

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E BIOLÓGICAS

ÁGATHA CRISTINA MARINHO DA COSTA

**Filogenia e Diversificação do Gênero *Arthrocereus* (Cactaceae): um enfoque  
nas relações de espécies endêmicas dos Campos Rupestres**

SOROCABA - SP

2024

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E BIOLÓGICAS

ÁGATHA CRISTINA MARINHO DA COSTA

**Filogenia e Diversificação do Gênero *Arthrocereus* (Cactaceae): um enfoque nas relações de espécies endêmicas dos Campos Rupestres**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Centro de Ciências Humanas e Biológicas da Universidade Federal de São Carlos, campus Sorocaba, para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientação: Prof. Dr. Evandro Marsola Moraes

SOROCABA - SP

2024

## FICHA CATALOGRÁFICA

Costa, Ágatha Cristina Marinho da

Filogenia e Diversificação do Gênero *Arthrocereus* (Cactaceae): um enfoque nas relações de espécies endêmicas dos Campos Rupestres / Ágatha Cristina Marinho da Costa -- 2024.

61f.

TCC (Graduação) - Universidade Federal de São Carlos, campus Sorocaba, Sorocaba

Orientador (a): Evandro Marsola Moraes

Banca Examinadora: Fernando Faria Franco, André

Cordeiro Alves dos Santos

Bibliografia

1. Filogenia. 2. *Arthrocereus*. 3. Campos Rupestres. I. Costa, Ágatha Cristina Marinho da. II. Título.

Ficha catalográfica desenvolvida pela Secretaria Geral de Informática  
(SIn)

DADOS FORNECIDOS PELO AUTOR

Bibliotecário responsável: Maria Aparecida de Lourdes Mariano -

CRB/8 6979

## Folha de aprovação


Ágatha Cristina Marinho da Costa

Trabalho de Conclusão de Curso

Universidade Federal de São Carlos - campus Sorocaba

Sorocaba, 19 de Setembro de 2024.


### Orientador

Documento assinado digitalmente  
 EVANDRO MARSOLA DE MORAES  
Data: 19/09/2024 14:19:12-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Prof. Dr. Evandro Marsola Moraes


### Membro 1

Documento assinado digitalmente  
 FERNANDO DE FARIA FRANCO  
Data: 19/09/2024 15:04:51-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Prof. Dr. Fernando Faria Franco

Membro 2

Documento assinado digitalmente  
 ANDRE CORDEIRO ALVES DOS SANTOS  
Data: 20/09/2024 09:49:04-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Prof. Dr. André Cordeiro Alves dos Santos

## **DEDICATÓRIA**

*Agradeço a todas as pessoas que acreditaram em mim e também a Deus por sempre me ajudar no meu caminho.*

## AGRADECIMENTO

*Agradeço a minha família, mãe, pai, irmãos, tios e avós, por terem me dado a oportunidade de educação, por terem me ensinando valores durante meu crescimento, como persistência e constância, que me fizeram chegar aqui.*

*Agradeço às minhas amigas que fiz durante a graduação da UFSCar, Beatriz, Caroline, Iara, Keila, Leilane, Mayara, Natália, Rebeca e Suzana, por todos os momentos felizes e acolhedores.*

*Agradeço ao meu amigo Fernando, que é como um irmão para mim e por sempre estar do meu lado, independente da situação.*

*Agradeço ao meu psicólogo Rafael por me oferecer uma perspectiva de vida muito melhor do que eu poderia imaginar.*

*Agradeço aos meus amigos do laboratório, Monique Romeiro-Brito, Milena Telhe, Gabriela Tonon Morente, Juliana Palmeira Garcia, João Victor D. da Silva, Gabriel Conte e Matias Köhler, por todo conhecimento e carinho.*

*Agradeço aos meus professores Evandro Marsola Moraes e Fernando Faria Franco pelo direcionamento, por toda a compreensão e suporte oferecidos.*

*Agradeço a todos os professores da graduação pelo conhecimento transmitido.*

*Agradeço ao professor George Mendes Taliaferro Mattox por todos os momentos de ajuda e apoio oferecidos.*

*Agradeço à UFSCar pela oportunidade de cursar uma graduação que mudasse minha vida.*

*Agradeço a Deus por tudo.*

“Nada em biologia faz sentido exceto à luz da evolução.”  
(Theodosius Dobzhansky)

## RESUMO

A filogenômica é um dos conjuntos de métodos mais utilizados na atualidade para propor relações filogenéticas por sua praticidade, confiabilidade e precisão de resultados. O presente estudo apresenta a primeira filogenia estimada para o gênero *Arthrocareus* utilizando dados genômicos. O gênero *Arthrocareus* é composto por cinco espécies e três subespécies, e sua ocorrência se dá predominantemente em Campos Rupestres. As hipóteses para o trabalho foram a monofilia do gênero *Arthrocareus*, bem como para suas espécies e subespécies, e o compartilhamento de um ancestral comum de *Arthrocareus* com *Harrisia* e *Echinopsis*. Seis árvores filogenéticas foram obtidas no final, os conjuntos de dados foram separados em dados genéticos de éxons, regiões *ontarget* capturadas pelas sondas que resgataram as 591 regiões de interesse, e regiões flanqueadoras, exons, introns, regiões intergênicas. Como resultado, constatou-se que o gênero *Arthrocareus* é monofilético. Ainda existem incongruências quanto aos grupos irmãos do gênero, principalmente sua relação ao gênero *Harrisia*. A relação entre as espécies *A. melanurus* subsp. *magnus*, *A. glaziovii*, *A. rondonianus*, *A. melanurus* subsp. *odorus* e *A. grandiflorus* é recuperada com baixo suporte e ramos extremamente curtos, o que pode ser consequência de eventos de sorteamento incompleto de linhagens ancestrais, hibridização ou rápida especiação, causando incongruência entre as árvores de genes. Os resultados obtidos no presente estudo são fundamentais para a identificação das relações entre os táxons deste grupo e possíveis espécies crípticas, além de contribuir com informações fundamentais para a conservação dessas espécies.

**Palavras-chave: Filogenia, Cactaceae, *Arthrocareus*, Filogenômica, Campos Rupestres, Cerrado.**

## ABSTRACT

Phylogenomics is one of the most widely used methods today for proposing phylogenetic relationships due to its practicality, reliability, and precision of results. This study presents the first estimated phylogeny for the genus *Arthrocereus* using genomic data. The genus *Arthrocereus* consists of five species and three subspecies, predominantly occurring in Campos Rupestres. The hypotheses for this work included the monophyly of the genus *Arthrocereus*, as well as its species and subspecies, and the sharing of a common ancestor between *Arthrocereus* and the genera *Harrisia* and *Echinopsis*. Six phylogenetic trees were obtained at the end, with datasets separated into genetic data from exons, on-target regions captured by probes that retrieved 591 regions of interest, and flanking regions, exons, introns, and intergenic regions. The results confirmed that the genus *Arthrocereus* is monophyletic. However, there are still inconsistencies regarding the sister groups of the genus, particularly its relationship with the genus *Harrisia*. The relationship among the species *A. melanurus* subsp. *magnus*, *A. glaziovii*, *A. rondonianus*, *A. melanurus* subsp. *odorus*, and *A. grandiflorus* was recovered with low support and extremely short branches, which may be a consequence of incomplete lineage sorting, hybridization, or rapid speciation, causing incongruence among gene trees. The results obtained in this study are crucial for identifying relationships among the taxa in this group and potential cryptic species, as well as providing essential information for the conservation of these species.

**Keywords:** Phylogeny, Cactaceae, *Arthrocereus*, Phylogenomics, Campos Rupestres, Cerrado.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1:** Mapa de distribuição das espécies do gênero *Arthrocerus*, mostrando o endemismo de espécies e subespécies no centro-oeste e sudeste brasileiro.....5
- Figura 2:** Prancha fotográfica da diversidade do gênero *Arthrocerus*.....6
- Figura 3:** Fluxograma informativo de todas as etapas utilizadas nas análises filogenéticas.....12
- Figura 4:** Árvores que representam os dados de regiões flanqueadoras, éxons, íntrons e regiões intergênicas/anônimas, sendo respectivamente a concatenada (A) e a coalescente (B).....13
- Figura 5:** Árvores concatenada (A) e coalescente (B) dos dados das regiões *ontarget*.....13
- Figura 6:** Árvores de apenas éxons, sendo concatenada (A) e coalescente (B).....14
- Figura 7:** Mapa de distribuição de todos os clados do gênero *Arthrocerus*.....16

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1</b> - Hipóteses a serem testadas para o gênero <i>Arthrocerus</i> , seguindo informações presentes na literatura.....	09
<b>Tabela 2</b> - Dados relevantes para entendimento dos principais resultados das análises de dados genéticos, seguindo o nível de filtragem de dados.....	14
<b>Tabela 3</b> - Respostas das hipóteses testadas para o gênero <i>Arthrocerus</i> , de acordo com os resultados encontrados.....	18
<b>Tabela S1</b> - Tratamento sistemático de espécies do gênero <i>Arthrocerus</i> ao decorrer do tempo, seguindo atualizações de circunscrição da literatura. Em negrito, as espécies atualmente aceitas.....	31
<b>Tabela S2</b> - Espécies cedidas pelos colaboradores Diego Gonzaga e Gerardus Olsthoorn disponíveis no Laboratório de Diversidade Genética e Evolução (LAGEVOL) da UFSCar, com os respectivos subtribos e gêneros.....	41
<b>Tabela S3</b> - Genes identificados como parálogos para o gênero <i>Arthrocerus</i> .....	46

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO.....</b>	<b>01</b>
1.1 Filogenética – Estudo Evolutivo da Biodiversidade.....	01
1.2. Campos Rupestres.....	02
1.3. Cactaceae.....	04
1.4. O Gênero <i>Arthrocreus</i> – um Aprofundamento no Grupo Cactaceae.....	06
1.5. Hipóteses Prévias para o Gênero.....	09
<b>2. OBJETIVOS.....</b>	<b>10</b>
<b>3. METODOLOGIA.....</b>	<b>10</b>
3.1. Amostragem e obtenção de dados.....	10
3.2. Processamento dos dados.....	11
3.3 Análises filogenéticas.....	12
<b>4. RESULTADOS.....</b>	<b>13</b>
<b>5. DISCUSSÃO.....</b>	<b>17</b>
5.1. Conjunto de Dados e a Topologia Final.....	17
5.2. <i>Arthrocreus</i> – um Agrupamento Monofilético.....	18
5.3. Relações entre Gêneros.....	20
<b>6. CONCLUSÃO.....</b>	<b>21</b>
<b>7. REFERÊNCIAS.....</b>	<b>22</b>
<b>Apêndices.....</b>	<b>33</b>

## 1. INTRODUÇÃO

### 1.1. Filogenética – Estudo Evolutivo da Biodiversidade

O estudo filogenético se faz muito importante na atualidade, abrangendo áreas de evolução, genética e conservação. A utilização de sequências moleculares com o progresso de métodos ao decorrer do tempo desencadeou descobertas não apenas sobre árvores filogenéticas de espécies atuais, mas também sobre a ancestralidade de grupos, permitindo a formulação de hipóteses e uma compreensão geográfica de possíveis fenômenos históricos do passado (Kapli *et al.*, 2020).

A utilização de sondas (oligonucleotídeos complementares a regiões genômicas alvo) permitiu explorar a captura de grandes sequências alvo, fazendo com que muitos dados filogenéticos fossem integrados (Zuntini *et al.*, 2024). A grande vantagem de ser utilizada uma filogenia a partir de centenas ou milhares de regiões nucleares é que permite explorar mais intrinsecamente os sinais genômicos evolutivos de cada grupo a ser estudado (Baker *et al.*, 2021), como é o caso deste trabalho.

Ao aumentar a amostragem de marcadores moleculares no genoma do organismo de interesse é possível abranger uma maior quantidade de sequências genéticas de uma só vez, indicando com uma melhor robustez a relação filogenética existente entre dois ou mais táxons estudados. Um dos desafios de trabalhar com uma grande amostragem de táxons é a dificuldade de encontrar genes homólogos (Zuntini *et al.*, 2024), especialmente durante o alinhamento das sequências, que podem ter sofrido saturação devido a muitas mutações, resultando em falta de parentesco (Xia *et al.*, 2003). A outra questão envolve a detecção de múltiplas cópias de um mesmo gene, indicando paralogia, o que dificulta na hora de encontrar cópias ortólogas (caracteres que são compartilhados por dois táxons e que também estavam presentes em um ancestral comum, Kapli *et al.*, 2020) para um ou mais táxons (Zuntini *et al.*, 2024).

Existem alguns métodos probabilísticos responsáveis por calcular e apresentar árvores filogenéticas que melhor represente a história evolutiva de um grupo. A inferência de máxima verossimilhança vai tentar encontrar a árvore mais verossímil de acordo com probabilidade de determinadas mudanças nos nucleotídeos terem acontecido, conforme o modelo de substituição utilizado (Young e Gillung, 2019). A verossimilhança de cada um dos sítios é calculada como o produto da soma das

probabilidades de ocorrência de todas as substituições possíveis em um sítio (Young e Gillung, 2019).

A abordagem de múltiplas espécies pelo método coalescente vai inferir uma árvore filogenética para cada locus, e depois gerar uma árvore que chegue a um melhor resultado probabilístico da união entre todas essas árvores (Rannala e Yang, 2003). Uma vantagem para esse método é que ele não assume a mesma história para todos os genes, respeitando a individualidade da história de cada um (Liu *et al.*, 2015).

## 1.2. Campos Rupestres

O conceito de Campos Rupestres foi inicialmente utilizado em 1966 por Magalhães (1966), em que o mesmo descreve a vegetação desse ambiente relacionado com afloramentos quartzíticos (Ferri, 1980). Esse conceito foi se aperfeiçoando com o tempo, sendo descrito por outros autores. Em 1979, Rizzini (1979) descreveu Campos Rupestres em regiões do Quadrilátero Ferrífero em Minas Gerais, e na Serra de Carajás, Pará. A definição atualmente mais aceita de Campos Rupestres foi relacionada com a teoria OCBIL (*old climatically buffered infertile landscape*) por Silveira *et al.* (2016), e proposta inicialmente por Hopper (2009). Segundo essa teoria, os Campos Rupestres são paisagens antigas, inférteis e climaticamente tamponadas, assim como outras paisagens semelhantes no planeta, como a CFR (*Cape Floristic Region*) na África do Sul e a Região Florística no Sudoeste da Austrália. Além disso, OCBILs são caracterizados pelo elevado endemismo e a riqueza de espécies (Silveira *et al.*, 2016, Silveira *et al.*, 2021).

