

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**

MARIANE PALUDETTE DORNELES

**PADRÕES DE DIVERSIDADE NA FLORESTA COM ARAUCÁRIA: UMA VISÃO
BIOGEOGRÁFICA E EVOLUTIVA**

**PORTO ALEGRE
2020**

**PADRÕES DE DIVERSIDADE NA FLORESTA COM ARAUCÁRIA : UMA VISÃO
BIOGEOGRÁFICA E EVOLUTIVA**

MARIANE PALUDETTE DORNELES

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

Orientador: Prof. Dr. João Ricardo Vieira Iganci

Coorientador: Prof. Dr. Gustavo Heiden

Comissão examinadora:

Dr. João André Jarenkow (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil)

Dra. Tânia Lindner Dutra (Universidade do Vale do Rio dos Sinos)

Dra. Giovanna Câmara Giudicelli (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil)

Porto Alegre, 19 de junho de 2020.

Dedico aos meus pais, minhas irmãs e a
Floresta com Araucária.

Agradecimentos

Um trabalho como esse não se faz sozinha. Foram muitos que estiveram comigo antes e durante o doutorado. Em primeiro lugar meus pais, que sempre acreditaram que estudar podia mudar meu mundo. Que sentem muito orgulho da minha paixão por aprender e ensinar. As minhas irmãs companheiras de jornada. E a todos meus familiares, pois são muitas as ausências durante toda a caminhada.

Aos meus amigos, que me deram suporte nos dias mais difíceis e comemoram comigo. Não quero agradecer apenas aos que estiveram junto nesses quatro anos, mas a todos os que cruzaram meu caminho. Alguns chegaram e ficaram, outros já foram, mas todos foram importantes e trouxeram algum aprendizado.

Aos meus professores, em especial a todos meus orientadores, que acreditaram e possibilitaram meu crescimento. Aos meus alunos, que desde os estágios na licenciatura me ajudam a construir minha identidade de docente e me desafiam a ser um ser humano melhor.

Aos meus colegas da salinha, pessoas corajosas que fazem pesquisa qualificada em um país que desvaloriza tanto a ciência. Todos foram presentes que ganhei quando entrei para o doutorado. A todos meus colegas e amigos do PPG. Ao Guilherme por todo suporte com programas e mapas, mates e conversas. Ao Josimar pelo apoio no campo, pelas belas fotos, ajuda com o Diva e parceria. A Ethiéne amiga que o doutorado me trouxe, mulher forte e dedicada, com quem conversei tantas vezes sobre trabalho e sobre nosso universo pessoal. A Cassia amiga e companheira de jornada na biogeografia, com quem compartilhei esse período da defesa, com quem chorei, sorri e fiz planos felizes.

Ao meu orientador João Iganci por todo o apoio, por me incentivar, permitir que eu trabalhasse junto com o doutorado, por acreditar que eu era capaz. A sua amizade, companheirismo de campo, café, divas pops de trilha sonora e discussões complexas. Por ter me oportunizado além do doutorado a possibilidade de palestrar em um Congresso Nacional de Botânica, uma das coisas mais lindas que já fiz.

Ao meu orientador e demais colaboradores dos manuscritos, todos foram essenciais para que o trabalho pudesse ser concluído com êxito.

Meus agradecimentos sinceros ao PPG Botânica, a todas as pessoas que trabalham para que ele possa ter sucesso. Que nos ajudam durante nossa jornada, dando suporte e auxílio sempre. Ao CNPq pelo auxílio para viagens e participação em eventos.

A todas as mulheres que me precederam na ciência, que permitiram com sua luta que eu estivesse dentro de uma Universidade.

Ao Universo e sua sabedoria, por ter trazido a mim todas as pessoas e todas as situações necessárias para que hoje eu pudesse ser uma pessoa mais forte, mais confiante e corajosa. Por não ter desistido. Por ter cuidado de minha saúde mental, por ter me permitido ser feliz mesmo nos momentos mais desafiadores. Por entender que quando nos permitimos ser nós mesmos, quando nos conhecemos e sabemos o que nos move, sem dar esse poder aos outros, podemos fazer o que quisermos.

Muito obrigada a todos que de alguma forma permitiram que o meu trabalho fosse possível.

Tenho sede de dias de paz

De noites intensas

De vida

Tenho sede de mim

Mariane P. D.

