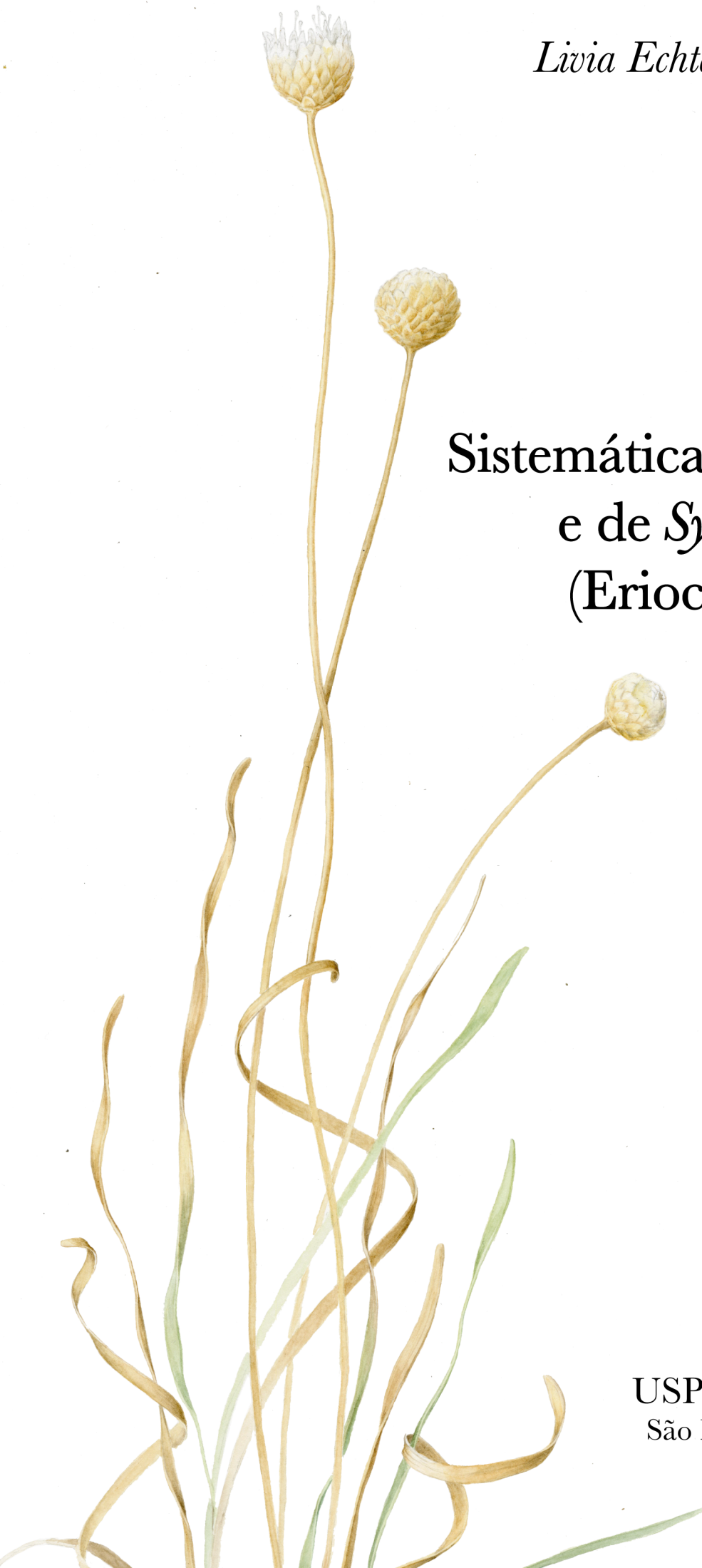


Livia Echternacht Andrade

Sistemática de *Comanthera*
e de *Syngonanthus*
(Eriocaulaceae)

USP · MNHN
São Paulo 2012



Livia Echternacht Andrade

**Sistemática de *Comanthera* e de *Syngonanthus*
(**Eriocaulaceae**)**

Systematique de *Comanthera* et de *Syngonanthus* (Eriocaulaceae)

Systematics of *Comanthera* and *Syngonanthus* (Eriocaulaceae)

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, em co-tutela com o Museu
Nacional de História Natural (Paris,
França), para obtenção de Título de
Doutor em Ciências, na Área de
Botânica

Orientadores: Paulo Takeo Sano
Jean-Yves Dubuisson

São Paulo

2012

FICHA CATALOGRÁFICA

Echternacht Andrade, Livia

Sistemática de *Comanthera* e de *Syngonanthus*
(Eriocaulaceae)

Número de páginas: 294

Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo. Departamento de
Botânica.

1. Filogenia 2. Taxonomia 3. *Comanthera* subg.
Thysanocephalus

I. Universidade de São Paulo. Instituto de
Biociências. Departamento de Botânica.

Banca Examinadora:

São Paulo, . . . 2012

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Paulo Takeo Sano
Presidente – Orientador

Prof. Dr. Jean-Yves Dubuisson
Orientador



MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
ECOLE DOCTORALE « SCIENCES DE LA NATURE ET DE L'HOMME » (ED 227)

Année 2012

N° attribué par la Bibliothèque

□ □ □ □ □ □ □ □ □ □ □ □ □ □ □ □

THÈSE

Préparée en co-tutelle avec l'Université de São Paulo

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Discipline : **Sciences**

Présentée et soutenue publiquement par

Livia Echternacht Andrade

Le

2012

SYSTEMATIQUE DE *COMANTHERA* ET DE *SYNGONANTHUS* (ERIOCAULACEAE)

Sous la direction de : **M. Jean-Yves Dubuisson**

et M. Paulo Takeo Sano

JURY

M. Paulo Takeo Sano

Professeur USP

Directeur de thèse

M. Jean Yves Dubuisson

Professeur UPMC

Directeur de thèse

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Dedico à natureza e todas suas criaturas

Há mais de trinta anos um pedinte se sentava na beira de uma estrada. Um dia, passou por ali um estranho.

- Dá-me uma moedinha? Murmurou o pobre, estendendo mecanicamente seu chapéu.

- Eu não tenho nada para te dar - respondeu o estranho. Depois perguntou - o que é isso em que você está sentado?

- Nada. Apenas uma caixa velha. Sento-me nela desde que nem me lembro.

- Algum dia viste o que tem dentro?

- Não. De que me serviria? Não tem nada dentro não.

- Vê o que tem dentro. Insistiu o estranho.

O pobre, depois de muito esforço, por causa da ferrugem, conseguiu abrir a tampa. Então ele, maravilhado e incrédulo, viu que a caixa estava cheia de ouro.

*Adaptado de **Eckhart Tolle**, O Poder do Agora*

AGRADECIMENTOS

Esta tese é feita de tantas oportunidades, possibilidades e acontecimentos; tem a contribuição de tantas pessoas, colegas, professores, amigos e familiares; é resultado não somente de quase cinco anos de pesquisa, mas de 28 anos de vida, que eu não conseguiria agradecer aqui a todos que merecem. Em uma tentativa, venho aqui lembrar aqueles que de alguma forma fazem parte desse estudo.

Primeiramente, agradeço às instituições que sediaram meu trabalho e aos financiadores: à **Universidade de São Paulo** (USP, São Paulo, Brasil), principalmente ao Laboratório de Sistemática Vegetal (Sobre-as-ondas); ao **Muséum National d’Histoire Naturelle** (MNHN, Paris, França), principalmente ao Centre de Recherche en Paléoenvironnement et Paléobiodiversité e ao Service de Systématique Moléculaire; à Cordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (**CAPES**) pela bolsa concedida no primeiro ano da tese e pela bolsa PDEE, durante o estágio no MNHN; à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (**FAPESP**), pelos quase três anos de bolsa até o término do doutorado; ao Centre National de la Recherche Scientifique (**CNRS**), pelo financiamento para as visitas aos herbários europeus e aos experimentos em biologia molecular. Agradeço também à **Universidade Federal de Minas Gerais**, principalmente ao Laboratório de Sistemática Vegetal, que contribuiu com a minha formação como bióloga e sempre apoiou minha pesquisa.

Agradeço aos meus orientadores, **Paulo Takeo Sano** e **Jean-Yves Dubuisson**. Obrigada Paulo, pela receptividade desde o primeiro momento em que nos conhecemos, pelas inúmeras oportunidades que me ofereceu e por me ensinar sobre os princípios humanos e éticos do ser cientista. Como vocês diz, “Orientador é para sempre”, tanto pois nosso nome fica impresso lado a lado nos trabalhos e documentos resultantes da nossa parceria, mas também porque seus princípios e sua pessoa ficam impressos na minha formação como pesquisadora. Agradeço ao Jean-Yves, que me recebeu com os braços abertos, desde quanto eu mal conseguia balbuciar algumas palavras em francês. De uma relação frutífera no mestrado, surgiu o convite para o doutorado em cotutela no MNHN. Obrigada por acreditar em mim e investir na minha carreira como cientista.

Muito obrigada à todos os meus irmãos e professores Eriocaulólogos. Ao **Marcelo Trovó** (Mar), que desde o começo do meu estudo esteve presente, me ensinando e apoiando, sempre disposto a uma boa conversa. Você foi e continua sendo muito importante para minha formação como taxonomista. Meus votos são para que a gente continue trabalhando junto sempre! Ao **Maurício Watanabe** (Mau), por compartilhar a percepção dos *Syngonanthus*, o que

certamente nos faz compreender melhor essas plantas. À **Fabiane Costa**, por me ensinar sobre as plantas do Planalto de Diamantina e pela convivência alegre nos trabalhos de campo. À **Ana Maria Giuliatti Harley**, pela incrível paciência e aptidão para transmitir seu enorme conhecimento das Eriocaulaceae e da botânica no Brasil. Ana, querida, espero continuar aprendendo com você! À **Vera Scatena**, por me contar como as Eriocaulaceae são por dentro e pela sua divertida companhia nos trabalhos de campo. Ao **Thomas Stützel**, por compartilhar sua visão apurada da morfologia e da arquitetura das Eriôs e pelos ensinamentos em campo sobre as flores da Europa. À **Nancy Hensold** por me receber em Chicago e me passar seu conhecimento tão detalhado, tão fino, sobre a taxonomia dessa família. Agradeço ainda aos Eriocaulólogos que de alguma forma enriqueceram minha vivência com a família, compartilhando bons momentos: **Carolina Andrino, Aline Oriane, Alessandra Koan e Amalia Diaz**, muito obrigada. A nossa família de Eriocaulólogos é tão unida e tão bonita de ver. Que essa união persista por gerações, pois certamente é o que torna o nosso trabalho tão prazeroso e estimulante.

Agradeço enormemente aos amigos e colegas que participaram da minha formação como botânica e pesquisadora. Particularmente ao **Pedro Viana** (Pedrinho), quem me ensinou a pronunciar o nome E-ri-o-cau-la-ceae. De fato, foi você quem me convidou e me apresentou ao mundo da botânica. Agradeço também às pessoas que acompanharam mais de perto minha trajetória: **Nara Mota, Thaís Almeida, Leandro Giacomini, Caetano Oliveira, Rúbens Custódio, Alexandre Salino, João Renato Stehmann, Júlio Lombardi e Marcos Sobral**. Muito obrigada por todo apoio e amizade!

Agradeço aos professores do Laboratório de Sistemática da USP: **José Rubens Pirani, Lúcia Lohmann e Renato de Mello-Silva**, pela dedicação ao nosso laboratório e pelo apoio, ensinamentos, conselhos e dicas. Àqueles que contribuíram e contribuem para que o nosso laboratório e herbário permaneçam funcionando em ordem, especialmente a **Abel Ribeiro, Fabiana Begale, Viviane Jono e Roberta Figueiredo**. Agradeço aos amigos e colegas do Laboratório de Sistemática da USP, pela companhia, incentivo e divertimento nas intermináveis horas de laboratório: **Marcelo Trovó, Maurício Watanabe, Leonardo Borges** (Caqui), **Pedro Fiaschi, Leandro Assiz, Maria Fernanda Calió, Juliana Lovo, Juliana El Ottra** (Juzinha), **Juliana Rando, Anselmo Nogueira, Jenifer Lopes, Carolina Sinischalchi, Cíntia Luiza da Silva, Alexandre Zuntini, Benoît Loeuille, Mariana Loeuille, Gledsley Müller** (Gepeto), **Gustavo Heiden, Herbert Serafim, Luiz Henrique Fonseca, Marcelo Devecchi, Marcelo Kubo, Caetano Oliveira, Guilherme Antar, Paulo Gonella, Rebeca Viana, Suzana Alcântara, Mateus Fortes Santos, Vânia**

Pretti, João Rodrigo da Silva, Pedro Schwartsburd, Maria Ana Farinaccio, Carolina Andrino e Paulo Baleeiro.

Aos colegas e amigos do MNHN: **Sabine Hennequin, Anaïs Grand, Adèle Corvez, René Zaragüeta i Bagils, Régine Vignes-Lebbe, Eva Moreno, Gilles Petit, Fabienne Audebert, Denise Pons, Julien Legrand, Julien Massoni, Timothé Lé Péchon, Thanh Thuy Nguyen Tu, Céline Bonillo, Josie Lambourdière, Marie-Catherine Boisselier, Marc Pignal e Veronique Barriel.** Merci beaucoup de votre support et amitié!

Aos colegas e amigos da UFMG: **Leandro Giacomini, Thais Almeida, Luciana Kamino, Caetano Oliveira, Pedro Viana, Nara Mota, Vinícius Dittrich, Aline Vale, Rúbens Custódio, Felipe Leite, Pablo Hendrigo, Mariana Augsten, Mariana Büniger, Maria José Reis, Daniel Souza, Liliane Paixão, Alessandra Santos, Aline Joseph, Pablo Burkowski, Rozijane Fernandes, Talita Mota, Túlio Jorge, Izabella Martins, Filipe Souza, Luciana Melo, Raquel Viveiros, Ana Cláudia, Luiza Fonseca, André Arruda, Bruno Falcão, Cláudio Nicoletti, Eric Hatori, Erica Borsali, Francine Assiz, Flávio do Carmo, Fernando Silveira e Gustavo Heringer.** Aos professores e amigos **Alexandre Salino, João Renato Stehmann, Leandro Assiz, Queila Garcia, Ary Oliveira Filho, Cláudia Jacobi, Marcos Sobral e Júlio Lombardi.**

Agradeço aos curadores e colegas que me receberam nos herbários, principalmente a **Pierre Meerts, Alexei Oskoski, Sarah Bollendorf, Marc Appelhans, James Boone e Marc Pignal.**

Ao **Instituto Estadual de Florestas (IEF)** e ao **Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio)** pela permissão para coletar nas Unidades de Conservação e por disponibilizar estrutura e apoio aos trabalhos de campo. Agradeço especialmente a **Gabriel Ávila, Daniel Rios, Márcio Lucca e Wanderlei Lopes.** Agradeço muito especialmente aos amigos que me acompanharam nos trabalhos de campo: **Tiago Vilaça Bastos, Alessandra Santos, Thais Almeida, Leandro Giacomini, Marcelo Trovó, Pedro Viana, Nara Mota, Caetano Oliveira, Pablo Burkowski, Normando Siqueira, Carolina Savino, Georgetti, Luciana Alt, Vitor Moura, Eustáquio Macedo e Gislene García.**

Agradeço aos amigos que me apoiaram desde o começo e incondicionalmente. Às minhas irmãs e meus irmãos, que eu escolhi e que me escolheram pela vida, já que irmãos de sangue me faltam: **Yana Clark, Luiza Angelini, Mariana Santana, Branca Estrela, Gizelle Antunes, Tiago de Mendonça, Flaviano Duarte, Claude e Marinês Bauchet, Sarah**

Groc, Murielle Broudard, Tommy Girard, Julie Sacca, Marcelo Loures, Nuno Arcanjo, Deborah Minardi e Gabriel Domingues.

Finalmente, agradeço infinita e eternamente à minha família, que me apoiou desde sempre, me deu o exemplo, os valores, e toda a estrutura, me suportando em todos os sentidos. Agradeço à minha família paulistana, que me recebeu de todo o coração em sua casa. Obrigada aos meus tios **Denise** e **Walter Rodrigues** e aos meus primos **Luiza** e **Fernando Rodrigues**. Com vocês certamente tudo ficou mais fácil. Ao **Jader** e **Clarissa Campomizzi**, pela torcida e companheirismo. Ao meu pai **Ricardo Andrade** e ao meu avô **Amaury Andade**, aos meus tios e tias, primos e primas, que vem torcendo por mim e me acompanhando de Juiz de Fora. À minha super-avó, **Malvelita de Oliveira** (Vó Lita), por todo o apoio e amor. À **Maria José**, por cuidar de mim. À minha madrinha, **Graça Martins**. Agradeço infinitamente à minha mãe amada, **Eliza Helena Echternacht**, que sempre foi meu exemplo maior e o fundamento da minha vida. Obrigada mãe linda! Finalmente, agradeço ao amor da minha vida, **Tiago Vilaça Bastos**, por todo o companheirismo, a paciência, o aprendizado e o amor incondicional. Não a palavras para agradecer, mas tenho certeza que vocês sabem o quanto essa tese também é de vocês.

ÍNDICE

Resumo	1
Abstract	3
Résumé détaillé	5
Introdução Geral	13

Capítulo I. Molecular phylogeny and taxonomy of *Syngonanthus* and *Comanthera*

(Eriocaulaceae): evidence from expanded sampled	21
Resumo	23
Abstract	24
Introduction	25
Materials and Methods	27
Results	31
Discussion	33
Literature cited	38

Capítulo II. Sistemática de *Comanthera* subgênero *Thysanocephalus*

(Eriocaulaceae)	61
Resumo	63
Abstract	64
Introdução	65
Histórico taxonômico de <i>Comanthera</i> subg. <i>Thysanocephalus</i>	66
Morfologia	68
Fenologia e biologia reprodutiva	81
Distribuição e habitat	83
Filogenia	89
Usos	89
Conservação	90
Notas taxonômicas e metodológicas	91
Tratamento taxonômico	96
Chave para os subgêneros de <i>Comanthera</i>	97
<i>Comanthera</i> subg. <i>Thysanocephalus</i>	98
Chave para as espécies de <i>Comanthera</i> subg. <i>Thysanocephalus</i>	100

1. <i>Comanthera angustifolia</i>	102
2. <i>Comanthera centauroides</i>	106
3. <i>Comanthera cipoensis</i>	123
4. <i>Comanthera circinnata</i>	130
5. <i>Comanthera dimera</i>	136
6. <i>Comanthera jenmanii</i>	141
7. <i>Comanthera reflexa</i>	147
8. <i>Comanthera tricostata</i>	155
9. <i>Comanthera xeranthemoides</i>	163
<i>Incertae Sedis</i>	173
Táxons excluídos	173
Referências bibliográficas	176

Capítulo III. Sinopse de *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) 181

Resumo	183
Abstract	184
Introdução	185
Materiais e métodos	187
Resultados	188
Tratamento taxonômico	193
<i>Incertae Sedis</i>	283
<i>Nomina Nuda</i>	285
Táxons excluídos	286
Referências bibliográficas	287

Apêndice - Publicações 293

RESUMO

Esta tese compreende estudos filogenéticos e taxonômicos em *Syngonanthus* e em *Comanthera* (Eriocaulaceae). O capítulo I apresenta hipóteses filogenéticas, testando a monofilia dos gêneros, de suas seções e subgêneros, bem como suas relações com os demais gêneros de Paepalanthoideae. A partir dos resultados, as sinapomorfias morfológicas e as implicações taxonômicas e biogeográficas são avaliadas. 62 espécies foram incluídas no grupo interno e 15 no grupo externo. Os resultados mostram que *Syngonanthus* e *Comanthera* são ambos monofiléticos e irmãos, formando um clado irmão de *Leiothrix*. *Comanthera* subg. *Comanthera* e *C.* subg. *Thysanocephalus* também são monofiléticos e irmãos, entretanto *Syngonanthus* sect. *Carphocephalus* emerge polifilética, no interior de uma parafilética *S.* sect. *Syngonanthus*. O capítulo II revisa a taxonomia das 15 espécies anteriormente aceitas em *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, reconhecendo 9 espécies. Elevamos 1 variedade ao nível de espécie e descrevemos 1 nova espécie, propomos 18 novos sinônimos, efetuamos 3 lectotipificações e excluímos 4 táxons do subgênero. São apresentadas descrições do gênero, do subgênero e das espécies, chave de identificação, ilustrações e fotos, mapas de distribuição, listagem completa do material examinado, além de comentários diagnósticos, ecológicos e taxonômicos. O capítulo III apresenta uma sinopse de *Syngonanthus*, com lista completa de espécies e sinônimos. Excluímos 4 táxons do gênero, elevamos 7 variedades ao nível de espécie e propomos 1 combinação nova a nível de variedade. Propomos 75 novos sinônimos e efetuamos 42 lectotipificações. Finalmente, 106 espécies, 2 subespécies e 9 variedades são aqui aceitas, incluindo 176 sinônimos heterotípicos. Para cada espécie, apresentamos uma breve descrição da distribuição geográfica, além de caracterização morfológica e comentários taxonômicos.

ABSTRACT

The present thesis concerns phylogenetic and taxonomic studies in *Syngonanthus* and *Comanthera* (Eriocaulaceae). Phylogenetic hypotheses are presented in Chapter I. The monophyly of both genera, their subgenera and sections are tested, and the relationships of *Syngonanthus* and *Comanthera* to the other genera in the Paepalanthoideae are evaluated. In light of a resolved phylogeny, we then discuss their taxonomy and supporting synapomorphies as well as the biogeographical implications. We included 62 species belonging to the ingroup and 15 belonging to the outgroup. Results show that *Syngonanthus* and *Comanthera* are both monophyletic and are sister groups, together forming a clade sister to *Leiothrix*. *Comanthera* subg. *Comanthera* and *C.* subg. *Thysanocephalus* are also monophyletic and sister. However, *Syngonanthus* sect. *Carphocephalus* emerges as polyphyletic, embedded within a paraphyletic *S.* sect. *Syngonanthus*. Chapter II is a taxonomic revision of *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*. Nine species are recognized, a decrease from the 15 previously accepted. One variety is elevated at species status, 1 new species is described, 18 new synonyms are proposed, 3 lectotypes are designated and 4 taxa are excluded from the subgenus. Descriptions of the genus, subgenus and species were provided as well as an identification key, illustrations and photos, distribution maps, a complete list of examined material, and comments on diagnosis, ecology and taxonomy for each species. Chapter III consists of a synopsis of *Syngonanthus*, with a complete list of species and synonyms. Four taxa are excluded from the genus, 7 varieties are raised to species status, and 1 new combination is proposed. In addition, 42 lectotypes are designated and 75 new synonyms are proposed. In total, 106 species, 2 subspecies and 9 varieties are here accepted, including 176 heterotypic synonyms. We provide geographical, diagnostic and taxonomic comments for each species.

RESUME DETAILLE

Les Eriocaulaceae sont des Monocotylédones (Poales) facilement identifiables par leurs inflorescences en capitules, et des fleurs unisexuées. La famille regroupe environ 1200 espèces, et 10 genres, classés en 2 sous-familles : Eriocauloideae et Paepalanthoideae (Giulietti et al., 2012a, 2012b). Leur distribution se concentre dans les tropiques, à l'exception d'*Eriocaulon* qui peut s'étendre jusqu'aux régions tempérées. Les principaux centres de diversité sont les Néotropiques, notamment le sud-est du Brésil, la chaîne de montagnes de l'Espinhaço, et le nord de l'Amérique du Sud, les Tepuis du Venezuela, du Guyana et du Brésil (Giulietti & Hensold, 1990). Plusieurs espèces sont micro-endémiques, en particulier dans les écosystèmes de montagne, dans les milieux quartzitiques (Echternacht et al., 2011a, 2011b). Au Brésil, les Eriocaulaceae sont la quatrième famille la plus riche en espèces parmi les Monocotylédones (après les Orchidaceae, les Poaceae et les Bromeliaceae), avec 629 espèces, et *Paepalanthus* représente le plus grand genre d'Angiospermes pour le pays (Giulietti et al., 2010). Dans l'écosystème des *campos rupestres* quartzitiques (« champs de pierres »), les Eriocaulaceae sont caractéristiques de la flore locale avec les Velloziaceae et les Xyridaceae. Plusieurs espèces sont commercialisées en tant que « fleurs immortelles », pour l'artisanat, et leur exploitation se fait via directement des collectes dans la nature (Giulietti et al., 1988; Giulietti et al., 1996). La surexploitation des populations naturelles, associée à la perte des habitats et au micro-endémisme de plusieurs espèces, ont contribué à ce que de nombreux taxons soient placés dans la liste rouge des espèces en voie de disparition (Biodiversitas, 2000, 2007 ; MMA, 2008).

Les Eriocauloideae incluent deux genres, *Eriocaulon*, dont la distribution sur les 5 continents délimite la distribution de la famille, et *Mesanthemum*, limité au sud-est de l'Afrique. Cette sous-famille se caractérise par la présence des fleurs diplostémones, avec des glandes sur les pétales, et par les carpelles présentant des stigmates en position apicale. Les Paepalanthoideae ont des fleurs isostémones, des pétales dépourvus des glandes, et des carpelles avec les stigmates en position latérale et des appendices nectarifères en position apicale (Koernicke, 1863 ; Ruhland, 1903). *Paepalanthus* et *Syngonanthus* se distribuent surtout en Amérique, avec quelques espèces en Afrique, tandis que *Lachnocaulon* est limité à l'Amérique du Nord et *Tonina* en Amérique Central et du Sud. Les autres genres, *Actinocephalus*, *Comanthera*, *Leiothrix* et *Rondonanthus* sont endémiques de l'Amérique du Sud.

Des analyses phylogénétiques soutiennent la monophylie des Eriocaulaceae avec les Xyridaceae en groupe frère putatif (Bremer, 2002 ; Janssen & Bremer, 2004 ; Soltis et al., 2006). Les deux sous-familles apparaissent également monophylétiques, mais la relation entre les genres n'est pas encore bien résolue (Andrade et al., 2010 ; Trovó, 2010 ; Giulietti et al., 2012a).

Syngonanthus a été originalement défini sur les pétales des fleurs femelles fusionnés par le milieu et libres à la base et à l'apex (Ruhland, 1903). Ce genre a été récemment divisé, en absence d'hypothèses phylogénétiques bien soutenues, puisqu'il apparaît scindé en deux clades en polytomie avec *Leiostrix* et les autres genres de Paepalanthoideae (Andrade et al., 2010). Deux sections de *Syngonanthus sensu lato* ont été transférées dans le genre *Comanthera*, qui a été rétabli et re-délimité (Parra et al., 2010). En outre, *Philodice* apparaît comme groupe frère de *Syngonanthus sensu stricto* et a été synonymisé avec lui, en conservant le nom *Syngonanthus* (Giulietti et al., 2009, 2012b).

Comanthera, qui regroupe 41 espèces, est défini par les sépales des fleurs femelles plus courts que les pétales, qui sont étroitement spatulés, avec des longs lobes, et des graines à surface rugueuse (le tégument externe reste intacte) (Parra et al., 2010 ; Parra & Giulietti, 2011 ; Echternacht & Sano, 2012). *Comanthera* subg. *Comanthera* inclut 26 espèces et présente des bractées involucrales de la même hauteur ou surpassant les fleurs, persistantes sur les capitules âgés, et des fleurs femelles avec des pédicelles dont la longueur augmente avec la maturation des fruits, ce qui les expose au dessus de l'involucre. *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* inclut 15 espèces, avec des bractées involucrales plus courtes que les fleurs, des pédicelles dont la longueur ne varie pas pendant la maturation des fruits, et qui s'observent via la déhiscence des bractées involucrales.

Syngonanthus s.s. réunit environ 150 espèces et se caractérise par des fleurs femelles avec les sépales de même longueur ou plus longs que les pétales, sépales elliptiques à obovales, avec des lobes courts, et des graines à surface réticulée (le tégument externe dégénère). *Syngonanthus* sect. *Carphocephalus* présente une tige allongée, des fleurs mâles avec une corolle charnue et les filets libres, et regroupe 12 espèces. *Syngonanthus* sect. *Syngonanthus* présente généralement une tige courte, des fleurs mâles avec une corolle membraneuse et les filets adnés à la corolle, et inclut environ 138 espèces (Koernicke, 1863 ; Ruhland, 1903).

La dernière révision taxinomique complète de *Comanthera* et de *Syngonanthus* a été élaborée par Ruhland (1903). Depuis, des centaines des nouveaux taxons ont été décrits, notamment par Álvaro da Silveira (1908, 1928) et par Harold Moldenke (1980). Les travaux taxinomiques majeurs sur ces deux genres, dans les dernières décennies, reposent essentiellement sur des inventaires géographiques d'espèces, des flores, des descriptions d'espèces nouvelles et des révisions de petits taxons. Giulietti et al. (1988) ont élaboré la liste des espèces de la Serra do Cipó (MG, Brasil), dont les *Syngonanthus s.l.* ont fait ensuite l'objet d'une monographie par Parra (1995, 1998), ce qui a entraîné la publication de certains changements nomenclaturaux (Parra & Giulietti, 1997). Hensold (1991, 1999) a travaillé avec la flore du Venezuela, en décrivant des espèces nouvelles et en proposant de nouveaux synonymes. Phillips et Kimpouni ont travaillé sur les Eriocaulaceae africaines (Phillips 1997, 1998 ; Kimpouni 1991a, b ; Kimpouni et al., 1992,

1994). Huft (1985, 1994) a élaboré la Flore Méso-américaine et Géigel (2004) la Flore de Cuba. D'autres travaux s'intéressent aux flores régionales du Brésil, comme la Flore de São Paulo (Sano et al., 2012), de la Serra do Ibitipoca (Ferreira et al., 2011) et de Grão Mogol (Sano et al., 2010).

