


UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA



Campos de altitude subtropicais do Brasil: padrões e processos ao longo do tempo e do espaço

CÁSSIA PLÁ

Porto Alegre
2020

Campos de altitude subtropicais do Brasil: padrões e processos ao longo do tempo e do espaço

CÁSSIA PLÁ

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como um dos requisitos para obtenção do grau de Doutora em Botânica.

Orientadora: Prof. Dr. João Ricardo Vieira Iganci

Coorientador: Prof. Dr. Gustavo Heiden

Comissão examinadora:

Dra. Giovanna Giudicelli

Dra. Tatiana Teixeira de Souza Chies (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil)

Dr. Sérgio Augusto de Loreto Bordignon (Universidade La Salle)

Porto Alegre, 01 de junho de 2020.

Dedico

À mim, me esforcei muito e superei muitas provas para concluir este trabalho. E também à minha família, especialmente meus pais, meus maiores exemplos de vida e incentivadores incondicionais.

Agradecimentos

Ao meu orientador João Ricardo Vieira Iganci, meu reconhecimento pela confiança e oportunidade de realizar este estudo, por sua atenção, incentivo e apoio como mestre e como amigo ao longo desses anos.

Ao meu coorientador Gustavo Heiden pelo auxílio intelectual e logístico durante o caminhar da tese, por me abrir os olhos naqueles momentos que cegamos até para o óbvio e também pela amizade.

Aos colegas e amigos da “Salinha”, que nesses 5 anos aguentaram meus dias bons e os ruins, sempre com um mate cevado logo cedo, um docinho depois do R.U, um abraço demorado ou até falando umas besteiras só pra dar umas risadas. Josi (Josimar külkamp), Edo (Eduardo Valduga), mas especialmente o Gui (Guilherme Coelho) e a Ethi (Ethiéne Guerra), que estão comigo nesta sala desde abril de 2015, sem vocês não existiria tese.

Aos demais colegas do PPG Botânica pelas orientações, trocas de conhecimento e experiências de vida, tanto nas disciplinas, quanto nas saídas de campo e reuniões extracurriculares.

À um grupo especial de colegas, que ganharam um lugar mais que cativo no meu coração. Mariane Dornelles, Ethiéne Guerra, Julia Kilipper e Gabriele Dachi (Bonde do Charmander). Nesses tempos sombrios para a ciência fica difícil dizer o valor de um título de pós-graduação, mas com certeza a amizade de vocês vale e valerá sempre mais do que qualquer título. Afinal, tudo que enfrentamos e superamos nesses últimos anos não cabe no Lattes.

À Gabriela Thomaz e Jaqueline Durigon que, além de colegas de profissão, foram minha família em Porto Alegre. Fizeram da minha moradia um ambiente de amizade, muito carinho e cumplicidade. Assim como meu filhote, Bacon, um cão que só não sabe falar, mas nem precisa porque sabe transmitir muito bem seu amor e apoio incondicional.

À minha psicóloga Dra. Lissia Ana Basso, por me mostrar caminhos quando eu estive tão perdida, por me encorajar quando estava repleta de medos, com vasto conhecimento e profissionalismo, mas principalmente sempre com muito carinho e empatia.

Ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da UFRGS e aos seus professores pelas oportunidades, experiências e conhecimentos compartilhados.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Capes pela bolsa de pós-graduação cedida.

Aos meus familiares pelo apoio, incentivo e carinho. Que mesmo longe, sempre se fizeram presentes.

À todos aqueles que, mesmo que aqui não tenham sido citados, contribuíram de alguma forma para a realização deste estudo.

Gratidão!

Resumo

Os campos de altitude do sudeste da América do Sul apresentam grande biodiversidade e um alto índice de plantas endêmicas. Diversos estudos apontam para uma complexa história biogeográfica na formação da composição florística desta região. Fatores bióticos e abióticos influenciam nos padrões e processos de diversificação e de distribuição de plantas ao longo do tempo. O clima tropical-subtropical dessa região evidencia um gradiente latitudinal que, somado às variações de altitude, propicia a existência de habitats heterogêneos e de várias espécies exclusivas. Na presente tese buscamos compreender os processos de diversificação ao longo do tempo em linhagens com alta representatividade na região dos campos de altitude, nos permitindo inferir sobre os padrões históricos que levaram à formação da paisagem atual nesta região. Para tanto, inicialmente foram atualizados e verificados taxonomicamente os endemismos dos campos de altitude do sul do Brasil, através de um trabalho extenso de pesquisa em estudos taxonômicos, protólogos e espécimes tipo, compreendendo uma vasta base de dados com informações históricas e atuais. Em seguida, foram realizadas análises filogenéticas moleculares, com estimativas do tempo de divergência e distribuição de quatro táxons que apresentam alta representatividade tanto nos campos de altitude quanto nas demais áreas relacionadas ao estudo - Biomas Pampa, Cerrado *sensu lato*, região andina e regiões campestres no sul da América do Norte e América Central. Com o uso dessas abordagens, aprimoramos nosso entendimento sobre a taxonomia, filogenia e biogeografia histórica evolutiva que envolve a região dos campos de altitude do sudeste da América do Sul. Como resultado, atualizamos a lista de endemismos dos campos de altitude subtropicais do Brasil para 273 táxons (23,5% de sua flora), representando 40 famílias e 117 gêneros, destacando 57 táxons relatados como endêmicos da região pela primeira vez. Mostramos a existência de conexões pretéritas entre os campos de altitude e a região dos Andes, com destaque para os últimos sete milhões de anos, quando se concentram a maioria dos eventos de dispersão envolvendo os campos de altitude. O Pampa aparece como a área que atualmente mais compartilha táxons com os campos de altitude, e o grande número de radiações locais observado para a formação estudada indica a priorização de eventos de diversificação *in situ* em detrimento de eventos de vicariância com as demais áreas, especialmente as áreas mais distantes.

Palavras-chave: biogeografia histórica, campos de altitude, endemismo, Mata Atlântica, Pampa.

Abstract

The southeast highland grasslands of South America present high biodiversity and many endemic plants. Several studies point that a complex biogeographic history is related to the floristic composition of this region. Biotic and abiotic factors influenced the diversification and distribution plants patterns over time. The tropical-subtropical climate of this region shows a latitudinal gradient that, added to the variations in altitude, provides the existence of heterogeneous habitats and several exclusive species. In this thesis, our aim was to understand the diversification processes over time in plant lineages that present high diversity in the highland grasslands, allowing us to infer about the historical patterns that led to the formation of the current landscape in this region. Thus, we updated and taxonomically review the plant species endemism list from the highland grasslands in southern Brazil through extensive research based on taxonomic studies, protologues, and herbarium specimens, comprising a vast database with historical and current information. We performed molecular phylogenetic analyzes, with estimates of the time of divergence and distribution of four taxa that have high representativeness both in the highland grasslands and in the other areas related to the study - Pampa Biome, Cerrado *sensu lato*, the Andean region and grassland regions in southern North and Central America (Mesoamerica). These approaches allowed us to improve our understanding of the taxonomy, phylogeny, and evolutionary historical biogeography of the highland grasslands of South America. As a result, we updated the list of endemism in Brazil's subtropical highland grassland to 273 taxa (23.5% of its flora), representing 40 families and 117 genera, highlighting 57 taxa reported as endemic to this region for the first time. Moreover, we showed the existence of past connections between the highland grassland and the Andes region, although most dispersal events involving the highland grasslands were concentrated in the last seven million years. The Pampa appears as the area that currently shares more taxa with the highland grasslands, and the large number of local radiation observed for the studied area indicates the events of diversification *in situ* as more frequent than events of vicariance with more distant areas.

Keywords: Atlantic Forest, endemism, historical biogeography, highland grassland, Pampa.

SUMÁRIO

RESUMO	5
ABSTRACT	6
APRESENTAÇÃO	8
INTRODUÇÃO GERAL	9
CAPÍTULO I — The importance of the Brazilian subtropical highland grasslands evidenced by a taxonomically verified endemic species list.....	17
Abstract	17
Keywords	17
1. Introduction	18
2. Material and methods	20
3. Results	23
4. Discussion	30
5. Conclusion	35
Acknowledgements	36
References	36
CAPÍTULO II — Primeiros passos para entender a diversificação de plantas em campos de altitude na América do Sul.....	43
Resumo	44
Palavras-chave	44
1. Introdução	45
2. Material e Métodos	47
3. Resultados	51
4. Discussão	56
5. Considerações finais	62
Agradecimentos	63
Referencias	63
Apêndice A.	70
Apêndice B.	74
CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS	78

Apresentação

Esta tese está dividida em uma Introdução Geral, seguida de dois capítulos formatados como manuscritos a serem publicados e, por fim, Conclusões e Perspectivas.

CAPÍTULO I — THE IMPORTANCE OF THE BRAZILIAN SUBTROPICAL HIGHLAND GRASSLANDS EVIDENCED BY A TAXONOMICALLY VERIFIED ENDEMIC SPECIES LIST

A formatação deste capítulo seguiu o modelo exigido para publicação na revista *Phytotaxa*, na qual o artigo já foi aceito para publicação (artigo apresentado no exame de qualificação deste doutorado).

CAPÍTULO II — PRIMEIROS PASSOS PARA ENTENDER A DIVERSIFICAÇÃO DE PLANTAS EM CAMPOS DE ALTITUDE NA AMÉRICA DO SUL

A formatação deste capítulo seguiu o modelo exigido para publicação na revista *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, na qual o artigo será submetido em breve, sendo traduzido para o inglês antes da submissão.

As instruções para os autores podem ser encontradas nos endereços eletrônicos abaixo:

Phytotaxa (<https://www.mapress.com/j/pt/information/authors>)

Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics

(www.elsevier.com/wps/find/journaldescription.cws_home/701793?generatepdf=true)

Introdução Geral

Regiões de elevadas altitudes, assim como as campestres, estão entre as áreas com maior biodiversidade no mundo (Merckx *et al.* 2015; Pouchon *et al.* 2018; Borghetti *et al.* 2019). O desenvolvimento de estratégias eficientes para a conservação e o uso sustentável da biodiversidade depende fundamentalmente da compreensão da riqueza biológica dentro de uma região (Schmeller *et al.* 2009; Lepetz *et al.* 2009; Barboza *et al.* 2016). Alexander von Humboldt, criador do conceito original de bioma, argumentou que a vegetação tem um papel central na compreensão dos processos a nível da paisagem, e foi o primeiro a lançar a ideia de que biomas podem ser vistos como “palcos evolutivos” para as linhagens que neles ocorrem (Särkinen *et al.* 2012; Buttner 2012). Biomas podem também ser definidos como ecossistemas com certa homogeneidade, combinando características do macroclima com a estrutura vegetacional e as espécies-chave de uma determinada região (Woodward *et al.* 2004). Entretanto, mesmo assim existem áreas heterogêneas de transição entre biomas, onde cada unidade “compete” com a outra, resultando em regiões com características ecológicas distintas (Shelford 1931).

A partir desta conceituação, diferentes abordagens podem ser empregadas para caracterizar uma região de estudo quanto à biogeografia. Holdridge (1967) desenvolveu o método conhecido como Envelopes Climáticos, que incorpora profundamente o clima na definição de bioma e aponta que a localização geográfica também desempenha papel importante nessa definição. O solo, como um dos componentes principais do ecossistema, também possui grande relevância na caracterização de áreas devido à grande especificidade da flora (Clark *et al.* 1999; Moro 2015). Shameem *et al.* (2011) mostraram que as espécies herbáceas dominantes em uma área de parque no Himalaia, se revezam ao longo do ano em virtude das condições estruturais e nutricionais do solo. Trabalhos com esse tipo de abordagem ainda são escassos tanto para regiões de grande altitude como campestres. Porém, mais estudos são necessários para melhor esclarecer esta relação.

A classificação tradicional da paisagem, com áreas bem delimitadas, cria fronteiras nítidas entre elas. Porém, na realidade sabemos que a maioria dessas áreas tem extensa sobreposição florística em uma ampla faixa de transição entre seus limites adjacentes (Hoorn *et al.* 2010). Embora os mapas de sensoriamento remoto sejam superiores no refinamento de informações a nível regional e local, “mapas estruturais”

não consideram similaridade florística e, portanto, não representam unidades biologicamente significativas. Em contraste, “mapas florísticos”, comumente utilizados em estudos de biogeografia, biologia da conservação e macroevolução, são baseados em dados que retratam a composição de espécies e endemismos, mas representam áreas num âmbito mais global, já que não apresentam dados tão refinados. A definição de uma área específica, em diferentes escalas, é fundamental para as pesquisas nos âmbitos macroevolutivo e macroecológico, e deve estimular o diálogo entre os campos de pesquisa. Entretanto, em estudos de unidades empíricas complexas, como os biomas, torna-se difícil a organização de categorias fixas (Oliveira-Filho 2009). De forma geral, para compreender e circunscrever um bioma, domínio fitogeográfico ou uma biorregião, é fundamental aliar o uso de diferentes métodos a um amplo conhecimento da vegetação, a qual molda a paisagem e caracteriza o sistema (Särkinen *et al.* 2012).

Os campos de altitude do sudeste da América do Sul compreendem uma série de formações úmidas e dominadas pela vegetação herbácea e arbustiva, restritas aos cumes altos do sul e sudeste brasileiro (Safford 1999a; 2007). Esta formação encontra-se circunscrita na cadeia de montanhas da Serra Geral, da Serra do Mar e da Serra da Mantiqueira, cobrindo grande parte do planalto do sul e sudeste do Brasil, e apresenta solos de origem basáltica, granítica e calcária. Além disso, o clima é subtropical úmido, resultando em características abióticas edafoclimáticas específicas para a região (Safford 1999b; 2007; Plá *et al.* 2020, *in press*). Incêndios antropogênicos e pastagens são comuns nos campos de altitude e provavelmente contribuem significativamente para a estrutura moderna das comunidades de vegetação (Safford 1999a; Boldrini 2009). Ao longo dos últimos anos, estudos sobre modificações geológicas e oscilações climáticas na América do Sul têm sido fundamentais para elucidar os eventos mais importantes que podem ter influenciado na constituição da biota da região (Donato *et al.* 2003; Pérez-Losada *et al.* 2004; Berreda *et al.* 2010). Desta forma, o conhecimento sobre os processos climáticos e geológicos que moldaram a paisagem do sudeste do continente é fundamental para embasar análises sobre processos históricos e a diversificação da flora.

Análises de árvores filogenéticas, integradas à datação do tempo de divergência entre linhagens de plantas ou animais e ao conhecimento sobre variáveis ambientais e geológicas têm avançado recentemente, proporcionando novas perspectivas sobre a história evolutiva dos biomas (Byrne *et al.* 2008; Meseguer *et al.* 2014; Pokorný *et al.*

2015). Nestes estudos, um forte padrão de conservantismo de nicho filogenético é visto através de linhagens de plantas a nível mundial, indicando que espécies relacionadas tendem a ocupar ambientes similares (Särkinen *et al.* 2012; Barros *et al.* 2020). Segundo Antonelli & Sanmartin (2011), um dos principais problemas em estudos evolutivos é determinar a real causa da especiação. A partir do momento em que dados temporais são incluídos nas análises, para configurar mais veracidade aos resultados (Donoghue & Moore 2003), o uso de dados filogenéticos moleculares, principalmente quando combinados com análise de registro fóssil, são fundamentais para testar hipóteses baseadas em predições nas quais o tempo é considerado. Análises de correlações filogenéticas são também cada vez mais utilizadas para testar se o aumento nas taxas de diversificação pode ser associado com eventos específicos, tais como a dispersão para uma nova região ou aquisição de uma inovação morfológica fundamental (Ree 2005; Moore & Donoghue 2009; Antonelli & Sanmartin 2011). Simon *et al.* (2009) realizaram um estudo com ênfase na flora endêmica do Cerrado, no Brasil, e verificaram que a maioria dos representantes dos clados amostrados possuíam adaptações ao fogo, mostrando que muitas vezes a planta precisa se adaptar para otimizar seu nicho.

Grupos modelo de espécies também são comumente usados para entender os padrões evolutivos. Clados de leguminosas endêmicas podem, por exemplo, contar a história das florestas tropicais sazonalmente secas (SDTF) na América do Sul (Särkinen *et al.* 2011). Estes clados são considerados geologicamente antigos e evolutivamente distintos, o que é evidenciado pela grande divergência dentro e entre as espécies. Em função disso, estudos sugerem que as SDTF formam um bioma antigo, que foi separado pelo soerguimento dos Andes, tornando-as um excelente modelo para a compreensão de processos de vicariância, se somado a análises de área ancestral (Bacon 2013). Bytebier *et al.* (2010) usaram a história evolutiva do gênero de orquídeas *Disa* Thunb. (subfamília Orchidoideae) como base para reconstruir climas e ambientes passados (paleoambientes) da flora do Cabo, na África do Sul. Dessa forma, mudanças paleoclimáticas têm sido cogitadas como provável evento desencadeador e mantenedor das radiações de plantas naquela região. As origens evolutivas de biotas únicas, no entanto, são pouco conhecidas (Graham *et al.* 2014). Como outros habitats insulares, a biota endêmica de uma montanha isolada resulta de dinâmicas complexas entre colonização, especiação *in situ* e extinção local (Sanmartín *et al.* 2010).

As savanas neotropicais já foram percebidas pelos naturalistas como ambientes antigos, que cobrem áreas geomorfológicas antigas e estão intimamente relacionadas às diversas formações vegetacionais adjacentes, especialmente florestas (Borghetti *et al.* 2019; Vasconcelos *et al.* 2020). A idade estimada da divergência de linhagens de plantas do Cerrado abrange o final do Mioceno até o Plioceno, coincidindo com a hipótese de expansão de gramíneas C4 nos biomas savanoides neste período (Beerling 2006). Esta hipótese culmina com o surgimento e reconhecimento do fogo como um fator propulsor na evolução das espécies e linhagens endêmicas do Cerrado (Bond 2005; Simon 2009). No caso dos campos de altitude, a baixa temperatura é um dos fatores responsáveis pela caracterização do ambiente. A baixa temperatura é um importante fator ambiental que limita a distribuição, afeta a sobrevivência e rendimento das culturas vegetais (Guy 1990; Huner *et al.* 1993).

Desta forma, o conhecimento sobre a origem e evolução da diversidade e a distribuição geográfica das formações campestres de altitude do Brasil auxiliará na tomada de decisões para promover a conservação e o uso sustentável de áreas de elevada riqueza de espécies e de linhagens importantes do ponto de vista histórico e ecológico.

Referências

- Antonelli, A. and Sanmartín, I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60: 403–414.
- Bacon, C.D. 2013. Biome evolution and biogeographical change through time. *Frontiers of Biogeography* 5: 4.
- Barboza, G.E., Cantero, J.J., Chiarini, F.E., Chiapella, J., Freire, S., Nuñez, C.O., Palchetti, V. & Espinar, L.A. (2016) Vascular plants of Sierra de Famatina (La Rioja, Argentina): an analysis of its biodiversity. *Phytotaxa* 248 (1): 001–123. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.248.1.1>
- Barros, M. J. F., Silva-Arias, G. A., Segatto, A. L. A., Reck-Kortmann, M., Fregonezi, J. N., Diniz-Filho, J. A. F., Freitas, L. B. 2020. Phylogenetic niche conservatism and plant diversification in South American subtropical grasslands along multiple climatic dimensions. *Genetics and Molecular Biology*, 43(2): e20180291.
- Beerling, D.J.; Osborne, C.P. 2006. The origin of the savanna biome. *Global Change Biology* 12: 2023–2031.
- Berreda, V.D.; Palazzesi, L.; Tellería, M.C.; Katinas, L.; Crisci, J.V.; Bremer, K.; Passalia, M.G.; R. Corsolini, R.; Brizuela, R.R. & Bechis, F. 2010. Eocene Patagonia Fossils of the Daisy Family. *Science* 329: 1621.

- Boldrini, I. I., Eggers, L., Mentz, L. A., Miotto, S. T. S., Matzenbacher, N. I., Longhi-Wagner, H. M., Trevisan, R., Schneider, A. A., Setúbal, R. B. 2009. Flora. In: Boldrini, I. (ed.). Biodiversidade dos Campos do Planalto das Araucárias. MMA, Brasília. 39–94.
- Bond, W.J.; Keeley, J.E. 2005. Fire as a global ‘herbivore’: The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 387–394.
- Borghetti, F., Barbosa, E., Ribeiro, L., Ribeiro, J. F., Walter, B. M. T., 2019. South American Savannas. *Savanna Woody Plants and Large Herbivores*, 77-122. <https://doi.org/10.1002/9781119081111.ch4>.
- Buttimer, A. 2012. Alexander von Humboldt and planet earth’s green mantle. *Cybergeog: European Journal of Geography*.
- Byrne, M.; Yeates, D.K.; Joseph, L.; Kearney, M.; Bowler, J.; Williams, M.A.J.; Cooper, S.; Donnellan, S.C.; Keogh, J.S.; Leys, R.; Melville, J.; Murphy, D.J.; Porch, N. and Wyrwoll, K.H. 2008. Birth of a biome: insights into the assembly and maintenance of the Australian arid zone biota. *Molecular Ecology* 17: 4398–4417.
- Bytebier, B.; Antonelli, A.; Bellstedt, D.U.; Linder, P.H. 2010. Estimating the age of fire in the Cape flora of South Africa from an orchid phylogeny. *The Royal Society* 278: 1703.
- Clark, P.U.; Alley, R.B.; Pollard, D. 1999. Northern Hemisphere icesheet influences on global climate change. *Science* 286: 1104–1111.
- Donato, M.; Posadas, P.; Miranda-Esquivel, D.R.; Jaureguizar, E.O.; Cladera, G. 2003. Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini) in the context of the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 339–352.
- Donoghue, M.J. and Moore, B.R. 2003. Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology* 43: 261–270.
- Graham, C. H., Carnaval, A. C., Cadena, C. D., Zamudio, K.R., Roberts, T. E., Parra, J. L., McCain, C. M., Bowie, R. C. K., Moritz, C., Baines, S. B., Schneider, C. J., VanDerWal, J., Rahbek, C., Kozak, K. H., Sanders, N. J. 2014. The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography* 37, 711–719.
- Guy, C. 1990. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular* 41: 187–223.
- Holdridge, L. R. 1967. *Life zone ecology*. San Jose, Costa Rica. Tropical Science Center.
- Hoorn, C.; Wesselingh, F.P.; ter Steege, H.; Bermudez, M.A.; Mora, A.; Sevink, J.; Sanmartín, I.; Sanchez-Meseguer, A.; Anderson, C.L.; Figueiredo, J.P.; Jaramillo, C.; Riff, D.; Negri, F.R.; 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.