Segundo o trabalho de Vasconcelos (2011), a denominação de Campos Rupestres a um local é devido a sua formação geológica pré-cambriana de rochas remodeladas por movimentação das placas tectônicas no período Paleógeno. A altitude dessas regiões pode variar de 900 metros de altitude até 2033 m e é normalmente associada a afloramentos de arenito, quartzito e minério de ferro. As localidades que são consideradas Campos Rupestres que englobam as espécies de cactos neste trabalho também são citadas por Vasconcelos, sendo elas a Cadeia do Espinhaço, Chapada dos Guimarães e entornos, Serras do Ibitipoca e Negra (Vasconcelos, 2011). Essa ocorrência também pode ser dada em áreas disjuntas ao longo de cadeias montanhosas ou montanhas isoladas no nordeste de Goiás, Minas Gerais e sul da Bahia (Silveira *et al.*, 2016).

Nos Campos Rupestres a vegetação é muito característica por decorrência de fatores limitantes como a pouca matéria orgânica disponível no solo, altas concentrações de metais pesados e a alta incidência solar (Schaefer *et al.* 2016). Esse ambiente favorece espécies com folhas coriáceas e suculentas, metabolismo CAM, adaptadas a ambientes xerofíticos (Arakaki *et al.*, 2011, Ogburn e Edwards, 2010). Uma adaptação favorável das espécies presentes nessas regiões é a presença de raízes modificadas, as quais podem preservar uma grande quantidade de energia para o metabolismo da planta, impedindo a mesma de perder sua vitalidade mesmo que o meio seja deficiente de nutrientes (Arakaki *et al.*, 2011, Ogburn e Edwards, 2010). Além desses fatores morfológicos, a riqueza de espécies para os Campos Rupestres também pode ser associada à faixa altitudinal e latitudinal, como proposto por Giulletti (Giulletti *et al.*, 1997).

### **1.3. O Gênero *Arthroocereus* – um Aprofundamento no Grupo Cactaceae**

A família Cactaceae é característica de ambientes xéricos (Taylor, 1997; Nyffeler e Egli, 2010; Barthlott *et al.*, 2015), reconhecida pela sua grande diversidade de formas e hábitos (Anderson, 2001; Guerrero *et al.*, 2018). Nessa família estão presentes muitos caracteres morfológicos atribuídos por convergência morfológica, o que acaba dificultando uso desses caracteres para estabelecimento de filogenias. Dessa forma, grupos taxonômicos tradicionalmente circunscritos podem apresentar as mesmas características de outros grupos taxonomicamente distantes (Ritz *et al.*, 2007; Nyffeler e Egli, 2010; Hernández-Hernández *et al.*, 2011). Apesar dessa dificuldade, o conhecimento da sistemática da família e as relações entre os seus principais grupos (subfamílias e algumas tribos) avançou com a realização de inferências filogenéticas a partir de dados moleculares (Nyffeler e Egli, 2010, Hernández-Hernández *et al.*, 2011). No entanto, a utilização de poucos marcadores, tradicionalmente plastidiais, é um fator limitante para inferir as relações filogenéticas, especialmente em níveis taxonômicos menores, como gêneros e espécies (Calvente *et al.* 2017). Nesse caso, dados moleculares em larga escala (genômicos) podem ser uma alternativa promissora para compreensão de relações filogenéticas entre espécies proximamente relacionadas dentro da família.

A oficialização do nome do gênero *Arthrocerus* A. Berger foi dada em 1993 no XV Congresso Internacional de Botânica, em Tóquio (Taylor e Zappi, 2004). É classificado na subtribo Trichocereinae (Tribo Cereeae; Subfamília Cactoideae, Cactaceae, sensu Nyffeler e Eggli, 2010; Romeiro-Brito *et al.*, 2023), sendo tradicionalmente considerado proximamente relacionado pela morfologia com os gêneros *Harrisia* e *Echinopsis* (Taylor e Zappi, 2004; Schlumpberger & Renner, 2012; Franck *et al.*, 2013). A circunscrição atual do gênero reconhece cinco espécies, mas a sobreposição da variação morfológica intra e interespecífica dificulta a determinação taxonômica de alguns espécimes (Gonzaga *et al.*, 2019; Taylor e Zappi, 2022). Dentre as principais características morfológicas do gênero *Arthrocerus* estão: raízes tuberosas ramificadas e com muitas nervuras; flores brancas, cremes ou rosadas, e com antese noturna (Taylor e Zappi, 2004); grão de pólen do tipo estenopalinoso, apresentando de três a seis colpos (Gonzaga *et al.*, 2019); frutos deiscentes ou indeiscentes, variando de globosos a piriformes e de verdes a vináceos (Gonzaga *et al.*, 2019). Segundo dados da União Internacional para Conservação da Natureza (IUCN), metade das espécies do gênero apresentam algum grau de ameaça de extinção; somente *Arthrocerus rondonianus* Backeberg & Voll e *A. spinosissimus* (Buining & Brederoo) F.Ritter apresentam menor preocupação (IUCN, 2022).

Ainda não existem hipóteses filogenéticas com uma amostragem compreensiva do gênero *Arthrocerus*. Entretanto, alguns estudos de grupos próximos, como da subtribo Cereinae e dos gêneros *Harrisia* e *Echinopsis* (Tabela S1), incluíram alguns representantes de *Arthrocerus* (Romeiro-Brito *et al.*, 2023; Franck *et al.*, 2013; Schlumpberger e Renner, 2012; Fantinati *et al.*, 2021), sugerindo distintas hipóteses sobre a relação de *Arthrocerus* e seu possível grupo irmão. A falta de resolução sistemática pode ser exemplificada com a instabilidade taxonômica do gênero *Arthrocerus*.

Algumas análises morfológicas propostas por Leuenberger (1976) e enfatizadas por Taylor e Zappi (2004) notaram diferenças pontuais quanto aos hábitos, morfologia do pólen e deiscência dos frutos entre *Echinopsis* e *Arthrocerus*. Ademais, algumas espécies de *Arthrocerus*, como por exemplo *Arthrocerus glaziovii* (*Leocereus glaziovii* Britton & Rose) e *Arthrocerus melanurus* (*Leocereus melanurus* Britton & Rose), já foram anteriormente classificadas no gênero de *Leocereus* Britton & Rose, um gênero monoespecífico circunscrito na subtribo

*Cereinae* (Fantinati *et al.*, 2021; Romeiro-Brito *et al.*, 2023). Essa classificação foi justificada devido a algumas características morfológicas compartilhadas com o gênero *Leocereus*, como por exemplo, o crescimento em formato colunar e pericarpelos com espinhos semelhantes a pelos (estrutura composta pela parte inferior da flor, onde o ovário está imerso), além de tubo floral pubescente (superfície com alta densidade de pelos curtos), estames dispostos em duas séries e antese geralmente noturna (Taylor e Zappi, 2004).

#### 1.4. Espécies do Gênero *Arthrocerus* e sua Distribuição

O gênero *Arthrocerus* é endêmico do Brasil e apresenta uma distribuição predominantemente associada a afloramentos rochosos das áreas de Campos Rupestres dos biomas Cerrado e Mata Atlântica nos estados de Minas Gerais, São Paulo e Mato Grosso do Sul (Taylor e Zappi, 2004). Ademais, apresenta uma distribuição disjunta (Figura 1), na qual *Arthrocerus spinosissimus* (Buining & Brederoo) F.Ritter/1979 (Figura 2A) é geograficamente isolada à oeste do resto da distribuição do gênero na Chapada dos Guimarães, Mato Grosso (Taylor e Zappi, 2004), enquanto as outras quatro espécies ocorrem em Campos Rupestres e áreas de vegetação aberta dos estados de Minas Gerais e São Paulo.

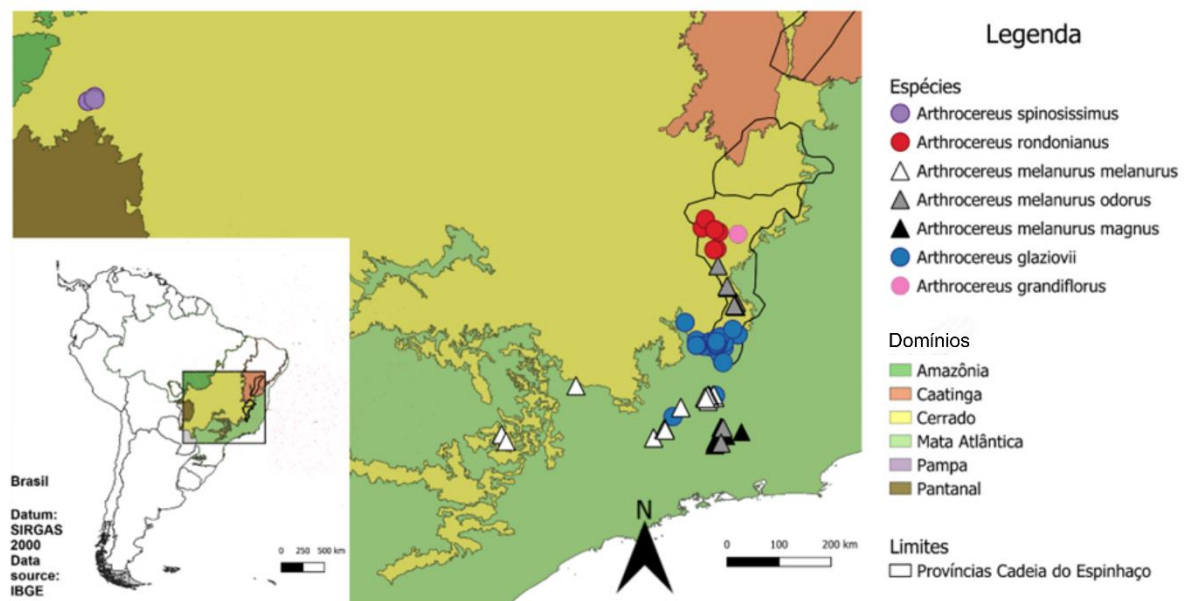


Figura 1. Mapa de distribuição das espécies do gênero *Arthrocerus*, mostrando o endemismo de espécies e subespécies no centro-oeste e sudeste brasileiro. Referências geográficas retiradas do site IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) e do banco de dados SIRGAS 2000 (Sistema de Referência Geocêntrico para as Américas).

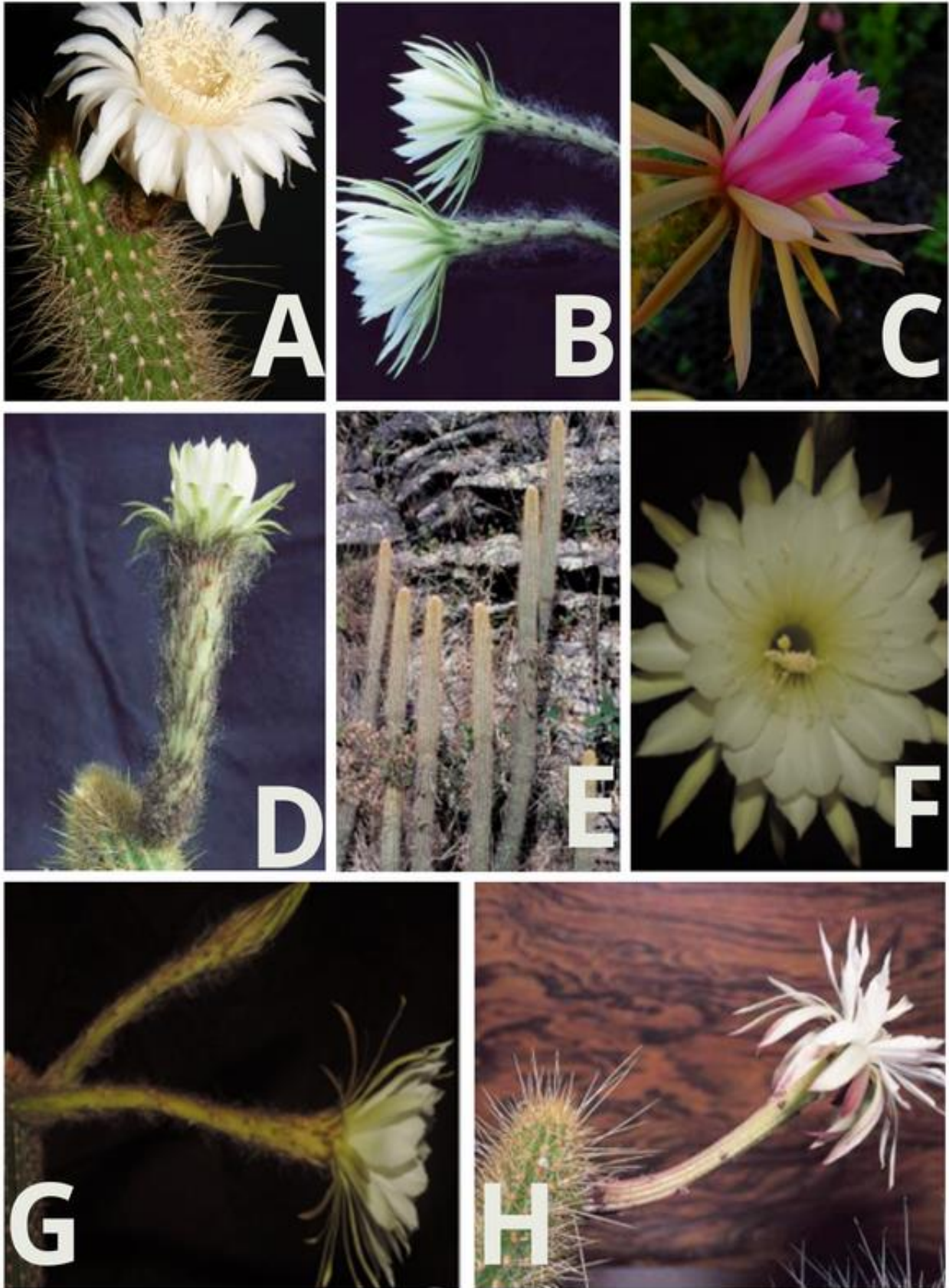


Figura 2. Prancha fotográfica da diversidade do gênero *Arthrocereus*. A: Representação da espécie *Arthrocereus spinosissimus* retirada do site Red List da IUCN em 2024, autor da imagem Pierre Braun. B: Representação da subespécie *Arthrocereus melanurus* subsp. *odorus*, retirada do livro "Cacti of Eastern Brazil" de N. P. Taylor e D. C. Zappi, 2004. Autor da imagem G. Charles em Minas Gerais. C:

Espécie *Arthrocereus rondonianus*, retirada do site Flora e Funga do Brasil, acervo do Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Autora da imagem Daniela Zappi em 29/01/2024. D: Representação da subespécie *Arthrocereus melanurus* subsp. *melanurus*, retirada do livro “Cacti of Eastern Brazil” de N. P. Taylor e D. C. Zappi, 2004. Autor da imagem G. Charles em Minas Gerais. E: Representação da subespécie *Arthrocereus melanurus* subsp. *magnus*, retirada do livro “Cacti of Eastern Brazil” de N. P. Taylor e D. C. Zappi, 2004. Autor da imagem G. Charles em Minas Gerais. F e G: Imagens da espécie *Arthrocereus grandiflorus*, retiradas do artigo “A giant among the giants: *Arthrocereus grandiflorus* (Cactaceae, Cactoideae), a new species from the Brazilian Cerrado” de 2021, autor das imagens D.R. Gonzaga. F representa o lado lateral da flor e G representa o lado frontal da flor. H: Representação da subespécie *Arthrocereus glaziovii*, retirada do livro “Cacti of Eastern Brazil” de N. P. Taylor e D. C. Zappi, 2004. Autor da imagem G. Charles em Minas Gerais.