Les changements nomenclatureaux récents effectués chez *Syngonanthus s.l.* (Parra et al., 2010) ne reposent sur aucune hypothèse phylogénétique solide, car les nœuds ne sont pas bien soutenus. La monophylie des genres n'a été testé qu'avec un nombre réduit d'espèces (près de 5%), et un échantillonnage hétérogène parmi les sous-genres et sections (Andrade et al., 2010 ; Trovó, 2010 ; Giuliatti et al., 2012a). La taxinomie des espèces incluses dans *Syngonanthus* et *Comanthera* est obsolète, à l'exception de *Comanthera* subg. *Comanthera* (Parra, 2000 ; Parra et al., 2010). Il n'y a pas de clés d'identification complète pour les espèces, de nombreux taxons doivent être placés en synonymie, et la circonscription de plusieurs espèces est mal définie. Cette thèse a donc pour but de reconstruire la phylogénie des *Syngonanthus* et des *Comanthera*, à partir d'un échantillonnage étendu, et de réviser leur taxinomie. Le premier chapitre présente des hypothèses phylogénétiques basées sur des données moléculaires, en analysant les homologues morphologiques et les implications biogéographiques. Le deuxième chapitre propose la révision taxinomique des *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, tandis que le troisième chapitre présente un synopsis pour la révision des *Syngonanthus*.

La reconstruction phylogénétique s'est basée sur des séquences plastidiales (*trnL-trnF* et *psbA-trnH*) et nucléaires (ITS 1 et 2), analysées via les méthodes de l'inférence bayésienne et de la parcimonie. Nous avons sélectionné 62 espèces appartenant au groupe interne, 32 *Comanthera* (78% du genre) et 30 *Syngonanthus* (20%), et 15 espèces appartenant au groupe externe, chez les Paepalanthoideae (*Actinocephalus*, *Leiothrix*, *Paepalanthus* et *Rondonanthus*) et les Eriocauloideae (*Eriocaulon*). La majorité des séquences (79%) ont été générées pour cette étude. Les hypothèses phylogénétiques résultantes ont été utilisées pour l'évaluation des homologues morphologiques et pour la discussion biogéographique.

Les résultats montrent que *Syngonanthus sensu lato* (regroupant *Syngonanthus s.s.*, *Comanthera* et *Philodice*) est monophylétique, fortement soutenu, et groupe frère de *Leiothrix*. *Syngonanthus s.s.* et *Comanthera* apparaissent monophylétiques et frères, ainsi que *C.* subg. *Comanthera* et *C.* subg. *Thysanocephalus*, tous bien soutenus. Cependant, *Syngonanthus* sect. *Syngonanthus* apparaît paraphylétique, en incluant la polyphylétique *S.* sect. *Carphocephalus*. L'apomorphie de *Syngonanthus s.l.* serait les pétales des fleurs femelles fusionnés par le milieu et libres à la base et à l'apex. L'apomorphie des *Syngonanthus s.s.* serait les pétales fusionnés dans la partie supérieure, avec un apex libre court, tandis que les apomorphies de *Comanthera* seraient les pétales fusionnés par le milieu, avec un apex long et spatulé, ainsi que des graines à surface rugueuse. Les fleurs femelles de *Comanthera* subg. *Comanthera* présentent des pédicelles dont la longueur augmente

pendant la maturation des fruits, tandis que *C.* subg. *Thysanocephalus* présente comme apomorphies des capitules cupuliformes et des chambres stomatiques sub-compartmentées.

La topologie de l'arbre est beaucoup mieux résolue et soutenue à l'intérieur des *Comanthera* qu'au sein des *Syngonanthus* ; cela est probablement dû à un échantillonnage plus exhaustif dans le premier cas que dans le second. Les implications biogéographiques soutenues chez *Syngonanthus* concernent les espèces africaines et andines qui s'insèrent dans des clades brésiliens. Chez *Comanthera*, un patron répété de distribution se produit dans les deux sous-genres : les espèces du nord de l'Amérique du Sud émergent comme sœurs des espèces du sud-est du Brésil. En outre, un signal latitudinal est observé pour les espèces de la *restinga* (des écosystèmes côtiers en milieu dunaire) : les espèces de la *restinga* de la Bahia (au nord) sont plus proches des espèces du nord de l'Espinhaço que des espèces des *restingas* de Rio de Janeiro (au sud), et *vice-versa*.

La révision taxinomique de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* est basée sur l'analyse d'environ 850 spécimens d'herbier, en incluant les types de presque tous les noms, et sur des dizaines d'expédition sur le terrain, notamment au Brésil. Les principaux changements concernent la re-circonscription de 4 espèces, en incluant celles de plus large distribution. Une nouvelle espèce est décrite, *C. dimera*, et une variété est élevée au niveau d'espèce, *C. angustifolia*. 18 nouveaux synonymes sont proposés, 4 taxons sont exclus du sous-genre et 3 lectotypifications sont effectuées. Finalement, *Comanthera* regroupe 36 espèces, dont 9 appartiennent à *C.* subg. *Thysanocephalus*.

L'espèce à plus large distribution est *Comanthera xeranthemoides*, de Bolivie, Brésil, Colombie, Guyana et Venezuela, et couvre ainsi pratiquement toute la distribution du sous-genre. *Comanthera angustifolia*, *C. jenmanii* et *C. tricostrata* sont limitées au Venezuela et au Guyana, où se rencontre aussi *C. reflexa*, dont la distribution s'étend jusqu'au centre-ouest du Brésil. Les autres espèces sont endémiques du Brésil : *C. dimera* est endémique de la Chapada dos Veadeiros (Goiás) et les autres sont restreintes au sud-est du Brésil, notamment dans le massif de l'Espinhaço. *Comanthera centauroides* se rencontre à Bahia, à Minas Gerais et dans l'état de Rio de Janeiro, tandis que *C. circinnata* et *C. cipoensis* sont endémiques de la partie sud de l'Espinhaço à Minas Gerais. Toutes les espèces s'observent dans des milieux ouverts, sur des sols sableux à tourbeux, inondés temporairement ou en permanence.

Les caractères diagnostiques pour les espèces concernent principalement la pilosité, en particulier le type de poil, la forme des bractées involucreales, l'architecture de la tige et la morphogénèse florale. Dans cette monographie, nous traitons non seulement de l'histoire taxinomique de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, mais aussi de la morphologie, la biologie de la reproduction, la distribution géographique, la phylogénie et l'écologie. Le traitement taxinomique consiste en une brève description de *Comanthera*, une clé d'identification pour les

sous-genres, une description détaillée de *C.* subg. *Thysanocephalus*, puis une clé pour les espèces du sous-genre. La nomenclature de chaque espèce est révisée et accompagnée des descriptions, illustrations et photos, des cartes de distribution, d'une liste complète des spécimens étudiés, et de commentaires sur leur phénologie, distribution, écologie, conservation, histoire taxinomique et nomenclature.

Syngonanthus est un grand genre (près de 150 espèces), de sorte qu'une révision taxinomique complète serait un travail trop ambitieux et trop lourd pour être présenté dans cette thèse. Le genre ne contient pas de sub-divisions intermédiaires permettant des révisions partielles, puisque les sections proposées ne sont pas soutenues, et parce que les hypothèses phylogénétiques disponibles n'ont pas encore assez de résolution. Une première synthèse taxinomique a cependant été préparée sous la forme d'un synopsis par une équipe de taxinomistes spécialistes. Presque tous les types ont été étudiés dans les herbiers et tous les protologues ont été consultés. Nous présentons ici une liste complète des noms couramment inclus dans *Syngonanthus*, avec les lectotypifications et synonymisations appropriées. Des cartes illustrant la richesse spécifique dans chaque pays et dans chaque état brésilien sont également fournies.

Un total de 106 espèces, 2 sous-espèces et 9 variétés sont validées dans ce document, en incluant 176 synonymes hétérotypiques. Nous implémentons 42 lectotypifications et proposons 75 nouveaux synonymes. 20 espèces ne sont connues que par leurs collections-type. L'identité de 2 espèces et de 5 variétés reste douteuse et ces taxons ont donc été placés en *Incertae Sedis*. Nous excluons 4 taxons du genre, dont 3 sont synonymisés dans *Leiothrix* et *Paepalanthus* et 1 correspond à une nouvelle combinaison, nouveau nom et statuts dans *Paepalanthus*. Des statuts nouveaux sont proposés pour 7 variétés, élevées au niveau d'espèces dans *Syngonanthus*, en plus de 1 nouvelle combinaison au niveau de variété. Pour chaque espèce une brève caractérisation biogéographique et morphologique est présentée, avec les caractères diagnostiques et la comparaison avec la ou les espèce(s) les plus similaire(s), le tout accompagné d'une discussion taxinomique si nécessaire.

La plupart des espèces se rencontrent dans les Néotropiques, hormis 15 espèces africaines et 1 espèce nord-américaine. Le Brésil est le pays le plus riche (73 espèces dont 45 endémiques), suivi par le Venezuela (29/6) et la Colombie (21/1). Au Brésil, Minas Gerais est l'état le plus riche (32/18), suivi par Goiás (25/6) et l'Amazonas (24/2). La plupart des espèces micro-endémiques se concentrent dans le massif de l'Espinhaço à Minas Gerais et à la Chapada dos Veadeiros, à Goiás, et également sur les Tepuis du Venezuela. Les savanes équatoriales hébergent aussi une diversité importante, mais d'espèces à distribution plus large.

Cette thèse a contribué à la compréhension de la phylogénie des *Syngonanthus* et des *Comanthera*, la mise à jour de la taxinomie des *Comanthera*, via la révision de *C.* subg.

Thysanocephalus, et a fourni une première synthèse taxinomique pour *Syngonanthus*. Les recherches futures doivent se concentrer sur une phylogénie étendue des *Syngonanthus sensu stricto*, dans le but d'améliorer la résolution des clades internes et justifier une classification autorisant la révision taxinomique complète des clades mis en évidence et soutenus.

Les **références bibliographiques** sont à la fin de l'Introduction Générale (Introdução Geral)

INTRODUÇÃO GERAL



INTRODUÇÃO GERAL

Eriocaulaceae Martinov são monocotiledôneas (Poales; APG, 2009) facilmente distinguidas pelas inflorescências capituliformes, com flores díclinas. A família reúne 10 gêneros e cerca de 1200 espécies, em duas subfamílias: Eriocauloideae Ruhland, que ocorre nos cinco continentes, e Paepalanthoideae Ruhland, restrita aos Neotrópicos (Giulietti et al., 2012a, 2012b). Nos Neotrópicos, dois centros de diversidade são reconhecidos, ambos em ambientes montanhosos de formação predominantemente quartzítica: a Cadeia do Espinhaço, no Sudeste do Brasil, e os Tepuis, no norte da América do Sul (Giulietti & Hensold, 1990). O Brasil reúne 629 espécies, das quais aproximadamente 379 ocorrem na Cadeia do Espinhaço (Costa et al., 2008; Giulietti et al., 2010). Muitas espécies, notadamente as que ocupam ambientes montanhosos, são micro-endêmicas (Echternacht et al., 2011a, 2011b).

Eriocauloideae reúne dois gêneros: *Eriocaulon* L., cuja abrangência geográfica delimita a própria distribuição da família, e *Mesanthemum* Koern., restrita ao sudeste da África e a Madagascar. Caracteriza-se pelas flores diplostêmones, com glândulas nas pétalas (Giulietti et al., 2012a, 2012b), e por carpelos com estigmas simples, em posição apical (Rosa & Scatena, 2007). Paepalanthoideae possui flores isostêmones, pétalas sem glândulas, carpelos com estigmas em posição lateral e apêndices nectaríferos em posição apical (Rosa & Scatena, 2007; Andrade et al., 2010). *Paepalanthus* Mart. e *Syngonanthus* Ruhland ocorrem principalmente nas Américas, com algumas espécies na África, ao passo que *Lachnocaulon* Kunth é restrito à América do Norte e *Tonina* Aubl. distribui-se pela América Central e do Sul. Os demais gêneros, *Actinocephalus* (Koern.) Sano, *Comanthera* L.B.Sm., *Leiothrix* Ruhland e *Rondonanthus* Herzog, são restritos à América do Sul.

Análises filogenéticas corroboram a monofilia de Eriocaulaceae e o grupo-irmão putativo é Xyridaceae C. Agardh (Bremer, 2002; Janssen & Bremer, 2004; Soltis et al., 2006). As duas subfamílias, Paepalanthoideae e Eriocauloideae, também emergem monofiléticas das análises, mas as relações entre os gêneros ainda não estão resolvidas (Andrade et al., 2010; Trovó, 2010; Giulietti et al., 2012a).

Syngonanthus Ruhland foi definido originalmente pelas pétalas das flores pistiladas fusionadas na porção mediana e livres na base e no ápice (Ruhland, 1903). Esse gênero foi recentemente dividido, devido à falta de resolução filogenética, pois resultou das análises dividido em dois clados em politomia com *Leiothrix* e com os demais gêneros de Eriocaulaceae (Andrade et al., 2010). Duas seções de *Syngonanthus sensu lato* foram transferidas para *Comanthera*, que foi restabelecido e recircunscrito (Parra et al., 2010). Além disso, o gênero *Philodice* emergiu como irmão de *Syngonanthus sensu stricto* e foi nele sinonimizado, sob condição de conservação do nome

Syngonanthus (Giulietti et al., 2009, 2012b).

Comanthera foi definido pelas sépalas das flores pistiladas mais curtas que as pétalas, pétalas estreito-espátuladas, com lobos longos, e sementes com superfície rugosa, com o tegumento externo intacto, agrupando 41 espécies (Parra et al., 2010; Parra & Giulietti, 2011; Echternacht & Sano, 2012). *Comanthera* subg. *Comanthera* inclui 26 espécies e possui brácteas involucrais na mesma altura ou ultrapassando as flores, persistentes nos capítulos maduros, e flores pistiladas com pedicelos que aumentam de comprimento durante a maturação dos frutos, expondo-os acima do involúcro. *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* reúne 15 espécies e se caracteriza pelas brácteas involucrais mais baixas que as flores e pedicelos que não aumentam de tamanho durante a maturação dos frutos, os quais se tornam expostos pela deiscência das brácteas involucrais nos capítulos maduros.

Syngonanthus possui as sépalas das flores pistiladas mais longas ou do mesmo tamanho que as pétalas, pétalas elípticas a obovadas, com lobos curtos, e sementes com superfície reticulada, com o tegumento externo degenerado, reunindo 150 espécies. *Syngonanthus* sect. *Carphocephalus* apresenta caule alongado e flores estaminadas com corola carnosa e filetes livres, com 12 espécies, ao passo que *S.* sect. *Syngonanthus* possui geralmente caule curto e flores estaminadas com corola membranácea e filetes adnatos às pétalas, reunindo 138 espécies (Koernicke, 1863; Ruhland, 1903).

Várias espécies de *Syngonanthus* e de *Comanthera* são comercializadas nacional e internacionalmente, notadamente em Minas Gerais e no Tocantins (Brasil), gerando fonte de renda importante para economias locais (Giulietti et al., 1988; Giulietti et al., 1996). Os escapos do capim-dourado [*Syngonanthus nitens* (Bong.) Ruhland] são utilizados para confecção de artesanato, produzindo artigos como bolsas, brincos e colares. As inflorescências de diversas espécies são comercializadas como sempre-vivas, também para a confecção de artesanato, sendo comercializadas principalmente *in natura* [e.g. *Comanthera elegans* (Bong.) L.R.Parra & Giul., *Comanthera centauroides* (Bong.) L.R.Parra & Giul. e *Syngonanthus widgrenianus* (Koern.) L.R.Parra & Giul.]. A grande maioria da produção baseia-se no extrativismo das populações naturais, sendo as iniciativas de cultivo incipientes. Visto que várias dessas espécies são micro-endêmicas, o extrativismo, associado à perda de hábitat, contribui para que muitas sejam classificadas na Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas de Extinção (Biodiversitas, 2000, 2007; MMA, 2008).

A última revisão completa de *Syngonanthus sensu lato* (incluindo *Syngonanthus s.s.* e *Comanthera*) foi elaborada por Ruhland (1903), sendo que centenas de novos táxons foram descritos desde então, principalmente por Álvaro da Silveira (1908, 1928) e por Harold Moldenke (1980). Os trabalhos taxonômicos de maior impacto para esses gêneros, nas últimas décadas, consistem basicamente em listagens de espécies, floras regionais, descrições de espécies novas e revisões de

pequenos táxons. Giulettili et al. (1988) elaboraram a lista de espécies da Serra do Cipó (MG, Brasil), cuja flora de *Syngonanthus* foi posteriormente monografada por Parra (1995, 1998), o que impulsionou a publicação de algumas mudanças nomenclaturais (Parra & Giulettili, 1997). Hensold (1991, 1999) trabalhou com a Flora da Venezuela, resultando na descrições de espécies novas e sinonimizacões. Phillips (1997, 1998) e Kimpouni (1991a, b; Kimpouni et al., 1992, 1994) trabalharam com as Eriocaulaceae africanas, enquanto Huft (1985,1994) trabalhou com a Flora Mesoamericana. Géigel (2004) elaborou a Flora de Eriocaulaceae de Cuba. Outros trabalhos focaram em floras regionais brasileiras, como a Flora de São Paulo (Sano et al., 2012), da Serra do Ibitipoca (Ferreira et al., 2011) e de Grão Mogol (Sano et al., 2010). A taxonomia das espécies atualmente incluídas em *Syngonanthus* e em *Comanthera* encontra-se desatualizada, com exceção de *Comanthera* subg. *Comanthera* (Parra, 2000; Parra et al., 2010). Não há chave de identificação completa para as espécies, muitos táxons aceitos devem ser considerados sinônimos e a circunscrição de várias espécies está mal definida.

Perante a ausência de resolução filogenética e taxonômica em *Syngonanthus* e em *Comanthera*, o objetivo desta tese é gerar hipóteses filogenéticas para os gêneros e revisar a taxonomia de suas espécies. O capítulo I apresenta análises filogenéticas moleculares, com uma amostragem expandida de espécies, testando a monofilia de *Syngonanthus* e de *Comanthera*, de suas seções e subgêneros, bem como suas relações com os demais gêneros de Paepalanthoideae, e avaliando as sinapomorfias morfológicas e as implicações biogeográficas e taxonômicas decorrentes dos resultados. O capítulo II revisa a taxonomia de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, apresentando descrições do gênero, do subgênero e das espécies, chave de identificação, ilustrações e fotos, mapas de distribuição, listagem completa do material examinado, e comentários diagnósticos, ecológicos e taxonômicos. O capítulo III apresenta uma sinopse de *Syngonanthus*, com lista completa de espécies e sinônimos, além de uma breve descrição da distribuição geográfica, seguida de uma caracterização morfológica e comentários taxonômicos, quando pertinente, para cada espécie.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andrade, M. J. G. de, A. M. Giulettili, A. Rapini, L. P. de Queiroz, A. D. S.

Conceição, P. R. M. de Almeida & C. van den Berg. 2010. A comprehensive phylogenetic analysis of Eriocaulaceae : Evidence from nuclear (ITS) and plastid (*psbA-trnH* and *trnL-F*) DNA sequences. *Taxon* 59: 379–388.

- APG - Angiosperm Phylogeny Group.** 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 105–121.
- Biodiversitas.** 2007. *Revisão das Listas das Espécies da Flora e da Fauna Ameaçadas de Extinção do Estado de Minas Gerais.* Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas & Fundação Zoo-Botânica de Belo Horizonte.
- Biodiversitas.** 2000. *Lista Vermelha das Espécies Ameaçadas de Extinção da Flora de Minas Gerais.* Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas & Fundação Zoo-Botânica de Belo Horizonte.
- Bremer, K.** 2002. Gondwanan Evolution of the Grass Alliance of Families (Poales). *Evolution* 56: 1374–1387.
- Costa, F. N., M. Trovó & P. T. Sano.** 2008. Eriocaulaceae na Cadeia do Espinhaço: riqueza, endemismo e ameaças. *Megadiversidade* 4: 117–125.
- Echternacht, L., P. T. Sano, M. Trovó & J.-Y. Dubuisson.** 2011a. Phylogenetic analysis of the Brazilian microendemic *Paepalanthus* subgenus *Xeractis* (Eriocaulaceae) inferred from morphology. *Bot. J. Linn. Soc.* 167: 137–152.
- Echternacht, L., M. Trovó, C. T. Oliveira & J. R. Pirani.** 2011b. Areas of endemism in the Espinhaço Range in Minas Gerais, Brazil. *Flora* 206: 782–791.
- Echternacht, L. & P. T. Sano.** 2012. A new *Comanthera* (Eriocaulaceae) from the Espinhaço Range, Minas Gerais, Brazil. *Brittonia* 64: 30–34.
- Ferreira, C. S. A. M., M. Trovó & R. C. Forzza.** 2011. A família Eriocaulaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 29: 19–35.
- Géigel, G. L.** 2004. Eriocaulaceae. Pp. 3–48. In: Sanchez, A. L., & P. P. Alvarez (eds.), *Flora de la República de Cuba, Série A, Plantas Vasculares, Fascículo 9: Aquifoliaceae, Eriocaulaceae, Piperaceae.* Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Giulietti, N., A. M. Giulietti, J. R. Pirani & N. L. Menezes.** 1988. Estudos em sempre-vivas: importância econômica do extrativismo em Minas Gerais. *Acta Bot. Bras.* 1: 179–193.
- Giulietti, A. M., N. L. Menezes, J. R. Pirani, M. Meguro & M. das G. L. Wanderley.** 1988. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Caracterização e lista das espécies. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 9: 1–151.
- Giulietti, A. M. & N. Hensold.** 1990. Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. *Acta Bot. Bras.* 4: 133–158.

- Giulietti, A. M., M. das G. L. Wanderley, H. M. Longhi-Wagner, J. R. Pirani & L. R. Parra.** 1996. Estudos em “sempre-vivas”: taxonomia com ênfase nas espécies de Minas Gerais. *Acta Bot. Bras.* 10: 329–377.
- Giulietti, A. M., M. J. G. de Andrade, L. R. Parra, C. van den Berg & R. M. Harley.** 2009. (1902) Proposal to conserve the name *Syngonanthus* against *Philodice* (Eriocaulaceae). *Taxon* 58: 1008–1009.
- Giulietti, A. M., P. T. Sano, F. N. Costa, L. R. Parra, L. Echternacht, M. L. Tissot-Squali, M. Trovó, M. T. C. Watanabe, M. P. Freitas & N. Hensold.** 2010. Eriocaulaceae. Pp. 938–958. In: Forzza R. C. et al. (eds.), *Catálogo de Plantas e Fungos do Brasil*. Vol. 2. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio & Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Giulietti, A. M., M. J. G. de Andrade, V. L. Scatena, M. Trovó, A. I. Coan, P. T. Sano, F. de A. R. dos Santos, R. L. B. de Borges & C. van den Berg.** 2012a. Molecular phylogeny, morphology and their implications for the taxonomy of Eriocaulaceae. *Rodriguésia* 63: 1–19.
- Giulietti, A. M., N. Hensold, L. R. Parra, M. J. G. de Andrade, C. van den Berg & R. M. Harley.** 2012b. The synonymization of *Philodice* in *Syngonanthus* (Eriocaulaceae). *Phytotaxa* 60: 50–56.
- Hensold, N.** 1991. Revisionary Studies in the Eriocaulaceae of Venezuela. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 78: 424–440.
- Hensold, N.** 1999. Eriocaulaceae. Pp. 1–57. In: Berry P. E., K. Yatskievych & B. K. Holst (eds.), *Flora of the Venezuela Guayana*, Vol. 5. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- Huft, M. J.** 1985. A new *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) from Southern Mexico. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 72: 448–449.
- Huft, M. J.** 1994. Eriocaulaceae. Pp. 1–178. In: Davidse G., M. Sousa Sánchez & A. O. Chater (eds.), *Flora Mesoamericana, Alismataceae a Cyperaceae*, Vol. 6. México D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Janssen, T. & K. Bremer.** 2004. The age of major monocot groups inferred from 800+ *rbcL* sequences. *Bot. J. Linn. Soc.* 146: 385–398.
- Kimpouni, V.** 1991a. Description de quatre nouveaux taxons du genre *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae) du Zaïre. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 61: 335–345.

- Kimpouni, V.** 1991b. Deux especes et une sous-espèce nouvelles du genre *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae) du Shaba (Zaire). Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique 61: 161–168.
- Kimpouni, V., J. Lejoly & S. Lisowski.** 1992. Les Eriocaulaceae du Congo. Frag. Flor. Geobot. 37: 127–145.
- Kimpouni, V., J. Lejoly & S. Lisowski.** 1994. Le genre *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae) en Afrique Centrale. Pp. 567–581. In: Seyani J. H. & A. C. Chikuni (eds.), Proc. XIIIth Plenary Meeting AETFAT. Malawi.
- Koernicke, F.** 1863. Eriocaulaceae. Pp. 271–508. In: Martius K. F. P. & A. W. Eichler (eds.), Flora Brasiliensis, vol. 3(1). Munique.
- MMA - Ministério do Meio Ambiente.** 2008. *Lista Oficial das Espécies da Flora Brasileira Ameaçadas de Extinção*. Brasília: MMA.
- Moldenke, H. N.** 1980. *A sixth summary of the Verbenaceae, Avicenniaceae, Stilbaceae, Chloanthaceae, Symphoremaceae, Nyctanthaceae and Eriocaulaceae of the world as to valid taxa, geographic distribution and synonymy*. Phytologia, Mem. 3.
- Parra, L. R.** 1995. *Syngonanthus* Ruhland (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Parra, L. R. & A. M. Giuliatti.** 1997. Nomenclatural and taxonomic changes in Brazilian *Syngonanthus* (Eriocaulaceae). Willdenowia 22: 227–233.
- Parra, L. R.** 1998. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: *Syngonanthus* Ruhland (Eriocaulaceae). Bol. Bot. Univ. São Paulo 17: 219–254.
- Parra, L. R.** 2000. Redelimitação e revisão de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland - Eriocaulaceae. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Parra, L. R., A. M. Giuliatti, M. J. G. de Andrade & C. van den Berg.** 2010. Reestablishment and new circumscription of *Comanthera* (Eriocaulaceae). Taxon 59: 1135–1146.
- Parra, L. R. & A. M. Giuliatti.** 2011. Two new species of *Comanthera* (Eriocaulaceae) from Bahia. Phytotaxa 27: 1–7.
- Phillips, S. M.** 1997. The genus *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) in eastern and southern Africa. Kew Bulletin 52: 73–89.
- Phillips, S. M.** 1998. A new species of *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) from Zambia. Kew Bulletin 53: 491–493.
- Rosa, M. M. & V.L. Scatena.** 2007. Floral anatomy of Paepalanthoideae (Eriocaulaceae, Poales) and their Nectariferous structures. Annals of Botany 99: 131–139.

- Ruhland, W.** 1903. Eriocaulaceae. Pp. 1–294. In: Engler A. (ed.), Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus IV. 30. Leipzig: Engelmann.
- Sano, P. T., A. M. Giuliatti, M. Trovó, L. R. Parra & G. Müller.** 2010. Flora de Grão-Mogol, Minas Gerais: Eriocaulaceae. Bol. Bot. Univ. São Paulo 28: 125–140.
- Sano, P. T., M. Trovó, L. R. Parra & A. M. Giuliatti.** 2012. Eriocaulaceae. Pp. 173–198. In: Wanderley, M. das G. L., G. J. Shepherd, T. S. Melhen, A. M. Giuliatti & S. E. Martins (eds.), Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo, Vol. 7. São Paulo: Instituto de Botânica.
- Silveira, A. A.** 1908. *Floras e Serras Mineiras*. Bello Horizonte: Imprensa Oficial.
- Silveira, A. A.** 1928. *Floralia Montium*. Bello Horizonte: Imprensa Oficial.
- Soltis, D. E., P. S. Soltis, P. K. Endress & M. W. Chase.** 2006. *Phylogeny and evolution of Angiosperms*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Trovó, M.** 2010. Systematics of Paepalanthoideae (Eriocaulaceae): Phylogeny, morphology, and taxonomy of *Diphyomene* (Ruhland) Trovó. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. São Paulo

CAPÍTULO I

Molecular phylogeny and taxonomy of *Syngonanthus* and *Comanthera* (Eriocaulaceae): evidence from expanded sampled



RESUMO

Comanthera e *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) são ervas Monocotiledôneas cuja diversidade se concentra nas savanas neotropicais, no Planalto da Guiana e no sudeste do Brasil, com algumas espécies na África. No Brasil, a maioria das espécies ocorre na Cadeia do Espinhaço, onde Eriocaulaceae é uma das famílias mais representativas, com alta taxa de micro-endemismos. Várias espécies estão ameaçadas de extinção no Brasil, devido à perda de hábitat e à super-exploração das populações naturais para o comércio de sempre-vivas. As hipóteses filogenéticas em *Syngonanthus* e em *Comanthera* ainda não estão bem resolvidas e nunca foram analisadas usando uma amostragem ampla e representativa. Dessa forma, o presente estudo objetivou testar a monofilia de ambos os gêneros e de seus subgêneros e seções, avaliando suas sinapomorfias, através de uma análise expandida. O cenário filogenérico encontrado foi então usado para inferir a biogeografia histórica dos gêneros, especialmente no Brasil. Sequências plastidiais (*trnLF* and *psbA-trnH*) e nucleares (ITS), de 62 espécies pertencentes ao grupo interno, foram analisadas pelos métodos de parcimônia e de inferência baiesiana. *Syngonanthus s.l.* (constituído por *Syngonanthus s.s.*, *Philodice* e *Comanthera*), *Syngonanthus s.s.*, *Comanthera* e ambos os seus subgêneros revelaram-se monofiléticos, sustentados por fortes apomorfias moleculares e morfológicas. Entretanto, *Syngonanthus* sect. *Carphocephalus* aparece polifilética, imersa em uma parafilética *S.* sect. *Syngonanthus*. Dentro de *Comanthera*, clados restritos a savanas equatoriais aparecem irmãos de clados restritos ao sudeste do Brasil, especialmente na Cadeia do Espinhaço, com distribuição disjunta entre a Bahia e Minas Gerais. Em *Syngonanthus s.s.*, espécies andinas e africanas estão dentro de clados brasileiros, mas a resolução e o suporte dentro do gênero devem ser melhorados em pesquisas futuras.

Palavras-chave: Cadeia do Espinhaço; *Leiothrix*; Neotrópico; Paepalanthoideae; *Philodice*.