- Huner, N.P.A.; Öquist, G.; Hurry, V.M.; Krol, M.; Falk, S.; Griffith, M. 1993. Photosynthesis, photoinhibition and low temperature acclimation in cold tolerant plants. *Photosynthesis Research* 37: 19–39.
- Lepetz, V., Massot, M., Schmeller, D.S. & Clobert, J. 2009. Biodiversity monitoring: Some proposals to adequately study species' responses to climate change. *Biodiversity and Conservation* 18: 3185–3203. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-009-9636-0>
- Merckx, V.S., et al. 2015. Evolution of endemism on a young tropical mountain. *Nature* 524, 347-350. <https://doi:10.1038/nature14949>.
- Meseguer, A. S., Lobo, J. M., Ree, R., Beerling, D. J., & Sanmartín, I. 2014. Integrating Fossils, Phylogenies, and Niche Models into Biogeography to Reveal Ancient Evolutionary History: The Case of *Hypericum* (Hypericaceae). *Systematic Biology*, 64(2), 215-232. <http://doi:10.1093/sysbio/syu088>.
- Moore, B.R. and Donoghue, M.J. 2009. A Bayesian approach for evaluating the impact of historical events on rates of diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America PNAS* 106: 4307–4312.
- Moro, M.F.; Silva, I.A.; Araújo, F.S.; Lughadha, E.N.; Meagher, T.R.; Martins, F.R. 2015. The role of edaphic environment and climate in structuring phylogenetic pattern in seasonally dry tropical plant communities. *Plos One* 10(3): e0119166. doi: 10.1371/journal.pone.0119166.
- Oliveira-filho, A.T. 2009. Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia* 60: 237-258.
- Overbeck, G.E.; Müller, S.C.; Fidelis, A.; Pfadenhauer, J.; Pillar, V.D., Blanco, C.C.; Boldrini, I.I.; Both, R. and Forneck, E.D. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 101–116.
- Pérez-Losada, M.; Bond-Buckup, G.; Jara, C.G.; Crandall, K.A. 2004. Molecular systematics and biogeography of the Southern South American freshwater “Crabs” *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) using multiple heuristic tree search approaches. *Systematic Biolog.* 53: 767–780.
- Plá, C. Kulkamp, J. Heiden, G., Nic Lughadha, E., Iganci, J. R. V. 2020. The importance of the Brazilian Subtropical Highland Grasslands evidenced by a taxonomically verified endemic species list. *Phytotaxa (in press)*.
- Pokorny, L., Riina, R., Mairal, M., Meseguer, A.S., Culshaw, V., Cendoya, J., Serrano, M., Carbajal, R., Ortiz, S., Heuertz, M. & Pokorny, L. 2015. Living on the edge: timing of Rand Flora disjunctions congruent with ongoing aridification in Africa. *Frontiers in Genetics*, 6: 1–15.
- Pouchon, C., Fernández, A., Nassar, J. M., Boyer, F., Aubert, S., Lavergne, S., Mavárez, J. 2018. Phylogenomic analysis of the explosive adaptive radiation of the

- Espeletia complex (Asteraceae) in the tropical Andes. *systematic biology* 67, 1041-1060. <http://doi:10.1093/sysbio/syy022>.
- Rambo, B. 1953. História da flora do planalto riograndense. *Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues* 5: 185–232.
- Ree, R.H. 2005. Detecting the historical signature of key innovations using stochastic models of character evolution and cladogenesis. *Evolution* 59: 257–265.
- Safford, H. 1999a. Brazilian Paramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography*, 26(4): 693-712. <http://doi:10.1046/j.1365-2699.1999.00313.x>.
- Safford, H. 1999b. Brazilian Páramos II. Macro- and mesoclimate of the campos de altitude and affinities with high mountain climates of the tropical Andes and Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 26(4): 713. <http://doi:10.1046/j.1365-2699.1999.00312.x>.
- Safford, H. D. 2007. Brazilian Páramos IV. Phytogeography of the campos de altitude. *Journal of Biogeography*, 34: 1701-1722.
- Sanmartín, I.; Sanchez-Meseguer, A.; Anderson, C.L.; Figueiredo, J.P.; Jaramillo, C.; Riff, D.; Negri, F.R.; 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.
- Särkinen, T.; Iganci, J.R.V.; Linares-Palomino, R.; Simon, S.F.; Prado, D.E. 2011. Forgotten forests — issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forests as a case study. *BMC Ecology* 11: 1–15.
- Särkinen, T., Pennington, R.T., Lavin, M., Simon, M.F. & Hughes, C.E. 2012. Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography*, 39: 884–900.
- Schmeller, D.S., Henry, P.–Y., Julliard, R., Clobert, J., Gruber, B., Dziöck, F., Lengyel, S., Nowicki, P., Déri, E., Budrys, E., Kull, T., Tali, K., Bauch, B., Settele, J., van Swaay, C., Kobler, A., Babij, V., Papastergiadou, E. & Henle, K. (2009) Advantages of volunteer-based biodiversity monitoring in Europe. *Conservation Biology* 23(2): 307–316. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01125.x>
- Shameem, S.A.; Kangroo, N.I.; Bhat, G.A. 2011. Comparative assessment of edaphic features and herbaceous diversity in lower Dachigam national park, Kashmir, Himalaya. *Journal of Ecology and the Natural Environment* 3: 196–204.
- Shelford, V. E. 1931. Some Concepts of Bioecology. *Ecology*, 12(2): 245-453.
- Simon, M. F., Grether, R., de Queiroz, L. P., Skema, C., Pennington, R. T., Hughes, C. E. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America PNAS*, 106: 20359-20364.
- Woodward, E.F; Lomas, M.R.; Kelly, C.K. 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359: 1465–76.

Vasconcelos, T. N., Alcantara, S., Andrino, C. O., Forest, F., Reginato, M., Simon, M. F., Pirani, J. R., 2020. Fast diversification through a mosaic of evolutionary histories characterizes the endemic flora of ancient Neotropical mountains. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1923), 20192933. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2933>

CAPÍTULO I — The importance of the Brazilian Subtropical Highland Grasslands evidenced by a taxonomically verified endemic species list

CÁSSIA PLÁ^{1*}, JOSIMAR KÜLKAMP², GUSTAVO HEIDEN^{1,3}, EIMEAR NIC LUGHADHA⁴ & JOÃO R. V. IGANCI^{1,5*}

¹ *Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande Sul.*

² *Programa de Pós-Graduação em Botânica, Escola Nacional de Botânica Tropical.*

³ *Embrapa Clima Temperado.*

⁴ *Conservation Science, Royal Botanic Gardens, Kew.*

⁵ *Universidade Federal de Pelotas, Instituto de Biologia.*

*E-mail: cassiapla@gmail.com; joaoiganci@gmail.com

Abstract

The Brazilian Subtropical Highland Grasslands (Campos de Cima da Serra) is one of the main areas of endemism in southern Brazil. The complex biogeographic history that resulted in the floristic composition of the region is directly linked to the high degree of plant endemism found there. Here we present a current checklist for the endemic plants – the first taxonomically verified endemic species list for the region. The list comprises 273 endemic taxa (23.5% of its flora) representing 40 families and 117 genera, highlighting fifty-seven taxa reported as endemic from the region for the first time in recent years. Voucher specimens, original publication, locality information and distribution data are provided for each endemic taxon. Botanical collections in the Brazilian Subtropical Highland Grasslands have increased exponentially during the last four decades. However, 41 taxa are known only from the original collection record reported in their protologue. Our results emphasize the importance of the Brazilian Subtropical Highland Grasslands in terms of conservation of its flora and the importance of providing complete information on botanical collection labels as source for a robust knowledge of the flora.

Keywords: angiosperms, biodiversity, botanical collections, endemism, floristics, taxonomy

Introduction

Development of efficient strategies for the conservation and sustainable use of biodiversity depends fundamentally on understanding the biological richness within a region (Schmeller *et al.* 2009, Lepetz *et al.* 2009, Barboza *et al.* 2016). In this context, conducting thorough surveys of the species occurring in a given area and reporting their natural history highlights the relevance of their conservation (Zuloaga 2005). The Brazilian Subtropical Highland Grasslands (BSHG) is an important centre of regional diversity due to the uniqueness of its habitats. In this region, rocky outcrops are especially important because of their richness in endemic species, the presence of rare species, and their function as refuge for threatened species. However, despite their scientific and functional interest, these montane ecosystems are poorly known (Barboza *et al.* 2016), making it difficult to establish conservation priorities and achieve recognition by policy-makers.

The BSHG, also known as Campos de Cima da Serra, covers the whole Serra Geral mountain range, located in the Paraná Basin of southern Brazil (Scheibe 1986, Iganci *et al.* 2011). These subtropical grasslands are related to the high altitude tropical grasslands of the Atlantic Forest and the temperate low altitude grasslands of the Pampas (Bilenca & Miñarro 2004, Heiden & Iganci 2009). The concept and boundaries of the Campos de Cima da Serra were explained by Iganci *et al.* (2011), and subsequently confirmed by Külkamp *et al.* (2018). Their revised concept considers the BSHG as a distinct vegetation type defined by numerous endemic taxa, restricted to isolated patches surrounded by ecologically and floristically distinct forest formations located in southern Brazil. The BSHG are part of the Brazilian complex of Highland Grasslands which includes the campos de altitude (Tropical Highland Grasslands along the Serra do Mar and Serra da Mantiqueira ranges) and the campos rupestres (Tropical Quarzitic Mountaintop Grasslands from the Espinhaço Range) and can be distinguished from the former based on geological and climate grounds. Although confined to the South of Brazil, the BSHG is not delimited by political boundaries, as has been assumed by some critics misunderstanding its circumscription. For example Tropical Highland Grasslands belonging to the Tropical High Altitude Grasslands that predominates in southeastern Brazil also occur along the southern tip of the Serra do Mar range in eastern Paraná and northeastern Santa Catarina with their southern tip at Serra do Quiriri within the political borders of southern Brazil. Similarly the open grasslands

associated with the Tropical Savannas of the Cerrado Biome extend across the northeastern border between Paraná (Jaguariaiva region) and São Paulo (Bom Sucesso de Itararé region) states. The Brazilian Flora 2020 (under construction) adopts a broad circumscription of High Altitude Grasslands encompassing the tropical and subtropical grassland areas of the Atlantic Rainforest domain and excluding the tropical grasslands of the Cerrado and Caatinga domains. A checklist of endemic highland grassland flora from the Atlantic Rainforest domain can be easily retrieved based on this database. However, it is not possible to obtain such a list from Brazilian Flora 2020 in the case of the subtropical flora (latitudes higher than the Tropic of Capricorn), as well as the tropical flora (north of the Tropic of Capricorn). BSHG formation is circumscribed within the Serra Geral Mountain range, which covers much of the southern Brazilian plateau. Over the study area, the soils have a basaltic origin, different from mostly granitic and limestone mountain ranges of eastern Brazil. Moreover, the climate is subtropical, resulting in specific edaphoclimatic abiotic characteristics for the region.

The current list of flowering plants endemic to southern Brazil recognizes 1007 taxa at species, subspecies or variety level, corresponding to about 12% of all angiosperms known from southern Brazil (8103 taxa) (Brazilian Flora 2020 under construction, BFG 2015). Considering only the BSHG, the most important families in terms of their numbers of endemic taxa are Asteraceae, Fabaceae and Poaceae (Iganci *et al.* 2011, Brazilian Flora 2020 under construction, BFG 2015). Four major areas correlated with altitude were identified by Barros *et al.* (2015). These represent stable niches and areas rich in endemic plant species, confirming that these highlands are important centres of endemism (Külkamp *et al.* 2018). However, the BSHG have been neglected and not considered as a conservation priority (Overbeck *et al.* 2007), as some tropical highland grasslands are (Bitencourt *et al.* 2016). The BSHG are suffering loss of natural habitats, being quickly replaced by large mechanized agricultural areas and forestry, activities which increase extinction risks for grassland species (Lopes *et al.* 2010, Boldrini *et al.* 2009).

In order to assist with the conservation and advancement of knowledge of the BSHG flora we present here an updated taxonomically verified list of plant species endemic to the BSHG. Our aims are to (1) re-evaluate the diversity of endemic plants in the study area, (2) taxonomically verify each species name by checking their protologues and data on type specimens, and (3) collate type specimens distribution data.

Material and Methods

Study area

The BSHG comprises around 1,374,000 ha in southern Brazil (Fig. 1) (Boldrini *et al.* 2009), reaching up to 1800 m altitude at its eastern edge. It is located south of the Tropic of Capricorn, between 24° 52' 11" S and 29° 26' 40" S, and between 49° 27' 11" W and 53° 43' 51" W (Iganci *et al.* 2011). The BSHG covers the effusive rocks of the Serra Geral highlands, which originated around 120–135 million years ago (Almeida 2009). It represents a mosaic vegetation, often adjacent to the Ombrophilous Mixed Forest dominated by *Araucaria angustifolia* (Bertoloni) Kuntze (1898: 375) and comprises different vegetation formations including highland grasslands and associated vegetation types such as wet grasslands and rocky outcrops as found in the eastern edge of the Serra Geral range (Iganci *et al.* 2011). The climate is subtropical humid (Cfa) and temperate humid (Cfb) (Peel, Finlayson & McMahon 2007), with rainfall distributed throughout the year. The average temperature is between 12°C and 18°C, with minimum temperature in July, 10°C and maximum temperature in January, 27°C (Behling 2002, Almeida 2009, INMET 2018). The extent of these grasslands is influenced by the local topography, drainage network, and the soil distribution and composition (Safford 1999). The BSHG covers mostly the highest areas and dry slopes within the Serra Geral, while the *Araucaria* Jussieu (1789: 413) forest occupies the more humid slopes and valleys (Safford 1999).

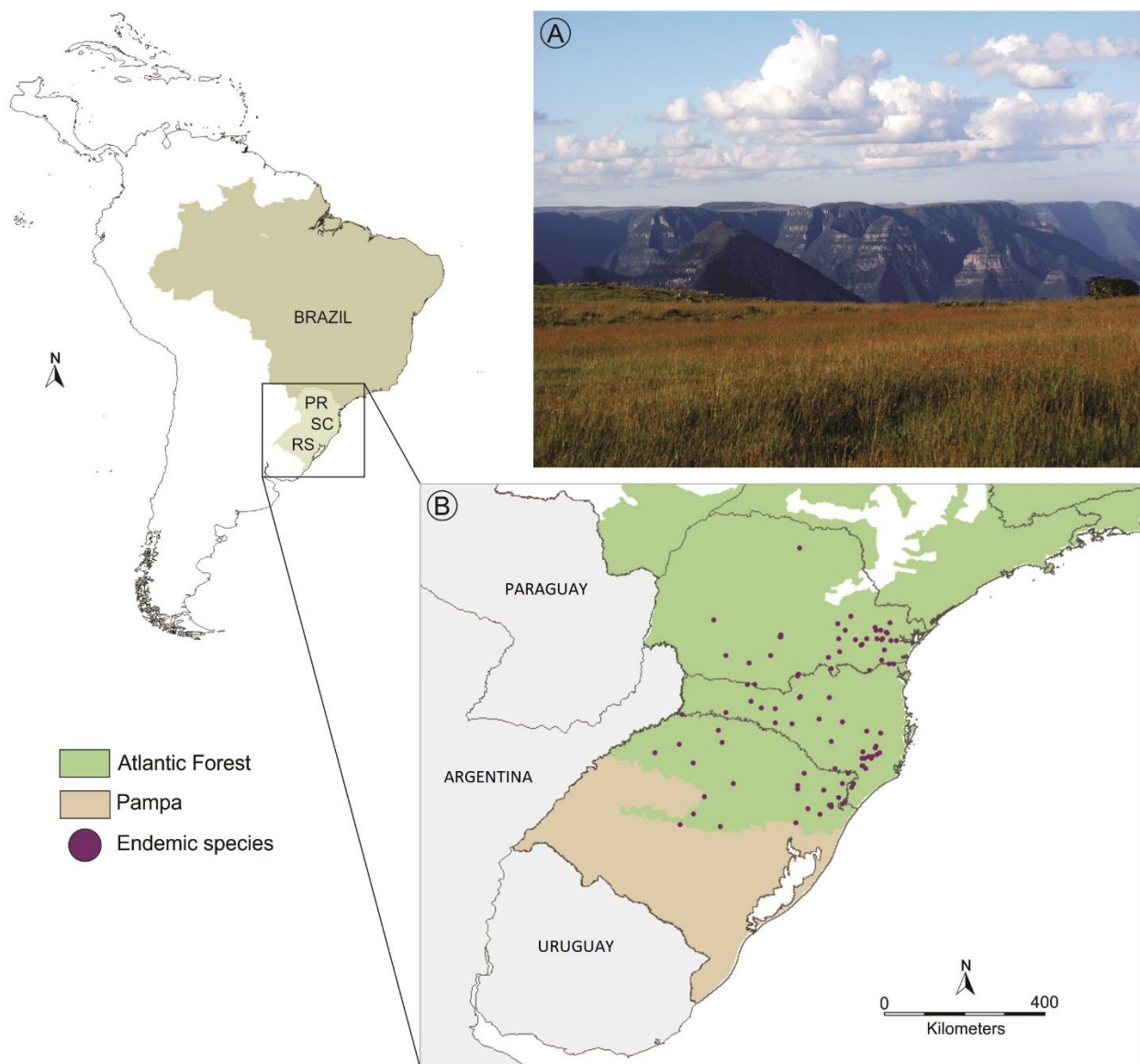


FIGURE 1. Brazilian Subtropical Highland Grasslands region. **A.** Serra da Rocinha (between Rio Grande do Sul and Santa Catarina states) in the study area. Photograph by Plá. **B.** Distribution of the type specimens of 273 species endemic to the BSHG. Delimitation of Atlantic Forest and Pampa follows IBGE (2004). Rio Grande do Sul, RS; Santa Catarina, SC; Paraná, PR.

Datasets

Compilation of the endemic species list was based on the species lists for southern Brazil (Iganci *et al.* 2011), the Brazilian Flora 2020 (under construction, BFG 2015) and publications of new species since 2011 reported in The International Plant Names Index (IPNI). An updated consensus

list of endemic plants from the BSHG was thus produced. A complete verified dataset including species protologues and taxonomic revisions, type specimen images and herbarium specimens for each endemic taxon from the BSHG was compiled through an exhaustive search of nomenclatural databases (IPNI 2017, Tropicos 2017), species lists and herbarium databases (Stehmann *et al.* 2009, CRIA 2017, GBIF 2017, Brazilian Flora 2020 under construction, BFG 2015, REFLORA 2017), herbaria, fieldwork observations, scientific publications and personal communication with taxonomists. The most recent changes in taxonomy and nomenclature were applied according to APG IV (2016) at family and genus levels, while at species level updates followed recent taxonomic revisions, monographs and protologues. Images of type specimen and other information from herbarium collections were incorporated in the database, including all known specimens of each endemic species. This collection of information provided the basis for an historical account of the most important collections and naturalists who documented the endemic flora of the BSHG, including their main expeditions, visited localities and sampling effort. Fieldwork expeditions were targeted to complement the database information, focusing on less sampled areas and on endemic species under-represented in herbaria. Our collections were deposited in the ICN herbarium, at the Universidade Federal do Rio Grande do Sul. For each taxon, geographic distribution data, including vegetation type, were compiled from the Brazilian Flora 2020 (under construction, BFG 2015), herbaria (HBR, ICN, MBM, PACA, RB, SPF) (acronyms following Thiers 2020, continuously updated), and the online herbarium databases of MO, US and NY, accessed via speciesLink (CRIA 2017). Specimens deposited in Brazilian herbaria were also consulted via the website REFLORA (2017).

Data analysis

All names were organized in tables with the information contained in protologues, type specimens, voucher specimens and distribution information. Scanned images from protologues and type specimens were organized in databases according to families. Counts and lists were collated for collections per species and decade, species by family and number of specimens representing them, and how many new species were represented in the collections of each collector.

The occurrence data cited in protologues were plotted on maps using the Diva-GIS 7.5 software (Hijmans *et al.* 2012). Additional occurrence data were collected from herbarium specimens, speciesLink (CRIA 2017), GBIF (2017) and the scientific literature. For taxa with no locality indicated in the protologue, a geo-referenced site was created based on the known taxon distribution data from herbarium sample labels (Fig. 1).

Results

Revisiting BSHG endemic plant species diversity

The updated list of endemic plants from the BSHG includes 273 taxa at species, subspecies or variety level, corresponding to 3.4% of all angiosperms reported for southern Brazil (8103 taxa) (Brazilian Flora 2020, under construction BFG 2015). The complete list of endemic flowering plants from the Brazilian Subtropical Highland Grasslands is provided as Supplementary Material (Table S1).

The new records at family level are for Commelinaceae and Caprifoliaceae, each represented by one endemic taxon, *Tradescantia seubertiana* Pellegrini (2016: 80) and *Valeriana gilgiana* Graebner (1899: 435) respectively. Also among the new records, are 33 species and one subspecies (*Cypella hauthalii* (Kuntze) R.C.Foster subsp. *minuticristata* Chauveau & L.Eggers (2014: 33) recently described as new to science and published between 2011–2017. Representatives of the families Iridaceae, Asteraceae and Orchidaceae are particularly prominent among the new records, and at genus level *Sisyrinchium* Linnaeus (1753: 954) and *Baccharis* Linnaeus (1753: 860) stand out with six and four species respectively.

The families with highest numbers of endemic taxa are Asteraceae (45), Poaceae (29) and Fabaceae (26). The best represented genera are *Baccharis* L. (Asteraceae) with 15 taxa, *Nothoscordum* Kunth (1843: 457) (Amaryllidaceae) with 13 taxa, and *Mimosa* Linnaeus (1753: 516) (Fabaceae) with 11 taxa. According to the digital platform Brazilian Flora 2020 (under construction, BFG 2015), the majority of the taxa (81%) occur in highland grassland vegetation, followed by rocky outcrop vegetation (20%) and wetlands (5%).

TABLE 1. Endemic species for the Brazilian Subtropical Highland Grasslands not reported in previous studies. Taxa published from 2011 to 2017 inclusive are highlighted in bold.

Family	Taxa
Amaryllidaceae	<i>Nothoscordum gibbatum</i> Ravenna
Asteraceae	<i>Baccharis floccosa</i> Deble & A.S.Oliveira <i>Baccharis napaea</i> G.Heiden <i>Baccharis sphagnophila</i> A.A.Schneid. & G.Heiden <i>Baccharis suberectifolia</i> A.S.Oliveira & Deble <i>Chevreulia revoluta</i> A.A.Schneid. & R.Trevis. <i>Conyza catharinensis</i> Cabrera <i>Fleischmannia dissolvens</i> (Baker) R.M.King & H.Rob. <i>Hysterionica matzenbacherii</i> A.A.Schneid. <i>Hysterionica nebularis</i> Deble, A.S.Oliveira & Marchiori <i>Senecio irgangii</i> Matzenb. & Mondin <i>Stevia catharinensis</i> Cabrera <i>Vernonanthura nana</i> A.J.Vega & Dematt.
Bromeliaceae	<i>Dyckia walteriana</i> Leme <i>Tillandsia chasmophyta</i> Büneker, R.Pontes & K.Souares
Campanulaceae	<i>Lobelia stellfeldii</i> R.Braga
Caprifoliaceae	<i>Valeriana gilgiana</i> Graebn.
Commelinaceae	<i>Tradescantia seubertiana</i> M.Pell.
Convolvulaceae	<i>Convolvulus ensifolius</i> P.P.A.Ferreira & Sim.-Bianch.
Cyperaceae	<i>Eleocharis atrobrunnea</i> R.Trevis. e S.González <i>Eleocharis guaglianoniana</i> J.P.R.Ferreira, Silv.Venturi & R.Trevis. <i>Eleocharis ramboana</i> R.Trevis. & Boldrini <i>Rhynchospora catharinensis</i> Barros
Fabaceae	<i>Mimosa eurystegia</i> Barneby ex M.Morales, Ribas & Santos-Silva <i>Stylosanthes vallsii</i> Sousa Costa & Van den Berg
Gesneriaceae	<i>Sinningia ramboi</i> G.E.Ferreira, Waechter & Chautems
Hypericaceae	<i>Hypericum austrobrasilense</i> Vog.Ely, Boldrini & Bordignon
Iridaceae	<i>Cypella altouruguayana</i> Chauveau & L.Eggers <i>Cypella catharinensis</i> Ravenna <i>Cypella hauthalii</i> (Kuntze) R.C.Foster subsp. <i>minuticristata</i> Chauveau & L.Eggers <i>Sisyrinchium albilapidense</i> Ravenna <i>Sisyrinchium congestum</i> Klatt <i>Sisyrinchium elegantulum</i> Ravenna <i>Sisyrinchium eserrulatum</i> I.M.Johnst. <i>Sisyrinchium flabellatum</i> Aita & L.Eggers <i>Sisyrinchium purpurellum</i> Ravenna subsp. <i>trichospathum</i> Ravenna
Lamiaceae	<i>Glechon discolor</i> Epling <i>Hoehnea grandiflora</i> Funez & Hassemer
Malvaceae	<i>Pavonia salmonea</i> Grings & Boldrini <i>Sida parva</i> Krapov.
Melastomataceae	<i>Chaetogastra crassifolia</i> F.S.Mey. & R.Goldenb.

	<i>Chaetogastra cristaensis</i> F.S.Mey. & R.Goldenb.
	<i>Chaetogastra riograndensis</i> F.S.Mey.
	<i>Tibouchina goldenbergii</i> F.S.Mey., P. J. F. Guim. & Kozera
Orchidaceae	<i>Brachystele scabrilingua</i> Szlach.
	<i>Habenaria australis</i> J.A.N.Bat., A.A.Vale & Menini
	<i>Habenaria kleinii</i> Menini & J.A.N.Bat.
	<i>Habenaria sobraliana</i> J.A.N.Bat., A.A.Vale & Menini
	<i>Pelexia gracilis</i> Schltr.
	<i>Sarcoglottis catharinensis</i> Mancinelli & E.C.Smidt
Plantaginaceae	<i>Plantago corvensis</i> Hassemer
	<i>Plantago rahniana</i> Hassemer & R.Trevis.
Poaceae	<i>Bothriochloa catharinensis</i> Dalmolim & A.Zanin
	<i>Chascolytrum latifolium</i> Essi, Souza-Chies & Longhi-Wagner
	<i>Cortaderia vaginata</i> Swallen
	<i>Poa sellowii</i> Nees
	<i>Zizaniopsis longhi-wagnerae</i> Dalmolim, A.Zanin & R.Trevis.

