



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS**

LUCIANA SILVA CORDEIRO

**HISTÓRIA BIOGEOGRÁFICA E PADRÕES FILOGENÉTICOS DE
ERYTHROXYLUM P. Browne NO BRASIL**

FORTALEZA

2017

LUCIANA SILVA CORDEIRO

HISTÓRIA BIOGEOGRÁFICA E PADRÕES FILOGENÉTICOS DE *ERYTHROXYLUM* P.
Browne NO BRASIL

Tese submetida à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Biodiversidade.

Orientador: Profa. Dra. Profa. Dra. Maria Iracema Bezerra Loiola/ UFC.

Coorientadores: Prof. Dr. Fernando Roberto Martins/ UNICAMP

Profa. Dra. Francisca Soares Araújo/ UFC

FORTALEZA

2017

C819h Cordeiro, Luciana Silva.

História biogeográfica e padrões filogenéticos de *Erythroxylum* P.Browne no Brasil / Luciana Silva Cordeiro. – 2017.

86 f. : il. color.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2017.

Orientação: Profa. Dra. Maria Iracema Bezerra Loiola.

Coorientação: Profa. Dra. Francisca Soarez de Araújo.

1. Pleistoceno. 2. Evolução de plantas. 3. Filogenia. I. Título.

CDD 577

LUCIANA SILVA CORDEIRO

História biogeográfica e padrões filogenéticos de *Erythroxylum* P. Browne no Brasil

Tese submetida à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Biodiversidade.

Aprovada em: 18/09/2017.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Maria Iracema Bezerra Loiola (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Waldir Mantovani
Universidade de São Paulo (USP)

Prof. Dr. Marcelo Meneses de Oliveira Teles
Instituto Federal de Educação (IFCE)

Profa. Dra. Andréa Pereira Silveira
Universidade Estadual do Ceará (UECE)

Dra. Ellen Cristina Dantas de Carvalho
Universidade Federal do Ceará (UFC)

A Deus.

Aos meus pais e meus avós.

AGRADECIMENTOS

À CAPES, pelo apoio financeiro com a manutenção da bolsa de auxílio.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN/UFC), onde desenvolve meu mestrado e doutorado,

A todos os que direta ou indiretamente contribuíram para a realização desse trabalho:

À Maria Iracema Bezerra Loiola, minha orientadora e amiga, pela dedicação, paciência e confiança nessa parceria que existe há nove anos e pela oportunidade de continuar os trabalhos realizados desde minha monografia. Obrigada também, aos seus familiares, Marcus (marido), Marcus Vinícius e Clara (filhos) que sempre foram tão acolhedores comigo quando estive presente em sua casa para discutir qualquer parte da pesquisa;

Aos professores Fernando Roberto Martins (UNICAMP) e Francisca Soares Araújo (UFC), meus coorientadores. Obrigada pelos ensinamentos e por toda a ajuda inclusive de recursos para a realização de minha tese disponibilizando recursos com os projetos PROCAD e Casadinho pelo apoio financeiro e a oportunidade do doutorado sanduíche de cinco meses na UNICAMP;

À professora Arlete (UFC), que nessa reta final disponibilizou recursos para finalizar os experimentos com materiais provenientes da África, meu muito obrigada.

Aos professores Ingrid Koch e André Olmos Simões professores da UNICAMP que me receberam para a elaboração da filogenia. Obrigada pelos ensinamentos, compreensão e paciência;

Aos demais professores do Instituto de Biologia Vegetal da UNICAMP, pelas permissões necessárias para a utilização de salas e equipamentos, pela generosidade no ambiente de trabalho;

Aos amigos queridos pós-graduandos e graduandos da Biologia Vegetal da UNICAMP, amigos que tão bem me receberam em minhas estadias em Campinas, pela ajuda, os conselhos, as tardes de sábado no laboratório e todas as nossas risadas;

À Conceição, minha querida amiga de Campinas, obrigada pelas conversas e pela estadia nos períodos em que estive em Barão Geraldo;

Aos curadores e funcionários dos herbários que enviaram materiais para a elaboração do segundo capítulo: Herbário Prisco Bezerra (EAC) e Herbário Buffelskloof Nature Reserve (BNRH);

Aos professores Waldir Mantovani (USP), Marcelo Meneses de Oliveira Teles (IFCE), Andréa Pereira Silveira (UECE), Ellen Cristina Dantas de Carvalho (UFC) pelas contribuições e por aceitarem participar na banca dessa defesa;

A todos os membros, amigos que irei levar para toda a vida, do Laboratório de Sistemática e Ecologia Vegetal (LASEV/UFC), pelo acesso as suas instalações, pela constante alegria que tem sido conviver com todos vocês dentro e fora do laboratório;

Aos amigos do programa de pós PPGERN/UFC pelos conselhos e ajuda recebida e pela amizade e carinho, pela alegria, força e motivação extra nos momentos difíceis;

A minha família que me apoiou em todos os momentos, principalmente meus pais, Cristófilo e Lúcia, que comigo sofreram e vibraram nestes quatro anos de trabalho árduo. Obrigada por entenderem e aceitarem minhas viagens e pelo amor contido em cada telefonema.

Aos meus irmãos, Cristiana e Leonardo, pelo amor e dedicação diários, pelo colo e carinho.

Aos meus cunhados Marcos e Géssika pelas risadas nos poucos momentos de descanso nesses dois anos.

Aos meus avós Joaquim e Lúcia, Napoleão e Lourdes *in memória*, que foram exemplos e meus amparos mais doces por toda a minha vida. Em especial, relembro minhas avós, mulheres maravilhosas e guerreiras que foram/são uma grande fonte de inspiração em minha vida e que faleceram durante o meu doutoramento;

Aos amigos queridos Lu, Dani, Carol e Nay (o ‘quinteto fantástico’), Aninha, Alexandre, Meirinha, pessoas a quem eu tanto falei sobre as “minhas Erythroxylaceae”;

Por fim, a todos aqueles que não estão aqui nomeados mas que durante esses quatro anos foram força, luz, amor e carinho, que torceram e rezaram para essa tese dar certo, minha gratidão e meu muito obrigada.

" A esperança tem duas filhas lindas, a indignação e a coragem; a indignação nos ensina a não aceitar as coisas como estão; a coragem, a mudá-las."

(Santo Agostinho)

RESUMO

Inúmeros estudos buscam compreender a relação existente entre a distribuição de plantas e o tempo de ocupação nos diferentes tipos vegetacionais. Com o intuito de analisar essa relação, escolhemos o gênero *Erythroxylum* para elucidar a história biogeográfica, as relações filogenéticas entre as espécies asiáticas, neo e paleotropicais e a expansão da área de ocorrência em território brasileiro. O presente estudo objetivou elucidar a história biogeográfica, as relações filogenéticas entre as espécies asiáticas, neo e paleotropicais do gênero *Erythroxylum* e a expansão da área de ocorrência em território brasileiro. Testamos a hipótese que espécies tropicais de ampla distribuição estiveram mais tempo sobre a ação de processos de especiação, por isso apresentam alta diversidade filogenética. Para melhor compreender como as oscilações climáticas influenciaram a paleodistribuição no território brasileiro e a ocupação de áreas em ambientes de climas estacionalmente secos e úmidos, geramos modelos de nicho potencial para três cenários climáticos: clima atual, último máximo glacial (~21 kyr BP) e último interglacial (~130 kyr BP) para 11 espécies do gênero. Para avaliar as áreas de ocorrência, delimitando áreas com maior riqueza e as relações filogenéticas entre as espécies, realizamos análises moleculares e um modelo em critérios de Akaike utilizando a riqueza como variável resposta. Para a elaboração de uma árvore filogenética obtivemos sequências para dois marcadores (um plastidial e um nuclear) para 41 espécies de *Erythroxylum* com ocorrência no Neotrópico, África e Ásia. Obtivemos como resultados dos modelos de nicho em cenário paleoambiental quatro padrões distintos de expansão e contração de áreas de ocorrência: um subtropical úmido, um exclusivamente tropical úmido, um distribuído em climas úmidos e estacionalmente secos e um exclusivamente estacionalmente seco. Como resultado das análises moleculares, obtivemos oito clados que permitiram inferir a existência de duas linhagens uma neo e paleotropical, e outra asiática. Não foi possível observar segregação espacial entre os clados gerados. Concluimos que os padrões propostos para com o uso de modelagem de nicho não delimitaram clados distintos. Em território brasileiro, as espécies ocorrem preferencialmente em condições estacionalmente secas e os maiores centros de riqueza estão no Nordeste e Sudeste do país. As espécies do gênero tiveram especiação recente o que pode ter favorecido a ampla distribuição atualmente observada.

Palavras-chave: Pleistoceno. Evolução de plantas. Filogenia.

ABSTRACT

Numerous studies have sought to understand the relationship between plant distribution and occupation time in different vegetation types. In order to analyze this relationship, we chose the genus *Erythroxylum* to elucidate the biogeographic history, the phylogenetic relationships between the Asian, neo and paleotropical species and the expansion of the area of occurrence in Brazilian territory. The present study aimed to elucidate the biogeographic history, the phylogenetic relationships between the Asian, neo and paleotropical species of the genus *Erythroxylum* and the expansion of the area of occurrence in Brazilian territory. We test the hypothesis that tropical species of wide distribution have been more time on the action of speciation processes, therefore they present high phylogenetic diversity. In order to better understand how the climatic oscillations influenced the paleodistribution in the Brazilian territory and the occupation of areas in environments of dry and humid climates, we generated potential niche models for three climatic scenarios: current climate, last glacial maximum (~ 21 kyr BP) and (~ 130 kyr BP) for 11 species of the genus. To evaluate the areas of occurrence, delimiting areas with greater richness and phylogenetic relationships between species, we performed molecular analyzes and a model in Akaike criteria using richness as response variable. For the elaboration of a phylogenetic tree we obtained sequences for two markers (one plastidial and one nuclear) for 41 species of *Erythroxylum* occurring in the Neotropics, Africa and Asia. We obtained as results of the niche models in paleoenvironmental scenario four distinct patterns of expansion and contraction of occurrence areas: a humid subtropical, a tropical exclusively humid, one distributed in humid and seasonally dry climates and one exclusively seasonally dry. As a result of the molecular analyzes, we obtained eight clades that allowed to infer the existence of two lineages one neo and paleotropical, and another Asian. It was not possible to observe spatial segregation between the clades generated. We conclude that the proposed patterns for using niche modeling did not delineate distinct clades. In Brazilian territory, the species occur preferentially in seasonally dry conditions and the largest centers of wealth are in the Northeast and Southeast of the country. Species of the genus had recent speciation which may have favored the wide distribution currently observed.

Keywords: Pleistocene. Plant evolution. Phylogeny.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1-	Padrão Amazônia com ocorrência em vegetações úmidas tropicais sob condições climáticas do LIG (~130 Kyr BP), LGM (~21 Kyr BP) e Presente (clima atual). O gradiente de cinza representa a probabilidade de ocorrência com valores entre 0-1. Valores baixos representam a menor probabilidade de ocorrência e maiores valores, maior probabilidade	31
Figura 2-	Padrão Micelânico com predominância em vegetações úmidas tropicais sob condições climáticas do LIG (~130 Kyr BP), LGM (~21 Kyr BP) e Presente (clima atual). O gradiente de cinza representa a probabilidade de ocorrência com valores entre 0-1. Valores baixos representam a menor probabilidade de ocorrência e maiores valores, maior probabilidade	33
Figura 3-	Padrão Paraná Sul com predominância em vegetações úmidas subtropicais sob condições climáticas do LIG (~130 Kyr BP), LGM (~21 Kyr BP) e Presente (clima atual). O gradiente de cinza representa a probabilidade de ocorrência com valores entre 0-1. Valores baixos representam a menor probabilidade de ocorrência e maiores valores, maior probabilidade	35
Figura 4-	Padrão Estacionalmente Seco com predominância em vegetações estacionalmente secas tropicais sob condições climáticas do LIG (~130 Kyr BP), LGM (~21 Kyr BP) e Presente (clima atual). O gradiente de cinza representa a probabilidade de ocorrência com valores entre 0-1. Valores baixos representam a menor probabilidade de ocorrência e maiores valores, maior probabilidade	37
Figura 5-	Filogenia molecular para as espécies do gênero <i>Erythroxylum</i> . Árvore de credibilidade de clade máxima (MCCT) que resume os resultados da análise de datação bayesiana. Espécies de Erythroxylaceae e Rhizophoraceae são apresentadas à direita dos cladogramas. As probabilidades posteriores para os ramos são mostradas nos nós descendentes. Indicação do tempo decorrido em 2.0 Ma ...	61
Figura 6-	Linhagens mais representativas analisadas: clado a (Neo e paleotropical), clado b (Neotropical), clado c (Neotropical), clado d (Neotropical), clado e (linhagem estacionalmente seca), clado h (Neo e paleotropical), clado i (Asiática) e clado m (Neotropical)	62
Figura 7-	Índices de Riqueza Corrigida (CR) dos representantes de <i>Erythroxylum</i> em território brasileiro por quadrícula (cada quadrícula representa uma célula de 1° x 1° da área amostral)	67
Figura 8-	(a) Eixos 1 e 2 da CCA para Riqueza Corrigida (CR), eixo 1 explica 29.1 e eixo 2 explica 0.5 (p =0.0010) (VAR. 1 = precipitação média anual; VAR. 3 = composição de silte e argila; VAR. 4 = temperatura média anual; FILTER = filtros ambientais) (b) correlograma baseado no coeficiente espacial de autocorrelação I de Moran para Riqueza Corrigida (CR) ($\alpha=5\%$)	68

LISTA DE TABELAS

	Pág.
Tabela 1- Dados das 11 espécies selecionadas para a elaboração de modelos, com seus respectivos autores, seções (Schulz 1907), distribuição geográfica, tipos vegetacionais e informações adicionais retiradas da literatura ou disponíveis no SPECIESLINK (2017)	24
Tabela 2- Acrônimos e significado das variáveis ambientais usadas no estudo, de acordo com o sítio de referência do WorldClim (http://www.worldclim.org/past)	27
Tabela 3- Lista de padrões e espécies de <i>Erythroxylum</i> analisadas, com informações dos domínios fitogeográficos (Morrone 2014) e tipos vegetacionais (BFG 2015, Flora do Brasil 2020) onde foram encontrados	29
Tabela 4- Lista de amostras com a identificação das espécies utilizadas no estudo com os vouchers e número de tombo dos Herbários e/ou código do Genbank (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/)	52

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES NEOTROPICAIS: UMA ANÁLISE DOS REPRESENTANTES DE <i>ERYTHROXYLUM</i> P. BROWNE (ERYTHROXYLACEAE)A CORRIDA MALUCA: EXISTE RELAÇÃO ENTRE TEMPO E CONDIÇÕES AMBIENTAIS EM LINHAGENS VEGETAIS TROPICAIS DE AMPLA DISTRIBUIÇÃO? ..	20
3	A CORRIDA MALUCA: EXISTE RELAÇÃO ENTRE TEMPO E CONDIÇÕES AMBIENTAIS EM LINHAGENS VEGETAIS TROPICAIS DE AMPLA DISTRIBUIÇÃO?	45
4	CONCLUSÃO	77
	REFERÊNCIAS	79

1 INTRODUÇÃO

Existe uma distribuição desigual de espécies na Terra, sendo notável a riqueza crescente de espécies dos polos em direção ao Equador (GENTRY, 1988; WILLIG *et al.*, 2003; MITTELBAACH *et al.*, 2007; ANTONELLI *et al.*, 2009; ANTONELLI; SANMARTIN, 2011; MOREAU; BELL, 2013). Essa diferença quantitativa é explicada pela história biogeográfica de cada região (polar, temperada e tropical), pelas mudanças nas condições climáticas ao longo do tempo e, pela manutenção e surgimento de linhagens em cada uma das regiões (WILLIG *et al.*, 2003; MITTELBAACH *et al.*, 2007).

Linhagens de plantas com distribuição exclusivamente tropical, encontram-se sob a ação de uma variação com menor amplitude das condições climáticas, o que influencia nos processos pós e pré-dispersivos e ajuda a manter as populações e controlar corredores naturais (PENNINGTON; DICK, 2004; PENNINGTON *et al.* 2009). Para alguns autores, a história biogeográfica dos grupos vegetais reflete a atual ocupação das áreas verdes, pois, as espécies tenderiam a permanecer sob a ação de condições climáticas similares às de seus antepassados e dos seus centros de origens (CRISP; COOK, 2012; KERKHOFF *et al.*, 2014; CARDILLO *et al.*, 2017). Sendo assim, a delimitação geográfica das áreas de ocorrência estaria associada aos mesmos fatores históricos de formação e manutenção das populações (GENTRY, 1988).

Por outro lado, estudos com grupos vegetais que apresentam maior tolerância a variação nas condições climáticas e possuem ampla distribuição, parecem oferecer evidências de mudanças evolutivas frequentes (HOLSTEIN; RENNER, 2011; DONOGHUE; EDWARDS, 2014; JARA-ARANCIO *et al.*, 2014; WEEKS *et al.*, 2014; SOUZA-NETO *et al.*, 2016). Associado a isso, o isolamento geográfico favorece os processos de vicariância e a especiação pelo isolamento reprodutivo (ANTONELLI; SANMARTIN, 2011; CARDILLO *et al.*, 2017). A separação da América do Sul do bloco Gondwânico (WEGENER, 1912) teria contribuído para o surgimento de novas espécies, a acumulação e a preservação de espécies (MITTELBAACH *et al.*, 2007; ANTONELLI; SANMARTIN, 2011). Tornando, assim, a região Neotropical aquela com maior riqueza em espécies que as demais áreas tropicais (MITTELBAACH *et al.*, 2007; ANTONELLI; SANMARTIN, 2011; BARTHE *et al.*, 2017).

Comparada a outras regiões do planeta, a região Neotropical tem sido considerada um museu e um berçário de espécies (STENSETH, 1984; ARITA; VAZQUEZ-DOMINGUEZ, 2008). Como museu, a biota neotropical apresenta menores taxas de extinção devido à maior estabilidade climática ao longo do tempo (MITTELBAACH *et al.*, 2007). Como berçário, o tempo favoreceria a maior taxa de especiação nos trópicos, o que permitiria um aumento da

diversidade (ARITA; VAZQUEZ-DOMINGUEZ, 2008). Em ambas as hipóteses (museu ou berçário), o principal vetor do aumento de diversidade é o surgimento de novos grupos a partir da especiação por vicariância (ANTONELLI; SANMARTIN, 2011).

Na história biogeográfica, longas variações climáticas das eras geológicas teriam contribuído para a formação de um mosaico de tipos vegetacionais que teriam favorecido mudanças na diversidade e na paisagem (GENTRY, 1992; HAFFER, 2008). Fenômenos climáticos que causaram bruscas variações de temperatura e disponibilidade de água como o aumento da aridez ou glaciações, teriam causado a expansão e contração de tipos vegetacionais de climas úmidos e estacionalmente secos (ARAKAKI *et al.*, 2011; HUGHES *et al.*, 2013). Sob essa perspectiva, alguns autores afirmam que o período Quaternário teria contribuído de forma significativa para a atual distribuição das espécies (HAFFER, 2008; VANDERWAL, 2009). Nesse período destacam-se as modificações na biota ocorridas durante o Pleistoceno, onde aconteceram 20 ciclos de retração e expansão glacial (HAFFER; PRANCE, 2001). Essas mudanças climáticas teriam sido responsáveis pela formação de refúgios que mantiveram a diversidade durante as oscilações climáticas (HAFFER, 1969, 2008; COLINVAUX *et al.*, 2000; FURLEY; METCALFE, 2007; CAETANO *et al.*, 2008; WERNECK *et al.*, 2011; MENEZES *et al.*, 2016).

Muitos estudos apresentam as oscilações do último interglacial (UIG~130 kyr BP) e último máximo glacial (UMG~ 21 kyr BP) ocorridos no Pleistoceno, como as responsáveis pelo mosaico de florestas estacionais e tropicais pluviais atualmente observado (PENNINGTON *et al.*, 2009; BARTHE *et al.*, 2017). Durante o UIG, as temperaturas se elevaram rapidamente, o que gerou um aumento no nível global dos oceanos e diminuição das áreas recobertas por gelo (KUKLA *et al.*, 2002). Nesse período, na região tropical, houve elevação da umidade atmosférica e a expansão das florestas pluviais (HAFFER, 1969, 2008; BIGARELLA *et al.*, 1975; BARTHE *et al.*, 2017). Durante o UMG, enquanto as regiões temperadas apresentaram uma diminuição da temperatura e aumento da glaciação, os trópicos vivenciaram temperaturas elevadas e a diminuição da umidade atmosférica que favoreceu a expansão de tipos vegetacionais secos (COLINVAUX *et al.*, 2000; PENNINGTON *et al.*, 2009).

Para reconstruir a história biogeográfica e evolutiva de uma linhagem, muitas vezes, é necessário a utilização de informações indiretas, dado que ainda são escassas as informações para a maioria dos grupos (PRANCE, 2000; CIANCIARUSO *et al.*, 2009). Uma alternativa para avaliar o tempo de ocupação e a área de ocorrência de uma espécie é o uso de modelos preditivos que extrapolam as informações obtidas com o uso de dados em Sistemas de

Informação Geográficos - SIG (BORCARD; LEGENDRE, 2002; HIJMANS *et al.*, 2005; ARIF; ADAMS; WICKNICK, 2007; DINIZ-FILHO *et al.*, 2008). Os modelos preditivos têm sido utilizados para simulações que englobam a história biogeográfica no passado, avaliam as atuais áreas de ocorrência e preveem novas áreas de ocorrência e o status de conservação para modificações das condições climáticas no futuro (SEPULCHRE *et al.*, 2006; WERNECK *et al.*, 2011; ADAMS-HOSKING *et al.*, 2012; JARA-ARANCIO *et al.*, 2014).

