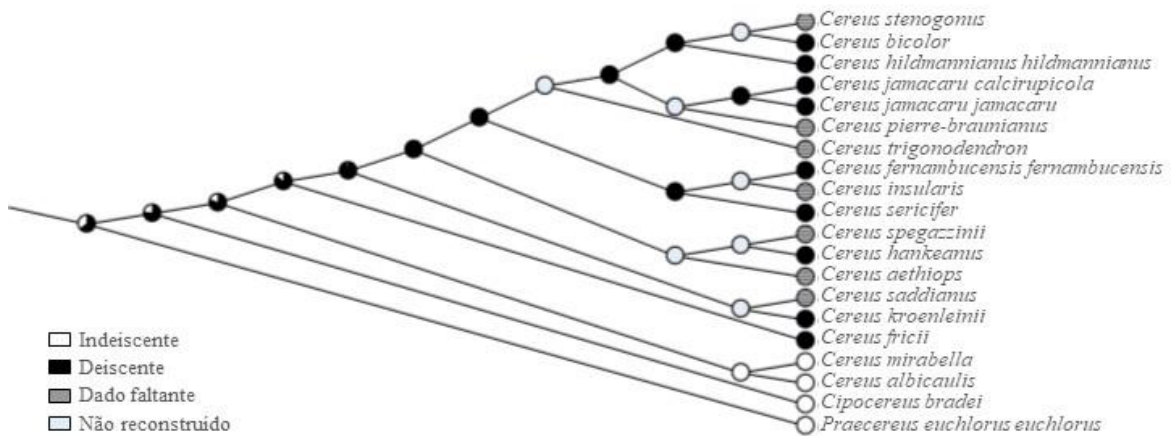
Margens das Costelas



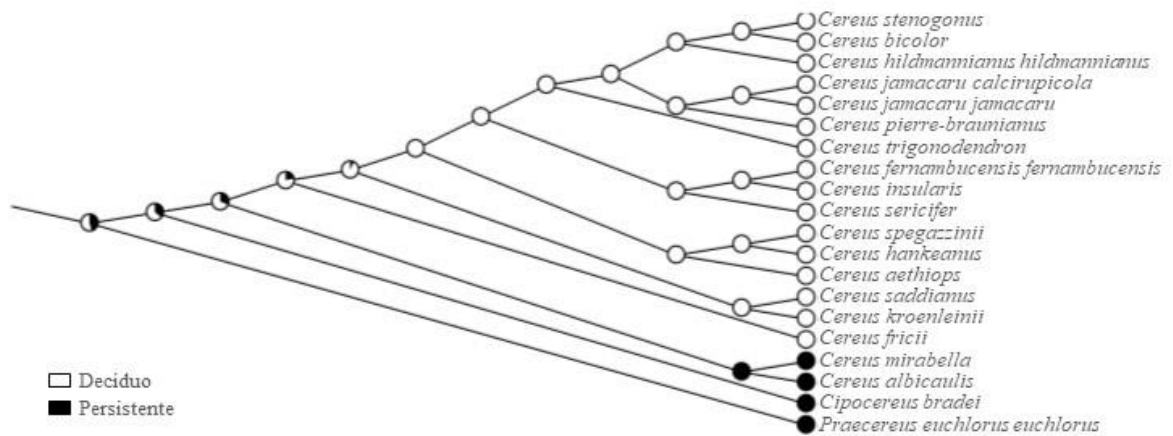
Madeira



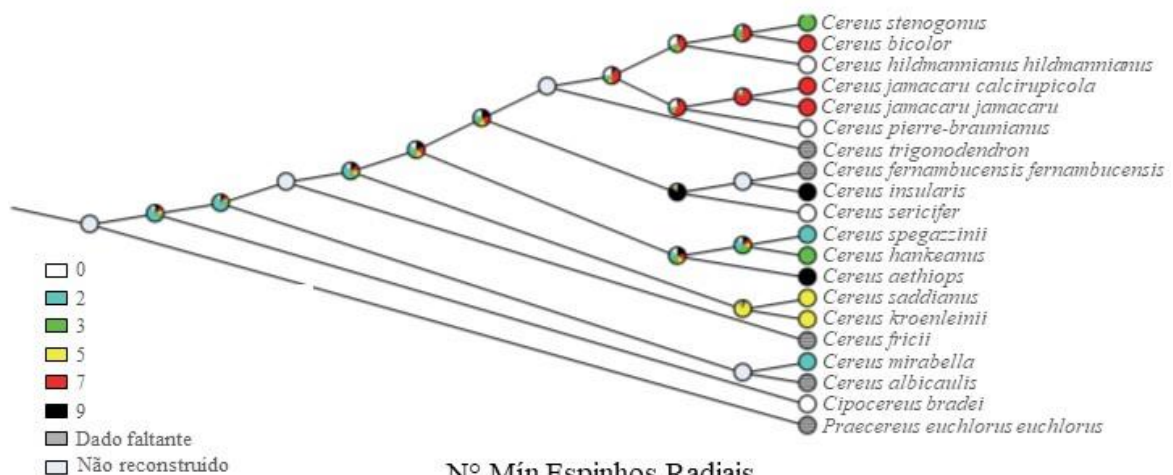