Botanical collections and naturalists in southern Brazil

Friedrich Sellow (1789–1831), Gustaf Oskar Andersson Malme (1864–1937) and Per Karl Hjalmar Dusén (1855–1926) are amongst the main historical collectors who recorded the flora of southern Brazil, with expeditions carried out between 1814 and 1913 (Manizer 1967, Pillar & Boldrini 1996, Baptista 1996). Through intensive fieldwork from 1945–1970, Hatschbach added another 43,000 specimens collected in southern Brazil, followed by Reitz with more than 23,000 specimens and Smith with about 11,000 specimens. For the BSHG, Hatschbach, Reitz and Smith collected more type specimens of endemic plants than any other collector, with 30, 27 and 24 taxa respectively. Langsdorff is responsible for the oldest record of an endemic BSHG plant, *Poa umbrosa* Trinius (1830: 386), collected in 1829 (Figs 2 & 3). The most recent record of a new species is that of *Chaetogastra riograndensis* Meyer (2016: 253), collected by F.S. Meyer, D.P. Volet & M. Monge, in 2014.

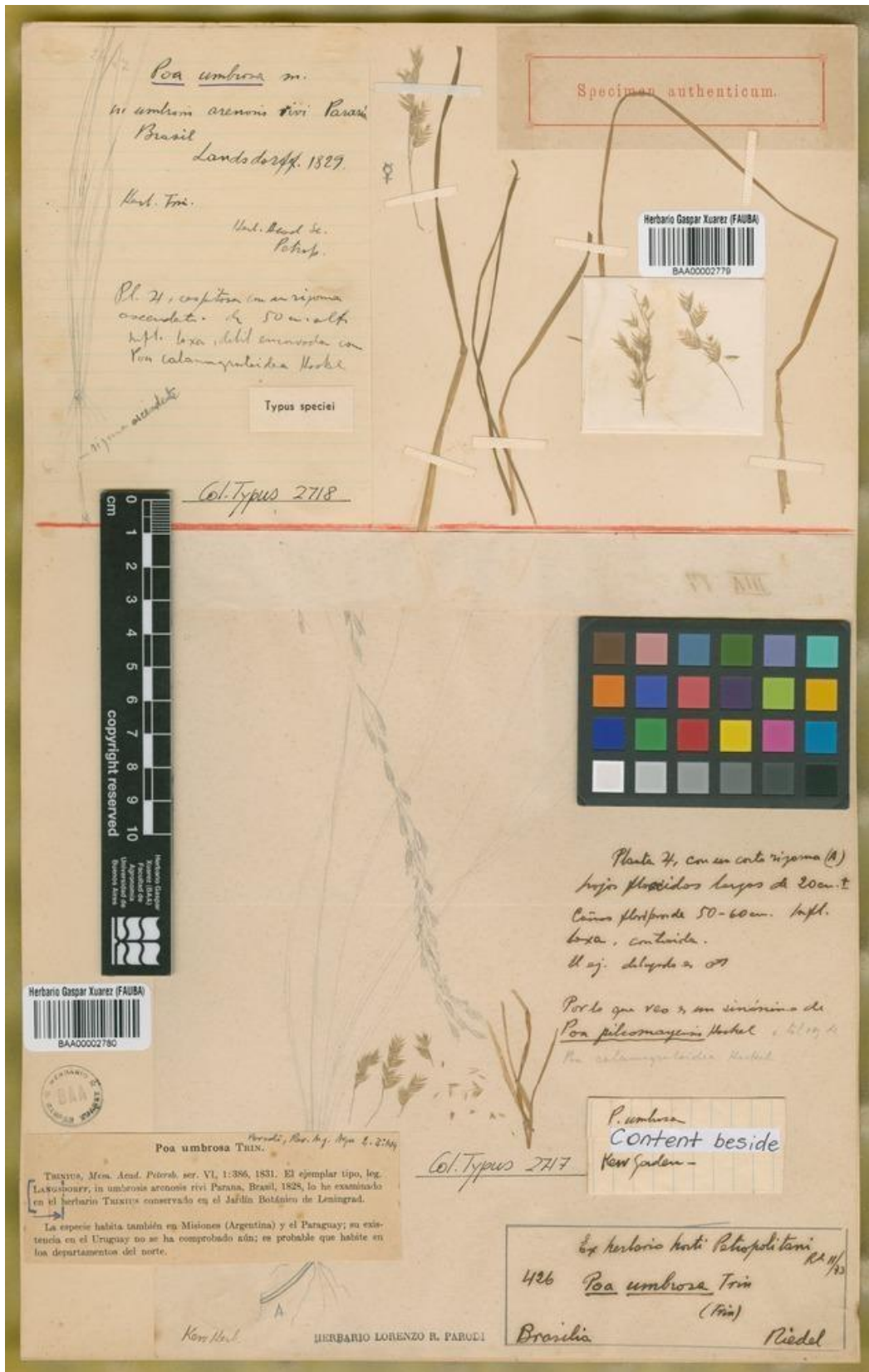


FIGURE 2. *Poa umbrosa* Trin. Type from Parana and collected by G.H. von Langsdorff in 1829.

V. spp. Taur. — In specimenibus ab ipso ill. auctore missis ligula, quae ipsi in descriptione *vix ulla* dicitur, superior elongata.

** Vivipara, v. spp. Alt.

Obs. Gramen satis polymorphum per formas quasdam in *P. nemoralis* manifeste transit. — In planta Americana, absque ullo dubio huc pertinente, radix aperte repens.

Poa pratensis L. *sp. pl. ed. 1.* Paniculae pl. min. apertae radii subquinis, filiformibus, scabris laevibusve, inferne nudis; Spiculis 3—5-floris, pedicello longioribus; Perianthiis distinctiuscule nervosis, elliptico-lanceolatis, acutis, ad carinam et longe plerumque etiam ad nervos marginales villosis, basi contortuplicato-lanatis (rarisime undique nudis); Ligulis brevibus aut obsolete; Radice repente.

Poa pratensis. R. et S. II. p. 532.

Poa glabra Ehrh.

Poa trivialis Roth.

Occurrit latifolia, angustifolia (*P. angustifolia* Poll.), longifolia, macra (radii binis tantum), dealbata, vivipara. — Parvula, foliis brevibus, latis (*P. depressa* Presl.). — Spiculis minoribus, flosculorum nervis marginalibus nudis (*P. strigosa* Hoffm.).

V. spp. Gall. Helv. Germ. Angl. Petrop. Ross. austr. Cauc. Alt. Sib. Lapp. Am. bor.

* Flosculus nudis, et cultura talis persistens; v. spp. Alt.

Poa umbrosa. Paniculae laxiusculae radii quinis, angulato-filiformibus, pl. min. scabris, rarius (vel aliis) inferne nudis, plerumque (vel aliis) fere a basi compositis; Spiculis 6—7-floris, pedicello longioribus; Perianthiis distincte nervosis, lineari-lanceolatis, acutis, nudis villosve rarissimos rectos e callo emittentibus; Ligulis productis; Radice repente.

V. spp. Brasil. (in umbris arenosis rivi Parana).

Culmus cum panicula (circiter spithamea) bipedalis, ima basi erecto-ramosus. Folia plana, lineam lata, flaccidula. Ligulae inferiores lineam, superior lineas fere duas longae. Panicula subelongata, albida. Flosculi distantes. Villi, si adsunt, ex anteriori calli parte potius emittuntur, perpauci, longiusculi.

Poa lanuginosa Poir. Paniculae contractae, sublobatae radii subquinis, angulatis, asperis, a basi floriferis; Spiculis 5- (—10) floris, brevissime pedicellatis; Perianthiis distinctiuscule nervosis, lanceolatis, acuminatis, ad carinam nervosque marginales lanuginosis, basi dense longeque contortuplicato-lanatis; Ligulis productis; Radice subrepente.

Poa lanuginosa. R. et S. II. p. 569, Nees ab Es. Agr. Bras. p. 490.

Festuca lanata Spr. S. V. 1. p. 353.

V. spp. Bras. Chil.

Poa albida Turcz. *ined.* Paniculae oblongo-coarctatae (parvae) radii binis, crassiusculo-filiformibus, laeviusculis (brevissimis), fere a basi floriferis; Spiculis sub-6-floris, brevipedicellatis; Perianthiis satis distincte nervosis, lineari-lanceolatis, acutiusculis, dorso hispidulis, nudis; Ligulis obsolete; Radice fibrosa.

V. spp. Transbaical.

Caespitosa, 1—sesqui-pedalis. Culmus compressiusculus, glaber, cum foliis stricto-erectis. Folia radicalia plurima, involuta, nunc culmum totum nunc duas tertias partes ejusdem aequantia, culmea breviora, saepissime complanata. Panicula plerumque pollicaris, rarius duplo et quod excedit longior, lineari-oblonga, albens vel ex amethystino varia.

Poa plebeja Br. Paniculae patulae radii 2—5, pl. min. filiformibus, scabris, inferne nudis; Spiculis sub-5-floris, brevi-brevissimeque pedicellatis; Perianthiis distincte nervosis, lineari-ovatis (l. elliptico-linearibus), ad carinam lateraque inferne villosulis, basi parce lanatis; Ligulis brevissimis; Radice subrepente?

FIGURE 3. *Poa umbrosa* Trin. Original publication: “Mémoires de l'Académie Imperiale des Sciences de St.-Petersbourg” in 1830.

The time elapsed between the collection of a species not previously known to science and its formal description in the scientific literature has varied from less than a year to more than 50 years (Fig. 4). For instance, about one-third of the BSHG endemic plants have been described as new species within the five years following their collection. On the other hand, some taxa have been described more than 50 years after their first collection such as *Baccharis scabrifolia* Heiden (2008: 6) (67 years), *Mimosa oblonga* var. *pinetorum* Barneby (1991: 600) (77 years) and *Brachystele bicrinita* Szlachetco (1996: 849) (105 years). It is important to note that type specimens do not always represent the oldest collections available for a species. Overall, since 1800, more than 4000 specimens of plants endemic to BSHG have been collected. Sampling efforts intensified in the 1980s and have increased in each successive completed decade thereafter to the moment (Fig. 5).

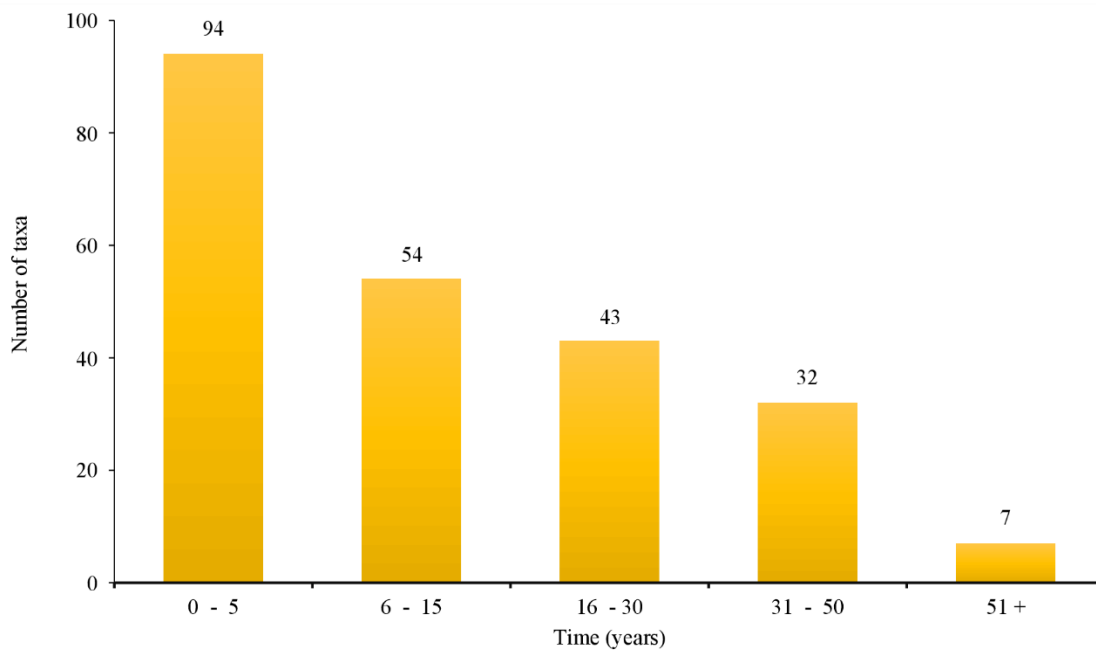


FIGURE 4. Time between the collection of the type specimen and the original publication of the 230 taxa that had date of collection in the type specimen.

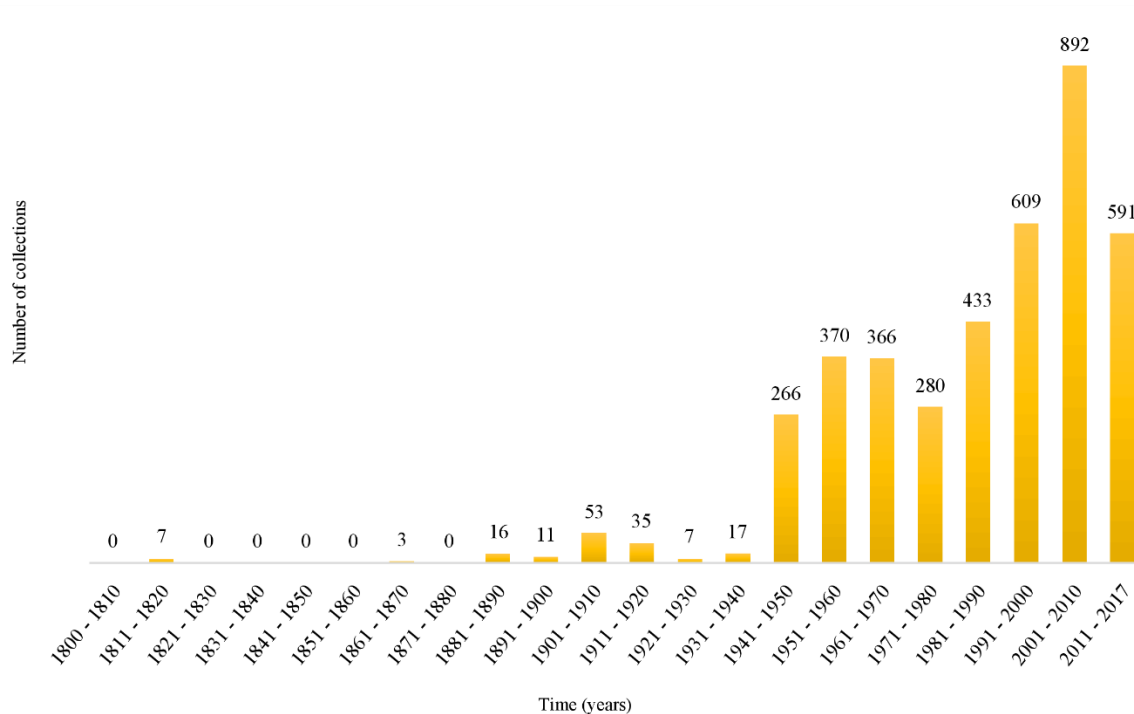


FIGURE 5. Number of specimens of endemic species collected in the Southern Brazilian Subtropical Highland Grasslands from 1800 to 2017.

Knowledge gaps for BSHG endemics

The presence of endemic taxa at the BSHG was confirmed against original publications, types, and vouchers. All taxa included in our list have at least one occurrence record. For 31.5% of the taxa there are three or fewer occurrence records, and, of these, 41 taxa (14.7%) have only one locality indicated in their protologue (Table 2). The genus *Nothoscordum* presents eight species known only from two localities reported in their original publications.

For more than half of the endemic plants of the BSHG (about 58%), the information available on digital platforms includes incomplete records. Most of these taxa lack digitized type specimens and/or links to their original publications. In addition, there are taxa for which typification issues require resolution, such as 15 species and one subspecies that do not have types correctly indicated or that have a protologue with incomplete information (Table S1). Among the families represented in this list of endemics, Amaryllidaceae (15 taxa), Poaceae (15 taxa), Asteraceae (12 taxa) and Iridaceae (11 taxa) have the most taxa with confusing or incomplete taxonomic information. In Cactaceae and Fabaceae there are the largest number of typification problems.

TABLE 2. Endemic taxa for the Brazilian Subtropical Highland Grasslands known only from the type locality and the year in which that record was made.

Family	Taxa	Record year
Amaryllidaceae	<i>Nothoscordum aparadense</i> Ravenna	1998
	<i>Nothoscordum cambarensense</i> Ravenna	no date
	<i>Nothoscordum curvipes</i> Ravenna	no date
	<i>Nothoscordum gibbatum</i> Ravenna	1960
	<i>Nothoscordum leptogynum</i> Ravenna	1962
	<i>Nothoscordum nutans</i> Ravenna	1983
	<i>Nothoscordum tibaginum</i> Ravenna	no date
	Apocynaceae	<i>Oxypetalum morilloanum</i> Fontella
Asteraceae	<i>Aldama meridionalis</i> (Magenta) E.E.Schill. & Panero	1979
	<i>Hysterionica matzenbacherii</i> A.A.Schneid.	1996
	<i>Vernonia viminea</i> Ekman ex Malme	1909
	<i>Vernonanthura nana</i> A.J.Vega & Dematt.	1980
Bromeliaceae	<i>Tillandsia chasmophyta</i> Büneker, R.Pontes & K.Soaes	2012
Cactaceae	<i>Parodia haselbergii</i> (Haage ex Rümpler) F.H.Brandt subsp.	1903
	<i>graessneri</i> (K.Schum.) Hofacker & P.J.Braun	
	<i>Parodia rechensis</i> (Buining) F.H.Brandt	no date
Cyperaceae	<i>Eleocharis atrobrunnea</i> R.Trevis. & S.González	2003

	<i>Eleocharis guaglianoniana</i> J.P.R.Ferreira, Silv.Venturi & R.Trevis.	2012
	<i>Rhynchospora catharinensis</i> Barros	1962
	<i>Rhynchospora pseudomacrostachya</i> Gerry Moore, Guagl. & Zartman	1956
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus catharinae</i> Ruhland var. <i>catharinae</i>	1890
	<i>Paepalanthus kleinii</i> (Moldenke & L.B.Sm.) Trovó	1956
Euphorbiaceae	<i>Bernardia alarici</i> Allem & Irgang	1974
	<i>Bernardia geniculata</i> Allem & Waechter	1947
	<i>Croton catharinensis</i> L.B.Sm. & Downs	1958
	<i>Croton kleinii</i> L.B.Sm. & Downs	1957
Fabaceae	<i>Mimosa pseudolepidota</i> (Burkart) Barneby	1957
	<i>Vicia hatschbachii</i> Burkart ex Vanni & D.B.Kurtz	1945
Iridaceae	<i>Cypella catharinensis</i> Ravenna	1967
	<i>Sisyrinchium eserrulatum</i> I.M.Johnst.	1904
Lamiaceae	<i>Hoehnea grandiflora</i> Funez & Hassemer	2016
Lythraceae	<i>Cuphea iguazuensis</i> Lourteig	1969
Malvaceae	<i>Pavonia reitzii</i> Krapov. & Cristóbal	1948
	<i>Sida parva</i> Krapov.	2009
Orchidaceae	<i>Brachystele bicrinita</i> Szlach.	1891
	<i>Habenaria ulaei</i> Cogn.	1891
	<i>Pelexia gracilis</i> Schltr.	no date
	<i>Sarcoglottis catharinensis</i> Mancinelli & E.C.Smidt	2010
Plantaginaceae	<i>Mecardonia pubescens</i> Rossow	1947
Poaceae	<i>Panicum magnispicula</i> Zuloaga, Morrone & Valls	1987
Rubiaceae	<i>Galium rubidiflorum</i> Dempster	1966
Verbenaceae	<i>Lippia paranensis</i> (Moldenke) T.R.S.Silva & Salimena	1910

Discussion

Diversity of the Brazilian Subtropical Highland Grasslands

Boldrini *et al.* (2009) estimated the total plant diversity of the Brazilian Subtropical Highland Grasslands to be 1161 plant taxa (including 107 endemic taxa; 9.2%, only considering Rio Grande do Sul and Santa Catarina states). Iganci *et al.* (2011) reported a higher level of endemism for a more broadly defined concept of the Brazilian Subtropical Highland Grasslands (296 endemic taxa; 25.5%, including the whole Serra Geral range). In our study, the level of endemism remains high, despite a slight reduction in the total number of endemic species (273 endemic taxa; 23.5%). However, the most significant difference between this list and earlier BSHG inventories is in the species composition. Offsetting the new records of endemic

species, 85 taxa which appear in Iganci *et al.* (2011) checklist of endemic plants are excluded from our list based on newly available herbarium data and new citations of occurrence for these taxa in regions outside the BSHG domain. Thus, the final number of taxa in the updated list is smaller than in previous estimates.

The work presented here aimed to catalogue seed plant species endemic to the BSHG based entirely on taxonomically verified herbarium specimens. For this, it was necessary to check all possible ways of having repeated data, such as synonyms, misspelled names and incorrect occurrence data. This data-quality control was necessary as it is known that using data datasets incorporating many taxonomic, geographic and ecological errors may result in inflated estimates of diversity for the study region (Cardoso *et al.* 2017). Checklists and floras, when checked and taxonomically verified, provide essential information on which new work from different areas can be based, increasing and disseminating knowledge (Funk 2006, Thomas *et al.* 2012).

Herbarium databases with georeferenced collection sites have recently experienced rapid growth (Markos *et al.* 2016). These resources allow a much more robust evaluation of floristic hotspots than was previously possible. The constant revision and updating of the information disseminated via the online platform of Brazilian Flora 2020 (under construction, BFG 2015) and speciesLink (CRIA 2017) was very important for the verification of new occurrence records for the BSHG (Table 1), as well as for the exclusion of taxa whose distribution was no longer considered to be restricted to this region. For instance, through the incorporation of new information by taxon specialists, many species formerly considered as endemic to the BSHG (Iganci *et al.* 2011), are now known to have a wider distribution and were therefore also excluded from our list of endemic taxa (Table S1).

The importance of the historic and modern collections

One way to report the history of discoveries and exploration of a region is through its scientific collections. Over many decades, naturalists embarked on expeditions into the unknown and collected numerous specimens of plants and animals that would later be described, providing evidence of their journeys as well as documenting the diversity of environments they visited

(Marchiori *et al.* 2016). Amongst the main collectors who recorded the flora of southern Brazil, we can highlight Malme, Dusén and Sellow (Manizer 1967, Pillar & Boldrini 1996, Baptista 1996).