Devido a necessidade de datação das linhagens e da relação de parentesco entre as espécies, o uso de ferramentas baseadas em análises moleculares como a filogenia e filogeografia. Essas análises têm sido eficazes no intuito de avaliar a ancestralidade e monofilia dos clados, bem como o tempo de ocupação de uma área, vegetação ou bioma (AVISE, 2000; PRANCE, 2000; BARRACLOUGH; NEE, 2001; CIANCIARUSO *et al.*, 2009). Essa correlação permite inferir a história biogeográfica das linhagens e dos habitats ocupados, avaliando o aumento da especiação, da riqueza e da diversidade para eventos específicos (BARRACLOUGH; NEE, 2001; FRECKLETON *et al.*, 2008; HOLSTEIN; RENNER 2011; JARA-ARANCIO *et al.*, 2014; WEEKS *et al.*, 2014; SOUZA-NETO *et al.*, 2016; CARDILLO *et al.*, 2017).

O entendimento dos fatores ligados à origem, manutenção e o comportamento futuro das populações têm importância estratégica, tanto do ponto de vista da biogeografia histórica como da necessidade urgente de aplicações conservacionistas para os problemas atuais gerados pela ação antrópica (CHAPIN *et al.*, 2000; RICKLEFS, 2004). Dessa forma, estudos sobre grupos tropicais bem consolidados são importantes para melhor compreender a história evolutiva das plantas atuais (LANDE, 1982). Para este estudo selecionamos o gênero *Erythroxylum* P. Browne (Erythroxylaceae) que compreende aproximadamente 230 espécies distribuídas em diferentes tipos vegetacionais por toda a região Tropical (PLOWMAN; HENSOLD, 2004). *Erythroxylum* possui ampla distribuição, ocorrendo em áreas estacionalmentesecas e úmidas (SHU, 2008; BFG, 2015; BINGHAM *et al.*, 2017; HYDE *et al.*, 2017a,b,c; FLORA DO BRASIL 2020). Na região Neotropical, os dois maiores centros de diversidade encontram-se no Brasil e na Venezuela (PLOWMAN; BERRY, 1999). No Brasil, ocorrem 128 espécies distribuídas de forma desigual nas regiões brasileiras, o Nordeste (77 espécies; 34 endêmicas) e o Sudeste (55 espécies; 14 endêmicas) possuem maior riqueza e endemismos (BFG, 2015; FLORA DO BRASIL 2020).

A classificação infragenérica mais recente para *Erythroxylum* foi elaborada por Schulz (1907). Para esse autor, algumas características morfológicas (presença ou ausência de estrias nas estípulas; forma dos lobos do cálice; estiletos livres ou unidos) são distintas entre

as espécies do gênero e, formam seções taxonômicas geograficamente exclusivas para cada continente (África, Américas, Ásia, Austrália e Índia). Schulz (1907) reconheceu 19 seções, nove para a região Neotropical (*Erythroxylum* sect. *Pogonophorum*, *E.* sect. *Macrocalyx*, *E.* sect. *Rhabdophyllum*, *E.* sect. *Leptogramme*, *E.* sect. *Heterogyne*, *E.* sect. *Archerythroxylum*, *E.* sect. *Mastigophorum*, *E.* sect. *Megalophyllum*, *E.* sect. *Mycrophyllum*), uma somente na África continental (*Melanocladus*), uma com registro para Índia (*Erythroxylum* sect. *Sothia*), quatro em Madagascar e ilhas próximas (*Erythroxylum* sect. *Eurysepalum*, *E.* sect. *Gonocladus*, *E.* sect. *Venelia*, *E.* sect. *Schistophyllum*), uma na Ásia (*Oxystigma*), duas na África e em Madagascar (*Erythroxylum* sect. *Lagynocarpus*, *E.* sect. *Pachylobus*) e uma na África, Ásia, Austrália e Índia (*Erythroxylum* sect. *Coelocarpus*).

Estudos sobre a história evolutiva das linhagens de Erythroxylaceae foram realizados utilizando anatomia comparada e palinologia das espécies atuais (OLTMAN, 1968; RURY, 1982). Os autores usaram dados dos quatro gêneros que compõem a família: *Aneulophus* Benth. (duas spp.), *Nectaropetalum* Engler (seis spp.) e *Pinacopodium* Exell & Mendonça (duas spp.) e *Erythroxylum* (PLOWMAN; BERRY, 1999; LOIOLA, 2001). Os estudos de Oltman (1968) e Rury (1982) evidenciaram que os gêneros exclusivamente africanos (*Aneulophus*, *Nectaropetalum* e *Pinacopodium*) seriam mais antigos e teriam caracteres compartilhados com espécies neotropicais (OLTMAN, 1968; RURY, 1982).

O estudo filogenético mais abrangente para *Erythroxylum* foi realizado por Emche et al. (2011), que a partir do uso de microsátélites para 33 espécies e 3 variedades distribuídas na Austrália, África e Américas (10 destas com ocorrência no Brasil) considerou parafiléticas as seções propostas por Schulz (1907). Os demais estudos tiveram caráter exploratório e consideraram apenas uma ou poucas espécies na busca de metodologias para análises filogenéticas (JOHNSON *et al.*, 2003; JOHNSON *et al.*, 2009).

Até o momento, informações sobre a paleodistribuição das espécies do gênero são escassas devido à inexistência de estudos fósseis e paleopalinológicos para *Erythroxylum*. Por esse motivo, informações sobre a história biogeográfica do gênero têm sido obtidas de forma indireta através do registro de tipos vegetacionais ou espécies coocorrentes. (FREITAS *et al.*, 2013).

O presente estudo está inserido em um projeto maior desenvolvido pela parceria Cordeiro e Loiola, no esforço de elucidar quais as características ambientais e filogenéticas que influenciam a distribuição do gênero *Erythroxylum* no território brasileiro. Visando dar continuidade aos estudos sobre a distribuição de *Erythroxylum* no Brasil, este trabalho objetivou elucidar a história biogeográfica, as relações filogenéticas entre as espécies

asiáticas, neo e paleotropicais do gênero *Erythroxylum* e a expansão da área de ocorrência em território brasileiro. Com base no apresentado, podemos formular a hipótese de que espécies tropicais de ampla distribuição estiveram mais tempo sobre a ação de processos de especiação, por isso apresentam alta diversidade filogenética.

O presente trabalho foi dividido em dois capítulos. O primeiro, intitulado “Paleodistribution of Neotropical species of *Erythroxylum* (Erythroxylaceae) in humid and dry environments” teve como objetivo investigar como as flutuações climáticas ocorridas durante o Pleistoceno superior influenciaram as distribuições de espécies de plantas no Brasil e testar a hipótese de que os padrões geográficos atuais resultam das alterações climáticas ocorridas durante o último máximo glacial (UMG) e o último interglacial (UIG) do Pleistoceno. Esse artigo encontra-se aceito na Revista “Acta Botanica Brasilica” (B2 em Biodiversidade). Para esse capítulo foram gerados modelos de nicho ecológico (distribuição potencial) para 11 espécies com ocorrência no território brasileiro para as condições climáticas atuais, do último máximo glacial e do interglacial. Agrupamos as espécies pelas variações na área de ocupações observadas nos modelos gerados e distinguimos quatro tipos diferentes de oscilação na área de ocorrência.

O segundo capítulo, intitulado “A corrida maluca: existe relação entre tempo e condições ambientais em linhagens vegetais tropicais de ampla distribuição?” Esse trabalho objetivou descrever os clados de *Erythroxylum* avaliando os padrões filogenéticos e a influência das condições ambientais na distribuição de espécies desse gênero. Para isso testamos duas hipóteses, para avaliar a relação entre a monofilia e o isolamento geográfico utilizamos H1: o isolamento geográfico ocorrido após a separação da Gondwana gerou tempo suficiente para o surgimento de diferentes linhagens nos diferentes continentes como sugerido por Schulz (1907); para compreender as condições dos centros de origem e a relação entre condições edafoclimáticas e distribuição geográficas testamos H2, avaliando somente as espécies do centro de diversidade brasileiro: é possível dividir linhagens tropicais com distribuição em diferentes condições ambientais associadas aos centros de origem de cada linhagem. Esse artigo será submetido à Revista “Journal of Biogeography” (A1 em Biodiversidade). Nesse capítulo realizamos a filogenia para 41 espécies do gênero (20 endêmicas do Brasil, 17 Neotropicais, 3 endêmicas da África, 1 endêmica da Ásia) para dois marcadores (um nuclear e um plastidial). Geramos uma árvore de consenso, incluindo 15 espécies de Rhizophoraceae (clado irmão de Erythroxylaceae) para enraizar o resultado final. Desenvolvemos um modelo em critérios de Akaike para analisar as condições ambientais ótimas para as espécies com distribuição no Brasil. Observamos a formação de oito clados

com maiores proximidades taxonômicas e que não apresentaram clara segregação espacial. Além disso, a observação visual de áreas com maior riqueza permitiu inferir que as condições ótimas de ocorrência para as espécies foram semelhantes para a maioria dos clados aqui apresentados.

2. Paleodistribution of Neotropical species of *Erythroxylum* (Erythroxylaceae) in humid and dry environments

Luciana Silva Cordeiro^{1*},
Francisca Soares de Araújo¹,
Ingrid Koch²,
André Olmos Simões²,
Fernando Roberto Martins²
and Maria Iracema Bezerra Loiola¹

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Campus Pici, 60451-760, Fortaleza, CE, Brasil

²Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP, 13081-970, Campinas, SP, Brasil

* Corresponding author: ls.cordeiro@yahoo.com.br

Acta Botanica Brasilica - 31(4): 645-656. October-December 2017.

REVISTA ACTA BOTANICA BRASÍLICA (0.65) (B2)

Fator de impacto 0.65 (B2 em Biodiversidade)

ABSTRACT

Variation in environmental conditions during the Quaternary period served as important filters for the maintenance of vegetation types and for determining the composition of the current biota. We analyzed oscillations in the distributions of different vegetation types in Brazil during the Quaternary period using species of the genus *Erythroxylum* (Erythroxylaceae) because of the vast heterogeneity of habitats in which they occur. We hypothesized that it would be possible to observe geographically distinct distribution patterns of species of *Erythroxylum* as a result of the climate changes that occurred during the last glacial maximum (LGM) and in the last interglacial period (LIG) of the Pleistocene. We used bioclimatic variables to elaborate distribution models of 11 species under three scenarios: the current climate, LGM, and LIG. We found four plant distribution patterns in humid and semiarid climates. During the LIG, humid patterns were restricted to northeastern and central-western Brazil, while semiarid conditions maintained plant distributions in the same regions of Brazil where they occur today, although with additional occurrences in the northern and central-western portions of that country. During the LGM, all distribution patterns exhibited extensions towards the coast due to the exposure of the continental shelf.

Keywords: Brazil, modeling, Paleoclimates, vegetation, Pleistocene

Introduction

Plant species distributions depend on environmental conditions and the evolutionary characteristics of their lineages, which will delimit their areas of occupation (Willig *et al.* 2003; Mittelbach *et al.* 2007). Different regions of the planet show unequal species richness, with the tropics being notably more diverse than other regions (Mittelbach *et al.* 2007).

The reconstruction of the dynamic interactions between species and the environment over time allows us to understand how individuals and plant populations are influenced by climate changes (Gentry 1982; Haffer 2008). Abrupt climate changes in the past caused variations in the relative abundances of species within each vegetation type, thus modifying the landscape (Antonelli & SanMartin 2011). An example of those interactions in the temperate region of North America was the replacement of trees by Arctic life forms during the Plio-Pleistocene, generating a shift from forests to the current tundra vegetation (Bennike & Boecher 1990). During that same period in the Tropical region, wet tropical forests were replaced by open-canopy vegetations such as savannas and seasonally dry tropical forests (Eiten 1972; Bueno *et al.* 2016).

The canopy fragmentation that occurred during the Pleistocene in the Neotropics is attributed to more limited precipitation (Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa 2010). This observation is supported by records of Pleistocene events that generated seasonally dry tropical forests (SDTF) in South America (Prado & Gibbs 1993) and the savannas between Central America and southern Mexico (Marchant *et al.* 2009).

Climatic phenomena, such as global cooling or warming, aridification, or increasing humidity causes the expansion or contraction of different vegetation types (Arakaki *et al.* 2011; Hughes *et al.* 2013). Numerous authors affirm that the Quaternary, specifically the Pleistocene period, contributed significantly to the current distribution of species (Haffer 2008; VanDerWal *et al.* 2009), and during the Pleistocene twenty cycles of glacial expansion and retraction cause significant changes in regional biotas (Haffer & Prance 2001).

We chose the genus *Erythroxylum* to investigate how climatic fluctuations that occurred during the upper Pleistocene influenced the distributions of plant species in Brazil, and to test the hypothesis that current geographic patterns are due to climate changes that occurred during the last glacial maximum (LGM) and the last interglacial (LIG) period of the Pleistocene. The genus *Erythroxylum* comprises 127 species distributed among various phytogeographic domains in Brazil; 92 of those species occur in humid areas (50 of them unique to humid environments, while the other 42 can tolerate seasonally dry climates) (BFG

2015; Flora do Brasil 2020). For genera like *Erythroxylum* that show large distributions in different kinds of climates, we expected to see distinct groups of plants specifically associated with different climate types. We also expected to be able to explain the presence of some groups of *Erythroxylum* otherwise occurring in humid climates but associated with high altitude sites in the northeastern region of that country by analyzing variations in their distributions during the environmental changes that occurred during past geological periods. Finally, we expected that the geological events that contributed to increased semiarid conditions would have imposed unfavorable conditions on most species, limiting their areas of occurrence to small refuges, while milder conditions would increase dispersal to new areas.

Materials and methods

Species studied, data collection, and georeferenced information

Eleven species were selected for our study based on the extent of their occurrence (area), vegetation types (species exclusive to humid areas, not exclusive to wetlands, or dry areas), and numbers of data collection points (see Tab. 1).

We consulted the databases of Brazilian herbaria (ASE, BAH, BHCB, BOT, EAC, ESA, FUEL, FURB, HSJRP, NHTSA, HUCPE, HUEFS, HUESB, HVASF, IAC, IPA, INPA, JPB, MAC, MBM, MOSS, PEUFR, R, RB, SP, SPF, SPSF, TEPB, UB, UEC, UFP, UFRN, and VIES) as well as their international counterparts (MOBOT, NMNH, NYBG) available at the Environmental Information Reference Center - CRIA (speciesLink 2017). Acronyms follow Thiers (2017).

Table 1- Data on the 11 species selected for the elaboration of the models, with their respective scientific name, section (Schulz 1907), countries of occurrence, vegetation types and additional information taken from the literature or made available by SPECIESLINK (2017)

Specie	Section (Schulz 1907)	Countries of occurrence (Plowman & Hensold 2004)	Vegetation type	Additional Information
<i>Erythroxylum amazonicum</i> Peyr.	<i>Rhabdophyllum</i>	Brazil, Colombia, Ecuador, Guyana, Peru, Suriname and Venezuela	Upland Forest (Loiola 2001)	In sandy or sand-stony soils, at altitudes of 400-1850m (Loiola 2001)
<i>E. argentinum</i> O.E.Schulz	<i>Archerythroxylum</i>	Argentina, Bolivia and Brazil	Ciliary forest, ombrophylous forest, rainforest, restinga (information obtained from exsicate labels SPECIESLINK 2017)	At up 770m altitude (information obtained from exsicatae labels SPECIESLINK 2017)
<i>E. buxus</i> Peyr.	<i>Rhabdophyllum</i>	Brazil and Paraguay	Cerrado (<i>l.s.</i>), ciliary forest (Loiola 2001)	At up 790m altitude (Loiola 2001)
<i>E. citrifolium</i> A.St-Hill.	<i>Rhabdophyllum</i>	It occurs from Mexico to the south of Brazil	Ombrophylous forest with records also for cerrado (<i>l.s.</i>), ciliary forest and semi-deciduous seasonal forest (Loiola 2001)	In sandy or clayey soils, stony or not, at altitudes between 100-2200 m (Loiola 2001)
<i>E. daphinites</i> Mart.	<i>Rhabdophyllum</i>	Bolivia and Brazil	Cerrado (<i>l.s.</i>), ciliary forest, rock field (Loiola 2001)	In sandy-clayey, alluvial or stony soils, between 160-840m altitude (Loiola, 2001)
<i>E. deciduum</i> A.St-Hill.	<i>Archerythroxylum</i>	Brazil and French Guyana	Cerrado, deciduous seasonal forest, semi-deciduous seasonal forest and ombrophylous forest (information obtained from the labels of exsicas SPECIESLINK 2017)	In clayey or sandy soils (information obtained from the labels of exsicatae SPECIESLINK 2017)
<i>E. kapplerianum</i> Peyr.	<i>Archerythroxylum</i>	Brazil, Colombia, French Guyana, Guyana, Suriname and Venezuela	Forest of igapó and forest of floodplain (information obtained from the labels of exsicas SPECIESLINK 2017)	In sandy soils (information obtained from exsicatae labels SPECIESLINK 2017)
<i>E. macrophyllum</i> Cav.	<i>Macrocalyx</i>	It occurs from Mexico to equatorial South America (Bolivia, Brazil, Colombia, Ecuador, French Guiana, Guyana, Peru, Suriname and Venezuela)	Cerrado (<i>l.s.</i>), ciliary forest, forest of igapó, upland forest, amazon savanna (information obtained from the labels of exsicatae SPECIESLINK 2017)	In clayey soils (information obtained from the labels of exsicatae SPECIESLINK 2017)

Table 1- continuation

Specie	Section (Schulz 1907)	Countries of occurrence (Plowman & Hensold 2004)	Vegetation type	Additional Information
<i>E. mucronatum</i> Benth.	<i>Rhabdophyllu m</i>	Argentina, Brazil, Chile, Paraguay and Uruguay	Ciliary forest, forest of igapó, upland forest and ombrophyllous forest semi-deciduous seasonal forest (Loiola, 2001)	In sandy or clayey soils, between 85-1400m altitude (Loiola 2001)
<i>E. myrsinites</i> Mart.	<i>Rhabdophyllu m</i>	Argentina, Brazil, Paraguay and Uruguay	Ciliary forest and ombrophyllous forest (Loiola, 2001)	Frequently associate overflow environments with Frequentemente asociada a ambientes alagados with forest and floodplains (Loiola 2001)
<i>E. squamatum</i> Sw.	<i>Rhabdophyllu m</i>	It occurs from the Antilles to South America (except Argentina, Chile, Paraguay and Uruguay)	Cerrado (<i>l.s.</i>), ciliary forest, semi-deciduous seasonal forest and mbrophyllous forest (Loiola, 2001)	Ranging from 100-1600m altitude (Loiola 2001)

Taxonomic identifications were considered reliable when annotated by specialists in the genus (Maria Iracema Bezerra Loiola, Ayrton Amaral Júnior, Timothy Plowman, James Lucas Costa-Lima, and Luciana Silva Cordeiro). Occurrence data were obtained from exsiccate labels available in the form of spreadsheets in the CRIA (speciesLink 2017). The data were standardized to the WGS84 geodetic *datum* system according to the format suggested by the Darwin Core specification (<http://rs.tdwg.org/dwc/>) for data using Geographic Information Systems-GIS. The geographic coordinates of the collection points not already known were obtained indirectly, using the coordinates of the municipalities where they were collected, available using the Geoloc tool (speciesLink 2017). These yielded the numbers of localities of occurrence of each species: *Erythroxylum amazonicum* (14), *E. argentinum* (69), *E. buxus* (24), *E. citrifolium* (232), *E. daphinites* (148), *E. kapplerianum* (12), *E. leptoneurum* (25), *E. macrophyllum* (83), *E. mucronatum* (101), *E. myrsinites* (82), and *E. squamatum* (113).

The delimitations of the vegetation types in which each species occurred was obtained from BFG (2015) and Flora do Brasil (2020), in which the authors presented lists of species with known occurrences in Brazil, as well as information concerning their distributions. To delimitate areas of preference (humid or dry vegetation), we used the domains where the species were recorded, based on those proposed by Morrone (2014). This author presented a broad review of Neotropical regionalization, defined detailed domains, and supplied additional and important information (such as citations of endemic species of plants and animals). According to Morrone (2014), Brazil can be divided into two subregions: the predominantly humid Brazilian sub-region (composed of two areas – the Boreal Brazilian and South Brazilian areas); and the humid and dry Chacoan subregion (composed of three areas – the Southeastern Amazonian, Chacoan, and Parana).

Potential niche modeling in paleoclimatic scenarios and the delimitation of geographic patterns

Modeling plant distributions can predict their occupation of different regions based on environmental (bioclimatic) variables that simulate probable past climatic patterns (Soberón & Peterson 2005; Batalha & Miyaki 2011; Werneck *et al.* 2011). These projections are obtained by compiling information based on simulations of

variations of temperature, humidity, and ocean and air mass movements (Otto-Bliesner *et al.* 2006).

To avoid the redundancy of bioclimatic variables in these models, we used a spatial autocorrelation test implemented in the ENMTools 1.4 program (Warren *et al.* 2010). When two or more variables were strongly correlated, we selected the variable with greatest ecological relevance. The bioclimatic variables (bios) used for the formulation of these scenarios are listed in Table 2. The bios referring to the last glacial maximum (LGM; ~ 21 kyr BP) were obtained from the Community Climate System Model – CCSM, provided by the Palaeoclimatic Modelling Intercomparison Project (<http://pmip.lsce.ipsl.fr/>). The definition of the last biosphere interglacial period (LIG; ~ 130 kyr BP) was based on Otto-Bliesner *et al.* (2006). We compared the models generated for LGM and LIG with models based on current climate information (Hijmans *et al.* 2005) available at the WorldClim site (<http://worldclim.org/>). Although prepared by distinct groups, all climate scenarios are available on the WorldClim website (<http://www.worldclim.org/>).

