

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

Isadora Vieira Quintana
Orientadora: Prof^ª. Dra. Caroline Turchetto
Coorientadora: Prof^ª. Dra. Ana Lúcia Anversa Segatto

Diversidade genética dos Campos Sulinos: como a vegetação responde às mudanças climáticas e os desafios para a conservação

Porto Alegre

2022

Isadora Vieira Quintana

Diversidade genética dos Campos Sulinos:
como a vegetação responde às mudanças climáticas e os desafios para a conservação

Trabalho de conclusão de curso submetido
como requisito parcial à obtenção do título de
Bacharela em Ciências Biológicas do Instituto
de Biociências da Universidade Federal do
Rio Grande do Sul.

Orientadora: Prof^ª. Dra. Caroline Turchetto

Coorientadora: Prof^ª. Dra. Ana Lúcia Anversa
Segatto

Porto Alegre

2022

CIP - Catalogação na Publicação

Quintana, Isadora
Diversidade genética dos Campos Sulinos: como a
vegetação responde às mudanças climáticas e os
desafios para conservação / Isadora Quintana. -- 2022.
30 f.
Orientadora: Caroline Turchetto.

Coorientadora: Ana Lúcia Segatto.

Trabalho de conclusão de curso (Graduação) --
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto
de Biociências, Bacharelado em Ciências Biológicas,
Porto Alegre, BR-RS, 2022.

1. Campos Sulinos. 2. Mudanças climáticas. 3.
Quaternário. 4. Modelagem de nicho. 5. Diversidade
genética. I. Turchetto, Caroline, orient. II.
Segatto, Ana Lúcia, coorient. III. Título.

SUMÁRIO

RESUMO	5
INTRODUÇÃO	6
MATERIAL E MÉTODOS	9
Revisão bibliográfica e seleção das espécies alvos	9
Obtenção dos dados de ocorrência das espécies	11
Modelagem ecológica de nicho	12
RESULTADOS	13
Revisão dos artigos	13
Modelagem de nicho	13
DISCUSSÃO	16
REFERÊNCIAS	21

RESUMO

As mudanças climáticas do período Quaternário foram determinantes para a definição dos atuais padrões de distribuição da diversidade genética de plantas em todo o mundo. Na América do Sul, as constantes oscilações do Pleistoceno vêm sendo citadas como um dos fatores que contribuíram para a origem e distribuição da diversidade vegetal. Estudos palinológicos têm evidenciado que durante os períodos glaciais, onde o clima era mais frio e seco, ocorreu a expansão da flora campestre do sul do Brasil, na porção mais ao norte. Os Campos Sulinos são compostos por regiões campestres situadas nos biomas Pampa e Mata Atlântica. Embora compartilhem semelhanças ecológicas, essas regiões apresentam diferenças na composição florística, possivelmente resultado de diferentes processos evolutivos. Contudo, pouco se conhece sobre os eventos responsáveis pelo padrão de distribuição da biodiversidade nesses locais. Sendo assim, o objetivo deste trabalho foi investigar os efeitos das mudanças climáticas na distribuição da variação genética de espécies nos Campos Sulinos, de modo a esclarecer melhor sobre seu passado evolutivo e gerar informações relevantes para o estabelecimento de estratégias de conservação para a região. Para isso, foi realizada uma revisão bibliográfica de estudos de modelagem ecológica de nicho com espécies vegetais nos Campos Sulinos. Posteriormente foi realizada uma análise de modelagem de nicho para quatro espécies campestres da região: *Hypochoeris catharinensis*, *Calydorea crocoides*, *Petunia axillaris* e *Turnera sidoides* subsp. *carnea*. Nossos resultados mostraram que as mudanças do clima durante o Pleistoceno impactaram a distribuição da diversidade genética das espécies estudadas, sendo diferentes os padrões encontrados dentro e entre as regiões do Pampa e Campos de Altitude. Uma das espécies, *C. crocoides*, apresentou redução da área de ocorrência durante o Último Máximo Glacial, contrariando o que se esperava para espécies campestres nesse cenário. As projeções para o futuro revelaram que o agravamento das mudanças climáticas já em curso pode afetar significativamente a distribuição das espécies estudadas, levando à redução da sua variabilidade genética e prejudicando sua capacidade de adaptação ao ambiente. Nossos resultados demonstram respostas diferentes às mudanças climáticas para cada espécie analisada, reforçando a necessidade de mais estudos que avaliem a diversidade genética dos Campos Sulinos, de forma a ampliar o conhecimento sobre os processos de especiação na região e contribuir para sua preservação.

Palavras-chave: Campos Sulinos, mudanças climáticas, Quaternário, modelagem de nicho.

INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas ocorridas ao longo da história evolutiva do planeta foram responsáveis pelos padrões de biodiversidade encontrados atualmente para as espécies, influenciando na sua distribuição geográfica, tamanho populacional e diversidade genética (Hewitt, 2000). As oscilações climáticas do Quaternário, especialmente nos períodos glaciais e interglaciais do Pleistoceno, provocaram significativas alterações na paisagem da América do Sul, contribuindo para a disseminação da diversidade genética e diferenciação das espécies (Turchetto-Zolet *et al.*, 2013).

A vegetação subtropical da América do Sul é composta de um mosaico de florestas e campos, resultado das variações climáticas dos períodos glaciais. O clima mais frio e seco durante o Último Máximo Glacial (*Last Glacial Maximum*, LGM) possibilitou o avanço de espécies campestres sobre as florestas subtropicais, mudando a paisagem das regiões mais elevadas (Behling, 2002). Já no Holoceno (HOL), devido ao aumento da temperatura e umidade, as florestas voltaram a se expandir, restringindo as espécies campestres e resultando em uma paisagem fragmentada (Behling, 2002; Lorenz-Lemke *et al.*, 2010). Além disso, eventos geológicos como o surgimento da Cordilheira dos Andes influenciaram fortemente os processos evolutivos de espécies vegetais, tanto nas planícies quanto nos planaltos sul-americanos (Antonelli *et al.*, 2009), alterando os padrões de precipitação, aumentando a heterogeneidade do solo e criando novos habitats que possibilitaram a especiação (Hoorn *et al.*, 2010).

Moldadas por essas constantes mudanças ambientais, atualmente as áreas de campo do sul do Brasil abrigam uma das maiores biodiversidades do mundo (Overbeck *et al.*, 2007), com alto índice de espécies endêmicas (Iganci *et al.*, 2011). Os Campos Sulinos, como são chamados os ecossistemas abertos e dominados por grama do sul do Brasil (Figura 1A), são compostos por dois biomas: Pampa e Mata Atlântica (IBGE, 2019; Overbeck *et al.*, 2007). O bioma Pampa faz parte da grande região de pastagens que se estende ao Uruguai e ao centro-leste da Argentina, conhecida como *Río de La Plata Grasslands* (Soriano *et al.*, 1992; Andrade *et al.*, 2018); o bioma Mata Atlântica participa dos Campos Sulinos com a porção sul do seu território, que inclui áreas de campos no Planalto Sul-Brasileiro (Campos de Altitude), formando mosaicos com as florestas de Araucária na metade norte do Rio Grande do Sul (RS) e nos estados de Santa Catarina (SC) e Paraná (PR) (Overbeck *et al.*, 2007). Pampa e Campos de Altitude compartilham muitas semelhanças ecológicas, como por exemplo, as mais dominantes famílias botânicas (Poaceae, Asteraceae, Fabaceae e

Cyperaceae; Boldrini *et al.*, 2009). Entretanto, essas duas regiões apresentam diferenças na composição vegetal (Andrade *et al.*, 2019), o que provavelmente é resultado de diferentes processos envolvidos na diversificação de espécies nessas regiões, como efeitos do clima e diversidade de tipos de solo. Estudos filogenéticos de gêneros de plantas que se diversificaram nesta região também têm demonstrado uma divergência de linhagens entre Pampa e Campos de Altitude (Fregonezi *et al.*, 2013; Iganci *et al.*, 2013; Mäder *et al.*, 2019).