Malme was the first to receive a travel grant funded by Regnell (1807–1884), together with Lindman, and they travelled through Brazil (Rio Grande do Sul and Mato Grosso) and central Paraguay to collect plants during 1892–1894. This expedition was repeated seven years later (1901–1903), by Malme on his own and his itinerary included Argentina (Aconcagua, Mendoza). Malme collected *ca.* 2600 specimens during his South American expeditions. Dusén collected in Brazil three times (1902–1904, 1908–1912 and 1913–1916) and extensively studied the Paraná state flora. Dusén described almost 250 species and most of his collections can be found in the Swedish Museum of Natural History in Stockholm, as well as in Brazilian herbaria in Rio de Janeiro and Curitiba. Sellow arrived in Brazil in 1814, following an invitation by Langsdorff, and made several expeditions to southern and south-eastern Brazil and to Uruguay. Sellow collected about 12,500 specimens of plants during the 14 years that he travelled through the Brazilian territory and part of Uruguay (Marchiori *et al.* 2018). Between 1823–1825, Sellow also collected in Rio Grande do Sul and travelled through various regions of the state (Marchiori *et al.* 2016, 2018). During this time he collected more than 250 specimens. Unfortunately, about 80% of his collections lack collector numbers, description of the specific collection locality or date of collection. For instance, of the 273 endemic taxa listed in this paper, 19 (7%) were collected by Sellow and none has a collection date. Many of his collections were deposited at the Berlin Natural History Museum (Marchiori *et al.* 2016) and were lost during World War II (Santos *et al.* 2016). However, many nineteenth-century researchers have studied specimens from Sellow's collection, with hundreds of species being described from the material he collected (Marchiori & Durlo 1998, Santos *et al.* 2016). Hatschbach (1923–2013) collected more than 80,000 specimens and conducted numerous expeditions across the BSHG between 1945–2000 (Krapovickas 2013). Smith (1904–1997) was a specialist in Bromeliaceae and participated in expeditions to Brazil in 1928, 1952, 1956 and 1964 (Stafleu & Cowan 1976). His contributions to the knowledge of the BSHG flora occurred mainly during the last two expeditions; many of his collections from this region date from 1956–1965. Reitz (1919–1990) was also a great collector. He collected more than 30,000 specimens and contributed to the description of five genera and 327 plant taxa (Marchiori 2013). Most of Reitz's botanical records

for the BSHG were collected in the 1950s, although his earliest collection for the region dates from 1946; *Glandularia catharinae* (Moldenke) N.O'Leary & P.Peralta collected in Santa Catarina state, in the eastern edge of the Serra Geral plateau. Most the collections made by Smith, Reitz and Klein in the 1950s and 1960s result from the Flora Ilustrada de Santa Catarina project, for which botanists carried out monthly expeditions throughout the state (Klein 1990).

After a period of extensive collecting, the number of descriptions of new species tends to increase (Costello *et al.* 2012). In the 1950s and 1960s there were many expeditions by foreign collectors who came to Brazil to expand their collections and find out more about the country's biodiversity (Acot *et al.* 1996). It would be natural to expect that researchers would then describe and publish new taxa based on these collections as soon as possible. However, there were many species to describe and not many researchers to do the work. This would explain why taxa such as *Baccharis scabrifolia* took 67 years to be described (Fig. 4). The type specimen of this species was collected by Rambo (1905–1961) in 1941. His research covered several areas of science, and despite having concentrated most of his efforts in Botany, he did not have the time to complete all his projects due to his premature death at 56 years of age (Marchioretto 2013).

Nowadays, species description can still be a long process but incentives to conduct taxonomic work, the availability of tools that aid research as well as current databases help rapid and efficient descriptive work. Furthermore, digital repositories of data provide fast, easy and cheap access to millions of specimens, making it possible to obtain updated and large-scale datasets (Soltis 2017). In recent years, Brazil has put in place a series of initiatives that have enabled a great accumulation of information on plant diversity and distribution. For example, the REFLORE Program's (Nic Lughadha *et al.* 2016) main objectives include the retrieval of images of specimens of the Brazilian flora and associated information deposited in foreign herbaria, for the construction of the Refflora Virtual Herbarium, the first of its kind to have conservation as a primary focus (Canteiro *et al.* 2019). From this platform, and via other similar sources (CRIA 2017, IPNI 2017) it was possible to obtain copies and images of the protologues and type specimens of the endemic taxa of the BSHG. Through these initiatives and dynamic updating of the resulting databases we can see changes in knowledge and eventually changes in the flora over time, advancing knowledge of biodiversity. As digital resources grow, the potential number of specimen records for a study will be large enough to improve the reliability

of the results and to narrow the gaps in information contained in the records (Soltis 2017). However, regrettably, due to the current lack of support for the maintenance and updating of Brazil's digital platforms, many of the annotations made by specialists examining the physical specimens in herbaria, including corrections to the identification of plant material, are not being captured as updates to digital records, impeding optimal use of researcher expertise to inform plant conservation.

Richness, Environmental Specificity and Conservation

Compared to the previous list (Iganci *et al.* 2011), our checklist includes 57 additional endemic species and subspecies and two families not previously recorded for the BSHG (Table 1). Moreover, 85 taxa cited by Iganci *et al.* (2011) as BSHG endemics do not appear in the current list because they are now known to have a wider distribution than was previously recorded.

In the BSHG region, 81 endemic taxa have three or fewer occurrence records, including their type specimens (Table S2). Since population size data was missing for most species in this table, we considered those species that show habitat specificity within a restricted geographical range as rare (for further discussion on this category see Stebbins 1942, Rabinowitz 1981, Gaston 1998, Lomba *et al.* 2010). For some of these, only the collection locality is recorded, such as *Nothoscordum aparadense* Ravenna (2001: 36), collected by Ravenna in 1998 in the National Park of São Joaquim, Urubuci, SC. The scarcity of collection data makes it difficult, if not impossible, to analyse the conservation status (or extinction risk) of many taxa. In addition, taxa such as *Mecardonia pubescens* Rossow (1987: 464) and *Bernardia geniculata* Allem & Waechter (1977: 88) are known only from their type locality where they were collected more than 50 years ago (1947). Such taxa may already be extinct in the wild or may simply have been under sampled or overlooked by collectors. Further fieldwork is required to ascertain the conservation status of this and other taxa.

By July 2018, 25,462 plant species were assessed using IUCN criteria worldwide: 5725 were vulnerable (VU); 4269 were endangered (EN), and with 2787 deemed critically endangered (CR) (IUCN 2018). However, extinction is very difficult to detect (Diamond 1987). For a species to be listed as Extinct, exhaustive surveys are required to have been done

in all known or likely habitat throughout its historic range. This must be done at appropriate times (diurnal, seasonal, annual) and over a timeframe appropriate to the life cycle and life form of the taxon of interest (IUCN 2018). According to the criteria of the National Center for the Conservation of Brazilian Flora (CNCFlora), taxa known only from the type collection, which do not have accurate information about the collection locality, recent records, population size, distribution and known current threats should be classified as Deficient Data (DD) (Martinelli & Moraes 2013). When classified in this category, the taxon may be excluded from initiatives that establish measures of protection and conservation of the flora (Silva *et al.* 2015). The “Procura-se” (Wanted) initiative, that aims to collect potentially threatened plant species known from fewer than 3 collection records and / or last collected more than 30 years ago, targets 156 rare species endemic to the state of Rio de Janeiro and many are classified as Deficient Data (Rosa *et al.* 2018). Encouraging research on rare or "disappeared" taxa contributes to the possible rediscovery of these taxa, providing more efficient conservation, and avoiding them being considered extinct prematurely (Lavor *et al.* 2016, Marinho *et al.* 2017, Almeida *et al.* 2018, Humphreys *et al.* 2019). Therefore, more detailed studies of each taxon classified as rare in our study would be necessary to determine which, if any, are likely to be already extinct.

Gathering knowledge and distribution data is important for conservation of rare species. However, datasets on rare species distribution are usually characterized by small numbers of observations with limited spatial accuracy (Engler *et al.* 2004, Pearson *et al.* 2004). As a result, despite the importance of these species, modelling studies of rare species distribution are lacking in the scientific literature (Lomba *et al.* 2010). During our fieldwork we observed that in certain areas habitat degradation has led to habitat loss suggesting that the endemic species of the BSHG may become seriously threatened in the near future.

Conclusions

Our data on the BSHG strengthens the position of Iganci *et al.* (2011) by stating that the region has a distinct vegetation type defined by numerous endemic taxa to which we draw attention here by presenting an updated and taxonomically verified list. We observed a small difference in relation to the number of endemic species listed to the region, a slight decrease in

diversity, when compared to the previous study of Iganci *et al.* (2011). The major issue we identified in our study when working with published literature and databases is the lack of updates and deficit of information related to collection locality, often neglected by the collectors themselves. However, many collections still need to be digitized and certainly many others are awaiting accurate identification by specialists. More investment is needed to maintain and update digital platforms.

Checklists and floras, when checked and taxonomically verified, provide essential information on which new studies from different areas can be based, multiplying and spreading knowledge (Funk 2006, Thomas *et al.* 2012). Furthermore, species lists based on accurate taxonomic knowledge increase the reliability and stability of data and reinforce the need of conservation priority for grasslands plant species in the BSHG by providing reliable data as fundamental knowledge necessary to produce species conservation assessments and by highlighting taxa that lack taxonomic treatments. Field trips have not covered 100% of this area, but from our study of current data the great diversity of species and the threats due to anthropic pressure are evident. Future studies and fieldwork expeditions should focus on the least well known species highlighted here (Table S2). To conserve species, it is necessary first to know how to identify them, and for this it is necessary to have access to any data gathered about them.

Acknowledgements

CP and JK would like to thank the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES. CP would like to thank the Programa de Pós Graduação em Botânica UFRGS – PPGBot UFRGS for the provision of grants and post-graduate scholarship support. JRVI thanks CNPq (407147/2018-7) and Neotropical Grassland Conservancy for the grants received.

References

Acot, P., Lourteig, A., Gastal Jr., C.V.S., Marchiori, J.N.C., Waechter, J.L., Pillar, V.P., Boldrini, I.I.,

- Baptista, L.R.M., Schultz, C.L. & Holz, M. (1996) Viajantes Naturalistas. *Revista Ciência & Ambiente* 13: 1–118.
- Allem, A.C. & Waechter, J.L. (1977) Nuevas especies de Euphorbiaceae. *Revista Brasileira de Biologia* 37: 75–89.
- Almeida, J.A. (2009) Fatores Abióticos. In: *Boldrini. Biodiversidade dos Campos do Planalto das Araucárias*. Brasília, MMA: 19–38.
- Almeida, R.F., Maurenza, D., Negrão, R., Rosa, P., Baez, C. & Martinelli, G. (2018) Rediscovery of *Banisteriopsis magdalenensis* (Malpighiaceae): Notes on morphology, distribution, and ecology of an endemic and threatened species from the Atlantic Forest of Brazil. *Brittonia* 70: 1–5. <https://doi.org/10.1007/s12228-018-9526-4>
- Angiosperm Phylogeny Group (APG) IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 181: 1–20.
- Baptista, L.R.M. (1996) Gustav Malme e a Flora do Rio Grande do Sul. *Ciência e Ambiente* 13: 97–106.
- Barboza, G.E., Cantero, J.J., Chiarini, F.E., Chiapella, J., Freire, S., Nuñez, C.O., Palchetti, V. & Espinar, L.A. (2016) Vascular plants of Sierra de Famatina (La Rioja, Argentina): an analysis of its biodiversity. *Phytotaxa* 248 (1): 001–123. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.248.1.1>
- Barneby, R.C. (1991) *Sensitivae Censitae: A Description of the genus Mimosa Linnaeus (Mimosaceae) in the New World* 65: 835 pp.
- Barros, M.J.F., Silva-Aria, G.A., Fregonezi, J.N., Turchetto-Zolet, A.C., Iganci, J.R.V., Diniz-Filho, J.A.F. & Freitas, L.B. (2015) Environmental drivers of diversity in Subtropical Highland Grasslands. *Perspect Plant Ecology* 25286: 1–41. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ppees.2015.08.001>.
- Behling, H. (2002) South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177: 19–27.
- BFG - The Brazil Flora Group (2015) Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085–1113. <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201566411>.
- Bilenca, D. & Miñarro, F. (2004) Identificación de áreas valiosas de pastizal en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Bitencourt, C., Rapini, A., Damascena, L.S. & Marco-Junior, P. (2016) The worrying future of the endemic under flora of a tropical mountain range climate change. *Flora* 218: 1–10. <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2015.11.001>
- Boldrini, I.I., Eggers, L., Mentz, L.A., Miotto, S.T.S., Matzenbacher, N.I., Longhi-Wagner, H.M., Trevisan, R., Schneider, A.A. & Setúbal, R.B. (2009) Flora. In: Boldrini, I. (ed.). *Biodiversidade dos Campos do Planalto das Araucárias*. MMA, Brasília. 39–94.

- Brazilian Flora 2020 under construction (2020) Rio de Janeiro Botanical Garden. Available from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> (accessed: 03 April 2020).
- Canteiro, C., Barcelos, L., Filardi, F., Forzza, R., Green, L., Lanna, J., Leitman, P., Milliken, W., Pires Morim, M., Patmore, K., Phillips, S., Walker, B.E., Weech, M-H., & Nic Lughadha, E. (2019) Enhancement of conservation knowledge through increased access to botanical information. *Conservation Biology* 33(3): 523-533.
- Cardoso, D., Särkinen, T., Alexander, S., Amorim, A.M., Bittrich, V., Celis, M., Daly, D.C., Fiaschi, P., Funk, V.A., Giacomini, L.L., Goldenberg, R., Heiden, G., Iganci, J., Kelloff, C.L., Knapp, S., de Lima, H.C., Machado, A.F.P., dos Santos, R.M., Mello-Silva, R., Michelangeli, F.A., Mitchell, J., Moonlight, P., de Moraes, P.L.R., Mori, S.A., Nunes, T.S., Pennington, T.D., Pirani, J.R., Prance, G.T., de Queiroz, L.P., Rapini, A., Riina, R., Rincon, C.A.V., Roque, N., Shimizu, G., Sobral, M., Stehmann, R.J., Stevens, W.D., Taylor, C.M., Trovó, M., van den Berg, C., van der Werff, H., Viana, P.L., Zartman, C.E. & Forzza, R.C. (2017) Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114(40): 10695–10700. <https://doi.org/10.1073/pnas.1706756114>
- Chauveau, O., Pastori, T., Souza-Chies, T. T., Eggers, L. (2014) Overlooked diversity in Brazilian *Cypella* (Iridaceae, Iridoideae): four new taxa from the Río de la Plata grasslands. *Phytotaxa* 174 (1): 25–42.
- Costello, M.J., Wilson, S. & Houlding, B. (2012) Predicting Total Global Species Richness Using Rates of Species Description and Estimates of Taxonomic Effort. *Systematic Biology* 61(5): 871–883.
- CRIA. (2017) Centro de Referência em Informação Ambiental. Available from <http://splink.cria.org.br/> (accessed: 23 November 2017).
- Diamond, J.M. (1987) Extant unless proven extinct? Or, extinct unless proven extant? *Conservation Biology*. 1: 77–79.
- Engler, R., Guisan, A. & Rechsteiner, L. (2004) An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudoabsence data. *Journal of Applied Ecology* 41: 263–274.
- Funk, V. (2006) Floras: A model for biodiversity studies or a thing of the past? *Taxon* 55: 581–588.
- Gaston, K.J. (1998) Biodiversity In: Sutherland, W.J. *Conservation Science and Action*, Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. (Chapter 1: 1–19) <http://dx.doi: 10.1002/9781444313499.ch>
- GBIF (2017) GBIF. Available from <https://www.gbif.org/> (accessed: 15 May 2017).
- Graebner, K.O.R.P.P. (1899) *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 26(3–4): 435.
- Heiden, G. (2008) A New Species of *Baccharis* subgen. *Tarchonanthoides* Heering (Asteraceae-Astereae) from Rio Grande do Sul, Brazil. *Bradea* 13(2): 6.

- Heiden, G. & Iganci, J.R.V. (2009) Sobre a paisagem e a flora. In: Romano, C.M., Stumpf, E.R.T, Heiden, G., Iganci, J.R.V., Corrêa, L.B., Barbieri, R.L. & Perleberg, T.D. *Cores e formas no Bioma Pampa, plantas ornamentais nativas*. Embrapa Clima Temperado, Pelotas, Ed 2, pp. 23–35.
- Humphreys, A.M., Govaerts, R., Ficinski, S.Z., Nic Lughadha, E. & Vorontsova, M.S., 2019. Global dataset shows geography and life form predict modern plant extinction and rediscovery. *Nature ecology & evolution*, 3(7): 1043-1047.
- Hijmans, R.J., Guarino L. & Mathur, P. (2012) DIVA-GIS, version 7.5. Manual. Available from: <http://www.diva-gis.org/> (accessed: 23 November 2017).
- IBGE. (2004) Mapa da vegetação do Brasil e Mapa de Biomas do Brasil. Available from: <http://www.ibge.gov.br/> (accessed: 23 November 2017).
- Iganci, J.R.V., Heiden, G., Miotto, S.T.S. & Pennington, R.T. (2011) Campos de Cima da Serra: the Brazilian Subtropical Highland Grasslands show an unexpected level of plant endemism. *Botanical Journal of the Linnean Society* 167: 378–393.
- INMET. (2018) Instituto Nacional de Meteorologia. Eixo Monumental Sul Via S1 - Sudoeste – Brasília. Available from: <http://www.inmet.gov.br/> (accessed: 05 November 2017).
- IPNI. (2017) The international plant names index. Available from: <http://www.ipni.org/> (accessed: 12 September 2017).
- IUCN (2018) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2018-1. Available from: <http://www.iucnredlist.org/> (accessed: 16 July 2018).
- Joly, C.A., Aidar, M.P.M., Klink, C.A, McGrath, D.G., Moreira A.G., Moutinho, P., Nepstad, D.C., Oliveira, A.A., Pott, A., Rodal, M.J.N. & Sampaio, E.V.S.B. (1999) Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura* 51: 331–348.
- Jussieu, A.L. (1789) *Genera plantarum: secundum ordines naturales disposita, juxta methodum in Horto regio parisiensi exaratam*. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.284>
- Klein, R.M. 1990. *Espécies raras ou ameaçadas de extinção do estado de Santa Catarina*. Rio de Janeiro, IBGE, Diretoria de Geociências. 287 pp.
- Krapovickas, A. (2013) Gert Guenther Hatschbach. *Bonplandia* 22(2): 217.
- Külkamp, J., Heiden, G. & Iganci, J.R.V. (2018) Endemic plants from Southern Brazilian Highland Grasslands. *Rodriguésia* 69 (2): 429–440. <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201869214>.
- Kunth, K.S. (1843) *Enumeratio Plantarum Omnium Hucusque Cognitarum* 4. 752 pp.
- Kuntze, O. (1898) *Revisio generum plantarum*. Artur Felix, Leipzig 3(2):1–576.
- Laffan, S.W. & Crisp, M.D. (2003) Assessing endemism at multiple spatial scales, with an example from the Australian vascular flora. *Journal of Biogeography* 30: 511–520.

- Lavor, P., Oliveira Perdiz, R.O., Versieux, L.M. & Calvente, A. (2016) Rediscovery of *Pilosocereus oligolepsis* (Cactaceae) in the State of Roraima, Brazil. *Cactus and Succulent Journal* 88(3): 137–143. <http://dx.doi.org/10.2985/015.088.0306>
- Lepetz, V., Massot, M., Schmeller, D.S. & Clobert, J. (2009) Biodiversity monitoring: Some proposals to adequately study species' responses to climate change. *Biodiversity and Conservation* 18: 3185–3203. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-009-9636-0>
- Linnaeus, C. (1753) *Species Plantarum*, Laurentius Salvius, Stockholm 2. 1200 pp.
- Lomba, A., Pellissier, L., Randin, C., Vicente, J., Moreira, F., Honrado, J. & Guisan, A. (2010) Overcoming the rare species modelling paradox: A novel hierarchical framework applied to an Iberian endemic plant. *Biological Conservation* 143: 2647–2657. <http://dx.doi:10.1016/j.biocon.2010.07.007>
- Lopes F, Mielniczuk J, Oliveira ES & Tornquist CG (2010) Evolução do uso do solo em uma área piloto da região de Vacaria, RS. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 14: 1038-1044.
- Manizer, G.G. (1967) A Expedição do Acadêmico G.I. Langsdorff ao Brasil (1821-1828). *Companhia Nacional* 329: 1–244. Available from: <http://www.brasiliana.com.br/obras/a-expedicao-do-academico-g-i-langsdorff-ao-brasil-1821-1828/> (accessed: 19 October 2017).
- Marchiori, J.N.C. & Durlo, M.A. (1998) Friedrich Sellow e sua contribuição para as Ciências Naturais. *Ciência & Ambiente* 16: 29–50.
- Marchiori, J.N.C. (2013) *Elementos de dendrologia*, 3ª Edição, Editora UFSM, Santa Maria. 216 pp.
- Marchiori, J.N.C., Pontes, R.C. & Marchiori Neto, D.L. (2016) Textos inéditos de Friedrich Sellow. Viagem às missões jesuíticas da Província de São Pedro do Rio Grande do Sul. *Balduinia* 51: 12–24. <http://dx.doi.org/10.5902/2358198021422>
- Marchiori, J.N.C., Büneker, H.B. & Marchiori Neto, D.L. (2018) Textos inéditos de Friedrich Sellow. 3 – Viagem pela Província de São Pedro do Rio Grande do Sul (1823–1825). *Balduinia* 61: 01–22. <http://dx.doi.org/10.5902/2358198032386>
- Marchioretto, M.S. (2013) Balduino Rambo - O Botânico. *Balduinia* 40: 27–31.
- Marinho, A.M., Delgado-Júnior, G.C. & Buriel, M.T. (2017) The rediscovery of *Ipomoea macedoi* (Convolvulaceae). *Phytotaxa* 302 (1): 071–076. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.302.1.7>
- Markos, S., Moe, R.L. & Baxter, D. (2016) A powerful resource for plant conservation efforts: The Consortium of California Herbaria reaches two million specimens. *Fremontia* 44: 16–19.
- Martinelli, G. & Moraes, M.A. (2013) *Livro vermelho da flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Brasil. Available from: <http://cncflora.jbrj.gov.br> (accessed: 17 December 2017)
- Nic Lughadha, E., Canteiro, C., Filardi, F., Leitman, P., Accardo Filho, M., Allkin, R., Amaral, H., Budden, A., Carretero, J., Chowdhury, S., Clarke, L., Clubbe, C., Cossu, T.A., Ferreira, C.G., Green, L., Haigh, A., Harvey-Brown, Y., Hillebrecht, W., Klitgaard, B. & Forzza, R. (2016). *Reflora*. 20 pp. Royal

Botanic Gardens, Kew. http://aplicacoes.jbrj.gov.br/divulga/reflora_booklet.pdf

- O'Leary, N. & Peralta, P. (2007) Nuevas combinaciones en el género *Glandularia* (Verbenaceae). *Darwiniana* 45(2): 218-230.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R. & Forneck, E.D. (2007) Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 101–116.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P. & Liu, C. (2004) Modelling species distributions in Britain: a hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography* 27: 285–298.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L. & McMahon, T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11: 1633–1644.
- Pellegrini, M.O.O. (2016) A new species of *Tradescantia* L. sect. *Austrotradescantia* D.R.Hunt (Commelinaceae) from Southern Brazil. *Phytotaxa* 265(1): 79–84.
- Pillar, V.D. & Boldrini, I.L. (1996) Lindman e a ecologia da vegetação campestre do rio grande do sul. *Ciência e Ambiente* 13: 87–97.
- Rabinowitz, D. (1981) Seven forms of rarity. In: Synge, H. (Ed.), *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. John Wiley & Sons, Ltd. New York. 205–217.
- Ravenna, P.F. (2001) New species of *Nothoscordum* (Alliaceae). *Onira, Botanical Leaflets* 7: 37.
- Ravenna, P. (2002) Revisional studies in the genus *Sisyrinchium* – IX. *Onira, Botanical Leaflets*, 7(6): 20–41.
- REFLORA - Virtual Herbarium. Available from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/> (accessed: 03 June 2015).
- Rosa, P., Baez, C., Martins, E. & Martinelli, G. (2018) *Guia procura-se: flora endêmica do Estado do Rio de Janeiro*. Rio de Janeiro: I Graficci. 200 pp.
- Rossow, R.A. (1987) Revisión del género *Mecardonia* (Scrophulariaceae). *Candollea* 42(2): 431–474.
- Safford, H.D. (1999) Brazilian Páramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography* 26: 693–712.
- Santos, M.F., Sano, P.T. & Lucas, E. (2016) Lectotypifications of some Nineteenth Century names and other nomenclatural updates in *Myrcia* s.l. (Myrtaceae). *Phytotaxa* 257(1): 001–033. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.257.1.1>
- Scheibe, L.F. (1986) *A geologia de Santa Catarina*. Florianópolis. Geosul: 1. Available from: <https://periodicos.ufsc.br/index.php/geosul/article/viewFile/12542/11811/> (accessed: 12 July 2017)
- Schmeller, D.S., Henry, P.–Y., Julliard, R., Clobert, J., Gruber, B., Dziöck, F., Lengyel, S., Nowicki, P., Déri, E., Budrys, E., Kull, T., Tali, K., Bauch, B., Settele, J., van Swaay, C., Kobler, A., Babij, V.,

- Papastergiadou, E. & Henle, K. (2009) Advantages of volunteer-based biodiversity monitoring in Europe. *Conservation Biology* 23(2): 307–316. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01125.x>
- Silva, W.L.S., Soares, M.V.B., Bonadeu, F., Morim, M.P., Iganci, J.R.V. & Santos, J.U.M. (2015) Rediscovery of *Macrosamanea macrocalyx* (Leguminosae: Mimosoideae), a threatened endemic species from the Middle Xingu River, Amazonia, Brazil. *Phytotaxa* 224 (3): 276–282. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.224.3.6>
- Soltis, P.S. (2017) Digitization of herbaria enables novel research. *American Journal of Botany* 104(9): 1– 4.
- Stafleu, F.A. & Cowan, R.S. (1976) *Taxonomic literature: a selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*. Utrecht: Bohn, Scheltema; Holkema, v1. 2ed. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.48631>
- Stehmann, J.R., Forzza, R.C., Salino, A., Sobral, M., Costa, D.P. & Kamino, L.H.Y. (2009) Plantas da Floresta Atlântica. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 516 pp.
- Stebbins, L.G. (1942) The Genetic Approach to Problems of Rare and Endemic Species. *Madroño* 6: 241–272.
- Szlachetko, D.L. (1996) *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 41(2): 850 pp.
- Thiers B. (2019) Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>
- Thomas, W.W., Forzza, R.C., Leitman, P., Michelangeli, F. & Giulietti, A.M. (2012) Large-scale monographs and floras? The sum of local floristic research. *Plant Ecology Diversity* 5: 217–223.
- Trinius, C.B. (1830) *Mémoires de l'Académie Imperiale des Sciences de St.-Pétersbourg. Sixième Série. Sciences Mathématiques, Physiques et Naturelles* 1(4): 698 pp.
- Tropicos. (2017) Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Available from: <http://www.tropicos.org/> (accessed: 17 July 2016)
- Zuloaga, F.O. (2005) Prólogo. In: Pensiero, J.F., Gutiérrez, H.F., Luchetti, A.M., Exner, E., Kern, V., Brnich, E., Oakley, L.J., Prado, D.E. & Lewis, J.P. (Eds.) *Flora Vascular de la Provincia de Santa Fe*, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe. 403 pp.