Table 2- Acronyms and significance of environmental variables used in the study, according to the site of WorldClim (<http://www.worldclim.org/past>).

Acronyms	Significance
bio 1	Annual Mean Temperature
bio 2	Mean Diurnal Range
bio 3	Isothermality
bio 4	Temperature Seasonality
bio 5	Maximum Temperature of Warmest Month
bio 12	Annual Precipitation
bio 13	Precipitation of Wettest Month
bio 14	Precipitation of Driest Month

The map of Brazilian territory was obtained from the website of the Brazilian Institute of Geography and Statistics (IBGE 2017). Modeling was performed in two programs: MaxEnt 3.3.3 (Phillips *et al.* 2006) and Open Modeller 1.5 (Muñoz *et al.* 2011). We used three algorithms to generate the models: BIOCLIM (Nix 1986), Genetic Algorithm for Rule Set Production - GARP with best subsets (Anderson *et al.* 2003) implemented in the Open Modeler program, and Maximum Entropy (Phillips *et al.* 2006) with the MaxEnt program. In presenting the results, we selected the consensus model.

Using algorithms with different types of performances facilitates the construction of a consensus model with high precision. BIOCLIM is a simpler algorithm than the others, and can be used to define the limits of the areas occupied by focal species without precise definitions of their confidence intervals of occurrence (Nix 1986; Marco-Junior & Siqueira 2009).

The GARP algorithm, like the other genetic models, generates an ecological niche model of a species through a set of rules that consider its points of occurrence as "individuals" and a set of rules that consider a "population". As they use presence/absence data, the rule predictions function as "genes" that can undergo "mutations" during the execution of the algorithm (Lima-Ribeiro & Diniz-Filho 2012), which makes the model more precise in terms of the areas of true occurrence.

Maxent (Maximum Entropy algorithm) considers only presence data, and incorporates a learning technique that estimates the distribution probability under the constraints of each environmental variable correlated with species points of occurrence. This analysis generates a more precise model for incompletely known distributions in relation to the total area that should be occupied by a given species (Elith *et al.* 2011; Phillips *et al.* 2006).

Using the three algorithms, we developed models using 80 % of the occurrence data to train the models, and 20 % to test them, with 1000 replications and bootstrap resampling. We selected the values of the receiver operating characteristic curve (ROC curve) for all algorithms that represented areas under the curve (AUC) greater than 0.90 (Fawcett 2003).

The choices of species patterns with similar distributions for each period analyzed were made based on visual observations of stable presence areas. Thus, suitable regions were areas where the habitat remained favorable to the species during all three scenarios analyzed: the current climate, the last glacial maximum (LGM), and the last interglacial (LIG).

Mapping the consensus model solution

To elaborate the maps of the consensus models, vectors of ensemble frequencies of occurrence of the species were prepared for each of the model combinations per algorithm. The confusion matrix expressing matches and mismatches of observed and predicted occurrences in the validation data set were calculated for each model. The

matrix was computed after using ROC curves to convert continuous predictions into presence-absence entries. Models with True Skill Statistics (TSS) smaller than zero were discarded. It was not possible to fit all methods for all species using different combinations of variables (Diniz-Filho *et al.* 2009).

Results

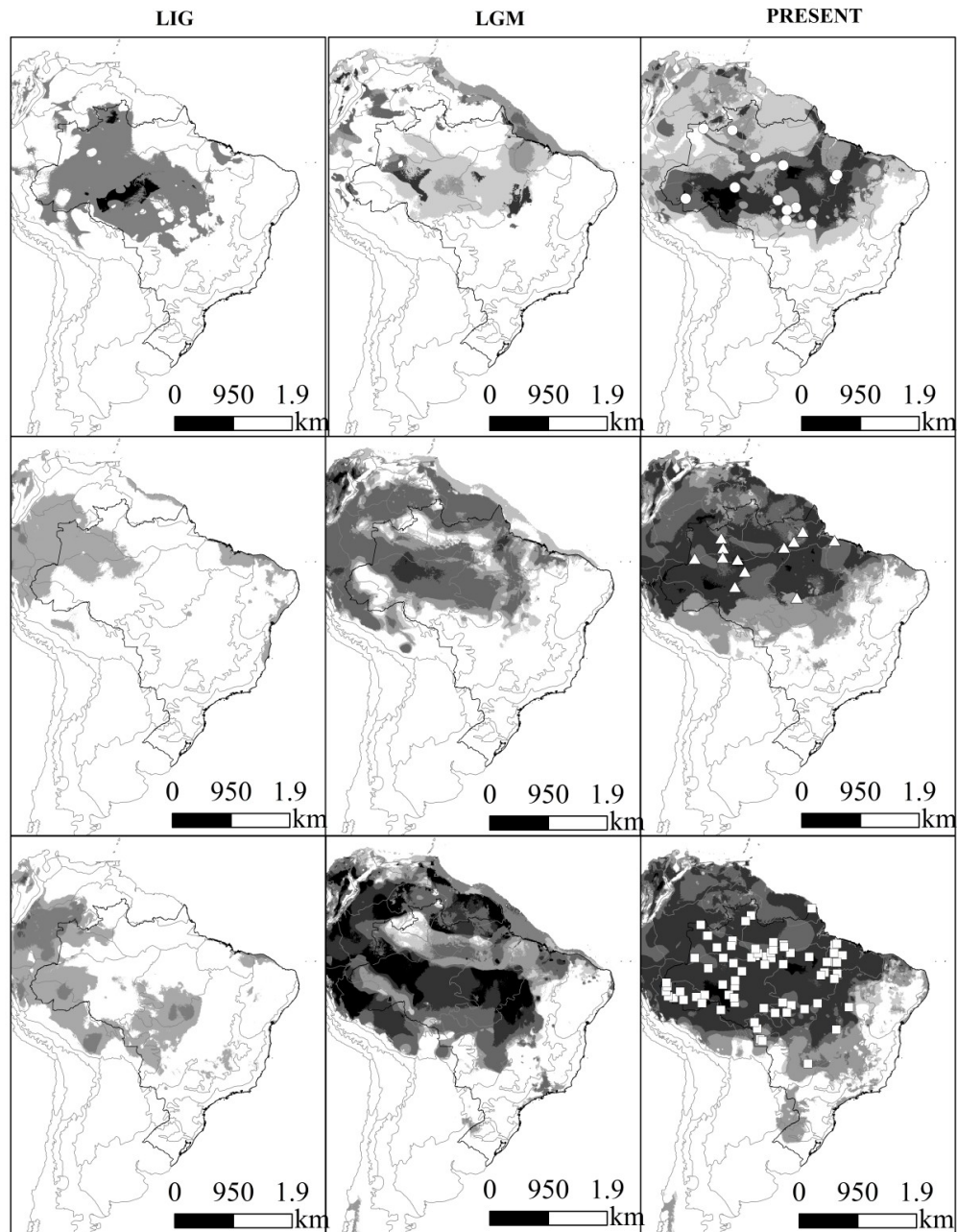
Four distinct distribution patterns during Quaternary climate changes were indicated from the models generated. Three patterns occurred preferentially in humid climates (Amazonia, Miscellaneous and South Paraná) and one pattern occurred in seasonally dry climates (Seasonal Dry), see Table 3.

Table 3- List of patterns and species of *Erythroxylum* analyzed, with information on phytogeographic domains (Morrone 2014) and vegetation types (BFG 2015, Flora do Brasil 2020) where they were recorded.

Pattern	Specie	Phytogeographic domains (Morrone 2014)
Amazonian	<i>Erythroxylum amazonicum</i>	Boreal Brazilian, South Brazilian, Southeastern Amazonian
Amazonian	<i>Erythroxylum kapplerianum</i>	Boreal Brazilian, South Brazilian, Southeastern Amazonian
Amazonian	<i>Erythroxylum macrophyllum</i>	Boreal Brazilian, South Brazilian, Chacoan, Southeastern Amazonian
Miscellaneous	<i>Erythroxylum citrifolium</i>	Boreal Brazilian, South Brazilian, Chacoan, Parana, Southeastern Amazonian
Miscellaneous	<i>Erythroxylum mucrontaum</i>	Boreal Brazilian, South Brazilian, Chacoan, Parana, Southeastern Amazonian
Miscellaneous	<i>Erythroxylum squamatum</i>	Boreal Brazilian, South Brazilian, Chacoan, Parana, Southeastern Amazonian
South Parana	<i>Erythroxylum argentinum</i>	Chacoan, Parana
South Parana	<i>Erythroxylum myrsinities</i>	South Brazilian, Chacoan, Parana
Seasonal Dry	<i>Erythroxylum buxus</i>	Chacoan, Parana
Seasonal Dry	<i>Erythroxylum daphinities</i>	Boreal Brazilian, Chacoan, Parana, Southeastern Amazonian
Seasonal Dry	<i>Erythroxylum deciduum</i>	Chacoan, Parana, Southeastern Amazonian

The Amazonian pattern (Fig. 1) comprises the distributions of species whose occurrences are almost exclusively restricted to the Boreal Brazilian, South Brazilian, and South-Eastern Amazonian domains. This pattern was observed for the species *Erythroxylum amazonicum*, *E. kapplerianum*, and *E. macrophyllum*, the latter also occurring in the Chacoan domain. The LIG models represent the smallest occupied areas for this group of species, forming small refuges, and indicating a disjunction in the past between the northern and northeastern regions (the currently drier region). We note here that a small area in the south of the Southeastern Amazonian domain (border between the states of Mato Grosso and Tocantins) harbored all three species during the LIG. During this period, the areas occupied by those species areas were partly displaced

to the central-western, northeastern, and southeastern regions of the country. *E. amazonicum* showed greater similarity with *E. macrophyllum* in terms of the area it occupied than with *E. kapplerianum*, possibly due to the similarities between the vegetative types of the former two species. There was an eastward expansion during the LGM (due to decreasing sea levels and consequent exposure of the continental shelf) as well as to the northern region (resembling the current distribution). During this period, the other previously occupied areas were not evidenced. We observed two new areas of high concentrations for the species in the states of Amazonas and Pará. For the current climate, we observed the greatest extension in their areas of occurrence within the area defined as the “Legal Amazon” in all three scenarios. The three species footprints expanded northward, highlighting the model generated for *E. amazonicum*, indicating a vast collection area little explored for the species (with lower numbers of collection points among the sources surveyed).



Legend

Species

- *Erythroxylum amazonicum*
- △ *Erythroxylum kapplerianum*
- *Erythroxylum macrophyllum*

Percentiles of presence

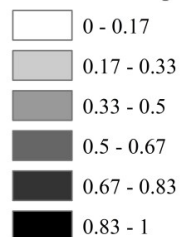
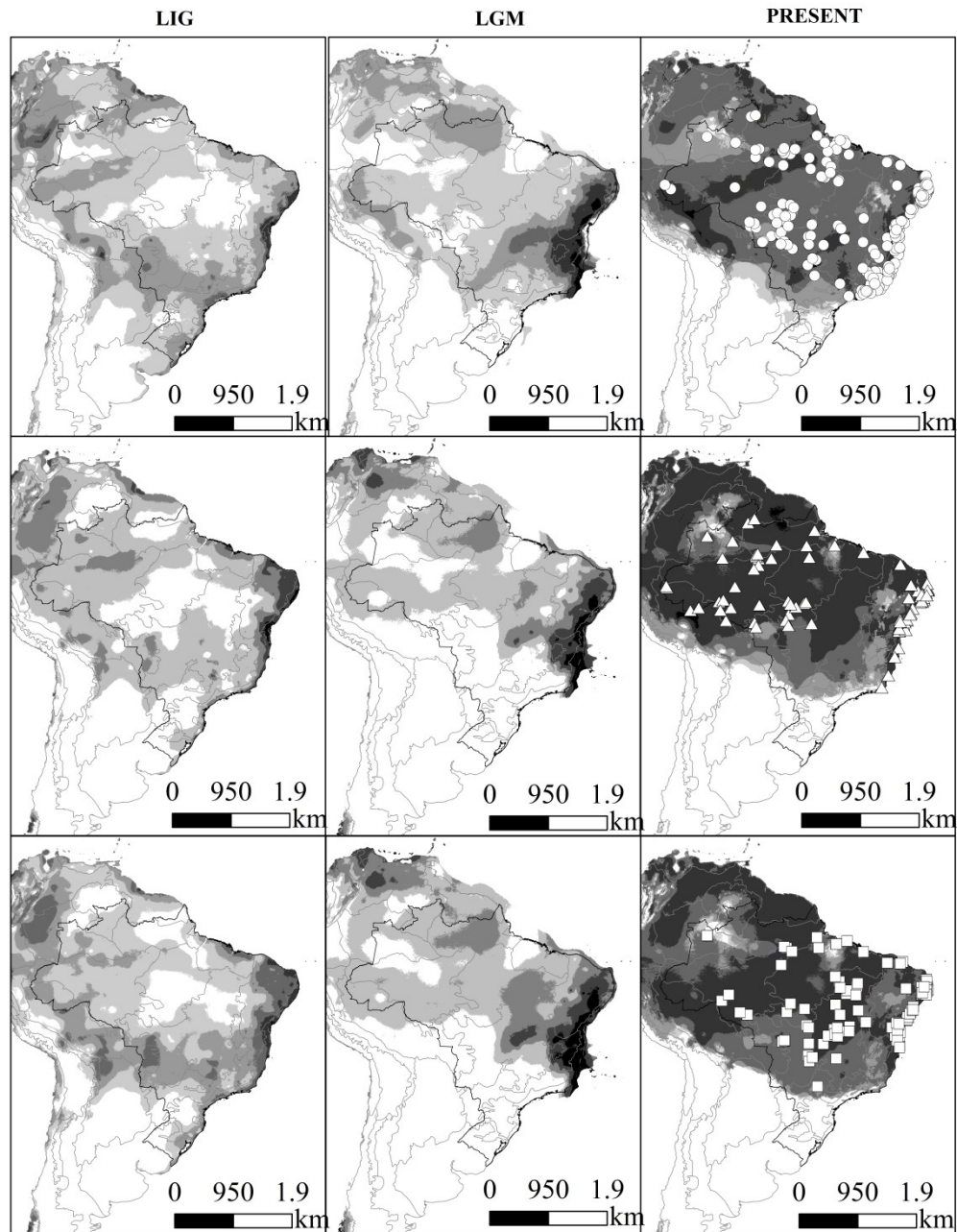


Figure 1- Amazonian pattern with occurrence of tropical wet vegetation under LIG conditions (~130 Kyr BP), LGM (~21 Kyr BP) and Present (current climate). The gray gradient represents the probability of occurrence between values of 0-1. Low values represent less probability of occurrence and higher values, more probability.

The Miscellaneous pattern (Fig. 2) shows diffuse occurrences in all Brazilian phytogeographic domains, with species distributed in both humid (Rainforest, Upland Forests, Ombrophilous Forests) and seasonally dry climates (Seasonal Deciduous Forests and Savannas) at elevations above 80 m. This pattern is represented here by the species *Erythroxylum citrifolium*, *E. mucronatum*, and *E. squamatum*. Compared with their current distributions, the LIG distribution stands out for having significant abundance centers for the period: in the central-west (Mato Grosso do Sul) and north (Amazonas and Acre), as well as in a continuous area near the coast in northeastern and southeastern Brazil. We observed the highest concentrations of areas of occurrence of *E. citrifolium* during this period (in the northern part of that country and along the coast). *E. mucronatum* showed a more intense distribution in the northern portion of the Caatinga (current region of savannas), while *Erythroxylum squamatum* had stronger areas of presence in the central-western region of the country. During the LGM, the center of dense occurrence in the central-west collapsed and the areas of distribution, once extending to the north, became restricted to Acre State. The species were then concentrated near the northeast and southeast coasts of the country, with population increases occurring in environments under coastal marine influence. During the LGM, three regions showed dense populations: in northern Pará, northern Minas Gerais, and southern Bahia. As in the other projections, the species migrated to exposed areas of the continental shelf. It is worth noting, however, that despite being found throughout the country, new areas of colonization occurred only in the north. Under the current climate, the greatest extension of occupied areas generated centers of diffuse richness throughout the country (especially along the northeastern and southeastern coasts), with populations occupying humid and sub-humid forests, Amazonas State (with a new, previously unobserved region with the presence of all of the species), and northern Minas Gerais, a region under the influence of a seasonally dry climate.



Legend

Species

- *Erythroxylum citrifolium*
- △ *Erythroxylum mucronatum*
- *Erythroxylum squamatum*

Percentiles of presence

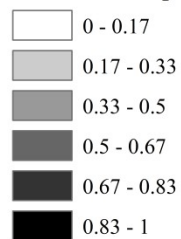
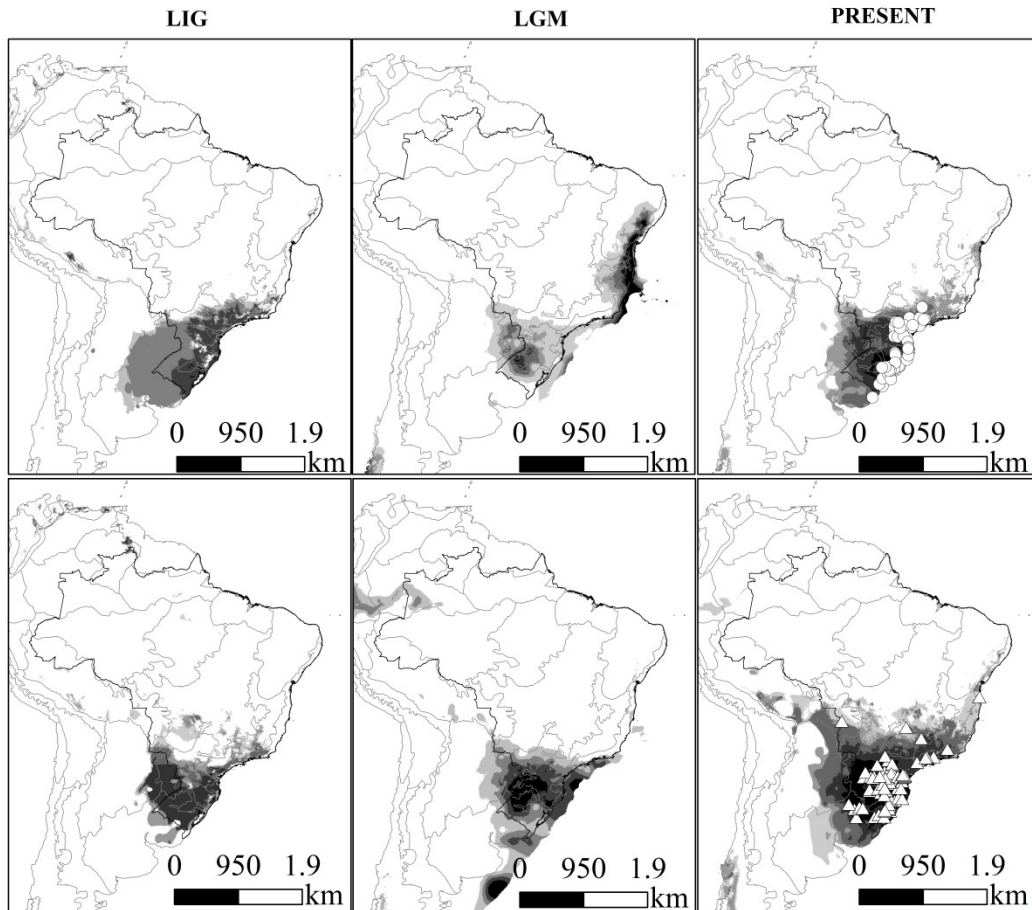


Figure 2- Miscellaneous pattern with predominance of tropical wet vegetation under LIG conditions (~130 Kyr BP), LGM (~21 Kyr BP) and Present (current climate). The gray gradient represents the probability of occurrence between values of 0-1. Low values represent less probability of occurrence and higher values, more probability.

The South Paraná pattern (Fig. 3) was represented by species with essentially exclusive occurrence in Subtropical Rainforests (below the Tropic of Capricorn). Two species are included in this pattern: *Erythroxylum argentinum* and *E. myrsinites*. This pattern demonstrated the least fluctuation in location and in concentrations of areas of occurrence. During the LIG, both species had distributions marked by smaller disjunctions in the north, with the largest areas of occurrence in the southern region of Brazil. Also during that period, *E. argentinum* showed a continuous distribution from the northeastern to southern coast. During the LGM, the areas of occurrence in the north disappeared, with those species showing extended distributions towards the coast in the south and southeast due to the exposure of the continental shelf. This greater extension along the coast may have favored the expansion of populations in the coastal regions of the northeast. Under the current climate, there are no populations of *E. argentinum* situated above the Tropic of Capricorn, leaving only subtropical occurrences; the disjunction with the northeastern coast remains with *E. myrsinites*. Nonetheless, the models suggest the highest probability of occurrence in the Subtropical Atlantic Rainforest for both species.