ABSTRACT

Comanthera and *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) are monocotyledonous herbs. The diversity of both genera is concentrated in neotropical savannas in the Guiana Shield and in southeastern Brazil, with a few species in Africa. In Brazil, the majority of species, including microendemics, is restricted to the Espinhaço mountain range, where Eriocaulaceae is one of the best represented families. Numerous species are threatened with extinction due to habitat loss and over-collection for the Brazilian flower trade. Phylogenetic relationships in *Syngonanthus* and *Comanthera* are still unresolved and have not yet been assessed using a broad and representative sampling. Thus, the present study aimed to test the monophyly of both genera and their putative sub-taxa and to evaluate their taxonomy and supporting synapomorphies in the light of a resolved phylogeny. The resulting phylogenetic hypotheses were then used to infer the biogeographical histories of the genera, especially in Brazil. Molecular analyses based on plastid (*trnLF* and *psbA-trnH*) and nuclear (ITS) markers using parsimony analysis and Bayesian inference were conducted on 62 representative species belonging to the ingroup. *Syngonanthus s.l.* (composed of *Syngonanthus*, *Philodice* and *Comanthera*), *Syngonanthus s.s.*, *Comanthera* and both of its subgenera were retrieved as monophyletic, supported by strong molecular and morphological apomorphies. However *Syngonanthus* sect. *Carphocephalus* appeared polyphyletic, and its species were embedded within a paraphyletic *S.* sect. *Syngonanthus*. Within *Comanthera*, clades restricted to equatorial savannas appeared to be sisters to clades restricted to southeastern Brazil, especially in the Espinhaço Range, with a disjunct pattern between Bahia and Minas Gerais states. Within *Syngonanthus s.s.*, Andean and African species appeared embedded in Brazilian clades, but resolution and support within the genus must be improved in future researches.

Keywords: Espinhaço Range; *Leiothrix*; Neotropics; Paepalanthoideae; *Philodice*.

MOLECULAR PHYLOGENY AND TAXONOMY OF *SYNGONANTHUS* AND *COMANTHERA*
(ERIOCAULACEAE): EVIDENCE FROM EXPANDED SAMPLING

Eriocaulaceae are monocots easily recognized by their capituliform inflorescences. The family is pantropical, but generic and specific diversity are concentrated in the South American savannas, especially on the Espinhaço Mountains in southeastern Brazil and on the “Tepuis” of the Guiana Shield. The genus *Comanthera* L.B.Sm. (Paepalanthoideae) is currently comprised of 41 South American species, with most of the diversity restricted to Espinhaço Range. *Comanthera* is divided into two subgenera, *C.* subg. *Comanthera* with 26 species, and *C.* subg. *Thysanocephalus* (Koern.) L.R.Parra & Giul. with 15 species (Parra & al., 2010; Parra & Giuletta, 2011; Echternacht & Sano, 2012). *Syngonanthus* Ruhland has about 150 currently accepted species, the majority occurring in South America (Giuletta & Hensold, 1990), with 15 species in Africa (Phillips, 1997, 1998). *Syngonanthus* also includes two infra-generic taxa, *S.* sect. *Syngonanthus* with about 138 species and *S.* sect. *Carphocephalus* (Koern.) Ruhland with 12 species.

The taxonomic history of *Syngonanthus* and *Comanthera*, since the first subgeneric classification (Koernicke, 1863), is summarized in Table 1. The species of both genera were then placed in *Paepalanthus* Mart. and classified within five subgenera. Koernicke (1863) asserted that *Paepalanthus* subg. *Thysanocephalus* Koern. and *P.* subg. *Eulepis* (Bong.) Koern. (currently *Comanthera* subgenera *Thysanocephalus* and *Comanthera*, respectively) were closely related, both exhibiting pistillate flowers with sepals shorter than the rigid and erect petals, and staminate flowers with petals connate from the base to the middle and free at the apex. *Paepalanthus* subg. *Thysanocephalus* was characterized by the flowers surpassing the involucre bracts and cupuliform capitula, whereas *P.* subg. *Eulepis* displays the involucre bracts longer than the flowers and radiate capitula with external involucre bracts differing in color from the internal ones. In this same treatment, Koernicke (1863) suggested that *P.* subg. *Carphocephalus* Koern., *P.* subg. *Psilocephalus* Koern. and *P.* subg. *Andraspidopsis* Koern. were closely related as they share pistillate flowers with sepals longer than or equal to the petals, fused in the upper part, with involute apices, and staminate flowers with the corolla forming a tube. *Paepalanthus* subg. *Carphocephalus* was characterized by elongated stems, staminate flowers with petals carinose from the middle to the base and free filaments. In *P.* subg. *Psilocephalus* and *P.* subg. *Andraspidopsis* stems are short and filaments are adnate to corolla. *Paepalanthus* subg. *Psilocephalus* displays inflorescences arising directly from the

leaf axils or rarely grouped in synflorescences, but then with stemlike primary axis. *Paepalanthus* subg. *Andraspidopsis* was described with a very peculiar and distinct architecture: a subterranean stem giving rise to differentiated synflorescences, usually with naked primary axis (without bracts), but in some species with a few leaflike bracts scattered along the axis or in verticilles.

Ruhland (1900) described *Syngonanthus* based on the petals of the pistillate flowers being fused in the middle and free at the base and top. He placed the five *Paepalanthus* subgenera described by Koernicke (1863) in this genus, conserving most of the existint sub-generic classification, but transferring the subgenera to section level (Ruhland, 1903). The major changes were that *Paepalanthus* subg. *Andraspidopsis* and *P.* subg. *Psilocephalus* were grouped into *Syngonanthus* sect. *Dimorphocaulon* Ruhland. In addition, a new section was described, *S.* sect. *Chalarocaulon* Ruhland, characterized by the absence of nectariferous appendices on the gynoecium (Ruhland 1903).

Since Ruhland's (1903) classification, some changes have been proposed. First, the correct name for *Syngonanthus* sect. *Dimorphocaulon*, which included the type of the genus, changed to *Syngonanthus* sect. *Syngonanthus* (Parra & Giuliatti, 1997) following ICBN Art. 22 (McNeill & al., 2006). The second important change was the synonymization of *S. macrocaulon* Ruhland, the single species of *S.* sect. *Chalarocaulon*, with *S. anomalus* (Koern.) Ruhland, of *S.* sect. *Carphocephalus* (Hensold, 1999). The genus *Comanthera* was described by Smith (1937) and later proposed as a synonym of *Syngonanthus* sect. *Eulepis* by Giuliatti & Hensold (1991a). Parra & al. (2010) reestablished *Comanthera*, transferring *Syngonanthus* sect. *Thysanocephalus* and *S.* sect. *Eulepis* into *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* and *C.* subg. *Comanthera* respectively.

The splitting of *Syngonanthus* and the resurrection of *Comanthera* (Parra & al., 2010) was justified on the basis of a possible polyphyly of the traditional *Syngonanthus sensu lato*, as suggested by phylogenetic analysis of plastid DNA sequences (Andrade & al., 2010). In that analysis, *Syngonanthus s.l.* was divided between two clades, corresponding to the current genera *Syngonanthus sensu stricto* and *Comanthera*, which were in an unresolved topology. The genus *Philodice* Mart. appears sister to *Syngonanthus s.s.* and was proposed as synonymous with this later taxon (Giuliatti & al., 2009; 2012a). However, analysis of nuclear markers (ITS) depicted *Syngonanthus s.l.* as monophyletic, a pattern that is supported when ITS sequences are analyzed together with morphological data (Trovó, 2010). Using plastid sequences, the genus *Leiothrix* Ruhland appears sister to *Syngonanthus s.s.*, in an unsupported clade, but adding nuclear data, it becomes strongly supported as sister to a clade grouping *Rondonanthus* Herzog, *Lachnocaulon* Kunth, *Tonina* Aubl., *Paepalanthus* and *Actinocephalus* (Koern.) Sano. Recent molecular phylogenies (Andrade & al., 2010; Trovó, 2010; Giuliatti & al., 2012b) provided very important new insights into the

Eriocaulaceae phylogeny, especially at deeper nodes. However, the three phylogenies were based almost on the same species, including maximum three species of *Syngonanthus s.s.* and nine species of *Comanthera*. Therefore, generic relationships remain unresolved and infra-generic relationships are still to be investigated. The relationships between *Syngonanthus s.s.*, *Comanthera* and *Leiothrix* are dubious and the monophyly of *Syngonanthus s.l.* and its putative sections remains to be tested. In the present study, we reconstructed phylogenetic relationships within and between *Syngonanthus s.l.*, *Syngonanthus s.s.* and *Comanthera*, using plastid and nuclear markers, with the principal aim to resolve the phylogeny of *Syngonanthus s.l.* through expanded taxon sampling. Generic and infrageneric taxonomy and supporting synapomorphies will be evaluated in the light of supported phylogenetic relationships. Then, the resulting phylogenetic hypotheses will be used to infer the biogeographical history of the group, especially in Brazil.

MATERIALS AND METHODS

Taxon sampling. — A total of 77 species was included in the analysis. The ingroup was composed of 62 species belonging to *Comanthera*, *Philodice* and *Syngonanthus s.s.* We sampled 32 species of *Comanthera* (78% of the currently recognized species), including 24 species of *C.* subg. *Comanthera* (92%) and eight species of *C.* subg. *Thysanocephalus* (53%). 30 species of *Syngonanthus* (20%) were sampled, 28 of *S.* sect. *Syngonanthus* (20%) and 2 of *S.* sect. *Carphocephalus* (17%). Our sampling covered most of the morphological diversity and the geographical distribution of the studied genera. Most of the sampled species of *Syngonanthus s.l.* (73%) are restricted to South America: all occur in Brazil, except 1 species restricted to Peru (*Syngonanthus peruvianus* Ruhland). We also sampled 2 species from Africa (*Syngonanthus angolensis* H.E.Hess and *S. poggeanus* Ruhland), 1 from North America (*S. flavidulus* (Michx.) Ruhland) and 1 that is widespread throughout South and Central America (*S. caulescens* (Poir.) Ruhland). We included 5 species of *Leiothrix*, in order to assess its phylogenetic position, and 8 other species of Paepalanthoideae belonging to *Rondonanthus* (1), *Actinocephalus* (1) and *Paepalanthus* (6) and two of Eriocauloideae, belonging to *Eriocaulon*. Trees were rooted with *Eriocaulon aquatile* Koern.

DNA extraction, amplification, sequencing and alignments. — DNA was extracted from silica-dried leaves collected in the field, and from herbarium specimens. All samples were extracted using either a DNeasy Plant Mini (Qiagen) extraction kit or NucleoSpin 96 Plant II (Macherey-Nagel) parallel extraction kit, following the manufacturer's instructions.

Three molecular markers were selected: the plastid *trnL-trnF* and *psbA-trnH* and the nuclear

ITS (1 and 2). Amplification primers are listed in Table 2. Polymerase chain reactions (PCRs) were carried out in a final volume of 25 μL , with 1 - 3 μL of genomic DNA of unknown concentration, 2.5 μL of specific buffer for the Taq Qiagen at a concentration of $\times 10$ and containing MgCl_2 , 1 μL of dNTPs (a final concentration of 100 μM for each nucleotide), 1.25 μL of DMSO, 1 μL of each primer (at 10 $\text{pmol } \mu\text{L}^{-1}$), 0.15 μL of Taq DNA polymerase (Qiagen) and purified water was added to bring the total volume to 25 μL ; for ITS amplifications only, 1 μL of BSA and 1 μL of betaine was added. PCRs were performed on a Biometra T300 thermal cycler. PCR conditions for *trnL-F* and *psbA-trnH* were the same as those used by Andrade & al. (2010). For ITS, initial denaturation was carried out at 94 °C for 7 min, denaturation at 94 °C for 1 min, followed by 40 cycles of 1 min at 58 °C, extension for 40 s at 72 °C and a final extension at 72 °C for 7 min. PCR purification and DNA sequencing were carried out by the “Centre national de séquençage - Genoscope” (<http://www.genoscope.cns.fr/spip/>), or Genoscreen (<http://genoscreen.fr>) or Eurofins (<http://www.eurofins.fr>).

We successfully amplified ITS sequences for only 46 out of 77 taxa. Failed amplification were primarily due to primer incompatibilities and, to a minor extent, to misamplified paralogues. Furthermore, it was not possible to design new ITS primers because the conserved regions shared by the amplified taxa were too short or were able to form loops that prevent primer annealing. Paralogous sequences were identified as a second band in the PCR gel and, when sequenced, were too divergent to be correctly aligned. In addition, we excluded sequences with forward and reverse ambiguities in chromatograms, to remove potentially confounding paralogues or introgressed loci from further analyses (as recommended Buckler IV & al., 1997).

Complementary sequences were assembled and the chromatograms were edited using Sequencher 3.0 (Gene Codes, Ann Arbor, MI). Alignments were performed using MAFFT v.6 (Kato & Toh, 2008), followed by manual adjustments in MacClade 4.03 (Maddison & Maddison, 2001). Indels were coded as missing data (‘-’). Alignments are available at TreeBase (www.treebase.org).

Most sequences (152 out of 192) were newly generated, and 40 sequences were obtained from GenBank. Most species were represented by a single accession only. Multiple sequences per species, where analyzed, clustered together and were therefore reduced to a single sequence per species in the final analysis. Voucher information and GenBank accession numbers of all included samples are provided in Appendix 1.

Phylogenetic analysis. — Parsimony analysis was performed using NONA (Goloboff, 1999) spawned by Winclada (Nixon, 1999 - 2002). Non-informative characters were excluded before the analysis. Tree-bisection-reconnection (TBR) swapping was conducted from 10,000 random

addition sequences with 10 trees held in each replicate, in a heuristic approach. A strict consensus was then constructed from the most parsimonious (MP) trees. Node support was assessed by Jackknife (JK; Farris & al., 1996), which is preferred over bootstrap because it is considered as a better representation of the original data (Freudenstein & Davis, 2010; Simmons & Freudenstein, 2011) and because its interpretation is less ambiguous (Siddall, 2002). Jackknife support was calculated by NONA spawned by Winclada with 1000 replications, 30 search replicates (mult*30) and three starting trees per replication (hold/3). Jackknife values are described as high (95-100%), moderate (85-94%) and low (< 85%).

Bayesian inferences (BI) of phylogeny were conducted with MrBayes version 3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001; Ronquist & Huelsenbeck, 2003). For each of the three markers, an appropriate model of evolution was selected with jModelTest v. 0.1.1 (Guindon & Gascuel, 2003; Posada, 2008) based on the Akaike Information Criterion. The best models were GTR + I + G for *psbA-trnH* and ITS, and GTR + G for *trnL-F*. The data were partitioned with each marker separate in the combined analyses (cpDNA and both cpDNA and nrDNA). We carried out four independent runs, each composed of four Markov chains (each chain with 10^7 generations) and by sampling results every 1000 generations. In order to assess the quality of the the Markov chain simulations, we performed the following procedures: (1) at the end of each run we considered the sampling of the posterior distribution to be adequate if the average standard deviation of split frequencies was lower than 0.01; (2) we checked the convergence of the runs (plateaus of all runs at comparable likelihoods) with the graphical outputs generated in Tracer v.1.5 (Rambaut & Drummond, 2004) and in the online tool AWTY (Wilgenbusch & al., 2004), as described by Nylander & al. (2008). Evaluation of stationarity led to a discard as burn-in of 25% of the sampled trees. The majority rule consensus tree and posterior probability of clades were calculated by combining the four runs and using the trees sampled after the chains converged.

After analysing each marker separately, congruence among datasets was evaluated according to the procedures described by Wiens (1998). No conflicting supported clade was identified. Therefore, combined analyses were performed for the plastid dataset (*trnLF* + *psbA-trnH*; hereafter ‘cpDNA’) and for the plastid data combined with the nuclear marker (hereafter ‘combined’). Due to the difficulties in obtaining ITS sequences as explained above, we preferred to perform a first combined analysis only with the species sequenced for all three markers (hereafter ‘reduced combined’), which had 46 terminals. Then, we performed an additional analysis with all 77 species and all available data (hereafter ‘expanded combined’), coding the missing sequences as question marks (?).

Character coding and apomorphy assessment. — Several morphological, chemical and anatomical characters have been proposed to support *Syngonanthus s.l.*, *Syngonanthus s.s* and its sections, and *Comanthera* and its subgenera (Koernicke, 1863; Ruhland, 1903, 1900; Ricci & al., 1996; Giuliatti & al., 2000, 2009, 2012b; Parra, 2000; Scatena & al. 2004, 2005; Borges & al., 2009; Trovó, 2010; Andrade & al., 2010; Parra & al., 2010). However, the potential of these characters to serve as synapomorphies has never been tested in a phylogenetic framework with the level of sampling used here. Therefore, we selected those characters traditionally used to circumscribe generic and infra-generic taxa within *Syngonanthus* and *Comanthera* in order to evaluate their congruence with the molecular phylogenetic results. Characters were coded from examination of herbarium specimens (B, BM, BHCB, C, CESJ, ESA, F, G, HUEFS, INPA, K, L, LL, LE, M, MO, NY, OUPR, OXF, P, R, RB, S, SP, SPF, UEC and UPS; acronyms in Thiers, continuously updated) or extracted from descriptions and monographs (Koernicke, 1863; Ruhland, 1900, 1903; Giuliatti, 1978, 1984; Hensold, 1988; Giuliatti & Hensold, 1991a; Hensold & Giuliatti, 1991; Tissot-Squalli, 1997; Sano, 1999, 2004; Giuliatti & al., 2000, 2009; Parra, 1995, 2000; Scatena & al., 2004, 2005; Trovó, 2010; Parra & al., 2010). The matrix with 19 characters coded for all 77 species is available in Table 3. Primary homology hypotheses are illustrated in Fig. 1. For the phylogenetic framework, we selected the cladogram resulting from the consensus tree of the most resolved combined analysis and evaluated possibly incongruent characters in the remaining trees. The optimization was carried out in MacClade 4.03 (Maddison & Maddison, 2001). For character states with ambiguous optimization, ACCTRAN was preferred because it increases the number of retained homologies (Darlu & Tassy, 1993).

Species distributions. — Species distribution ranges were inferred from herbarium specimens and taxonomic revisions (Giuliatti, 1984; Hensold, 1988; Tissot-Squalli, 1997; Sano, 1999; Parra, 2000; Trovó, 2010). Nine main geographical ranges were delimited as follows: (1) species endemic to the Espinhaço Range in Minas Gerais (MG) and Bahia (BA); (2) species endemic to the Espinhaço Range in BA; (3) species endemic to the Espinhaço Range and adjacent mountains in MG (e.g. Serra do Lenheiro, Serra de Ibitipoca, Serra da Canastra); (4) species that occur in the Restinga; (5) species restricted to Equatorial savannas, including the Guiana and the Brazilian Shields; (6) species widely distributed, including those taxa that could not be assigned to any clear biogeographical region; (7) species restricted to the Andes; (8) species restricted to Africa; (9) species restricted to North America. Finally, the pattern of variation of species ranges among the tips of the phylogeny was visualized. In order to include a maximum of species in this biogeographical “study” according to the most comprehensive phylogenetic hypothesis available, we used the same tree as above. Moreover, the occurrence ranges of *Comanthera* species were

mapped using ArcView GIS 3.2 (ESRI, 1999) and reconstructed manually on a map using Adobe Photoshop CS4. The geographical data for *C.* subg. *Comanthera* were obtained from the taxonomic revision of Parra (2000), which provides a complete list of specimens examined. The data for *C.* subg. *Thysanocephalus* were acquired from about 800 specimens from the herbaria indicated above.

RESULTS

DNA sequence data and phylogenetic analyses. — Numbers of taxa, aligned characters and tree statistics are summarized in Table 4. Trees resulting from the phylogenetic analyses of each marker are available in the Electronic Supplement of this paper (Supp. 1 to Supp. 3).

Cladograms resulting from the cpDNA analysis are completely congruent with those yielded by the combined analyses. Likewise, in all analyses BI majority rule consensus are almost identical to the parsimony strict consensus issuing from the same matrix. The only exceptions were the positions of two clades (the *Syngonanthus helminthorrhizus*, *S. widgrenianus* clade and the *Syngonanthus (Philodice) cuyabensis*, *S. anomalus* clade). Minor topological differences concern only unsupported clades. Therefore to avoid repetition, we will discuss only the combined analyses (cpDNA trees will be available in Supp. 4) herein.

Both BI and parsimony results of the reduced combined analysis (R) are presented in Fig. 2. Figures 3 and 4, respectively, show the results of the BI and the parsimony analyses of the expanded combined dataset (E). The reduced and the expanded combined analyses generate completely congruent trees, but the former has an overall better supported backbone. *Leiothrix* is sister to *Syngonanthus s.l.* [Clade A; posterior probability (PP)=0.94(R)/0.95(E); JK=73(R)/<70(E)], which monophyly is strongly supported in all analyses [Clade B; PP=1.0(R/E); JK=97(R)/96(E)]. There is also strong support for the monophyly of *Syngonanthus s.s.* [Clade C; PP=1.0 (R/E); JK=99(R)/97(E)], which is resolved sister to *Comanthera* [Clade D; PP=1.0 (R/E); JK=100(R)/99(E)]. *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* is monophyletic [Clade E; PP=1.0(R/E); JK=100(R)/98(E)] and sister to *Comanthera* subg. *Comanthera* [Clade F; PP=1.0(R/E); JK=100(R)/99(E)]. *Syngonanthus* sect. *Syngonanthus* appears paraphyletic with respect to the polyphyletic *S.* sect. *Carphocephalus*. *Philodice* is in a clade with *Syngonanthus anomalus*, unresolved in the backbone of *Syngonanthus s.s.*. Inter-specific relationships are relatively well resolved, but clades are better supported within *Comanthera* than in *Syngonanthus*.

Synapomorphies. — Character coding is presented in Table 3 and characters are optimized in Fig. 4. They will be referred hereafter preceded by the uppercase letter C. Characters that were completely congruent with the molecular phylogeny, i.e. exclusive apomorphies or homologies, are described below. The apomorphy supporting *Syngonanthus s.l.* (including *Philodice*) is the petals of the pistillate flowers which are fused in the middle and free at the base and top (C17:1; Fig. 1B–D). Three apomorphies support *Comanthera*: pistillate flowers with sepals shorter than petals (C16:0; Fig. 1C); petals narrow-spathulate, fused in a narrow region leaving a long free spathulate with erect and rigid apices (C18:0; Fig. 1C); and seeds with a rough surface (C19:2; Fig. 1L). The apomorphy uniting *Syngonanthus s.s.* is the pistillate flowers with petals fused in the upper part, leaving a short free membranaceous apex (C18:1; Fig. 1B, D). Pistillate flowers with pedicels increasing in length during fruit maturation to expose the ovary when fruits are mature (C15:1; Fig. 1C, G) is an apomorphy for *Comanthera* subg. *Comanthera*; this character is unique within Eriocaulaceae. *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* displays two apomorphies: a sub-compartmented stomatic chamber (C3:1; Scatena & al. 2004, 2005) and cupuliform capitula (C8:1; Fig. 1H).

Biogeography. — Biogeographical patterns as revealed by the phylogenetic framework (Fig. 4) are better resolved in *Comanthera* than in *Syngonanthus s.s.* In *Comanthera*, a pattern emerges in both subgenera: species that occur in equatorial savannas are sister to species in southeastern Brazil, especially in the Espinhaço Range (Fig. 5). In *Syngonanthus s.s.* the African and Andean species appear embedded within Brazilian clades, but a more representative sampling of non-Brazilian plants is required to adequately address this question.

In *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, *C. jenmanii* (Gleason) L.R.Parra & Giul. is sister to *C. reflexa* (Gleason) L.R.Parra & Giul., both of which occur in equatorial savanna habitats. These species are sister to clade O, which shows *C. xeranthemoides* (Bong.) L.R.Parra & Giul., a species widespread in South American savannas, sister to clade P. Within P, *C. veroniooides* (Kunth) L.R.Parra & Giul., which occurs in the Espinhaço Range and in mountaineous areas in MG, BA and Rio de Janeiro states, is sister to clade Q, which is restricted to the Espinhaço in MG. Nevertheless, further analyses are required to test this biogeographical scenario because the internal clades of *C.* subg. *Thysanocephalus* are poorly supported.

Within *Comanthera* subg. *Comanthera*, clades are more robust. *Comanthera kegeliana* (Koern.) Moldenke is the single species occurring in the northern South America, where it is found in equatorial savannas. All other species forming clade R are restricted to the Espinhaço Range and adjacent mountains and the Restinga, a special coastal ecosystem composed of dunes. *Comanthera floccosa* (Moldenke) L.R.Parra & Giul., a micro-endemic in the northwestern Espinhaço in BA,

appears sister to clade S. Within S, clade T is composed of two clades, U and V, with most species restricted to the Espinhaço Range in MG. In clade U, only *C. paepalophylla* (Silveira) L.R.Parra & Giul. and *C. bisulcata* (Koern.) L.R.Parra & Giul. are widespread in the whole Espinhaço Range. Clade V consists of species restricted to mountains in the northeastern Espinhaço Range in MG and one species, *Comanthera linearis* (Ruhland) L.R.Parra & Giul., that occurs in the Restinga in Espírito Santo state and the Serra do Ibitipoca and adjacent mountains in MG. Clade T appears sister to clade X (poorly supported), a clade consisting of species endemic to the Espinhaço Range in BA and *C. imbricata* (Koern.) L.R.Parra & Giul. which is restricted to the Restinga in BA.

DISCUSSION

Phylogenetic hypothesis. — Our results resolve previous uncertainties regarding the phylogenetic hypothesis in *Syngonanthus s.l.* (Andrade & al., 2010; Trovó, 2010; Giulietti & al., 2012b). Indeed, most of the relationships proposed by Koernicke (1863) are corroborated here. *Leiothrix* and *Syngonanthus s.l.*, which comprised Koernicke's (1863) 'Capitula Villosa' group, are revealed as sister with high support. *Paepalanthus* subg. *Thysanocephalus* and *P.* subg. *Eulepis* form a clade (i.e. *Comanthera*) as do *P.* subg. *Andraspidopsis*, *P.* subg. *Psilocephalus* and *P.* subg. *Dimorphocaulon* (i.e. *Syngonanthus s.s.*). Most species placed in *P.* subg. *Andraspidopsis* and several species placed in *P.* subg. *Psilocephalus* form monophyletic groups (clade L, which has no support, and clade K respectively). Furthermore, several characters selected by Koernicke (1863) to circumscribe taxa are revealed as apomorphies. However, while morphological and biogeographical patterns are congruent with phylogenetic hypothesis and taxonomic arrangements in *Comanthera*, the topology is poorly resolved and poorly supported in *Syngonanthus*, prohibiting confident inferences. This disparity is probably due to the heterogeneous sampling, with *Comanthera* being much more exhaustively sampled than *Syngonanthus* (78% versus 20%).

The phylogram produced by BI from the expanded combined matrix (Fig. 3) shows that the differences among sequences of *Comanthera* species are smaller than among sequences of *Syngonanthus* species. Indeed, some clades include species with very similar sequences (e.g. *C. aciphylla* (Bong.) L.R.Parra & Giul., *C. aurifibrata* (Silveira) L.R.Parra & Giul., *C. bisulcata*, *C. nitida* (Bong.) L.R.Parra & Giul. and *C. elegantula* (Ruhland) L.R.Parra & Giul.), suggesting a rapid speciation. It would be interesting, in future researches, to place the phylogeny of *Comanthera* in a temporal context (i.e. with molecular dating estimates) and test the hypothesis of a radiation process.

Taxonomic implications. — *Syngonanthus s.l.* was split into *Syngonanthus s.s.* and *Comanthera* (Andrade & al., 2010; Parra & al., 2010), despite the absence of a resolved and supported phylogeny. At the same time, a sister relationship between *Philodice* and *Syngonanthus anomalus* led to proposed synonymisation of *Philodice* with *Syngonanthus s.s.* (Giulietti & al., 2009; 2012a). These modifications required more than 40 taxonomic changes (Parra & al., 2010). Here, we expanded taxon sampling and revealed a well supported phylogenetic hypothesis of *Syngonanthus s.l.*, demonstrating the importance of a stable and reliable phylogeny in order to avoid unnecessary taxonomic changes. According to our results, the synonymization of *Philodice* in *Syngonanthus* would be enough to render all taxa monophyletic. Furthermore, *Syngonanthus s.s.* and *Comanthera* are also retrieved as monophyletic, in accordance with previous studies (Andrade & al., 2010). In the phylogeny presented here, the most inclusive clades (*Syngonanthus s.s.* and *Comanthera*) appear more robust than the deeper clade (*Syngonanthus s.l.*), regarding molecular and morphological data. In addition, the four previously recognized sections of *Syngonanthus s.l.* (Ruhland, 1903) are not preferable recognition of the genera *Comanthera* and *Syngonanthus s.s.* Because the proposed taxonomic classification of Parra & al., (2010) delimits monophyletic genera and is supported by strong morphological and molecular synapomorphies, we advise retaining those names rather than returning to the old taxonomic system.

The taxonomy of *Syngonanthus s.s.* is in need of revision as more than one hundred new taxa have been described since the last revision (Ruhland, 1903). Therefore, it would be important to expand the phylogeny of the genus, in order to identify major clades and facilitate further taxonomic treatments.

Morphological inferences. — Below we discuss the characters used to circumscribe the studied taxa in the light of our phylogenetic framework, emphasizing synapomorphies.

Syngonanthus s.l. — It has long been a polemical subject whether petals of pistillate flowers being fused in the middle and free at the base and apex is a synapomorphy of *Syngonanthus* because it is also observed in *Rondonanthus*, *Mesanthemum* Koern. and *Philodice* (Hensold & Giulietti, 1991; Giulietti & al., 2000). These taxa altogether were even proposed to compose the subfamily Syngonanthoideae based on such fused petals (Stützel, 1985). In the light of phylogenetic hypotheses (Giulietti & al., 2000, 2012b; Andrade & al., 2010; Trovó, 2010), Syngonanthoideae is revealed as polyphyletic. Accordingly, fused petals appear three times in Eriocaulaceae and are revealed synapomorphic in *Syngonanthus* and *Philodice*. However, a more consistent phylogenetic

evaluation of this character depends on a more complete phylogeny, including *Mesanthemum* and all representatives of *Rondonanthus*.