CAPÍTULO II — **Primeiros passos para entender a diversificação de plantas em campos de altitude na América do Sul¹**

Cássia Plá^a

Mariane Paludette Dorneles^a

Marcelo Reginato^a

Marcelo F. Simon^b

Isabel Sanmartin^c

Gustavo Heiden^d

João Iganci^e

^a Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Av. Bento Gonçalves 9500, Bl. IV, Prédio 43433, 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil.

^b Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, PqEB, Caixa Postal 02372 Brasília, DF 70770-917, Brasil.

^c Real jardín Botánico, CSIC, Plaza de Murillo 2, 28014 Madri, Espanha.

^d Embrapa Clima Temperado, Rod. BR-392, km 78, C.P. 403, 96010-971, Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil.

^e Universidade Federal de Pelotas, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Campus Universitário do Capão do Leão, s/nº, Travessa André Dreyfus, s/n, C.P. 354, 96010-900, Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil.

*Corresponding authors E-mail: cassiাপla@gmail.com; joaoiganci@gmail.com

¹ O manuscrito será submetido para a revista *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. Foi formatado segunda as normas, e será traduzido para o inglês antes da submissão.

Resumo: Os campos de altitude do sudeste da América do Sul possuem uma alta diversidade de plantas endêmicas. Estudos apontam para uma complexa história biogeográfica na formação da composição florística dessa região. O clima subtropical e as variações altitudinais, levam à existência de habitats heterogêneos e à presença de várias espécies únicas. A compreensão dos processos de diversificação em áreas específicas, altamente diversas, ao longo do tempo, permite inferir sobre os padrões históricos que influenciam na formação da flora e da paisagem. Assim, este trabalho teve como objetivo acrescer conhecimento sobre a dinâmica evolutiva das formações de altitude, como um primeiro passo para entender sua origem, elucidando processos históricos responsáveis pelo estabelecimento da flora atual. Para tanto, foram destacados táxons que apresentam alta representatividade, tanto nos Campos de Altitude brasileiros, quanto em áreas relacionadas ao foco do estudo: os Pampas, o Cerrado *sensu lato*, a região andina e as regiões de altitude no sul da América do Norte e América Central (Mesoamérica). Foram realizadas análises filogenéticas datadas independentes, juntamente com análises de Dispersão, Extinção e Cladogênese (DEC) e mapeamento estocástico biogeográfico (BSM) para obter estimativas de área ancestral, assim como número relativo de eventos de dispersão e a época em que estes ocorreram. Os resultados mostram que existem conexões pretéritas entre as áreas e foram nos últimos 7 milhões de anos que a maioria destes eventos de dispersão ocorreram. Radiações nos Campos de Altitude do Brasil são majoritariamente recentes e a maior interação se deu com os Pampas. Além disso, o grande número de radiações locais indica que a área prioriza eventos de diversificação *in situ* em detrimento de eventos de intercâmbio com as demais áreas, especialmente as áreas mais distantes.

Palavras-chave: Biogeografia histórica, biorregiões, campos de altitude, especiação, Mata Atlântica, Pampa.

1. Introdução

Regiões de altitude elevada, assim como as campestres, estão entre as áreas com maior biodiversidade no mundo (Merckx *et al.* 2015; Pouchon *et al.* 2018; Borghetti *et al.* 2019). Essas áreas são cruciais para a manutenção da biodiversidade e têm gerado interesse desde os tempos dos primeiros naturalistas, incluindo Alexander von Humboldt e Charles Darwin (Wulf, 2016). Nos trópicos, regiões montanhosas são consideradas hotspots de biodiversidade e endemismo porém, pouco se sabe a respeito das origens evolutivas de suas biotas (Graham *et al.* 2014). As barreiras ao fluxo gênico geradas pelo isolamento dos topos das montanhas criam sistemas continentais semelhantes a ilhas, promovendo uma rápida especiação em linhagens endêmicas (Sanmartín *et al.* 2010; Hoorn *et al.* 2018). Além disso, a origem dessas linhagens pode ser contemporânea à elevação das montanhas, isto é, quando o sistema tipo arquipélago e os gradientes altitudinais foram formados (Perrigo *et al.* 2020).

Os campos de altitude brasileiros são compostos por ambientes campestres tropicais da Mata Atlântica e subtropicais da região sul (Safford, 1999a; Heiden & Iganci 2009; Iganci *et al.* 2011). O clima subtropical úmido resulta em características abióticas edafoclimáticas específicas para a região (Safford, 1999b, 2007; Plá *et al.* 2020). Este conjunto de fatores bióticos e abióticos justifica o alto índice de endemismo na sua flora, o qual está diretamente ligado à complexa história biogeográfica desta formação (Iganci *et al.* 2011; Plá *et al.* 2020). Após a disseminação de técnicas de sequenciamento de DNA e avanços nos métodos filogenéticos, têm se tornado mais frequente e confiável a utilização dessas ferramentas para compreender padrões de diversificação da biota (Madriñán *et al.* 2013; Merckx *et al.* 2015; Pouchon *et al.* 2018). Juntamente com a biogeografia histórica, que combina informações filogenéticas com a localização atual das espécies e registro fóssil, é possível inferir sobre a história evolutiva de um clado através do espaço e do tempo (Ronquist & Sanmartín, 2011; Quintero *et al.* 2015). Análises integrativas que enfatizam tanto a importância de fatores ambientais quanto fatores evolutivos têm contribuído para o avanço no entendimento dos padrões atuais de biodiversidade (Wiens & Donoghue, 2004; Meseguer *et al.* 2014; Pokorny *et al.* 2015). No Neotrópico, estudos que adotam uma metodologia integrativa fornecem resultados promissores sobre o processo histórico de formação das floras estudadas (Simon *et al.*

2009; Särkinen *et al.* 2011; Bacon *et al.* 2017). Potencialmente diversos fatores bióticos e abióticos estão envolvidos nos processos formadores desses padrões, o que pode dificultar a compreensão da dinâmica do intercâmbio biótico ao se basear em apenas um tipo de análise (Donoghue & Edwards, 2014).

As savanas neotropicais já foram percebidas pelos naturalistas como ambientes antigos, que cobrem áreas geomorfológicas antigas e estão intimamente relacionadas às diversas formações vegetacionais adjacentes, especialmente florestas (Borghetti *et al.* 2019; Vasconcelos *et al.* 2020). Porém, estudos mais recentes mostram que mesmo sem saber o momento exato e os fatores que influenciaram a origem e expansão, as savanas neotropicais na América do Sul são consideradas mais jovens que as florestas circundantes (Azevedo *et al.* 2020). Em montanhas consideradas jovens, que possuem um alto índice de endemismo e riqueza, a história evolutiva da flora pode ser usada para interpretar a história da própria região (Eiserhardt *et al.* 2017; Vasconcelos *et al.* 2020). Outra questão comumente levantada é se os endemismos das regiões montanhosas se originam principalmente de uma fonte de radiação local de linhagens ou de linhagens que atingem a região por dispersão a longa distância a partir de outras localidades com clima semelhante (Merckx *et al.* 2015). Sendo assim, seria correto afirmar que as formações vegetacionais, e a dinâmica histórica ao longo do tempo, podem ter um efeito forte sobre a evolução das linhagens. Embora comparável em riqueza de espécies e endemismo a outros sistemas contemporâneos bem estudados (por exemplo, o Cerrado, o Páramo andino e os campos rupestres brasileiros (Simon *et al.* 2009; Madriñán *et al.* 2013; Vasconcelos *et al.* 2020), nenhum estudo ainda combinou conjuntos de dados para investigar os padrões de idade e diversificação dos campos de altitude brasileiros.

Este trabalho teve como objetivos (i) reconstruir e analisar as relações filogenéticas em linhagens de plantas que apresentam alta diversidade de espécies nos Campos de Altitude, (ii) analisar os padrões de tempo de divergência das linhagens selecionadas inferidas com base em biogeografia evolutiva, e (iii) identificar a presença ou ausência de congruências nos padrões evolutivos e geoespaciais dessas linhagens ao longo do tempo e do espaço. Para atingir esses objetivos, combinamos evidências filogenéticas, registro fóssil e padrões biogeográficos.

2. Metodologia

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado nas formações campestres de altitude tropicais e subtropicais do leste do Brasil, que predominam em altitudes acima de 800 m (Boldrini, 2009), podendo atingir cerca de 2800 m (Safford, 2007). Esta formação encontra-se circunscrita na cadeia de montanhas da Serra Geral e da Serra do Mar, cobrindo grande parte do planalto do sul e sudeste do Brasil, e apresenta solos de origem basáltica, graníticas e calcárias (Safford, 1999b, 2007; Plá *et al.* 2020). A fisionomia campestre se apresenta em conjunto com formações florestais, em mosaicos que caracterizam a paisagem. O clima é subtropical úmido, com precipitações pluviométricas bem distribuídas durante o ano e com temperatura média anual entre 14 e 16°C (BRASIL, 1986).



Figura 1. Campos de Altitude do Brasil (CAL). Fitofisionomia da região (a). Destaque para os quatro táxons selecionados para estudo (b) *Mimosa* L., (c) *Baccharis* L., (d) *Adesmia* D.C., (e) *Butia* (Becc.) Becc. Fotos: (a) Cássia Plá, (b) Marcio Verdi, (c, e) Gustavo Heiden, (d) Sérgio Bordignon.

2.2 Seleção das áreas biogeográficas e amostragem de táxons

As áreas biogeográficas foram selecionadas com base na sua contribuição, seja no passado ou contemporânea, para a diversidade da formação dos Campos de Altitude do sudeste da América do Sul. Dessa forma, foram selecionadas cinco áreas (Fig. 2): CAL (Campos de Altitude do Brasil), PAMPA (Bioma Pampa – abrangendo Brasil, Uruguai e Argentina), CERRADO (Cerrado *sensu lato*), ANDES (Região Andina – de norte a sul da América do Sul) e NCAM (Mesoamérica).

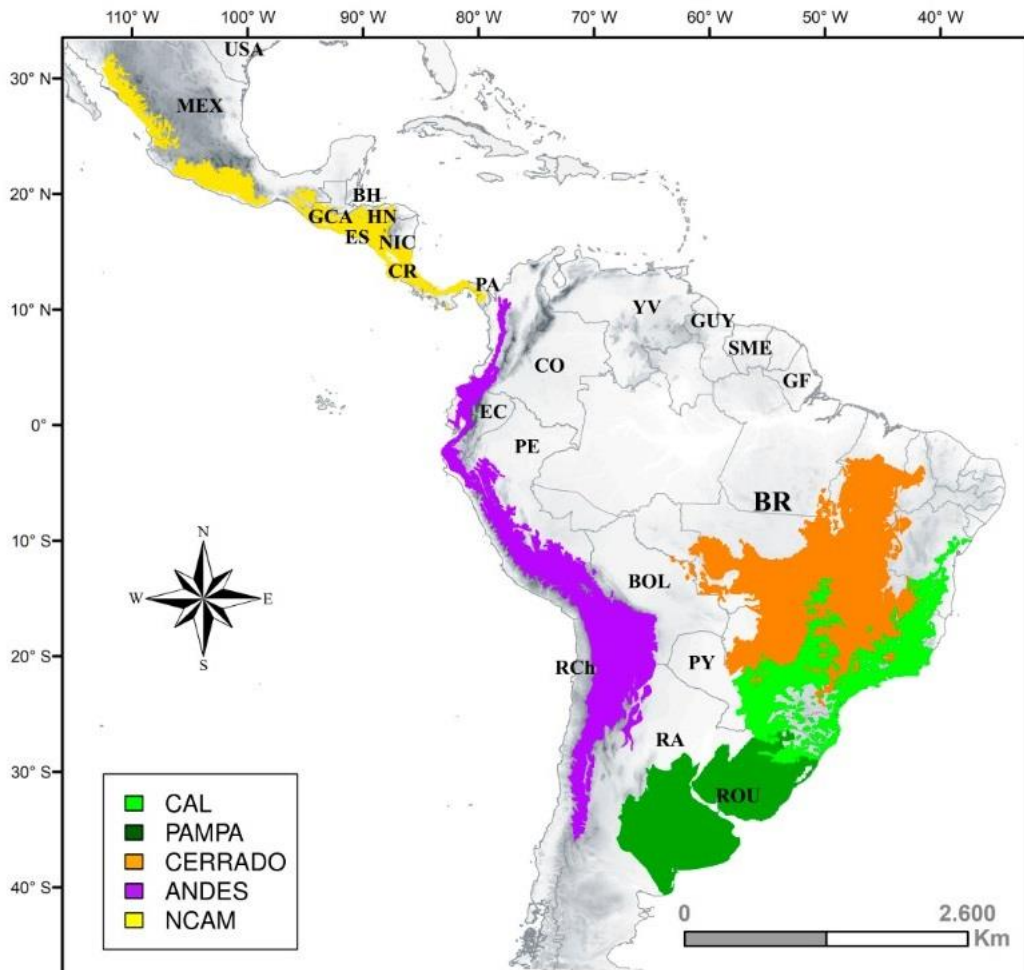


Figura 2. Mapa com as áreas biogeográficas selecionadas para o estudo. CAL = Campos de Altitude do Brasil, PAMPA = Pampas, CERRADO = Cerrado *sensu lato*, ANDES = Região Andina, NCAM = Mesoamérica. BR = Brasil, ROU = Uruguai, RA = Argentina, PY = Paraguai, RCh = Chile, BOL = Bolívia, PE = Perú, EC = Equador, CO = Colômbia, YV = Venezuela, GUY = Guiana, SME = Suriname, GF = Guiana Francesa, PA = Panamá, CR = Costa Rica, NIC = Nicarágua, ES = El Salvador, HN = Honduras, GCA = Guatemala, BH = Belize, MEX = México, USA = Estados Unidos da América.

Foram selecionadas para compor este estudo linhagens de plantas que fossem representativas dentre as principais famílias de angiospermas ocorrentes nestas formações. Mais especificamente, linhagens com alta diversidade de espécies no campos subtropicais do Brasil, incluindo espécies endêmicas e seus parentes não endêmicos mais próximos. Foram analisadas linhagens dos táxons *Butia* (Becc.) Becc. (Arecaceae), *Baccharis* subg. *Coridifoliae* (Giuliano) G.Heiden e *B.* subg. *Tarchonanthoides* Heering (Asteraceae), *Adesmia* DC. e *Mimosa* L. (Fabaceae). O critério para a seleção das espécies de cada gênero foi a ocorrência nas áreas do estudo (GBIF, 2018; Flora do Brasil 2020, em construção, BFG 2015) e a existência de análises filogenéticas já publicadas e bem consolidadas para os grupos (Meerow *et al.* 2015; Heiden *et al.* 2019; Iganci *et al.* 2013; Simon *et al.* 2009) e com dados moleculares disponíveis em bancos de dados, que permitissem a reconstrução de hipóteses evolutivas para cada táxon.

2.3 Análises filogenéticas e estimativa do tempo de divergência

As filogenias utilizadas para este estudo foram elaboradas com as espécies selecionadas em cada gênero analisado. O nome das espécies, marcadores utilizados, número de acesso do GenBank (Benson *et al.* 2012; NCBI, 2020) estão disponíveis na Tabela A1. Para cada linhagem foi selecionado o maior número possível de marcadores disponíveis, buscando regiões nucleares e plastidiais. Os grupos externos, assim como os marcadores foram selecionados com base nas publicações originais das filogenias mais recentes e bem resolvidas. As sequências selecionadas para cada linhagem foram alinhadas utilizando MAFFT v7.450 (Katoh and Standley, 2016), com parâmetros padrão para cada marcador/linhagem e posteriormente concatenadas, quando mais de um marcador foi utilizado.

Análises filogenéticas foram realizadas para a estimativa do tempo de divergência de cada um dos táxons amostradas utilizando BEAST 2.5.2 (Bouckaert *et al.* 2019), com pontos de calibração secundária para datação molecular dos principais eventos de dispersão entre as áreas analisadas, para cada um dos gêneros. Todas as análises foram realizadas utilizando o modelo *Birth-Death* como *Tree prior*, relógio molecular relaxado com distribuição log-normal e modelo de evolução molecular GTR +I + Γ . O modelo de evolução molecular foi selecionado sob o critério de informação de Akaike (AIC) usando

o programa jModeltest 2 (Darriba *et al.* 2012), ou o mais semelhante ao resultado do programa. Três corridas independentes de 20 milhões de gerações foram implementadas para cada linhagem. Valores dos parâmetros das corridas foram examinados utilizando Tracer v. 1.7 (Rambaut *et al.* 2018) para checar convergência, e foram aceitos quando ESS > 200. As corridas independentes de cada linhagem foram combinadas utilizando LogCombiner v. 2.4.7, após apropriados *burn-in* de cada análise. Uma árvore de clados de máxima credibilidade (MCC) com os *mean heights* foi gerada para cada linhagem utilizando TreeAnnotator e FigTree v. 1.4.4 (Rambaut, 2018) para conferir topologias e valores de suporte com os estudos originais de cada linhagem (Tab. 1).

Tabela 1. Linhagens, estudos filogenéticos moleculares de referência e marcadores moleculares utilizados neste trabalho.

Clado (família)	Grupo externo	Referências	Nº de sequencias	Idade
<i>Adesmia</i> (Fabaceae)	<i>Chaetocalyx brasiliensis</i>	Iganci et al. (2013)	69	40.9Mya (4.0 std)
<i>Baccharis</i> subg. <i>Coridifoliae</i> e subg. <i>Tarchonanthoides</i> (Asteraceae)	<i>Baccharis halimifolia</i>	Panero & Crozier (2016), Heiden et al. (2019)	92	22Mya (2.5 std)
<i>Butia</i> (Arecaceae)	<i>Jubaea chilensis</i>	Meerow et al. (2015)	18	14.71Mya (3.9 std)
<i>Mimosa</i> (Fabaceae)	<i>Anadenanthera colubrina</i>	Simon et al. (2009, 2011)	78	24Mya (3.5 std)

2.4 Análises Biogeográficas

Para as análises biogeográficas foram elaboradas matrizes de presença/ausência das espécies selecionadas nas cinco áreas. Todas as espécies ocorrem em pelo menos uma das áreas utilizadas no estudo. As análises foram realizadas, para cada um dos táxons, no software R (R Development Core Team, 2020). Para inferir sobre a história biogeográfica dos táxons escolhidos, utilizamos o pacote do R BioGeoBEARS (Matzke, 2013). Optamos pelo modelo DEC (Dispersão, Extinção e Cladogênese) a fim de obter estimativas de área ancestral para cada uma das topologias. O número relativo de eventos de dispersão e o provável período em que estas ocorreram entre os CAL e as demais áreas, foram obtidos utilizando o pacote Biogeographical Stochastic Mapping (BSM) (Duplin *et al.* 2016), também do software R. Para levar em conta a incerteza dos eventos, o software analisou 1000 mapas estocásticos gerados para cada uma das topologias de cada

linhagem. As topologias geradas a partir das análises descritas foram adicionados ao material complementar (Figs. B1-B4).

3. Resultados

3.1 Linhagens e suas relações no tempo e espaço

Foram analisados quatro gêneros, totalizando 117 táxons. O tempo de origem para o ancestral comum mais próximo em cada uma das linhagens foi: *Adesmia* 31,31 m.a, *Baccharis* 19,03 m.a, *Butia* 13,45 m.a, *Mimosa* 15,13 m.a (Figs. B1, B2, B3, B4). Com base no grau de riqueza estimada para os gêneros nas cinco áreas amostradas, podemos observar que os Campos de Altitude apresentam elevado número de espécies, somando 96 dos 117 táxons amostrados (Fig. 3). Além disso, a mesma formação se destaca no número de endemismos: dos 96 táxons que ocorrem nos Campos de Altitude, 51 são endêmicos (Fig. 3).

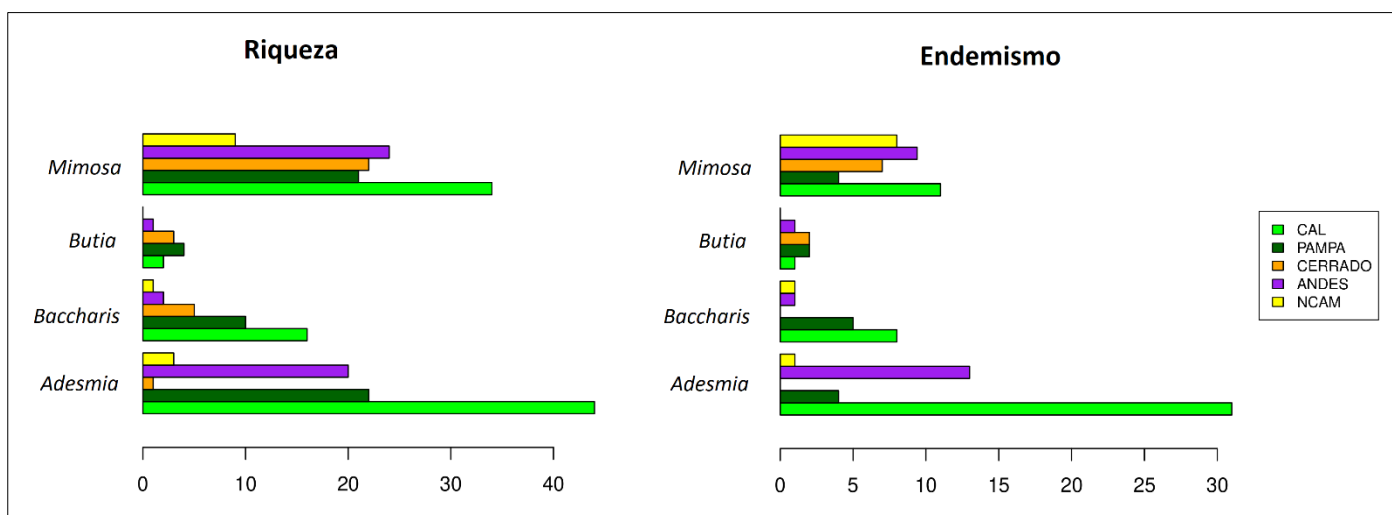


Figura 3. Riqueza e endemismos dos táxons estudados nos campos de altitude. Gráfico elaborado a partir da matriz de presença e ausência das linhagens nas áreas de estudo. Com exceção de *Butia*, todos os gêneros apresentam elevados número de táxons e endemismos nos campos de altitude. CAL = Campos de Altitude do Brasil, PAMPA = Pampas, CERRADO = Cerrado *sensu lato*, ANDES = Região Andina, NCAM = Mesoamérica.