Legend

Species

- *Erythroxyllum argentinum*
- △ *Erythroxyllum myrsinites*

Percentiles of presence

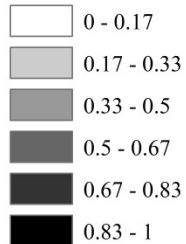
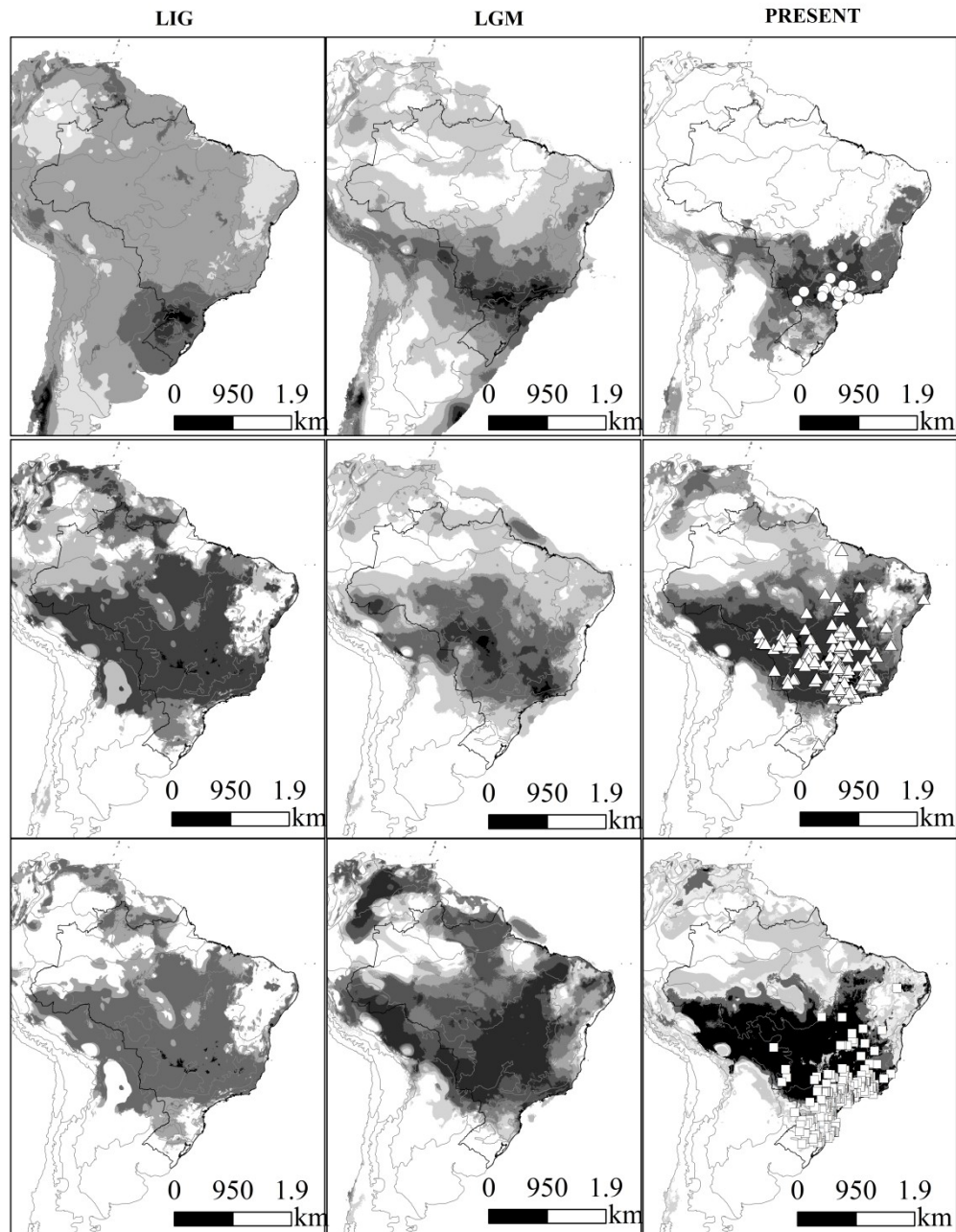


Figure 3- South Parana pattern with predominance of subtropical wet vegetation under LIG conditions (~130 Kyr BP), LGM (~21 Kyr BP) and Present (current climate). The gray gradient represents the probability of occurrence between values of 0-1. Low values represent less probability of occurrence and higher values, more probability.

The Seasonal Dry pattern (Fig. 4) consists of vegetation types exposed to seasonally dry (sub-dry to dry) climates in all of the domains analyzed (except Brazilian Boreal, which is the most humid domain among those analyzed). Three species were analyzed to illustrate that pattern (*E. buxus* for the Paraná and Chacoan domains, *E. daphinites* for the South Brazilian, Southeastern Amazonian, Paraná, and Chacoan domains, and *E. deciduum* for the Southeastern Amazonian, Paraná, and Chacoan domains). The Seasonal Dry pattern saw no shared areas among the species in the three different scenarios, due to the diversity of vegetation types in the different domains. However, we observed similarities in the expansion and contraction of areas for each scenario. The LIG was the period that showed the most dissimilarity between the species distributions, with *E. buxus* being most likely to occur throughout the country while *E. deciduum* was restricted to a narrow area in the northeastern and southeastern regions of that country, extending beyond its current area of occurrence. During that same period, *E. daphinites* was the only species that retained areas with high probability of occurrence where it is currently observed. During the LGM, all three species showed expanded distributions toward the coast near their current areas of occurrence (*Erythroxylum buxus* and *E. deciduum* in southern and southeastern Brazil, and *E. daphinites* in the north). Under the current climate, the species' distributions are reduced, in relation to the LGM, to a continuous strip of land running along the northeastern and southeastern coasts and then extending to the central-west and neighboring countries.



Legend

Species

- *Erythroxylum buxus*
- △ *Erythroxylum daphinites*
- *Erythroxylum deciduum*

Percentiles of presence

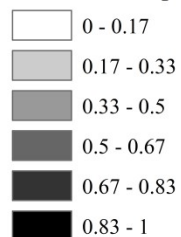


Figure 4- Seasonal Dry pattern with predominance of tropical sazonality dry vegetation under LIG conditions (~130 Kyr BP), LGM (~21 Kyr BP) and Present (current climate). The gray gradient represents the probability of occurrence between values of 0-1. Low values represent less probability of occurrence and higher values, more probability.

Discussion

The expansions and contractions of areas of occurrence examined in the present study were not clear for all of the species analyzed. The discontinuities observed can be explained by the temporal distances between the scenarios analyzed, making it difficult to portray a more refined scale. The population dynamics proposed by the models and by Rull (2009), however, can provide an overview of the development of the paleovegetation in the study area and guide future studies.

The analyses of the influences of humid and dry climatic conditions have been used to explain the theoretical frameworks of paleodistributions, and can be divided into two main groups: those that focus on rainforest dynamics (Gentry 1982; 1988; Auler *et al.* 2004; Haffer 1969; 2008) and those that focus on semiarid savanna environments (Cerrado and Caatinga) (Behling *et al.* 2000; Pennington *et al.* 2009).

Tropical rain forests, represented here by the Amazonian, Miscellaneous, and South Paraná patterns, showed population retractions concentrated in small areas in the central-west (Amazonian and Miscellaneous patterns) and northeast (Amazonian, Miscellaneous, and South Paraná patterns), as seen during LIG. Similar areas were identified by Gentry (1982; 1988), Auler *et al.* (2004), and Hoorn *et al.* (2010). Although very similar to those suggested by these authors, they are poorly detailed in the literature and should be better explored.

During the LGM, populations expanded toward their current areas of occurrence, and it was possible to delimit small refuges (symbolized by darker spots) in the Miscellaneous and Amazonian patterns, as indicated by Haffer (1969; 2008) in coincident with regions at the northern edge of the Amazon Basin. Contrary to what that author suggested, however, the models imply that the rainforest continuum in the Amazon region was not fragmented due to extreme aridity, as supported by the paleoecological data of Marchant *et al.* (2009) and Hoorn *et al.* (2010). According to VanDerWal *et al.* (2009), in a similar study of Australian rain forests, the climatic variations that occurred during the LGM did not uniformly affect all of the different rainforest types. As we suggested, upland forests were found to be stable and could survive long periods of drought. The species of the Amazonian and Miscellaneous (*E. mucronatum*) patterns occur in this vegetative type, a fact that may explain the maintenance of their population areas during the LGM.

The models generated for the South Parana pattern, under all scenarios, suggested

possible disjunctions, with large numbers of areas of occurrence in the subtropical region, but smaller numbers of tropical areas and near the northeastern coast. This disjunction did not exist for all species in that pattern, as *E. argentinum* was recorded only in southern and southeastern Brazil, as described by BFG (2015) and Flora do Brasil 2020. Despite the absence of predicted disjunctions in the northeast for *E. argentinum* and in the north during the LIG for both species, and in the LGM only for *E. myrsinites*, the distribution observed in the southern part of that country coincided with what was expected for paleoclimatic variations in the area, as already described by Thompson *et al.* (2011).

Dry vegetation (Seasonal Dry pattern) retracted during the LIG, and its distribution shifted to the central-west, north, and south. The decrease in the area of occupation of dryland species was also described by Behling *et al.* (2000), Pennington & Dick (2004), Thompson *et al.* (2011), and Baker & Fritz (2015). During the LIG, *E. buxus* was the only species that occurred throughout the country, while *E. deciduum* was displaced, and showed a more restricted distribution along the southern coast. According to Perez *et al.* (2016), the LIG was the most favorable period for the formation of small refuges of diversity for tropical dry vegetation due to increased rainfall. This fragmentation was more evident with *E. daphinites* than with *E. deciduum*.

During the LGM, the sites of occurrence of the dry vegetation taxa (Seasonal Dry patterns) of the current Chacoan domain overlapped with rain forest taxa of the Miscellaneous pattern (Auler *et al.* 2004; Werneck *et al.* 2011; Collevatti *et al.* 2012). This approximation of dry vegetation and wet forests also occurred in the northern portion of the Caatinga, as evidenced by the Amazonian, Miscellaneous and Seasonal Dry patterns. This mixture of vegetation types has been well documented in the literature (Ledru *et al.* 1998; Colinvaux *et al.* 2000; Auler *et al.* 2004; Pennington *et al.* 2009) and helps explain the current presence of rain forests on mountain tops in the northeastern region of Brazil. The species that constitute the Miscellaneous pattern are an example of this distribution, currently centered in mountainous areas in the Northeast.

Most humid vegetation *Erythroxylum* species occur in southern Bahia and northern Maranhão. Southern Bahia is cited by Carnaval & Moritz (2008) as an extensive and historically stable area of Atlantic Rainforest. Additionally, according to BGF (2015) and Flora do Brasil 2020, Bahia has the largest number of species of *Erythroxylum* (56), six of which are widely distributed, 32 are endemic to Brazil, and 13

are restricted to that state. Relationships between historically stable areas during the Pleistocene and high values of richness and endemism were also found by Feng *et al.* (2016) and Ma (2016) for species of different botanical families in a similar type of study undertaken in China.

During the LIG, five species (*Erythroxylum amazonicum*, *E. argentinum*, *E. citrifolium*, *E. mucronatum* and *E. squamatum*) had very favorable areas of occurrence near the coast in northeastern Brazil. The high species richness of that region at that time indicates that the center of origin of the genus was in the Neotropics. Oltman (1968), hypothesized that *Erythroxylum* originated in Africa. In that scenario, the expansion of its species along the northeastern and southeastern coastal areas of Brazil (connected to Africa in the supercontinent Gondwana at that time) indicates that the colonization of the genus in South America followed the Brazilian coast. These patterns are therefore indicative of three distinct species dispersal routes: tropical moist, subtropical moist (both exhibiting outward distribution expansions), and semiarid region (occurring both in the tropical and subtropical regions and concentrated in the interior of Brazil).

To understand the diversity found in the tropics, it is important to understand how diversity was distributed during the last glacial maximum (Behling *et al.* 2000; Otto-Bliesner *et al.* 2006; Pennington *et al.* 2009) which would allow us to predict how changes in the biota due to the expansion of dry vegetation types influenced areas now occupied by rainforest. The similarity of environmental conditions then to the current warming of the tropics may help predict which species will be favored by this expansion and which may become extinct in Brazil. In the present study, the species that stood out were *Erythroxylum buxus* of the Seasonal Dry pattern (expansion) and *E. kapplerianum* of the Amazonian pattern (retraction).

Acknowledgements

To the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES) for the doctoral scholarship granted to the first author; to the project CAPES / PROCAD 157/2007, coordinated by Professor Francisca Soares de Araújo, for the financial support and sandwich scholarship to the University of Campinas (UNICAMP) for discussion and preparation of part of the thesis; Francisca Soares de Araújo, Fernando Roberto Martins and Maria Iracema Bezerra Loiola thanks CNPq for the

scholarship granted.

References

- Anderson RPD, Lew A, Peterson T. 2003. Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162: 211-232.
- Antonelli A, SanMartin I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60: 403-414.
- Arakaki M, Christin PA, Nyffeler R, *et al.* 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 8379-8384.
- Auler AS, Wang X, Edwards RL, *et al.* 2004. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. *Journal of Quaternary Science* 19: 693-701.
- Baker PA, Fritz SC. 2015. Nature and causes of Quaternary climate variation of tropical South America. *Quaternary Science Reviews* 124: 31-47.
- Batalha HF, Miyaki CY. 2011. Filogeografia da Mata Atlântica. *Revista Brasileira de Biologia*, Vol. Especial Biogeografia 31-34.
- Behling H, Arz HW, Pätzold J, Wafer G. 2000. Late quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Review* 19: 981-994.
- Bennike O, Bocher J. 1990. Forest-Tundra neighbouring the North Pole: Plant and insect remains from the Plio-Pleistocene Kap København Formation, North Greenland. *Arctic* 43: 331-338.
- BFG – The Brazil Flora Group. 2015. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085-1113.
- Bueno ML, Pennington TR, Dexter KG, *et al.* 2016. Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. *Ecography* 39: 1-12.
- Carnaval AC, Moritz C. 2008. Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35: 1187-1201.
- Colinvaux PA, De Oliveira PE, Bush MB. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Review* 19: 141-169.
- Collevatti RG, Terribile LC, Oliveira G, *et al.* 2012. Drawbacks to palaeodistribution modeling: the case of South American seasonally dry forests. *Journal of Biogeography* 40: 345-358.
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, Rangel TF, *et al.* 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography* 32: 897-906.
- Eiten G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 139-148.
- Elith J, Phillips JS, Hastie T, Dudik M, Chee YE, Yates CJ. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17: 43-57.

- Fawcett T. 2003. ROC graphs: notes and practical considerations for data mining researchers. Palo Alto, HP Laboratories.
- Feng G, Mao L, Sandel B, Swenson NG, Svenning JC. 2016. High plant endemism in China is partially linked to reduced glacial-interglacial climate change. *Journal of Biogeography* 43: 145-154.
- Flora do Brasil 2020 em construção. Rio de Janeiro, Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> 09 Feb 2017.
- Gentry AH. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals Missouri Botanical Garden* 69: 557-593.
- Gentry AH. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Haffer J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Haffer J. 2008. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology* 68: 917-947.
- Haffer J, Prance GT. 2001. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: On the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana* 16: 579-608.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL. 2005. Worldclim global climate layers Version 1.4. www.worldclim.org/ 09 Feb. 2017.
- Hoorn C, Wesselingh FP, Steege H, *et al.* 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution and biodiversity. *Science* 330: 927-931.
- Hughes CE, Pennington RT, Antonelli A. 2013. Neotropical plant evolution: assembling the big picture. *Botanical Journal Linnean Society* 171: 1-18.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2017. Mapas interativos. <http://mapas.ibge.gov.br/> 09 Feb 2017.
- Ledru MP, Bertaux J, Sifeddine A, Suguio K. 1998. Absence of Last Glacial Maximum records in lowland tropical forests. *Quaternary Research* 49: 233-237.
- Lima-Ribeiro MS, Diniz-Filho JAF, 2012. Modelando a distribuição geográfica das espécies no passado: uma abordagem promissora em paleoecologia. *Revista Brasileira de Paleontologia* 15: 371-385.
- Loiola MIB. 2001. Revisão taxonômica de *Erythroxylum* P. Browne sect. *Rhabdophyllum* O.E.Schulz (ErythroxylaceaeKunth). PhD Thesis, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Ma Z. 2016. The effects of climate stability on northern temperate forests. PhD Thesis, Aarhus University. Aarhus.
- Marchant R, Cleef A, Harrison SP, *et al.* 2009. Pollen-based biome reconstructions for Latin America at 0, 6000 and 18 000 radiocarbon years ago. *Climate of the Past* 5: 725-767.
- Marco-Junior P, Siqueira MF. 2009. Como determinar a distribuição potencial de espécies sob uma abordagem conservacionista? *Megadiversidade* 5: 65-76.
- Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, *et al.* 2007. Evolution and the altitudinal diversity gradient. *Ecological Letters* 10: 315-331.

- Morrone JJ. 2014. Biogeographical regionalization of the Neotropical region. *Zoot.* 3782: 1-110.
- Muñoz MES, Giovanni R, Siqueira MF, *et al.* 2011. openModeller: a generic approach to species' potential distribution modelling. *GeoInformatica* 15 (1): 111–135.
- Nix HA. 1986. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. In: Longmore R. (ed.) *Atlas of elapid snakes of Australia*. Australian Flora and Fauna Series Number 7. Canberra, Australian Government Publishing Service. p. 4-15.
- Oltman O. 1968. Die pollen morphologie der Erythroxyllaceae und ihresystematischebedeutung. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 81: 505-511.
- Otto-Bliesner BL, Marshall SJ, Overpeck JT, Miller GH, Hu H. 2006. Simulating arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. *Science* 311: 1751-1753.
- Pennington RT, Dick CW. 2004. The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 359: 1611-1622.
- Pennington RT, Lavin M, Oliveira-Filho A. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 437-457.
- Perez MF, Bonatelli IAS, Moraes EM, Carstens BC. 2016. Model-based analysis supports interglacial refugia over long-dispersal events in the diversification of two South American cactus species. *Heredity* 116: 550-557.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling* 190: 231-259.
- Plowman T, Hensold N. 2004. Names, types and distribution of Neotropical species of *Erythroxyllum* (Erythroxyllaceae). *Brittonia* 56: 1-53.
- Portillo-Quintero CA, Sánchez-Azofeifa GA. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144-155.
- Prado DE, Gibbs PE. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- Rull V. 2009. Microrefugia. *Journal of Biogeography* 36: 481-484.
- Schulz OE. 1907. Erythroxyllaceae. In: A. Engler. (ed.) *Das Pflanzenreich* 4: 1-164.
- Soberón J, Peterson AT. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Information* 2: 1-10.
- speciesLink. 2017. Sistema de informação distribuído para coleções biológicas. www.splink.cria.org.br/ 09 Feb 2017.
- Thiers B. 2017. [Continuously Updated]. Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>. 09 Feb 2017.
- Thompson LG, Mosley-Thompson E, Davis ME, Brecher HH. 2011. Tropical glaciers, recorders and indicators of climate change, are disappearing globally. *Annals of Glaciology* 52: 23-34.
- VanDerWal J, Shoo LP, Whilliams SE. 2009. New approaches to understanding late Quaternary climate fluctuations and refugial dynamics in Australian wet tropical rain forests. *Journal Biogeography* 36: 291-301.

- Warren DL, Glor RE, Turelli M. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33: 607-611.
- Werneck FP, Costa GC, Colli GR, Prado DE, Sites Jr. JW. 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modeling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20: 272-288.
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 273-309.

3. A corrida maluca: existe relação entre tempo e condições ambientais em linhagens vegetais tropicais de ampla distribuição?

Luciana Silva Cordeiro^{1*}, Francisca Soares de Araújo¹, Ingrid Koch², André Olmos Simões², Fernando Roberto Martins² e Maria Iracema Bezerra Loiola¹

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará, Campus Pici, 60451-760, Fortaleza, CE, Brasil

²Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP, 13081-970, Campinas, SP, Brasil

* Corresponding author: ls.cordeiro@yahoo.com.br

ARTIGO A SER SUBMETIDO À REVISTA JOURNAL OF BIOGEOGRAPHY

Fator de impacto 4.248 (A1 em Biodiversidade)

RESUMO

Objetivo A área de ocorrência geográfica das plantas é influenciada por inúmeras variáveis. As condições ambientais e as características intrínsecas das linhagens têm sido apontadas como as principais influências para a separação geográfica de clados. Escolhemos o gênero *Erythroxylum* (Erythroxylaceae) e testar duas hipóteses: para avaliar a relação entre a monofilia e o isolamento geográfico utilizamos H1: o isolamento geográfico ocorrido após a separação da Gondwana gerou tempo suficiente para o surgimento de diferentes linhagens nos diferentes continentes como sugerido por Schulz (1907); para compreender as condições dos centros de origem e a relação entre condições edafoclimáticas e distribuição geográficas testamos H2, avaliando somente as espécies do centro de diversidade brasileiro: é possível dividir linhagens tropicais com distribuição em diferentes condições ambientais associadas aos centros de origem de cada linhagem.

Localização Área territorial do Brasil e comparação com África Ocidental, Oriental, Madagascar e Ásia austro-meridional.

Métodos Utilizamos 56 táxons, sendo 41 espécies de *Erythroxylum* e 15 espécies da família irmã Rhizophoraceae (grupo externo), para determinar as relações filogenéticas para as espécies com ocorrência na América, África e Ásia. Utilizamos dois marcadores (um nuclear e um plastidial) para a elaboração de análises moleculares. Desenvolvemos um modelo em critérios de Akaike para as espécies com ocorrência no Brasil, para avaliar as condições ambientais que influenciam a riqueza de espécies.

Resultados Obtivemos doze clados divididos entre ocorrência exclusiva para climas estacionalmente, para climas úmidos e em ambos os climas. Foi possível perceber a segregação de um clado exclusivamente asiático; porém, os grupos neo e paleotropicals não apresentaram separação clara entre áreas de ocorrência e divisão climática.