*Arthrocereus grandiflorus* (Figura 2F e 2G) pode ser considerada como uma espécie microendêmica de acordo com Rapini *et al.* (2008) do Parque Nacional das Sempre Vivas (PNSV). Nesse mesmo Parque foi relatada por Backeberg & Voll (1943: 62) a presença da espécie *Arthrocereus rondonianus*, diferindo da primeira espécie pelo tamanho vegetativo, pela coloração dos espinhos e pelas flores com segmentos de perianto magenta. As duas subpopulações dessa estão localizadas em áreas de Campos Rupestres do domínio *Cerrado* no município de Diamantina, que está inserido na Serra do Espinhaço no Planalto de Diamantina. Entretanto, assim como demonstrado no estudo de Gonzaga *et al.* (2021), sua localização está próxima a plantações de eucalipto, o que traz uma grande vulnerabilidade para as subpopulações, além de estarem fora de áreas protegidas. Além disso, recentemente, essa forma da região de Diamantina-MG foi reconhecida como uma nova espécie (Gonzaga *et al.*, 2021).

*Arthrocereus rondonianus* (Figura 2C) é endêmica da área central de Minas Gerais, encontrada na Serra do Cabral, Conselheiro Mata e na vertente oeste da Serra do Espinhaço, centro de Minas Gerais. Essa espécie faz parte do campo rupestre do sudeste: entre rochas e em locais frondosos (com bastante vegetação ao entorno), (Taylor e Zappi, 2004).

A espécie *A. melanurus*, popularmente conhecida como sabugo-do-capeta, possui três subespécies reconhecidas sendo elas *Arthrocereus melanurus* subsp. *melanurus* (Figura 2D), localizada no Estado de Minas Gerais, *Arthrocereus melanurus* subsp. *magnus* (Figura 2E) presente nas Serras do Ibitipoca e Negra, no estado de Minas Gerais, *Arthrocereus melanurus* subsp. *odorus* (Figura 2B) encontrada em Diamantina e Serra do Cipó ambos em Minas Gerais (Taylor e Zappi, 2004).

*Arthrocerus glaziovii* (K. Schum.) N. P. Taylor & Zappi (Figura 2H) ocorre sobre cangas na região centro-sul de Minas Gerais, e *A. rondonianus* Backeb. & Voll ocorre na Serra do Cabral entre rochas sombreadas pela vegetação do entorno.

### 1.5. Hipóteses Prévias para o Gênero

Conhecer relações filogenéticas é o primeiro passo para conservação do gênero e utilizar dados moleculares em larga escala é de grande ajuda para esse fim (Romeiro-Brito *et al.*, 2022; Guerrero *et al.*, 2018; Fantinati *et al.*, 2021). Apesar das incertezas taxonômicas geradas pela grande variação morfológica intraespecífica em *Arthrocerus*, a qual dificulta delimitação das espécies, e da presença de espécies ameaçadas de extinção, nenhum estudo até o momento propôs uma hipótese sobre as relações filogenéticas entre as espécies do gênero. A investigação sobre as relações filogenéticas é de grande importância para subsidiar estratégias para a conservação desse grupo, bem como compreender a origem e diversidade de áreas abertas no Brasil, sobretudo a região dos Campos Rupestres.

Nesse cenário, o presente trabalho reconstruiu as relações filogenéticas entre as espécies de *Arthrocerus* utilizando dados genômicos obtidos com um painel de sondas que resgata cerca de 591 regiões nucleares a partir de uma biblioteca de captura de sequências gênicas utilizando sequenciamento de nova geração (Romeiro-Brito *et al.*, 2022). A partir da reconstrução filogenética, pretendemos (i) avaliar a consistência dos táxons (espécies e subespécies) com base nas relações filogenéticas, (ii) avaliar a hipótese da relação irmã entre *Echinopsis* e *Arthrocerus*, e (iii) avaliar as relações filogenéticas de *Arthrocerus* com os gêneros *Echinopsis* e *Harrisia* (Tabela 1).

Tabela 1. Hipóteses a serem testadas para o gênero *Arthrocerus*, seguindo informações presentes na literatura.

Hipótese	Premissa
Monofilia de <i>Arthrocerus</i>	Espécies do gênero são agrupadas em um único clado exclusivo.
Espécies e subespécies do gênero <i>Arthrocerus</i> são monofiléticas	Múltiplas amostras das mesmas espécies e respectivas subespécies são agrupadas em um único clado
<i>Harrisia</i> , <i>Echinopsis</i> e <i>Arthrocerus</i> compartilham um ancestral comum exclusivo (FRANCK <i>et al.</i> , 2013)	<i>Harrisia</i> , <i>Echinopsis</i> e <i>Arthrocerus</i> formam um grupo monofilético

## 2. OBJETIVOS

O presente projeto teve como objetivo principal propor uma hipótese das relações filogenéticas entre as espécies do gênero *Arthrocerus*, contribuindo para o entendimento da história evolutiva do gênero.

Para alcançar o objetivo geral, os seguintes objetivos específicos foram almeçados: (i) inferência das relações filogenéticas a partir de métodos coalescentes e concatenados (supermatriz); (ii) comparação dos agrupamentos filogenéticos com a taxonomia das espécies e subespécies do gênero.

## 3. METODOLOGIA

### 3.1. Amostragem e obtenção de dados

A amostragem do presente estudo consiste em 31 amostras da subtribo Trichocereinae (contendo 20 amostras do gênero *Arthrocerus* e 11 amostras de outros gêneros da subtribo Trichocereinae), três amostras da subtribo Cereinae, e uma amostra do gênero *Uebelmannia* Buining pertencente a Subtribo Uebelmanniinae (Romeiro-Brito *et al.*, 2023) (Tabela S2). Essa amostragem faz parte da coleção do Laboratório de Diversidade Genética e Evolução (LaGEvol) situado na Universidade Federal de São Carlos, campus Sorocaba.

Este projeto foi iniciado com as sequências brutas geradas por estudos anteriores (Romeiro-Brito *et al.*, 2022; Romeiro-Brito *et al.*, 2023). De forma breve, esses dados foram gerados a partir de DNA extraído utilizando um protocolo CTAB-

SORBITOL modificado de Inglis (Inglis *et al.*, 2018). Em seguida, as amostras de DNA foram sequenciadas na plataforma NextSeq 500 (Illumina), a partir de uma biblioteca de target sequence construída com o painel Cactaceae591 (Romeiro-Brito *et al.*, 2022), que inclui regiões alvo codificadoras, anônimas, e intrônicas do genoma nuclear e plastidial. A biblioteca foi construída e sequenciada pela empresa Rapid Genomics LLC.

### 3.2. Processamento dos dados de sequenciamento

Os dados brutos foram separados utilizando adaptadores, sequências curtas (< 60 pb) e sequências brutas de baixa qualidade (phred Q<20) foram removidos utilizando o programa fastp 0.23.3 (Chen *et al.*, 2018). Em seguida, a recuperação das regiões alvo foi realizada com o programa HybPiper v2.1.6 (Johnson *et al.*, 2016) utilizando como referência os 591 loci alvos citados em Romeiro-Brito *et al.* (2022). Nessa etapa, o Hybpiper reúne as sequências brutas em *contigs* dos genes ou outras regiões alvo do genoma, através do comando “*assembly*”, utilizando um arquivo de referência das regiões alvo. Utilizamos o comando “*retrieve\_sequences*” para recuperar o *supercontig*. Esse comando fez com que além de recuperarmos a sequência alvo também recuperamos o conjunto de dados adjacentes que foram gerados no sequenciamento. O nosso primeiro conjunto de dados, chamados de *supercontig*, são as regiões que incluem tanto os íntrons e éxons das regiões alvo, como também sequências não alvo adjacentes a essas regiões. O segundo tipo de dados foi formado apenas de regiões intrônicas e exônicas, as regiões *ontarget*. E por fim, o terceiro conjunto de dados contém apenas as regiões exônicas. Depois da etapa de recuperar as sequências utilizadas, foi realizado o alinhamento de cada gene utilizando o programa MAFFT v7 (Kato e Standley, 2013), com o comando -auto. Em seguida, esses alinhamentos passaram por um processo de filtragem através do trimAl (Capella-Gutiérrez *et al.*, 2009), com um parâmetro -gt 0.7. Esse parâmetro vai fazer com que as regiões mal alinhadas, com bastante indels sejam removidas das sequências. Posteriormente, foi feito o alinhamento das sequências, foi realizada outra filtragem de regiões com 95% ou mais de sítios nucleotídicos mal alinhados usando a ferramenta Spruceup (Borowiec, 2019) através da linguagem Python. Para isso, as amostras foram concatenadas em uma supermatrix em formato fasta, gerando também um arquivo de partição para a filtragem. O comando da ferramenta Spruceup irá ler essa supermatrix concatenada, descobrir as sequências espúrias e finalmente

remover 95% dessas regiões discrepantes. Para separar os locus novamente utilizou-se um comando Python para ler esse arquivo de partição como referência, para por fim realizar as inferências filogenéticas.

Os genes parálogos foram identificados nas três bases de dados através de uma metodologia aplicada pelo programa HybPiper v1.3.1 (Johnson *et al.*, 2016) utilizando o comando `paralog_investigator.py.`, seguindo o pipeline descrito por Romeiro-Brito *et. al.* (2022). De forma breve, este pipeline sugere o alinhamento entre os genes parálogos e os *contigs* (sequência contínua formada de regiões curtas e fragmentadas sobrepostas, Baker, 2012) de cada amostra. Depois desse processo, cada um dos genes que possuíam múltiplos contigs em mais de 10% das amostras foram inspecionados visualmente, identificados como parálogos quando alocados em clados diferentes na árvore de genes e excluídos (vide tabela S3, nos anexos). Ademais, o conjunto de locus parálogos para a tribo Cereeae no trabalho de Romeiro-Brito *et. al.* (2022) também foram removidos. As estimativas de diversidade genética foram obtidas através do AMAS (Borowiec, 2016).

### 3.3 Análises filogenéticas

Na etapa de inferência filogenética utilizamos duas abordagens distintas, a concatenada e a coalescente. A árvore sumarizada de espécies, ou árvore coalescente permite agregar as diferentes relações recuperadas entre as árvores de genes (Degnan e Rosenberg, 2009). Por outro lado, a árvore concatenada irá combinar toda a variação encontrada nas regiões utilizadas em um 'super gene', e a partir dessa união gera-se uma árvore de supermatriz (Young e Gillung, 2019). Uma desvantagem se compararmos esses dois modos de análise é que no caso da árvore concatenada, ela não permitiu contar de maneira profunda a história evolutiva de cada nó (Degnan e Rosenberg, 2009, Young e Gillung, 2019). Posteriormente, as árvores de máxima verossimilhança foram inferidas para cada locus através do programa IQ-TREE v.2 (Minh *et al.*, 2020) com 5000 replicatas *bootstrap ultrarrápido* (Hoang *et al.*, 2018), utilizando um método concatenado. As árvores de genes estimadas foram utilizadas como dados de entrada para estimar a árvore de espécies usando o programa ASTRAL-III (Zhang, Sayyari e Mirarab, 2017), através da abordagem filogenética coalescente por método sumário. Para essa análise, o suporte dos nós foi estimado através da probabilidade posterior local (LPP), com base na frequência de

todas as árvores de genes obtidas A edição de todas as árvores foi realizada através do programa FigTree v1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>) e as filogenias geradas foram comparadas entre si. A Figura 3 mostra o fluxo de passos realizados na filtragem e estimativa das árvores filogenéticas.

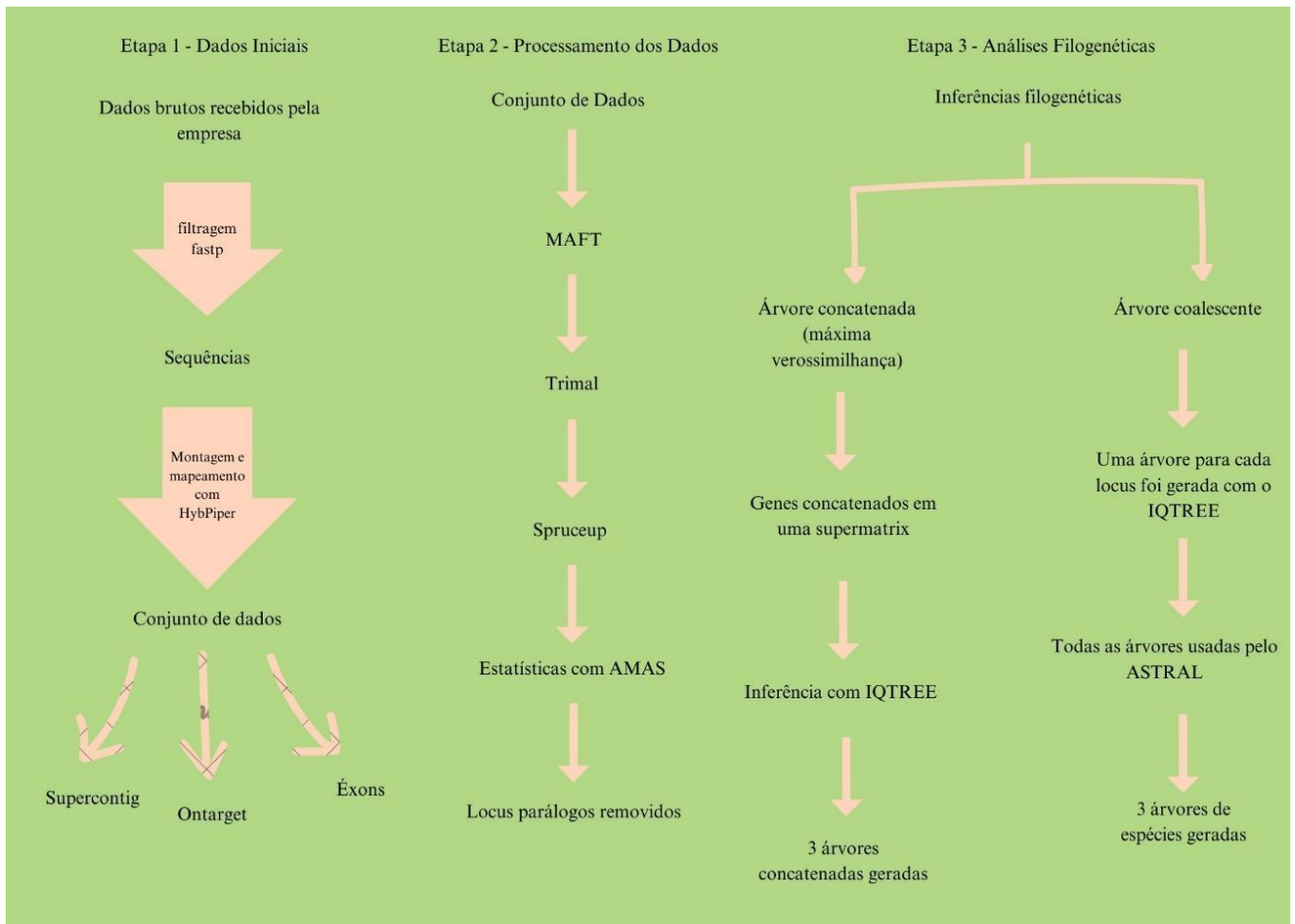


Figura 3. Fluxograma informativo de todas as etapas utilizadas nas etapas de filtragem dos dados e análises filogenéticas.