Syngonanthus s.s. —The exclusive apomorphy supporting *Syngonanthus s.s.* is a pistillate flower with the corolla free at the base and fused in the upper part (C18:1; Fig. 1B) and with short free apices. Koernicke (1863) reported that the corolla is involute when senescent (Fig. 1B); however, this feature is also observed in many species in *Paepalanthus*, and in *Philodice* apices are always erect (Fig. 1D) as also observed in *Syngonanthus anomalus*. The other character usually considered diagnostic for *Syngonanthus* is the pistillate flower with sepals longer than or equal to the petals (C16:1; Fig. 1A, B). This character was not revealed as an apomorphy but rather as a plesiomorphy, since it occurs also in most of the other genera. The same is true for the staminate flowers forming a tube (C12:2; Fig. 1F), which was suggested as diagnostic by Koernicke (1863). A reticulate seed surface (C19:0; Fig. 1K), external periclinal walls of which deteriorate, is also plesiomorphic in *Syngonanthus* and the other Paepalanthoideae. Capitate (glandular) trichomes (C4:1; Fig. 1N) have never been proposed as diagnostic nor as an apomorphy for *Syngonanthus s.s.* However, we observed such trichomes in almost all species of the genus and this feature is only found outside *Syngonanthus s.s.* in a few species of *Leiothrix*. In our analysis, an ACCTRAN optimization shows that this character appeared as a synapomorphy of *Leiothrix* and *Syngonanthus s.s.*, being lost once in *Comanthera* and thrice within *Syngonanthus s.s.* In addition, flavonoids derived from 6-hydroxyluteonine were proposed by Ricci & al. (1996) as exclusive to *Syngonanthus s.s.* We did not include this character in our study because the authors analyzed only 10 species (<1% of the genus), all from the Espinhaço Range, Brazil. To evaluate the taxonomic status of this character a broader analysis, including taxa from other American countries and Africa, is needed.

As *Syngonanthus* sect. *Syngonanthus* and *S.* sect. *Carphocephalus* were not retrieved as monophyletic, characters traditionally considered diagnostic for these are clearly not apomorphic. Spongy petals (C13:1; Fig. 1D), elongated stems (C1:1; Fig. 1M) and synflorescences (C5 to C7; Fig. 1P, Q) were highly homoplastic in our analyses, but as branches are weakly supported and the topology is unstable, their evolution must be interpreted carefully here.

Comanthera — The form of the corolla of pistillate flowers is a synapomorphy of *Comanthera*. Parra & al. (2010) named this kind of petals narrow-spathulate. This morphology results from the very narrow fused middle region and long free, spatulate rigid, erect apex (C18:0; Fig. 1C). The other synapomorphies are sepals shorter than petals (C16:0; Fig. 1C) and seed coats with rough ornamentation, external periclinal walls of which remain intact (C19:1; Fig. 1L; Parra, 2000; Parra & al., 2010). Floral bracts were lost twice, in the common ancestor of *Comanthera* and within

Syngonanthus s.s. (in clade L), but a broader sampling is required to confirm it. Indeed, this loss should be interpreted with caution because flowers in the most external whorl always have bracts, which are usually interpreted as part of the involucre set. Furthermore, the differentiation between involucre and floral bracts is not always obvious. In species with capitula that have a reduced number of flowers, a superficial observation might lead to the conclusion that all flowers are subtended by bracts when in fact they are not.

Comanthera subg. *Comanthera* (Clade F) — Parra (2000) interpreted three characters as apomorphies of the subgenus: (1) the pedicel elongating during fruit maturation, exposing the ovary above the capitulum surface when fruits are mature; (2) leaves with malpighiaceae trichomes; (3) pistillate flowers with imbricate sepals in pre-flowering stages. The first character was included in our study and was revealed as apomorphic (C15:1; Fig. 1C, G). It illustrates a very peculiar dispersal mechanism, unique in Eriocaulaceae. The second was not included, as it is a highly homoplastic character, present in *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* (e.g. *C. cipoensis* (Ruhland) L.R.Parra & Giul.), as well as in *Syngonanthus* (e.g. *S. widgrenianus* Ruhland), *Paepalanthus* and *Actinocephalus*. It must have been considered as apomorphic by Parra (2000) only as a consequence of a limited outgroup sampling. The third character was not included either because of the difficulties in observing and scoring it for the whole outgroup.

Many authors have considered involucre bracts that are longer than the flowers (C9:1; Fig. 1I) to be diagnostic for *Comanthera* subg. *Comanthera* (Koernicke, 1863; Ruhland, 1903; Parra, 2000; Parra & al., 2010). Parra (2000) pointed out that it is not an apomorphy because it appears also in some species of *Syngonanthus* (Fig. 1J) although she inferred it in the common ancestor of *Comanthera* subg. *Comanthera*. In contrast, we found that the common ancestor has involucre bracts shorter than the flowers. Longer bracts would therefore have evolved at least twice within *C.* subg. *Comanthera* (in clades T and Z). Despite the convergence of this character, occurring independently in *Syngonanthus* s.s. (in clade M), *Leiothrix*, *Paepalanthus*, *Eriocaulon* and *Mesanthemum*, it seems informative at the subgeneric level (Echternacht & al., 2011a). In addition, 2-zonosulcate pollen (Borges & al., 2009) has been suggested as a possible apomorphy of *Comanthera* subg. *Comanthera* (Parra & al., 2010). However, we did not include this character in our analysis because data were available for only 6 species (ca. 15%). It would be interesting to analyze further species, especially *Comanthera kegeliana*, which is the type of the genus and sister species to all other *Comanthera*.

Comanthera subg. *Thysanocephalus* (Clade E) — Cupuliform capitula (C8:1; Fig. 1H) represent an exclusive apomorphy of the subgenus. This form, bearing conspicuous flowers above the bracts level, gives the fringed appearance to the capitula responsible for the taxon etymology (*Thysano* is

Latin for fringed). Another feature distinguishing the subgenus from all other Eriocaulaceae is the compartmented substomatal chambers (C3:1; Scatena & Menezes, 1993; Scatena & al., 2005). In addition, plants of this subgenus exhibit stems with reduced internodes, giving a caespitose appearance to the leaf arrangement (C2:1; Fig. 1R). This character is also observed in *Comanthera dealbata* (Silveira) L.R.Parra & Giul. but the caespitose arrangement seems different and should be further studied.

Biogeographical inferences. — Highlands are much richer in Eriocaulaceae than lowlands (Giulietti & Hensold, 1990), and the Espinhaço Range and the “Tepuis” in the Guiana Shield contain most of the microendemic species. Highland representatives in the Guiana Shield have been found to be early diverging lineages; *Rondonanthus* is sister to all other Paepalanthoideae (Andrade & al., 2010; Trovó, 2010), and *Paepalanthus* subg. *Monosperma* Hensold is sister to all other *Paepalanthus* (Trovó, 2010). Floristic affinities between highlands in the Guiana Shield and in the Brazilian Páramos are well documented (Martinelli, 2007; Safford, 2007). The disjunct distribution of species of *Comanthera* between northern and eastern South America (Fig. 5) is different, however, because the northern species are instead adapted to lowlands. Moreover, species occurring in lowlands in the Restinga are derived from clades restricted to the highlands of the Espinhaço Range. By contrast, diversity in *Syngonanthus* s.s. is concentrated in the lowlands of the Brazilian and Guiana shields, where it is the most species-rich genus of Eriocaulaceae (Giulietti & al., 2010).

The discontinuity in the Espinhaço Range between MG (southern) and BA (northern) extends around 300 km and is reflected in the geographic disjunction observed in *Comanthera* subg. *Comanthera* (Fig. 5). Similar disjunctions have already been reported for Eriocaulaceae (Giulietti, 1984; Giulietti & Hensold, 1990; Sano, 1999; Trovó, 2010) and other families (Giulietti & Pirani, 1988; Harley, 1988; Rapini & al., 2008; Rando & Pirani, 2011) suggesting the existence of a geographical barrier. It is known that a wide variety of diaspores that can facilitate dispersion through wind or water occur in Eriocaulaceae (Trovó & Stützel, in press). *Syngonanthus* and *Comanthera* could be anemochoric, as the seeds become exposed and could be carried by the wind. As many species occur on humid habitats, water might also play a role, carrying away the ultra-light floating seeds. However, water and wind effectiveness in dispersal has never been tested. The recurrent microendemism suggests that these plants have limited dispersal capacity, but unlikely disjunctions of microendemics might indicate that their range is instead constrained by the availability of suitable habitats (Echternacht & al., 2011a).

Biogeographical affinities among the Espinhaço Range and the Restinga were already reported for other Eriocaulaceae clades (Trovó, 2010) and species (Giulietti & Hensold, 1991b;

Trovó & al., 2008; Hensold & al., 2012). Clade V includes four species restricted to a northeastern region in the Espinhaço Range in MG (see Fig. 5). This region includes the Serra de Pedra Menina, the Serra Negra and the Serra do Gavião, in Rio Vermelho, Itamarandiba and Felício dos Santos municipalities, respectively. Compared with the core Espinhaço Range, these marginal mountains are more fragmented and at lower elevations. In these mountains, the areas where the species of clade V occur have distinct geological formations, including the Macaúbas Group (Knauer, 2007; Uhlein & al., 2007), which generate soils of a larger granulometry. This region together with other eastern Serras in the Espinhaço Range have been considered a distinct area of endemism (Echternacht & al., 2011b). *Comanthera linearis* is the only species of clade V that does not occur in these mountains. Instead, it occurs in the Restinga in Espírito Santo (ES) state and in the Serra da Mantiqueira (MG) where soil granulometry might be similar. Soil adaptation appears to be an important factor delimiting microendemism in Eriocaulaceae and clade V may provide a good model for testing soil dependence. Moreover, independent colonizations of the Restinga in ES (*Comanthera linearis*, clade V, Fig 4) and in BA (*C. imbricata*, clade Z) suggest an important latitudinal biogeographical signal; *Comanthera imbricata* is more closely related to species in the portion of the Espinhaço Range in BA than to the species in the Restinga of ES, and *C. linearis* is, likewise, more closely related to species in the portion of the Espinhaço Range in MG than the species in the Restinga of BA. Disjunct species between the Espinhaço Range and the Restinga occur on other genera of Eriocaulaceae (e.g. *Leiothrix hirsuta* Ruhland, *Actinocephalus polyanthus* (Bong.) Sano and *A. ramosus* (Wirstr.) Sano) and this pattern might be explained by hydrochory; the latitudinal signal is consistent with river bassins. Furthermore, the colonization of the Restinga by species originated in the Espinhaço Range is in accordance with the geological data as the Restinga is a much more recent ecosystem (Suguió, 1985; Scarano, 2002).

LITERATURE CITED

- Andrade, M.J.G. de, Giulietti, A.M., Rapini A., Queiroz, L.P. de, Conceição, A.D.S., Almeida, P.R.M. & van den Berg, C.** 2010. A comprehensive phylogenetic analysis of Eriocaulaceae: Evidence from nuclear (ITS) and plastid (*psbA-trnH* and *trnL-F*) DNA sequences. *Taxon* 59: 379–388.
- Borges, R.L.B., Santos, F.A.R. & Giulietti, A.M.** 2009. Comparative pollen morphology and taxonomic considerations in Eriocaulaceae. *Rev. Palaeobot. Palyno.* 154: 91–105.

- Buckler IV, E.S., Ippolito, A. & Holtsford, T.P.** 1997. The evolution of ribosomal DNA: divergent paralogues and phylogenetic implications. *Genetics* 145: 821–832.
- Darlu, P. & Tassy, P.** 1993. *La reconstruction phylogénétique: concepts et méthodes*. Paris: Masson.
- Echternacht, L., Sano, P.T., Trovó, M. & Dubuisson, J.-Y.** 2011a. Phylogenetic analysis of the Brazilian microendemic *Paepalanthus* subgenus *Xeractis* (Eriocaulaceae) inferred from morphology. *Bot. J. Linn. Soc.* 167: 137–152.
- Echternacht, L., Trovó, M., Oliveira, C.T. & Pirani, J.R.** 2011b. Areas of endemism in the Espinhaço Range in Minas Gerais, Brazil. *Flora* 206: 782–791.
- Echternacht, L. & Sano, P.T.** 2012. A new *Comanthera* (Eriocaulaceae) from the Espinhaço Range, Minas Gerais, Brazil. *Brittonia* 64: 30–34.
- ESRI – Environmental Systems Research Institute.** 1999. *ArcView GIS, version 3.2*. California: Redlands.
- Farris, J.S., Albert, V.A., Källersjö, M., Lipscomb, D. & Kluge, A.G.** 1996. Parsimony Jackknife outperforms neighbor-joining. *Cladistics* 12: 99–124.
- Freudenstein, J.V. & Davis, J.I.** 2010. Branch support via resampling: an empirical study. *Cladistics* 26: 643–656.
- Giulietti, A.M.** 1978. *Os gêneros Eriocaulon L. e Leiothrix Ruhl. (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil*. Ph.D. Thesis, University of São Paulo.
- Giulietti, A.M.** 1984. *Estudos taxonômicos no gênero Leiothrix Ruhl.* Dissertation, University of São Paulo.
- Giulietti, A.M. & Pirani, J.R.** 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. Pp. 39–69 in: Vanzolini, P.E. & Heyer, W.R. (eds.), *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.
- Giulietti, A.M. & Hensold, N.** 1990. Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. *Acta. Bot. Bras.* 4: 133–158.
- Giulietti, A.M. & Hensold, N.** 1991a. Synonymization of the Genera *Comanthera* and *Carptotepala* with *Syngonanthus*. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 78: 460–464.
- Giulietti, A.M. & Hensold, N.** 1991b. Nomenclatural Changes and Range Extension in *Leiothrix flavescens* (Bong.) Ruhl. (Eriocaulaceae). *Novon*: 1: 45–49.
- Giulietti, A.M., Scatena, V.L., Sano, P.T., Parra, L.R., Queiroz, L.P. de, Harley, R.M., Menezes, N.L., Ysepon, A.M.B., Salatino, A., Salatino, M.L.F., Vilegas, W., Santos, L.C., Ricci, C.V., Bonfim, M.C.P. & Miranda, E.B.** 2000.

Multidisciplinary studies on Neotropical Eriocaulaceae. Pp. 580–589 in: Wilson, K.L. & Morrison, D.A. (eds.), *Monocots: Systematics and Evolution*. Melbourne: CSIRO.

Giulietti, A.M., Andrade, M.J.G. de, Parra, L.R., van den Berg, C. & Harley, R.M.

2009. (2009) Proposal to conserve the name *Syngonanthus* against *Philodice* (Eriocaulaceae). *Taxon* 58: 1008–1009.

Giulietti, A.M., Sano, P.T., Costa, F.N., Parra, L.R., Echternacht, L., Tissot-Squali,

M.L., Trovó, M., Watanabe, M.T.C., Freitas, M.P. & Hensold, N. 2010. Eriocaulaceae. Pp. 938–958 in: Forzza, R.C. & al. (Eds.), *Lista de espécies da flora do Brasil*, vol. 2. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio & Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/> (accessed 1 Oct. 2012).

Giulietti, A.M., Hensold, N., Parra, L. R., Andrade, M. J. G. de, van den Berg, C. &

Harley, R. M. 2012a. The synonymization of *Philodice* in *Syngonanthus* (Eriocaulaceae). *Phytotaxa* 60: 50–56.

Giulietti, A.M., Andrade, M.J.G. de, Scatena, V.L., Trovó, M., Coan, A.I., Sano,

P.T., Santos, F. de A.R. dos, Borges, R.L.B. de & van den Berg, C. 2012b. Molecular phylogeny, morphology and their implications for the taxonomy of Eriocaulaceae. *Rodriguésia* 63: 1–19.

Goloboff, P.A. 1999. *Nona*, version 2. Tucumán: published by the author.

<http://www.cladistics.com/aboutNona.htm> (accessed 1 Oct. 2012).

Guindon, S. & Gascuel, O. 2003. A Simple, Fast, and Accurate Algorithm to Estimate Large

Phylogenies by Maximum Likelihood. *Syst. Biol.* 52: 696–704.

Harley, R.M. 1988. Evolution and distribution of *Eriope* (Labiata), and its relatives, in Brazil.

Pp 71–121 in: Vanzolini, P.E & Heyer, W.R. (eds.), *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências.

Hensold, N. 1988. *Morphology and Systematics of Paepalanthus subgenus Xeractis (Eriocaulaceae)*.

Systematic Botany Monographs 23. Michigan: The American Society of Plant Taxonomists.

Hensold, N. & Giulietti, A.M. 1991. Revision and Redefinition of the Genus *Rondonanthus*

Herzog (Eriocaulaceae). *Ann. Mo. Bot. Gard.* 78: 441–459.

Hensold, N. 1999. Eriocaulaceae. Pp. 1–57 in: Berry, P.E, Yatskievych, K., Holst, B.K. (eds.),

Flora of the Venezuela Guayana, vol. 5. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press.

Hensold, N., Oliveira, A.L.R. & Giulietti, A.M. 2012. *Syngonanthus restingensis*

(Eriocaulaceae): a remarkable new species endemic to Brazilian coastal shrublands. *Phytotaxa* 40: 1–11.

- Huelsenbeck, J.P. & Ronquist, F.** 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754–755.
- Katoh, K. & Toh, H.** 2008. Recent developments in the MAFFT multiple sequence alignment program. *Brief. Bioinf.* 9: 286–98.
- Knauer, L.G.** 2007. O Supergrupo Espinhaço em Minas Gerais: considerações sobre sua estratigrafia e seu arranjo estrutural. *Geonomos* 15: 81–90.
- Koernicke, F.** 1863. Eriocaulaceae. Pp. 312–320 in: Martius, K.F.P. & Eichler, A.W. (eds.), *Flora Brasiliensis* 3(1). Munique: Tipografia Regia.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R.** 2001. *Macclade: analysis of phylogeny and character evolution, version 4.06*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Martinelli, G.** 2007. Mountain biodiversity in Brazil. *Rev. Bras. Bot.* 30: 587–597.
- McNeill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., Demoulin, V., Hawksworth, D.L., Marhold, K., Nicolson, D.H., Prado, J., Silva, P.C., Skog, J.E., Wiersema, J.H. & Turland, N.J. (eds.)** 2006. *International code of botanical nomenclature (Vienna Code): Adopted by the Seventeenth International Botanical Congress Vienna, Austria, July 2005*. Regnum Vegetabile 146. Ruggell: Gantner.
- Nixon, K.C.** 1999-2002. *WinClada, version 1.00.08*. New York: Published by the author. <http://www.cladistics.com/aboutWinc.htm> (accessed 1 Oct. 2012)
- Nylander, J.A.A., Wilgenbusch, J.C., Warren, D.L. & Swofford, D.L.** 2008. AWTY (are we there yet?): a system for graphical exploration of MCMC convergence in Bayesian phylogenetics. *Bioinformatics* 24: 581–583.
- Parra, L.R.** 1995. *Syngonanthus Ruhland (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil*. Dissertation, University of São Paulo.
- Parra, L.R. & Giuliatti, A.M.** 1997. Nomenclatural and taxonomic changes in Brazilian *Syngonanthus* (Eriocaulaceae). *Willdenowia* 22: 227–233.
- Parra, L.R.** 2000. *Redelimitação e revisão de Syngonanthus sect. Eulepis (Bong. ex Koern.) Ruhland - Eriocaulaceae*. Dissertation, University of São Paulo.
- Parra, L.R., Giuliatti, A.M., Andrade, M.J.G. de & van den Berg, C.** 2010. Reestablishment and new circumscription of *Comanthera* (Eriocaulaceae). *Taxon* 59: 1135–1146.
- Parra, L.R. & Giuliatti, A.M.** 2011. Two new species of *Comanthera* (Eriocaulaceae) from Bahia. *Phytotaxa* 27: 1–7.
- Phillips, S.M.** 1997. The genus *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) in eastern and southern Africa. *Kew Bull.* 52: 73–89.

- Phillips, S.M.** 1998. A new species of *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) from Zambia. *Kew Bull.* 53: 491–493.
- Posada, D.** 2008. jModelTest: phylogenetic Model Averaging. *Mol. Biol. Evol.* 25: 1253–1256.
- Rambaut, A. & Drummond, A.J.** 2004. *Tracer*. Oxford: University of Oxford.
- Rando, J. G. & Pirani, J. R.** 2011. Padrões de distribuição geográfica das espécies de *Chamaecrista* sect. *Camaecrista* ser. *Coriaceae* (Benth.) H.S.Irwin & Barneby, Leguminosae – Caesalpinioideae. *Rev. Brasil. Bot.* 34: 499–513.
- Rapini, A., Ribeiro, P.L., Lambert, S. & Pirani, J.R.** 2008. A flora dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço. *Megadiversidade* 4: 15–23.
- Ricci, C.V., Patrício, M.C.B., Salatino, M.L.F., Salatino, A. & Giulietti, A.M.** 1996. Flavonoids of *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae): Taxonomic Implications. *Biochem. Syst. Ecol.* 24: 577–583.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P.** 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.
- Ruhland, W.** 1900. Eriocaulaceae. Pp. 482–494 in: Urban, I. (ed.), *Symbolae Antillanae seu fundamenta florae Indiae Occidentalis*. Berlin, Paris and London: Borntraeger, Klincksieck, and Williams & Norgate.
- Ruhland, W.** 1903. Eriocaulaceae. Pp. 1–294 in: Engler, A. (ed.), *Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus* IV. 30. Leipzig: Engelmann.
- Safford, H.D.** 2007. Brazilian Páramos IV. Phytogeography of the campos de altitude. *J. Biogeogr.* 34: 1701–1722.
- Sang, T., Crawford, J. & Stuessy, T.F.** 1997. Evolution and biogeography of the austral genus *Phyllocladus* (Podocarpaceae). *Am. J. Bot.* 84: 1120–1136.
- Sano, P.T.** 1999. *Revisão de Actinocephalus (Koern.) Sano (Eriocaulaceae)*. Dissertation, University of São Paulo.
- Sano, P.T.** 2004. *Actinocephalus* (Körn.) Sano (*Paepalanthus* sect. *Actinocephalus*), a New Genus of Eriocaulaceae, and Others Taxonomic and Nomenclatural Changes Involving *Paepalanthus* Mart. *Taxon* 53: 99–107.
- Scarano, F.R.** 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Ann. Bot.-London* 90: 517–524.
- Scatena, V.L. & Menezes, N.L.** 1993. Considerações sobre a natureza da câmara subestomática e das células epidérmicas das folhas de *Syngonanthus* Ruhl. seção *Thysanocephalus* Koern. (Eriocaulaceae). *Rev. Brasil. Bot.* 16: 159–165.

- Scatena, V.L., Vich, D.V. & Parra, L.R.** 2004. Anatomia de escapos, folhas e brácteas de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. ex Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). *Acta Bot. Bras.* 18: 825–837.
- Scatena, V.L., Giuliatti, A.M., Borba, E.L. & van den Berg, C.** 2005. Anatomy of Brazilian Eriocaulaceae: correlation with taxonomy and habitat using multivariate analyses. *Plant Syst. Evol.* 253: 1–22.
- Siddall, M.E.** 2002. Measures of support. Pp. 80–101 in: Desalle, R., Giribet, G. & Wheeler, W. (eds.), *Techniques in molecular systematics and evolution*. Basel: Birkhäuser Verlag.
- Simmons, M.P. & Freudenstein, J.V.** 2011. Spurious 99% bootstrap and jackknife support for unsupported clades. *Molec. Phylogen. Evol.* 61: 177–191.
- Stützel, T.** 1985. Die systematische Stellung der Gattung *Wurdackia* (Eriocaulaceae). *Flora* 177: 335–344.
- Suguio, K.** 1985. Flutuações do nível relativo do mar durante o quaternário superior ao longo do litoral brasileiro e suas implicações na sedimentação costeira. *Rev. Bras. Geoc.* 15: 273–286.
- Sun, Y., Skinner, D.Z., Liang, G.H. & Hulbert, S.H.** 1994. Phylogenetic analysis of *Sorghum* and related taxa using internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA. *Theor. Appl. Genet.* 89: 26–32.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. & Bouvet, J.** 1991. Universal primers for amplification on three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Mol. Biol.* 17: 1105–1109.
- Thiers, B.** Continuously updated. *Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York: New York Botanical Garden's Virtual Herbarium.
<http://sciweb.nybg.org/science2/IndexHerbariorum.asp> (accessed 1 Oct. 2012).
- Tissot-Squalli, M.L.** 1997. *Monographische Bearbeitung von Paepalanthus subgenus Platycaulon*. *Dissertationes Botanicae* 280. Berlin: J. Cramer.
- Trovó, M., Sano, P.T. & Winkworth, R.** 2008. Morphology and environment: geographic distribution, ecological disjunction, and morphological variation in *Actinocephalus polyanthus* (Bong.) Sano (Eriocaulaceae). *Feddes Repert.* 119: 634–643.
- Trovó, M.** 2010. *Systematics of Paepalanthoideae (Eriocaulaceae): phylogeny, morphology and taxonomy of Diphyomene (Ruhland) Trovó*. Dissertation, University of São Paulo.
- Trovó, M. & Stützel, T.** In press. Diaspores in Eriocaulaceae: morphology, mechanisms, and implications. *Feddes Repert.* (2012).
- Uhlein, A., Trompette, R.R., Egydio-Silva, M. & Vauchez, A.** 2007. A glaciação Sturtiana (~750 Ma), a estrutura do rifte Macaúbas - Santo Onofre e a estratigrafia do grupo Macaúbas, faixa Araçuaí. *Geonomos* 15: 45–60.

Wiens, J.J. 1998. Combining data sets with different phylogenetic histories. *Syst. Biol.* 47: 568–81.

Wilgenbusch, J.C., Warren, D.L. & Swofford, D.L. 2004. AWTY: A system for graphical exploration of MCMC convergence in Bayesian phylogenetic inference. <http://ceb.csit.fsu.edu/awty> (accessed 1 Oct. 2012).

Table 1. Infra-generic classifications of the taxa currently placed in *Syngonanthus* and *Comanthera* since 1863.

Koernicke, 1863	Ruhland, 1903	Parra & Giuliotti, 1991	Hensold, 1999	Parra & al., 2010
<i>Paepalanthus</i> subg. <i>Thysanocephalus</i>	<i>Syngonanthus</i> sect. <i>Thysanocephalus</i>	<i>Syngonanthus</i> sect. <i>Thysanocephalus</i>		<i>Comanthera</i> subg. <i>Thysanocephalus</i>
<i>Paepalanthus</i> subg. <i>Eulepis</i>	<i>Syngonanthus</i> sect. <i>Eulepis</i>	<i>Syngonanthus</i> sect. <i>Eulepis</i>		<i>Comanthera</i> subg. <i>Comanthera</i>
<i>Paepalanthus</i> subg. <i>Andraspidopsis</i>	<i>Syngonanthus</i> sect. <i>Dimorphocaulon</i>	<i>Syngonanthus</i> sect. <i>Syngonanthus</i>		
<i>Paepalanthus</i> subg. <i>Psilocephalus</i>				
<i>Paepalanthus</i> subg. <i>Carphocephalus</i>	<i>Syngonanthus</i> sect. <i>Carphocephalus</i>	<i>Syngonanthus</i> sect. <i>Carphocephalus</i>	<i>Syngonanthus</i> sect. <i>Carphocephalus</i>	
	<i>Syngonanthus</i> sect. <i>Chalarocaulon</i>	<i>Syngonanthus</i> sect. <i>Chalarocaulon</i>		

Table 2. Selected molecular markers and their respective primers.

Molecular marker	Primer name	Reference	Sequence (5' - 3')
<i>psbA-trnH</i>	psbAF	Sang & al., 1997	GTT ATG CAT GAA CGT AAT GCT C
	trnHR		CGC GCA TGG TGG ATT CAC AAA TC
<i>trnL-trnF</i>	C	Taberlet & al., 1991	CGA AAT CGG TAG ACG CTA CG
	F		ATT TGA ACT GGT GAC ACG AG
ITS	17SE	Sun et al., 1994	ACG AAT TCA TGG TCC GGT GAA GTG TTC G
	26SE		TAG AAT TCC CCG GTT CGC TCG CCG TTA C

Table 3. Morphological and anatomical characters coded as primary homology hypotheses in *Syngonanthus* and *Comanthera*. Characters and states (unordered) are: **1.** Elongated aerial stem: absent (0), present (1); **2.** Leaves cespitose: absent (0), present (1); **3.** Leaves (compartmented substomatal chambers): absent (0), present (1); **4.** Capitate trichomes: absent (0), present (1); **5.** Synflorescences: absent (0), present (1); **6.** Primary axis of the synflorescence: stemlike (0), differentiated (1); **7.** Differentiated primary axis of the synflorescence (bracts spirally disposed throughout): absent (0), present (1); **8.** Cupuliform capitula: absent (0), present (1); **9.** Internal involucre bracts: shorter than or equalling the flowers (0), longer than the flowers (1); **10.** Floral bracts: absent (0), present (1); **11.** Staminate flowers (sepals): glabrous (0), pilose (1); **12.** Staminate flowers (petals): free (0), fused to the middle (1), tubulose (2); **13.** Petals (staminate and pistillate flowers): membranaceous (0), carnose to spongy (1); **14.** Staminate flowers (filaments): free (0), adnate to corolla (1); **15.** Pistillate flowers (pedicel increasing in size during fruit maturation): absent (0), present (1); **16.** Pistillate flowers (sepals): shorter than petals (0), equaling or surpassing the petals (1); **17.** Pistillate flowers (petals): free (0), free in the base and in the apex and fused in the middle (1); **18.** Pistillate flowers (petals fused in the middle): with a long free narrow-spathulated rigid erect apex (0); with a short triangular membranaceous apex (1); **19.** Seed surface: reticulate (0), striate (1), rough (2).

Table 3.