Os Campos de Altitude, também chamados de Campos de Cima da Serra, são formações campestres de clima temperado úmido, com zonas de altitude que ultrapassam os 800m (Boldrini, 2009). A paisagem da região é composta por mosaicos de campo, floresta de Araucária e turfeiras, e a vegetação é marcada por um alto nível de endemismo, com 296 táxons endêmicos que correspondem a 25% da flora total do bioma (Iganci *et al.*, 2011), sendo a maior taxa reportada na região leste do Planalto Sul Brasileiro, entre os estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina (Dornelles *et al.*, 2021). Além disso, os Campos de Altitude apresentam forte similaridade florística com os Andes, compartilhando pelo menos 11% de espécies com a flora andina (Safford, 2007). Alguns trabalhos realizados na região já demonstraram a importância do avanço e retração das florestas durante o Pleistoceno (Lorenz-Lemke *et al.*, 2010; Fregonezi *et al.*, 2013; Iganci *et al.*, 2013), e recentemente a porção sul da Mata Atlântica também foi apontada como sendo uma importante zona de refúgio climático, com níveis de diversidade genética e endemismo relevantes em escala mundial (Carnaval *et al.*, 2014; Costa *et al.*, 2018).

O bioma Pampa está presente no Brasil somente no estado do Rio Grande do Sul. Essa paisagem é caracterizada por áreas extensas de campos, com inclusões de florestas pelas margens de rios (Boldrini, 2009). Juntamente da porção uruguaia, o Pampa brasileiro apresenta uma clara continuidade geológica com afloramentos rochosos que datam do Proterozóico ao Quaternário, resultando em uma grande variedade de tipos de solos derivados de basalto, granito e arenito (Fregonezi *et al.*, 2013). De acordo com as descrições de Boldrini (1997; 2009), existem seis regiões fisionômicas para os campos do sul do Brasil, que exibem diferentes variações florísticas associadas com clima, topografia e heterogeneidade dos solos. As gramíneas predominam na paisagem, com a presença mútua de espécies C3 e C4, resultando no aumento da diversidade e da qualidade forrageira dos campos naturais (Boldrini, 2009). Ainda são poucos os estudos com diversidade genética no Pampa, mas foi sugerido que mudanças climáticas associadas com tipos de solo e quantidade de polinizadores

são fatores importantes para a diversificação de alguns grupos de plantas na região (Fregonezi *et al.*, 2013).

Apesar da riqueza em biodiversidade, os Campos Sulinos vêm sofrendo o efeito de diversas ameaças, como o constante avanço das atividades agrícolas, a silvicultura, introdução de espécies exóticas e erosão do solo (Overbeck *et al.*, 2007). O bioma Pampa já perdeu metade de sua área nativa, e em 2020 o desmatamento na região aumentou 99% em comparação com o ano anterior (MapBiomas, 2020). Além disso, apenas 3,03% do território do bioma se encontra protegido por Unidades de Conservação (MMA, 2021). Para a Floresta de Araucária, Saraiva *et al.* (2021) projetou uma perda considerável na resiliência climática, estimada em 43% até 2050 e 64% até 2070, porém faltam dados para as espécies campestres na região. Esses dados refletem um cenário de perda de biodiversidade que acomete toda a região neotropical, onde cerca de 33% de todas as espécies estão ameaçadas (Antonelli, 2021).

Pouco se conhece sobre os processos evolutivos que geraram a biodiversidade encontrada nos Campos Sulinos (Leal *et al.*, 2016), e entender a origem das formações campestres é de extrema importância para poder conservá-las (Behling & Pillar, 2007). A variação genética, dentro e entre as espécies, desempenha um papel importante na estrutura e função dos ecossistemas (Whitham *et al.*, 2008), e é a partir da diversidade genética que a capacidade de adaptação de uma espécie é definida, assim como sua resiliência perante doenças, mudanças no ambiente e alterações no clima. Portanto, entender os padrões de variação genética e os processos evolutivos dentro das populações é de extrema importância para mitigar a degradação ecológica ameaçada pelo crescente impacto humano na natureza (Hoban *et al.*, 2020). Uma ferramenta importante é prever como as mudanças climáticas impactam a distribuição das espécies (Kane *et al.*, 2017; Backes *et al.*, 2019) identificando áreas adequadas para a ocorrência de populações frente às mudanças climáticas futuras. A análise de modelagem de nicho permite a projeção da distribuição de táxons durante o período Quaternário (Waltari *et al.*, 2007; Carnaval & Moritz, 2008), e juntamente com abordagens filogeográficas esses resultados possibilitam identificar zonas de adequabilidade de habitat e prever áreas potenciais para conservação (Waltari *et al.*, 2007; Rolland *et al.*, 2015).

A influência dos eventos climáticos do Pleistoceno na distribuição atual das espécies nos Campos Sulinos é discutida em muitos trabalhos. No entanto, poucas foram as

comparações realizadas entre espécies. Aqui nós hipotetizamos que não existe um padrão único de resposta entre as diferentes espécies frente às mudanças climáticas ambientais. Tendo em vista a importância dos Campos Sulinos para a biodiversidade da América do Sul, e a necessidade de mais estudos que avaliem mecanismos evolutivos responsáveis pelo surgimento e manutenção da diversidade vegetal, neste trabalho nós investigamos os efeitos das mudanças do clima na distribuição da variação genética de espécies nos Campos Sulinos. Para isso, realizamos análise de modelagem de nicho para o passado e futuro utilizando quatro espécies campestres como modelo, buscando entender se existe um padrão de aumento ou retração da distribuição geográfica e de variabilidade genética em resposta às mudanças climáticas nas espécies estudadas. Dessa forma, estimamos a adequabilidade de habitat e as mudanças na distribuição das espécies-alvo nos períodos de oscilação climática do Pleistoceno, e projetamos a possível resposta de cada espécie frente às atuais mudanças climáticas, de forma a contribuir com informações para a conservação da região.

MATERIAL E MÉTODOS

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA E SELEÇÃO DAS ESPÉCIES ALVOS

A fim de compilar informações sobre os impactos das oscilações climáticas sobre a flora dos Campos Sulinos, nós revisamos estudos publicados de modelagem ecológica de nicho por meio de uma pesquisa no banco de dados *Web of Science* (acessado em março de 2022). Para esta pesquisa foram utilizados os seguintes termos: *ecological niche modeling*, *species distribution modeling*, *past distribution* combinados com os termos *South American lowlands*, *South American grasslands*, Pampa, Campos, Campos de Altitude, Campos Sulinos, Campos de Cima da Serra, *high-elevation grasslands Southern Brazil* e *Subtropical Highland Grasslands*. Nós incluímos todos os estudos que realizaram projeções de adequabilidade de habitat para o passado e/ou para o futuro com espécies vegetais de ocorrência nos Campos Sulinos.

Para complementar a pesquisa bibliográfica, nós também incluímos artigos de filogeografia/genética de populações resultantes de um estudo de revisão sistemática sobre a vegetação dos Campos Sulinos (dados ainda não publicados), que realizavam análise de modelagem de nicho na região de estudo. Essa mesma revisão também foi a base para a seleção das espécies-alvo deste trabalho, para as quais foi realizada a análise de modelagem de nicho. Os critérios de escolha das espécies foi que seus respectivos artigos descrevessem

dados genéticos populacionais, e que elas fossem selecionadas aos pares para as regiões do Pampa e Campos de Altitude. Foram selecionadas quatro espécies ocorrendo na região dos Campos Sulinos e Pampa: *Hypochaeris catharinensis* Cabrera (Asteraceae), *Calydorea crocoides* Ravenna (Iridaceae) ocorrendo apenas nos Campos de Altitude, e *Petunia axillaris* (Lam.) Britton, Sterns & Poggenb. (Solanaceae) e *Turnera sidoides* subsp. *carnea* (Cambess.) Arbo (Turneraceae) ocorrendo no Pampa (Fig. 1A).