#### 4. RESULTADOS

Os conjuntos de dados variaram em número total de pares de bases, bem como em número de sítios parcimoniosamente informativos (PIS, Tabela 2). O menor número de PIS foi observado na base de dados apenas com éxons, seguido pelas bases *ontarget* e *supercontig*. No total, foram inferidas seis árvores filogenéticas, utilizando duas abordagens diferentes, a coalescente e concatenada. As árvores inferidas com os diferentes conjuntos de dados, porém com a mesma abordagem

(coalescente), recuperaram topologias diferentes, entretanto, os valores de suporte dos nós se mantiveram altos na maioria dos casos (Figuras 4, 5 e 6).

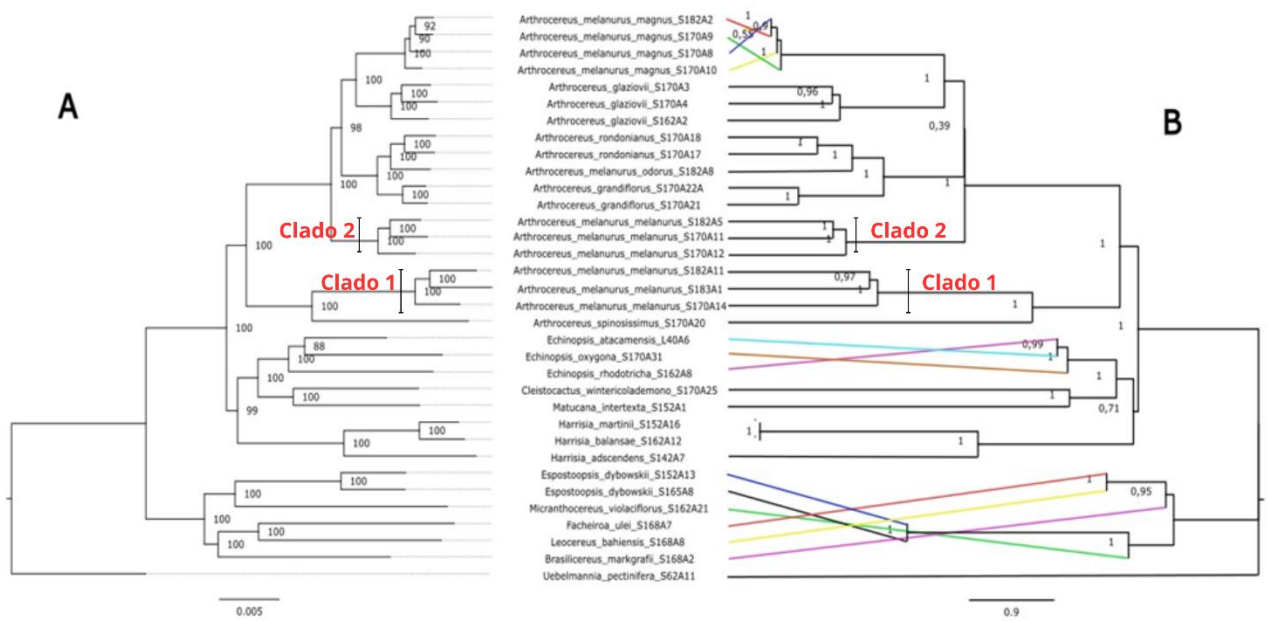


Figura 4. Árvores filogenéticas concatenada (A) e coalescente (B) inferidas a partir do conjunto de dados *supercontig*. Traços coloridos indicam um comparativo das localizações das espécies na árvore. Números apresentados na figura, na intersecção de dois táxons indica os valores de suporte da árvore.

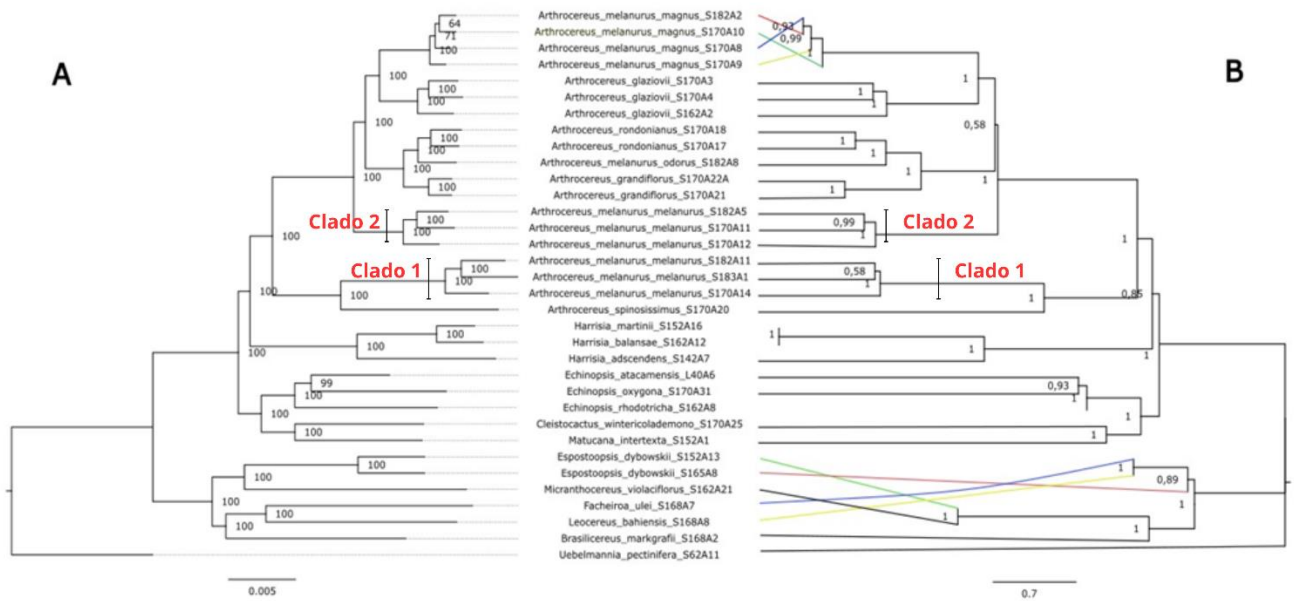


Figura 5. Árvores filogenéticas concatenada (A) e coalescente (B) inferidas a partir do conjunto de dados *ontarget* (inclui regiões de éxons, íntrons e regiões intergênicas/anônimas). Traços coloridos

indicam um comparativo das localizações das espécies na árvore. Números apresentados na figura, na intersecção de dois táxons indica os valores de suporte da árvore.

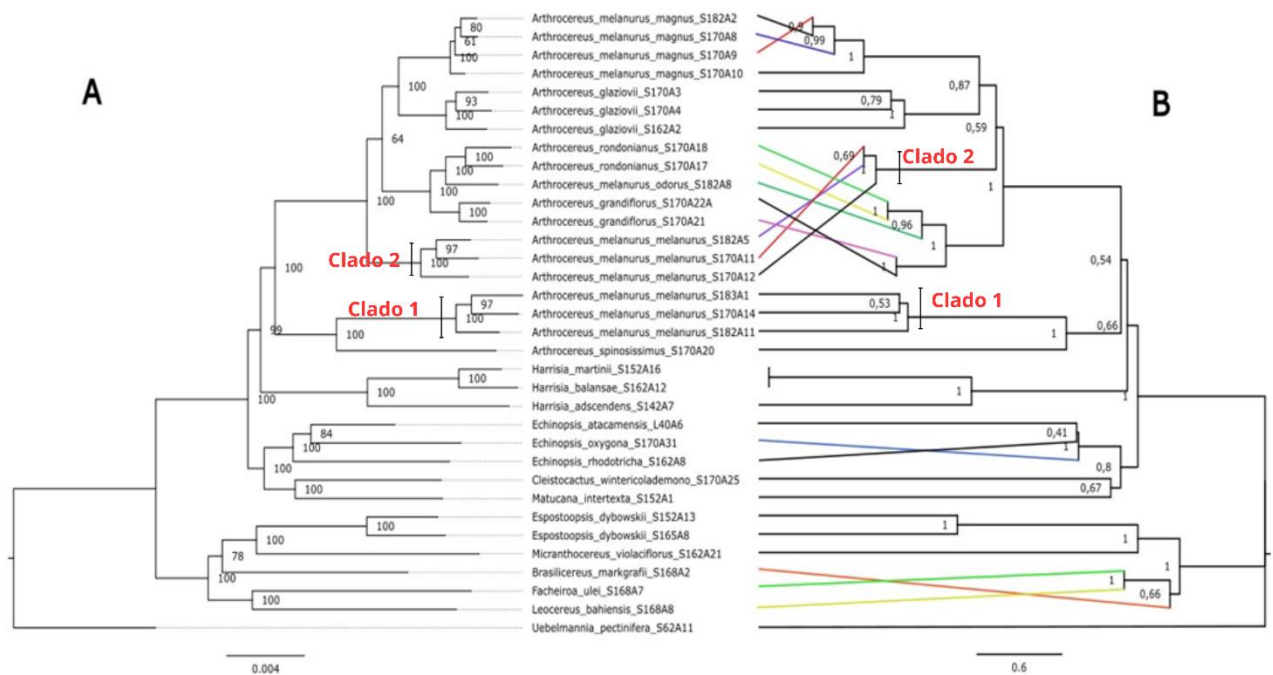


Figura 6. Árvores filogenéticas concatenada (A) e coalescente (B) inferidas a partir do conjunto de dados exônicos. Traços coloridos indicam um comparativo das localizações das espécies na árvore. Números apresentados na figura, na intersecção de dois táxons indica os valores de suporte da árvore.

Tabela 2. Dados descritivos de tamanho de cada conjunto de dados, porcentagem de variação e número de Sítios Parcimoniosamente Informativos (PIS).

Conjunto de Dados	Nº de Pares de Base	Porcentagem de Pares de Base Variáveis	PIS
Éxons	120019	0.124	6080
Regiões <i>Ontarget</i>	663609	0.159	44606
Regiões <i>Supercontig</i>	1164925	0.176	86491

*Arthrocerus* foi recuperado como um gênero monofilético com elevado suporte em todas as árvores filogenéticas, independente do conjunto de dados ou método utilizados (coalescente e método concatenado). O grupo *Harrisia* + *Arthrocerus* + *Echinopsis* não foi recuperado, pois o gênero *Echinopsis* foi agrupado em outro clado com *Cleistocactus* e *Matucana*, também nas duas abordagens. A espécie do gênero *Leocereus* foi posicionada distante de *Arthrocerus*, assim como os gêneros *Facheiroa*, *Brasilicereus*, *Espostopsis*, *Micranthocereus* da subtribo Cereinae e *Uebelmania*. Considerando as relações interespecíficas em *Arthrocerus*, as árvores estimadas com diferentes conjuntos de dados e métodos de inferência (concatenado vs. coalescente) tiveram variação em suas topologias. Uma dessas incongruências envolveu a composição do clado irmão de *Arthrocerus*. Usando os conjuntos de dados éxons e *ontarget* o gênero *Harrisia* é recuperado como irmão de *Arthrocerus* (Figs. 4 e 5), enquanto que com os dados de *supercontig* o clado irmão de *Arthrocerus* é composto por *Harrisia* + *Echinopsis* + *Cleistocactus* + *Matucana* (Figura 6), no método concatenado. Outra incongruência envolveu o posicionamento do clado agrupando três amostras de *Arthrocerus melanurus* subsp. *melanurus* (S170A12, S170A11, S182A5), Clado 2 para a distribuição da Figura 7. Para o método de máxima verossimilhança as três árvores dos três conjuntos de dados foi o mesmo, onde esse agrupamento é grupo irmão de *A. grandiflorus* + *A. melanurus* subsp. *odorus* + *A. rondonianus* + *A. glaziovii* + *A. melanurus* subsp. *magnus* (Figs. 4A, 5A e 6A), assim como para os conjuntos de dados *supercontig* e *ontarget* (Figs. 5B e 6B). Enquanto que para os dados de éxons, esse agrupamento é irmão do clado reunindo *A. glaziovii* + *A. melanurus* subsp. *magnus* (Fig, 6B). Algumas relações foram discordantes com a circunscrição taxonômica de algumas espécies e subespécies dentro do gênero. A espécie *A. melanurus* foi recuperada como parafilética em todas as árvores. Enquanto alguns representantes desse táxon foram agrupados com outras espécies e subespécies de *Arthrocerus* (*A. melanurus* subsp. *magnus*, *A. glaziovii*, *A. rondonianus*, *A. melanurus* subsp. *odorus* e *A. grandiflorus*), um segundo grupo de representantes foi recuperado como grupo irmão de *A. spinosissimus*, Clado 1 de *A. melanurus* subsp. *melanurus* para a distribuição na Figura 7. Os táxons recuperados como monofiléticos do gênero foram *A. glaziovii*, *A. rondonianus*, *A. grandiflorus* e *A. melanurus* subsp. *magnus*, apresentando um elevado suporte em todas as árvores.

Ademais, outro resultado que chamou atenção foi o nó que engloba os táxons *A. melanurus* subsp. *magnus*, *A. glaziovii*, *A. rondonianus*, *A. melanurus* subsp. *odorus* e *A. grandiflorus*, o qual apresentou baixo suporte tanto para árvores concatenadas quanto para as coalescentes.