Principais Conclusões A partir dos dados moleculares inferimos que a formação dos grupos de espécies está relacionada a duas principais linhagens, uma neo e paleotropical e, uma asiática. As condições climáticas e edáficas mais favoráveis ao gênero encontram-se em climas estacionalmente secos, onde ocorrem as áreas com maior riqueza em espécies.

Palavras-chave: riqueza, *Erythroxylum*, filogenia, akaike, distribuição, refúgios, Neotrópico.

INTRODUÇÃO

Nos últimos anos, estudos sobre distribuição e filogenia de espécies vegetais têm fomentado discussões sobre a conservação de nicho ecológico e a manutenção das condições ambientais dos centros de origem das linhagens (Weeks *et al.*, 2014; Souza-Neto *et al.*, 2016; Cardillo *et al.*, 2017). Se por um lado, é possível analisar linhagens que permaneceram em ambientes similares aos seus antepassados (Crisp & Cook, 2012; Kerkhoff *et al.*, 2014); por outro lado, estudos de clados vegetais, com distribuição em uma maior gama de condições climáticas, parecem oferecer evidências de mudanças evolutivas frequentes e adaptações a novos habitats (Holstein & Renner, 2011; Weeks *et al.*, 2014; Souza-Neto *et al.*, 2016).

À luz das relações filogenéticas, quanto mais semelhantes às condições ambientais de áreas distintas de ocorrência de uma linhagem, mais próximas evolutivamente deverão ser as espécies desse grupo (Holstein & Renner, 2011; Kerkhoff *et al.*, 2014). Se o nicho ecológico tende a ser conservado, a maior diversidade ocorrerá, provavelmente, em ambientes onde a estabilidade climática tiver se mantido por mais tempo (Willig *et al.*, 2003; Arita & Vazquez-Dominguez, 2008; Holstein & Renner, 2011; Cardillo *et al.*, 2017).

As condições ambientais não se mantiveram constantes em todas as regiões do planeta e têm estado sujeitas a diversos tipos de eventos geológicos, como a movimentação das massas continentais e os ciclos glaciais que ocorreram durante as eras (Willig *et al.*, 2003; Arita & Vazquez-Dominguez, 2008; Werneck *et al.*, 2011). Assim, as variações climáticas modificaram a cobertura vegetal e influenciaram a diversidade e adequabilidade ambiental das espécies ali presentes (Olson *et al.*, 2001; Willig *et al.*, 2003). A frequência de como às condições ambientais modificam a

paisagem tem implicações importantes na explicação de padrões geográficos da ocorrência de fitofisionomias (Colinvaux *et al.*, 2000; Pennington *et al.*, 2006; Caetano *et al.*, 2008; Werneck *et al.*, 2011) e da diversidade vegetal (Menezes *et al.*, 2016; Cordeiro *et al.*, 2017). Áreas onde essas modificações não são tão frequentes geram ambientes mais estáveis e que atuam mantendo os tipos vegetacionais em situações de desfavorecimento e retração vegetacional (Werneck *et al.*, 2011; Menezes *et al.*, 2016; Cordeiro *et al.*, 2017).

As modificações na paisagem tem sido bastante estudadas para avaliar a história geológica da região Tropical, em especial do Neotrópico, onde é possível observar que a menor variação das condições climáticas experimentada nessa região, favoreceu uma maior especiação e a manutenção de linhagens mais antigas (ver Hipótese do Tempo, Mittelbach *et al.*, 2007; Arita & Vazquez-Dominguez, 2008). Dessa forma, é possível formar em um gradiente de diversidade e riqueza crescente dos polos em direção ao Equador (Willig *et al.*, 2003).

As flutuações climáticas e os eventos glaciais do Terciário e Quaternário teriam contribuído decisivamente para a atual distribuição de espécies e favorecido a manutenção de espécies, tanto dentro de uma área contínua quanto em pequenas disjunções (Pennington *et al.*, 2006; Werneck *et al.*, 2011; Menezes *et al.*, 2016; Cordeiro *et al.*, 2017). A formação de refúgios disjuntos durante as flutuações mantiveram linhagens e garantiram a manutenção de espécies em áreas com condições climáticas distintas do seu entorno (Haffer, 1969). As oscilações climáticas que geraram a segregação espacial de pequenas áreas favoreceram a fragmentação de habitats e a presença de vegetações relictuais tais como paleodunas, encraves de floresta atlântica (brejos de altitude) dentro da região de Caatinga e a savana Amazônica (ver teoria de Refúgios para o Brasil Haffer, 1969; informações complementares Colinvaux *et al.*,

2000; Caetano *et al.*, 2008; Menezes *et al.*, 2016).

A região Tropical vem, assim, acumulando linhagens com informações biogeográficas valiosas sobre a história da vida no planeta (Willig *et al.*, 2003; Kerkhoff *et al.*, 2014; Cardillo *et al.*, 2017). A observação da história de ocupação e manutenção das espécies nessa região proporcionará estimar como as atuais variações no clima poderão influenciar as comunidades vegetais já consolidadas.

Dessa forma, estudos sobre os fatores que influenciaram a distribuição de grupos tropicais são importantes para melhor compreender a história evolutiva das plantas atuais (Cardillo *et al.*, 2017). Escolhemos o gênero *Erythroxylum* P. Browne (Erythroxylaceae) para avaliar a distribuição de espécies pantropicais, com ocorrência em ambientes com climas úmidos e estacionalmente secos. Devido a ampla distribuição em diferentes condições climáticas, as espécies desse gênero são bons indicadores preditivos para avaliar como as mudanças climáticas podem vir a afetar a dinâmica de vegetações úmidas e secas.

Esse trabalho objetivou descrever os clados de *Erythroxylum* avaliando os padrões filogenéticos e a influência das condições ambientais na distribuição de espécies desse gênero. Para isso testamos duas hipóteses, para avaliar a relação entre a monofília e o isolamento geográfico utilizamos H1: o isolamento geográfico ocorrido após a separação da Gondwana gerou tempo suficiente para o surgimento de diferentes linhagens nos diferentes continentes como sugerido por Schulz (1907); para compreender as condições dos centros de origem e a relação entre condições edafoclimáticas e distribuição geográficas testamos H2, avaliando somente as espécies do centro de diversidade brasileiro: é possível dividir linhagens tropicais com distribuição em diferentes condições ambientais associadas aos centros de origem de cada linhagem.

MATERIAIS E MÉTODOS

Caracterização e distribuição dos representantes de *Erythroxylum* P.Br.

As espécies de *Erythroxylum* são subarbustos, arbustos ou árvores, com folhas alternas e inteiras e estípulas intrapeciolares. As inflorescências podem variar de uma a várias flores, que em geral são menores que 1 cm, actinomorfas, diclamídeas, pentâmeras, hermafroditas e heterostílicas. Os estames, em número de 10, apresentam filetes concrecidos na base e formam um pequeno tubo. O ovário é súpero, tricarpelar, trilocular, com apenas um óvulo fértil situado em um único lóculo e o fruto é uma drupa (Loiola, 2004).

Erythroxylum (230 spp.) tem ampla distribuição na região Tropical com registro nas Américas, Ásia austro-meridional, África, Austrália e Índia (Schulz, 1907). Na região Neotropical ocorrem aproximadamente 187 espécies do gênero (Plowman & Hensold, 2004). Já no território brasileiro foram registradas 128 espécies, sendo 83 endêmicas (BFG, 2015; FLORA DO BRASIL, 2020).

A mais recente classificação infragenérica foi elaborada por Schulz (1907). As seções descritas pelo autor se basearam principalmente em traços morfológicos (presença ou ausência de estrias nas estípulas, forma dos lobos do cálice e estiletos livres ou concrecidos) e estão geograficamente isoladas em regiões distintas (África, Américas, Ásia e Austrália). Desde então, vários estudos têm buscado demonstrar similaridades evolutivas e taxonômicas, ancestralidade ou o indicativo de linhagens monofiléticas dentro das seções propostas pelo autor.

No entanto, no mais abrangente estudo molecular realizado para o gênero (33 espécies) com o uso de microssatélites, Emche *et al.* (2011) concluíram que as seções não se sustentam como linhagens monofiléticas e que somente as características descritoras propostas por Schulz (1907) não seriam suficientes para delimitar a

ancestralidade comum. Contudo, as seções propostas pelo autor ainda são utilizadas por taxonomistas do grupo.

Obtenção de amostras e extração de DNA para análises filogenéticas

Para o estudo foram consideradas 41 espécies de *Erythroxylum* (20 endêmicas do Brasil, 17 Neotropicais, 3 endêmicas da África, 1 endêmica da Ásia), 1 espécie de *Aneulophus* e 1 de *Nectaropetalum*, gêneros da família Erythroxylaceae e 15 espécies de Rhizophoraceae (Tabela 4). As amostras foram obtidas de materiais herborizados doados pelos herbários EAC (táxons Neotropicais) e BNRH (táxons Africanos). Já as sequências de Rhizophoraceae e uma espécie de *Erythroxylum* para a Ásia foram obtidas do sítio do GENBANK (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>)(Tabela 4).

Tabela 4- Lista de amostras com a identificação das espécies utilizadas no estudo com os vouchers e número de tombo dos Herbários e/ou código do Genbank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

Família	Espécie	Voucher	Herbário	Nº de Herbário	Genbank
Erythroxyllaceae	<i>Erythroxyllum ambiguum</i> Peyr.	A.L. Gasper, 2082	EAC	54921	-
Erythroxyllaceae	<i>E. anguifugum</i> Mart.	A. Pott, 8462	EAC	53131	-
Erythroxyllaceae	<i>E. argentinum</i> O.E.Schulz	L. Sevegnani, s.n.	EAC	54920	-
Erythroxyllaceae	<i>E. betulaceum</i> Mart.	L.W. Lima-Verde, 221	EAC	43992	-
Erythroxyllaceae	<i>E. bezerrae</i> Plowman	M.A. Figueiredo, 906	EAC	25670	-
Erythroxyllaceae	<i>E. cuspidifolium</i> Mart.	A.O. Giaretta, 566	EAC	56544	-
Erythroxyllaceae	<i>E. daphinites</i> Mart.	M.G. Rezende, 220	EAC	44801	-
Erythroxyllaceae	<i>E. deciduum</i> A.St.-Hil.	M. Sobral, 14382	EAC	54006	-
Erythroxyllaceae	<i>E. emarginatum</i> Thonn.	J.E. Burrows & S.M. Burrows, 10669	BNRH	19029	-
Erythroxyllaceae	<i>E. engleri</i> O.E.Schulz	A. Amaral-Júnior, 03	EAC	53106	-
Erythroxyllaceae	<i>E. hamigerum</i> O.E.Schulz	O.J. Pereira, 5664	EAC	56734	-
Erythroxyllaceae	<i>E. laetevirens</i> O.E.Schulz	M.F. Moro, 716	EAC	48837	-
Erythroxyllaceae	<i>E. leptoneurum</i> O.E.Schulz	L.O. Santos, 718	EAC	54483	-
Erythroxyllaceae	<i>E. macrophyllum</i> Cav.	C.N. Fraga, 3031	EAC	54713	-
Erythroxyllaceae	<i>E. maracasense</i> Plowman	L.G.Santana, 15	EAC	53800	-
Erythroxyllaceae	<i>E. mucronatum</i> Benth.	M. Oliveira, 1302	EAC	37986	-
Erythroxyllaceae	<i>E. myrsinites</i> Mart.	M. Verdi, 962	EAC	54923	-
Erythroxyllaceae	<i>E. nobile</i> O.E.Schulz	H. Adorno, s.n.	EAC	48517	-
Erythroxyllaceae	<i>E. nordestinum</i> Costa-Lima, Loiola & M.Alves	D.G. Oliveira, 147	EAC	55089	-
Erythroxyllaceae	<i>E. nummularia</i> Peyr.	E. Melo, 8858	EAC	56876	-
Erythroxyllaceae	<i>E. ochranthum</i> Mart.	A.M. Miranda, 3662	EAC	53801	-
Erythroxyllaceae	<i>E. oxypetalum</i> O.E.Schulz	R.M. Harley, 55305	EAC	50446	-

Tabela 4- Continuação...

Família	Espécie	Voucher	Herbário	Nº de Herbário	Genbank
Erythroxyllaceae	<i>E. passerinum</i> Mart.	L. Galvão, s.n.	EAC	55080	-
Erythroxyllaceae	<i>E. patentissimum</i> O.E.Schulz	B.S. Marimon, 946	EAC	46578	-
Erythroxyllaceae	<i>E. pelleterianum</i> A.St.-Hil	R.M. Harley, 54683	EAC	50441	-
Erythroxyllaceae	<i>E. pictum</i> E.Mey. ex Harv. & Sond	J.E. Burrows & S.M. Burrows, 12308	BNRH	608	-
Erythroxyllaceae	<i>E. platycladum</i> Boj.	J.E. Burrows & S.M. Burrows, 10782	BNRH	19285	-
Erythroxyllaceae	<i>E. plowmanii</i> Amaral	G.E.L. Macedo, 906	EAC	52991	-
Erythroxyllaceae	<i>E. pruinsum</i> O.E.Schulz	C.G. Lopes, 218	EAC	54933	-
Erythroxyllaceae	<i>E. pungens</i> O.E.Schulz	R. Moura, 1121	EAC	57129	-
Erythroxyllaceae	<i>E. revolutum</i> Mart.	M.I.B. Loiola, 2174	EAC	56164	-
Erythroxyllaceae	<i>E. rimosum</i> O.E.Schulz	I.S. Matos, 163	EAC	55082	-
Erythroxyllaceae	<i>E. rosuliferum</i> O.E.Schulz	E. Melo, 8884	EAC	54577	-
Erythroxyllaceae	<i>E. simonis</i> Plowman	E. Melo, 10887	EAC	54567	-
Erythroxyllaceae	<i>E. sinense</i> Y.C.Wu	-	-	-	KP092917.1
Erythroxyllaceae	<i>E. squamatum</i> Sw.	D.A. Folli, 5261	EAC	55225	-
Erythroxyllaceae	<i>E. suberosum</i> St.-Hill.	C.B. Carmo, 1	EAC	53150	-
Erythroxyllaceae	<i>E. subracemosum</i> Turcz.	A. Fernandes, s.n.	EAC	13893	-
Erythroxyllaceae	<i>E. suglauscenses</i> Peyr. ex O.E.Schulz	M.I.B. Loiola, 2223	EAC	56869	-
Erythroxyllaceae	<i>E. tenue</i> Plowman	O. Zambom, 198	EAC	56759	-
Erythroxyllaceae	<i>E. vacciniifolium</i> Mart.	A.M. Miranda, 1383	EAC	48555	-
Rhizophoraceae	<i>Bruguiera sexangula</i> (Lour.) Poir.	-	-	-	AF130333.1
Rhizophoraceae	<i>Carallia brachiata</i> (Lour.) Merr.	-	-	-	AF130320.1
Rhizophoraceae	<i>C. eugenioidea</i> King	-	-	-	AF130321.1
Rhizophoraceae	<i>Cassipourea ceylanica</i> (Gardn.) Alston	-	-	-	AF130319.1

Tabela 4- Continuação...

Família	Espécie	Voucher	Herbário	Nº de Herbário	Genbank
Rhizophoraceae	<i>C.a guianensis</i> Aubl.	-	-	-	AF130318.1
Rhizophoraceae	<i>Crossostylis biflora</i> J.R. Forster & G. Forster	-	-	-	AF130323.1
Rhizophoraceae	<i>Gynotroches axillaris</i> Bl.	-	-	-	AF130322.1
Rhizophoraceae	<i>Kandelia candel</i> (L.) Druce	-	-	-	AF130327.1
Rhizophoraceae	<i>Pellacalyx axillaris</i> Korth.	-	-	-	AF130325.1
Rhizophoraceae	<i>P. lobbii</i> (Hook. fil.) Schimper	-	-	-	AF130326.1
Rhizophoraceae	<i>P. saccardians</i> Scortech.	-	-	-	AF130324.1
Rhizophoraceae	<i>Rhizophora apiculata</i> Bl.	-	-	-	KX231337.1
Rhizophoraceae	<i>R. mangle</i> L.	-	-	-	AF130332.1
Rhizophoraceae	<i>R. mucronata</i> Lam.	-	-	-	KX231338.1
Rhizophoraceae	<i>Sterigmatopetalum guianense</i> Steyerm.	-	-	-	AF130317.1

FONTE: Herbário EAC, BNRH, GENBANK (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

Amplificação, purificação e sequenciamento das amostras

O DNA genômico foi extraído de folhas jovens, expandidas e sem traços de herbivoria, utilizando o kit de extração NucleoSpin Plant II (Macherey-Nagel - MN). Para a amplificação, utilizamos os inicializadores TRNLF-EF (F- GGTTC AAGTCCCTCTATC; R-ATITGAACTGGTGACACGAG) e ITS17SE-5.8/1 (F- ACGAATTCATGGTCCGGT; R- GTTGCCGAGAGTC) como sugerido por Xi *et al.* (2012) para as famílias de Malpighiales.

As condições para a reação em cadeia da polimerase (PCR) seguiram protocolos diferentes para cada marcador. Para o marcador plastidial (TRNLF-EF) realizamos 35 ciclos com 95° por 3min como temperatura inicial, 94° por 30s para desnaturação, 60° por 1min para anelamento, 72° por 1min e 30s para extensão e 72° por 5min para extensão final. Devido ao uso de material herborizado, para o marcador nuclear (ITS 17SE-5.8/1) tivemos que realizar uma reamplificação para melhorar a concentração do produto final da PCR. A primeira fase de amplificação foi realizada com 20 ciclos desenvolvidos com 95° por 3min como temperatura inicial, 95° por 30s para desnaturação, 58° por 1min para anelamento, 72° por 1min e 30s para extensão e 72° por 5min para extensão final. Para os 30 ciclos seguintes, usamos 95° por 3min como temperatura inicial, 95° por 30s para desnaturação, 59° por 1min para anelamento, 72° por 1min e 30s para extensão e 72° por 5min para extensão final.

A PCR foi realizada em termociclador ABI 3730 XL DNA Analyser (Applied Biosystems, Foster City, California, USA). Os produtos da PCR foram purificados seguindo três protocolos diferentes: EXO-SAP (Affymetrix - USB), Wizard Genomic DNA Purification Kit (Promega) e kit BIO BASIC INC. Spin Column (Macherey-Nagel - MN). Os produtos purificados foram sequenciados seguindo o protocolo

proposto por Sanger *et al.* (1979).

Alinhamento de sequências

As sequências foram automaticamente alinhadas usando o programa de múltiplo alinhamento MAFFT v7.3 (Kato & Standley, 2013). Bases ambíguas do início e do final de cada sequência foram removidas manualmente no programa Mesquite v 2.75 (Maddison & Maddison, 2011). Sequências invertidas e mutações de inserção ou deleção foram codificadas manualmente, como eventos de mutação individual e, em seguida, removidas do alinhamento final no programa Mesquite v 2.75 (Maddison & Maddison, 2011).

Análises genéticas

Utilizamos o programa jModeltest v 2.0 (Posada, 2008) para obter a estimativa inicial da taxa de substituição a ser usada como valor inicial na análise bayesiana e obtivemos como modelo de substituição GTR + G e um modelo de relógio de taxas autocorrelacionadas.

A matriz de dados resultante foi analisada usando o método bayesiano no programa Beast v 1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012) que foi conduzida usando o modelo GTR + G para os caracteres de nucleotídeos e um modelo com uma taxa diferente e variação da taxa de gama para os caracteres gap. As análises foram executadas duas vezes por dez milhões de gerações, amostrando todas as milésimas gerações e descartando os primeiros 10% de árvores geradas, para confirmarmos que as cadeias alcançaram a convergência encontrando uma correlação quase perfeita entre os tempos de divergência média posterior das duas correntes. O relógio molecular para as espécies analisadas foi analisado também no programa Beast v 1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012).

Para esse estudo, definimos como clado os grupos com surgimento exclusivo em ramo dicotômico da árvore filogenética com pelo menos duas terminações. Alguns

desses apresentaram valores de suporte abaixo de 0,8, porém foram descritos aqui por apresentarem valor ecológico e estarem de acordo com trabalhos recentes para o gênero.

Obtenção de pontos de ocorrência das espécies analisadas para modelagem de akaike

Obtivemos os pontos de ocorrência no Banco de Dados *on line* do Centro de Referência de Informação Ambiental- CRIA (SpeciesLink, <http://splink.cria.org.br/>) e do Global Biodiversity Information Facility- GIBF (<https://www.gbif.org/>). Checamos os pontos de ocorrência com informações sobre as espécies de sítios de referência em distribuição e sistemática (REFLORA- <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/>, MOBOT-<http://www.mobot.org/>, GIBF- <https://www.gbif.org/>, CRIA- <http://splink.cria.org.br/>). Padronizamos a informação georreferenciada pelas definições do código Darwin (<http://rs.tdwg.org/dwc/>).

Extração dos valores das condições ambientais analisadas

Obtivemos os dados climáticos do sítio do Wordclim (Hijmans *et al.*, 2005) com definição de 5km. Obtivemos os dados edáficos do banco de dados mundial harmonizado do solo (HWSD) com resolução de 5km (FAO/IIASA/ISRIC/ISSCAS/JRC, 2012).

Elaboração de mapas e delimitação de quadrículas

Delimitamos as unidades amostrais (quadrículas) usando mapas divididos em quadrículas de um grau. Utilizamos o mapa do Brasil disponível no site do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE (<http://www.ibge.gov.br/home/>), para avaliar os resultados, comparamos com informações das quatro espécies disponibilizadas no GIBF para África, Madagascar e China.