Foram identificados 77 eventos de dispersão nas quatro áreas (Tab. 2, Fig. 4), onde os Campos de Altitude aparecem como a principal fonte dos eventos entre as áreas

(48,05%), seguidos do Pampa (27,27%), Cerrado (11,68%), Andes (11,68%) e NCAM (1,29%). O Pampa aparece como o principal dreno, recebendo 38,96% dos eventos, seguido de CAL (23,37%), Cerrado (20,77%), Andes (12,98%) e NCAM (3,89%).

Tabela 2. Número médio de eventos de dispersão por linhagem. Direção e número médio de eventos ocorridos nas áreas para cada linhagem, obtidos pela análise Biogeographical Stochastic Mapping (BSM).

DIRECAO	AREA	<i>Adesmia</i>	<i>Baccharis</i>	<i>Butia</i>	<i>Mimosa</i>	TOTAL
A partir de	CAL	10	8	0	19	37
A partir de	PAMPA	7	3	2	9	21
A partir de	CERRADO	0	1	0	8	9
A partir de	ANDES	7	0	0	2	9
A partir de	NCAM	0	0	0	1	1
Para	CAL	4	3	1	10	18
Para	PAMPA	15	4	0	11	30
Para	CERRADO	0	4	1	11	16
Para	ANDES	4	1	0	5	10
Para	NCAM	1	0	0	2	3

CAL = Campos de Altitude do Brasil, PAMPA = Pampas, CERRADO = Cerrado *sensu lato*, ANDES = Região Andina, NCAM = Mesoamérica.

3.2 Eventos de dispersão e idade estimada relacionados com CAL

Foram 55 eventos de dispersão envolvendo os Campos de Altitude (Tab. 2), sendo a origem/destino e a frequência desses eventos por área ilustrados nas Figuras 4 e 5. Para *Adesmia*, *Baccharis* e *Butia* o bioma Pampa aparece como a área de maior intersecção com os Campos de Altitude (Fig. 4). Já através dos eventos em *Mimosa* o Cerrado tem maior número, tanto nos eventos de dispersão em direção ao CAL quanto no sentido inverso (Fig. 4).

Quando avaliamos a colaboração dos Campos de Altitude para as demais áreas, observamos que em *Adesmia* e *Mimosa* o número médio de eventos de dispersão a partir do CAL se sobressai, se comparado com os demais táxons. No extremo oposto, o gênero *Butia* só possui eventos de chegada em CAL, ou seja, para esse táxon a formação não serve como fonte para as demais áreas (Fig. 4).

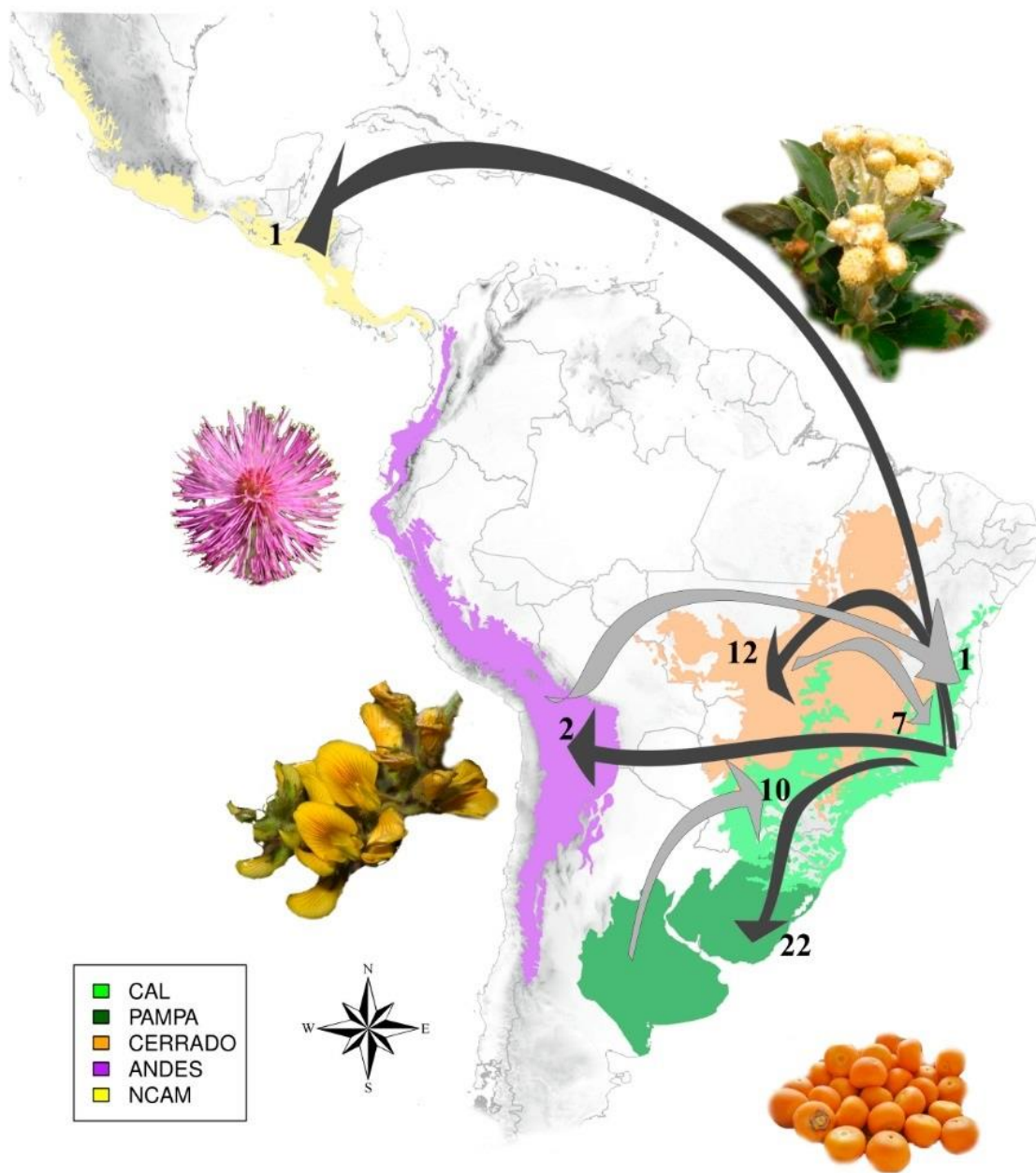


Figura 4. Eventos de dispersão entre os Campos de Altitude do Brasil e as demais áreas amostradas. O mapa traz as áreas e o número de eventos encontrados para cada uma delas. As setas indicam a direção dos eventos. As imagens ilustram os táxons que realizaram os eventos dispersivos. CAL = Campos de Altitude do Brasil, PAMPA = Pampas, CERRADO = Cerrado *sensu lato*, ANDES = Região Andina, NCAM = Mesoamérica. Do lado esquerdo do mapa (de baixo para cima): *Adesmia* DC. e *Mimosa* L. Do lado direito do mapa (de cima para baixo): *Baccharis* L. e *Butia* (Becc.) Becc. Fotos: Sérgio Bordignon, Rubens Teixeira de Queiroz, Gustavo Heiden.

Os eventos de dispersão concentram-se no período Holoceno. Os primeiros eventos de dispersão ocorreram em torno de 30 Mya, a partir da região dos Andes, em direção aos Campos de Altitude (Fig. 5). Posteriormente, os eventos envolvendo a

formação CAL se concentraram nos períodos mais recentes, a partir dos 5 Mya (Fig. 5). Novamente é possível observar a relação de intersecção entre CAL e o Pampa, sendo que aqui podemos observar que os eventos de dispersão ocorreram a partir de 5 Mya, ficando mais frequentes até os dias atuais. Eventos relacionando CAL e NCAM foram pontuais (número médio de 1 evento dentro do gênero *Mimosa*) que não geraram representação gráfica através do tempo.

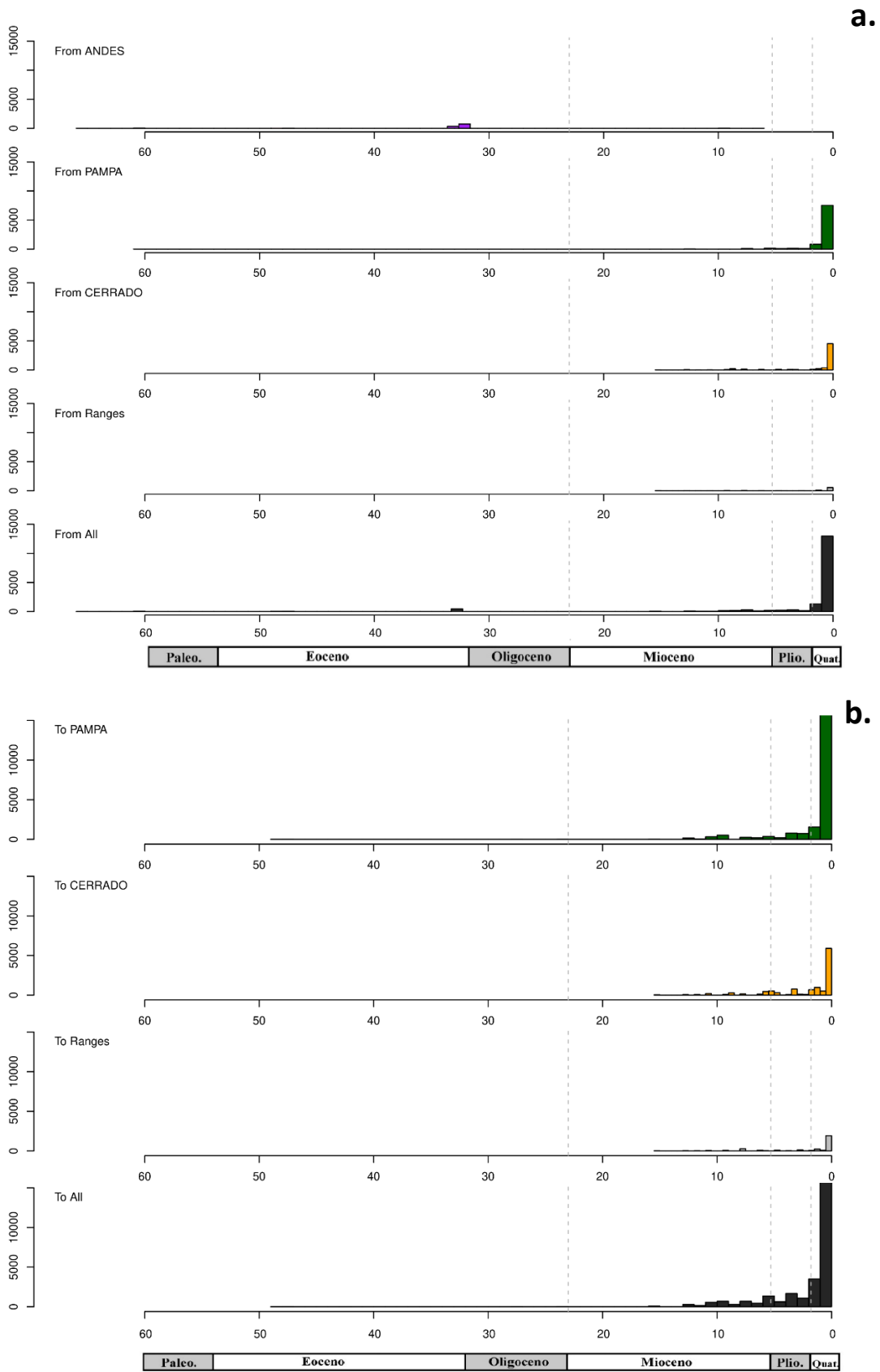


Figura 5. Eventos de dispersão para CAL e a partir de CAL, ao longo do tempo. Apenas eventos de dispersão foram considerados para elaborar esse gráfico. O fluxo de eventos começa a aumentar no final

do Mioceno, com pico no Holoceno. (a) Eventos a partir das demais áreas para CAL. Destaque para o início dos eventos de dispersão nos ANDES. (b) Eventos a partir de CAL para as demais áreas. CAL = Campos de Altitude do Brasil, PAMPA = Pampas, CERRADO = Cerrado *sensu lato*, ANDES = Região Andina, NCAM = Mesoamérica.

3.3. Radiações locais e estimativa de idade das áreas

As radiações locais que ocorreram ao longo do tempo em cada área amostrada são representadas na Figura 6. Radiações *in situ* nos Campos de Altitude aparecem com maior frequência e número de eventos a partir do Mioceno aumentando gradativamente até os dias atuais. Nossos resultados mostram um aumento expressivo na taxa de especiação nos últimos sete milhões de anos. A região andina é a única que apresentou diversificação desde o final do Eoceno, seguida dos Campos de Altitude com alguns eventos pontuais a partir de 25 Mya e as demais áreas com eventos a partir do Mioceno.

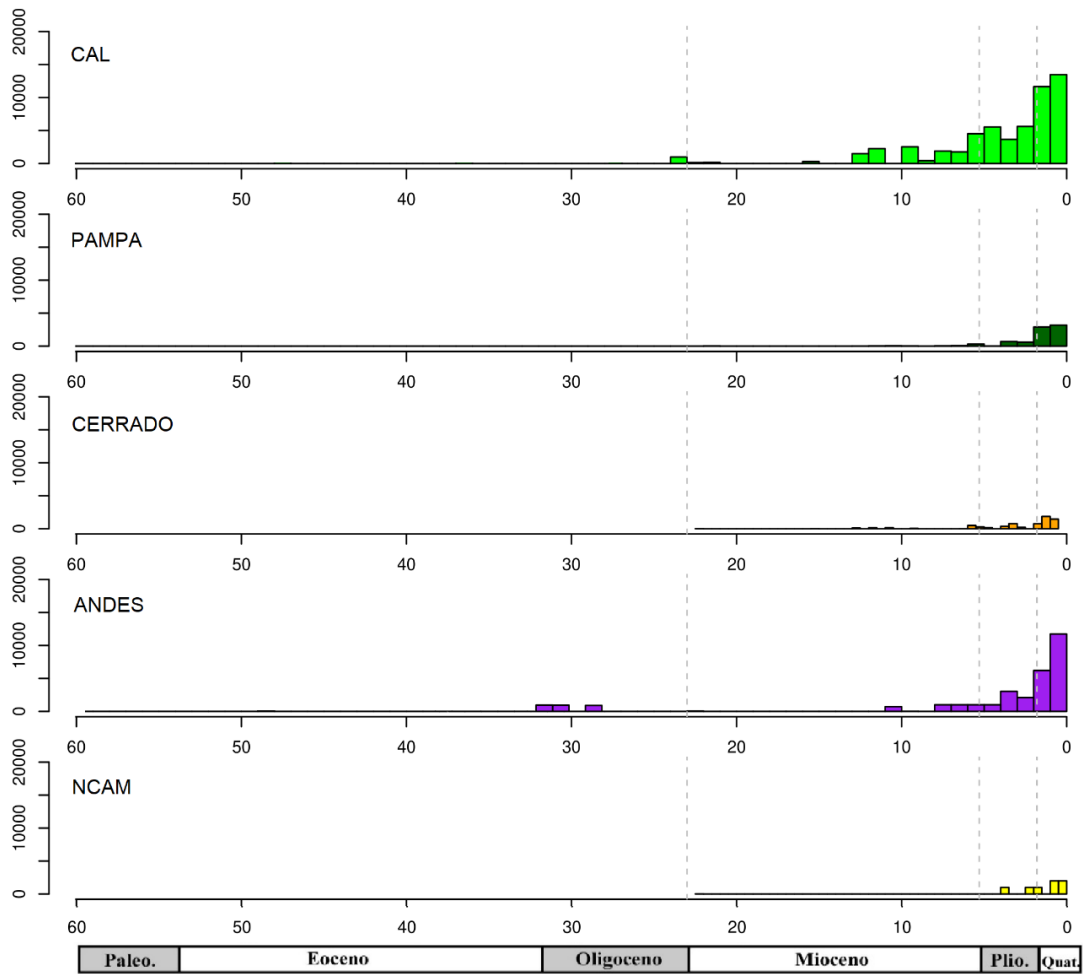


Figura 6. Radiações locais ao longo do tempo. Destaque para a região andina como precursora dos eventos *in situ*, e para os períodos que vão do Eoceno ao Holoceno. CAL = Campos de Altitude do Brasil, PAMPA = Pampas, CERRADO = Cerrado *sensu lato*, ANDES = Região Andina, NCAM = Mesoamérica.

4. Discussão

4.1. Especiação através de radiações locais

Dados fósseis indicam a expansão ecológica de gramíneas C3 e C4 no sul da América do Sul a partir do final do Mioceno, apesar da expansão da vegetação C4 na Austrália, por exemplo, ter se iniciado durante o final do Plioceno (Beerling & Osborne, 2006; Andrae *et al.* 2018; Azevedo *et al.* 2020). Além disso, segundo reconstruções ambientais, a partir do Mioceno médio (ca. 14Mya) o clima na região central da América do Sul foi favorável ao estabelecimento dos campos (Azevedo *et al.* 2020). Segundo

ossos resultados, eventos de dispersão ocorrem antes dos 10 Mya (táxons do gênero *Adesmia* D.C. entre CAL, PAMPA e ANDES), sugerindo que os eventos de dispersão mostrados aqui realmente acompanham a formação e estabelecimento dos campos.

Uma das características de maior influência na distribuição de táxons nos Campos de Altitude, e que também favorece a especiação, é a existência de diferentes microclimas favorecidos pelo gradiente altitudinal presente nesse ambiente (Stebbins, 1974; Safford 1999a; Nevado *et al.* 2018). A maioria dos endemismos atuais documentados para os Campos de Altitude resulta de eventos de especiação que se concentraram nos últimos 5 Mya. Neste período, início do Plioceno, o mundo estava sob efeito de grande instabilidade climática e de ciclos de glaciações, que se tornaram mais intensos em torno de 2 Mya (Pleistoceno), quando a maioria dos eventos de especiação *in situ* foram observados nas quatro linhagens estudadas. Múltiplos eventos de expansão e contração de áreas alteram periodicamente o habitat adequado das espécies resultando em mudanças no grau de conectividade entre as áreas (Flantua *et al.* 2019). Esses eventos poderiam ter promovido a especiação por vicariância entre áreas próximas e especiação simpátrica durante a expansão das áreas. Além disso, as quedas bruscas nas temperaturas intercaladas aos períodos de clima ameno e quente (Lomolino *et al.* 2017), juntamente com mudanças nos regimes de chuvas, podem ter causado diversas alterações no nicho ótimo dessas linhagens por um curto período de tempo (Barros *et al.* 2020).

A escassez de inventários de espécies para a maioria dos grupos biológicos que habitam montanhas da América do Sul, combinada com a falta de informações filogenéticas e fósseis, são ainda grandes obstáculos para entender a origem e manutenção da enorme diversidade biológica nas regiões de altitudes elevadas. (Zizka & Antonelli, 2018; Guedes *et al.* 2020).

4.2. *Diversidade e relações biogeográficas dos Campos de Altitude do Brasil*

Com poucos acontecimentos no Plioceno, é no Pleistoceno e no Holoceno que encontramos a maioria dos eventos de dispersão que envolvem os Campos de Altitude do Brasil, considerando os táxons estudados. A retração e expansão de áreas que ocorreram durante o Quaternário, relacionadas às mudanças climáticas, podem ter permitido que os eventos de intercâmbio entre as áreas ocorressem de forma mais intensa nesse período.

Os campos representam o segundo maior tipo de vegetação na América do Sul, depois das florestas tropicais, e formam um mosaico vegetacional em constante mudança em grande parte do continente, embora a distribuição e proporção exatas dependam da definição do autor adotado (Walter *et al.* 2008; Borghetti *et al.* 2019). Nossos resultados sugerem que a proximidade geográfica é um dos principais motivos para a maior ocorrência de eventos dispersivos a partir dos Campos de Altitude para o Pampa e o Cerrado e vice-versa.

As expansões dos táxons podem ter ocorrido de duas formas: dispersão a longa distância, através de sementes transportadas pelo vento de uma área para outra, ou dispersão de maneira gradual, por meio de corredores bióticos que ligam essas áreas, conforme sugerido para outros táxons de campos de altitude do Brasil (Safford, 2007; Antonelli, 2010). Os campos de altitude e os campos do Pampa possuem várias espécies de aves em comum (Boldrini, 2009), o que também pode explicar a maneira como ocorrem e a razão do alto número de eventos de dispersão entre as duas formações. Apesar da frequente argumentação que a alta acidez associada à toxicidade do alumínio e baixa fertilidade são fatores limitantes para o crescimento das plantas no Cerrado (Reatto *et al.* 2008), este bioma também apresenta outros três tipos de vegetação - Campo limpo, Campo sujo e Campo rupestre – dominados por componente herbáceo e caracterizados principalmente pelo grau de saturação de água no solo e topografia (Ribeiro & Walter, 2008). As características compartilhadas entre os tipos de vegetação podem também explicar o número dos eventos de dispersão ocorridos entre os Campos de Altitude e o Cerrado, observados principalmente no gênero *Mimosa*.

Os Campos de Altitude e as formações de altitude da Cordilheira dos Andes e da América Central e do Norte mostram claras congruências macroclimáticas, mesmo possuindo posições latitudinais e geográficas muito diferentes (Safford, 1999b). Além disso, também compartilham características geomorfológicas (Clapperton, 1993), edáficas, fitofisionômicas e florísticas (Rambo, 1951; Smith, 1962; Safford, 1999a, Iganci *et al.* 2011). Novamente, o fato de compartilhar características em relação ao hábitat seria a principal razão dos eventos de dispersão. Porém, diferente do Pampa e do Cerrado, aqui temos uma distância geográfica maior, o que dificultaria o intercâmbio de táxons dos Campos de Altitude com os Andes e áreas montanhosas da América Central e do Norte. Acreditamos que casos de dispersão a longas distâncias estejam envolvidos entre essas

duas regiões. Neste trabalho, verificamos eventos dispersivos entre os Campos de Altitude e a região Andina nos táxons de *Adesmia*, algumas linhagens de *Baccharis* e *Mimosa*. Porém, em relação às áreas montanhosas da América Central e Norte esses eventos foram registrados apenas no gênero *Mimosa*, dentre os táxons estudados. A relação dessas linhagens com a região dos Andes tem sido estudada por especialistas (Simon *et al.* 2011; Iganci *et al.* 2013). A hipótese de dispersão a longa distância está de acordo com estudos que sugerem este tipo de evento como a explicação mais plausível para a dijunção intracontinental e transcontinental entre clados de leguminosas (Lavin *et al.* 2004; Simon *et al.* 2011).

Estudos sobre a origem e evolução de formações vegetacionais específicas, baseados em dados sobre a origem e diversificação de linhagens e relacionados a eventos bióticos e abióticos procuram compreender os processos evolutivos que determinam a composição de um nicho ao longo do tempo (Lomolino *et al.* 2006). A biogeografia histórica usa filogenias para inferir as áreas ancestrais das linhagens ao longo do tempo, que podem ser usadas para sugerir conectividade geológica e/ou climática entre regiões (Guedes *et al.* 2020). No Brasil, a maioria dos estudos biogeográficos históricos estão baseados em filogenias de animais, enquanto os estudos biogeográficos de plantas, apesar do recente crescimento, ainda carecem em grande parte de um componente filogenético e/ou fóssil, dificultando análises mais robustas no campo da biogeografia histórica e evolutiva (Fiaschi & Pirani, 2009). Além disso, a delimitação de áreas, como possíveis regiões ancestrais e de intersecção florística, também pode ser um fator limitante nos métodos de análises em biogeografia evolutiva. Análises de Dispersão, Extinção e Cladogênese (DEC) e o modelo Bayesiano de Biogeografia de Ilhas (BIB) são métodos amplamente difundidos para a reconstrução da distribuição geográfica ancestral de espécies e, no caso específico do BIB, para inferir padrões gerais de colonização em cenários semelhantes a ilhas (Ree *et al.* 2005; Ree & Smith, 2008; Ree & Sanmartín, 2009; Sanmartín *et al.* 2008; Sanmartín *et al.* 2010). Porém, ambas metodologias possuem limitações relacionadas ao número de áreas analisadas (BIB) e quanto ao movimento das linhagens entre as áreas individuais (DEC). Dessa forma pode-se afirmar que, se o interesse reside na reconstrução da história das linhagens individuais, o DEC pode ser mais apropriado, uma vez que incorpora extinção e permite ancestrais difusos. Porém, se o interesse está em inferir padrões comuns de intercâmbio biogeográfico entre diferentes

linhagens que habitam as mesmas áreas, o BIB é o modelo mais adequado (Ronquist & Sanmartin, 2011).