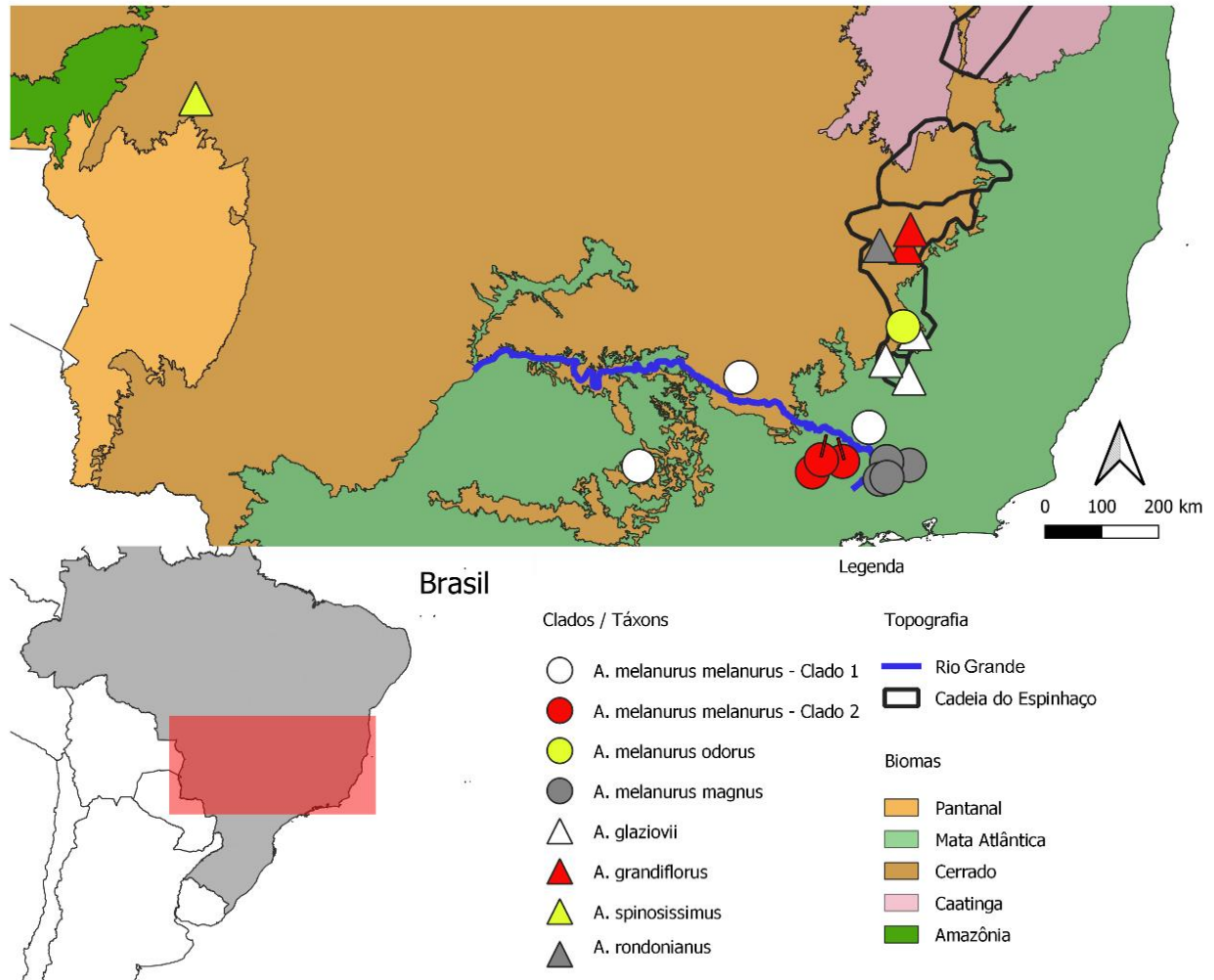


Figura 7. Mapa de distribuição de todos os cladogramas do gênero *Arthrocareus*. Referências geográficas retiradas do site IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística).

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1. Conjunto de Dados e a Topologia Final

O conjunto de sondas Cactaceae591 visa regiões ortólogas não codificantes e codificantes, nucleares em sua maior parte, que pode resolver relações profundas e rasas dentro de Cactaceae (Romeiro-Brito *et al.*, 2022), como foi o caso deste estudo. Com o sequenciamento do genoma e do transcriptoma de vários grupos dentro de

Cactaceae foi possível o desenvolvimento de uma técnica de sequenciamento por captura de hibridização, permitindo a resolução de relações em táxons de diversificação rápida e recente. Neste estudo, os dois tipos de árvores, de espécies e concatenadas, forneceram resultados importantes para o entendimento das relações filogenéticas entre táxons classificados como espécies e subespécies, em *Arthrocerus*.

As principais diferenças entre os resultados de topologia podem ser decorrentes das diferentes abordagens filogenéticas (coalescente e concatenada), como também dos diferentes tipos de dados utilizados. Os conjuntos de dados envolvem diferenças na taxa de evolução, pois a taxa de substituição e a restrição seletiva para cada região gênica são distintas. Um exemplo disso é que as sequências nucleotídicas dos éxons são importantes para resolver relações filogenéticas mais profundas dentro do gênero *Arthrocerus*, pois há uma maior restrição da seleção nessas sequências, sendo esperado que a taxa de substituição nos éxons seja mais lenta que em sequências não codificadoras (Edwards et al. 2016). Por outro lado, as sequências dos íntrons e das regiões flanqueadoras potencialmente podem resolver melhor as relações filogenéticas que sofreram com radiação rápida (Larridon et al., 2020), dado que a restrição seletiva sobre elas é menor (Villaverde et al., 2018, Sanderson et al., 2020, Peakall et al., 2021).

Existe atualmente uma discussão acerca do melhor método a ser utilizado na inferência de árvores filogenéticas (Edwards et al. 2016; Scornavacca e Galtier 2017; Jiang, Edwards, Liu; 2020). No método de concatenação é assumido que a história evolutiva é a mesma para todos os genes de uma árvore, simplificando os processos biológicos e eventos que podem ter ocorrido, como hibridização, classificação de linhagem incompleta (ILS) e recombinação (Maddison, 1997; Edwards, 2009; Edwards et al. 2016). Em outra perspectiva, o método coalescente traz uma flexibilidade maior para a inferência filogenética, considerando a heterogeneidade e todas as diferenças entre as árvores de espécies e genética (Edwards, 2009; Edwards et al. 2016). Nesse sentido, foi perceptível a diferença tanto de suporte quanto comprimento de ramos por causa de todas as distinções de métodos e dados supracitadas.

## 5.2. Hipóteses 1 e 2 - *Arthrocerus* como um Agrupamento Monofilético

*Arthrocerus* foi recuperado como um gênero monofilético com máximo suporte em todas as árvores filogenéticas, exceto na árvore de genes inferida apenas com sequências dos éxons (Tabela ). A espécie *A. melanurus* foi recuperada como um táxon polifilético, com seus representantes agrupados com representantes de outros táxons em dois clados distintos. Os representantes da subespécie *A. melanurus* subsp. *magnus* foram agrupados em um clado irmão de *A. glaziovii*, indicando a monofilia desses táxons e uma distinção filogenética suficiente de *A. melanurus* subsp. *magnus* para ser elevada a nível de espécie.

Tabela 3. Respostas das hipóteses testadas para o gênero *Arthrocerus*, de acordo com os resultados encontrados.

Hipótese	Premissa	Aceita
Monofilia de <i>Arthrocerus</i>	Espécies do gênero são agrupadas em um único clado exclusivo.	Sim.
Espécies e subespécies do gênero <i>Arthrocerus</i> são monofiléticas	Múltiplas amostras das mesmas espécies e respectivas subespécies são agrupadas em um único clado	Não.
<i>Harrisia</i> , <i>Echinopsis</i> e <i>Arthrocerus</i> compartilham um ancestral comum exclusivo (FRANCK <i>et al.</i> , 2013)	<i>Harrisia</i> , <i>Echinopsis</i> e <i>Arthrocerus</i> formam um grupo monofilético	Não.

Os dois agrupamentos de *A. melanurus* subsp. *melanurus* contidos em todos os resultados das árvores podem ser explicadas pelo posicionamento geográfico das populações. Estão geograficamente próximas as amostras S170A12 (Itutinga, MG, Brasil), S170A11 (Cambuquira, MG, Brasil) e S182A5 (São Thomé das Letras, MG, Brasil), que formam o Clado 2 da subespécie *Arthrocerus melanurus* subsp. *melanurus*. O outro agrupamento possui amostras distantes entre si. Ambos os agrupamentos estão geograficamente separados pelo Rio Grande, uma possível barreira geográfica (Figura 7). Essa barreira pode ter auxiliado na fragmentação da população ancestral, diminuindo a troca genética entre os indivíduos de *A. melanurus* subsp. *melanurus* (Khan *et al.*, 2017). Entretanto, como demonstrado no trabalho de Menezes *et al.* (2016) o efeito dos polinizadores tem um importante papel a

desempenhar no fluxo gênico entre as populações. A abrangência do território e o tipo de hábito de cada polinizador determina se uma barreira hidrográfica entre uma população e outra seria um desafio ao fluxo gênico (Silveira *et al.*, 2016, Silveira *et al.*, 2021). Com relação aos cactos dos Campos Rupestres, animais como morcegos, alguns passeriformes e grandes abelhas são os principais polinizadores de cactos, já que possuem uma ampla área territorial de forrageamento e alcançam as longas distâncias entre uma população e outra (Silveira *et al.*, 2016, Silveira *et al.*, 2021). Dessa maneira, para ser comprovado de fato que uma barreira geográfica tem influência ou não em determinada população devem ser determinados quais seriam os polinizadores, seus hábitos e sua abrangência territorial (Menezes *et al.*, 2016). Apesar da disposição dos clados, ainda se fazem necessários mais estudos para entender a relação entre os polinizadores do gênero *Arthrocereus* com o fluxo gênico da subespécie *A. melanurus* subsp. *melanurus*.

Além de *A. melanurus* subsp. *magnus* e *A. glaziovii*, os táxons *A. rondonianus* e *A. grandiflorus* também foram recuperados como monofiléticos em todas as árvores filogenéticas. Embora tenha sido descrito recentemente com base em análises macro e micromorfológicas de grãos de pólen (Gonzaga *et al.*, 2021), *A. grandiflorus* foi considerado sinonímia de *A. melanurus* subsp. *odorus* por Taylor *et al.* (2022), pois para esses últimos autores a presença de estames divididos é uma característica variável para as duas espécies, o que não influencia na diferenciação de *A. melanurus* subsp. *odorus* e *A. grandiflorus*. Esses resultados sugerem a necessidade de estudos futuros visando uma revisão das circunscrições taxonômicas propostas para o grupo. O clado que agrupa os representantes dos táxons *A. melanurus magnus*, *A. glaziovii*, *A. rondonianus*, *A. melanurus* subsp. *odorus* e *A. grandiflorus* apresentou baixo suporte na árvore concatenada e coalescente de éxons (Figura 6). Existe uma dificuldade em resolver relações filogenéticas entre táxons que divergiram de forma rápida e recente (Whitfield e Lockhart, 2007; Arakaki *et al.*, 2011; Franco *et al.*, 2017). A diversificação rápida resulta em curtas distâncias entre nós na árvore filogenética, dificultando a resolução das relações nesses nós e gerando baixo suporte nas inferências. (Guerrero *et al.*, 2018). Nesse cenário, o baixo suporte pode ser gerado por fenômenos naturais como a homplasia, sorteamento incompleto de linhagem (ILS) e eventos de hibridização (Copetti *et al.*, 2017; Moore *et al.*, 2017), como já mencionado na seção anterior. O resultado de nós curtos e de baixo suporte se

mostrou mais visível principalmente nas árvores coalescentes (presente nas Figs. 5B, 5B e 6B).

### 5.3. Hipótese 3 - Relações entre Gêneros

O agrupamento de *Arthrocerus* com o gênero *Harrisia* foi instável para o método coalescente na árvore de éxons (Figura 6B), enquanto que para a árvore concatenada essa relação apresentou um suporte de 99 (Figura 6A). A relação de irmandade entre *Arthrocerus* e *Harrisia* foi recuperado consistentemente nas árvores de dados *ontarget* (Figura 6) e também na base de dados *supercontig*, onde o clado *Arthrocerus* faz parte do clado reunindo *Harrisia*, *Echinopsis*, *Cleistocactus* e *Matucana* representado na Figura 4. Estudos anteriores que abordaram um pouco das relações filogenéticas com *Arthrocerus* fornecem informações sobre as relações com outros gêneros e seu estado dentro da subtribo Trichocereinae. Em ambos os estudos de Franck *et al.* (2013) e Schlumpberger e Renner (2012) as análises foram feitas utilizando apenas dados de DNA plastidial, agrupando *Arthrocerus* com outros gêneros de Trichocereinae, demonstrando muito mais a posição do clado da subtribo do que as relações entre os gêneros. Essa diferença de resultados com o presente trabalho pode ter ocorrido devido ao tipo de dados utilizados. Dessa maneira, se o conjunto de dados conter cópias de genes parálogos, a história de duplicação de genes será atendida de maneira parcial, trazendo uma incongruência (Wang, Li e Chen, 2014). Por esse motivo, neste trabalho foram utilizados os dois tipos de marcadores moleculares.

Por outro lado, em um estudo que também utilizou dados genômicos nucleares, Romeiro-Brito *et al.* (2023) estabeleceu em seu estudo um panorama geral da tribo Cereeae. Esse estudo trouxe dois resultados para as relações de *Arthrocerus* com *Harrisia*, o primeiro mostrou *Arthrocerus* em um clado irmão com *Harrisia*, de baixo suporte na árvore coalescente inferida com os dados Angiosperm353, enquanto o segundo trouxe *Arthrocerus* em um clado irmão com outros gêneros de Trichocereinae, seguindo dados de Cactaceae591. O estudo de Romeiro-Brito (2023) contestou os resultados de dados plastidiais quanto a relação comumente consolidada de que o gênero *Harrisia* está de fato relacionado ao clado *Cleistocactus* (Franck *et al.*, 2013) e ao gênero *Echinopsis* (Schlumpberger e Renner, 2012), demonstrando uma maior proximidade de *Harrisia* a *Reicheocactus* e *Arthrocerus*,

abrindo uma nova possibilidade de elucidar essas relações dentro de Trichocereinae (Romeiro-Brito et al., 2023), assim como demonstrado neste estudo.