Com a finalidade de melhor visualizar a apresentação dos grupos observados na filogenia, separamos a área de ocorrência combinando as informações da divisão

climatológica proposta por Köppen-Geiger, subdividindo as áreas em climas úmidos (precipitação anual maior que 1600 mm) e climas estacionalmente secos (precipitação anual menor que 1600 mm). Essa separação foi desenvolvida considerando as diferenças nas condições ambientais descritas para as Savanas e Florestas Estacionais Tropicais e Florestas Pluviais Tropicais (Pennington *et al.*, 2006).

Índices de riqueza em território brasileiro

Para a avaliação de riqueza utilizamos o índice corrigido obtido pelo total de espécies que ocorrem em cada quadrícula (Crisp *et al.*, 2001). No entanto, em algumas áreas a distribuição dentro de uma quadrícula não foi uniforme e, por isso, fizemos a correção do valor de riqueza em cada quadrícula para associar um peso a essas regiões (Ramírez-Barahona *et al.*, 2011). Utilizamos o programa R (R Development Core Team, 2015) para o cálculo do índice de riqueza corrigido. Realizamos testes de correlação de Spearman a fim de avaliar se a correção seria eficiente para considerar a área de cada quadrícula.

Para avaliar a semelhança entre as áreas assinaladas em cada quadrícula, fizemos uma análise de autocorrelação espacial no programa R (R Development Core Team, 2015) com o pacote "ncf" (Bjørnstad, 2009). Dessa forma, testamos se o padrão geográfico de riqueza em espécies é essencialmente aleatório, ou se existem centros ou "hotspots" (Crisp *et al.*, 2001). Avaliamos a autocorrelação com o índice de Moran, que testa a hipótese nula de independência espacial (Legendre & Legendre, 2012) e definimos um valor mínimo de 200 km para se obter o mínimo de grids autocorrelacionados. Obtivemos a medição de continuidade espacial pela construção de um correlograma com 1000 permutações e $\alpha = 0,05$, totalizando seis classes de distância. Usamos o nível de Bonferroni para corrigir e avaliar a importância global do correlograma (Legendre & Legendre, 2012).

Modelagem com critérios de akaike

A modelagem de distribuição espacial baseada em critérios de informação Akaike (AIC) é uma ferramenta que trabalha com a partição da variância (Borcard & Legendre, 2002; Diniz-Filho *et al.*, 2008). As variáveis ecológicas são decompostas em quatro frações que permitiram compreender quais fatores influenciaram a variável resposta do estudo (Borcard & Legendre, 2002). Avaliamos as características das condições ambientais, da distância espacial entre as áreas, a associação entre condições ambientais e distância entre áreas, e características que não podem ser analisadas como, por exemplo, as interações bióticas (Borcard & Legendre, 2002; Diniz-Filho *et al.*, 2008).

Para a elaboração dos modelos, utilizamos a riqueza corrigida como variável resposta. Para a escolha do melhor modelo, selecionamos aquele que apresentou menor valor de AIC (Diniz-Filho *et al.*, 2008). Testamos a colinearidade das variáveis com o fator de inflação da variância (VIF). Valores de VIF maiores que 10 indicam que há colinearidade entre as variáveis (Diniz-Filho & Bini, 2005). O modelo final foi definido como o que melhor se ajustou aos pressupostos de independência espacial e ausência de colinearidade entre as variáveis explicativas.

As variáveis climáticas utilizadas foram a média de temperatura máxima e mínima anual, a amplitude térmica anual e a média de precipitação anual. Como variáveis de solo selecionamos: proporção de silte e argila no solo (S/A) e capacidade de troca catiônica (CTC). Os testes foram feitos no programa Sam 4.0 - Spatial Analysis in Macroecology (Rangel *et al.*, 2010).

Para testar a significância do modelo final, realizamos uma análise de correspondência canônica (CCA) com os valores de similaridade de Bray-Curtis como matriz biótica, obtida a partir de uma matriz binária de presença e ausência, e uma matriz abiótica que corresponde às variáveis ambientais do modelo e filtros espaciais,

quando presentes. O teste foi feito com 999 permutações, e o coeficiente de Monte Carlo foi utilizado para avaliar se a correlação entre matrizes bióticas e abióticas era diferente do esperado ao acaso. Utilizamos para essa análise o programa PC-ORD 6.0 (McCune & Mefford, 2011).

RESULTADOS

Caracterização filogenética e delimitação geográfica

A árvore desenvolvida com as 56 espécies estudadas mostra um forte suporte para a monofilia do gênero (suporte bootstrap = 1) em relação à família irmã Rhizophoraceae.

Observamos a formação de doze clados com maior proximidade filogenética, sendo quatro clados formado por uma única espécie (f- *Erythroxyllum pruinosum* O.E.Schulz, g- *E. cuspidifolium* Mart., i - *E. sinenses* Y.C.Wu, j- *E. oxypetalum* O.E.Schulz e l- *E. nobile* O.E.Schulz) (Fig. 5). O clado (f) tem distribuição Neotropical em climas estacionalmente secos. Os clados g, j, l são endêmicos do Brasil e ocorrem em climas úmidos. Um único clado (i) seria representativo para a Ásia e teria distribuição exclusiva ao continente asiático. No presente estudos, dentre os clados com uma única espécie somente o asiático será descrito detalhadamente a seguir.

Os clados com maior riqueza em espécies têm sua distribuição concentrada dentro da faixa de 20° a 40° de longitude com representantes neotropicais, africanos e na ilha de Madagascar (Fig. 6). Mesmo com a separação da Gondwana (570~kyr BP), as espécies neotropicais apresentaram forte proximidade filogenética com as espécies africanas (Fig. 6).

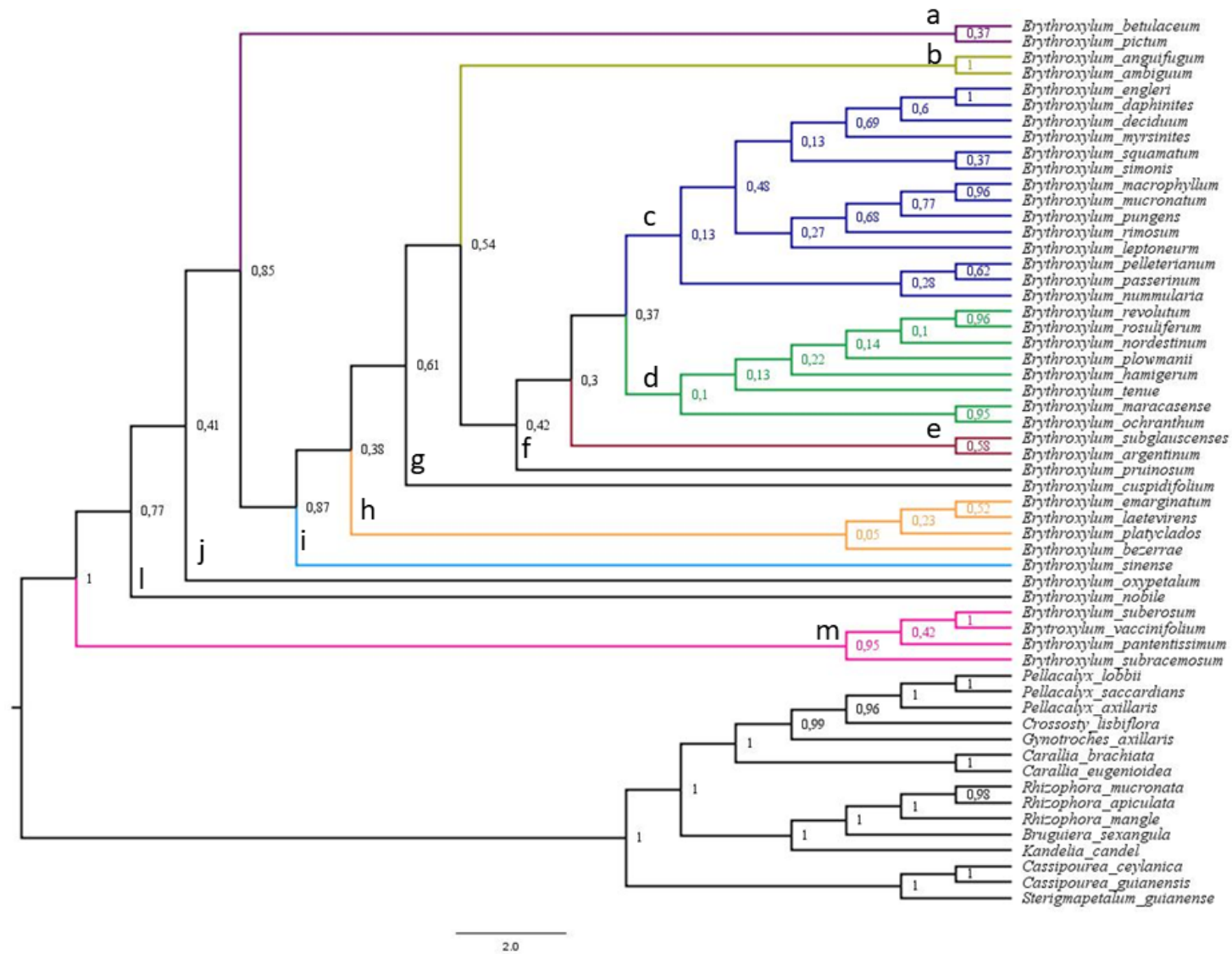


Figura 5- Filogenia molecular para as espécies do gênero *Erythroxyllum*. Árvore de credibilidade de clade máxima (MCCT) que resume os resultados da análise de datação bayesiana. Espécies de Erythroxyllaceae e Rhizophoraceae são apresentadas à direita dos clados. As probabilidades posteriores para os ramos são mostradas nos nós descendentes. Indicação do tempo decorrido em 2.0 Ma.

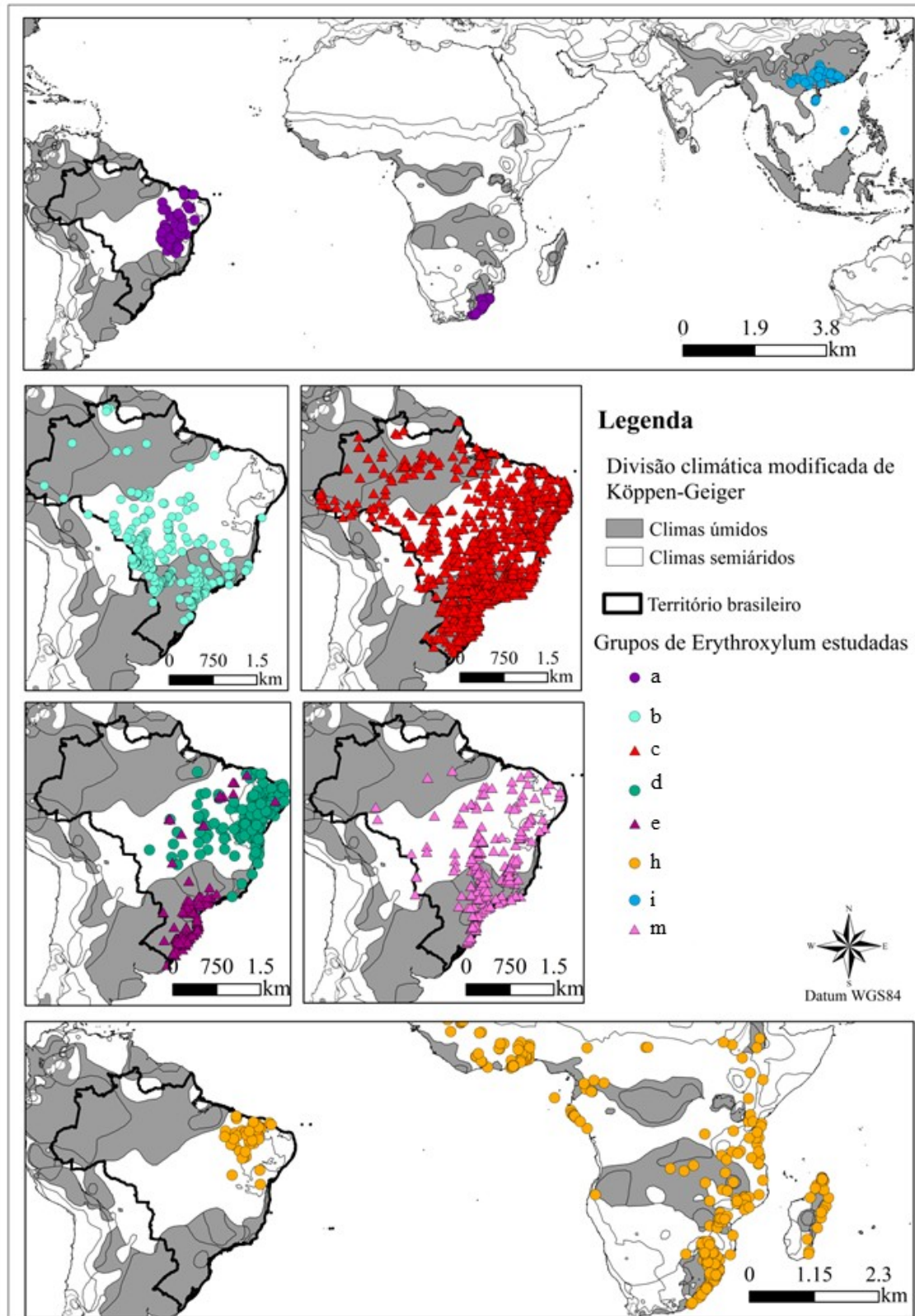


Figura 6- Linhagens mais representativas analisadas: clado a (Neo e Paleotropical), clado b (Neotropical), clado c (Neotropical), clado d (Neotropical), clado e (linhagem estacionalmente seca), clado h (Neo e Paleotropical), clado i (Asiática) e clado m (Neotropical).

Descrição dos clados obtidos

Detalhamos a seguir, cada um dos oito clados que serão descritos para as espécies de *Erythroxylum* analisadas quanto ao clima, área de ocorrência e proximidade taxonômica.

O clado (a) está constituído por *Erythroxylum betulaceum* Mart., uma espécie exclusiva do território brasileiro e registrada em clima estacionalmente seco (climas Köppen-Geiger: Am, Aw e Bsh) e *E. pictum* E.Mey. ex Harv. & Sond, uma espécie africana que ocorre em climas tropical e subtropical úmido a estacionalmente seco (climas Köppen-Geiger: Bwh, Bsh, Cwa, Cwb). A ocorrência em ambos continentes se diferencia na faixa latitudinal, ou seja, a porção brasileira ocorre acima de 25° de latitude e a africana abaixo. Enquanto *Erythroxylum pictum* tem ocorrência subtropical e restrita à faixa litorânea; *E. betulaceum* tem distribuição tropical, no interior do Nordeste do Brasil. Essas espécies foram classificadas por Schulz (1907) em seções taxonômicas distintas, *Erythroxylum betulaceum* em *Erythroxylum* sect. *Archerythroxylum* e *E. pictum*, em *E. sect. Coelocarpus*.

O clado (b) é formado por espécies endêmicas ao Brasil (*Erythroxylum ambiguum* Peyr. e *E. anguifugum* Mart.), que ocorrem tanto em climas tropical e subtropical úmido a estacionalmente seco (climas Köppen-Geiger: Af, Am, Aw, Bsh, Cwa e Cwb). Essas espécies coocorrem somente no Sudeste e Sul do Brasil e próximas ao litoral. *Erythroxylum ambiguum* foi registrada preferencialmente em climas úmidos e subúmidos e na faixa litorânea; enquanto *E. anguifugum* ocorre em ambas condições (climas estacionalmente secos e úmidos). Essas duas espécies são representantes de *E. sect. Archerythroxylum*.

O clado (c) teve a maior área de ocorrência e abrangeu o maior número de espécies. É formado por espécies endêmicas do Brasil (*E. engleri* O.E.Schulz, *E. nummularia*

Peyr., *E. passerinum* Mart., *E. pungens* O.E.Schulz, *E. rimosum* O.E.Schulz e *E. simonis* Plowman) com ocorrência em climas tropical estacionalmente seco e por espécies Neotropicais (*Erythroxylum daphinites* Mart., *E. deciduum* A.St.-Hil., *E. leptoneurum* O.E.Schulz, *E. macrophyllum* Cav., *E. mucronatum* Benth., *E. myrsinites* Mart., *E. pelleterianum* A.St.-Hil e *E. squamatum* Sw.) de climas tropicais e subtropicais úmidos a subúmidos (climas Köppen-Geiger: Af, Am, Aw, Bsh, Cfa, Cwa e Cwb).

Essas espécies não constituem uma única seção taxonômica. *E. nummularia* e *E. leptoneurum* pertencem a *E. sect. Archerythroxylum*; *E. macrophyllum* a *E. sect. Macrocalyx*; *E. daphinites*, *E. deciduum*, *E. engleri*, *E. mucronatum*, *E. myrsinites*, *E. passerinum*, *E. pelleterianum*, *E. pungens*, *E. simonis*, *E. rimosum* e *E. squamatum* a *E. sect. Rhabdophyllum*).

O clado (d) tem sua extensão predominantemente em clima estacionalmente seco e é constituído apenas de espécies endêmicas do território brasileiro (*Erythroxylum hamigerum* O.E.Schulz, *E. maracasense* Plowman, *E. nordestinum* Costa-Lima, Loiola & M.Alves, *E. ochranthum* Mart., *E. plowmanii* Amaral, *E. revolutum* Mart., *E. rosuliferum* O.E.Schulz e *E. tenue* Plowman). Somente *E. hamigerum* e *E. tenue* ocorrem em climas úmidos nos estados da Bahia e Espírito Santo (climas Köppen-Geiger: Am, Bwh, Bsh, Cfa, Cwa, Cwb). Essas espécies também não representam uma seção taxonômica. *E. ochranthum* e *E. rosuliferum* estão posicionadas em *E. sect. Archerythroxylum*; *E. hamigerum* e *E. plowmanii* em *E. seção Macrocalyx*; *E. maracasense*, *E. nordestinum*, *E. revolutum* e *E. tenue* em *E. sect. Rhabdophyllum*.

O clado (e), formado por *Erythroxylum argentinum* O.E.Schulz e *E. suglauscenses* Peyr. ex O.E.Schulz, ocorre em climas tropicais e subtropicais úmidos e estacionalmente secos. Para esse clado, o trópico de Capricórnio separa dois tipos de

habitat, a ocupação acima do Trópico de Capricórnio ocorre em savanas em altitudes acima de 900m no Centro-Oeste e Nordeste do país e, abaixo em florestas pluviais subtropicais (climas Köppen-Geiger: Af, Am, Aw, Bsh, Cfa, Cwa e Cwb). Apesar de ser composto por espécies com áreas de distribuição diferentes, ambas pertencem a *E. sect. Archerythroxylum* e são morfológicamente semelhantes.

O clado (h) abrange *Erythroxylum bezerrae* Plowman, *E. emarginatum* Thonn., *E. laetevirens* O.E.Schulz e *E. platycladum* Boj. As espécies *E. bezerrae* e *E. laetevirens* ocorrem predominantemente no semiárido do Brasil em climas estacionalmente secos; já *E. emarginatum* e *E. platycladum* são endêmicas da África, com registros em climas estacionalmente secos e úmidos (climas Köppen-Geiger: Am, Bwh, Bsh, Cfa, Cwa, Cwb). A maior extensão da distribuição desse clado encontra-se na África continental e Madagascar, sendo o único dos cladogramas com representantes na referida ilha. As espécies desse clado não representam uma única seção taxonômica, sendo *Erythroxylum bezerrae* e *E. laetevirens* posicionados em *E. sect. Rhabdophyllum* e *E. emarginatum* e *E. platycladum* em *E. sect. Lagynocarpus*.

O único clado exclusivamente asiático, com distribuição na Ásia austro-oriental (China), é o (i), com ocorrência nos climas Köppen-Geiger: Cfa e Cwa e representado por apenas *Erythroxylum sinense* Y.C.Wu. Esse táxon foi posicionado em *E. sect. Oxystigma*.

O clado (m) é formado por espécies Neotropicais com ocorrência em climas tropicais e subtropicais úmidos e estacionalmente secos (climas Köppen-Geiger: Am, Bwh, Bsh, Cfa, Cwa, Cwb), sendo representado por *Erythroxylum patentissimum* O.E.Schulz, *E. suberosum* A.St.-Hill., *E. subracemosum* Turcz. e *E. vacciniifolium* Mart. Esse é o único clado a ocupar completamente a extensão da faixa estacionalmente seca do Brasil. Mesmo ocorrendo em áreas de climas úmidos, a única espécie registrada para

vegetações tropicais pluviais foi *Erythroxylum patentissimum*. Destaca-se que essas espécies também não compõem uma única seção taxonômica. *Erythroxylum vacciniifolium* pertence a *E. sect. Archerythroxylum*; *E. suberosum* a *E. sect. Macrocalyx*; *E. patentissimum* a *E. sect. Mastigophorum* e *E. subracemosum* a *E. sect. Rhabdophyllum*.

Modelagem das condições ambientais

Os valores obtidos para o modelo CR ($r^2 = 0.417$) foram $y = 1.729 - 0.003 \text{ média de precipitação anual} - 2.492 \text{ CTC} + 0.436 \text{ (S/A)} - 0.096 \text{ média de temperatura anual} - 2.068 \text{ filtro ambiental}$ e a representação gráfica está apresentada nas Figs. 7 & 8.