Hypochaeris L. é um gênero da família Asteraceae com cerca de 60 espécies ocorrendo na Europa e Mediterrâneo, Ásia e América do Sul (Chaves *et al.*, 2019). Este gênero apresenta uma diversificação recente na América do Sul, tendo sua colonização ocorrido provavelmente por meio de eventos de dispersão a longa distância, entre o Plioceno e Pleistoceno (entre 0,25 e 1,1 milhões anos atrás; Tremetsberger *et al.*, 2005). *Hypochaeris catharinensis* é uma erva perene endêmica do Brasil, caracterizada por ser a única espécie do gênero a apresentar rizoma horizontal (Azevêdo-Gonçalves & Matzenbacher, 2007). Sua distribuição estende-se do norte do Rio Grande do Sul ao estado de Santa Catarina, apresentando também algumas ocorrências no sudeste do Paraná (Cabrera, 1963; Azevêdo-Gonçalves & Matzenbacher, 2007). Essa espécie cresce em ambientes campestres, encostas ou campos com *Araucaria angustifolia* (Reck *et al.*, 2011), sendo predominantemente restrita a zonas de altitude (acima dos 1400m) com solo seco, raso e pedregoso (Fig. 1B).

Calydorea Herb. é um gênero da família Iridaceae que contém 16 espécies restritas ao continente sul-americano (Goldblatt & Manning, 2008), sendo 10 delas encontradas no Brasil. *Calydorea crocoides* é uma espécie que vive em campos e encostas de morros em altitudes elevadas (entre 800m e 1500m), com distribuição considerada restrita aos Campos de Cima da Serra, no entanto já foram registradas ocorrências dessa espécie no estado de Minas Gerais (Alencar *et al.*, 2018). Caracteriza-se por ser uma erva bulbosa, de pequeno porte, com flores frágeis de curta duração, e com coloração lilás arroxeadada (Alencar, 2012) (Fig. 1C).

O gênero *Petunia* Juss. pertence à família Solanaceae e compreende 14 espécies (Segatto *et al.*, 2017) que são ervas anuais e perenes, e crescem em regiões temperadas e subtropicais da América do Sul (Stehmann *et al.*, 2009). Entre elas, *Petunia axillaris* apresenta a maior distribuição, ocorrendo no Pampa no Brasil, Argentina e Uruguai, se estendendo também para Paraguai e Bolívia (Stehmann *et al.*, 2009). Ela é a única espécie do

gênero a ter flores brancas e polinizada por mariposas noturnas (Turchetto *et al.*, 2014b), e são reconhecidas três subespécies baseadas em traços florais: *P. axillaris* subsp. *axillaris*, encontrada somente nas planícies do Pampa; *P. axillaris* subsp. *parodii*, que ocorre no Pampa e no Chaco; e *P. axillaris* subsp. *subandina*, com distribuição exclusiva nas montanhas sub-andinas e seus arredores (Ando, 1996; Turchetto *et al.*, 2014a,b). A fins de comparação de resultados de projeções climáticas para as subespécies separadamente (Giudicelli *et al.*, 2019), nós modelamos os dados de ocorrência da espécie como um todo sem considerar as linhagens evolutivas dentro da espécie (Turchetto *et al.*, 2014) (Fig. 1D).

Turnera sidoides L. é um complexo de espécies herbáceas perenes e rizomatosas com ampla distribuição no sul da América do Sul (Solís Neffa, 2010). São reconhecidas cinco subespécies por meio da variabilidade do formato da folha e indumento (Arbo 1985), o que sugere que a espécie esteja em um processo ativo de diversificação (Solís Neffa, 2010). A poliploidia foi proposta como uma força evolutiva importante nesse complexo, e estudos cromossômicos revelaram que as subespécies apresentam diferentes níveis de ploidia, baseado em $x = 7$, variando de diploide ($2n = 2x = 14$) a octoploide ($2n = 8x = 56$) (Solís Neffa & Fernández, 2001). *Turnera sidoides* subsp. *carnea* cresce em planícies no nordeste da Argentina e Uruguai, atingindo também o sul do Paraguai e Brasil (Moreno *et al.*, 2021), sobrepondo a região de ocorrência no sul do Brasil e Uruguai com *P. axillaris*. Por conta da sua distribuição em diferentes climas e regiões fitogeográficas, essa subespécie apresenta grande variação de traços florais ao longo da área de ocorrência (Moreno *et al.*, 2021) (Fig. 1E).

OBTENÇÃO DOS DADOS DE OCORRÊNCIA DAS ESPÉCIES

Os pontos de ocorrência para a distribuição de *H. catharinensis* foram obtidos através dos bancos de dados públicos *SpeciesLink* (<https://specieslink.net/>) e *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, <https://gbif.org/>). Todos os registros de ocorrência foram verificados manualmente através do Google Maps, e as coordenadas foram revisadas para validação das espécies, sendo descartadas amostras sem informações geográficas ou com inconsistências taxonômicas (Tabela S2).

As coordenadas geográficas de *P. axillaris* foram retirados de Giudicelli *et al.* (2019), que compilou dados de diferentes trabalhos para realizar análise de modelagem de nicho para as três subespécies do complexo. As informações de *T. sidoides* subsp. *carnea* foram obtidas

do trabalho de Moreno *et al.* (2021), e as de *C. crocoides* são provenientes da pesquisa de Alencar *et al.* (2018). Para todas as espécies, pontos duplicados ou muito próximos (distância inferior a 1 km) foram removidos utilizando o pacote *dismo* do programa R (Hijmans *et al.*, 2021; Kramer-Schadt *et al.*, 2013) (Tabela S2; Fig. 1A).

MODELAGEM ECOLÓGICA DE NICHOS

Foi utilizada a abordagem de *Species Distribution Modeling* (SDM) para prever a distribuição geográfica de áreas climaticamente adequadas para cada uma das espécies alvos do estudo, usando condições climáticas do presente e passado. Essa metodologia permite identificar áreas com alta adequação que poderiam ter suportado a presença das taxa através das mudanças climáticas do Pleistoceno, bem como investigar se as condições bioclimáticas atuais e passadas podem ser responsáveis pelo padrão de distribuição da diversidade genética.

Para estimar áreas de adequabilidade de habitat para as quatro espécies estudadas, foram utilizadas as 19 variáveis bioclimáticas da base de dados WorldClim (<https://worldclim.org/>; Hijmans *et al.*, 2005). O corte das camadas climáticas RASTER foi feito com o sistema de informações geográficas QGIS 3.24.0 (<https://qgis.org/>), contemplando a distribuição total de cada espécie analisada. A adequabilidade de habitat foi então medida pelo método de máxima entropia (Maxent 3.4.4, Phillips *et al.*, 2006), no qual as análises foram executadas nos recursos automáticos, utilizando o parâmetro *crossvalidate* com 10 replicatas para espécies com mais de 50 pontos amostrais, e cinco replicatas para espécies com menos de 50 pontos. De forma a reduzir a dimensionalidade e a colinearidade entre as variáveis bioclimáticas, a correlação de Pearson foi calculada com o ENMTools 1.3 (Warren *et al.*, 2010), sendo selecionadas aquelas variáveis que apresentaram $R > 0,75$ e menor porcentagem de importância para o modelo em uma corrida preliminar (Tabela S3).

Três cenários foram projetados para o passado: Último Interglacial (LIG, ~125.000 anos atrás), Último Máximo Glacial (LGM, ~22.000 anos atrás) e Holoceno Médio (HOL, ~6000 anos atrás). O modelo de circulação global utilizado foi CCSM4, na versão 1.4 do WorldClim, em resolução espacial de 30 arc-segundos (à exceção do LGM, para o qual só está disponível a resolução de 2.5 minutos).

Nós também projetamos o habitat frente às condições climáticas previstas para o futuro, tendo como referência o ano de 2070. No modelo de circulação CCSM4, foram

utilizadas as resoluções RCP 2.6 e RCP 8.5, que são dois *Representative Concentration Pathways* (RCPs), que demonstram o cenário mais otimista e pessimista, respectivamente, em relação aos impactos da concentração de gases do efeito estufa na atmosfera (IPCC AR5, 2014).