## 6. CONCLUSÃO

Neste trabalho foram inferidas pela primeira vez as relações filogenéticas para o gênero *Arthrocereus*. As relações, no geral, foram altamente suportadas. Seguindo as hipóteses previamente estabelecidas, a primeira hipótese foi confirmada para a monofilia do gênero *Arthrocereus*. Entretanto, a segunda hipótese foi refutada, tendo em vista que a relação entre as espécies e subespécies não foram completamente resolvidas. Ademais, os resultados suportam a classificação a nível de espécie de *A. grandiflorus*, assim como a possível elevação de *A. melanurus* subsp. *magnus* e *A. melanurus* subsp. *odorus* a nível de espécie. Para a terceira hipótese, também refutada, ainda faltam estudos mais aprofundados que elucidem as relações entre os gêneros *Arthrocereus*, *Harrisia* e *Echinopsis*. Com este trabalho foi possível obter uma nova perspectiva sobre as relações filogenéticas do gênero *Arthrocereus*, estabelecendo um ponto de partida para estudos futuros no ramo da conservação e filogenia. O presente estudo possibilitará um melhor conhecimento da diversidade taxonômica de *Arthrocereus* e poderá subsidiar planos de preservação de espécies endêmicas.

## 7. REFERÊNCIAS

- Anderson, E.F. 2001. The cactus family. **Timber Press**. Portland, Oxford.
- Arakaki, M.; Christin, P.-A.; Nyffeler, R.; Lendel, A.; Eggli, U.; Ogburn, R.M.; Spriggs, E.; Moore, M.J.; Edwards, E.J. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**. 108, 8379–8384.
- Baker, M. 2012. *De novo* genome assembly: what every biologist should know. **Nat Methods**. 9, 333–337. <https://doi.org/10.1038/nmeth.1935>.
- Baker, W. J. et al. 2021. Exploring Angiosperms353: an open, community toolkit for collaborative phylogenomic research on flowering plants. **Am. J. Bot.** 108, 1059–1065.

- Barthlott, W. et al. 2015. *Biogeography and biodiversity of cacti*. **Schumannia** 7.
- Borowiec, M.I. 2016. AMAS: A fast tool for alignment manipulation and computing of summary statistics. *PeerJ* 4: e1660–e1973. doi:10.7717/peerj.1660.
- \_\_\_\_\_. 2019. Spruceup: fast and flexible identification, visualization, and removal of outliers from large multiple sequence alignments. *Journal of Open Source Software*, 4(42), 1635, <https://doi.org/10.21105/joss.01635>
- Braun, P.;Machado, M.; Taylor, N.P. 2017. *Arthrocreus spinosissimus* (amended version of 2013 assessment). **The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T151916A121449556**. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T151916A121449556.en>. Accessed on 13 July 2022.
- Calvente, A., Moraes, E. M., Lavor, P., Bonatelli, I. A. S, Nacaguma, P., Versieux, L. M., Taylor, N. P., Zappi, D. C. 2017. Phylogenetic analyses of Pilosocereus (Cactaceae) inferred from plastid and nuclear sequences. **Botanical Journal of the Linnean Society** 183: 25 -38.
- Capella-Gutiérrez S, Silla-Martínez Jm, Gabaldón T. 2009. trimAl: a tool for automated alignment trimming in large-scale phylogenetic analyses. *Bioinformatics* 25: 1972–1973.doi:10.1093/bioinformatics/btp348.
- Chen, S., Zhou, Y., Chen, Y., Gu, J. 2018. Fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. *Bioinformatics* 34, i884–i890.
- Copetti, D.; Búrquez, A.; Bustamante, E.; Charboneau, J.L.M.; Childs, K.; Eguiarte, L.E.; Lee, S.; Liu, T.L.; McMahon, M.M.; Whiteman, N.; et al. 2017. Extensive gene tree discordance and hemiplasy shaped the genomes of North American columnar cacti. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**. 114, 12003–12008.
- Degnan, James H.; Rosenberg, Noah A. 2009. Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent. **Trends In Ecology & Evolution**, [S.L.], v. 24, n. 6, p. 332-340. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.009>.

- Edwards, S. V. 2009. Is a new and general theory of molecular systematics emerging? **Evolution**. 63: 1–19.
- \_\_\_\_\_; Xi, A.; Janke, B. C.; Faircloth, J. E.; McCormack, T. C.; Glenn, B.; Zhong; et al. 2016. Implementing and testing the multispecies coalescent model: a valuable paradigm for phylogenomics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 94: 447–462.
- Fantinati, M. R.; Soffiatti, P.; Calvente, A. 2021. A New Phylogenetic Hypothesis for Cereinae (Cactaceae) Points to a Monophyletic Subtribe. **Systematic Botany**, [S.L.], v. 46, n. 3, p. 689-699, 25 out. 2021. American Society of Plant Taxonomists. <http://dx.doi.org/10.1600/036364421x16312068417020>.
- Ferri, M.G. 1980. *Vegetação brasileira*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Franck, A. R.; Cochrane, B. J.; Garey, J. R. 2013. Phylogeny, Biogeography, and Infrageneric Classification of *Harrisia* (Cactaceae). **Systematic Botany**, [S.L.], v. 38, n. 1, p. 210-223. American Society of Plant Taxonomists. <http://dx.doi.org/10.1600/036364413x662105>.
- Franco, F. F.; Silva, G. A. R.; Moraes, E. M.; Taylor, N.; Zappi, D. C.; Jojima, C. L.; Machado, M. C. 2017. Plio-Pleistocene diversification of *Cereus* (Cactaceae, Cereeae) and closely allied genera. **Botanical Journal Of The Linnean Society**, [S.L.], v. 183, n. 2, p. 199-210. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/botlinnean/bow010>.
- GBIF.org**. 2022. Occurrence search. Available from: [Occurrence search \(gbif.org\)](https://www.gbif.org/occurrence/search). Acesso em 03 de outubro de 2022.
- Giulietti, A.M., Pirani, J.R., Harley, R.M. 1997. Espinhaço Range region, eastern Brazil. *In* *Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation* (S.D. Davis, V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & A.C. Hamilton, eds.). Information Press, Oxford, v.3, p.397-404.
- Gonzaga, D. R.; Fernandez, E. P.; Moraes, L.; Menini Neto, L.; Peixoto, A. L. 2021. A giant among the giants: *Arthrocereus grandiflorus* (cactaceae, cactoideae), a

new species from the Brazilian cerrado. **Phytotaxa**, [S.L.], v. 510, n. 2, p. 179-186. Magnolia Press. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.510.2.7>.

\_\_\_\_\_; Souza, M. A. De; Menini Neto, L.; Peixoto, A. L.; Mendonça, C. B. F.; Gonçalves-Esteves, V. 2019. The systematic value of pollen morphology in *Arthrocerus* A. Berger (Cactaceae, Cactoideae). **Review Of Palaeobotany And Palynology**, [S.L.], v. 269, p. 33-41. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.revpalbo.2019.06.009>.

Guerrero, P. C.; Majure, L. C.; Cornejo-Romero, A.; Hernández-Hernández, T. 2018. Phylogenetic Relationships and Evolutionary Trends in the Cactus Family. **Journal Of Heredity**, [S.L.], v. 110, n. 1, p. 4-21. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/jhered/esy064>.

Hernandez-Hernandez, T.; Hernandez, H. M.; De-Nova, J. A.; Puente, R.; Eguiarte, L. E.; Magallon, S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). **American Journal Of Botany**, [S.L.], v. 98, n. 1, p. 44-61. Wiley. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.1000129>.

Hoang Dt, Chernomor O, Von Haeseler A, Minh Bq, Vinh Ls. 2018. UFBoot2: improving the ultrafast bootstrap approximation. **Molecular Biology and Evolution**. 35: 518–522. doi:10.1093/molbev/msx281.

Hopper, S.D. 2009. Teoria OCBIL: rumo a uma compreensão integrada da evolução, ecologia e conservação da biodiversidade em paisagens antigas, climaticamente protegidas e inférteis. **Planta e Solo**. 322: 49–86.

Hunt, D. 2016. CITES Cactaceae Checklist. 3. ed. **England: Royal Botanic Gardens Kew**. 175 p.

\_\_\_\_\_; N. P. Taylor. 1990. **The genera of Cactaceae - Progress Toward Consensus**. *Bradleya* 8:85-107.

\_\_\_\_\_; Taylor, N.P., Charles, G. 2006. **The New Cactus Lexicon**. 2 vols. DH Books, Milborne Port. 900p.

- IBGE – INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA.** Downloads. Rio de Janeiro: IBGE, 2017. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/estatisticas/downloads-estatisticas.html>. Acesso em: 24 ago. 2024.
- Inglis P. W., Pappas M. D. C. R., Resende L. V., Grattapaglia D. 2018. Fast and inexpensive protocols for consistent extraction of high quality DNA and RNA from challenging plant and fungal samples for high-throughput SNP genotyping and sequencing applications. **PLoS ONE** 13(10): e0206085. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206085>.
- IUCN. 2022. **THE IUCN Red List of Threatened Species.** Version 2022-1. <<https://iucnredlist.org>>. Acesso em 03 de março de 2022.
- Jiang, X., Edwards, S. V., Liu L. 2020. The Multispecies Coalescent Model Outperforms Concatenation Across Diverse Phylogenomic Data Sets. **Syst Biol.** 1;69(4):795-812. doi: 10.1093/sysbio/syaa008. PMID: 32011711; PMCID: PMC7302055.
- Johnson, J., Alahi, A., & Fei-Fei, L. 2016. Perceptual Losses for Real-Time Style Transfer and Super-Resolution. **Lecture Notes in Computer Science.** 694–711. doi:10.1007/978-3-319-46475-6\_43.
- Kapli, P., Yang, Z., Telford, M. J. 2020. Phylogenetic tree building in the genomic age. **Nat Rev Genet.** 21, 428–444. <https://doi.org/10.1038/s41576-020-0233-0>
- Katoh, K.; Standley, D.M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. **Molecular Biology and Evolution.** 30: 772–780. doi:10.1093/molbev/mst010.
- Khan, G.; Godoy, M. O.; Franco, F. F.; Perez, M. F.; Taylor, N. P.; Zappi, D. C.; Machado, M. C.; Moraes, E. M. 2017. Extreme population subdivision or cryptic speciation in the cactus *Pilosocereus jauruensis*? A taxonomic challenge posed by a naturally fragmented system. **Systematics And Biodiversity**, [S.L.], v. 16, n. 2, p. 188-199. Informa UK Limited. <http://dx.doi.org/10.1080/14772000.2017.1359215>.

- Korotkova, N., et al. 2021. "Cactaceae at Caryophyllales.org – a dynamic online species-level taxonomic backbone for the family". **Willdenowia**. vol. 51, nº 2. *DOI.org (Crossref)*, <https://doi.org/10.3372/wi.51.51208>.
- Larridon, I.; Villaverde, T.; Zuntini, A.R.; Pokorny, L.; Brewer, G.E.; Epiawalage, N.; Fairlie, I.; Hahn, M.; Kim, J.; Maguilla, E.; et al. 2020. Tackling rapid radiations with targeted sequencing. **Front. Plant Sci.** 10, 1655.
- Leuenberger, B. E. 1976. Die Pollenmorphologie der Cactaceae und ihre Bedeutung für die Systematik. **Diss. Bot.** 31: 1–321.
- Liu, L., Wu, S. & Yu, L. 2015. Coalescent methods for estimating species trees from phylogenomic data. **Journal of Systematics and Evolution.** 53, 380–390.
- Maddison, W.P. 1997. Gene trees in species trees. **Syst. Biol.** 46, 523–536.
- Magalhães, G. M. 1966. Sobre os cerrados de Minas Gerais. **Anais da Acad. Brasileira Ciências**, Rio de Janeiro, V.38, p. 59 - 70.
- Menezes, M. O.; Zappi, D. C.; Moraes, E. M.; Franco, F. F.; Taylor, N. P.; Costa, I. R.; Loiola, M. I. 2016. Pleistocene radiation of coastal species of *Pilosocereus* (Cactaceae) in eastern Brazil. **Journal of Arid Environments.** 135, 22-32.
- Minh, B. Q.; Schmidt, H.A.; Chernomor, O.; et al. 2020. IQ-TREE 2: new models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. **Molecular Biology and Evolution.** 37: 1530–1534. doi:10.1093/molbev/msaa015.
- Moore, A.J.; de Vos, J.M.; Hancock, L.P.; Goolsby, E.; Edwards, E.J. 2017. Targeted Enrichment of Large Gene Families for Phylogenetic Inference: Phylogeny and Molecular Evolution of Photosynthesis Genes in the Portulugo Clade (Caryophyllales). **Syst. Biol.** 67, 367–383.
- Nyffeler, R; Egli, U. 2010. A farewell to dated ideas and concepts: molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. **Schumannia.** 6:109-149.
- Ogburn, R. M.; Edwards, E.J. 2010. The ecological water-use strategies of succulent plants. **Adv Bot Res.** 55:179–255.

- Peakall, R.; Wong, D.C.; Phillips, R.D.; Ruibal, M.; Eyles, R.; Rodriguez-Delgado, C.; Linde, C.C. 2021. A multitiered sequence capture strategy spanning broad evolutionary scales: Application for phylogenetic and phylogeographic studies of orchids. **Mol. Ecol. Resour.** 21, 1118–1140.
- Pennington, R. T., M. Lavin, D. E. Prado, C. A. Pendry, S. K. Pell, And C. A. Butterworth. 2004. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 359: 515–537.
- Rannala, B. & Yang, Z. 2003. Bayes estimation of species divergence times and ancestral population sizes using DNA sequences from multiple loci. **Genetics.** 164, 1645–1656.
- Rapini, A., Ribeiro, P.L., Lambert, S. & Pirani, J.R. 2008. A flora dos Campos Rupestres da Cadeia do Espinhaço. **Megadiversidade.** 4 (1–2): 15–23.
- Ritz, P.; Vol, S.; Goxe, D.; Quentel-Soroko, M.F.; Berrut, G.; Tichet, J. 2007. Estimation of height from knee-heel length in middle age Caucasian adults. **E-Spen, The European E-Journal Of Clinical Nutrition And Metabolism**, [S.L.], v. 2, n. 1, p. 17-20. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.eclnm.2006.11.002>.
- Rizzini, C.T. 1979. Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos sociológicos e florísticos. Editora Hucitec, São Paulo, v.2.
- Romeiro-Brito, M.; Taylor, N. P; Zappi, D. C; Telhe, M. C; Franco, F. F; Moraes, E. M. 2023. Unravelling phylogenetic relationships of the tribe Cereeae using target enrichment sequencing. **Annals Of Botany.** v. 132, n. 5, p. 989-1006. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcad153>.
- \_\_\_\_\_; Telhe, M. C.; Amaral, D. T.; Franco, F. F.; Moraes, E. M. 2022. A target Capture Probe Set Useful for Deep- and Shallow-Level Phylogenetic Studies in Cactaceae. **Genes.** v. 13, n. 4, p. 707. MDPI AG. <http://dx.doi.org/10.3390/genes13040707>.