Posição Segmentos Externos Perianto



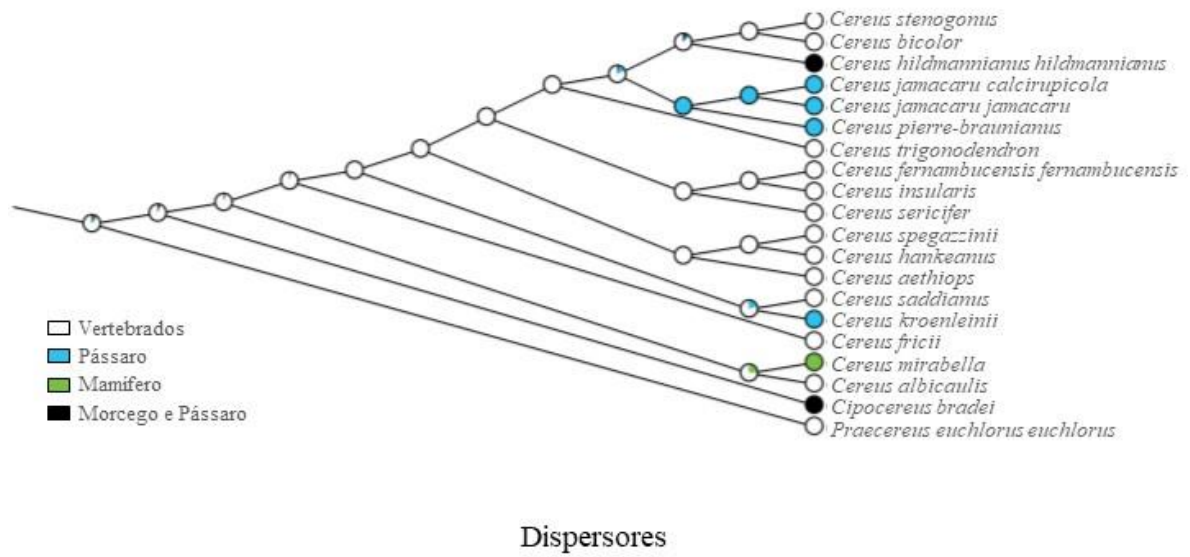
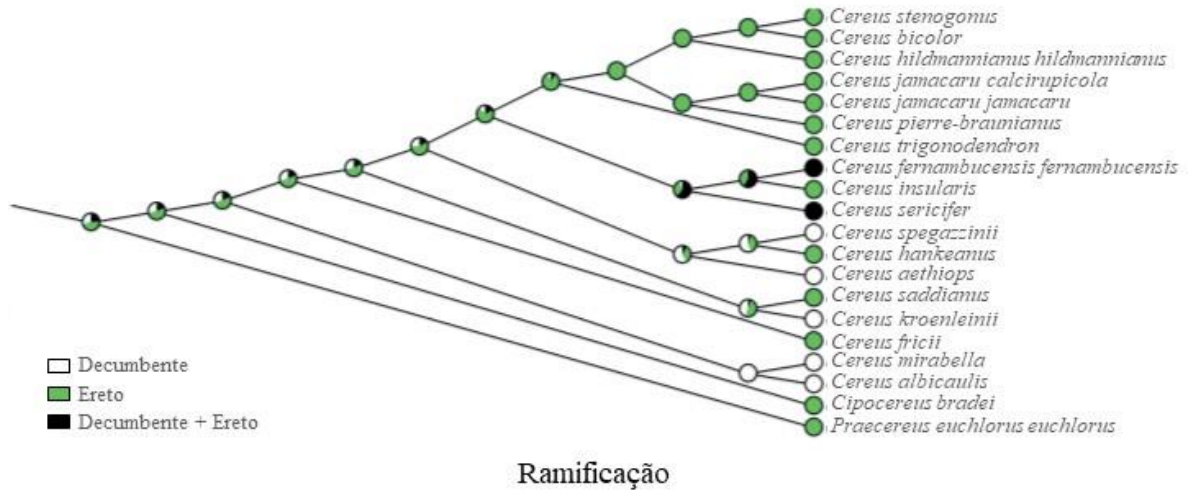
Deiscência