Species	Characters																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Eriocaulon aquatile</i>	1	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	-	0
<i>Eriocaulon ligulatum</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	-	0
<i>Rondonanthus capillaceus</i>	1	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	-	0
<i>Actinocephalus falcifolius</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	0	1	0	1	0	-	0
<i>Paepalanthus acanthophyllus</i>	1	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1	2	0	1	0	1	0	-	0
<i>Paepalanthus bryoides</i>	1	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1	2	0	1	0	1	0	-	0
<i>Paepalanthus calvulus</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	1	1	2	0	1	0	1	0	-	0
<i>Paepalanthus flaccidus</i>	1	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1	2	0	1	0	1	0	-	0
<i>Paepalanthus paulinus</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1	2	0	1	0	1	0	-	0
<i>Paepalanthus vellozioides</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1	2	0	1	0	1	0	-	0
<i>Leiothrix angustifolia</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	-	1
<i>Leiothrix arrecta</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	-	1
<i>Leiothrix crassifolia</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	-	1
<i>Leiothrix distichoclada</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	1	1	2	0	0	0	1	0	-	1
<i>Leiothrix gomesii</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	-	1
<i>Comanthera centauroides</i>	0	1	1	0	0	-	-	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2
<i>Comanthera cipoensis</i>	0	1	1	0	0	-	-	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2
<i>Comanthera circinnata</i>	0	1	1	0	0	-	-	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2
<i>Comanthera jenmanii</i>	0	1	1	0	0	-	-	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	
<i>Comanthera squarrosa</i>	0	1	1	0	0	-	-	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2
<i>Comanthera reflexa</i>	0	1	1	0	0	-	-	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2
<i>Comanthera vernonioides</i>	0	1	1	0	0	-	-	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2
<i>Comanthera xeranthemoides</i>	0	1	1	0	0	-	-	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2
<i>Comanthera aciphylla</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera aurifibrata</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera bisulcata</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera brunnea</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera brasiliiana</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera curralensis</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera dealbata</i>	0	1	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera elegans</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera elegantula</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera floccosa</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera giuliettiae</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera harleyi</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera hatschbachii</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera imbricata</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera kegeliana</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera lanosa</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera linearis</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera magnifica</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera mucugensis</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2

Table 3. Cont.

Species	Characters																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Comanthera nitida</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera nivea</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera paepalophylla</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera retroflexa</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>Comanthera suberosa</i>	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2
<i>S. (Philodice) cuyabensis</i>	1	0	0	1	0	-	-	0	0	1	0	2	1	0	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus anomalus</i>	1	0	0	1	0	-	-	0	0	1	1	2	1	0	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus caulescens</i>	1	0	0	1	0	-	-	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus angolensis</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus anthemiflorus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus hygrotichus</i>	1	0	0	0	1	0	-	0	0	0	0	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus arenarius</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus chrysanthus</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus costatus</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus davidsei</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	0	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus densiflorus</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus densifolius</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus fischerianus</i>	1	0	0	0	1	0	-	0	0	0	0	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus flaviceps</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus flavidulus</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus gracilis</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus helminthorrhizus</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus heteropeplus</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus laricifolius</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus longipes</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus macrolepis</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus minutulus</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus niger</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus nitens</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus peruvianus</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	0	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus poggeanus</i>	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus reclinatus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	2	1	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus umbellatus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus widgrenianus</i>	1	0	0	0	1	0	-	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Syngonanthus williamsii</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	1	0	1	1	1	0

Table 4. Dataset characteristics and parsimony tree statistics.

	ITS	<i>psbA-trnH</i>	<i>trnL-F</i>	Plastid	Plastid/ITS	Plastid/ITS - MAX
No. Terminals	46	69	75	77	46	77
Aligned matrix (bp)	1010	686	1219	1905	2915	2915
Potentially informative sites (%)	535 (53%)	142 (21%)	392 (32%)	535 (28%)	1013 (35%)	1044(36%)
N° MP trees	16	1458	30	30	6	150
Length of MP trees	2303	365	971	1434	3389	3629
CI	50	55	64	59	55	53
Length of strict consensus	2318	397	977	1455	3392	3634

Fig. 1. Photographs and illustrations of selected characters proposed as hypotheses of primary homology in *Syngonanthus* and *Comanthera*. Characters and character states are related to Table 3 and are given in parentheses preceded by the letter “C” and separated by a hyphen. **A.** Pistillate flower of *Syngonanthus densiflorus* showing the floral bract subtending the sepals (C10-1); **B.** Pistillate flower of *S. anthemiflorus* showing the sepals longer than petals (C16-0) and the petals free at the base and the apex and fused in the middle (C17-1) with an involute apex; **C.** Pistillate flower of *Comanthera floccosa* showing the elongated pedicel (C15-1), the sepals shorter than petals (C16-0) and the petals with a long, free, spatulated, rigid, erect apex (C18-0); **D.** Pistillate flower of *Syngonanthus (Philodice) cuyabensis* with spongyose petals (C13-1); **E.** Staminate flower of *Comanthera centauroides* with petals connate to the middle (C12-1); **F.** Pistillate flower of *Syngonanthus anthemiflorus* showing the tubulose petals (C12-2); **G.** Capitulum of *Comanthera floccosa* showing the internal involucre bracts shorter than the flowers (C9-0) and the elongated pedicel exposing the pistillate flowers (C15-1); **H.** Cupuliform capitulum of *C. vernonioides* (C8-1); **I. and J.** Capitulum of *C. magnifica* and *Syngonanthus laricifolius* respectively with the internal involucre bracts longer than the flowers (C9-1); **K.** Seeds of *S. gracilis* with a reticulate surface (C19-0); **L.** Seeds of *Comanthera linearis* with a rough surface (C19-2); **M.** Habit of *Syngonanthus anomalus* with an elongated aerial stem (1-1); **N.** Capitate trichomes in *S. anomalus* (C4-1); **O.** Habit of *Comanthera linearis* showing short stems (C1-0) with scapes rising directly from basal rosettes, synflorescences absent (C5-0); **P.** Habit of *Syngonanthus reclinator* with rosette leaves bearing synflorescence with differentiated primary axes (C5-1; C6-1) and without spirally disposed bracts throughout (C7-0); **Q.** Habit of *S. fischerianus* with stemlike primary axis of the synflorescence (C5-1; C6-0). **R.** Habit of *Comanthera circinnata* with caespitose leaves (C2-1). (Illustrations and photographs: L. Echternacht)

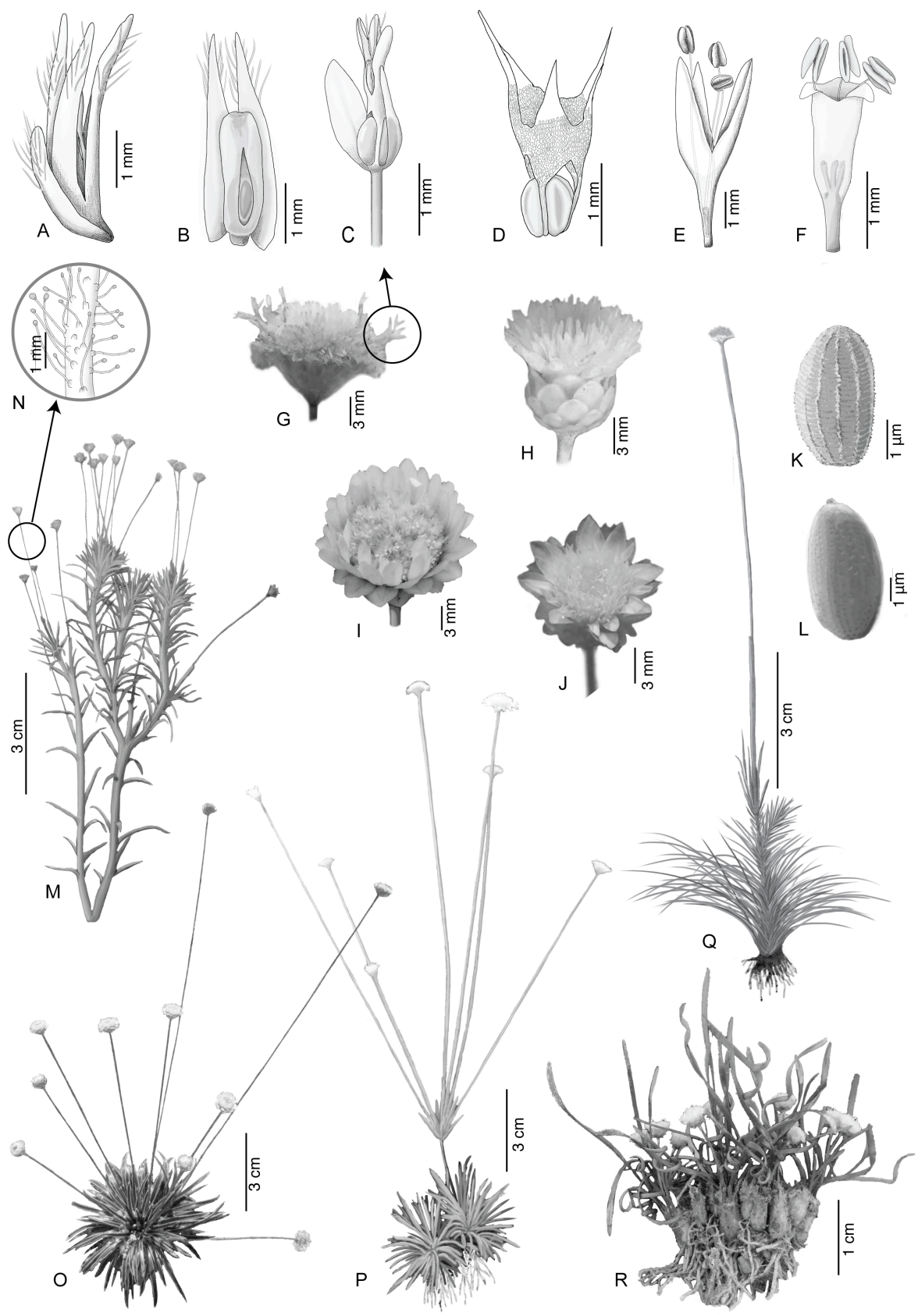


Fig. 1.

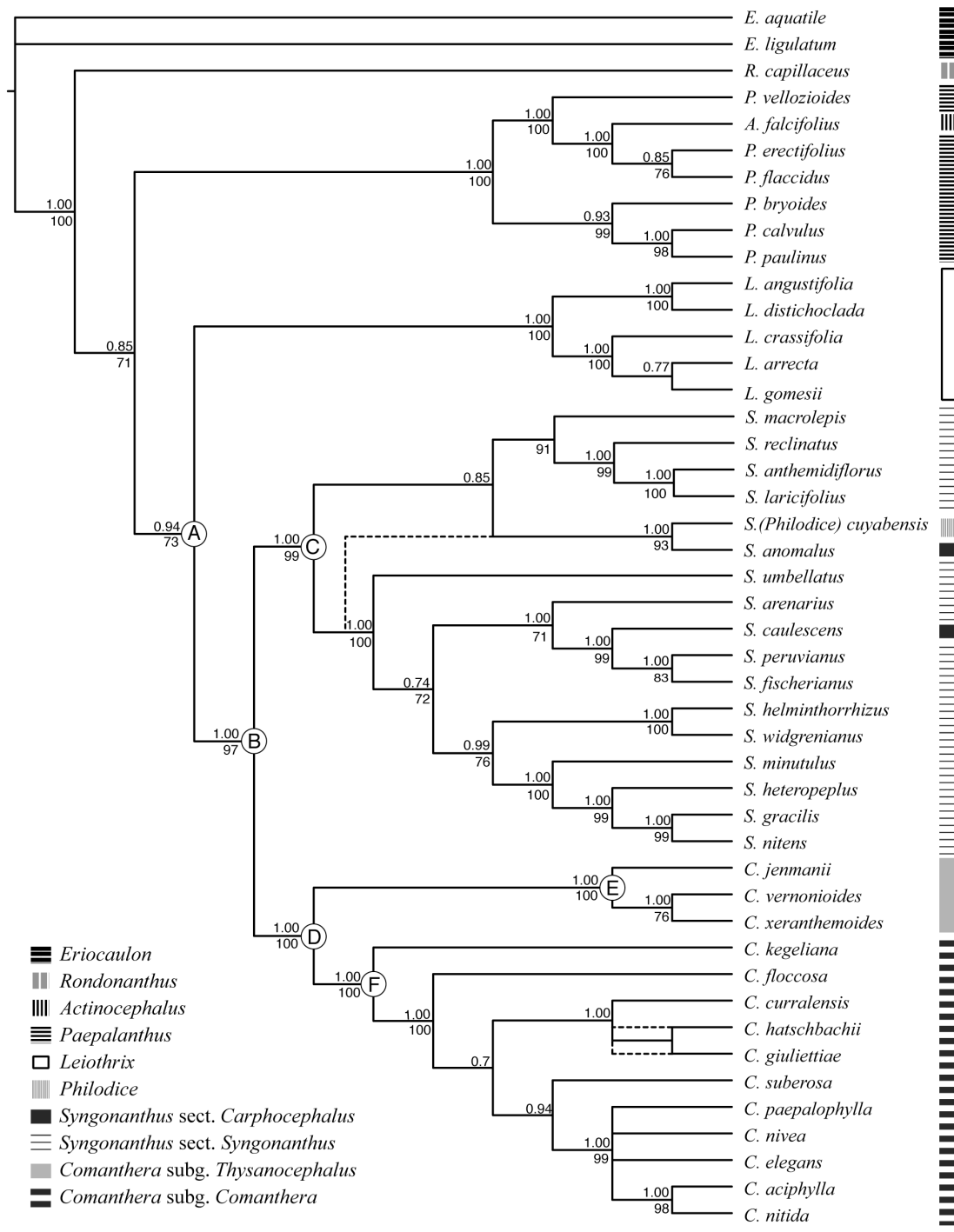


Fig. 2. Combined results of the strict consensus tree of the parsimony analysis and the majority rule consensus tree of the by Bayesian analysis (BI), on the combined plastid (*trnL-F* and *psbA-trnH*) and nuclear (ITS) sequence dataset with a reduced sampling. Solid lines indicate both trees and dashed lines indicate the parsimony tree where topology differs. Support values from BI (posterior probabilities) and parsimony (Jackknife support) greater than 70% are represented above and below branches respectively. Some clades are named with capital letters to facilitate their citation in the text.

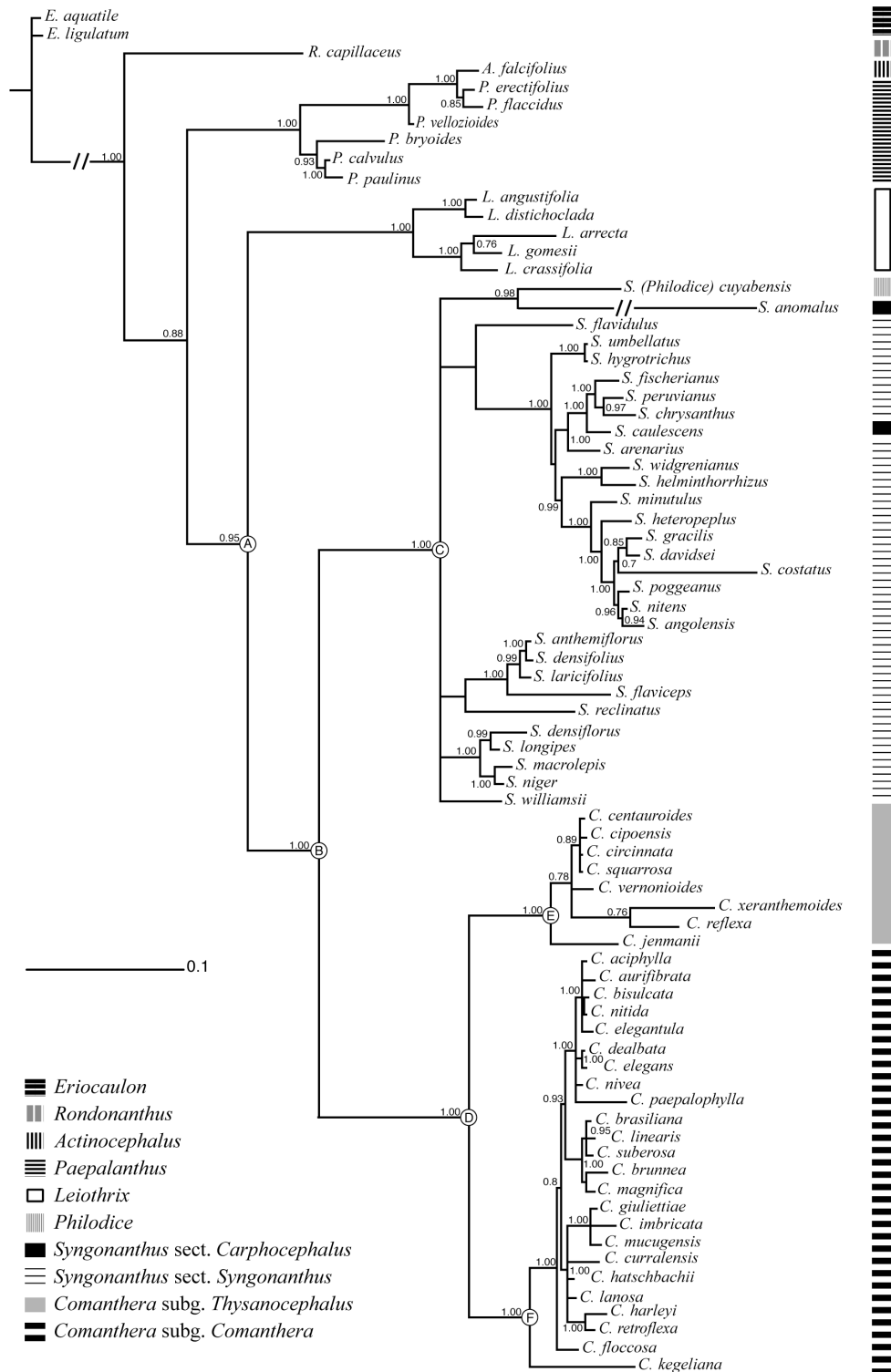


Fig. 3. Phylogram resulting from the majority rule consensus tree of the Bayesian (BI) combined analysis of plastid (*trnL-F* and *psbA-trnH*) and nuclear (ITS) sequences with an expanded sampling; two bars (//) indicate break points of sequences too long to fit on one page. BI posterior probabilities greater than 70% are shown. Some clades are named with capital letters to facilitate their citation in the text.

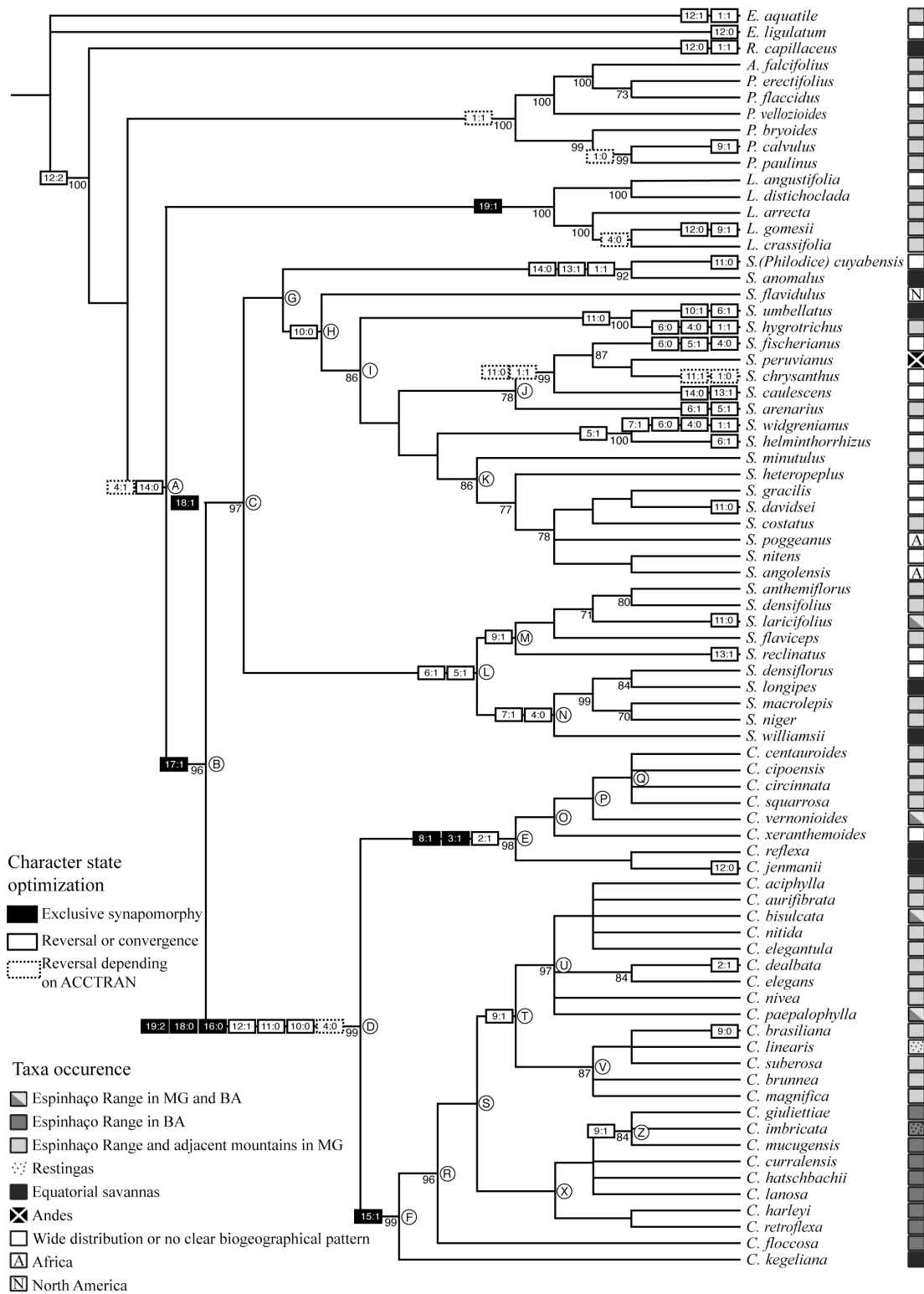


Fig. 4. Strict consensus tree yielded by parsimony analyses of the combined plastid (*trnL-F* and *psbAtrnH*) and nuclear (ITS) sequences with an expanded sampling. Characters and character states corresponding to Table 3 are shown at each node and are represented within squares by numbers to the left and right respectively. Jackknife support values greater than 70% are shown. Some clades are named with capital letters to facilitate their citation in the text.

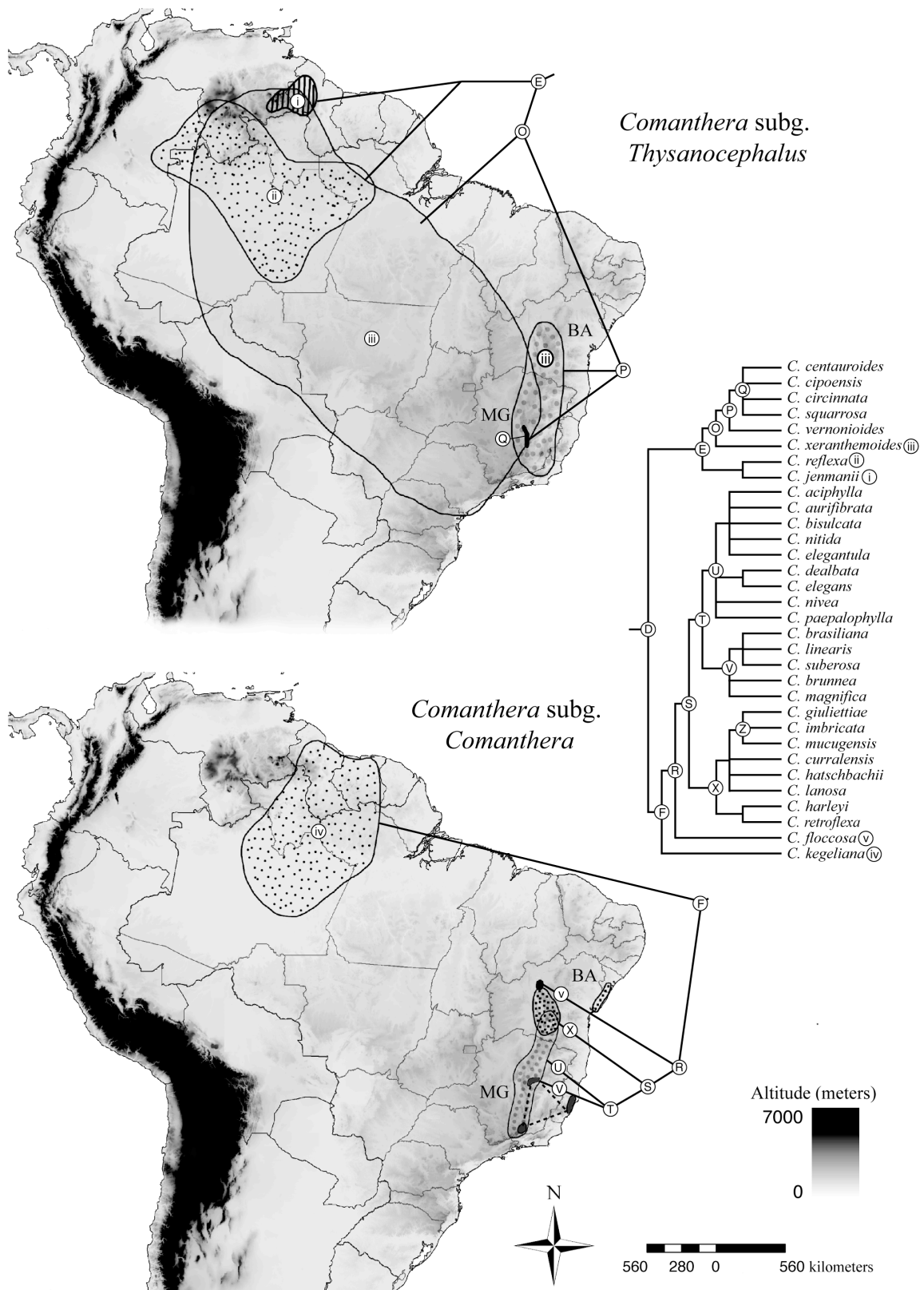


Fig. 5. Distribution of *Comanthera*. Species and clade distributions are displayed in relation to their phylogenetic relationships from the parsimony analysis of the combined plastid (*trnL-F* and *psbA-trnH*) and nuclear (ITS) sequences with an expanded sampling. Clades are named as in Fig. 4, and relevant terminals are represented by Roman numerals.

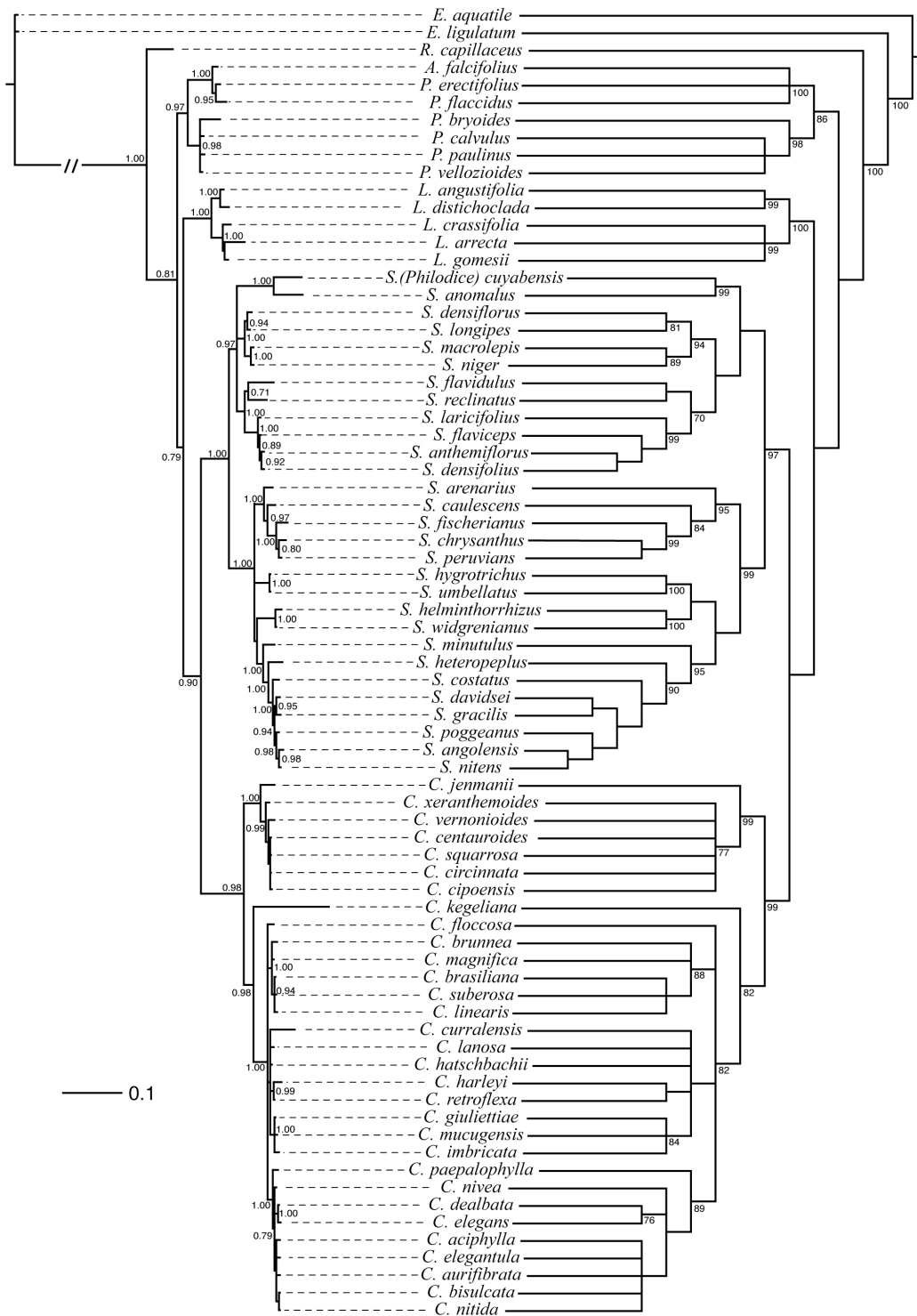
APPENDICE

Appendix 1. Voucher information and GenBank accession numbers for the sequences analyzed in this study. Collector and collector number are indicated for the newly generated sequences only. Information is organized as follows: **Species** Author, Country, largest political subdivision (where applicable), *collector* and *collector number* (herbarium), ITS, *psbA-trnH*, *trnL-trnF* GenBank accession numbers. An asterisk (*) after the accession number indicates sequences generated for this study; a hash mark (#) before the collector name and number indicates DNA amplified from herbarium material.