- Sanderson, B.J.; DiFazio, S.P.; Cronk, Q.C.; Ma, T.; Olson, M.S. 2020. A targeted sequence capture array for phylogenetics and population genomics in the Salicaceae. **Appl. Plant Sci.** 8, e11394.
- Schaefer, C. E., Corrêa, G. R., Candido, H. G., Arruda, D. M., Nunes, J. A., Araujo, R. W., ... & Neri, A. V. (2016). The physical environment of rupestrian grasslands (Campos Rupestres) in Brazil: geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*, 15-53.
- Schlumpberger, B.O., Renner, S.S. 2012. Molecular phylogenetics of *Echinopsis* (Cactaceae): Polyphyly at all levels and convergent evolution of pollination modes and growth forms. **American Journal of Botany.** 99: 1335-1349. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100288>.
- Scornavacca, C., Galtier, N. 2017. Incomplete Lineage Sorting in Mammalian Phylogenomics. **Systematic Biology.** Volume 66, Issue 1, Pages 112–120, <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw082>
- Silveira, F. A. O.; Fiedler, P. L.; Hopper, S. D. 2021. OCBIL theory: a new science for old ecosystems. **Biological Journal Of The Linnean Society.** v. 133, n. 2, p. 251-265. Oxford University Press (OUP). <http://dx.doi.org/10.1093/biolinnean/blab038>.
- \_\_\_\_\_; Negreiros, D.; Barbosa, N. P. U.; Buisson, Elise; Carmo, Flávio F., Carstensen, D. W.; Conceição, A. A., Cornelissen, T. G., Echternacht, L., Fernandes, G. W. 2016. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. **Plant And Soil.** v. 403, n. 1-2, p. 129-152. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-015-2637-8>.
- Taylor, N. P., Albuquerque-Lima, S.; TELHE, M., ZAPPI, D. C. 2022. Further additions and corrections to Cacti of Eastern Brazil. **Bradleya** 40. Brasil, v. 40, n. 1, p. 61-92.

- \_\_\_\_\_; ZAPPI, D. C. 2004. **Cacti of Eastern Brazil**. Richond, Surrey, Tw9 3Ab, Uk: The Royal Botanic Gardens, Kew. 512 p
- \_\_\_\_\_. 1997. **Cactaceae**. In: Oldfield, S., (Ed.). **Cactus and Succulent Plants – Status Survey and Conservation Action Plan**. IUCN/SSC Cactus and Succulent Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, pp. 17–20.
- \_\_\_\_\_; Braun, P. 2013. ***Arthrocerus glaziovii***. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2013: e.T40939A2945254. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T40939A2945254.en>. Accessed on 13 July 2022.
- \_\_\_\_\_; Braun, P. 2017. ***Arthrocerus melanurus* (amended version of 2013 assessment)**. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2017: e.T40934A121437273. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T40934A121437273.en>. Accessed on 13 July 2022.
- \_\_\_\_\_; Zappi, D.C. 2018. Additions and corrections to ‘Cacti of Eastern Brazil’. ***Bradleya***. 36: 2–21.
- Vasconcelos, M. F. 2011. O que são Campos Rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do leste do Brasil? **Brazilian Journal Of Botany**, [S.L.], v. 34, n. 2, p. 241-246. FapUNIFESP (SciELO). <http://dx.doi.org/10.1590/s0100-84042011000200012>.
- Villaverde, T.; Pokorny, L.; Olsson, S.; Rincón-Barrado, M.; Johnson, M.G.; Gardner, E.M.; Wickett, N.J.; Molero, J.; Riina, R.; Sanmartín, I. 2018. Bridging the micro- and macroevolutionary levels in phylogenomics: Hyb-Seq solves relationships from populations to species and above. **New Phytol**. 220, 636–650.
- Vincent, R. C .; Jacobi, C. M.; Antonini, Y. 2002. Diversidade na adversidade. **Ciência Hoje**. 31(185): 64-67.
- \_\_\_\_\_. 2004. Florística, fitossociologia e relações entre a vegetação e o solo em área de campos ferruginosos no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. **Tese de doutorado**. Universidade de São Paulo, São Paulo, 145p.

- Wang, W.; Li, H.; Chen, Z. 2014. Analysis of plastid and nuclear DNA data in plant phylogenetics—evaluation and improvement. **Science China Life Sciences**. v. 57, n. 3, p. 280-286. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s11427-014-4620-7>.
- Whitfield, J. B., & Lockhart, P. J. 2007. Deciphering ancient rapid radiations. **Trends in ecology & evolution**. 22(5), 258-265.
- Xia, X.; Xie, Z.; Salemi, M.; Chen, L.; Wang, Y. 2003. An index of substitution saturation and its application. **Mol Phylogenet Evol**. 26:1–7.
- Young, A. D.; Gillung, J. P. 2019. Phylogenomics — principles, opportunities and pitfalls of big-data phylogenetics. **Systematic Entomology**. v. 45, n. 2, p. 225-247. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/syen.12406>.
- Zappi, D. C.; Moro, M. F.; Meagher, T. R.; Lughadha, E. N. 2017. Plant Biodiversity Drivers in Brazilian Campos Rupestres: insights from phylogenetic structure. **Frontiers In Plant Science**, v. 8, n. 1, p. 1-15. Frontiers Media SA. <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2017.02141>.
- \_\_\_\_\_; Taylor, N.P. 2020. Cactaceae in Flora e Funga do Brasil. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB1417>>. Acesso em: 22 jan. 2024.
- Zhang, C., Sayyaria, E., Mirarab, S. 2017. ASTRAL-III: Increased Scalability and Impacts of Contracting Low Support Branches. **RECOMB Comparative Genomics Satellite Conference**.
- Zuntini, A. R.; Carruthers, T.; Maurin, O.; Bailey, P. C.; Leempoel, K.; Brewer, G. E.; Epitawalage, N.; Françoso, E.; Gallego-Paramo, B.; McGinnie, C. 2024. Phylogenomics and the rise of the angiosperms. **Nature**, [S.L.], v. 629, n. 8013, p. 843-850. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1038/s41586-024-07324-0>.

## Apêndices

### Apêndice 1

Tabela S1. Tratamento sistemático de espécies do gênero *Arthrocerus* ao decorrer do tempo, seguindo atualizações de circunscrição da literatura. Em negrito, as espécies atualmente aceitas.

Species (All and accepted)	Hunt & Taylor 1990	Anderson 2001	Taylor et al. 2004	Hunt et al. 2006	Hunt et al. 2016	Taylor & Zappi 2018	Korotkova et al. 2021	Gonzaga et al. 2021	Taylor et al. 2022	Flora e Fungo do Brasil / Zappi & Taylor 2023
<i>Arthrocerus bylesianus</i> (Andreae & Backeb.) Buxb. / 1969.	not cited	<i>Pygmaeocereus bylesianus</i> Andreae & Backeb. / 1957.	<i>Pygmaeocereus bylesianus</i> Andreae & Backeb. / 1957.	<i>Pygmaeocereus bylesianus</i> Andreae & Backeb. / 1957.	<i>Pygmaeocereus bylesianus</i> Andreae & Backeb. / 1957.	<i>Pygmaeocereus bylesianus</i> Andreae & Backeb. / 1957.	<i>Pygmaeocereus bylesianus</i> Andreae & Backeb. / 1957.	not cited	<i>Pygmaeocereus bylesianus</i> Andreae & Backeb. / 1957.	<i>Pygmaeocereus bylesianus</i> Andreae & Backeb. / 1957.

<i>Arthrocerus campos-portoi</i> (Werderm.) Backeberg / 1936.	not cited	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ov ii	syn. A. glazi ov vii	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ovii
<i>Arthrocerus damazioi</i> P.V. Heath / 1992.	not cited	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ov ii	syn. A. glazi ov vii	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ovii	syn. A. glazi ovii
<i>Arthrocerus densiaculeatus</i> (Backeb.) Krainz, Städtische Sukkulentensa mmlung Zürich / 1967.	not cited	not cited	not cited	not cited	not cited	<i>Haageoce reus tenuis</i> F.Ritter / 1981.	<i>Haageoce reus tenuis</i> F.Ritter / 1981.	not cited	<i>Haageocereus tenuis</i> F.Ritter / 1981.	<i>Haageocereus tenuis</i> F.Ritter / 1981.	

<i>Arthrocerus glaziovii</i> (K. Schum.) N. P. Taylor & Zappi / 1991.	syn. <i>Leocereus glaziovii</i> (K. Schumann) Britton & Rose 1920	A. <i>glazi ovii</i>	A. <i>glaziov ii</i>	A. <i>glazio vii</i>	<i>A. glaziovii</i>	A. <i>glaziovii</i>	A. <i>glaziovii</i>	<i>A. glaziovii</i>	<i>A. glaziovii</i>	<i>A. glaziovii</i>
---	---	----------------------	----------------------	----------------------	---------------------	---------------------	---------------------	---------------------	---------------------	---------------------

<i>Arthrocerus grandiflorus</i> D.R. Gonzaga & Menini Neto / 2021.	-	-	-	-	-	-	-	A. <i>grandiflorus</i>	<i>A. grandiflorus</i>	syn. <i>A. melanurus subsp. odorus</i>
--	---	---	---	---	---	---	---	------------------------	------------------------	--

<i>Arthrocerus itabiriticola</i> L. Diers, P. J. Braun & E.	A. <i>itabiriticola</i>	A. <i>glazi ovii</i>	A. <i>glaziov ii</i>	A. <i>glazio vii</i>	<i>A. glaziovii</i>	A. <i>glaziovii</i>	A. <i>glaziovii</i>	<i>A. glaziovii</i>	<i>A. glaziovii</i>	<i>A. glaziovii</i>
---	-------------------------	----------------------	----------------------	----------------------	---------------------	---------------------	---------------------	---------------------	---------------------	---------------------



<i>A. melanurus</i> <i>var. estevesii</i> L. Diers & P. J. Braun / 1988.	not cited	A. mela nuru s subs p. mela nuru s	A. melan urus subsp. melan urus	A. melan urus subsp. melan urus	A. melanurus subsp. melanurus	A. melanuru s subsp. melanuru s	A. melanuru s subsp. melanuru s	A. melanurus subsp. melanurus	<i>A. melanurus</i> subsp. <i>melanurus</i>	<i>A. melanurus</i> subsp. <i>melanurus</i>
---	--------------	--	--	--	--	---	---	--	---	---

<i>Arthrocerus</i> <i>melanurus</i> subsp. <i>magnus</i> N. P. Taylor & Zappi / 1997.	not cited	A. mela nuru s subs p. magn us	A. melan urus subsp. magnu s	A. melan urus subsp. magnu s	A. melanurus subsp. magnus	A. melanuru s subsp. magnus	A. melanuru s subsp. magnus	A. melanurus subsp. magnus	<i>A. melanurus</i> subsp. <i>magnus</i>	<i>A. melanurus</i> subsp. <i>magnus</i>
---	--------------	---	---	---	-------------------------------------	--------------------------------------	--------------------------------------	-------------------------------------	--	---



<i>Arthrocerus mello-barretoii</i> Backeberg & Voll / 1949.	not cited	A. mela nuru s subs p. mela nuru s	A. melan urus subsp. melan urus	A. melan urus subsp. melan urus	A. melanurus subsp. melanurus	A. melanuru s subsp. melanuru s	A. melanuru s subsp. melanuru s	A. melanurus subsp. melanurus	A. melanurus subsp. melanurus	A. melanurus subsp. melanurus
--	-----------	--	--	--	--	---	---	--	-------------------------------------	-------------------------------------

<i>Arthrocerus microsphaericus</i> (K.Schum.) A.Berger / 1929.	<i>Cereus microsphaericus</i> K.Schum. / 1980.	Schl umbe rgera micr osph aeric a (K. Schu mann ) Hove	Schl mberg era phaeri ca (K. Schum ann) Hovel / 1970.	Schl mberg era obtus angula (K.Sch um.) D.R.Hu nt / 1969.	<i>Schlumbergera microsphaerica</i> (K.Schum.) P.V.Heath / 1992.	<i>Schlumbergera microsphaerica</i> (K.Schum.) P.V.Heath / 1992.	<i>Schlumbergera microsphaerica</i> (K.Schum.) P.V.Heath / 1992.	not cited	<i>Schlumbergera microsphaerica</i> (K.Schum.) P.V.Heath / 1992.	not cited
---	---	--	---	--	---	---	---	-----------	---	-----------

1/  
1970.

<b>Arthrocerus mirabilis (Speg.) W.T.Marshall in Marshall &amp; Bock / 1941.</b>	<b>not cited</b>	<b>Echi nopsi s mira bilis Speg . / 1905.</b>	<b>Echino psis mirabil is Speg. / 1905.</b>	<b>Echino psis mirabil is Speg. / 1905.</b>	<b>Echinopsis mirabilis Speg. / 1905.</b>	<b>Echinopsi s mirabilis Speg. / 1905.</b>	<b>Echinopsi s mirabilis Speg. / 1905.</b>	<b>not cited</b>	<b>Echinopsis mirabilis Speg. / 1905.</b>	<b>Echinopsis mirabilis Speg. / 1905.</b>
--	----------------------	---	---	---	---	--	--	------------------	---	---

<b>Arthrocerus mirabilis var. gracilior (Backeb.) Donald / 1975.</b>	<b>not cited</b>	<b>Echi nopsi s mira bilis Speg . / 1905.</b>	<b>Echino psis mirabil is Speg. / 1905.</b>	<b>Echino psis mirabil is Speg. / 1905.</b>	<b>Echinopsis mirabilis Speg. / 1905.</b>	<b>Echinopsi s mirabilis Speg. / 1905.</b>	<b>Echinopsi s mirabilis Speg. / 1905.</b>	<b>not cited</b>	<b>Echinopsis mirabilis Speg. / 1905.</b>	<b>Echinopsis mirabilis Speg. / 1905.</b>
--	----------------------	---	---	---	---	--	--	------------------	---	---

<i>Arthrocerus odorus</i> F. Ritter / 1979.	not cited	A. melanurus subspecies odorus	A. melanurus subspecies odorus	A. melanurus subspecies odorus	A. melanurus subspecies odorus	A. melanurus subspecies odorus	A. melanurus subspecies odorus	A. melanurus subspecies odorus	A. melanurus subspecies odorus	A. melanurus subspecies odorus
---	-----------	--------------------------------	--------------------------------	--------------------------------	--------------------------------	--------------------------------	--------------------------------	--------------------------------	--------------------------------	--------------------------------

<i>Arthrocerus rondonianus</i> Backeberg & Voll / 1951.	not cited	A. rondonianus	A. rondonianus	A. rondonianus	A. rondonianus	A. rondonianus	A. rondonianus	A. rondonianus	A. rondonianus	A. rondonianus
---	-----------	----------------	----------------	----------------	----------------	----------------	----------------	----------------	----------------	----------------

<i>Arthrocerus rowleyanus</i> (Backeb.) Buxb. / 1969.	not cited	Pygmaeocereus bylesianus Andreae & Backeb.	not cited	Pygmaeocereus bylesianus Andreae & Backeb.	Pygmaeocereus bylesianus Andreae & Backeb. / 1957.	Pygmaeocereus bylesianus Andreae & Backeb. / 1957.	Pygmaeocereus bylesianus Andreae & Backeb. / 1957.	not cited	Pygmaeocereus bylesianus Andreae & Backeb. / 1957.	Pygmaeocereus bylesianus Andreae & Backeb. / 1957.
---	-----------	--	-----------	--	--	--	--	-----------	--	--

Back  
eb. /  
1957.

b. /  
1957.