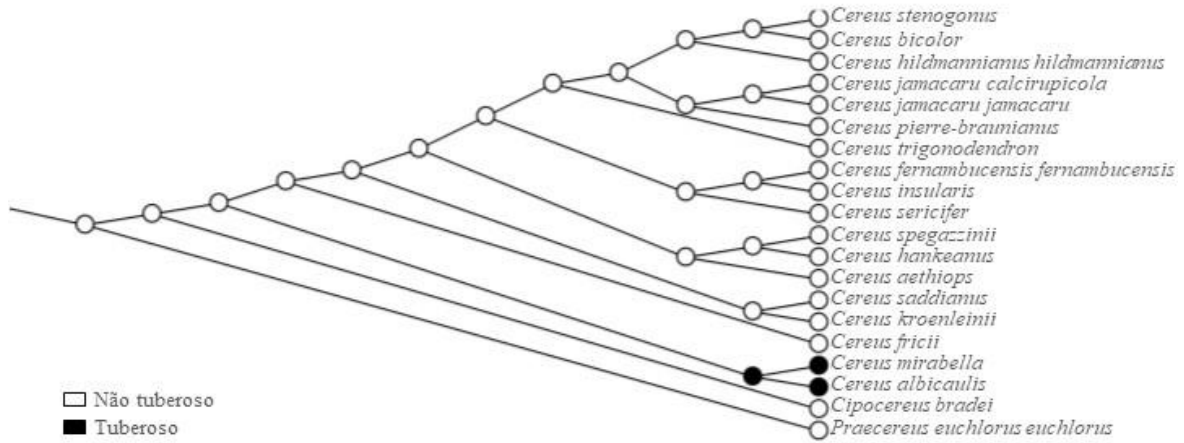
Restos do Perianto



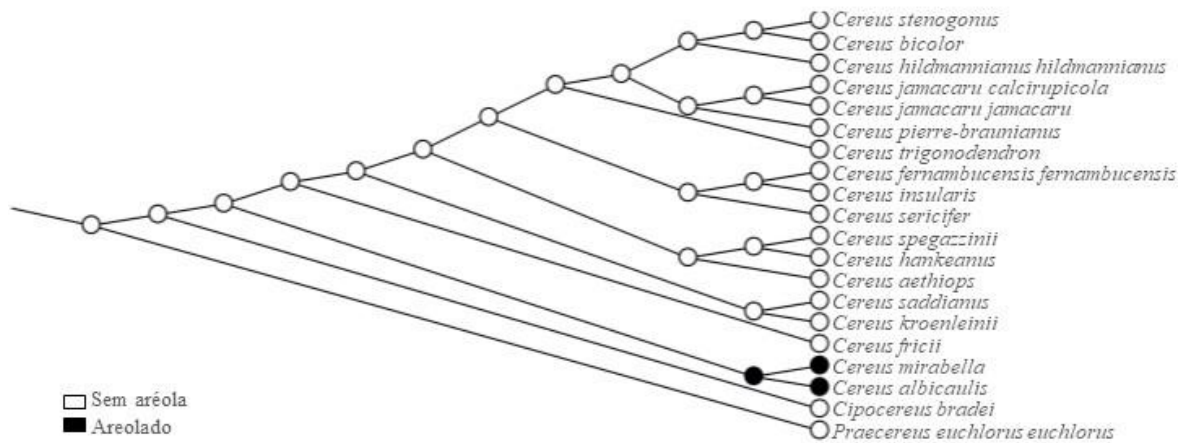
Nº Mín Espinhos Radiais



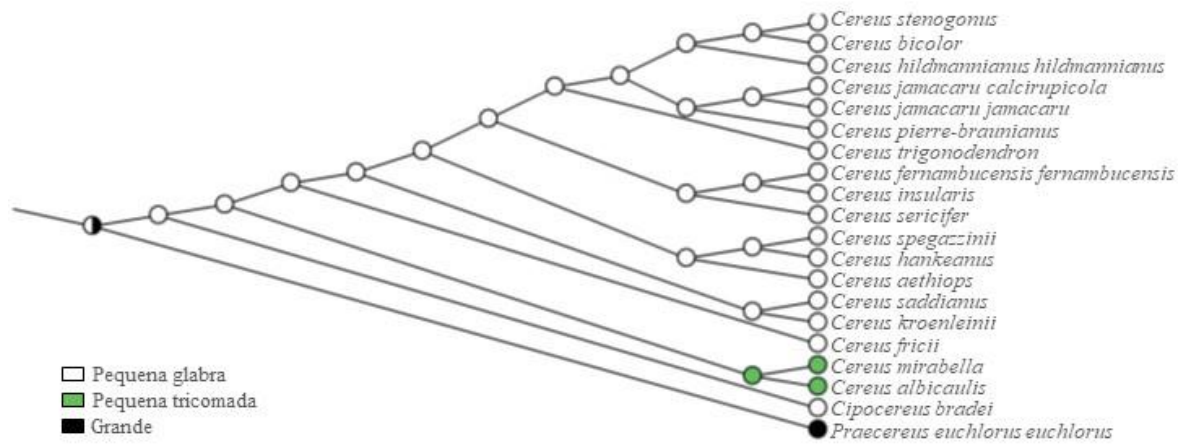
Apêndice 14. Detalhamento das reconstruções de caracteres ancestrais pelo método de Máxima Parcimônia.