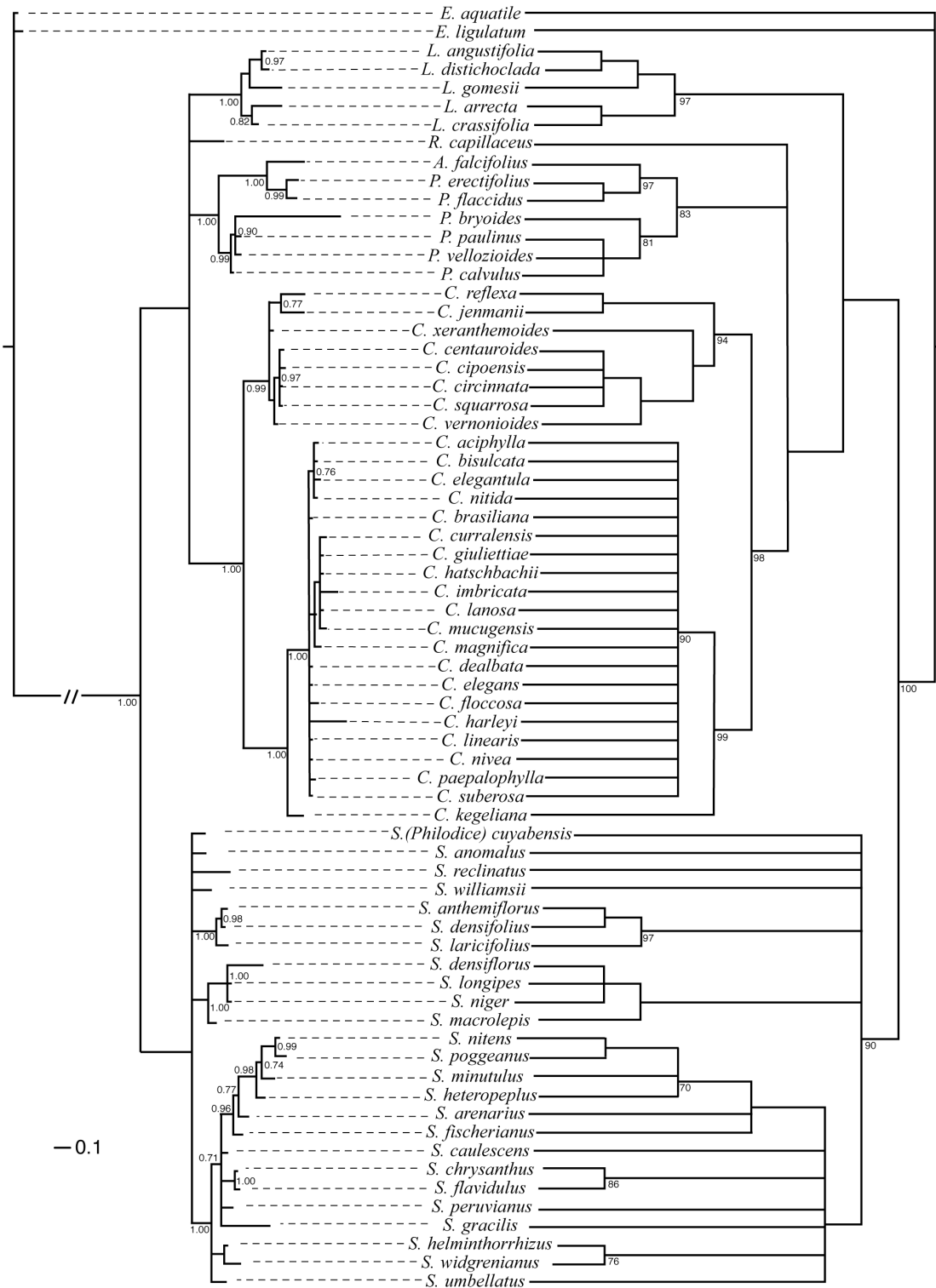
Actinocephalus falcifolius (Koern.) Sano, Brazil, MG, *L. Echternacht 1635* (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; ***Comanthera aciphylla*** (Bong.) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 1692* (SPF), EU924339, *XXX, EU914491; ***Comanthera aurifibrata*** (Silveira) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 1860* (SPF), –, –, *XXX; ***Comanthera bisulcata*** (Koern.) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, –, EU924419, EU24496; ***Comanthera brasiliiana*** (Giul.) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 1895* (SPF), –, *XXX, *XXX; ***Comanthera brunnea*** Echtern., Brazil, MG, *L. Echternacht 2141* (SPF), –, –, *XXX; ***Comanthera centauroides*** (Bong.) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 1934* (SPF), –, *XXX, *XXX; ***Comanthera cipoensis*** (Ruhland) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 2128* (SPF), –, *XXX, *XXX; ***Comanthera circinnata*** (Bong.) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 1885* (SPF), –, *XXX, *XXX; ***Comanthera curralensis*** (Moldenke) L.R.Parra & Giul., Brazil, BA, *L. Echternacht 2011* (SPF), EU924340, *XXX, *XXX; ***Comanthera dealbata*** (Silveira) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 1861* (SPF), –, *XXX, *XXX; ***Comanthera elegans*** (Bong.) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 1703* (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; ***Comanthera elegantula*** (Ruhland) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 1820* (SPF), –, *XXX, *XXX; ***Comanthera floccosa*** (Moldenke) L.R.Parra & Giul., Brazil, BA, *L. Echternacht 2005* (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; ***Comanthera giuliettiae*** L.R.Parra, Brazil, BA, *L. Echternacht 2020* (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; ***Comanthera harleyi*** (Moldenke) L.R.Parra & Giul., Brazil, BA, –, EU924420, EU924497; ***Comanthera hatschbachii*** (Moldenke) L.R.Parra & Giul., Brazil, BA, *L. Echternacht 2019* (SPF), EU924341, *XXX, *XXX; ***Comanthera imbricata*** (Koern.) L.R.Parra & Giul., Brazil, BA, *L. Echternacht 2050* (SPF), –, *XXX, *XXX; ***Comanthera jenmanii*** (Gleason) L.R.Parra & Giul., Guyana, #*f. Renz 14159* (P), *XXX, *XXX, *XXX; ***Comanthera kegeliana*** (Koern.) L.R.Parra & Giul., Brazil, AM, *L. Echternacht 2098* (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; ***Comanthera lanosa*** L.R.Parra, Brazil, BA, *L. Echternacht 2042* (SPF), –, *XXX, *XXX; ***Comanthera linearis*** (Ruhland) L.R.Parra & Giul., Brazil, RJ, *J.R. Pirani 6060* (SPF), –, *XXX, *XXX; ***Comanthera magnifica*** (Giul.) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 1906* (SPF), –, *XXX, *XXX; ***Comanthera mucugensis*** (Giul.) L.R.Parra & Giul., Brazil, BA, *L. Echternacht 2053* (SPF), –, *XXX, *XXX; ***Comanthera nitida*** (Bong.) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 1884* (SPF), *XXX, EU924418, EU924495; ***Comanthera nivea*** (Bong.) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 1608* (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; ***Comanthera paepalophylla*** (Silveira) L.R.Parra & Giul., Brazil, BA, *L. Echternacht 2028* and *2063* (SPF), Brazil, BA, *XXX, *XXX, *XXX; ***Comanthera reflexa*** (Gleason) L.R.Parra & Giul., Brazil, AM, *F.A. Carvalho 2210d* (INPA), –, *XXX, –; ***Comanthera retroflexa*** L.R.Parra, Brazil, BA, *L. Echternacht 2052* (SPF), –, –, *XXX; ***Comanthera squarrosa*** (Ruhland) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 2075* (SPF), –, *XXX, *XXX; ***Comanthera suberosa*** (Giul.) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 1905* (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; ***Comanthera veronioides*** (Kunth) L.R.Parra & Giul., Brazil, MG, *L. Echternacht 1784* (SPF), EU924343,

*XXX, EU924499; **Comanthera xeranthemoides** (Bong.) L.R.Parra & Giul., Brazil, GO, *L. Echternacht* 1963 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Eriocaulon aquatile** Koern., Brazil, MG, *L. Echternacht* 1845 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Eriocaulon ligulatum** (Vell.) L.B.Sm., Brazil, BA, EU924278ITS, EU92435, EU924430; **Leiothrix angustifolia** (Koern.) Ruhland, Brazil, BA, EU924290, EU924364, EU924443; **Leiothrix arrecta** Ruhland, Brazil, MG, EU924296, EU924370, EU924449; **Leiothrix crassifolia** (Bong.) Ruhland, Brazil, MG, EU924292, EU924366, EU924445; **Leiothrix distichoclada** Herzog, Brazil, BA, EU924294, EU924368, EU924447; **Leiothrix gomesii** Silveira, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1938 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Paepalanthus bryoides** (Bong.) Kunth, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1804 (SPF), *XXX, EU924373, *XXX; **Paepalanthus calvulus** (Ruhland) Hensold, Brazil, MG, *L. Echternacht* 2121 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Paepalanthus erectifolius** Ruhland, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1733 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Paepalanthus flaccidus** (Bong.) Kunth, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1946 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Paepalanthus paulinus** Ruhland, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1727 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Paepalanthus vellozioides** Koern., Brazil, MG, *L. Echternacht* 1941 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Rondonanthus capillaceus** (Koern.) Hensold & Giul., Brazil, RR, EU924338, EU924413, EU078716; **Syngonanthus anomalus** (Koern.) Ruhland, Suriname, #*H.S. Irwin* 55267 (P), Brazil, PA, #*J.F. Ramos*, *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus anthemiflorus** (Bong.) Ruhland, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1649 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus arenarius** (Gardn.) Ruhland, Brazil, MG, EU924342, EU924422, EU924498; **Syngonanthus caulescens** (Poir.) Ruhland, Brazil, BA, EU924344, EU924424, EU924500; **Syngonanthus chrysanthus** (Bong.) Ruhland, Brazil, RS, #*M.L.O. Trovó* 115 (SPF), –, *XXX, *XXX; **Syngonanthus costatus** Ruhland, Brazil, MG, *L. Echternacht* 2066 (SPF), –, *XXX, *XXX; **Syngonanthus (Philodice) cuyabensis** (Bong.) Giul. et al., Brazil, MT, EU924336, EU924411, EU924489; **Syngonanthus davidsei** Huft, Brazil, MT, #*G.C. Argent* 6454 (P), –, –, *XXX; **Syngonanthus densiflorus** (Koern.) Ruhland, Brazil, TO, #*M.L.O. Trovó* 292 (SPF), –, *XXX, *XXX; **Syngonanthus densifolius** Silveira, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1689 (SPF), –, *XXX, *XXX; **Syngonanthus fischerianus** (Bong.) Ruhland, Brazil, SP, #*M.L.O. Trovó* 171 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus flaviceps** Silveira, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1678 (SPF), –, *XXX, *XXX; **Syngonanthus flavidulus** (Michx.) Ruhland, U.S.A, North Carolina, #*J.R. Massey* 3284 (P), –, *XXX, *XXX; **Syngonanthus gracilis** (Koern.) Ruhland, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1709 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus helminthorrhizus** (Mart.) Ruhland, Brazil, SP, #*M.L.O. Trovó* 315 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus heteropeplus** (Koern.) Ruhland, Brazil, AM, *F.A. Carvalho* 1443 (INPA), *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus hygrotichus** Silveira, Brazil, MG, #*A.M. Giuliatti* 937-80 (SPF), –, –, *XXX; **Syngonanthus laricifolius** (Gardn.) Ruhland, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1870 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus longipes** Gleason, Brazil, AM, *F.A. Carvalho* 1831 (INPA), –, *XXX, *XXX; **Syngonanthus macrolepis** Silveira, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1902 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus minutulus** (Steud.) Moldenke, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1797 and 1687 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus niger** Silveira, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1840 (SPF), –, *XXX, *XXX; **Syngonanthus nitens** (Bong.) Ruhland, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1815 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus peruvianus** Ruhland ex Ule, Peru, #*P.C. Hutchison* 556 (P), *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus poggeanus** Ruhland, Democratic Republic of Congo, #*Duwigneaud* 1342 (BRLU), –, *XXX, *XXX; **Syngonanthus reclinatus** (Koern.) Ruhland, Brazil, TO, *L. Echternacht* 2118 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus umbellatus** (Lam.) Ruhland, Brazil, AM, *L. Echternacht* 2097 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus wahlbergii** (Wikstr.) Ruhland, Burundi, #*J. Lewalle* 5855 (G), *XXX, –, –; **Syngonanthus widgrenianus** (Koern.) Ruhland, Brazil, MG, *L. Echternacht* 1952 (SPF), *XXX, *XXX, *XXX; **Syngonanthus williamsii** (Moldenke) Hensold, Brazil, AM, *F.A. Carvalho* 2208b (INPA), –, *XXX, –.

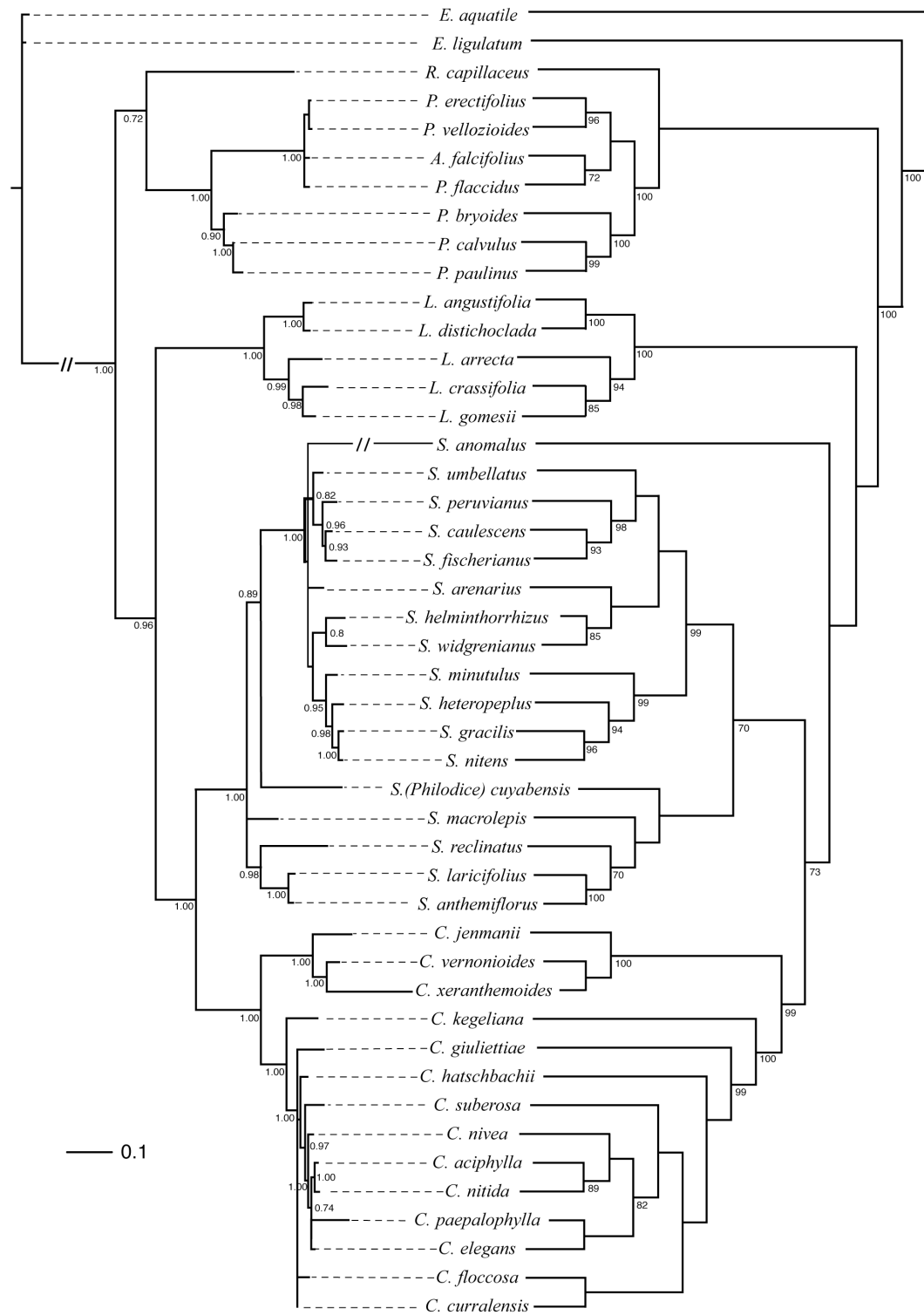
SUPPLEMENT



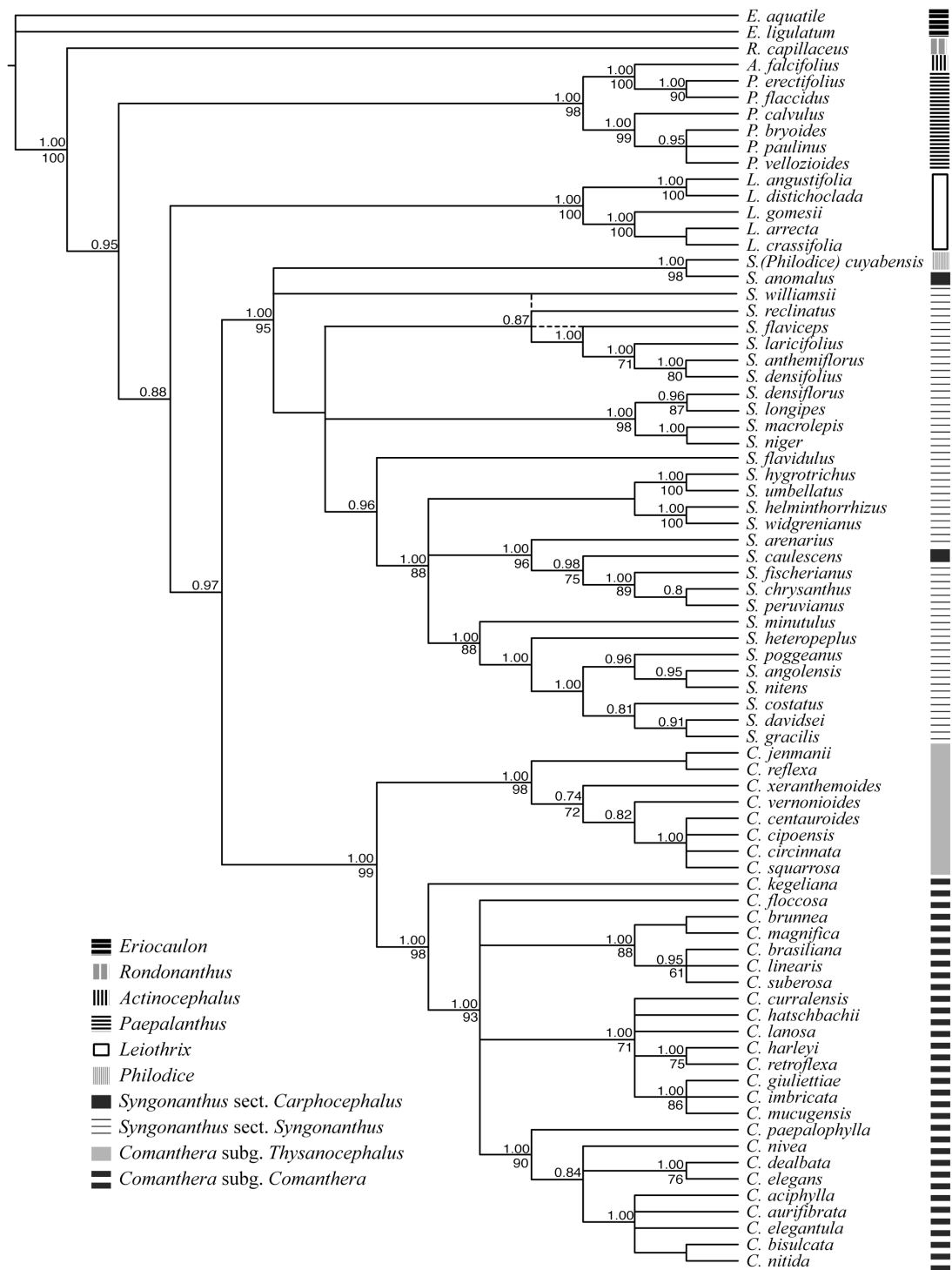
Supp. 1. Cladograms resulting from analysis of *trnL-F* sequences. The phylogram of the majority rule consensus of the Bayesian analysis (BI) is represented on the left by entire lines; two bars (//) indicate break points of sequences too long to fit on one page. The strict consensus of the most parsimonious trees is represented on the right. BI posterior probabilities and Jackknife support values greater than 70% are shown on the left and right trees, respectively.



Supp. 2. Cladograms resulting from analysis of *psbA-trnH* sequences. The phylogram of the majority rule consensus of the Bayesian analysis (BI) is represented on the left by entire lines; two bars (//) indicate break points of sequences too long to fit on one page. The strict consensus of the most parsimonious trees is represented on the right. BI posterior probabilities and Jackknife support values greater than 70% are shown on the left and right trees, respectively.



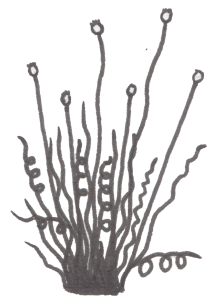
Supp. 3. Cladograms resulting from analysis of ITS sequences. The phylogram of the majority rule consensus of the Bayesian analysis (BI) is represented on the left by entire lines; two bars (//) indicate break points of sequences too long to fit on one page. The strict consensus of the most parsimonious trees is represented on the right. BI posterior probabilities and Jackknife support values greater than 70% are shown on the left and on the right trees, respectively.



Supp. 4. Combined results of the strict consensus tree of the parsimony analysis and the majority rule consensus tree of the by Bayesian analysis (BI), on the combined plastid (*trnL-F* and *psbA-trnH*) sequence dataset. Solid lines indicate both trees and dashed lines indicate the parsimony tree where topology differs. Support values from BI (posterior probabilities) and parsimony (Jackknife support) greater than 70% are represented above and below branches respectively.

CAPÍTULO II

Sistemática de *Comanthera* subgênero *Thysanocephalus* (Eriocaulaceae)



RESUMO

Este tratamento sistemático revisa a taxonomia de *Comanthera* subgênero *Thysanocephalus* (Paepalanthoideae, Eriocaulaceae). As principais modificações taxonômicas tratam da recircunscrição de quatro espécies, incluindo as duas de mais ampla distribuição geográfica. Além disso, descrevemos uma espécie nova, *Comanthera dimera*, e uma variedade é elevada ao nível de espécie, *C. angustifolia*. Dezoito novos sinônimos são propostos e quatro táxons são excluídos do subgênero. Efetuamos três lectotipificações e, como consequência de intenso e extenso trabalho em herbário, aumentamos significativamente o registro das coleções-tipo. *Comanthera* passa a agrupar 36 espécies, das quais nove compõem *C.* subg. *Thysanocephalus*. A espécie de mais ampla distribuição é *C. xeranthemoides*, que ocorre na Bolívia, Brasil, Colômbia, Guiana e Venezuela, praticamente cobrindo toda a distribuição do subgênero. *Comanthera angustifolia*, *C. jenmanii* e *C. tricostata* são restritas ao planalto das Guianas, na Venezuela e na Guiana, onde também ocorre *Comanthera reflexa*, que se estende até o Centro-Oeste brasileiro. As demais espécies são exclusivamente brasileiras: *C. dimera* é endêmica da Chapada dos Veadeiros (Goiás) e as demais ocorrem no sudeste brasileiro, notadamente na Cadeia do Espinhaço. *Comanthera centauroides* ocorre na Bahia, em Minas Gerais e no Rio de Janeiro, ao passo que *C. circinnata* e *C. cipoensis* são endêmicas da porção sul do Espinhaço em Minas Gerais. Os caracteres diagnósticos das espécies encontram-se principalmente na pubescência das folhas, especialmente relacionados ao tipo de tricoma, na forma das brácteas involucrais, na arquitetura caular e no merisma floral. Diferindo da maioria dos táxons em Eriocaulaceae, as flores são muito parecidas entre as espécies e não apresentam informação taxonômica. Nesta revisão, apresentamos descrições para o gênero e suas espécies, incluindo comentários sobre nomenclatura, tipificação, diagnose, apresentando ilustrações, mapas de distribuição geográfica e chave de identificação.

Palavras-chave: *Campos rupestres*, Gran Sabana, Paepalanthoideae, Revisão Taxonômica, *Syngonanthus*.

ABSTRACT

This work revises the taxonomy of *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* (Paepalanthoideae, Eriocaulaceae). The most significant changes are new circumscription of 4 species, including the 2 most widespread. In addition, 1 new species is described, *Comanthera dimera*, and 1 variety is elevated to species status, *C. angustifolia*. Eighteen new synonyms are proposed and 4 taxa are excluded from the subgenus. Three lectotypifications are proposed and, as a consequence of intensive and extensive herbarium work, several unreported types have been found. *Comanthera* now includes 36 species, 9 of which are in *C.* subg. *Thysanocephalus*. The most widely distributed species is *C. xeranthemoides* occurring in Colombia, Venezuela, Guyana, Brazil and Bolivia, almost the whole geographic distribution of the subgenus. *Comanthera angustifolia*, *C. jenmanii* and *C. tricostata* are restricted to the Guiana Shield, in Venezuela and Guyana, where *C. reflexa* also occurs; the range of *C. reflexa* extends to midwest Brazil. The remaining species are restricted to Brazil. *Comanthera dimera* is endemic to the Chapada dos Veadeiros (Goiás state). *Comanthera centauroides* occurs in Bahia, Minas Gerais and Rio de Janeiro states, and *C. circinnata* and *C. cipoensis* are restricted to the southern Espinhaço Range in Minas Gerais. The diagnostic characters are chiefly leaf pubescence, especially trichome type, involucral bract form, stem branching pattern, and flower merism. Unlike most of the Eriocaulaceae taxa, the flower appearance is very similar among species and shows no taxonomic information. In this revisionary study, we present descriptions for the subgenus and its species, including comments on nomenclature, typification and diagnosis, illustrations, maps of geographic distribution and identification key.

Keywords: *Campos rupestres*, Gran Sabana, Paepalanthoideae, Taxonomic revision, *Syngonanthus*.

SISTEMÁTICA DE *COMANTHERA* SUBGÊNERO *THYSANOCEPHALUS* (ERIOCAULACEAE)

Comanthera L.B.Sm. é um gênero neotropical, com espécies em ambientes savânicos da América do Sul. Algumas espécies são amplamente distribuídas, mas a maioria é micro-endêmica. As espécies endêmicas concentram-se em regiões montanhosas do Brasil, Venezuela e Guiana, no planalto das Guianas e nos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (Bahia e Minas Gerais, Brasil). O gênero foi restabelecido recentemente e agrupa 41 espécies (Parra et al., 2010; Parra & Giuliatti, 2011; Echternacht & Sano, 2012) em dois subgêneros, anteriormente classificados em *Syngonanthus* Ruhland (Ruhland, 1903). *Comanthera* subg. *Comanthera* foi revisado por Parra (2000) e inclui 26 espécies, ao passo que *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* (Koern.) L.R.Parra & Giuli. nunca foi revisado, desde seu estabelecimento (Ruhland, 1903), e contém atualmente 15 espécies. O subgênero representa uma linhagem evolutiva (Andrade et al., 2010; Trovó, 2010; Giuliatti et al., 2012; Echternacht et al., Cap. 1), com várias apomorfias moleculares e morfológicas, além de caracteres diagnósticos de fácil reconhecimento (Parra et al., 2010; Echternacht et al., Cap. 1). Entretanto, a circunscrição das espécies ainda é problemática, sobretudo por causa de espécies polimórficas e de ampla distribuição.

Filogenias moleculares e morfológicas corroboram a monofilia de *Comanthera* e de seus dois subgêneros (Andrade et al., 2010; Trovó, 2010; Giuliatti et al., 2012; Echternacht et al., Cap. 1). *Comanthera* aparece como grupo-irmão de *Syngonanthus*, cuja sinapomorfia morfológica é as pétalas das flores pistiladas unidas na porção mediana e livres na base e no ápice. As apomorfias de *Comanthera* correspondem às flores pistiladas com as sépalas mais curtas que as pétalas, pétalas estreito-espantuladas e sementes com o tegumento externo com paredes periclinais intactas, de aparência rugosa. A linhagem de *C.* subg. *Comanthera* apresenta como apomorfia as flores pistiladas com pedicelos que aumentam de tamanho durante a maturação dos frutos. As apomorfias de *C.* subg. *Thysanocephalus* são as folhas com câmaras estomáticas subcompartimentadas e os capítulos cupuliformes.

Essa monografia se baseia em um extenso trabalho de campo, principalmente no Brasil, e na visita a 29 herbários no Brasil, na Europa e nos Estados Unidos (B, BHCB, BM, BR, BRLU, C, CESJ, ESA, F, G, HUEFS, INPA, K, L, LE, LL, M, MO, NY, OUPR, OXF, P, R, RB, S, SP, SPF, UEC e UPS; acrônimos em Thiers, atualizado continuamente). Descrevemos a história

Parte do manuscrito será submetida ao periódico *Systematic Botany*, pelos autores Livia Echternacht, P.T. Sano & J.-Y. Dubuisson. A monografia completa de *Comanthera* será submetida à *Flora Neotropica Monographs*, pelas autoras de Livia Echternacht & Lara R. Parra.

taxonômica do subgênero, além de sua morfologia, biologia reprodutiva, distribuição geográfica, filogenia e ecologia. O tratamento taxonômico consiste em uma breve descrição do gênero, com uma chave para os subgêneros, uma descrição detalhada de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, seguida por uma chave de identificação das espécies. A nomenclatura de cada espécie é revisada e são providas descrições, ilustrações, fotos, mapas de distribuição e uma lista completa de material examinado, além de comentários sobre fenologia, distribuição, ecologia, conservação, história taxonômica e nomenclatura.