RESULTADOS

REVISÃO DOS ARTIGOS

Dos resultados da pesquisa bibliográfica foram obtidos 17 artigos, sendo cinco deles de modelagem de nicho para a região dos Campos Sulinos. Na busca de artigos nos resultados da revisão, foram encontrados sete trabalhos que estudavam seis espécies diferentes. Alguns artigos se repetiram nas duas buscas, portanto o resultado da nossa revisão foram oito publicações que apresentaram análise de modelagem de nicho para o passado e dois para o futuro na região dos Campos Sulinos (Tabela S1).

As famílias mais estudadas foram Solanaceae e Cactaceae, ambas com duas espécies. O gênero *Petunia* foi o que apareceu com a maior frequência nas publicações resultantes, presente em três artigos. Quanto à distribuição, duas espécies são encontradas nos Campos de Altitude, três ocorrem no Pampa brasileiro e nos Campos de Altitude, e três se distribuem pelo Pampa brasileiro e por outros países que abrangem o bioma (Tabela S1). Foram estudadas cinco espécies herbáceas, duas espécies arbóreas, um arbusto e dois cactos. Cinco dos oito estudos recuperados analisaram também a diversidade genética das populações. De modo geral, as espécies herbáceas ocorrendo nos Campos de Altitude apresentaram um padrão de expansão durante o LGM, e as arbóreas no Holoceno. Já a região do Pampa mostrou maior variação entre expansão e retração entre diferentes períodos climáticos. Três artigos mencionaram a ocorrência de áreas de refúgio: *Podocarpus lambertii* (Bernardi *et al.*, 2020) e *Petunia axillaris* (Giudicelli *et al.*, 2019) no período Holoceno; e *Araucaria angustifolia* (Stefenon *et al.*, 2019) durante o LGM. O trabalho de *Opuntia bonariensis* (Köhler *et al.*, 2020), uma espécie de cacto de ocorrência pampeana e andino-patagônica, apresentou a possibilidade de uma área de refúgio para os cenários futuros, sendo na região de Mendoza, Argentina.

MODELAGEM DE NICHOS

A partir da obtenção e filtragem das coordenadas geográficas, foram analisados 26 pontos de ocorrência para *H. catharinensis*, 42 para *C. crocoides*, 317 para *P. axillaris* e 62 para *T. sidoides* subsp. *carnea* (Tabela S2). A área de distribuição estimada pelo Maxent para as quatro espécies no período presente coincide com a distribuição atual que se conhece para elas. A lista completa das variáveis bioclimáticas selecionadas para as análises da modelagem de nicho após a análise de correlação pode ser observada na Tabela S3. A variável bio14 (precipitação do mês mais quente) contribuiu para o modelo de três das quatro espécies estudadas, sendo a segunda variável com maior contribuição para as projeções de *H. catharinensis*, a terceira para *P. axillaris* e a quarta para *T. sidoides* subsp. *carnea*.

Para *H. catharinensis* e *C. crocoides*, ambas espécies dos Campos de Altitude, a variável bioclimática com maior porcentagem de contribuição para a modelagem foi a bio1 (temperatura média anual). As outras duas variáveis mais importantes para *H. catharinensis* foram bio5 (máxima temperatura do mês mais quente) e bio14 (precipitação do mês mais quente); e para *C. crocoides* foram bio2 (faixa diurna média) e bio15 (sazonalidade da precipitação).

As áreas de adequabilidade de habitat de *H. catharinensis* calculadas para LIG e HOL são muito similares com a distribuição da espécie no presente. Já no LGM, a área de adequabilidade da espécie se mostrou consideravelmente maior, com alta probabilidade de ocorrência atingindo a região mais oeste do que hoje são os estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná (Fig. 2, i-iv).

Para *C. crocoides*, LIG foi o período que apresentou a maior área de probabilidade de ocorrência da espécie, destacando a extensão leste do sul do Brasil. No LGM, ocorreu uma drástica perda de habitat adequado, com praticamente nenhuma região apresentando média ou alta viabilidade para a propagação da espécie. Já no HOL, a extensão da área adequada passa a ficar similar com a do cenário presente (Fig. 2, v-viii).

Para as duas espécies do Pampa, *P. axillaris* e *T. sidoides* subsp. *carnea*, a variável bioclimática mais relevante para a modelagem foi a bio4 (sazonalidade da temperatura). Para *P. axillaris*, as outras duas variáveis com maior porcentagem de contribuição foram bio14 (precipitação do mês mais quente) e bio11 (temperatura média do trimestre mais frio); e para *T. sidoides* subsp. *carnea* foram bio17 (precipitação do trimestre mais seco) e bio5 (máxima temperatura do mês mais quente).

A provável distribuição para *P. axillaris* no HOL é bastante condizente com o cenário presente. No LGM, a área de adequabilidade de habitat é deslocada à região norte da Argentina e sul do Paraguai, atingindo uma porção maior do estado do Rio Grande do Sul, chegando a Santa Catarina e Paraná. Em contrapartida, no LIG a probabilidade de ocorrência da espécie fica concentrada no Uruguai e na porção leste da Argentina, sendo muito pouco presente no território brasileiro. (Fig. 2, xiii-xvi).

T. sidoides subsp. *carnea* demonstrou uma maior extensão da sua área de adequabilidade de habitat ao longo dos períodos glaciais e interglaciais. Enquanto LIG e LGM apresentam baixa área de distribuição, em HOL a probabilidade de ocorrência da espécie passa a ficar similar ao cenário projetado para o presente. (Fig. 2, ix-xii)

Em relação às projeções para o futuro, foi possível perceber que as quatro espécies poderão sofrer alterações na sua distribuição geográfica, mesmo no cenário mais otimista de concentração de gases do efeito estufa (RCP 2.6). A espécie que apresentou cenário mais preocupante foi *H. catharinensis*, que demonstrou perda de área considerável em RCP 2.6, restando apenas uma pequena porção de sua área original na projeção de RCP 8.5. Apesar de também apresentar redução de adequabilidade de habitat, *C. crocoides* demonstrou maior aptidão perante as mudanças climáticas em relação à *H. catharinensis*, mantendo o padrão de distribuição do presente no cenário futuro mais pessimista, porém com risco de fragmentação de área. Sob o agravamento das condições climáticas, *P. axillaris* terá sua área de ocorrência reduzida ao Uruguai, sumindo quase que completamente do território brasileiro e argentino no cenário de RCP 8.5. E, por fim, *T. sidoides* subsp. *carnea* passará a ter contato entre as populações do nordeste da Argentina e do Uruguai, de forma que na projeção climática mais grave a espécie deixará o território argentino, ocupando somente o sudeste uruguaio e o sul do Rio Grande do Sul.

DISCUSSÃO

Neste trabalho, nós utilizamos a ferramenta de modelagem de nicho para identificar quais processos estão envolvidos na diversificação das espécies campestres do sul do Brasil. Nossos resultados revelaram que as mudanças climáticas do Pleistoceno impactaram os padrões de distribuição das espécies estudadas, porém com efeitos diferentes em cada uma delas, mesmo quando ocorrendo dentro de uma mesma região.

Para as duas espécies herbáceas campestres dos Campos de Altitude estudadas aqui, a variável climática mais influente para as projeções de adequabilidade de habitat foi bio1 (temperatura média anual). No trabalho de Bernardi *et al.* (2020), recuperado na nossa revisão, a variável bio10 (temperatura média do trimestre mais quente) foi a mais importante para os modelos de distribuição de *Podocarpus lambertii*, uma espécie de conífera nativa do Brasil. Em modelos de distribuição de espécies com todos os tipos de vegetação do estado do Paraná, Trindade *et al.* (2020) também achou a variável bio10 como uma das mais importantes, juntamente de bio7 (faixa de anual de temperatura), bio16 (precipitação do trimestre mais úmido) e bio 17 (precipitação do trimestre mais quente). Para espécies de áreas abertas ocorrendo nos Campos de Altitude, Barros *et al.* (2015; 2020) observaram que as variáveis de precipitação estão mais associadas com a diferenciação genética dentro dos grupos estudados, sendo bio12 (precipitação anual) e bio15 (sazonalidade da precipitação) as mais correlacionadas. Portanto, é possível perceber que as variáveis importantes para os modelos diferem dentro da mesma região, e para os Campos de Altitude tanto precipitação quanto temperatura parecem contribuir para os padrões de distribuição da diversidade genética da vegetação.