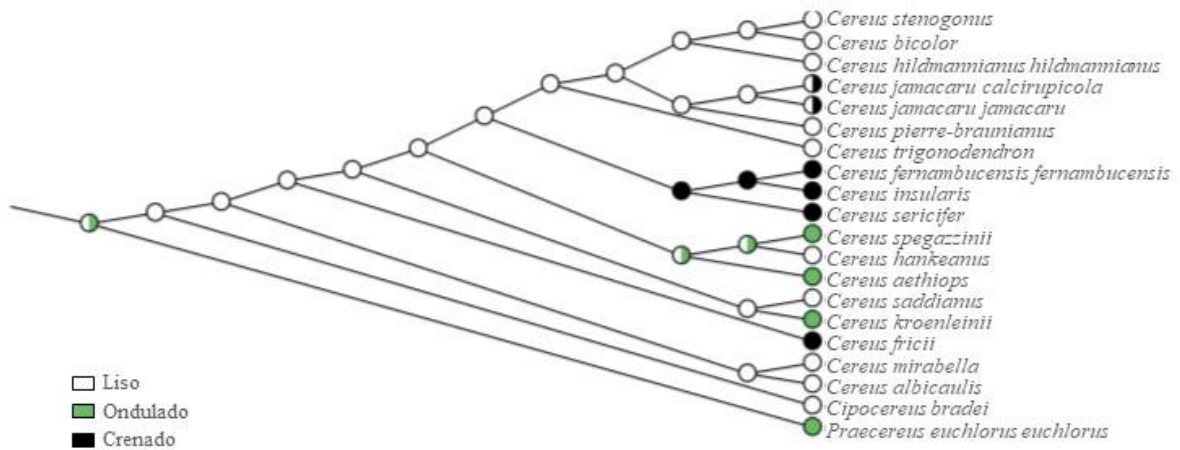
Raiz



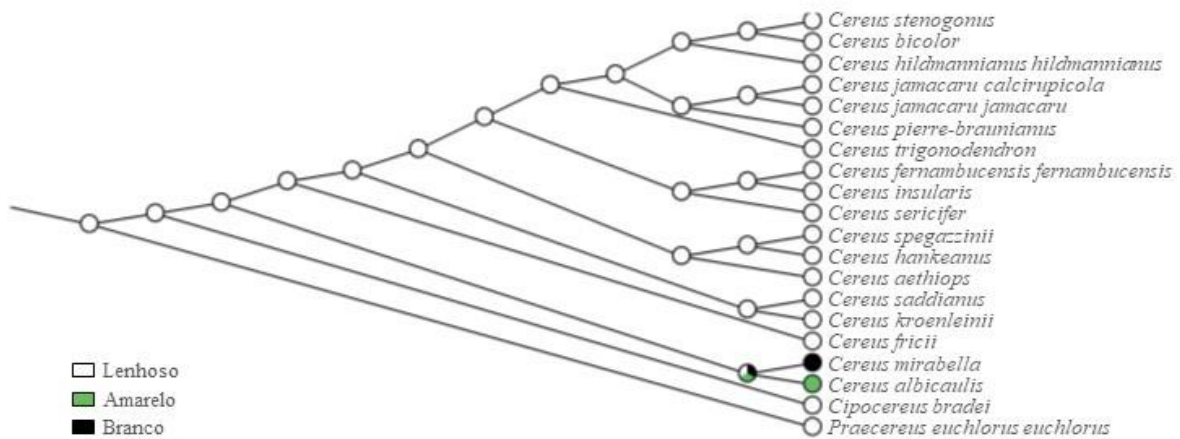
Aréola da Flor



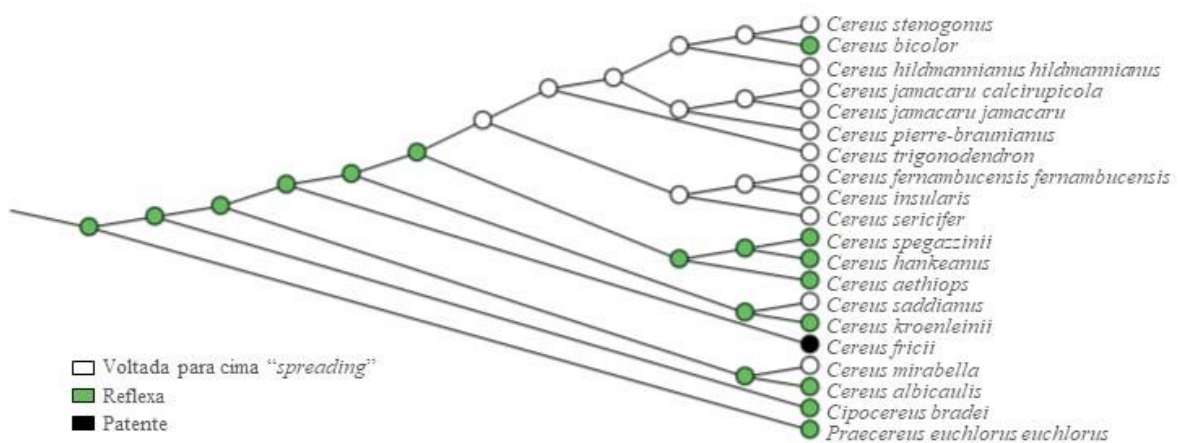