4.3. Uma história complexa de diversificação recente

Assim como Merckx *et al.* (2015), que investigaram rotas evolutivas para os endemismos de uma montanha tropical em Sabah, Malásia Oriental, acreditamos que os Campos de Altitude possuam uma mistura de linhagens pré-adaptadas de imigrantes de ancestrais de terras altas, bem como descendentes de terras mais baixas. Estudos relacionando táxons presentes nos Campos de Altitude do Brasil e nos campos tropicais mais ao norte do Cerrado apresentam linhagens com diversificações mais recentes (menos de 15 Mya) (Simon *et al.* 2009; Antonelli *et al.* 2009; Iganci *et al.* 2013). Por outro lado, Safford (1999a; 2007) concorda com Rambo (1953) em que a presença de gêneros andinos no sul do Brasil, os que carecem de um mecanismo eficiente de dispersão a longa distância, pode ser explicada pela existência de conexões terrestres durante períodos de clima favorável, em diferentes fases do Cenozóico.

O desenvolvimento de ecossistemas campestres foi um processo de vários estágios, envolvendo o aparecimento de gramíneas de habitat aberto (C3 e C4) em alguns continentes no Paleógeno, seguido da propagação de habitats dominados por gramíneas C3 no final do Cenozóico e, por fim, a expansão de gramíneas C4 em latitudes tropicais-subtropicais no Neógeno (Beerling & Osborne, 2006; Stromberg, 2011). Além disso, a ligação entre o soerguimento de áreas montanhosas, a formação do extrato florístico predominantemente herbáceo e sua posterior diversificação pode ser mais complexa do que esperamos. A constante fragmentação de populações através dos mesmos processos que levam ao aumento da especiação, como por exemplo instabilidade climática, também pode resultar em alta ocorrência de espécies que são restritas a regiões mais altas (Vasconcelos *et al.* 2020). Nossos resultados mostram que o aumento no número de eventos de especiação *in situ* nos Campos de Altitude se deu em torno dos 10 Mya, porém alguns eventos de radiações locais são mais antigos, podendo ser uma consequência de taxas de extinção ao longo do tempo, ou também eventos efusivos de extinção no passado, em que apenas algumas linhagens sobreviveram. A hipótese da geobiodiversidade montana (*mountain geobiodiversity hypothesis* - MGH) se baseia na suposição de que não

é apenas o soerguimento da montanha que impulsiona a evolução da sua biodiversidade, mas a combinação entre a evolução da geodiversidade com as mudanças climáticas ocorridas no Neógeno e no Pleistoceno (Muellner-Riehl, *et al.* 2019). Nossos dados corroboram essa hipótese, mostrando que os táxons atualmente inseridos nos Campos de Altitude do Brasil podem ter dispersado em direção a esta formação em períodos anteriores, durante o Paleógeno tardio, e posteriormente, a partir da metade do Mioceno, aconteceram altas taxas de diversificação das linhagens já dentro da formação.

5. Considerações Finais

As regiões montanhosas estão entre os habitats mais ricos do planeta, com muitas radiações evolutivas grandes e rápidas. O ritmo e o modo de diversificação desses sistemas são questões-chave e complexas ainda não respondidas na biologia evolutiva. Os resultados deste trabalho sugerem que a distância entre as áreas, a fisionomia de suas formações e as variações climáticas ao longo do tempo sejam os principais agentes na manutenção da diversidade encontrada nos Campos de Altitude do Brasil. A maioria dos eventos de intercâmbio florístico entre as áreas analisadas e para as linhagens selecionadas neste estudo são recentes. Isto era esperado, porque as análises foram baseadas em linhagens atuais e, mesmo assim, encontramos uma conectividade pretérita com eventos a partir do Paleógeno tardio. Já as radiações *in situ* nos Campos de Altitude ocorrem a partir da metade do Mioceno, e confirmam nossa hipótese de uma história recente e complexa para esta formação.

Este estudo pretende ser o primeiro passo na compreensão dos padrões gerais relacionados à macroevolução da flora nas montanhas Neotropicais excepcionalmente ricas em biodiversidade, mas que ainda são relativamente negligenciadas. Embora tenhamos usado estratégias para minimizar as incertezas nas análises (análise estocástica com muitas réplicas), trabalhar com a evolução de linhagens distintas é bastante complexo e requer um grande número de dados e processos que devem ser melhor abordados, como incluir mais espécies e marcadores moleculares afim de gerar topologias melhor sustentadas para as análises filogenéticas, bem como refinar as análises de calibração de tempo de divergência entre linhagens de plantas, mesmo que o registro fóssil e seu uso em filogenias de espécies vegetais ainda não seja muito acessível. Além disso, ter uma

definição mais clara sobre as principais características das áreas amostradas (regência climática e condições edáficas ao longo do tempo) ajuda a refinar as possíveis hipóteses de intersecção. Nosso trabalho auxilia na compreensão dos processos ocorridos, mas também aumenta nossas dúvidas e curiosidades. Sugerimos, portanto, que os resultados devem ser reavaliados no futuro, quando mais dados taxonômicos e filogenéticos, além de métodos mais eficientes estiverem disponíveis.

Agradecimentos

CP agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da UFRGS - PPGBot UFRGS pela concessão de bolsa e apoio durante o período da pós-graduação. JRVI agradece ao CNPq (407147/2018-7) e ao Neotropical Grassland Conservancy pelas bolsas recebidas.

Referências Bibliográficas

- Andrae, J. W., McInerney F.A., Polissar, P.J., Sniderman, J.M.K., Howard, S., Hall, P.A., Phelps, S.R. 2018. Initial Expansion of C4 Vegetation in Australia During the Late Pliocene. *Geophysical Research Letters*, 45: 4831–4840.
- Antonelli, A., Verola, C. F., Parisod, C., Gustafsson, A. L. S. 2010. Climate cooling promoted the expansion and radiation of a threatened group of South American orchids (Epidendroideae: Laeliinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 100: 597-607. <http://doi:10.1111/j.1095-8312.2010.01438.x>.
- Azevedo, J., Collevatti, R., Jaramillo, C., Stromberg, C., Guedes, T., Matos-Maraví, P., Bacon, C., Carillo, J., Faurby, S., Antonelli, A. 2020. On the Young Savannas in the Land of Ancient Forests. In book: *Neotropical Diversification: Patterns and Processes*, 271-298. http://doi:10.1007/978-3-030-31167-4_12.
- Bacon, C. D., Moraes, R., M., Jaramillo, C., Antonelli, A. 2017. Endemic palm species shed light on habitat shifts and the assembly of the Cerrado and Restinga floras. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 110, 127-133. <http://doi:10.1016/j.ympev.2017.03.013>.

- Barros, M. J. F., Silva-Arias, G. A., Segatto, A. L. A., Reck-Kortmann, M., Fregonezi, J. N., Diniz-Filho, J. A. F., Freitas, L. B. 2020. Phylogenetic niche conservatism and plant diversification in South American subtropical grasslands along multiple climatic dimensions. *Genetics and Molecular Biology*, 43(2): e20180291.
- Beerling, D. & Osborne, C. P. 2006. The origin of savanna biome. *Global Change Biology*, 12: 2023–2031.
- Benson, D. A., Karsch-Mizrachi, I., Clark, K., Lipman, D. J., Ostell, J., Sayers, E. W. 2012. GenBank. *Nucleic Acids Research* 40: 1-6. <https://doi.org/10.1093/nar/gks1195>
- BFG - The Brazil Flora Group (2015) Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*, 66: 1085–1113. <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201566411>.
- Boldrini, I. I., Eggers, L., Mentz, L. A., Miotto, S. T. S., Matzenbacher, N. I., Longhi-Wagner, H. M., Trevisan, R., Schneider, A. A., Setúbal, R. B. 2009. Flora. In: Boldrini, I. (ed.). *Biodiversidade dos Campos do Planalto das Araucárias*. MMA, Brasília. 39–94.
- Borghetti, F., Barbosa, E., Ribeiro, L., Ribeiro, J. F., Walter, B. M. T., 2019. South American Savannas. *Savanna Woody Plants and Large Herbivores*, 77-122. <https://doi.org/10.1002/9781119081111.ch4>.
- Bouckaert, R., Vaughan, T. G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., et al. 2019. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS computational biology*, 15(4): e1006650.
- BRASIL. 1986. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. *Levantamento de Recursos Naturais*. Vol. 33, folha SH 22, Porto Alegre. Rio de Janeiro, 2(33): 796.
- Clapperton, C. 1993. *Quaternary geology and geomorphology of South America*. Elsevier, Amsterdam.
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. & Posada D. 2012. jModel-Test 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nature, Meth.* 9(8): 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Donoghue, M. J., Edwards, E. J. 2014. Biome shifts and niche evolution in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45: 547-572.

- Dupin, J., Matzke, N. J., Särkinen, T., Knapp, S., Olmstead, R. G., Bohs, L., Smith, S. D. 2016. Bayesian estimation of the global biogeographical history of the Solanaceae. *Journal of Biogeography*, 44: 887-899. <http://doi:10.1111/jbi.12898>.
- Eiserhardt, W. L., Couvreur, T. L. P., Baker, W. J. 2017. Plant phylogeny as a window on the evolution of hyperdiversity in the tropical rainforest biome. *New Phytology* 214: 1408-1422.
- Fiaschi, P., Pirani, J. R. 2009. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematics and Evolution*, 47(5): 477-496. <http://doi:10.1111/j.1759-6831.2009.00046.x>.
- Flantua, S. G. A., O'Dea, A., Onstein, R. E., Giraldo, C., Hooghiemstra, H. 2019. The flickering connectivity system of the north Andean páramos. *Journal of Biogeography*, 46:1808–1825.
- Flora do Brasil 2020 em construção (2020) Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>.
- GBIF (2018) GBIF. Available from <https://www.gbif.org/> (accessed: 15 May 2018).
- Graham, C. H., Carnaval, A. C., Cadena, C. D., Zamudio, K.R., Roberts, T. E., Parra, J. L., McCain, C. M., Bowie, R. C. K., Moritz, C., Baines, S. B., Schneider, C. J., VanDerWal, J., Rahbek, C., Kozak, K. H., Sanders, N. J. 2014. The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography* 37, 711–719.
- Guedes, T. B., Azevedo, J. A. R., Bacon, C. D., Provete, D. B., Antonelli, A. 2020 Chapter 13: Diversity, Endemism, and Evolutionary History of Montane Biotas Outside the Andean Region. In: *Neotropical Diversification: Patterns and Processes, Fascinating Life Sciences*. https://doi.org/10.1007/978-3-030-31167-4_12
- Heiden, G. & Iganci, J. R. V. 2009. Sobre a paisagem e a flora. In: Romano, C. M., Stumpf, E. R. T., Heiden, G., Iganci, J. R. V., Corrêa, L. B., Barbieri, R. L. & Perleberg, T. D. *Cores e formas no Bioma Pampa, plantas ornamentais nativas*. Embrapa Clima Temperado, Pelotas (2), 23-35.
- Heiden, G., Antonelli, A & Pirani, J. R. 2019. A novel phylogenetic infrageneric classification of *Baccharis* (Asteraceae: Astereae), a highly diversified American genus. *Taxon*, 1–34.

- Hoorn, C., Perrigo, A., Antonelli, A. 2018. Mountains, climate and biodiversity. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons.
- Iganci, J. R. V., Heiden, G., Miotto, S. T. S. & Pennington, R. T. 2011. Campos de Cima da Serra: the Brazilian Subtropical Highland Grasslands show an unexpected level of plant endemism. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 167: 378-393.
- Iganci, J. R.V.; Miotto, S. T. S.; Souza-Chies, T. T.; Särkinen, T. E.; Simpson, B. B.; Simon, M. F. & Pennington, R. T. 2013. Diversification history of *Adesmia serpsoraleoides* (Leguminosae): Evolutionary processes and the colonization of the southern Brazilian highland grasslands. *South African Journal of Botany* 89: 257-264.
- Katoh, K., Standley, D. M. 2016. A simple method to control over-alignment in the MAFFT multiple sequence alignment program. *Bioinformatics*, 32: 1933-1942. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btw108>.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R. & Brown, J. H. 2006. *Biogeography*. 3 Ed. Sinauer Associates. 845p.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R., Whittaker, R. J. 2017. *Biogeography*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Madriñán, S., Cortés, A. J., Richardson, J. E. 2013. Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers of Genetics*, 4: 192. <http://doi:10.3389/fgene.2013.00192>.
- Matzke, N. J. 2013. Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. *Frontiers of Biogeography*, 5(4). [http://doi: 10.21425/F55419694](http://doi:10.21425/F55419694).
- Meerow, A. W., Noblick, L., Salas-Leiva, D. E., Sanchez, V., Francisco-Ortega, J., Jestrow, B., Nakamura, K. 2015. Phylogeny and historical biogeography of the cocosoid palms (Arecaceae, Arecoideae, Cocoseae) inferred from sequences of six WRKY gene family loci. *Cladistics*, 31(5): 509–53.
- Muellner-Riehl, A. N., Schnitzler, J., Kissling, W. D., Mosbrugger, V., Rijdsdijk, K. F., Seijmonsbergen, A. C., et al. 2019. Origins of global mountain plant biodiversity: testing the 'mountain-geobiodiversity hypothesis'. *Journal of Biogeography*, 00:1–13.

- Merckx, V.S., et al. 2015. Evolution of endemism on a young tropical mountain. *Nature* 524, 347-350. <https://doi:10.1038/nature14949>.
- Meseguer, A. S., Lobo, J. M., Ree, R., Beerling, D. J., & Sanmartín, I. 2014. Integrating Fossils, Phylogenies, and Niche Models into Biogeography to Reveal Ancient Evolutionary History: The Case of *Hypericum* (Hypericaceae). *Systematic Biology*, 64(2), 215-232. <http://doi:10.1093/sysbio/syu088>.
- NCBI. GenBank growth. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/genbankstats.html>>. Último acesso: 04/03/2020
- Nevado, B., Contreras-Ortiz, N., Hughes, C., Filatov, D. A. 2018. Pleistocene glacial cycles drive isolation, gene flow and speciation in the high-elevation Andes. *New Phytology*, 219: 779–793. <http://doi:10.1111/nph.15243>.
- Perrigo, A., Hoorn, C., Antonelli, A. 2020. Why mountains matter for biodiversity. *Journal of Biogeography* 47, 315-325.
- Pokorny, L., Riina, R., Mairal, M., Meseguer, A.S., Culshaw, V., Cendoya, J., Serrano, M., Carbajal, R., Ortiz, S., Heuertz, M. & Pokorny, L. 2015. Living on the edge: timing of Rand Flora disjunctions congruent with ongoing aridification in Africa. *Frontiers in Genetics*, 6: 1–15.
- Plá, C. Kulkamp, J. Heiden, G., Nic Lughadha, E., Iganci, J. R. V. 2020. The importance of the Brazilian Subtropical Highland Grasslands evidenced by a taxonomically verified endemic species list. *Phytotaxa in press*.
- Pouchon, C., Fernández, A., Nassar, J. M., Boyer, F., Aubert, S., Lavergne, S., Mavárez, J. 2018. Phylogenomic analysis of the explosive adaptive radiation of the *Espeletia* complex (Asteraceae) in the tropical Andes. *systematic biology* 67, 1041-1060. <http://doi:10.1093/sysbio/syy022>.
- Quintero, I., Keil, P., Jetz, W., Crawford, F. W. 2015. Historical biogeography using species geographical ranges. *Systematic Biology*, 64:1059–1073
- R Development Core Team. 2020 R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rambaut, A. 2018. FigTree v1.4.4, A Graphical Viewer of Phylogenetic Trees. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.

- Rambo, B., 1951. O elemento andino no pinhal rio-grandense. *Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues*, 3: 7–39.
- Rambo, B. 1953. História da flora do planalto riograndense. *Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues*, 5: 185-232.
- Reatto, A., Correia, J. R., Spera, S. T. et al. 2008. Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: *Cerrado: Ecologia e Flora* (ed. S. M. Sano, S. P. de Almeida e F. Ribeiro), 109-149. Planaltina, DF: Embrapa-CPAC.
- Ree, R. H. 2005. Detecting the historical signature of key innovations using stochastic models of character evolution and cladogenesis. *Evolution*, 59: 257-265.
- Ree, R. H & Smith, S. A. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57: 4-14.
- Ree, R. H. & Sanmartín, I. 2009. Prospects and challenges for parametric methods in historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 36: 1211-1220.
- Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. 2008. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: *Cerrado: Ecologia e Flora* (ed. S.M. Sano, S.P. de Almeida e F. Ribeiro), 151-212. Planaltina, Brazil: Embrapa-CPAC.
- Ronquist, F. & Sanmartín, I. 2011. Phylogenetic Methods in Biogeography. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, p. 441-464.
- Safford, H. (1999a). Brazilian Paramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography*, 26(4): 693-712. <http://doi:10.1046/j.1365-2699.1999.00313.x>.
- Safford, H. (1999b). Brazilian Páramos II. Macro- and mesoclimate of the campos de altitude and affinities with high mountain climates of the tropical Andes and Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 26(4): 713. <http://doi:10.1046/j.1365-2699.1999.00312.x>.
- Safford, H. D. 2007. Brazilian Páramos IV. Phytogeography of the campos de altitude. *Journal of Biogeography*, 34: 1701-1722.
- Sanmartín, I., Van Dermark, P., Ronquist, F. 2008. Inferring dispersal: a Bayesian approach to phylogenybased island biogeography, with special reference to the Canary Islands. *Journal of Biogeography*, 35: 428-49.

- Sanmartín, I., Anderson Cajas., L., Alarcon, M., Ronquist, F., Aldasoro, J. J. 2010. Bayesian island biogeography in a continental setting: the Rand Flora case. *Biology Letters* 6, 703-707.
- Särkinen, T., Iganci, J. R. V., Linares-Palomino, R., Simon, S. F., Prado, D. E. 2011. Forgotten forests — issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forests as a case study. *BMC Ecology* 11: 1-15.
- Simon, M. F., Grether, R., de Queiroz, L. P., Skema, C., Pennington, R. T., Hughes, C. E. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America PNAS*, 106: 20359-20364.
- Simon, M. F., Grether, R., De Queiroz, L. P., Särkinen, T. E., Dutra, V. F., Hughes, C.E. 2011. The evolutionary history of mimosa (leguminosae): Toward a phylogeny of the sensitive plants. *American Journal of Botany*, 98(7): 1201-1221.
- Stebbins, G. L. 1974. *Flowering plants: evolution above the species level*. Cambridge, MA: Belknap Press.
- Stromberg, C. A. E. 2011. Evolution of grasses and grassland ecosystems. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 39: 517–544.
- Vasconcelos, T. N., Alcantara, S., Andrino, C. O., Forest, F., Reginato, M., Simon, M. F., Pirani, J. R., 2020. Fast diversification through a mosaic of evolutionary histories characterizes the endemic flora of ancient Neotropical mountains. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1923), 20192933. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2933>
- Walter, B.M.T., Carvalho, A.M., and Ribeiro, J.F. (2008). O conceito de savana e de seu componente Cerrado. In: *Cerrado: ecologia e flora* (ed. S.M. Sano, S.P. de Almeida and J.F. Ribeiro), 19–45. Brasília, Brazil: Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica.
- Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(12), 639-644. <http://doi:10.1016/j.tree.2004.09.011>.
- Wulf, A. 2016. *The invention of nature: Alexander von Humboldt’s New World*. Vintage Publisher, London.
- Zizka, A., Antonelli, A. 2018. Mountains of diversity. *Nature*, 555:173–174.

Apêndice A

Tabela A1. Linhagens para os campos de altitude do Brasil e números de acesso ao GenBank para as sequências incluídas neste estudo.

Família	Táxons	Marcadores			
Asteraceae	<i>Baccharis</i> subg. <i>Coridifoliae</i> (Giuliano) G.Heiden <i>e B.</i>	ETS	ITS	trnH-psbA	trnL-F
	subg. <i>Tarconanthoides</i> Heering				
	<i>Baccharis albilanosa</i> A.S.Oliveira & Deble	MN331173	MN330900	MN330627	MN268498
	<i>Baccharis artemisioides</i> Hook. & Arn.	MN331187	MN330914	MN330641	MN268484
	<i>Baccharis bicolor</i> (Joch.Müll.) G.Heiden	MN331189	MN330916	MN330643	MN268482
	<i>Baccharis chionolaenoides</i> D.B.Falkenb. & Deble	MN331205	MN330932	MN330659	MN268466
	<i>Baccharis coridifolia</i> DC.	MN331211	MN330938	MN330665	MN268460
	<i>Baccharis curitybensis</i> Heering ex Malme	MN331215	MN330942	MN330669	MN268456
	<i>Baccharis erigeroides</i> DC.	MN331230	MN330957	MN330684	MN268441
	<i>Baccharis gibertii</i> Baker	MN331238	MN330965	MN330692	MN268433
	<i>Baccharis gnaphalioides</i> Spreng.	MN331243	MN330970	MN330697	MN268428
	<i>Baccharis helichrysoides</i> DC.	MN331248	MN330975	MN330702	MN268423
	<i>Baccharis leucocephala</i> Dusén	MN331270	MN330997	MN330724	MN268403
	<i>Baccharis leucopappa</i> DC.	MN331271	MN330998	MN330725	MN268402
	<i>Baccharis lychnophora</i> Gardner	MN331276	MN331003	MN330730	MN268397
	<i>Baccharis napaea</i> G.Heiden	MN331292	MN331019	MN330746	MN268381
	<i>Baccharis nebularis</i> G.Heiden	MN331294	MN331021	MN330748	MN268379
	<i>Baccharis ochracea</i> Spreng.	MN331303	MN331030	MN330757	MN268370
	<i>Baccharis patens</i> Baker	MN331315	MN331042	MN330769	MN268358
	<i>Baccharis phyllicifolia</i> DC.	MN331326	MN331053	MN330780	MN268347
<i>Baccharis pluricapitulata</i> (Deble) G.Heiden	MN331332	MN331059	MN330786	MN268341	
<i>Baccharis scabrifolia</i> G.Heiden	MN331362	MN331089	MN330816	MN371409	
<i>Baccharis tarconanthoides</i> DC.	MN331385	MN331112	MN330839	MN371431	
<i>Baccharis uleana</i> Malag.	MN331397	MN331124	MN330851	MN371443	
Outgroup	<i>Baccharis halimifolia</i> L.	MN331247	MN330974	MN330701	MN268424
Areaceae	<i>Butia</i> Becc.	WRKY 6	WRKY 7		
	<i>Butia capitata</i> (Mart.) Becc.	FJ957096	FJ957170		
	<i>Butia eriospatha</i> (Mart.) Becc.	FJ957099	FJ957173		
	<i>Butia lallemantii</i> Deble & Marchiori	FJ957100	FJ957174		
	<i>Butia marmorii</i> Noblick	FJ957101	FJ957175		
	<i>Butia odorata</i> (BarButiaRodr.) Noblick	FJ957097	FJ957171		
	<i>Butia paraguayensis</i> (BarButia Rod.) L.H.Bailey	FJ957102	FJ957176		
	<i>Butia yatay</i> (Mart.) Becc.	FJ957103	FJ957177		
Outgroup	<i>Jubaea chilensis</i> (Molina) Baill.	FJ957111	FJ957185		
Fabaceae	<i>Adesmia</i> D.C.	matK			
	<i>Adesmia araujoii</i>	XXXXXXX			
	<i>Adesmia arillata</i> S.T.S.Miotto	KX906595			
		KX906569			
		KX906570			