As duas espécies do Pampa estudadas neste trabalho compartilharam as variáveis bioclimáticas bio4 (sazonalidade da temperatura), que foi a de maior importância para *P. axillaris* e segunda mais importante para *T. sidoides* subsp. *carnea*; e bio14 (precipitação do mês mais quente), que estava entre a segunda e a quarta variável mais importante para as espécies, respectivamente. Moreno *et al.* (2021), também encontrou essas duas variáveis para *T. sidoides* subsp. *carnea*, além de bio6 (temperatura mínima do mês mais frio) e bio18 (precipitação do trimestre mais quente). Na modelagem de nicho feita por Giudicelli *et al.* (2019) para as subespécies de *Petunia axillaris*, as variáveis bioclimáticas com maior contribuição para os modelos foram bio9 (temperatura média do trimestre mais seco) e bio1 (temperatura média anual), presentes tanto para *Petunia axillaris* subsp. *axillaris* quanto *Petunia axillaris* subsp. *parodii*; e bio8 (temperatura média do trimestre mais úmido) e bio17 (precipitação do trimestre mais seco), encontradas para cada uma das subespécies, respectivamente. Esse padrão de variáveis para *P. axillaris* foi discutido por Barros *et al.* (2015), que observou um aumento na correlação entre o número de haplótipos para a espécie e as variáveis de temperatura. Assim como para os Campos de Altitude, as variáveis de maior contribuição para os modelos de nicho no Pampa não seguem um único padrão geral, mas sim demonstram a especificidade de cada espécie. Além do mais, outros fatores podem ser

determinantes para a distribuição das espécies no espaço geográfico, como composição do solo e altitude, e também características biológicas de cada espécie.

A possível distribuição de *H. catharinensis* durante o LGM vai ao encontro com o que foi proposto por Behling (2002) em relação à expansão das espécies campestres sobre as áreas de floresta. O clima seco e frio do período pode ter favorecido a propagação das populações de *H. catharinensis*, que passaram a ocupar uma área contínua da região de maior altitude dos Campos Sulinos (Fig.2, iii). No trabalho de Chaves *et al.* (2019), foi identificada alta variabilidade genética para 13 populações de *H. catharinensis*, mantida através do fluxo gênico. Dessa forma, as populações não estão isoladas entre si, o que evita o avanço da endogamia e homoziguidade registrado para a espécie (Chaves *et al.*, 2019). Todos esses fatores indicam a recente história evolutiva do gênero na América do Sul (Tremetsberger *et al.*, 2005), e ainda foi sugerido que todas as populações de *H. catharinensis* surgiram a partir de um evento fundador com distribuição em modelo de ilha, e atualmente passam por um processo evolutivo de endemismo devido às suas restrições ecológicas (Chaves *et al.*, 2019). Após a expansão populacional do LGM, o fluxo gênico entre as populações deve ter diminuído, resultando no padrão genético que vemos hoje.

Diferentemente das outras espécies estudadas neste trabalho, *C. crocoides* apresentou uma significativa retração da sua região de ocorrência durante o LGM (Fig. 2, vii), o que pode indicar uma possível fragmentação de habitat para a espécie neste período. Apesar da distribuição restrita, Alencar *et al.* (2018) encontrou populações de *C. crocoides* com moderada estruturação e alto nível de diversidade genética. Em suas análises, foram encontrados dois agrupamentos genéticos para a espécie e ainda a presença de fluxo gênico entre algumas populações, o que pode ser reflexo do extenso contato que havia entre elas no passado, antes do LGM (Fig. 2, viii; Alencar *et al.*, 2018).

No trabalho de Maia *et al.* (2017) com *Tibouchina hatschbachii*, uma espécie de arbusto endêmico do sul do Brasil, a análise de modelagem de nicho revelou uma acentuada retração na distribuição da espécie durante o Holoceno, enquanto no LGM as populações *T. hatschbachii* se mostraram estáveis, mas sem sinal de expansão. Para a espécie de cactos *Cereus hildmannianus*, que se distribui pelo sul e sudeste brasileiro, Silva *et al.* (2017) observou uma importante alteração na região de área de adequabilidade de habitat, com a maior probabilidade de ocorrência mudando do sul do Brasil para o Centro-Oeste do país, o que pode indicar a possível região de origem da espécie. Esses estudos, juntamente dos

nossos resultados, sugerem que as condições climáticas do LGM podem ter afetado as espécies campestres de diferentes formas, não somente favorecendo a expansão populacional.

A diversificação do gênero *Petunia* ocorreu primeiramente nas áreas de planície, seguido de colonização independente nas regiões de altitude (Reck-Kortmann *et al.*, 2014). Esse padrão pode ser observado na projeção de *Petunia axillaris* no LGM (Fig. 2, xv), em que a área de adequabilidade de habitat se expandiu para a região dos Campos de Altitude e norte da Argentina. Nessa projeção, a porção com maior viabilidade de ocorrência da espécie corresponde à região da Serra do Sudeste, que apresenta alto índice de endemismo de plantas (Boldrini, 2009) e já foi citada como possível área de refúgio (Ab'Sáber, 1977; Speranza *et al.*, 2007). As três subespécies de *P. axillaris* são linhagens evolutivamente independentes que provavelmente divergiram durante os períodos glaciais e interglaciais do Pleistoceno (Turchetto *et al.*, 2014a), e cada uma distribuiu-se em uma bioregião específica, o que provavelmente está relacionado à divergência de nicho climático (Giudicelli *et al.*, 2019). As duas espécies do Pampa, *P. axillaris* subsp. *axillaris* e *P. axillaris* subsp. *parodii*, divergiram há cerca de 58 mil anos atrás (Turchetto *et al.*, 2014a), de forma gradual e contínua com os dois táxons em contato (Giudicelli *et al.*, 2019).

Turnera sidoides subsp. *carnea* apresenta dois diferentes morfotipos, que se diferenciam pela cor das flores e consistência das folhas: *grandense*, que ocorre em campos de touceiras de solos pedregosos no Uruguai e sul do Brasil; e *mercedeño*, que habita o nordeste da Argentina e o sul do Paraguai em campos de grama média-alta com porções de floresta subtropical (Moreno *et al.*, 2021). Esse padrão geográfico pode ser observado a partir das projeções do LGM (Fig. 2, xi), quando as condições climáticas do período citadas anteriormente favoreceram a diversificação da espécie (Moreno *et al.*, 2018). As linhagens do complexo de *T. sidoides* se divergiram há cerca de 2,02 milhões de anos atrás, com forte influência do relevo da região na formação de áreas de refúgio que possibilitaram a sobrevivência das populações (Speranza *et al.*, 2007). Esses refúgios provavelmente foram áreas montanhosas no nordeste da Argentina e norte do Uruguai, e a região do escudo Sul-Riograndense, no sul do Brasil (Ab'Sáber, 1977; Speranza *et al.*, 2007). Foi registrado um padrão moderado de diferenciação genética entre os morfotipos de *T. sidoides* subsp. *carnea*, e a diferença na distribuição geográfica entre as populações de *mercedeño* e *grandense* é concordante com as suas respectivas preferências de habitat (Moreno *et al.*, 2021). A variação genética registrada para *T. sidoides* subsp. *carnea* reflete o que foi encontrado nas nossas análises (Fig. 2, ix), com os dois morfotipos da espécie habitando

regiões com distintos regimes climáticos. Esse padrão pode ser resultado da resposta adaptativa das populações a diferentes condições ambientais e ao isolamento geográfico, e devido à sua natureza autoploiploide, a espécie se apresenta em um processo ativo de diversificação intraespecífica (Moreno *et al.*, 2021). Os casos de *Petunia* e *Turnera* exemplificam as mudanças climáticas como possíveis gatilhos de especiação, que ocorrem graças às interações entre fatores abióticos e bióticos presentes em cada região.