Brácteas da Flor



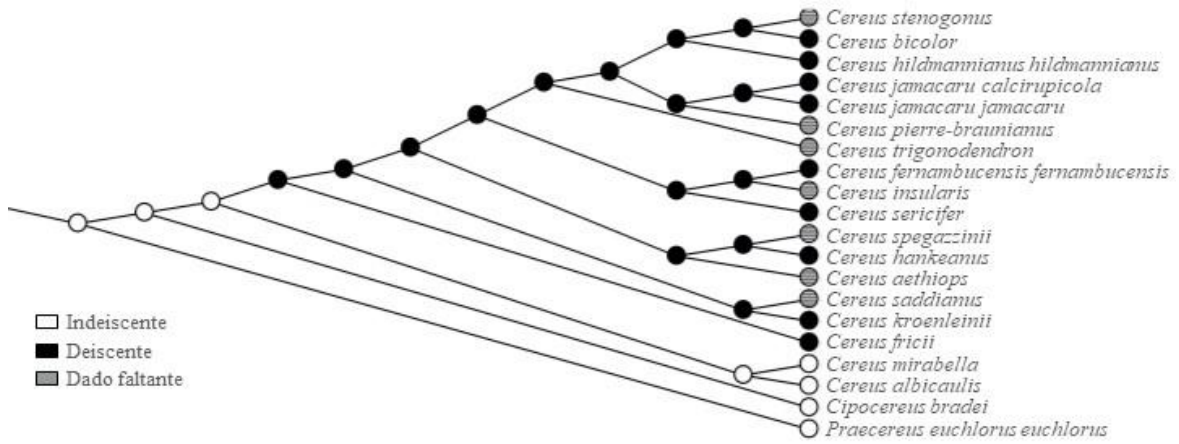
Margens das Costelas



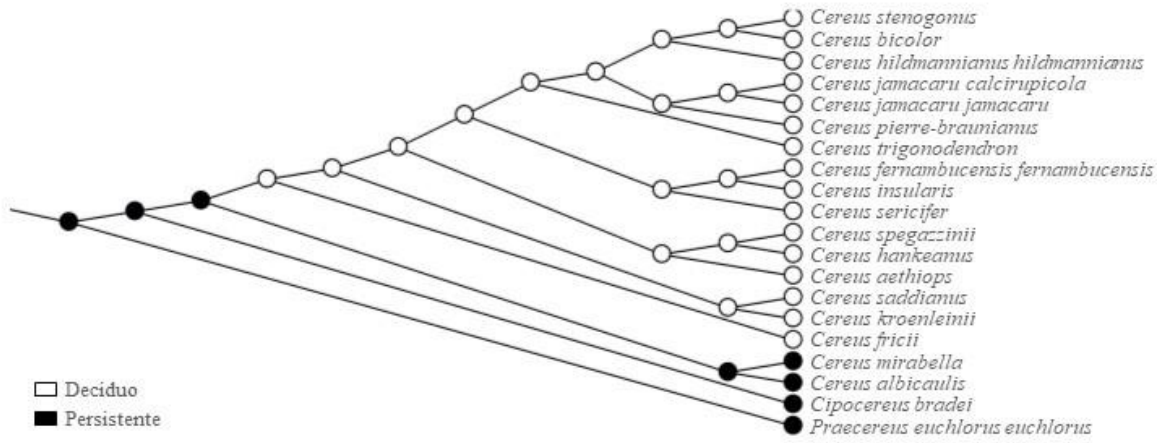