Histórico taxonômico de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*

As primeiras espécies de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* foram descritas por Bongard (1831) no gênero *Eriocaulon* L., na sub-divisão *Squamosa* Bong. (sem categoria), e são elas: *Eriocaulon circinnatum* Bong., *E. xeranthemoides* Bong. e *E. centauroides* Bong.. Na *Flora Brasiliensis*, Koernicke (1863) cunhou o termo *Thysanocephalus* como subgênero de *Paepalanthus* Mart., ao qual ele associou essas espécies descritas por Bongard a cinco outras descritas por ele mesmo (*Paepalanthus imbricatus* Koern., *P. eburneus* Koern. e *P. confusus* Koern.), por Wikström (*P. caespitosus* Wikst.) e por Kunth (*P. vernonioides* Kunth). A origem das palavras *Thysano* e *Cephalus* é grega e significam “franja” e “cabeça”, respectivamente. *Thysanocephalus*, pois, significa “cabeça franjada”. Koernicke (1863) provavelmente escolheu esse nome em referência às brácteas involucrais abaixo do nível das flores, que por serem brancas e densamente agrupadas no topo dos capítulos, conferem a eles uma aparência franjada. Em seguida, Ruhland (1903) transferiu o subgênero para *Syngonanthus*, reduzindo-o à categoria de seção, acrescentando duas espécies novas (*Syngonanthus cipoensis* Ruhland e *S. squarrosus* Ruhland) e uma variedade, e reduzindo *P. confusus* a variedade de *S. vernonioides* (Kunth) Ruhland. A seção praticamente dobrou em número de táxons com o trabalho de Álvaro da Silveira (1928), que descreveu mais sete espécies [*Syngonanthus rufipes* Silveira, *S. glaber* Silveira, *S. chrysolepis* Silveira, *S. ciliatus*, *S. caracensis* Silveira, *S. flexuosus* Silveira e *S. xantholepis* Silveira], além de três variedades. Até então, *S.* sect. *Thysanocephalus* (Koern.) Ruhland contava com dezesseis espécies e cinco variedades.

Em seguida, vários táxons foram descritos, mas que não foram inicialmente incluídos em *Syngonanthus* sect. *Thysanocephalus*. Gleason (1929) descreveu duas novas espécies, *Paepalanthus jenmanii* Gleason e *Syngonanthus tricostatus* Gleason. De 1930 a 1990, as inovações limitaram-se às contribuições de Moldenke (1951, 1962, 1973a, 1974, 1980a, 1980b, 1982, 1984) que descreveu um novo gênero, *Carptotepala* Moldenke, além de duas novas espécies (*Carptotepala insolita* Moldenke e *Syngonanthus floccosus* Moldenke) e oito variedades. Em seguida, Moldenke (1957) sinonimizou *Paepalanthus jenmanii* em *Carptotepala jenmanii* (Gleason) Moldenke, ao qual

posteriormente ele sinonimizou *Carptotepala insolita* (Moldenke, 1968).

O gênero *Comanthera* foi descrito por Lyman Smith (1937) com uma única espécie, *C. linderi* L.Sm., que se diferenciava dos demais gêneros pela presença de três tipos de flores muito particulares (Giulietti & Hensold, 1991): (1) flor estaminada pedicelada, com o perianto reduzido a um involúcro tubular e apenas um estame, piloso no ápice – de onde se origina o nome do gênero “antera pilosa” [*coma* (= pelo) + *anthera*]; (2) flor pistilada séssil, com sépalas e pétalas livres; e (3) flor estéril, pedicelada, também com sépalas e pétalas livres. Em seguida, Moldenke (1966) transferiu *Syngonanthus kegelianus* (Koern.) Ruhland para *Comanthera kegeliana* (Koern.) Moldenke, à qual posteriormente ele sinonimizou *Comanthera linderi* (Moldenke, 1968). Examinando as flores de *Comanthera kegeliana*, Giulietti & Hensold (1991) constataram que Smith (1937) havia interpretado erroneamente as estruturas florais, que já estavam velhas, como já havia sugerido A. Görts-van Rijn em uma carta para Moldenke (Moldenke, 1968). Foi verificado que apenas dois tipos de flores estavam presentes, estaminadas e pistiladas, semelhantes às flores de *Syngonanthus*. O que Smith (1937) descreveu como uma flor estaminada com um estame piloso, corresponde à flor pistilada velha, com o pedicelo alongado e o ovário deiscente. O que foi descrito como pelos sobre as antheras são os tricomas das pétalas marcescentes sobre o fruto. Dessa forma, o gênero *Comanthera* foi sinonimizado em *Syngonanthus* sect. *Eulepis* e assim permaneceu por dezenove anos (Giulietti & Hensold, 1991). Ainda nesse trabalho (Giulietti & Hensold, 1991), foi sugerido que as flores de *Carptotepala* também haviam sido interpretadas erroneamente e o gênero foi sinonimizado em *Syngonanthus* sect. *Thysanocephalus*.

Hensold (1999) sinonimizou *Syngonanthus tricostatus* e três variedades descritas por Moldenke (Moldenke, 1973a, 1982, 1984) em *S. xeranthemoides* (Bong.) Ruhland e, em seguida, Parra & Giulietti (1997) sinonimizaram *Syngonanthus rufipes* em *S. cipoensis*. Até então, dezesseis espécies e oito variedades e eram aceitas dentro de *Syngonanthus* sect. *Thysanocephalus*.

A partir do início da elucidação das relações filogenéticas de Eriocaulaceae baseada em dados moleculares (Unwin, 2000; Andrade et al., 2010), devido à ausência de resolução encontrada para *Syngonanthus*, que resultou das análises dividido em dois clados em politomia com *Leiothrix* Ruhland e *Paepalanthus*, foi sugerida a divisão do gênero. Dessa forma, *Comanthera* foi restabelecido e sua circunscrição foi modificada a fim de incluir *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong.) Ruhland e *S.* sect. *Thysanocephalus* (Parra et al., 2010), ambas elevadas a subgêneros. Outras mudanças nomenclaturais relativas a *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* foram propostas, como a inclusão de *Comanthera floccosa* (Moldenke) L.R.Parra & Giul. e a transferência de *S. eburneus* (Koern.) Ruhland e *S. imbricatus* (Koern.) Ruhland para *C.* subg. *Comanthera*, além de novas sinonímias em nível específico (Parra et al., 2010). Finalmente, o subgênero inclui quinze espécies e cinco variedades, até a revisão taxonômica aqui apresentada.

Morfologia

Hábito, raíz e caule

As espécies de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* são ervas perenes, formando touceiras de alguns centímetros de diâmetro, como em *C. circinnata* (Bong.) L.R.Parra & Giul., a quase um metro, como em *C. centauroides* (Bong.) L.R.Parra & Giul. e *C. xeranthemoides* (Bong.) L.R.Parra & Giul. (Fig.1). Dois tipos de caule são observados, resultando em arquiteturas distintas. O primeiro consiste em caules subterrâneos, de crescimento horizontal, com entrenós congestionados e ramos curtos (normalmente menores que 2 cm), cespitosos, originando raízes ao longo de todo o comprimento (Fig. 2A). Essa forma está presente nas espécies que ocorrem nos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, *C. centauroides*, *C. circinnata* e *C. cipoensis* (Ruhland) L.R.Parra & Giul., e na espécie da Chapada dos Veadeiros, *C. dimera* Echter. Tais espécies ocorrem em solos turfosos ou arenosos a pedregosos, sazonalmente úmidos/secos. As folhas são caducas e as bainhas são marcescentes, formando uma cobertura para o caule que confere proteção, especialmente contra o fogo.

O outro tipo de caule tem o crescimento ereto, com uma parte subterrânea e outra parte alongando-se acima do solo, com entrenós mais espaçados e ramos mais longos (atingindo até 15 cm de comprimento), originando raízes na base, restritas à parte subterrânea (Fig. 2B). *Comanthera angustifolia* (Moldenke) Echter., *C. jenmanii* (Gleason) L.R.Parra & Giul., *C. tricostata* (Gleason) L.R.Parra & Giul. e *C. xeranthemoides* apresentam esse tipo de caule. Em *C. xeranthemoides* e em *C. tricostata*, o alongamento do caule pode se dar em maior ou menor grau, provavelmente dependendo das propriedades físicas do solo: plantas em solos turfosos macios tendem a apresentar o caule mais longo que aquelas em solos compactos. Da mesma forma, quando estão envoltas por uma vegetação mais densa, o caule tende a se alongar mais. O caule de *C. reflexa* (Gleason) L.R.Parra & Giul. apresenta características intermediárias, com crescimento horizontal a ereto, normalmente com ramos curtos, cespitosos.

As raízes de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* apresentam um aspecto externo esponjoso e de coloração creme. Sua anatomia foi estudada em detalhe por Scatena & Menezes (1996a), notadamente a das espécies ocorrentes em MG. O aspecto esponjoso da raiz deve-se à presença de câmaras de ar no córtex, que é composto por células braciiformes e por células isodiamétricas maiores (cerca de 4 a 5 vezes). A parede dessas células maiores se rompe, formando, juntamente com as células braciiformes, câmaras de ar. As autoras (Scatena & Menezes, 1996a) consideram que o hábitat ocupado pelas plantas, em solos sazonalmente encharcados, pode favorecer o desenvolvimento dessas raízes esponjosas. A título de comparação, as espécies de *C.* subg.

Comanthera ocorrem em solos arenosos bem drenados e apresentam raízes de aspecto fibroso, com córtex apenas com células isodiamétricas e, portanto, não acumuladoras de ar (Scatena & Menezes, 1996a).

A anatomia caulinar revela o córtex separado do cilindro central pelo periciclo, sendo que os feixes vasculares estão dispostos apenas no cilindro central, inclusive na região medular. O córtex é bem desenvolvido e por ele passam raízes adventícias, originadas do periciclo, traços foliares e estruturas pedunculares (Scatena & Menezes, 1995). O caule de todas as espécies apresenta uma pilosidade macia, composta por tricomas filamentosos longos (de até 2.5 cm), levemente dourados, na axila das folhas e também entre a espata e o escapo. Nas espécies rizomatosas, de bainhas marcescentes, como *C. cipoensis* e *C. centauroides*, esses tricomas ficam eretos, alinhados entre as bainhas. Quando o caule é alongado, ou quando as folhas estão organizadas em roseta, eles podem enrolar-se, conferindo uma cobertura lanosa.

Indumento

O indumento de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* apresenta grande valor taxonômico, assim como em *C.* subg. *Comanthera* (Parra, 2000). Vários tipos de tricomas são observados, o mais comum é o simples e filamentoso (Fig. 3A-C), com três ou mais células, de tamanho variando de 0.1 mm a 2.5 cm, que está presente em todas as espécies (tricomas do tipo I e V, descritos por Monteiro et al., 1979). Eles são alvos, exceto os do caule, que são levemente dourados a castanhos e muito mais longos que os demais (de 0.5 a 2.5 cm; Fig. 3A). Tricomas filamentosos podem ocorrer conjuntamente com malpighiáceos (Fig. 3E-H, J; tipo II e III descritos por Monteiro et al., 1979) nas folhas, espatas, nos escapos e capítulos. Os malpighiáceos podem ser di ou tricelulares, com uma ou duas células basais e uma célula apical, que pode ser muito variável em tamanho e forma. Em *C. xeranthemoides*, tricomas malpighiáceos diminutos (normalmente menores que 0.3 mm) cobrem a face abaxial das folhas. A célula apical apresenta os ramos retorcidos e pode ser assimétrica, ou seja, com um ramo maior que o outro (Fig. 3F-H). Eventualmente, um dos ramos é tão curto que o tricoma parece simples (Fig. 3H). Pelos retorcidos são encontrados também nas folhas de *C. dimera* mas, nesse caso, eles são simples, maiores (0.5 a 3 mm), e esparsamente distribuídos pelas duas faces (Fig. 3C). *Comanthera cipoensis* e *C. circinnata* também apresentam tricomas malpighiáceos, com ramos filamentosos a laminares, não retorcidos, que vão de 0.3 a 1.0 mm (Fig. 3E, J). Em *C. cipoensis* observamos um tipo ainda mais complexo, menor (0.05 a 0.1 mm), peltado, circular a elíptico, côncavo e frequentemente cupuliforme (Fig. 3I). Esses tricomas cupuliformes foram descritos em detalhe por Stützel & Briechle (1990), que demonstraram a sua capacidade de absorção de água, assim

como a dos tricomas malpighiáceos. Esses pelos absortivos nas espécies de *C.* subg. *Thysanocephalus* do Sudeste do Brasil pode conferir vantagens adaptativas aos ambientes sazonalmente secos que ocupam. *Comanthera cipoensis* e *C. circinnata* partilham tricomas simples, laminares e patentes, compactamente arranjados, cobrindo o ápice adaxial das folhas (Fig. 3D), formando uma pilosidade velutina acinzentada. Tais tricomas podem ser colonizados por fungos saprófitos (Capnodiaceae), que se nutrem de substâncias transportadas pelas chuvas, neblinas ou orvalho (Scatena & Menezes, 1996b). Em todas as espécies, observamos formas glabrescentes, ou seja, cujos tricomas caem na senescência. Indivíduos com as folhas integralmente glabras são observados em *C. dimera*, *C. jenmanii* e *C. tricotata* mas, mesmo nessas espécies, normalmente observamos a presença de esporços tricomas simples filamentosos. O receptáculo é sempre piloso, densamente coberto por tricomas simples, filamentosos e espiralados (Fig. 3C). Esses tricomas encobrem totalmente as flores em início de desenvolvimento, protegendo-as.

Folha

As folhas em geral dispõem-se em entrenós curtos, são lineares e com filotaxia espirodística. Em geral, elas apresentam um aspecto cespitoso, como em *Comanthera centauroides* e *C. circinnata*, mas eventualmente podem formar rosetas, como por exemplo em *C. xeranthemoides* e *C. tricotata*. Em *C. cipoensis*, *C. circinnata*, *C. centauroides* e *C. dimera*, o limbo destaca-se em uma linha de deiscência, de forma que as bainhas marcescentes apresentam um comprimento similar. As demais espécies podem apresentar folhas deiscentes ou persistentes, mas sem uma linha de deiscência no limbo. As bainhas marcescentes, como descrito anteriormente, formam uma espessa camada envolvendo o caule.

As folhas possuem muitos caracteres informativos taxonomicamente, especialmente quanto ao indumento, conforme descrito acima. Todas as espécies possuem tricomas simples filamentosos, que ocorrem juntamente com malpighiáceos em *C. circinnata*, *C. cipoensis*, *C. reflexa* e *C. xeranthemoides*. Esta última possui a face abaxial coberta por tricomas malpighiáceos assimétricos, com braços filamentosos e torcidos. *Comanthera circinnata* e *C. cipoensis* têm o ápice adaxial coberto por tricomas laminares patentes, formando uma faixa distinta, velutina e acinzentada. Esta última possui ainda tricomas peltados cupuliformes. *Comanthera centauroides* e *C. circinnata* podem apresentar uma pilosidade particular composta por tricomas simples filamentosos, concentrados em uma faixa mediana longitudinal, mais densa adaxialmente.

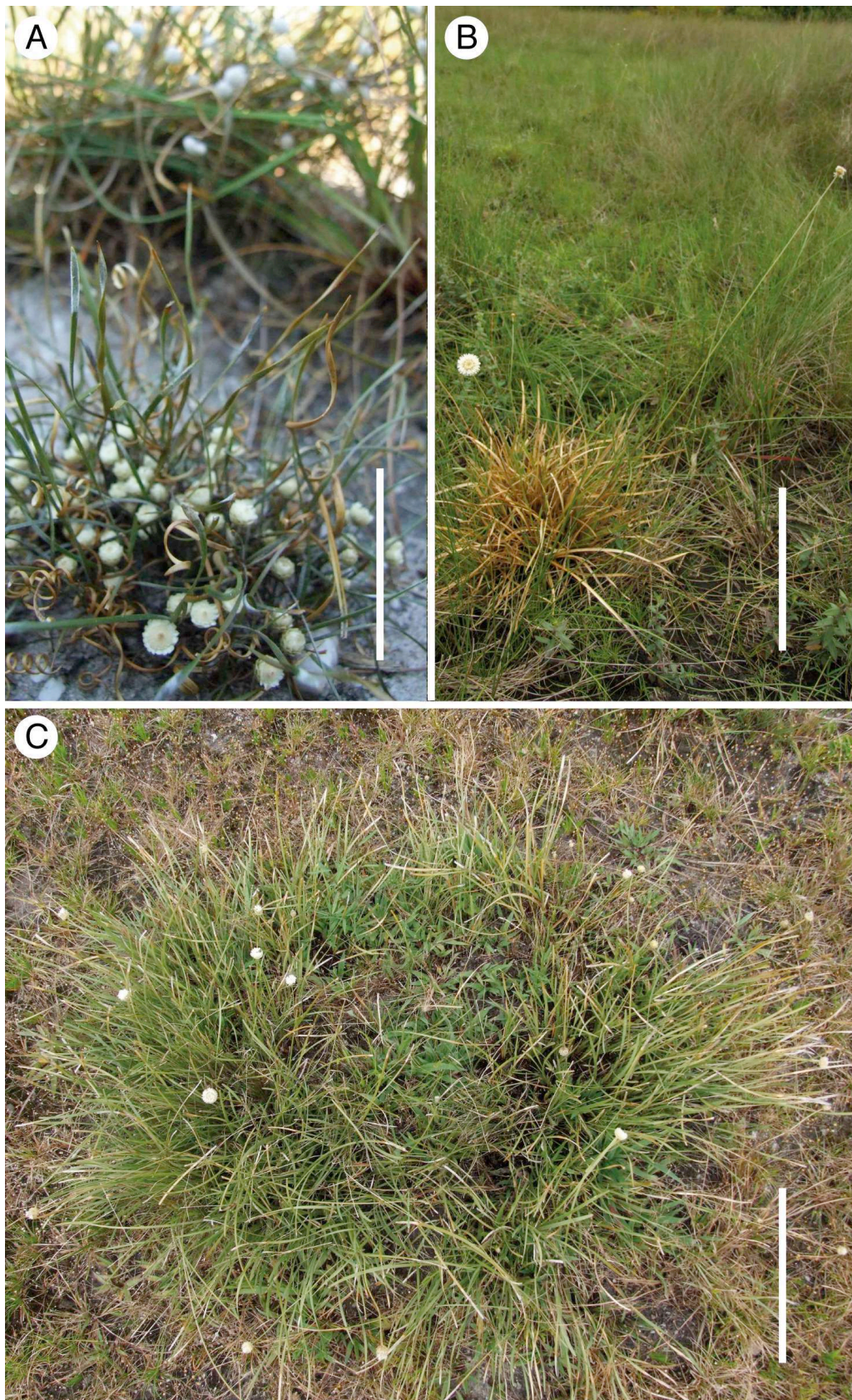


Fig. 1. Hábito das espécies de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*. **A.** *C. circinnata*. **B.** *C. xeranthemoides*. **C.** *C. centauroides*. Escalas: A = 3 cm; B, C = 10 cm. (Fotos: L. Echternacht; A: Echternacht 1885; B: Echternacht 2109; C: Echternacht 1979)



Fig. 2. Tipos de caule em *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* **A.** Caule horizontal (seta). **B.** Caule ereto. Escalas: A, B = 2 cm. (Fotos: L. Echternacht; A: *Pirani 1881*; B: *Steyrmark 76057*)

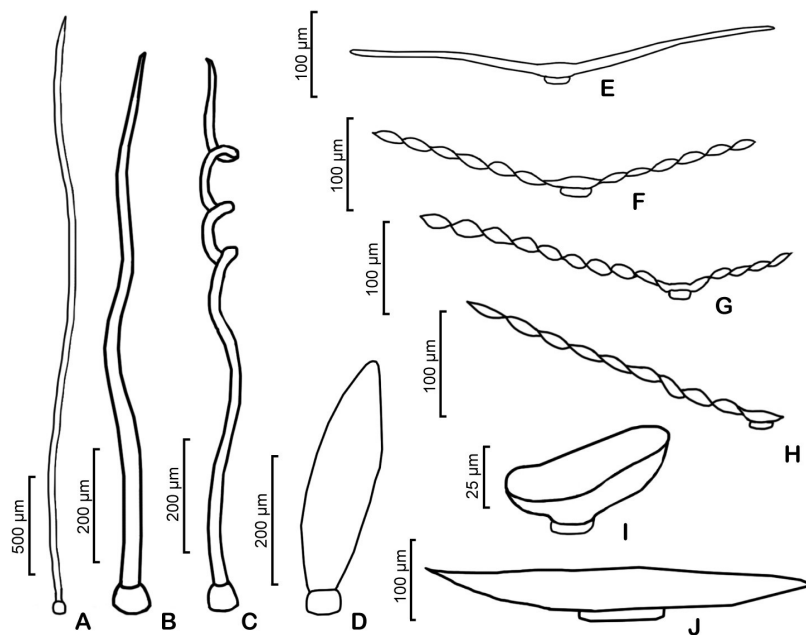


Fig. 3. Desenhos esquemáticos dos tipos de tricoma em *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*. **A.** Tricoma simples, filamentoso e longo. **B.** Tricoma simples, filamentoso e curto. **C.** Tricoma simples, filamentoso e retorcido. **D.** Tricoma simples, laminar, patente. **E.** Tricoma malpighiáceo, com braços retos. **F.** Tricoma malpighiáceo, com braços retorcidos, simétricos. **G.** Tricoma malpighiáceo, com braços retorcidos, assimétricos. **H.** Tricoma malpighiáceo, com braços assimétricos, um longo e retorcido, o outro muito curto, vestigial. **I.** Tricoma peltado, cupuliforme. **J.** Tricoma malpighiáceo, laminar, apresso.

Quanto à forma do limbo, uma característica muito peculiar é observada em *Comanthera cipoensis* e *C. circinnata*: as folhas tornam-se espiraladas a circinadas à medida que envelhecem. Tal característica relaciona-se com a presença de células epidérmicas com muitas pontuações, que favorecem o enrolamento sobre a face adaxial, sobretudo em condições de estresse hídrico (Scatena & Menezes, 1993). Tais pontuações estão presentes em menor quantidade em *C. centauroides*, cujas folhas são eretas a sinuosas, raramente espiraladas. Em *C. xeranthemoides*, as pontuações estão ausentes e as folhas são eretas a recurvadas. As demais espécies não foram estudadas, mas visto que as folhas também são eretas a recurvadas, presume-se que tais pontuações estejam ausentes. Uma outra peculiaridade dentro do subgênero são as folhas de *C. dimera* e de *C. xeranthemoides*, comumente falciformes. *Comanthera angustifolia* apresenta uma característica única: o limbo é fendido longitudinalmente entre a face adaxial e abaxial, desde o início do desenvolvimento e, quando velhas, ambas as faces se separam. A forma do ápice também pode ser informativa: em todas as espécies que ocorrem no sudeste e centro do Brasil (i.e. *Comanthera centauroides*, *C. cipoensis*, *C. circinnata* e *C. dimera*) o ápice da folha é arredondado, exceto em *C. xeranthemoides* que, nessas regiões, apresenta o ápice acuminado. Entretanto, em algumas populações de *C. xeranthemoides* do norte do Brasil, o ápice das folhas varia e pode ser arredondado. Nas demais espécies, que ocorrem no norte da América do Sul (i.e. *C. jenmaniü*, *C. reflexa*, *C. angustifolia* e *C. tricostata*), o ápice varia de obtuso a acuminado.

Com relação à cor, todas as espécies apresentam o limbo verde. Observa-se uma particularidade em *C. centauroides*, *Comanthera cipoensis* e *C. circinnata*: a bainha das folhas e a base do limbo são castanhas a marrom-avermelhadas, sendo que, nas duas últimas, tal coloração pode estender-se até as margens do limbo ou mesmo até o ápice. Nas demais espécies a bainha possui coloração creme a castanho-clara.

Caracteres anatômicos das folhas permitem diferenciar os subgêneros de *Comanthera* e também diferenciar *Comanthera* de *Syngonanthus* (Scatena & Menezes, 1996b; Scatena et al., 2005). Uma característica única das câmaras estomáticas diferencia *C.* subg. *Thysanocephalus* das demais Eriocaulaceae: elas são subcompartimentadas, devido à presença de células de parede espessada, que formam trabéculas (Scatena & Menezes, 1993). Além disso, as folhas de *C.* subg. *Thysanocephalus* assemelham-se às de *C.* subg. *Comanthera* pela epiderme com células de parede espessada (*vs.* ausência de parede espessada em *Syngonanthus*) e pelo mesofilo com parênquima clorofiliano compacto (*vs.* frouxo em *Syngonanthus*). As características encontradas nas folhas de *C.* subg. *Thysanocephalus*, com células epidérmicas de paredes espessadas e cutícula, e mesofilo compacto, com parênquima aquífero bem desenvolvido, podem ser consideradas adaptativas em ambientes secos. Tais estruturas da epiderme protegem o tecido do excesso de luminosidade e de

transpiração, funcionando como suporte mecânico, enquanto o parênquima aquífero atua como reservatório de água e o mesofilo compacto pode otimizar o transporte de água (Pyykkö, 1966; Koller & Rost, 1988; conforme discutido por Scatena & Menezes, 1993).

Inflorescência

As inflorescências são compostas por escapos, envoltos por espatas, que portam capítulos no ápice, esses formados por brácteas involucrais e flores. Os escapos são axilares às folhas e sub-apicais, eretos a levemente sinuosos e normalmente maiores que as folhas. Cada indivíduo origina 1 a 50 escapos em média, dependendo da fase do desenvolvimento, às vezes mais, chegando até cerca de 100 escapos em *Comanthera centauroides*. Cada ramo desenvolve normalmente cerca de 1 a 5 escapos, de forma que o número de escapos por indivíduo é relativamente proporcional ao grau de ramificação do caule. Apenas em *C. xeranthemoides*, *C. tricostata* e *C. reflexa* os ramos podem ser mais férteis, produzindo até a 60 escapos em *Comanthera reflexa*, mas o caule dessas espécies em geral não se ramifica muito.

As espatas são fechadas, envolvendo completamente o escapo, com uma abertura oblíqua e o ápice obtuso a acuminado. Variam em tamanho, mas em geral são pouco menores a pouco maiores que as folhas. As margens do ápice são normalmente membranáceas e pilosas. A pilosidade abaxial das espatas geralmente assemelha-se à das folhas, quanto ao tipo de tricomas, enquanto que a face adaxial é sempre glabra. Uma exceção a esse padrão de tamanho e pilosidade é *Comanthera circinnata*, cujas espatas são bem menores que as folhas e com uma pilosidade mais densa de tricomas simples e patentes.

Todas as espécies apresentam escapos com tricomas simples e malpighiáceos, exceto *Comanthera jenmanii* e *C. tricostata*, que possuem apenas tricomas simples. Uma pilosidade bem particular acontece no ápice dos escapos, com tricomas simples filamentosos longos (0.5 a 1.5 mm), em tufos. Tais ápices comosos não são observados em todas as populações, podem ser caducos e a pilosidade pode ser mais densa ou mais rala. De forma geral, todas as espécies podem desenvolvê-los.

A anatomia dos escapos, descrita por Scatena & Menezes (1996b), mostra que os feixes vasculares são restritos ao cilindro central, o qual é envolto pelo periciclo e pela endoderme. O córtex é composto por esclerênquima, associado ou não a parênquima clorofiliano. O esclerênquima constitui tecido de sustentação dos escapos e pode se organizar em feixes ou formar uma camada contínua sob a epiderme. A epiderme é formada por células de parede uniformemente espessada. A aparência externa dos escapos revela costelas intercaladas por sulcos. Nos sulcos, pois, encontram-se estômatos semelhantes aos das folhas, com câmaras

estomáticas subcompartimentadas. As costelas podem ou não ser coincidentes com os feixes de esclerênquima. O número de costelas já foi utilizado como característica diagnóstica em muitos taxons em Eriocaulaceae (e.g. Ruhland, 1903; Giulietti, 1984), mas variações intraespecíficas (como por exemplo as evidenciadas por Hensold, 1988) e a dificuldade de se observar corretamente a correspondência das costelas com as características anatômicas, diminuem a aplicabilidade taxonômica do carácter. Scatena & Menezes (1996b) descrevem que as espécies de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* apresentam escapos com três costelas. Todavia, Ruhland (1903) diferencia *C. centauroides* pela presença de seis costelas, mas nós observamos variações no número de costelas entre indivíduos dessa espécie, dentro de uma mesma população.

No ápice dos escapos encontra-se o receptáculo, que porta brácteas involucrais e flores, estas envoltas por uma densa cobertura de tricomas simples filamentosos e espiralados. Esse conjunto compõe os capítulos, que são ciatiformes, ou seja, em formato de cúpula (*cyath* = cúpula em grego e em latim; Stern, 1992). O termo “ciatiforme” foi utilizado por Parra (1995, 2000), mas preferimos empregar aqui o termo “cupuliforme”, que é mais auto-explicativo. Além disso, o termo ciátio pode ser interpretado dubiamente, visto que refere-se também às inflorescências de Euphorbiaceae. Os capítulos cupuliformes podem ter formato variado, sendo mais ou menos alongados, campanulados a urceolados, esféricos a cilíndricos (Fig. 4). Dessa forma, na descrição de todas as espécies, adicionamos detalhes de seu formato. Em algumas espécies podemos identificar determinados padrões de forma (Fig. 4), que permitem diferenciá-las até de espécies próximas. Por exemplo, os capítulos de *Comanthera cipoensis* diferenciam-se dos de sua espécie mais próxima morfologicamente, *C. circinnata*, pois são esféricos a largo-elípticos (*vs.* cilíndricos a campanulados), com brácteas mais laxas e em um número muito maior de séries (14 a 30 *vs.* 8 a 10). Os capítulos de *C. reflexa* são notáveis pela presença das brácteas involucrais aristadas, com a arista reflexa. *Comanthera jenmani* também apresenta um capítulo bem distinto, que se assemelha ao de *C. tricostata*, por ser obcônico, porém menor. Os capítulos de *C. angustifolia* também permitem diferenciá-la, pois são urceolados, com brácteas de cor creme, fortemente apressas. Entretanto, algumas espécies apresentam capítulos com o formato tão variável que dificulta o uso desse carácter como diagnóstico. Em *C. centauroides*, por exemplo, os capítulos vão de obcônicos, cilíndricos a campanulados, sobrepondo suas formas às das demais espécies.

As brácteas involucrais dispõem-se em 4 a 30 séries alternadas. Normalmente observa-se uma leve diferenciação das séries externas para as internas, que se alongam progressivamente. A tonalidade varia de creme a marrom-escuro, e todas as séries apresentam coloração similar, com excessão das séries mais internas, que em algumas espécies apresentam a porção superior mais clara. As margens normalmente são hialinas, raramente são opacas. A coloração dos capítulos é mais ou menos estável em *Comanthera circinnata*, *C. angustifolia* e *C. reflexa*, de creme a estramínea,

em *C. tricostata* e *C. jenmanii*, de castanha a marrom, e em *C. dimera* e *C. xeranthemoides*, de estramínea a castanha, ocasionalmente com uma tonalidade alaranjada. Entretanto, os capítulos de *C. centauroides* e de *C. cipoensis* vão de creme a marrom escuro, nesta última ocasionalmente com uma tonalidade avermelhada. Em *C. centauroides*, populações ao longo de toda a distribuição geográfica da espécie apresentam indivíduos com capítulos de creme a marrom. Inclusive, tal variação já foi observada em um mesmo indivíduo (ver a discussão da espécie).