Analisando as variações edafoclimáticas, foi possível observar que a maior riqueza de espécies do gênero está associada a regiões com baixa precipitação, solo com maior influência de intemperismo físico com ocorrem Florestas estacionais e onde a ação litorânea ou a altitude atuam como reguladores da temperatura com ocorrência de Florestas pluviais (Fig. 8). Essas características climáticas estão presentes em climas tropicais e subtropicais subúmidos e estacionalmente secos com solos rasos, arenosos comumente encontrados nos Nordeste e litoral do Sudeste do Brasil e são mais facilmente encontradas em Savanas, Florestas Estacionais e Restingas, onde se encontram frequentemente as espécies do gênero (Fig. 7). A ocupação dessas áreas se deu pela influência do acaso (CCA deu significativa; p de Monte Carlo = 0.0010; valores da autocorrelação espacial positivos) (Fig. 8).

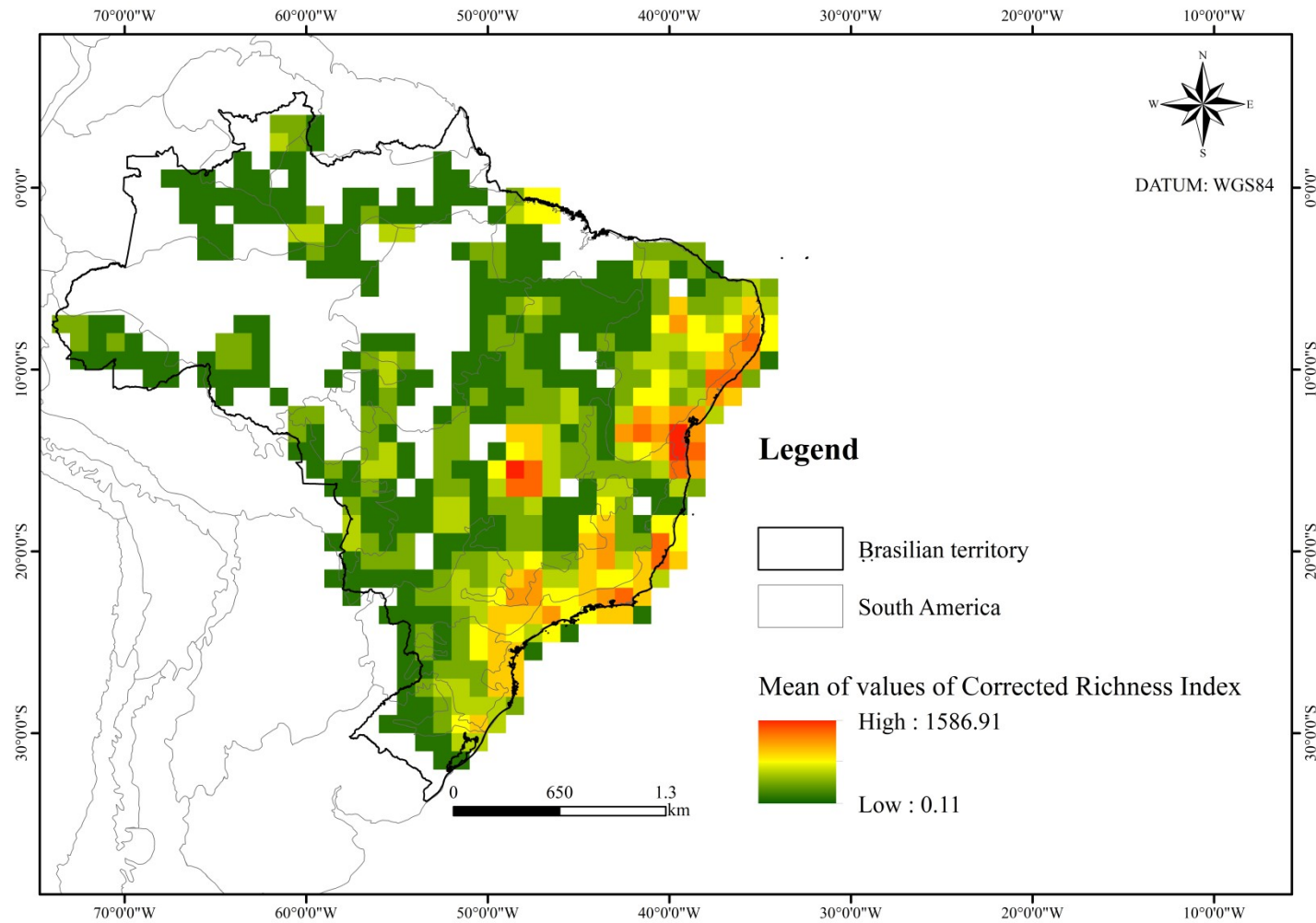


Figura 7- Índices de Riqueza Corrigida (CR) dos representantes de Erythroxylum em território brasileiro por quadrícula (cada quadrícula representa uma célula de 1° x 1° da área amostral).

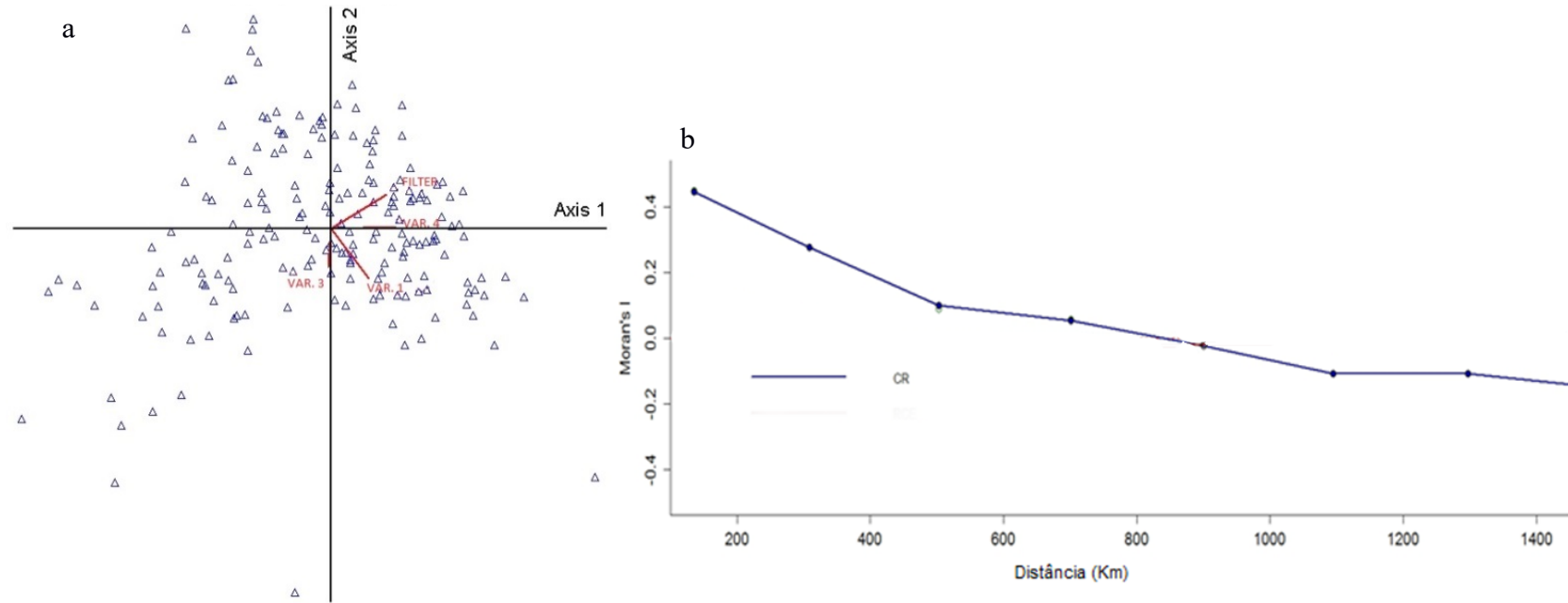


Figura 8- (a) Eixos 1 e 2 da CCA para Riqueza Corrigida (CR), eixo 1 explica 29.1 e eixo 2 explica 0.5 ($p = 0.0010$) (VAR. 1 = precipitação média anual; VAR. 3 = composição de silte e argila; VAR. 4 = temperatura média anual; FILTER = filtros ambientais) (b) correlograma baseado no coeficiente espacial de autocorrelação I de Moran para Riqueza Corrigida (CR) ($\alpha = 5\%$).

DISCUSSÃO

História biogeográfica e padrões de distribuição

Nossa reconstrução da história biogeográfica e filogenética para *Erythroxyllum* é o primeiro estudo com abordagem filogenética para o gênero. Nossos resultados corroboram os estudos palinológicos e anatômicos propostos por Rury (1982) e Oltman (1968) que analisaram espécies neo e paleotropicais do gênero, considerando essas espécies com maior proximidade taxonômica.

Nossos dados indicam que *Erythroxyllum* é monofilético; no entanto, não sustentam as seções propostos por Schulz (1907). Ao contrário do proposto por esse autor, as espécies não se agruparam por seções distintas e somente os clados (b) e (e) são constituídos de uma única seção (*Archerythroxyllum* O.E.Schulz). Destacamos os clados (a) e (h) formados por espécies neo e paleotropicais, que não apresentam uniformidade nas seções taxonômicas e possuem maior proximidade filogenética e história biogeográfica, que outras espécies da mesma área.

A filogenia proposta no presente estudo também corrobora os resultados apresentados por Emche *et al.* (2011), que com o uso de microssatélites, sugeriu que as seções taxonômicas de Schulz (1907) não seriam monofiléticas, porém esses autores deixaram dúvidas quanto a monofilia do gênero. O nosso estudo complementa e torna mais robusta a filogenia desenvolvida por Xi *et al.* (2012) para a ordem Malpighiales, que sugerem que *Erythroxyllum* seria um clado monofilético com especiação recente.

Observamos que as regiões de transição entre climas tropicais e subtropicais úmidos e estacionalmente secos localizadas na antiga conexão entre os continentes africano e americano, parecem ter sido o ponto de partida para a radiação de *Erythroxyllum* para toda a área de distribuição, conclusão também alcançada por Cordeiro *et al.* (2017). A

mais extensa área de distribuição entre os clados aqui apresentados, refere-se a um conjunto formado por espécies africanas e brasileiras (Clado h). Essas espécies têm ocorrência reconhecida para ambientes estacionalmente secos e bordas de mata, ambientes que, segundo Olson *et al.* (2001), compõem uma vasta região de savanas e arbustarias tropicais com características ambientais muito similares nos dois continentes.

O clado (i) é o único exclusivo para climas úmidos, e como ressaltado anteriormente, acreditamos ser também uma linhagem com ocorrência restrita para a Ásia austromeridional. Esse clado é muito representativo, pois, segundo Schulz (1907) e Shu (2008), *Erythroxylum sinense* é a espécie com maior área de ocorrência na Ásia e representa boa parte da área de ocorrência do gênero para o continente.

A divisão de grupos permitiu inferir que clados basais (i e m) teriam começado a se diversificar no *continuum* que ocorre na divisa Nordeste e Sudeste do Brasil, nos países do Noroeste e Sudeste do continente africano e Ásia auto-meridional. Esse é um indicativo de duas possíveis linhagens que tem se distanciado morfológica e geograficamente com o tempo: uma neo e paleotropical e, outra que seguiu para o extremo leste da distribuição.

Com o modelo de nicho ambiental elaborado para o Brasil, torna possível inferir que áreas com climas estacionalmente secos apresentam as maiores riquezas em espécies. Observamos que as áreas de ocorrência paleotropicais apresentaram condições similares para as espécies dos clados (a) e (h), que segundo Hyde *et al.* (2017a,b,c) e Bingham *et al.* (2017) estão associadas a climas estacionalmente secos ou em bordas de florestas pluviais.

Avaliação da similaridade com outras famílias botânicas tropicais

Assim como em estudos para outras famílias botânicas de ampla distribuição como

Cucurbitaceae (Holstein & Renner, 2011), Anacardiaceae, Burseraceae (Weeks *et al.*, 2014) e Fabaceae (Souza-Neto *et al.*, 2016), os clados aqui apresentados proporcionam evidências de mudanças evolutivas frequentes que favoreceram a adaptação para condições ambientais contrastantes entre si. Os clados propostos para *Erythroxylum* no presente estudo, em sua maioria, não demarcaram áreas geográficas distintas e nem separações claras quanto às condições ambientais de ocorrência de cada linhagem. Uma possível explicação advém da própria filogenia que indica que as espécies ainda encontram-se em rápido processo de especiação recente e não gerando, ainda, o tempo necessário para a total separação geográfica dos clados.

Analisando a adequabilidade ambiental constatamos a maior riqueza em espécies em ambientes com climas estacionalmente secas. Essas condições prevaleceram nas áreas de ocorrência dos clados A, B, D, F e H; e compõem áreas neo e paleotropicais. Essa característica pode ser um indicativo das condições ambientais dos centros de origem do gênero. No entanto, contrapondo o proposto por Crisp & Cook (2012) sobre conservação filogenética de nicho, as espécies do gênero ocorrem em condições muito plásticas e extrapolam a área de ocorrência prevista pela adequabilidade ambiental para os clados basais.

Análise da distribuição na região Neotropical e formação de refúgios

Geograficamente, a área com maior riqueza em espécies para o gênero e maior concentração de clados encontra-se entre 20° e 40° de latitude (clados a, b, c, e, ocorrência africana para m). Sendo assim, a distribuição de *Erythroxylum* diverge do esperado para linhagens tropicais, que tenderiam a se concentrar e apresentar maior riqueza em latitudes menores que 20° como proposto por Willig *et al.* (2003) e Mittelbach *et al.* (2007) para o neotrópico e Kerkhoff *et al.* (2014) para áreas em toda a região Tropical.

Foi possível observar para *Erythroxylum*, clados com distribuição em pequenas áreas de ocorrência, similares as previstas pela teoria de refúgios proposta por Haffer (1969) para florestas pluviais, porém em vegetações de Savanas ou em Florestas Estacionais. Para os clados (b) e (m), os refúgios observados são Savanas (em b) e Florestas Estacionais (em m) dentro de áreas com clima predominantemente úmido, os quais foram ricamente analisadas por Pennington *et al.* (2004; 2006). Já para o clado (e), a distribuição se deve a disjunção de Savanas em áreas serranas no semiárido brasileiro, como observado também por Colinvaux *et al.* (2000), Caetano *et al.* (2008), Werneck *et al.* (2011) e Menezes *et al.* (2016).

A ausência de uma separação espacial clara dos clados de *Erythroxylum* pode ser explicada pela especiação recente, como sugerido por Holstein & Renner (2011) para a família Cucurbitaceae. Para esses grupos, as áreas consideradas como berçários de espécies na região Neotropical, tendem a sofrer maiores oscilações climáticas durante as glaciações. Como proposto do Cordeiro *et al.* (2017), as espécies do gênero teriam sofrido forte influência das mudanças climáticas recentes e tenderiam a perder habitat, formando agrupamentos menores em condições desfavoráveis. Esses refúgios poderiam intensificar extinções prejudicando à manutenção das atuais espécies.

Não houve uma segregação espacial clara de clados em condições climáticas distintas, mesmo o gênero apresentando predominância em ambientes com clima estacionalmente secos. Devido à localização geográfica e a adequação ambiental das espécies, *Erythroxylum* pode ser usado como indicador para avaliar o avanço de condições climáticas estacionalmente secas, ocasionadas pelo aquecimento global.

Concluimos então que para *Erythroxylum* não foi possível delimitar os clados obtidos a partir do isolamento geográfico das linhagens como prevista pela hipótese H1 e nem delimitar as características de distribuição das linhagens por condições como previsto

em H2. No entanto, as condições edafoclimáticas para a maioria dos clados sugere que a maior diversificação do gênero aconteceu simultaneamente em toda a área de ocorrência e sobre a ação de condições ambientais preferencialmente estacionalmente secas (exceto para o clado i). A partir dos dados moleculares inferimos que a formação dos grupos de espécies está relacionada a duas principais linhagens, uma neo e paleotropical e, uma asiática. Não foi possível inferir sobre o grupo australiano.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado concedida à primeira autora; ao projeto CAPES/PROCAD 157/2007, coordenado pela profa. Francisca Soares de Araújo, pelo apoio financeiro e bolsa sanduíche para a Universidade de Campinas (UNICAMP) para discussão e elaboração de parte da tese; aos curadores John Burrows e Bárbara Turpin (Buffelskloof Herbarium - BNRH) pela doação de duplicatas para aquisição de amostras botânicas. Maria Iracema Bezerra Loiola, Francisca Soares de Araújo e Fernando Roberto Martins agradecem ao CNPq pelas bolsas de pesquisadores concedida.

REFERÊNCIAS

- Arita, H. T., and E., Vazquez-Dominguez. 2008. The tropics: cradle, museum or casino? A dynamics null model for latitudinal gradients of species diversity. *Ecol. Lett.* 11(7): 653-663.
- BFG – The Brazil Flora Group. 2015. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*. 66:1085-1113.
- Bingham, M. G., A., Willemen, B. T. Wursten, P. Ballings, and M. A. Hyde. 2017. Flora of Zambia: Genus page: *Erythroxylum*. Available at http://www.zambiaflora.com/speciesdata/genus.php?genus_id=794. Accessed August 2017.
- Bjørnstad, O.N. 2009. ncf: Spatial nonparametric covariance functions. R package version 1.13. Available at <http://cran.r-project.org/web/packages/ncf/index.html>. Accessed August 2017.
- Borcard, D., and P., Legendre. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecol. Model.* 153: 51-68.

- Caetano, S., D. Prado, T. Pennington, S. Beck, A. Oliveira-Filho, R. Spichiger, and Y. Naciri. 2008. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Mol. Ecol.* 17:3147-3159.
- Cardillo, M., P. H. Weston, Z.K.M., Reynolds, P. M. Olde, A. R. Mast, E. Lemmon, A.R. Lemmon and L. Bromham. 2017. The phylogeny and biogeography of *Hakea* (Proteaceae) reveals the role of biome shifts in a continental plant radiation. *Evol.* 71: 1928-1943.
- Colinvaux, P.A., P. E. De Oliveira, and M. B. Bush. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quat. Scienc. Rev.* 19:141-169.
- Cordeiro, L. S., F. S. Araújo, I. Koch, A. O. Simões, F. R. Martins, and M.I.B. Loiola. 2017. Paleodistribution of Neotropical species of *Erythroxylum* (Erythroxylaceae) in humid and dry environments. *Act.a Bot. Bras.* no prelo.
- Crisp, M. D., S. Laffan, H. P. Linder, and A. Monro. 2001. Endemism in the Australian flora. *J. Biogeog.* 28:183-198.
- Crisp, M. D, and L. G. Cook. 2012. Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytol.* 196:681-694.
- Diniz-Filho, J. A. F., and L. M. Bini. 2005. Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecol. Biogeog.* 14:177-185.
- Diniz-Filho, J. A. F., T. F. L. V. Rangel, and L. M. Bini. 2008. Model selection and information theory in geographical ecology. *Global Eco. Biogeog.* 17:479-488.
- Drummond, A. J., M. A. Suchard, D. Xie, and A. Rambaut. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molec. Biol. Evol.* 29:1969-1973.
- Emche, S. D., D. Zhang, B. I. Melissa, B. A. Bailey, and L. W. Meinhardt. 2011. AFLP Phylogeny of 36 *Erythroxylum* species: genetic relationships among *Erythroxylum* species inferred by AFLP analysis. *Trop. Plant Biol.* 4: 126-133.
- FAO/IIASA/ISRIC/ISSCAS/JRC, 2012. Harmonized World Soil Database (version 1.2). FAO, Rome, Italy and IIASA, Laxenburg, Austria. Available at <http://webarchive.iiasa.ac.at/Research/LUC/External-World-soil-database/HTML/index.html?sb=1>. Accessed August 2017.
- FLORA DO BRASIL 2020 em construção. Rio de Janeiro, Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Accessed August 2017.
- Haffer J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.
- Hijmans, R.J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25:1965-1978.
- Holstein, N. and S. S. Renner. 2011. A dated phylogeny and collection records reveal repeated biome shifts in the African genus *Coccinia*(Cucurbitaceae). *BMC Evol. Bio.* 11:1-16.
- Hyde, M.A., B. T. Wursten, P. Ballings, and M. C. Palgrave. 2017a. Flora of Mozambique: Genus page: *Erythroxylum*. Available at http://www.mozambiqueflora.com/speciesdata/genus.php?genus_id=794. Accessed August 2017.
- Hyde, M.A., B. T. Wursten, P. Ballings, and M. C. Palgrave 2017b. Flora of Malawi: Genus page: *Erythroxylum*. Available at http://www.malawiflora.com/speciesdata/genus.php?genus_id=794. Accessed August 2017.
- Hyde, M.A., B. T. Wursten, P. Ballings, and M. C. Palgrave. 2017c. Flora of Zimbabwe: Genus page: *Erythroxylum*. Available at

- http://www.zimbabweflora.co.zw/speciesdata/genus.php?genus_id=794. Accessed August 2017.
- Katoh, K., and D. M. Standley. 2013. MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in Performance and Usability. *Mol. Bio. Evol.* 30:772-780.
- Kerckhoff, A. J., P. E. Moriarty, and M. D. Weiser. 2014. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 111:8125-8130.
- Legendre, P., and L. Legendre. 2012. *Numerical Ecology*. Elsevier Science ed. Canada. 1006p.
- Loiola, M.I.B. 2004. Flora de Grão Mogol, Minas Gerais: Erythroxyloaceae. *Boletim de botânica da Universidade de São Paulo* 22: 101–108.
- Maddison, W. P., and D. R. Maddison. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. Available at: <http://mesquiteproject.org/>. Accessed August 2017.
- McCune, B., and M. J. Mefford. 2011. *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*. Oregon.
- Menezes, M. O. T., D. C. Zappi, E. M. Moraes, F. F. Franco, N. P. Taylor, I. R. Costa, and M. I. B. Loiola. 2016. Pleistocene radiation of coastal species of *Pilosocereus* (Cactaceae) in eastern Brazil. *J. Arid. Environ.* 135:22-32.
- Mittelbach, G. G., D. W. Schemske, H. V. Cornell, A. P. Allen, J. M. Brown, M. B. Bush, S. P. Harrison, A. H. Hurlbert, N. Knowlton, H. A. Lessios, C. M. McCain, A. R. McCune, L. A. Mcdade, M. A. Macpeek, T. J. Near, T. D. Price, R. E. Ricklefs, K. Roy, D. F. Sax, D. Schluter, J. M. Sobel, and M. Turelli. 2007. Evolution and the altitudinal diversity gradient. *Ecol. Lett.* 10:315-331.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'Amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao and K. R. Kassem 2001. Terrestrial ecoregions of the worlds: A new map of life on Earth. *Bioscience* 51: 933-938.
- Oltman O. 1968. Die pollen morphologie der Erythroxyloaceae und ihresystematischebedeutung. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 81:505-511.
- Pennington, T., G. P. Lewis, and J. A. Ratter. 2006. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical savannas and seasonally dry forests. *Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation* (ed. by R.T. Pennington, G.P. Lewis and J.A. Ratter), CRC Press, Boca Raton, FL. pp. 1–29.
- Plowman, T., N. Hensold. 2004. Names, types and distribution of neotropical species of *Erythroxyllum* (Erythroxyloaceae). *Brittonia* 56(1):1–53.
- Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Mol. Bio. Evol.* 25(7):1253-1256.
- R Development Core Team. R: A Language And Environment For Statistical Computing. R. Foundation For Statistical Computing. 2015. Available at <http://www.r-project.org>. Accessed August 2017.
- Ramírez-Barahona, S., I. Luna-Veiga, and D. Tejero-Díez. 2011. Species richness, endemism, and conservation of American tree ferns (Cyatheales). *Biodiv. Cons.* 20:59-72.
- Rangel, T. F., A. F. Diniz-Filho and M. Bini. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography.* 33: 46-50.
- Rury, P. M. 1982. Systematic anatomy of the Erythroxyloaceae. Tese de Doutorado – University of North Caroline. North Caroline. 397pp.