Madeira



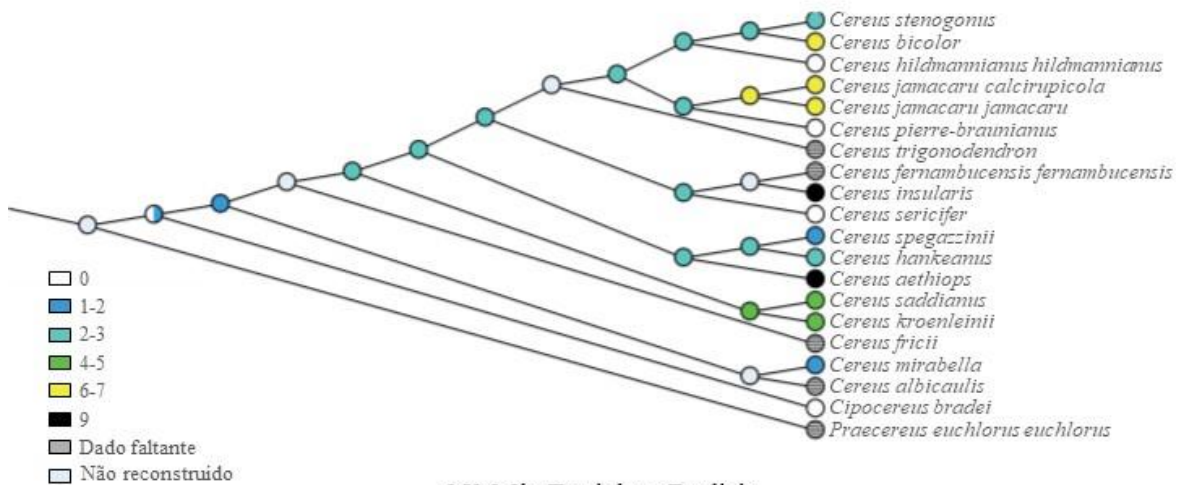
Posição Segmentos Externos Perianto



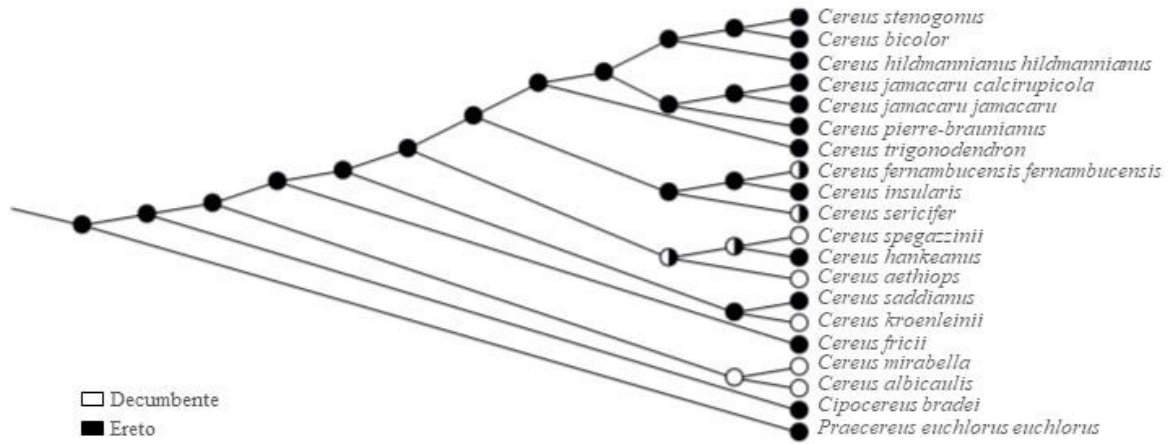