Na região centro-apical dos capítulos encontra-se tecido meristemático, que pode produzir brotamentos vegetativos. Tais brotamentos ocorrem esporadicamente em vários gêneros de Eriocaulaceae [e.g. *Eriocaulon aquatile* Koern., *Paepalanthus pulchellus* Herzog, *Comanthera elegans* (Bong.) L.R.Parra & Giul.] e se tornaram uma estratégia reprodutiva importante em *Leiothrix*, especialmente em *L.* subg. *Stephanophyllum* (Guill.) Ruhland (Giulietti, 1984; Coelho et al., 2007). Em *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, brotamento no capítulo foi observado em apenas uma espécie, *Comanthera jenmanii*.

Flor, fruto e semente

As flores de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, assim como as das demais *Comanthera* e as da grande maioria de Eriocaulaceae, são unissexuais, com flores pistiladas e estaminadas reunidas no mesmo capítulo. As flores são trímeras, exceto por uma espécie (*C. dimera*). Diferentes estágios de maturação dos capítulos estão representados na Fig. 5. A maturação das flores é centrípeta, com verticilos estaminados intercalados com verticilos pistilados (Fig. 5B-D). A condição geral consiste em um verticilo externo de flores estaminadas, seguido por um verticilo de flores pistiladas, em seguida alguns verticilos de estaminadas alternados com verticilos de pistiladas. Essa condição pode, entretanto, variar entre espécies e entre ou dentro de populações. As flores estaminadas são normalmente mais numerosas (de duas a três vezes mais) e amadurecem antes das flores pistiladas adjacentes. As flores estaminadas são longo-pediceladas, posicionadas durante a antese acima das flores pistiladas e externas ao involúcro de brácteas. As flores pistiladas são curto-pediceladas, ocultas e protegidas pelas brácteas involucrais e pelos tricomas do receptáculo, durante a antese (Fig. 5E). Após a fecundação do óvulo, sépalas, pétalas e estigmas permanecem durante a maturação dos frutos. Nos capítulos velhos, quando as flores estaminadas destacam-se dos pedicelos e as brácteas involucrais destacam-se do receptáculo, os frutos tornam-se expostos, favorecendo a dispersão das sementes (Fig. 5F). Em geral, cerca de 15 a 200 flores são produzidas por capítulo, mas isso varia entre e dentro das espécies. A espécie com um maior número de flores por capítulo é *Comanthera centauroides* (chegando a 200 por

capítulo), junto com *C. xeranthemoides* e *C. reflexa* (até 180). A espécie com menos flores por capítulo é *C. angustifolia* (no máximo 50), além de *C. jenmanii* e *C. tricolorata* (no máximo 60). Em geral, o tamanho das flores é proporcional ao tamanho dos capítulos, ou seja, capítulos menores tendem a apresentar flores menores do que capítulos maiores.

Brácteas florais estão ausentes em *Comanthera*. As flores estaminadas são maiores (ca. 3.0 a 9.0 mm) que as pistiladas (ca. 1.8 a 5.5 mm), considerando o pedicelo; sem o pedicelo, elas apresentam mais ou menos o mesmo tamanho. As flores estaminadas são completamente glabras, ao passo que as pistiladas são pilosas apenas nas pétalas, com tricomas simples filamentosos. Pétalas e sépalas são membranáceas, creme e hialinas em todas as espécies, menos em *C. jenmanii* e *C. tricolorata*, que podem apresentar uma pigmentação castanha.

As flores estaminadas possuem um pedicelo longo (1.0 a 3.0 mm), que as eleva na antese acima do nível das brácteas e dos tricomas do receptáculo. Esse pedicelo em geral é delgado, mas pode tornar-se espessado em *C. xeranthemoides* e em *C. cipoensis*. Nesse caso, são encontrados capítulos apenas com pedicelos delgados, e outros com pedicelos delgados e espessados, alguns intermediários, com a base espessada e o ápice delgado, evidenciando um processo de espessamento. Dessa forma, consideramos a possibilidade de que outras espécies podem desenvolver pedicelos espessos, além das registradas nesse estudo. Em *C. angustifolia*, apenas pedicelos espessados foram observados. As sépalas são fusionadas na base ou até o terço inferior, elípticas a oblongas e côncavas, com o ápice arredondado a agudo. Um antóforo de cerca de 0.2 mm sustenta a corola, o androceu e os pistilódios, sendo que a corola geralmente é fusionada na base ou até o meio. Em *Comanthera circinnata*, as pétalas podem ser fusionadas até o terço mediano e, em *Comanthera jenmanii*, elas são normalmente livres, ocasionalmente fusionadas na extremidade basal. Os estames são livres e podem ser maiores ou menores que as pétalas, mas são sempre conspícuos, frequentemente expostos entre as pétalas. Internamente aos estames, encontramos pistilódios, papilosos no ápice, creme, tornando-se amarelados a castanhos, provavelmente devido à secreção de nectar.

As flores pistiladas apresentam um pedicelo curto, de cerca de 0.2 mm de comprimento. Flores sésseis são observadas ocasionalmente em *Comanthera centauroides*. Como elas desenvolvem-se completamente envoltas pelas brácteas, elas assumem a curvatura do capítulo, em maior grau nos verticilos mais externos, o que é flagrante no formato das sépalas. As sépalas são curvadas ventralmente, sendo que (nas espécies trímeras) a adaxial é recurvada e as abaxiais são curvadas lateralmente, falciformes. Normalmente elas são livres, mas acontece raramente de as sépalas abaxiais serem fusionadas na base, livres da adaxial (observado em *C. circinnata* e *C. tricolorata*). As pétalas são fusionadas na porção mediana e livres na base e no ápice (sinapomorfia do clado *Syngonanthus* e *Comanthera*; ver Echternacht et al., Cap. 1), maiores que as sépalas e estreito-

espatuladas (apomorfias de *Comanthera*), pilosas em ambas as faces com tricomas simples filamentosos. O gineceu tem aproximadamente a mesma altura das pétalas, sendo que os estiletos e estigmas apoiam-se nas mesmas e são expostos na antese. O ovário é composto por três ou dois carpelos (*C. dimera*), cada um com um lóculo e um óvulo. Os ramos estigmáticos são completamente fusionados entre si ('estigmas simples') e fusionados com os ramos nectaríferos na base, formando uma pequena coluna (0.1 a 0.3 mm de compr.). Ramos estigmáticos e nectaríferos liberam-se no mesmo ponto, os primeiros com aproximadamente o dobro do tamanho dos segundos. Os ramos nectaríferos são creme, mas tornam-se castanhos com a produção de néctar. Os frutos são cápsulas loculicidas, como na maioria das Eriocaulaceae. As partes florais são marcescentes, sendo que cada carpídeo se projeta através da fenda criada pelas pétalas livres na base (Fig. 6). Através de uma abertura longitudinal, dispersam-se sementes ovais a elípticas, muito pequenas (0.5 a 1.0 mm), de superfície rugosa e tegumento intacto, com uma escultura composta por micro-papilas (Barreto et al., em desenvolvimento).

Fig. 4. Comparação entre os capítulos cupuliformes das espécies de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*. **A.** *C. circinnata*, capítulo cilíndrico, brácteas involucrais levemente apressas **B.** *C. centauroides*, capítulo urceolado, brácteas involucrais laxas. **C.** *C. cipoensis*, capítulo largo-elíptico, brácteas involucrais laxas. **D.** *C. angustifolia*, capítulo urceolado, brácteas involucrais fortemente apressas. **E.** *C. tricostata*, capítulo obcônico, brácteas involucrais apressas. **F.** *C. jenmanii*, capítulo obcônico, brácteas involucrais apressas. **G.** *C. dimera*, capítulo campanulado, brácteas involucrais levemente apressas. **H.** *C. reflexa*, capítulo urceolado, brácteas involucrais apressas, com acúmen reflexo. **I.** *C. xeranthemoides*, capítulo cilíndrico, brácteas involucrais apressas. **J.** Capítulos jovens de *C. xeranthemoides* (a) e de *C. centauroides* (b) ocorrendo em simpatria no Planalto de Diamantina (MG). Escalas: A-J = 5 mm. (Fotos: A-G, I, J – L. Echternacht, H – M. F. Lucero; A: *Echternacht 1885*; B: *Echternacht 1850*; C: *Joly CFSC3117*; D: *Huber 5112*; E: *Gillespie 2784*; F: *Maguire 46228*; G: *Munhoz 571*; H: Indivíduo em Inirida, Colômbia; I: *Echternacht 2109*; J: Indivíduos em Diamantina)

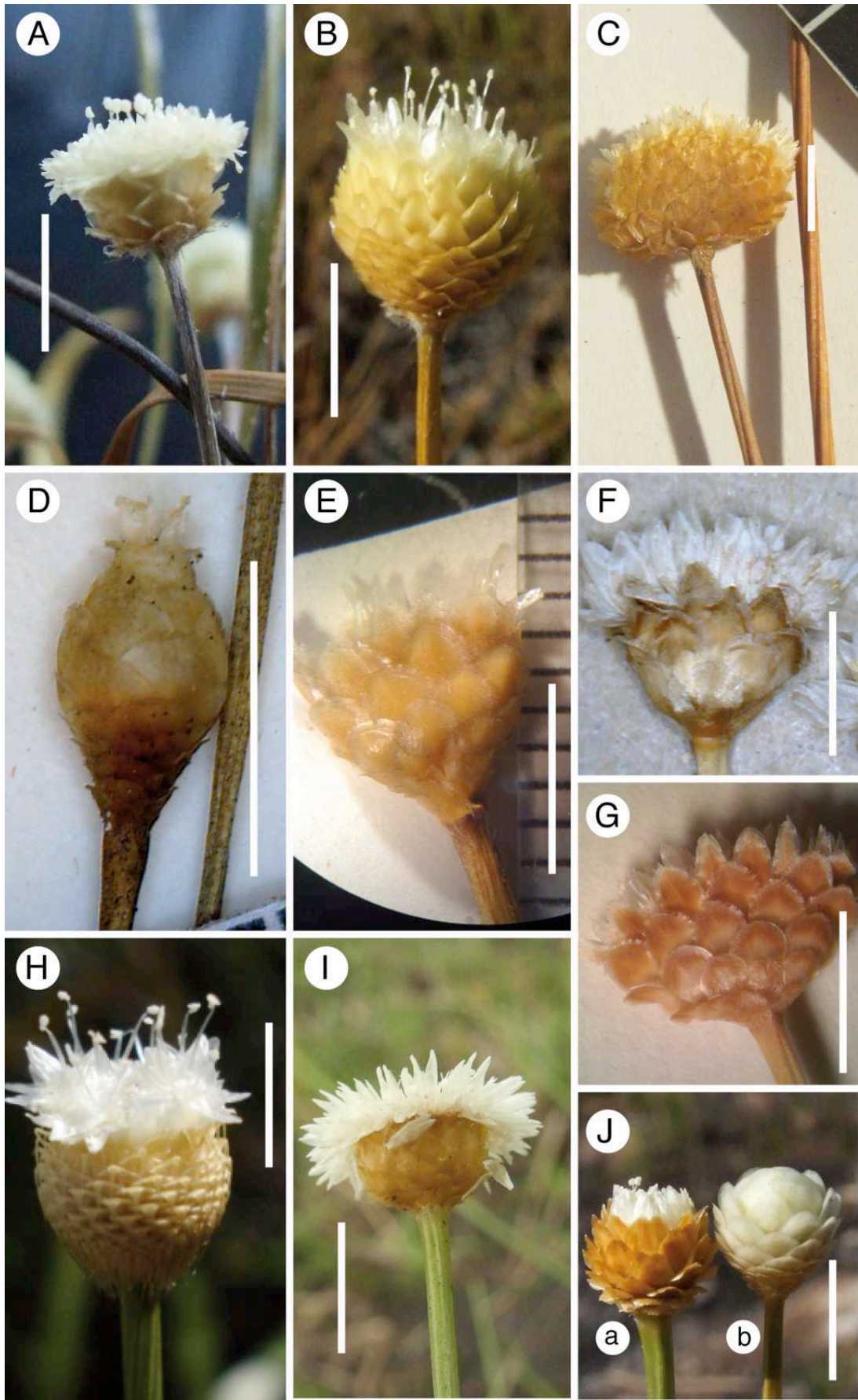


Fig. 4

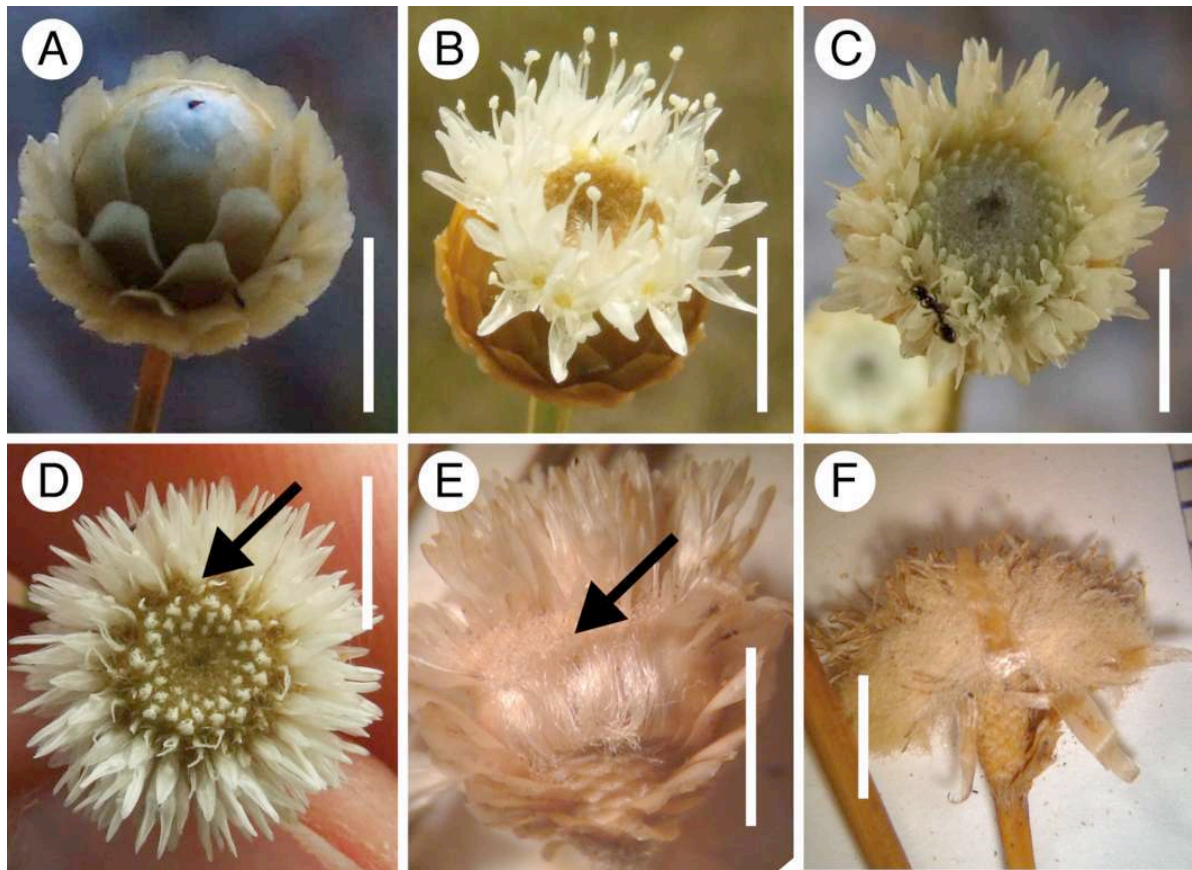


Fig. 5. Diferentes estágios de maturação dos capítulos de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* **A.** Capítulo imaturo de *C. centauroides*. **B, C.** Capítulo com as flores estaminadas em antese de *C. xeranthemoides* e de *C. centauroides*, respectivamente. **D.** Capítulo de *C. centauroides* com as flores pistiladas (seta) em antese, apenas com o ápice da corola e os estigmas visíveis. **E.** Capítulo de *C. circinnata* com as brácteas involucrais frontais removidas, mostrando os tricomas do receptáculo, que ocultam as flores pistiladas (seta), posicionadas abaixo das flores estaminadas. **F.** Capítulo velho de *C. cipoensis*, com as brácteas involucrais caducas, deixando cicatrizes, mostrando os tricomas do receptáculo e as peças marcescentes das flores pistiladas. Escalas: A-F = 3 mm. (Fotos: L. Echternacht; A: Indivíduo na Serra do Caraça, Catas Altas, MG; B: *Echternacht 2109*; C: *Echternacht 1730*; D: *Echternacht 2102*; E: *Duarte 10970*; F: *Souza 8115*)

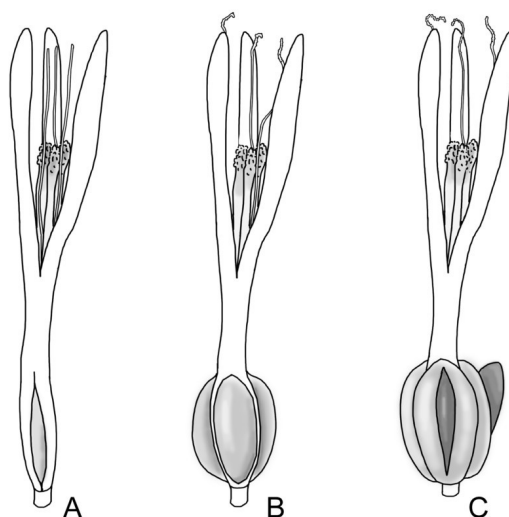


Fig. 6. Desenho esquemático da flores pistiladas de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, com as sépalas removidas, mostrando o processo de maturação dos frutos. **A.** Flor jovem, com ovário visível através das fendas criadas pelas pétalas livres na porção basal. **B.** Início do desenvolvimento do fruto, cujos carpídeos se projetam através das fendas basais. **C.** Frutos maduros, dispersando sementes, mostrando a fenda longitudinal do carpídeo. (Ilustração: L. Echternacht)

Fenologia e biologia reprodutiva

Na estação seca ocorre o período fértil da maioria das espécies que ocupa ambientes e solos sazonalmente secos, ao passo que as espécies que ocorrem em solos permanentemente úmidos tendem a apresentar floração contínua ao longo do ano. Em geral, as inflorescências duram cerca de três a cinco meses, do início do desenvolvimento à dispersão dos frutos. Muitas vezes, mesmo depois da dispersão, as inflorescências permanecem na planta e coexistem com novas inflorescências do período reprodutivo seguinte. Nas espécies que ocorrem no leste do Brasil (*Comanthera centauroides*, *C. circinnata* e *C. cipoensis*), o pico de floração vai de abril a outubro (período seco). Nessas espécies, no final da estação chuvosa (março e abril), inflorescências jovens começam a brotar. A antese vai de maio a agosto, sendo que, de setembro a outubro, a maioria das populações já encontra-se na fase de maturação e dispersão dos frutos, que vai até o início da estação chuvosa, em novembro e dezembro. Variações nos meses de floração são observadas de acordo com as variações pluviométricas anuais. A estação de floração pode variar também, notadamente em *C. centauroides*, com algumas populações de floração precoce, no meio da estação chuvosa, a partir de janeiro, madurando as sementes de abril a junho. Já em *C. dimera* ocorre o inverso: o período de floração concentra-se na época chuvosa, iniciando-se em setembro e

outubro e estendendo-se até março e abril. Em *C. angustifolia*, a floração também concentra-se no final do ano mas, na região onde ocorre, essa época corresponde ao período chuvoso. *Comanthera xeranthemoides*, a espécie de mais ampla distribuição do subgênero, apresenta floração contínua ao longo de todo o ano. Isso pode variar entre populações, mas tal comportamento foi observado em coletas provenientes ao longo de toda sua distribuição geográfica. Floração contínua também acontece em *C. reflexa*, *C. tricostrata* e *C. jenmani*.

Todas as espécies apresentam indivíduos perenes, com o caule ramificando-se indefinidamente, originando folhas e inflorescências nas extremidades. Entretanto, nenhum estudo foi elaborado até então a fim de acompanhar as populações para averiguar quantos anos um indivíduo é capaz de sobreviver.

A síndrome de polinização em *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, correspondendo ao padrão da família, é a entomofilia (Hensold, 1988; Stützel, 1998; Rosa & Scatena, 2003, 2007; Ramos et al., 2005; Oriani et al., 2009). Os apêndices e pistilódios nas flores pistiladas e estaminadas, respectivamente, provavelmente produzem néctar, o que é corroborado pela percepção de odor açucarado nos capítulos. Com frequência, pequenos Diptera e Coleoptera são observados visitando os capítulos (Fig. 5C). Entretanto, nenhum teste específico para comprovar a síndrome de polinização foi realizado até o momento para indivíduos de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*.

Conforme mencionado anteriormente, a dispersão é favorecida pela abscisão das brácteas involucrais e das flores estaminadas. Em capítulos velhos, permanecem apenas os frutos, com as peças florais marcescentes, entre os tricomas do receptáculo (Fig. 5F). Nas espécies que ocorrem em ambientes sazonalmente secos (*C. centauroides*, *C. cipoensis* e *C. circinnata*), esse momento coincide com o início das chuvas, o que sugere uma atuação da água na dispersão das sementes, que são muito pequenas e podem boiar. Apesar de o ambiente ser sazonalmente seco, as espécies ocupam solos sazonalmente encharcados, em planícies alagáveis. *Comanthera dimera*, ao contrário, ocorre em um ambiente com uma estação seca marcada, mas dispersa as sementes no final do período chuvoso. Entretanto, como essa espécie ocupa solos permanentemente encharcados (normalmente associada a veredas ou beira de rios), outros fatores podem contribuir para regular o período de dispersão. Outras espécies que ocorrem em ambientes com solos permanentemente úmidos (*C. xeranthemoides*, *C. jenmani*, *C. tricostrata* e *C. reflexa*) dispersam as sementes ao longo de todo o ano.

Indícios morfológicos de hibridização são relatados em Eriocaulaceae, principalmente relativos a características de espécies diferentes observadas juntas em alguns espécimes (Hensold, 1988, 1991; Phillips, 1997). Em *Comanthera* subg. *Thysanocephalus*, indivíduos com caracteres intermediários sugerem hibridização entre *Comanthera centauroides* e *C. cipoensis* e entre *C.*

xeranthemoides e *C. reflexa*. No leste da Serra do Cipó, foi encontrado um indivíduo (*Echternacht 1741*, BHCB, SPF) com o hábito de *C. cipoensis*, com uma touceira rala de folhas, folhas com uma pigmentação marrom-avermelhada que se estende até o ápice do limbo, com tricomas peltados cupuliformes, mas as folhas não apresentam a pilosidade velutina no ápice adaxial, típico de *C. cipoensis*, e os capítulos se assemelham aos de *C. centauroides*. Nas savanas amazônicas, no município de Humaitá, foram coletados indivíduos com brácteas involucrais com o ápice agudo a mucronulado, como em *C. xeranthemoides*, mas pilosas abaxialmente e com algumas séries reflexas, com as séries internas e externas de brácteas involucrais bem diferenciadas, como em *C. reflexa*, e as folhas sem a pilosidade de tricomas malpighiáceos retorcidos, típica de *C. xeranthemoides* (e.g. *Henderson 285*, F, INPA, NY). Tais indivíduos, coletados em áreas de simpatria entre essas espécies, indicam a possibilidade de hibridização, o que poderá ser testado através de ferramentas moleculares.

Distribuição e hábitat

Comanthera subg. *Thysanocephalus* distribui-se amplamente pela América do Sul, na Bolívia, Brasil, Colômbia, Guiana e Venezuela (Fig. 7). Tais limites coincidem com os da espécie de mais ampla distribuição, *C. xeranthemoides* (Fig. 8). As demais espécies apresentam distribuição mais restrita, a maioria endêmica de regiões montanhosas. Dois centros de diversidade são observados: no Planalto das Guianas e na Cadeia do Espinhaço em MG (Fig. 9A e B, respectivamente). No primeiro ocorre *C. xeranthemoides* e *C. reflexa*, ambas de ampla distribuição pelas savanas amazônicas (Fig. 8A), além de três espécies endêmicas: *C. angustifolia*, *C. tricotata* e *C. jenmanii* (Fig. 9A). No segundo, ocorrem *C. cipoensis* e *C. circinnata*, restritas à porção centro-sul da Serra (Fig. 9B). Ambas são simpátricas com *C. centauroides*, que se estende por toda Cadeia do Espinhaço, em MG e BA, nas montanhas ao sul até São João Del-Rei e nas restingas do RJ (Fig. 8B). *Comanthera centauroides*, *C. circinnata* e *C. xeranthemoides* ocorrem juntas no Planalto de Diamantina (Serra do Espinhaço, MG). No Centro-oeste brasileiro, mais precisamente na Chapada dos Veadeiros (GO), ocorre *C. dimera* (Fig. 8B). Apesar de algumas espécies apresentarem distribuição relativamente restrita, nenhuma espécie é micro-endêmica como se observa em muitas espécies de Eriocaulaceae (Giulietti & Hensold, 1990; Giulietti et al., 2005; Costa et al., 2008; Echternacht et al., 2011). As espécies de distribuição mais restrita são *C. angustifolia*, *C. cipoensis*, *C. circinnata* e *C. dimera*, todas ocupando áreas de no máximo cerca de 50 km de raio.

Os centros de diversidade do subgênero correspondem aos padrões biogeográficos de

Eriocaulaceae (Giulietti & Hensold, 1990) e também de *Comanthera* subg. *Comanthera*. Entretanto, em ambos os táxons, a maioria das espécies ocorre na Cadeia do Espinhaço, ao passo que em *C.* subg. *Thysanocephalus*, o Planalto das Guianas emerge como uma área tão rica quanto o Espinhaço. O ambiente encontrado nas savanas equatoriais deve ter favorecido esse grupo, que se adaptou a ambientes permanentemente úmidos.

Assim como para a maioria das Eriocaulaceae, os solos onde crescem são arenosos, provenientes de formações quartzíticas. Os solos dos campos rupestres na Cadeia do Espinhaço são extremamente oligotróficos (Benites et al., 2003) e frequentemente metalófilos. As espécies de *Comanthera* subg. *Thysanocephalus* ocorrem geralmente em solos permanentemente ou periodicamente encharcados. Algumas espécies podem ocorrer tanto em solos brejosos quanto em solos arenosos bem drenados (e.g. *C. centauroides*, *C. cipoensis*, *C. circinnata*). A pobreza de nutrientes, associada a condições sazonais de estresse hídrico (tanto pela falta de quanto pelo excesso de água), favorece adaptações à essas condições, como por exemplo a que se observa nas espécies que ocorrem em ambientes de marcante sazonalidade, cujas raízes são adaptadas a ambientes saturados em água e as folhas são adaptadas a condições xeromórficas (Scatena & Menezes, 1996a, 1996b; Stützel & Briechle, 1990).

Nas espécies restritas a ambientes de marcante sazonalidade, onde o fogo ocorre periodicamente, o caule é exclusivamente subterrâneo e protegido por uma espessa camada de bainhas marcescentes. Essas espécies (*C. centauroides*, *C. cipoensis*, *C. circinnata* e *C. dimera*) adaptaram-se a ambientes abertos, de vegetação rala. As espécies que ocorrem nas savanas equatoriais (*C. angustifolia*, *C. tricostata*, *C. xeranthemoides*, *C. reflexa*), com o caule com uma parte subterrânea e outra aérea, toleram ambientes de vegetação mais densa, visto que o crescimento ereto do caule possibilita às plantas alongarem-se sobre a vegetação adjacente. Essas plantas crescem em solos permanentemente úmidos, em brejos e planícies, ou próximas a cursos d'água. Apenas *C. jenmanii* ocorre em um ambiente distinto, associada a afloramentos rochosos em bordas de rios e cachoeiras, frequentemente sob o borrifio das quedas d'água.

As observações em campo e nas etiquetas de herbário relatam populações abundantes em número de indivíduos para todas as espécies. Essa abundância de populações e indivíduos pode refletir-se em uma variação morfológica importante. Por exemplo, *C. centauroides* ocorre em abundância nos campos úmidos da Cadeia do Espinhaço, sobretudo em MG. Essa espécie apresenta grande variação de tamanho, forma e cor, dentro e entre populações. Tais variações, entretanto, são contínuas entre as populações, de forma que não é possível delimitar sub-espécies ou variedades, o que sugere fluxo gênico entre as populações. Variações morfológicas similares são observadas em *C. reflexa*, *C. xeranthemoides* e *C. tricostata*, todas formando populações abundantes, variáveis e amplamente distribuídas. Entretanto, mesmo nas espécies de distribuição

mais restrita, como *C. cipoensis*, observamos populações muito variáveis morfológicamente.

De certa forma, em Eriocaulaceae, as espécies vinculadas a ambientes úmidos tendem a formar populações maiores e mais amplamente distribuídas do que as espécies vinculadas a ambientes secos. *Comanthera* subg. *Comanthera*, por exemplo, cujos indivíduos ocorrem principalmente em solos bem drenados, apresenta um número muito maior de espécies micro-endêmicas que *C.* subg. *Thysanocephalus*. Em outros gêneros de Eriocaulaceae podemos constatar a mesma tendência. *Eriocaulon* é um gênero associado a áreas úmidas e, apesar de ser o mais rico em espécies na família, poucas são micro-endêmicas e a maioria apresenta relativa ampla distribuição (Giulietti, com. pessoal). Em *Syngonanthus*, as espécies de mais ampla distribuição também ocorrem em ambientes úmidos (e.g. *S. nitens* (Bong.) Ruhland, *S. gracilis* (Koern.) Ruhland, *S. caulescens* (Poir.) Ruhland), assim como em *Actinocephalus* (e.g. *A. polyanthus* (Bong.) Sano, *A. bongardii* (A.St.-Hil) Sano, *A. ramosus* (Wikstr.) Sano). Talvez esse padrão se explique por uma maior eficiência no transporte pela água dos diásporos de Eriocaulaceae.