<i>Arthrocerus</i>	<i>not</i>	A.	A.	A.	A.	A.	A.	A.	A.	A.
<i>spinosissimus</i>	<i>cited</i>	<i>spino</i>	<i>spinos</i>	<i>spinos</i>	<i>spinosissi</i>	<i>spinosiss</i>	<i>spinosiss</i>	<i>spinosissim</i>	<i>spinosissimus</i>	<i>spinosissimus</i>
(Buining & Brederoo)		<i>sissi</i>	<i>issimu</i>	<i>issimu</i>	<i>mus</i>	<i>imus</i>	<i>imus</i>	<i>us</i>		
F.Ritter / 1979.		<i>mus</i>	<i>s</i>	<i>s</i>						

## Apêndice 2

Tabela S2. Espécies cedidas pelos colaboradores Diego Gonzaga e Gerardus Olsthoorn disponíveis no Laboratório de Diversidade Genética e Evolução (LAGEVOL) da UFSCar, com os respectivos subtribos e gêneros.

Espécie	Gênero	Subtribo	Autor	Código Lagevol	Voucher	País	Estado	Cidade	Coletores
<i>Uebelmannia pectinifera</i> <i>subsp. pectinifera</i>	<i>Uebelmannia</i>	Subtribo Uebelmanniinae	Buining.	S62A11	SORO 4543	Brazil	Minas Gerais	Mendanha	Moraes, EM; Nascimento, CSI; Madaia, FAR
<i>Leocereus bahiensis</i>	<i>Leocereus</i>	Subtribo Cereinae	Britton & Rose	S168A8	HURB 7494	Brazil	Bahia	Morro do Chapéu	Aona, LYS; et al.
<i>Facheiroa ulei</i>	<i>Facheiroa</i>	Subtribo Cereinae	(Gürke) Werderm.	S168A7	HURB 11513	Brazil	Bahia	Jussara	Costa, G; Moraes, ACS
<i>Brasilicereus markgraffi</i>	<i>Brasilicereus</i>	Subtribo Cereinae	(Gürke) Backeb.	S168A2	HURB 10603	Brazil	Bahia	Contendas do Sincorá	Aona, LYS, Marinho, L
<i>Acanthocalycium rhodotrichum</i>	<i>Acanthocalycium</i>	Subtribo Trichocereinae	(K.Schum.) Schlumpb.	S162A8	SORO 8021	Brazil	Mato Grosso do Sul	Porto Murtinho	Olsthoorn, GH
<i>Arthrocereus glaziovii</i>	<i>Arthrocereus</i>	Subtribo Trichocereinae	(K.Schum.) N.P.Taylor & Zappi	S162A2	SORO 7962	Brazil	Bahia	Caeté	Olsthoorn, GH
<i>Arthrocereus glaziovii</i>	<i>Arthrocereus</i>	Subtribo Trichocereinae	(K.Schum.) N.P.Taylor & Zappi	S170A3	RB 757784	Brazil	Minas Gerais	Congonhas	Gonzaga, DR

<i>Arthrocreus glaziovii</i>	<i>Arthrocreus</i>	Subtribo Trichocereinae	(K.Schum.) N.P.Taylor & Zappi	S170A4	RB 726826	Brazil	Minas Gerais	Nova Lima	Gonzaga, DR
<i>Arthrocreus melanurus</i>	<i>Arthrocreus</i>	Subtribo Trichocereinae	(K.Schum.) Diers, P.J.Braun & Esteves	S170A11	RB 755037	Brazil	Minas Gerais	Cambuqu ira	Gonzaga, DR
<i>Arthrocreus melanurus</i>	<i>Arthrocreus</i>	Subtribo Trichocereinae	(K.Schum.) Diers, P.J.Braun & Esteves	S170A12	RB 755035	Brazil	Minas Gerais	Itutinga	Gonzaga, DR
<i>Arthrocreus melanurus</i>	<i>Arthrocreus</i>	Subtribo Trichocereinae	(K.Schum.) Diers, P.J.Braun & Esteves	S170A14	RB 755493	Brazil	Minas Gerais	Santa Cruz de Minas	Gonzaga, DR
<i>Arthrocreus melanurus</i>	<i>Arthrocreus</i>	Subtribo Trichocereinae	(K.Schum.) Diers, P.J.Braun & Esteves	S182A11	RB 754220	Brazil	Minas Gerais	Parque Nacional Serra da Canastras	Gonzaga, DR
<i>Arthrocreus melanurus</i>	<i>Arthrocreus</i>	Subtribo Trichocereinae	(K.Schum.) Diers, P.J.Braun & Esteves	S182A5	RB 758358	Brazil	Minas Gerais	Sao Thome das Letras	Gonzaga, DR

<i>Arthrocerus melanurus</i>	<i>Arthrocerus</i>	Subtribo Trichocereinae	(K.Schum.) Diers, P.J.Braun & Esteves	S170A14	RB 755493	Brazil	Minas Gerais	Santa Cruz de Minas	Gonzaga, DR
<i>Arthrocerus melanurus</i>	<i>Arthrocerus</i>	Subtribo Trichocereinae	(K.Schum.) Diers, P.J.Braun & Esteves	S183A1	RB 821718	Brazil	Sao Paulo	Araraquara	Olsthoorn, G
<i>Arthrocerus melanurus</i> <i>ssp. Magnus</i>	<i>Arthrocerus</i>	Subtribo Trichocereinae	N.P.Taylor & Zappi	S170A8	RB 757779	Brazil	Minas Gerais	Juíz de Fora	Gonzaga, DR
<i>Arthrocerus melanurus</i> <i>ssp. Magnus</i>	<i>Arthrocerus</i>	Subtribo Trichocereinae	N.P.Taylor & Zappi	S170A9	CESJ 62615	Brazil	Minas Gerais	Lima Duarte	D.R. Gonzaga; L. Menini Neto; S.G. Furtado
<i>Arthrocerus melanurus</i> <i>ssp. Magnus</i>	<i>Arthrocerus</i>	Subtribo Trichocereinae	N.P.Taylor & Zappi	S170A10	RB 674568	Brazil	Minas Gerais	Bom Jardim de Minas	Gonzaga, DR
<i>Arthrocerus melanurus</i> <i>ssp. Magnus</i>	<i>Arthrocerus</i>	Subtribo Trichocereinae	N.P.Taylor & Zappi	S182A2	RB 626894	Brazil	Minas Gerais	Itamarandiba	Gonzaga, DR
<i>Arthrocerus melanurus</i> <i>ssp. Odorus</i>	<i>Arthrocerus</i>	Subtribo Trichocereinae	(F.Ritter) N.P.Taylor & Zappi	S182A8	RB 667093	Brazil	Minas Gerais	Serra do Cipó	Gonzaga, DR
<i>Arthrocerus rondonianus</i>	<i>Arthrocerus</i>	Subtribo Trichocereinae	Backeb. & Voll	S170A17	RB 758371	Brazil	Minas Gerais	Buenópolis	Gonzaga, DR
<i>Arthrocerus rondonianus</i>	<i>Arthrocerus</i>	Subtribo Trichocereinae	Backeb. & Voll	S170A18	RBvc 281	Brazil	Minas Gerais	-	Reis, RCC

<i>Arthrocerus spinosissimus</i>	<i>Arthrocerus</i>	Subtribo Trichocereinae	(Buining & Brederoo) F.Ritter	S170A20	RB 755039	Brazil	Mato Grosso	Chapada dos Guimarães	Olsthoorn, GH
<i>Arthrocerus grandiflorus</i>	<i>Arthrocerus</i>	Subtribo Trichocereinae	<u>Gonzaga &amp; Menini</u>	S170A21	RB 758376	Brazil	Minas Gerais	Diamanti na	Gonzaga, DR
<i>Arthrocerus grandiflorus</i>	<i>Arthrocerus</i>	Subtribo Trichocereinae	<u>Gonzaga &amp; Menini</u>	S170A22 A	RB 755038	Brazil	Minas Gerais	Chapada dos Guimarães	Gonzaga, DR
<i>Cleistocactus winterei colademono</i>	<i>Cleistocactus</i>	Subtribo Trichocereinae	D.R.Hunt	S170A25	RBvc 282	Bolivia	-	-	-
<i>Echinopsis oxygona</i>	<i>Echinopsis</i>	Subtribo Trichocereinae	(Link & Otto) Pfeiff. & Otto	S170A31	RBvc 117	Brazil	Mato Grosso	-	-
<i>Echinopsis atacamensis</i>	<i>Echinopsis</i>	Subtribo Trichocereinae	(Phil.) H.Friedrich & G.D.Rowley	L40A6	SORO 6565	Argenti na	Jujuy	Pucará de Tilcara	Olsthoorn, G
<i>Espostopsis dybowskii</i>	<i>Espostopsis</i>	Subtribo Trichocereinae	(Rol.-Goss.) Buxb.	S165A8	SORO 7963	Brazil	Bahia	Contenda s do Sincorá	Nigel, T; Machado, M; Telhe, MC
<i>Espostopsis dybowskii</i>	<i>Espostopsis</i>	Subtribo Trichocereinae	(Rol.-Goss.) Buxb.	S152A13	32075	-	-	-	-
<i>Haageocereus pseudomelanostele</i>	<i>Haageocereus</i>	Subtribo Trichocereinae	(Werderm. & Backeb.) Backeb.	S152A2	32064	-	-	-	-

<i>Harrisia adscendens</i>	<i>Harrisia</i>	Subtribo Trichocereinae	(Gürke) Britton & Rose	S142A7	SORO 4910	Brazil	Bahia	Malhada	Perez, MF; Romeiro-Brito, M; Marsola, EM
<i>Harrisia balansae</i>	<i>Harrisia</i>	Subtribo Trichocereinae	(K.Schum.) N.P.Taylor & Zappi	S162A12	SORO 8013	Brazil	Mato Grosso do Sul	Porto Murtinho	Olsthoorn, G
<i>Harrisia martinii</i>	<i>Harrisia</i>	Subtribo Trichocereinae	(Labour.) Britton	S152A16	32078	-	-	-	-
<i>Matucana intertexta</i>	<i>Matucana</i>	Subtribo Trichocereinae	F.Ritter	S152A1	32063	Peru	Cajamarca	-	-

### Apêndice 3

Tabela S3. Genes identificados como parálogos para o gênero *Arthrocerus*.

Espécies	Quantidade de cópias para cada Locus									
	OG00680 92.paralog *	OG00749 12.paralog *	OG007779 0_paralog*	OG007922 5_allintron*	OG00814 41_gene*	OG00847 82.paralog *	OG008736 1a.paralog*	OG00884 31.paralog *	OG00899 57.paralog *	OG0092869 .onlyexons*
<i>Arthrocerus_melanurus_magnus_S182A2</i>	13	9	14	5	2	16	6	39	6	6
<i>Arthrocerus_melanurus_melanurus_S182A11</i>	10	8	16	4	6	14	10	57	25	9
<i>Arthrocerus_melanurus_melanurus_S182A5</i>	13	8	16	4	2	18	12	42	5	7
<i>Arthrocerus_melanurus_odoratus_S182A8</i>	9	8	11	4	3	15	9	41	23	12
<i>Arthrocerus_melanurus_melanurus_S183A1</i>	15	9	22	5	3	12	8	54	6	6
<i>Espostopsis_dybowskii_S152A13</i>	4	4	2	4	5	4	4	11	20	8
<i>Harrisia_martinii_S152A16</i>	8	6	11	4	1	16	10	29	15	13
<i>Arthrocerus_glaziovii_S162A2</i>	7	6	12	5	6	7	41	16	0	11
<i>Arthrocerus_melanurus_magnus_S170A10</i>	0	3	1	2	1	4	1	2	1	4

Arthrocerus_rondonia nus_S170A18	5	4	1	5	1	6	3	5	1	4
Arthrocerus_spinosissi mus_S170A20	0	0	0	1	1	2	2	1	1	6
Echinopsis_atacamensi s_L40A6	0	1	1	2	2		3	1	2	7
Echinopsis_oxygona_S 170A31	1	2	1	1	1	3	1	2	2	5
Harrisia_adscendens_S 142A7	3	2	0	1	2	2	1	1	2	6
Arthrocerus_melanuru s_melanurus_S170A14	1	6	1	3	1	4	2	4	1	5
Arthrocerus_grandiflor us_S170A22A	0	1	1	2	1	2	1	1	1	4
Arthrocerus_glaziovii_ S170A3	0	2	1	4	2	2	1	3	1	3
Cleistocactus_wintericol ademono_S170A25	2	2	1	4	1	5	3	1	1	7
Espositoopsis_dybowski i_S165A8	0	3	1	4	1	5	1	2	1	6
Harrisia_balansae_S16 2A12	0	0	1	3	1	1	7	1	1	8
Arthrocerus_grandiflor us_S170A21	1	5	2	4	1	3	3	2	1	4

Arthrocerus_glaziovii_S170A4	1	4	2	5	2	4	1	1	1	4
Arthrocerus_melanurus_magnus_S170A9	6	5	2	5	1	3	2	2	2	4
Arthrocerus_melanurus_melanurus_S170A11	3	5	1	3	1	5	3	3	1	4
Arthrocerus_rondonianus_S170A17	3	5	3	5	1	4	3	3	1	6
Micranthocereus_violaciflorus_S162A21	1	2	1	2	1	3	5	5	3	10
Arthrocerus_melanurus_magnus_S170A8	4	6	2	5	1	6	2	5	1	4
Echinopsis_rhodotricha_S162A8	0	1	1	3	1	3	8	2	1	7
Arthrocerus_melanurus_melanurus_S170A12	2	5	1	3	1	3	4	2	2	3
Brasilicereus_markgrafii_S168A2	3	4	2	2	1	4	1	8	2	3
Facheiroa_ulei_S168A7	0	0	1	2	1	3	1	0	1	4
Leocereus_bahiensis_S168A8	0	1	1	2	1	6	2	1	1	7
Matucana_intertexta_S152A1	0	1	1	3	1	3	1	1	1	5
Uebelmannia_pectinifera_S62A11	0	2	1	2	1	4	4	1	1	3