A variação intraespecífica, que inclui a diversidade genômica e fenotípica dentro e entre as populações de uma espécie, é diretamente afetada por extinções locais, declínios populacionais e impactos antropogênicos (Des Roches *et al.*, 2021). A diversidade genética é o que permite a adaptação das espécies ao ambiente, e sem isso elas não conseguem sobreviver às mudanças ambientais e climáticas (Hoban *et al.*, 2020). Além disso, a diversidade intraespecífica afeta a comunidade e o ecossistema em uma magnitude comparável à quantidade de espécies, e influencia diretamente na estrutura das comunidades (Raffard *et al.*, 2019). Extinções a nível de espécie são implicitamente precedidas de redução na diversidade intraespecífica, deixando as populações vulneráveis às pressões ambientais (Des Roches *et al.*, 2021). Portanto, prevenir perdas genéticas populacionais é de extrema importância para preservar linhagens bem adaptadas, permitindo um maior potencial evolutivo para as espécies no futuro (Hoban *et al.*, 2020). Estudos que integram filogeografia e modelagem de nicho são essenciais para que possamos entender e prever os riscos climáticos impostos às espécies (D'Amen *et al.*, 2013), pois com essas análises é possível conhecer a distribuição geográfica das áreas adequadas para a adaptação das linhagens, facilitando a identificação de áreas prioritárias para a conservação.

As projeções do futuro realizadas para o ano de 2070 sugerem que a distribuição geográfica das quatro espécies estudadas será afetada pelas mudanças climáticas, mesmo no cenário mais otimista. Em RCP 2.6, *H. catharinensis* e *C. crocoides* podem sofrer uma considerável redução de área de adequabilidade de habitat, levando à fragmentação e perda da diversidade genética (Fig. 3, ii e v). Já em RCP 8.5, a projeção para *H. catharinensis* indica um cenário mais grave (Fig. 3, iii), em que a redução populacional pode chegar a um ponto possivelmente irreversível, levando a espécie à extinção. Nesse cenário, *C. crocoides* parece recuperar um pouco da sua distribuição em relação à projeção anterior, porém populações que passam por declínio, mesmo conseguindo se recuperar em números, podem apresentar baixa diversidade genética, ficando vulneráveis às mudanças no ambiente (Hoban *et al.* 2020). Essas duas espécies têm distribuição restrita aos Campos de Altitude, e devido às constantes ameaças ao bioma, Alencar *et al.* (2018) sugeriu a mudança da categoria de *C. crocoides* de “pouco preocupante” para “vulnerável” na Lista Vermelha da IUCN.

Hypochaeris catharinensis sequer aparece nessa estatística, o que revela uma insuficiência de dados que avaliem seu estado de conservação. Para outra importante espécie da região, *Araucaria angustifolia*, Saraiva *et al.* (2021) observou em projeções para o futuro que a espécie tende a perder áreas adequadas de habitat mesmo nos cenários mais otimistas para as mudanças climáticas. Além disso, os autores reportaram que somente 3% da área prevista como adequada para a espécie está protegida por Unidades de Conservação, e o resto deste território está sob constante degradação pelas mudanças no uso do solo.

Para *T. sidoides* subsp. *carnea*, o agravamento das mudanças climáticas parece levar a um deslocamento da região de ocorrência desta espécie mais para o sul e à conexão entre as populações dos dois morfotipos (Fig. 3, viii e ix). No cenário RCP 8.5, não se percebe mais distinção geográfica entre os morfotipos, mas sim uma pequena área de adequabilidade mais próxima à região costeira. Os cenários para o futuro de *P. axillaris* demonstram uma possível restrição na área de ocorrência e fragmentação populacional (Fig. 3, xi e xii). As projeções deste trabalho diferem das apresentadas por Giudicelli *et al.* (2019), que executou a modelagem de nicho para as três subespécies do complexo separadamente. Para *P. axillaris* subsp. *parodii* e *P. axillaris* subsp. *subandina*, os autores encontraram um deslocamento da área de adequabilidade de habitat: do Uruguai para os territórios do Paraguai e Bolívia para a primeira subespécie; e expansão da porção norte para a mais andina e central da Argentina para a segunda. Já *P. axillaris* subsp. *axillaris* apresentou considerável fragmentação populacional, podendo levar a subespécie à extinção. De toda forma, nas análises de ambos os trabalhos a espécie se mostrou vulnerável às mudanças climáticas, com provável perda de habitat e consequências para sua variabilidade genética. Os nossos resultados reforçam a importância de levar em conta as linhagens intraespecíficas dentro de uma espécie para propor previsões de impactos das mudanças climáticas para esforços de conservação.

A exploração dos usos do solo, principalmente para a agricultura, é a maior ameaça para a biodiversidade da região Neotropical (Antonelli, 2021). A introdução de espécies exóticas da silvicultura, como *Pinus* sp. e *Eucalyptus* sp., e o sobrepastejo vêm comprometendo a diversidade das espécies nativas dos campos do sul do Brasil (Overbeck *et al.*, 2007). Além disso, as mudanças climáticas que já estão em curso podem ameaçar linhagens singulares de regiões ricas em biodiversidade e endemismo como os Campos Sulinos. A integração de estudos de variabilidade genética e modelagem de nicho para identificar os impactos climáticos na distribuição de espécies geograficamente restritas é essencial para estabelecer estratégias de conservação (D'Amen *et al.*, 2013). Manter a diversidade genética requer preservar as populações ao longo de uma extensa área de ocorrência com habitats conectados (Hoban *et al.*, 2020), portanto é essencial unir pesquisa e

iniciativas governamentais para ampliar as áreas de proteção ambiental dentro dos biomas, permitindo maior potencial evolutivo às espécies.

Os resultados obtidos neste trabalho demonstraram a importância das oscilações climáticas do Pleistoceno para os padrões de diversidade genética nos Campos Sulinos. Mesmo dentro de uma mesma região, as espécies responderam de formas distintas às alterações no clima, sendo influenciadas por diferentes variáveis climáticas. Ao contrário do que era previsto para espécies campestres (Behling, 2002), *C. crocoides* apresentou retração na sua área de ocorrência durante o LGM, indicando um padrão de diversificação que também pode ter afetado outras espécies da região. As projeções futuras revelaram que, se medidas de preservação não forem estabelecidas, as espécies estudadas podem sofrer sérias alterações de habitat, levando à perda da sua diversidade intraespecífica e reduzindo sua capacidade de adaptação aos impactos climáticos. Por isso, é importante que mais estudos sejam conduzidos para diferentes táxons da vegetação dos Campos Sulinos, de forma a esclarecer melhor os seus padrões de diversidade e especiação, e identificando suas áreas de maior adequabilidade de habitat para que seja possível estabelecer planos de conservação efetivos. Como perspectiva do nosso trabalho, pretendemos realizar análises com modelos consenso criados a partir de vários algoritmos para reduzir a influência de erros, aumentando a confiabilidade dos resultados finais.