Deiscência



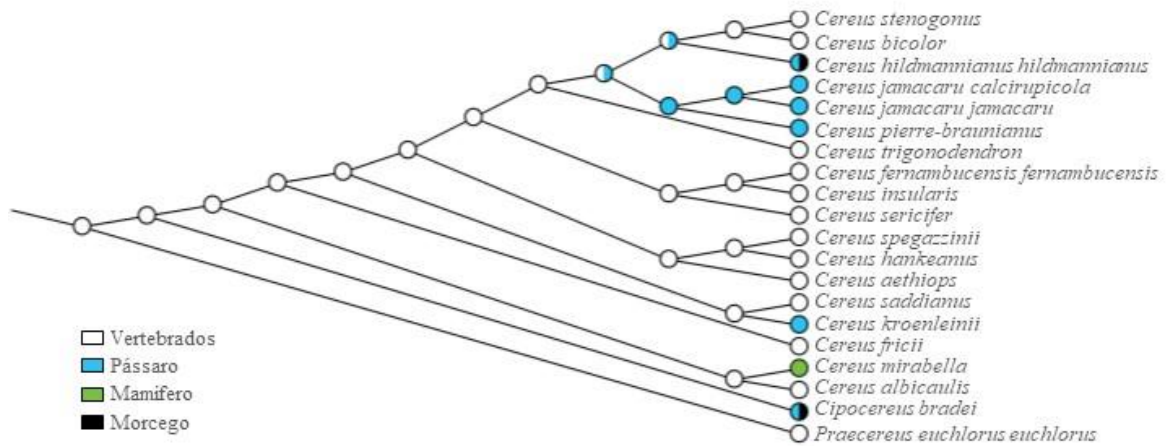
Restos do Perianto



Nº Mín Espinhos Radiais



Ramificação



Dispersores