- Sanger, F., Nicklen, S. and Coulson, A. R. 1979. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 74:5463-5468.
- Schulz, O. E. 1907. Erythroxylaceae. *Das Pflanzenreich* (ed por A. Engler) Akademie der wissenschaften preuss, Leipzig. 4(134):1-164.
- Shu G. K. 2008. *Erythroxylum in: Fl. China* 11: 39–40.
- Souza-Neto, A. C., M. V. Cianciaruso, and R. G. Collevatti. 2016. Habitat shifts shaping the diversity of a biodiversity hotspot through time: insights from the phylogenetic structure of Caesalpinioideae in the Brazilian Cerrado. *J. Biogeog.* 43:340-350.
- Weeks, A., F. Zapata, S. K. Pell, D. C. Daly, J. D. Mitchell, and P. V. A. Fine. 2014. To move or to evolve: contrasting patterns of intercontinental connectivity and climatic niche evolution in “Terebinthaceae” (Anacardiaceae and Burseraceae). *Front. Genet.* 5:1-20.
- Werneck, F.P., G. C. Costa, G. R. Colli, D. E. Prado, and J. W. Sites-Jr. 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Global Eco. Biogeog.* 20:272-288.
- Willig, M. R.; D. M. Kaufman, and R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *An. Rev. Ecol. Syst.* 34: 273-309.
- Xi, Z., B. R. Ruhfel, H. Schaefer, A. M. Amorim, M. Sugumaran, K. L. Wrdack, P. K. Endress, M. L. Matthews, P. F. Stevens, S. Mathews, and C. C. Davis. 2012. Phylogenomics and a posteriori data partitioning resolve the Cretaceous angiosperm radiation Malpighiales. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 109 (43):17519-17524.

4. CONCLUSÃO

Com o desenvolvimento do presente estudo, pudemos iniciar o preenchimento de uma das maiores lacunas relacionadas a *Erythroxylum*, avaliando a história biogeográfica e reavaliando as relações taxonômicas vigentes para o gênero. *Erythroxylum* possui ampla distribuição em toda a região Tropical. As simulações em paleoambiente, referentes ao primeiro capítulo, dividiram as espécies em quatro padrões distintos quanto expansão e contração de áreas ocupadas para cada flutuação das condições ambientais. No entanto, a separação baseada nas oscilações paleoclimáticas não gerou a segregação em grupos monofiléticos, tendo em vista que a maioria dos padrões (Amazônico, Estacionalmente Seco e Miscelânico) estão agrupados no clado "C" proposto no segundo capítulo. O único padrão exclusivamente subtropical (Paraná Sul) agregou espécies de dois cladogramas (C e E).

No segundo capítulo observamos que a maior riqueza em espécies em território brasileiro encontra-se nos estados da Bahia, Ceará, Pernambuco, Minas Gerais e Rio de Janeiro (locais onde ocorrem valores mais altos encontram-se coloração que vão de amarelo a vermelho). Mesmo nas áreas com maior riqueza, não houve uma segregação espacial clara de cladogramas em condições climáticas distintas. Para as espécies com ocorrência no Brasil, a maior riqueza em espécies coincide a condições ambientais geralmente encontradas em clima estacionalmente seco. Através da análise visual da distribuição de espécies com ocorrência para a África continental e Madagascar, foi possível inferir que esse conjunto de espécies também está melhor adaptado a climas estacionalmente seco, enquanto que as asiáticas ocorrem exclusivamente em climas úmidos. Nesse sentido, as condições ambientais teriam favorecido a divisão de dois grupos, formando uma linhagem neo e paleotropical e uma exclusivamente asiática.

Os modelos gerados no primeiro capítulo para as condições de clima atual delimitaram a mais vasta extensão territorial para todas as espécies. Comparando as condições climática preditas para o Último Máximo Glacial e o Último Interglacial com as predições para as condições climáticas futuras, sugeridas pela literatura, espera-se uma redução da área ocupada por todos os padrões úmidos e a expansão de um *continuum* para um único padrão exclusivamente estacionalmente seco. Destacamos que a redução dos padrões de climas úmidos poderá fragmentar consideravelmente as áreas de ocorrência e contribuir para a extinção de espécies, principalmente às Amazônicas.

Dessa forma, as espécies de *Erythroxylum* podem ser usadas como indicadoras para avaliar o avanço de áreas com maior aridez, ocasionadas pelo aquecimento global.

Finalizando, concluímos que apesar de amplamente distribuído, o gênero *Erythroxylum* sofreu uma rápida especiação e consequente radiação geográfica que propiciou um acúmulo de espécies e clados que coexistem em condições climas tropicais e subtropicais úmidos e estacionalmente secos. No entanto, a segregação especial prevista nas simulações paleoclimáticas permite inferir que, ao longo do tempo, ocorrerá uma clara diferenciação geográfica das linhagens. Dessa forma, para as espécies do gênero aqui analisadas, a região Tropical permanece como um berçário de espécies e a estabilidade climática tem favorecido o surgimento de novos táxons. Isso pode ser comprovado pelo considerável número de espécies novas que têm sido descritas, principalmente para o Brasil, nos últimos 30 anos por especialistas do gênero.

O presente estudo está inserido em projeto maior desenvolvido pela parceria Cordeiro e Loiola, no esforço de elucidar quais as características ambientais e filogenéticas que influenciam a distribuição do gênero *Erythroxylum* no território brasileiro. Nesse intuito, tem-se elaborado listas florísticas focando as espécies do gênero em diferentes estados do Brasil: Ceará (Cordeiro; Loiola, 2017, Revista Rodriguésia), Sergipe (Costa-Lima et al., 2013, capítulo de livro), Mato Grosso do Sul (Loiola; Cordeiro, no prelo, Revista Iheringia); Minas Gerais: Diversidade florística nas cangas do quadrilátero ferrífero (Loiola; Cordeiro, 2012; capítulo de livro); Alagoas (Loiola *et al.*, em andamento). Foi descrita uma nova espécie para Minas Geral, *Erythroxylum sobraleanum* (Loiola; Cordeiro, 2013, Revista Phytotaxa) e está em andamento a descrição de outra nova espécie para Pernambuco. Somos responsáveis pela alimentação de informações da família Erythroxylaceae na Flora do Brasil (2020), bem como detentoras de um banco de dados exclusivo para o gênero, com informações georreferenciadas para as espécies que fomentaram trabalhos sobre a distribuição no Brasil ainda não publicados (Cordeiro, 2013 - dissertação de mestrado) e no prelo (Cordeiro *et al.*, no prelo. - capítulo 1- da Tese de Doutorado).

REFERÊNCIAS

- ADAMS-HOSKING, C.; MCALPINE, C.; RHODES, J.R.; GRANTHAM, H.S.; MOSS, P.T. 2012. Modelling changes in the distribution of the critical food resources of a specialist folivore in response to climate change. **Diversity and Distribution**, 18: 847–860.
- ANTONELLI, A.; NYLANDERB, J.A.A.; PERSSON, C.; SANMARTIN, I. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, 106: 9749–9755.
- ANTONELLI, A.; SANMARTIN, I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? **Táxon** 60 (2): 403–414.
- ARAKAKI, M.; CHRISTIN, P.A.; NYFFELER, R.; LENDEL, A.; EGGLI, U.; OGBURN, R.M.; SPRIGGS, E.; MOORE, M.J.; EDWARDS, E.J. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, 108: 8379–8384.
- ARITA, H.T.; VAZQUEZ-DOMINGUEZ, E. 2008. The tropics: cradle, museum or casino? A dynamics null model for latitudinal gradients of species diversity. **Ecology Letters** 11 (7): 653–663.
- AVISE, J.C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press. Cambridge. 447pp.
- ARIF, S.; ADAMS, D.C.; WICKNICK, J.A. 2007. Bioclimatic modelling, morphology, and behavior reveal alternative mechanisms regulating the distributions of two parapatric salamander species. **Evolutionary Ecology Research**, 9: 843–854.
- BARRACLOUGH, T.G.; NEE, S. 2001. Phylogenetics and speciation. **Trends in Ecology & Evolution** 16 (7): 391–399.

BARTHE, S.; BINELLI, G.; HÉRAULT, B.; SCOTTISAINTAGNE, C.; SABATIER, D.; SCOTTI, I. 2017. Tropical rainforests that persisted: inferences from the Quaternary demographic history of eight tree species in the Guiana shield. **Molecular Ecology**, 26: 1161–1174.

BIGARELLA, J.J.; ANDRADE-LIMA, D.; RIEHS, P.J. 1975. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 47: 411–464.

BORCARD, D.; LEGENDRE, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. **Ecological Modelling**, 153: 51–68.

CAETANO, S., PRADO, D.; PENNINGTON, T.; BECK, S.; OLIVEIRA-FILHO, A.; SPICHIGER, R.; NACIRI, Y. 2008. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). **Molecular Ecology**, 17: 3147–3159.

CARDILLO, M.; WESTON, P.H.; REYNOLDS, Z.K.M. OLDE, P.M.; MAST, A.R.; LEMMON, E.; LEMMON A.R.; BROMHAM, L. 2017. The phylogeny and biogeography of *Hakea* (Proteaceae) reveals the role of biome shifts in a continental plant radiation. **Evolution**, 71: 1928–1943.

CHAPIN, F.Z.I.; ZAVALETA, E.S.; EVINER, V.T.; NAYLOR, R.S.; VITOUSEK, P.M.; REYNOLDS, H.L.; HOBBLE, D.U.; MACK, M.C.; DÍAZ, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. **Nature**, 405: 234–242.

CIANCIARUSO, M.V.; SILVA, I.A.; BATALHA, M.A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, 9 (3): 93–103.

COLINVAUX, P.A., DE OLIVEIRA, P.E.; BUSH, M.B. 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. **Quaternary Science Review**, 19:141–169.

- CRISP, M.D.; COOK, L.G. 2012. Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes? **New Phytologist**, 196:681–694.
- DINIZ-FILHO, J.A.F.; RANGEL, T.F.L.V.B.; BINI, L.M. 2008. Model selection and information theory in geographical ecology. **Global Ecology and Biogeography**, 17: 479–488.
- DONOGHUE, M.J.; EDWARDS, E.J. 2014. Biome Shifts and Niche Evolution in Plants. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 45: 547–572.
- EMCHE, S.D.; ZHANG, D.; MELISSA B. I.; BAILEY, B.A.; MEINHARDT, L.W. 2011. AFLP Phylogeny of 36 *Erythroxylum* species: genetic relationships among *Erythroxylum* species inferred by AFLP analysis. **Tropical Plant Biology**, 4: 126–133.
- FREITAS, A.G.; CARVALHO, M.A.; MENDONÇA, C.B.F.; GONÇALVES-ESTEVEZ, V. 2013. Pollen grains in quaternary sediments from the Campos Basin, state of Rio de Janeiro, Brazil: Core BU-91-GL-05. **Acta Botanica Brasilica**, 27(4): 761–772.
- FRECKLETON, R.P.; PHILLIMORE, A.B.; PAGEL, M. 2008. Relating traits to diversification: A simple test. **American Naturalist**, 172: 102–115.
- FURLEY, P.A.; METCALFE, S.E. 2007. Dynamic changes in savanna and seasonally dry vegetation through time. **Progress in Physical Geography**, 31: 633–642.
- GENTRY, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 75: 1–34.
- GENTRY, A.H. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. **Oikos**, 63: 19–28.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. **Science**, 165: 131–137.

HAFFER, J. 2008. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. **Brazilian Journal of Biology**, 68: 917–947.

HAFFER, J.; PRANCE, G.T. 2001. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: On the refugetheory of biotic differentiation. **Amazoniana**, 16: 579–608.

HIJMANS, R.J.; CAMERON, S.E.; PARRA, J.L.; JONES P.G. & JARVIS, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International journal of climatology**, 25: 1965–1978.

HOLSTEIN, N.; RENNER, S.S. 2011. A dated phylogeny and collection records reveal repeated biome shifts in the African genus *Coccinia* (Cucurbitaceae). **BMC Evolution Biology** 11:1–16.

HYDE, M.A.; WURSTEN, B.T.; BALLINGS, P.; PALGRAVE, M.C. 2017a. Flora of Mozambique: Genus page: *Erythroxylum*. Disponível em: http://www.mozambiqueflora.com/speciesdata/genus.php?genus_id=794. Acesso em: 12. Ago. 2017.

HYDE, M.A.; WURSTEN, B.T.; BALLINGS, P.; PALGRAVE, M.C. 2017b. Flora of Malawi: Genus page: *Erythroxylum*. Disponível em: http://www.malawiflora.com/speciesdata/genus.php?genus_id=794. Acesso em: 12. Ago. 2017.

HYDE, M.A.; WURSTEN, B.T.; BALLINGS, P.; PALGRAVE, M.C. 2017c. Flora of Zimbabwe: Genus page: *Erythroxylum*. Disponível em: http://www.zimbabweflora.co.zw/speciesdata/genus.php?genus_id=794. Acesso em: 12. Ago. 2017.

HUGHES, C.E.; PENNINGTON, R.T.; ANTONELLI, A. 2013. Neotropical plant evolution: assembling the big picture. **Botanical Journal Linnean Society**, 171: 1–18.

JARA-ARANCIO, P., ARROYO, T.K. M.; GUERRERO, P.C.; HINOJOSA, L.F.;

- ARANCIO, G.; MÉNDEZ, M.A. 2014. Phylogenetic perspectives on biome shifts in *Leucocoryne* (Alliaceae) in relation to climatic niche evolution in western South America. **Journal of Biogeography**, 41: 328–338.
- JONHSON, E.L.; ZHANG, D.; EMCHE, S.D. 2005. Inter- and Intra- specific variation among five species of *Erythroxylum* taxa assessed by AFLP. **Annals of Botany**, 95(4): 601–608.
- JOHNSON, E.L.; ZHANG, D.; EMCHE, S.D. 2005. Inter- and intra-specific variation among five *Erythroxylum* taxa assessed by AFLP. **Annals of Botany** 95: 601–608.
- KERKHOFF, A.J., MORIARTY, P.E.; WEISER, M.D. 2014. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 111: 8125–8130.
- KUKLA, G.J., BENDER, M.L., BEAULIEU, J.L., BOND, F.G., BROECKER, W.S. 2002. Last Interglacial Climates. **Quaternary Researchers** 5: 2–13.
- LANDE, R. 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution. **Ecology**, 63(3): 607–615.
- LOIOLA, M.I.B. 2001. Revisão taxonômica de *Erythroxylum* P. Browne sect. *Rhabdophyllum* O.E.Schulz (Erythroxylaceae Kunth). Tese de doutorado. – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. 238p.
- MENEZES, M.O.T.; ZAPPI, D.C.; MORAES, E.M.; FRANCO, F.F.; TAYLOR, N.P.; COSTA, I.R.; LOIOLA, M.I.B. 2016. Pleistocene radiation of coastal species of *Pilosocereus* (Cactaceae) in eastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, 135: 22–32.
- MERWE, M. van der; CHRISTINA, J.; ROSSETTO, M. 2009. Microsatellite loci for a new Australian endemic plant species *Erythroxylum* sp. ‘Cholmondely Creek’ (J.R.Clarkson 9367) (Erythroxylaceae). **Conservation Genet Resource**, 1: 329–331.

MITTELBACH, G.G.; SCHEMSKE, D.W.; CORNELL, H.V.; ALLEN, A.P.; BROWN, J.M.; BUSH, M.B.; HARRISON, S.P.; HURLBERT, A.H.; KNOWLTON, N.; LESSIOS, H.A.; MCCAIN, C.M.; MCCUNE, A.R.; MCDADE, L.A.; MACPEEK, M.A.; NEAR, T.J.; PRICE, T.D.; RICKLEFS, R.E.; ROY, K.; SAX, D.F.; SCHLUTER, D.; SOBEL, J.M.; TURELLI, M. 2007. Evolution and the altitudinal diversity gradient. **Ecology Letters**, 10: 315–331.

MOREAU, C.S.; BELL, C.D. 2013. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants. **Evolution**, 67(8): 2240–2257.

OLTMAN, O. 1968. Die pollen morphologie der Erythroxyloaceae und ihre systematische bedeutung. **Berichte Der Deutschen Botanischen Gesellschaft**, 81(11): 505–511.

PENNINGTON, R.T.; DICK, C.W. 2004. The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. **Philosophical Transaction of the Royal Society Biological**, 359: 1611–1622.

PENNINGTON, R.T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. 2009. Woody Plant **Diversity**, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. **Annual Review Ecology and Evolution Systematic**, 40: 437–457.

PHILLIPS, S.J.; DUDÍK, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. **Ecography**, 31: 161–175.

PLOWMAN, T.C.; BERRY, P.E. 1999. Erythroxyloaceae. In: J. Steyermark; P. Berry; B. Holst; K. Yatskievych (org.). **Flora of the Venezuelan Guayana**. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, 5: 59–71.

PLOWMAN, T.; HENSOLD, N. 2004. Names, types and distribution of neotropical species of *Erythroxyllum* (Erythroxyloaceae). **Brittonia**, 56(1): 1–53.

- PRANCE, G.T. 2000. The failure of biogeographers to convey the conservation message. **Journal of Biogeography**, 27: 51–57.
- RICKLEFS, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. **Ecological Letters**, 7: 1–15.
- RURY, P.M. 1982. Systematic anatomy of the Erythroxylaceae. Tese de Doutorado. University of North Caroline. North Caroline. 397pp.
- SCHULZ, O.E. 1907. Erythroxylaceae. In: A. Engler. **Das Pflanzenreich**, 4(134): 1–164.
- SEPULCHRE, P.; RAMSTEIN, G.; FLUTEAU, F.; SCHUSTER, M.; TIERCELIN, J.J.; BRUNET, M. 2006. Tectonic uplift and Eastern Africa aridification. **Science** 313: 1419–1423.
- SHU, G.K. 2008. *Erythroxylum* in: **Flora of China**, 11: 39–40.
- STENSETH, N.C. (1984). The tropics: cradle or museum? *Oikos*, 43: 417–420.
- SOUZA-NETO, A.C.; CIANCIARUSO, M.V.; COLLEVATTI, R.G. 2016. Habitat shifts shaping the diversity of a biodiversity hotspot through time: insights from the phylogenetic structure of Caesalpinioideae in the Brazilian Cerrado. **Journal of Biogeography**. 43:340–350.
- VANDERWAL, J., SHOO, L.P., WHILLIAMS, S.E. 2009. New approaches to understanding late Quaternary climate fluctuations and refugial dynamics in Australian wet tropical rain forests. **Journal of Biogeography**, 36: 291–301.
- WEGENER, A., 1912. Die Entstehung der Kontinente. **Geologische Rundschau** 3: 276–292.
- WEEKS, A.; ZAPATA, F.; PELL, S.K.; DALY, D.C.; MITCHELL, J.D.; FINE, P.V.A. 2014. To move or to evolve: contrasting patterns of intercontinental connectivity and climatic niche evolution in “Terebinthaceae” (Anacardiaceae and Burseraceae).

Frontier in Genetics, 5: 1–20.

WERNECK, F.P.; COSTA, G.C.; COLLI, G.R.; PRADO, D.E.; SITES-JR. J.W. 2011. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. **Global Ecology and Biogeography**, 20: 272–288.

WILLIG, M.R.; KAUFMAN, D.M.; STEVENS. R.D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 34: 273–309.