REFERÊNCIAS

- Ab'Saber AN. 1977.** Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas*, 3, 1–19.
- Alencar JM, Kaltchuk-Santos E, Fachinetto J, Tacuatiá LO, Forni-Martins ER, Stiehl-Alves EM, Souza-Chies TT. 2018.** Genetic and ecological niche modeling of *Calydorea crocoides* (Iridaceae): An endemic species of Subtropical Highland Grasslands. *Genetics and Molecular Biology*, 41, 1(suppl), 327-340.
- Alencar JM. 2012.** Diversidade genética de *Calydorea crocoides* Ravenna (Iridaceae): aspectos moleculares e citogenéticos. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Ando T. 1996.** Distribution of *Petunia axillaris* (Solanaceae) and its new subspecies in Argentina and Bolivia. *Acta. Phytotax. Geobot.* 47, 19–30 doi: 10027511619

- Andrade BO, Marchesi E, Burkart S, Setubal R, Lezama F, Perelman S, Boldrini II. 2018.** Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188, 250–256. [tps://doi.org/10.1093/botlinnean/boy063](https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy063).
- Andrade BO, Bonilha CL, Overbeck GE, Vélez-Martin E, Rolim RG, Bordignon AS, et al. 2019.** Classification of South Brazilian grasslands: Implications for conservation. *Applied Vegetation Science*. DOI 10.1111/avsc.12413.
- Antonelli A, Nylander JAA, Persson C & Sanmartín I. 2009.** Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 9749–9754.
- Antonelli A. 2021.** The rise and fall of Neotropical biodiversity. *Botanical Journal of the Linnean Society* XX: 1–17.
- Azevêdo-Gonçalves CF, Matzenbacher NI. 2007.** O gênero *Hypochaeris* (Asteraceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia* 62:55–87
- Backes A, Mäder G, Turchetto C, Segatto AL, Fregonezi JN, Bonatto SL, Freitas LB. 2019.** How diverse can rare species be on the margins of genera distribution? *AoB Plants* 11: plz037. doi: 10.1093/aobpla/plz037.
- Barros MJF, Silva-Arias GA, Fregonezi JN, Turchetto-Zolet AC, Iganci JRV, Diniz-Filho JAF & Freitas LB. 2015.** Environmental drivers of diversity in Subtropical Highland Grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17: 360–368.
- Barros MJF, Silva-Arias GA, Segatto ALA, Reck-Kortmann M, Fregonezi JN, Diniz-Filho JAF & Freitas LB de. 2020.** Phylogenetic niche conservatism and plant diversification in south american subtropical grasslands along multiple climatic dimensions. *Genetics and Molecular Biology* 43.

- Behling H, 2002.** South and Southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 177, 19–27. (doi:10.1016/S0031-0182(01)00349-2)
- Behling H & Pillar VDP. 2007.** Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362: 243–251.
- Bernardi AP, Lauterjung MB, Mantovani A & dos Reis MS. 2020.** Phylogeography and species distribution modeling reveal a historic disjunction for the conifer *Podocarpus lambertii*. *Tree Genetics and Genomes* 16.
- Boldrini II. 1997.** Campos do Rio Grande do Sul: Caracterização Fisionômica e Problemática Ocupacional. *Boletim do Instituto de Biociências*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, n. 56. Porto Alegre.
- Boldrini II. 2009.** A flora dos Campos do Rio Grande do Sul. In V. D. Pillar (Ed.), *Campos sulinos: Conservação e uso sustentável da biodiversidade* (pp. 63–77). Brasília, Brazil: MMA.
- Cabrera AL. 1963.** Estudios sobre o gênero *Hypochaeris*. *Bol Soc Argent Bot* 10:166–195
- Carnaval, A.C. and Moritz, C. 2008.** Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35: 1187-1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01870.x>
- Carnaval AC, Waltari E, Rodrigues MT, Rosauer D, VanDerWal J, Damasceno R, Prates I, Strangas M, Spanos Z, Rivera D, Pie MR, Firkowski CR, Bornschein MR, Ribeiro LF & Moritz C. 2014.** Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281.

- Chaves CL, Ruas EA, Ruas CF, Urtubey E & Ruas PM. 2019.** Genetic diversity and structure of *Hypochaeris catharinensis* Cabrera (Asteraceae), an endemic species of Southern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* **305**: 675–686.
- Costa GC, Hampe A, Ledru MP, Martinez PA, Mazzochini GG, Shepard DB, Werneck FP, Moritz C & Carnaval AC. 2018.** Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global Ecology and Biogeography* **27**: 285–297.
- D’Amen M, Zimmermann NE & Pearman PB. 2013.** Conservation of phylogeographic lineages under climate change. *Global Ecology and Biogeography* **22**: 93–104.
- Dornelles MP, Heiden G, Lughadha EN & Iganci J. 2022.** Quantifying and mapping angiosperm endemism in the Araucaria Forest. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2022, 199, 449–469.
- Fregonezi JN, Turchetto C, Bonatto SL, Freitas LB. 2013.** Biogeographical history and diversification of *Petunia* and *Calibrachoa* (Solanaceae) in the Neotropical Pampas grassland. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **171**: 140–153.
- Giudicelli GC, Turchetto C, Silva-Arias GA & Freitas LB. 2019.** Influence of climate changes on the potential distribution of a widespread grassland species in South America. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **41**.
- Goldblatt P & Manning JC. 2008.** The Iris Family: Natural History and Classification. *Timber Press*, 336p.
- Hewitt G. 2000.** *The genetic legacy of the Quaternary ice ages*. *Nature* **405**: 907–913.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005.** Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* **25**,1965–1978.

Hijmans RJ, Phillips S, Leathwick J, Elith J. 2021. *dismo: Species Distribution Modeling.*
<https://CRAN.R-project.org/package=dismo>

Hoban S, Bruford MW, Funk WC, Galbusera P, Griffith MP, Grueber CE, Heuertz M, Hunter ME, Hvilson C, Stroil BK, Kershaw F, Khoury CK, Laikre L, Lopes-Fernandes M, MacDonald AJ, Mergeay J, Meek M, Mittan C, Mukassabi TA, O'Brien D, Ogden R, Palma-Silva C, Ramakrishnan U, Segelbacher G, Shaw RE, Sjögren-Gulve P, Veličković N & Vernesi C. 2021. Global commitments to conserving and monitoring genetic diversity are now necessary and feasible. *BioScience* **71**: 964–976.

Hoorn C, Wesselingh FP, ter Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, Sanmartín I, Sanchez-Meseguer A, Anderson CL, Figueiredo JP, Jaramillo C, Riff D, Negri FR, Hooghiemstra H, Lundberg J, Stadler T, Särkinen T & Antonelli A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* **330**: 927–931.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). 2019. Mapa de Biomas do Brasil. Disponível em:
<https://www.ibge.gov.br/geociencias/cartas-e-mapas/informacoes-ambientais/15842-biomas.html?=&t=o-que-e>. Acesso em: 30/01/2022

Intergovernmental Panel of Climate Change (IPCC). 2014. Fifth Assessment Report (AR5). Disponível em: <https://www.ipcc.ch/assessment-report/ar5/>. Acesso em: 24/04/2022

Iganci JR, Heiden G, Teresinha S, Miotto S & Pennington RT. 2011. *Campos de Cima da Serra: the Brazilian Subtropical Highland Grasslands show an unexpected level of plant endemism.*

- Iganci JRV, Miotto STS, Souza-Chies TT, Särkinen TE, Simpson BB, Simon MF, Pennington RT. 2013.** Diversification history of *Adesmia* ser. *psoraleoides* (Leguminosae): Evolutionary processes and the colonization of the southern Brazilian highland grasslands. *South African Journal of Botany*, 89: 257-264. doi.org/10.1016/j.sajb.2013.06.016.
- Kane K, Debinski DM, Anderson C, Scasta JD, Engle DM, Miller JR. 2017.** Using Regional Climate Projections to Guide Grassland Community Restoration in the Face of Climate Change. *Frontiers in Plant Science* 8:730. doi: 10.3389/fpls.2017.00730.
- Köhler M, Esser LF, Font F, Souza-Chies TT & Majure LC.** Beyond endemism, expanding conservation efforts: a relictual Pleistocene distribution and first report of the prickly pear cactus, *Opuntia bonaerensis*, in Brazil and Uruguay.
- Kramer-Schadt S, Niedballa J, Pilgrim JD, Schröder B, Lindenborn J, Reinfelder V, Stillfried M, Heckmann I, Scharf AK, Augeri DM et al. 2013.** The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions* 19:1366–1379. doi: 10.1111/DDI.12096
- Leal BSS, Palma da Silva C & Pinheiro F. 2016.** Phylogeographic Studies Depict the Role of Space and Time Scales of Plant Speciation in a Highly Diverse Neotropical Region. *Critical Reviews in Plant Sciences* 35: 215–230.
- Lorenz-Lemke AP, Togni PD, Mäder G, Kriedt RA, Stehmann JR, Salzano FM, Bonatto SL & Freitas LB. 2010.** Diversification of plant species in a subtropical region of eastern South American highlands: A phylogeographic perspective on native *Petunia* (Solanaceae). *Molecular Ecology* 19: 5240–5251.
- Mäder G, Freitas LB. 2019.** Biogeographical, ecological, and phylogenetic analyses clarifying the evolutionary history of *Calibrachoa* in South American grasslands, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Volume 141, ISSN 1055-7903