<i>Adesmia bicolor</i> (Poir.) DC.	JN835375
<i>Adesmia candida</i> Hook.f.	JN835374
<i>Adesmia ciliata</i> Vogel	KX906596
	KX906597
	KX906571
	KX906572
	KX906573
	KX906574
	KX906575
	KX906576
<i>Adesmia concinna</i>	XXXXXXX
<i>Adesmia corymbosa</i> Clos	JN835373
<i>Adesmia cuneata</i>	XXXXXXX
<i>Adesmia echinus</i>	XXXXXXX
<i>Adesmia emarginata</i>	HM600766
<i>Adesmia eremophila</i>	XXXXXXX
<i>Adesmia erinacea</i>	XXXXXXX
<i>Adesmia frigida</i>	XXXXXXX
<i>Adesmia fuentesii</i>	JN835377
<i>Adesmia glutinosa</i>	XXXXXXX
<i>Adesmia gracilis</i>	XXXXXXX
<i>Adesmia grandiflora</i>	JN835372
<i>Adesmia lanata</i>	AF270863
<i>Adesmia latifolia</i> Vogel	JN835376
	KX906577
	KX906598
<i>Adesmia longiseta</i>	JN835371
<i>Adesmia mucronata</i>	XXXXXXX
<i>Adesmia paranensis</i> Burkart	KX906599
	KX906578
	KX906579
<i>Adesmia psoraleoides</i> Vogel	KX906594
	KX906580
	KX906581
	KX906582
	KX906583
<i>Adesmia punctata</i> DC.	KX906584
<i>Adesmia rahmeri</i>	XXXXXXX
<i>Adesmia reitziana</i> Burkart	KX906600
	KX906585
	KX906586
	KX906587
<i>Adesmia retusa</i>	XXXXXXX
<i>Adesmia rocinhensis</i> Burkart	KX906601
<i>Adesmia salicornioides</i>	JN835370

	<i>Adesmia securigerifolia</i> Herter	XXXXXXX
	<i>Adesmia sulina</i>	XXXXXXX
	<i>Adesmia tristis</i> Vogel	KX906588
		KX906589
		KX906590
		KX906591
		KX906592
		KX906593
	<i>Adesmia volckmannii</i>	AF142690
Outgroup	<i>Chaetocalyx brasiliensis</i>	
	Mimosa L.	trnD-trnT
	<i>Mimosa acapulcensis</i> B.L.Rob.	FJ981979
	<i>Mimosa adamantina</i> Barneby var. <i>Adamantina</i>	JF694255
	<i>Mimosa</i> aff. <i>flagellaris</i> Benth.	FJ981989
	<i>Mimosa atlantica</i> Barneby	FJ982001
	<i>Mimosa aurivillus</i> Mart. var. <i>aurivillus</i>	JF694257
	<i>Mimosa aurivillus</i> Mart. var. <i>calothamnos</i> (Benth.) Barneby	JF694258
	<i>Mimosa boliviana</i> Benth.	HM353073
		FJ982009
		HM353076
	<i>Mimosa brevipetiolata</i> Burkart var. <i>hirtula</i> (Burkart) Barneby	FJ982012
	<i>Mimosa chartostegia</i> Barneby	FJ982023
	<i>Mimosa coniflora</i> Burkart	FJ982028
	<i>Mimosa ctenodes</i> Barneby	FJ982036
	<i>Mimosa daleoides</i> Benth.	FJ982038
	<i>Mimosa deamii</i> B.L.Rob.	FJ982040
	<i>Mimosa dolens</i> Vell. var. <i>dolens</i>	JF694261
	<i>Mimosa dolens</i> Vell. var. <i>rigida</i> (Benth.) Barneby	FJ982053
	<i>Mimosa dryandroides</i> var. <i>extratropica</i> Barneby	FJ982057
	<i>Mimosa dutrae</i> Malme	FJ982058
	<i>Mimosa fachinalensis</i> Burkart	FJ982063
	<i>Mimosa fachinalensis</i> Burkart	J982064
	<i>Mimosa flagellaris</i> Benth.	DQ344590
		FJ982066
	<i>Mimosa flocculosa</i> Burkart	FJ982067
	<i>Mimosa goldmanii</i> B.L.Rob.	FJ982072
	<i>Mimosa gymnas</i> Barneby	FJ982079
	<i>Mimosa incana</i> Benth.	FJ982091
	<i>Mimosa incarum</i> Barneby	FJ982092
	<i>Mimosa lactiflua</i> Delile ex Benth.	FJ982100
	<i>Mimosa lamolina</i> C.E.Hughes & G.P.Lewis	FJ982101
	<i>Mimosa leprosa</i> (Benth.) Macbride var. <i>parviceps</i> Barneby	JF694263
	<i>Mimosa loxensis</i> Barneby	FJ982113

	<i>Mimosa montis-carasae</i> Barneby	JF694265
	<i>Mimosa oblonga</i> Benth.	FJ982135
	<i>Mimosa orthacantha</i> Benth.	FJ982140
	<i>Mimosa parviceps</i> Barneby	JF694267
	<i>Mimosa pectinatipinna</i> Burkart	FJ982144
	<i>Mimosa pedersenii</i> Barneby	FJ982145
	<i>Mimosa per-dusenii</i> Burkart	FJ982146
	<i>Mimosa pilulifera</i> Benth.	FJ982149
	<i>Mimosa pilulifera</i> Benth. var. <i>pseudincana</i> (Burkart) Barneby	FJ982150
	<i>Mimosa polycarpa</i> Kunth var. <i>polycarpa</i>	HM353082
	<i>Mimosa polycarpa</i> Kunth var. <i>subandina</i> Barneby	FJ982154
	<i>Mimosa pseudocallosa</i> Burkart	FJ982159
	<i>Mimosa psilocarpa</i> B.L.Rob.	FJ982163
	<i>Mimosa ramboi</i> Burkart	FJ982171
	<i>Mimosa ramulosa</i> Benth.	FJ982172
	<i>Mimosa rusbyana</i> Barneby & Fortunato	XXXXXXX
	<i>Mimosa rusbyana</i> Barneby & Fortunato	FJ982180
	<i>Mimosa schleidenii</i> Herter	FJ982182
	<i>Mimosa sicyocarpa</i> B.L.Rob.	FJ982190
	<i>Mimosa sousae</i> R.Grether	FJ982195
	<i>Mimosa sprengelii</i> DC.	FJ982200
	<i>Mimosa tricephala</i> Cham. & Schltldl. var. <i>nelsonii</i> (B.L.Rob.) Chehaibar & R.Grether	FJ982211
	<i>Mimosa woodii</i> Atahuachi & C.E.Hughes	FJ982231
Outgroup	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	FJ981975

Apêndice B

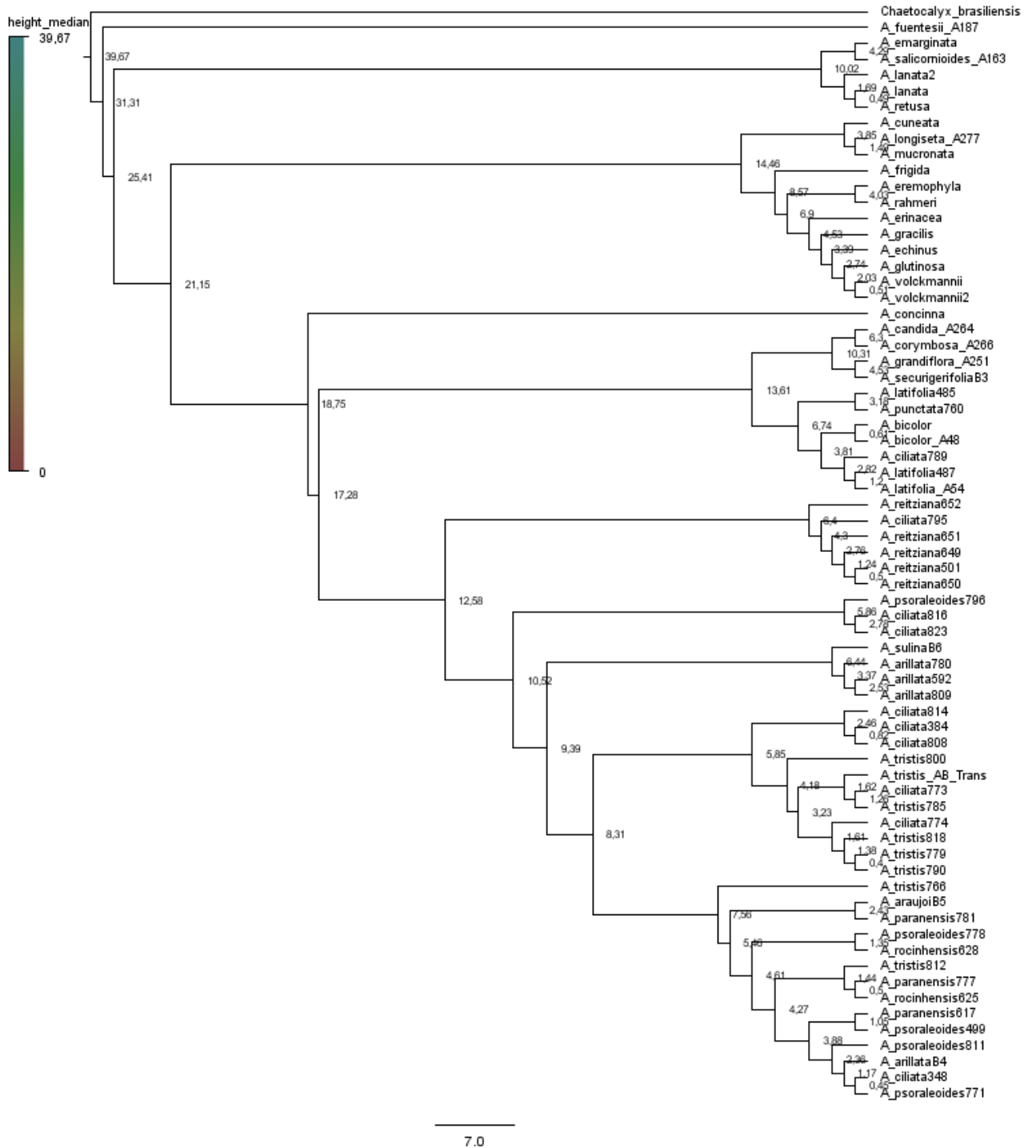


Figura B1. Árvore de clados de máxima credibilidade (MCC) com os valores de median heights de *Adesmia* DC. gerada no BEAST 2.5.2.

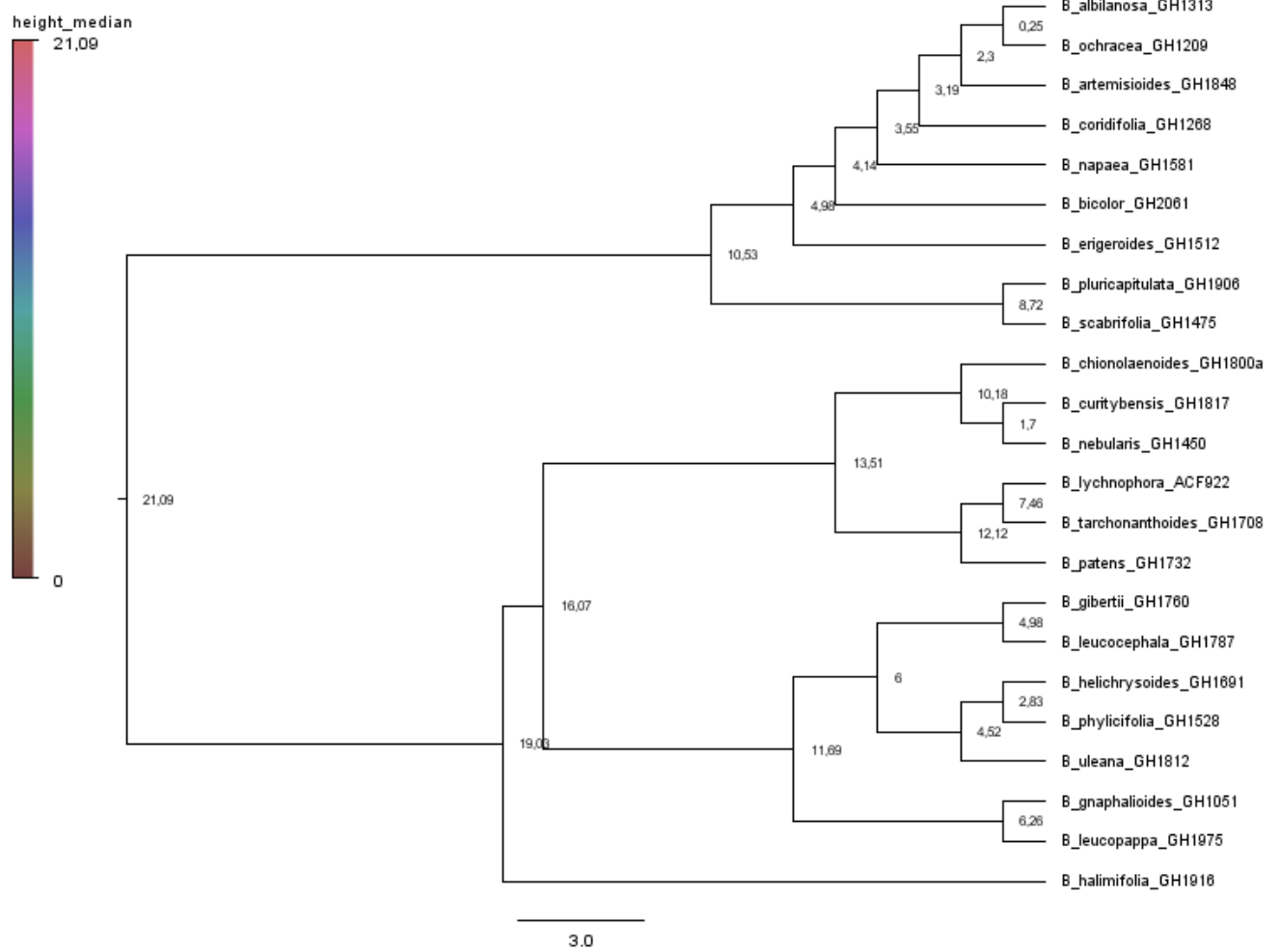


Figura B2. Árvore de clados de máxima credibilidade (MCC) com os valores de median heights de *Baccharis* L. gerada no BEAST 2.5.2.

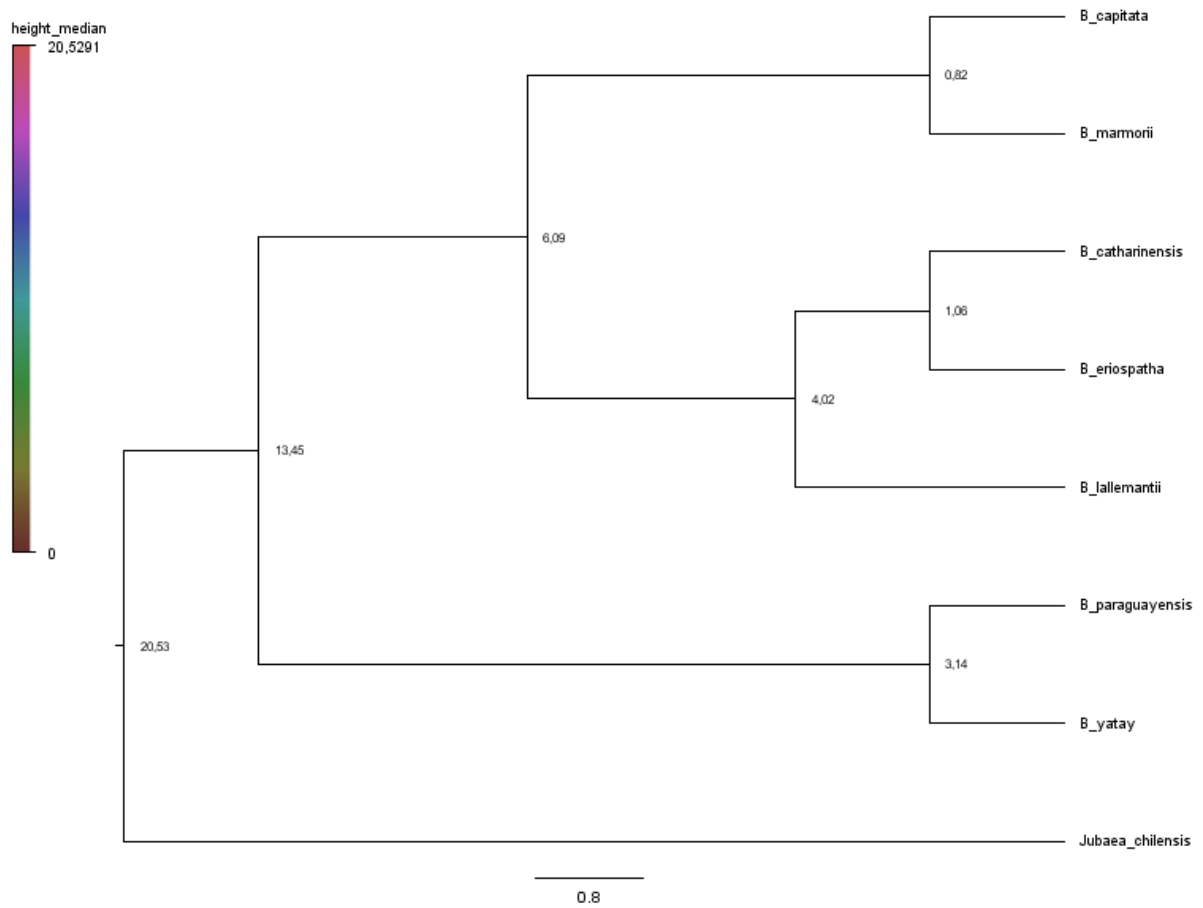


Figura B3. Árvore de clados de máxima credibilidade (MCC) com os valores de median heights de *Butia* (Becc.) Becc. gerada no BEAST 2.5.2.

height_median
22,3426

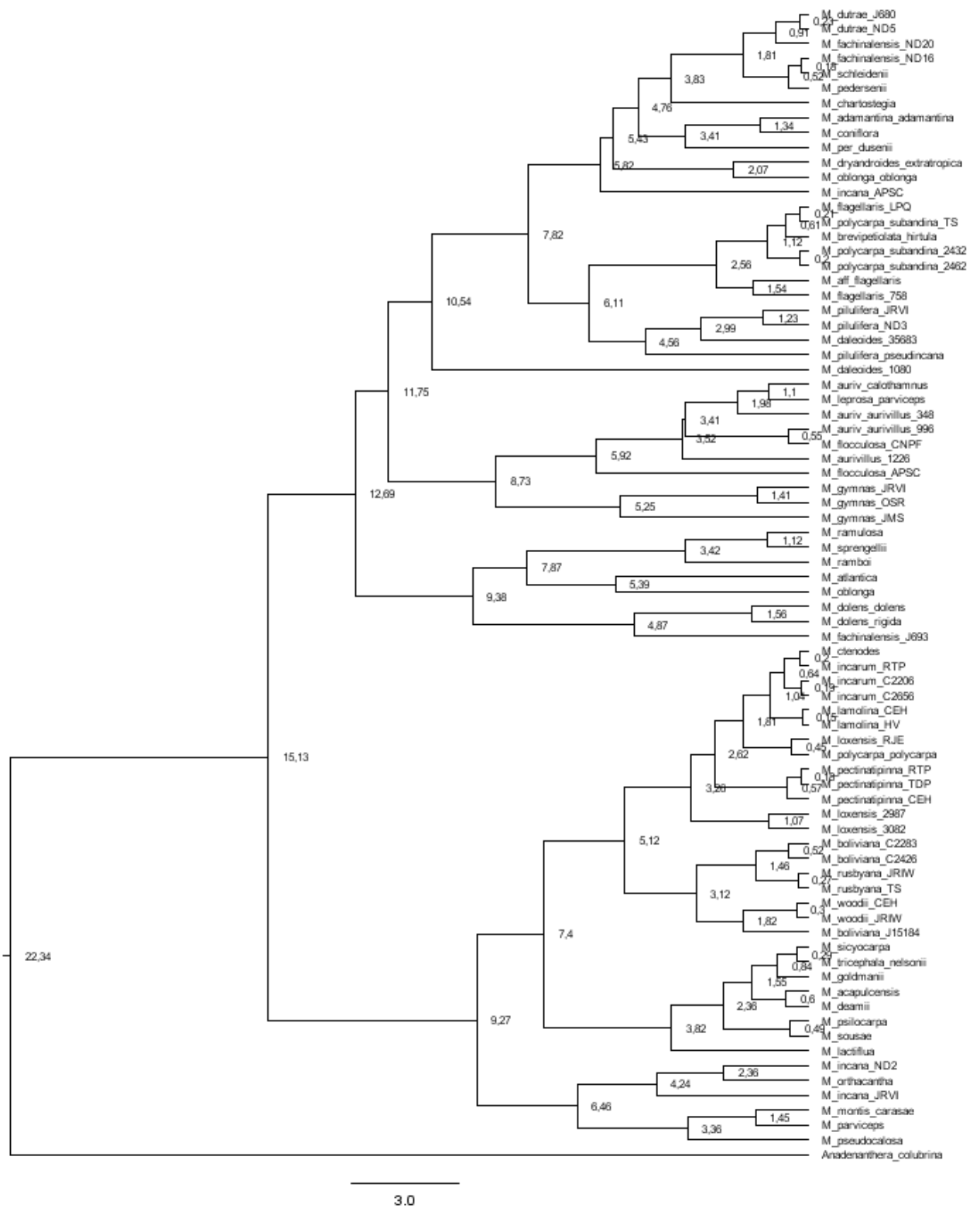


Figura B4. Árvore de clados de máxima credibilidade (MCC) com os valores de median heights de *Mimosa* L. gerada no BEAST 2.5.2.

Conclusões e Perspectivas

Através da investigação de aspectos taxonômicos, filogenéticos e biogeográficos, a presente tese fez significativas contribuições para o entendimento da diversidade florística e história evolutiva de linhagens de angiospermas dos Campos de Altitude do Brasil. Tais abordagens confirmam que os campos de altitude subtropicais do Brasil possuem um tipo de vegetação distinto definido por numerosos táxons endêmicos e que, juntamente com as formações de altitude tropicais da Mata Atlântica, configuram uma região de elevada diversidade, como resultado de complexa história evolutiva ao longo do tempo e do espaço. Listas florísticas, quando verificadas taxonomicamente, fornecem informações essenciais sobre as quais novos estudos de diferentes áreas podem ser baseados, multiplicando e disseminando conhecimentos (Funk 2006, Thomas *et al.* 2012). Trabalhar com literatura e extensos bancos de dados publicados é um processo que requer paciência e atenção. Uma das principais questões que identificamos foi a falta de atualizações e déficit de informações relacionadas à localidade das coletas, muitas vezes negligenciadas pelos próprios coletores. No entanto, muitas coleções ainda precisam ser digitalizadas e, certamente, muitas outras aguardam uma identificação precisa por especialistas. É necessário mais investimento para manter e atualizar plataformas digitais.

Também como resultado deste trabalho, identificamos eventos de intercâmbio florístico entre formações vegetacionais campestres e abertas da América, a partir do Paleógeno tardio. Entretanto, a maioria dos eventos ocorridos entre as áreas analisadas e para as linhagens selecionadas neste estudo são recentes (Quarternário). As radiações *in situ* nos Campos de Altitude ocorrem a partir da metade do Mioceno, indicando que a área prioriza eventos de especiação local em detrimento de eventos de intercâmbio com as demais áreas, especialmente as áreas mais distantes. Nosso trabalho auxilia na compreensão dos processos ocorridos, mas também aumenta nossas dúvidas e curiosidades. Novas análises e a inserção de mais linhagens, podem nos ajudar a responder a estas questões. Portanto, em futuros trabalhos, pretendemos incluir mais táxons, além de refinar as análises filogenéticas e de calibração de tempo de divergência entre linhagens de plantas, bem como, análises que avaliem a interferência do clima e das distâncias entre as áreas. Assim, buscamos compreender melhor a origem e a evolução dos Campos de Altitude do Brasil ao longo do tempo e do espaço.

Referências

Funk, V. (2006) Floras: A model for biodiversity studies or a thing of the past? *Taxon* 55: 581–588.

Thomas, W.W, Forzza, R.C., Leitman, P., Michelangeli, F. & Giulietti, A.M. (2012) Large-scale monographs and floras? The sum of local floristic research. *Plant Ecology Diversity* 5: 217–223.