- Maia RF, Pereira Zwiener V, Morokawa R, Silva-pereira V & Goldenberg R. 2017.** Phylogeography and ecological niche modelling uncover the evolutionary history of *Tibouchina hatschbachii* (Melastomataceae), a taxon restricted to the subtropical grasslands of South America. *Botanical Journal of the Linnean Society*, Volume 183, Issue 4, 1 April 2017, Pages 616–632, <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box008>.
- MapBiomas (2020) Relatório Anual do Desmatamento no Brasil. Publicado em junho de 2021.** São Paulo, Brasil. Disponível em: <https://alerta.mapbiomas.org/relatorio>. Acesso em: 30/01/2022
- Ministério do Meio Ambiente (MMA) (2021) Painel de Unidades de Conservação Brasileiras.** Disponível em: <https://antigo.mma.gov.br/areas-protegidas/cadastro-nacional-de-ucs.html>. Acesso em: 30/01/2022
- Moreno EMS, Brandão De Freitas L, Speranza PR & Neffa VGS. 2018.** Impact of Pleistocene geoclimatic events on the genetic structure in mid-latitude South American plants: insights from the phylogeography of *Turnera sidoides* complex (Passifloraceae, Turneroideae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2018, 188, 377–390.
- Moreno EMS, Via Do Pico GM, Kovalsky IE, Roggero Luque JM, Seijo JG & Solís Neffa VG. 2021.** Species diversification in the lowlands of mid-latitude South America: *Turnera sidoides* subsp. *carnea* as a case study. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 93.
- Overbeck GE, Müller SC, Fidelis A, Pfadenhauer J, Pillar VD, Blanco CC, Boldrini II, Both R & Forneck ED. 2007.** Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 101–116.
- Raffard A, Santoul F, Cucherousset J & Blanchet S. 2019.** The community and ecosystem consequences of intraspecific diversity: a meta-analysis. *Biological Reviews* 94: 648–661.

- Reck M, Benício LM, Ruas EA, Rodrigues LA, Ruas PM, Ortiz MA, Talavera S, Urtubey E, Stuessy T, Weiss-Schneeweiss H, Tremetsberger K, Michelan VS, Matzenbacher NI, Vanzela ALL, Terrab A, Samuel R & Ruas CF. 2011.** Karyotype and AFLP data reveal the phylogenetic position of the Brazilian endemic *Hypochaeris catharinensis* (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* **296**: 231–243.
- Reck-Kortmann M, Silva-Arias GA, Segatto ALA, Mäder G, Bonatto SL & de Freitas LB. 2014.** Multilocus phylogeny reconstruction: New insights into the evolutionary history of the genus *Petunia*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **81**: 19–28.
- des Roches S, Pendleton LH, Shapiro B & Palkovacs EP. 2021.** Conserving intraspecific variation for nature’s contributions to people. *Nature Ecology and Evolution* **5**: 574–582.
- Rolland J, Lavergne S, Manel S. 2015.** Combining niche modelling and landscape genetics to study local adaptation: a novel approach illustrated using alpine plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **17**, 491–499. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ppees.2015.07.005>.
- Safford H. 2007.** Brazilian Páramos IV. Phytogeography of the campos de altitude. *Journal of Biogeography* **34**: 1701–1722.
- Saraiva, D.D., Esser, L.F., Grasel, D. & Jarenkow, J.A. 2021.** Distribution shifts, potential refugia, and the performance of protected areas under climate change in the Araucaria moist forests ecoregion. *Applied Vegetation Science*, **24**, e12628. Available from: <https://doi.org/10.1111/avsc.12628>
- Segatto ALA, Reck-Kortmann M, Turchetto C & Freitas LB. 2017.** Multiple markers, niche modelling, and bioregions analyses to evaluate the genetic diversity of a plant species complex. *BMC Evolutionary Biology* **17**.
- Silva GAR, Antonelli A, Lendel A, Moraes E de M & Manfrin MH. 2018.** The impact of early Quaternary climate change on the diversification and population dynamics of a South American cactus species. *Journal of Biogeography* **45**: 76–88.

- Solís Neffa VG & Fernández A. 2001.** Cytogeography of the *Turnera sidoides* L. complex (Turneraceae, Leiocarpaceae). *Botanical Journal of Linnean Society* 137: 189-196.
- Solís Neffa VG. 2010.** Geographic patterns of morphological variation in *Turnera sidoides* subsp. *pinnatifida* (Turneraceae). *Plant Systematics and Evolution* 284: 231–253.
- Soriano A. 1992.** Río de la Plata grasslands. In Coupland RT, ed. *Ecosystems of the world* 8A. Amsterdam: Elsevier, 367–407.
- Speranza PR, Seijo JG, Grela IA & Solís Neffa VG. 2007.** Chloroplast DNA variation in the *Turnera sidoides* L. complex (Turneraceae): Biogeographical implications. *Journal of Biogeography* 34: 427–436.
- Stefenon VM, Klabunde G, Lemos RPM, Rogalski M & Nodari RO. 2019.** Phylogeography of plastid DNA sequences suggests post-glacial southward demographic expansion and the existence of several glacial refugia for *Araucaria angustifolia*. *Scientific Reports* 9.
- Stehmann JR, Lorenz-Lemke AP, Freitas LB, Semir J. 2009.** The genus *Petunia*. In: Gerats, T., Strommer, J. (Eds.), *Petunia: Evolutionary, Developmental and Physiological Genetics*. Springer, New York, pp. 1–28.
- Tremetsberger K, Weiss-Shneeweiss H, Stuessy T, Samuel R, Kadlec G, Ortiz MA, Talavera S. 2005.** Nuclear ribosomal DNA and karyotypes indicate a NW African origin of South American *Hypochaeris* (Asteraceae, Cichorieae). *Molec. Phylogen. Evol.* 35:102–116. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.12.022>
- Trindade WCF, Santos MH & Artoni RF. 2020.** Climate change shifts the distribution of vegetation types in South Brazilian hotspots. *Regional Environmental Change* 20.
- Turchetto C, Fagundes NJR, Segatto ALA, Kuhlemeier C, Solís Neffa VG, Speranza PR, Bonatto SL & Freitas LB. 2014a.** Diversification in the south american pampas: The

- genetic and morphological variation of the widespread petunia axillaris complex (solanaceae). *Molecular Ecology* **23**: 374–389.
- Turchetto C, Segatto ALA, Telles MPC, Diniz-Filho JAF & Freitas LB. 2014b.** Intraspecific classification reflects genetic differentiation in the widespread Petunia axillaris complex: A comparison among morphological, ecological, and genetic patterns of geographic variation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **16**: 75–82.
- Turchetto-Zolet AC, Pinheiro F, Salgueiro F & Palma-Silva C. 2013.** Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular Ecology* **22**: 1193–1213.
- Waltari E, Hijmans RJ, Peterson AT, Nyári ÁS, Perkins SL & Guralnick RP. 2007.** XLocating pleistocene refugia: Comparing phylogeographic and ecological niche model predictions. *PLoS ONE* **2**.
- Warren DL, Glor RE & Turelli M. 2010.** ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* **33**: 607–611.
- Whitham TG, DiFazio SP, Schweitzer JA, Shuster SM, Allan GJ, Bailey JK, et al. 2008.** Extending genomics to natural communities and ecosystems. *Science*, 320, 492 – 495.

FIGURAS & MATERIAL SUPLEMENTAR

As figuras e tabelas mencionadas no texto estão disponíveis em um segundo anexo encaminhado juntamente com o arquivo deste trabalho.