Resumo

A diversidade atual de espécies reflete as alterações que ocorrem nos habitats ao longo do tempo e do espaço, sendo que os padrões e os processos envolvidos na diversificação do nicho são fundamentais para compreender a biodiversidade. A Mata Atlântica está entre os cinco *hotspots* mais biodiversos do planeta, reconhecida por abrigar muitas espécies exclusivas, uma elevada diversidade e ao mesmo tempo um alto grau de ameaça devido à perda e fragmentação de habitats. A Floresta Ombrófila Mista faz parte do domínio da Mata Atlântica contribuindo para esta diversidade de espécies. Sendo assim, estudos de caráter biogeográfico e evolutivo em linhagens de plantas altamente diversificadas em um bioma, podem esclarecer quais foram as principais mudanças na paisagem que influenciaram a composição biótica e levaram à formação da paisagem atual. Nosso trabalho buscou reconhecer os padrões de diversidade da Floresta Ombrófila Mista ou Floresta com Araucária, as áreas de maior riqueza, espécies endêmicas e áreas de endemismo, além de inferências sobre os processos de radiação de linhagens de angiospermas ao longo de eventos históricos que culminaram na diversidade de espécies atual. Para isso, foram acessadas bases de dados moleculares para análises filogenética com estimativas do tempo de origem e diferenciação local de linhagens selecionadas, amplamente diversificadas nesta formação. Análises para identificar áreas de endemismo e métodos de análise baseados em modelos estocásticos de evolução da distribuição geográfica são apresentados. Uma lista com 52 espécies endêmicas e 28 *near-endemics* foi elaborada. Nossos resultados indicam a região leste do Planalto Sul-Brasileiro, nos Estados do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina, como detentora de maior diversidade de endemismos. As análises das linhagens, mostram que existem conexões pretéritas entre as áreas, mas que foi nos últimos 5 milhões de anos que a maioria dos eventos de dispersão se concentrou. Radiações na Floresta com Araucária são recentes e ocorreram em pequeno número quando comparadas com outras formações próximas. Estas informações poderão ainda dar suporte à escolha das áreas prioritárias para a conservação e para o uso sustentável, além de auxiliar na compreensão dos padrões de diversificação da Floresta com Araucária.

Palavras-chaves: Biogeografia; endemismo; evolução; padrões de diversidade.

Abstract

The current diversity of species reflects the changes that occur in habitats over time and space, and the patterns and processes involved in niche diversification are fundamental for understanding biodiversity. The Atlantic Forest is among the five most biodiverse hotspots on the planet, recognized for hosting many exclusive species, high diversity and at the same time a high degree of threat due to habitat fragmentation. The Mixed Ombrophilous Forest is part of the Atlantic Forest domain, contributing to this diversity of species. Thus, studies on biogeography and evolution in highly diversified plant lineages of a biome can clarify which were the main changes in the landscape that influenced the biotic composition and led to the formation of the current landscape. Our work aimed to identify the diversity patterns of the Mixed Ombrophilous Forest, identifying the areas of greatest richness, endemic species, areas of endemism, in addition to inferring the radiation processes of angiosperm lineages throughout historical events that culminated in the current diversity of species. For this, molecular phylogenetic analyzes were performed with estimates of the time of origin and local differentiation of selected taxa, widely diversified in this formation. Analyzes to identify areas of endemism and methods of analysis based on stochastic models of the evolution of the geographical distribution are presented. A list of 52 endemic taxa and 28 near-endemics was built from public databases and refined. Our results indicate the eastern region of the southern plateau between the states of Rio Grande do Sul and Santa Catarina, as having the greatest diversity of endemism in angiosperms. Our results show that there were past connections between areas, but it was in the last 5 million years that most dispersion events were concentrated. Radiations in the *Araucaria* Forest are recent and have occurred in small number when compared to other areas. This information may also support the choice of priority areas for conservation and sustainable use, as well as to help understanding the patterns of diversification of *Araucaria* forests.

Keywords: Biogeography; diversity patterns; endemism; evolution.

SUMÁRIO

RESUMO	7
ABSTRACT	8
APRESENTAÇÃO.....	10
INTRODUÇÃO GERAL	11
CAPÍTULO I — Is there endemism in the Brazilian <i>Araucaria</i> Forest?	19
Abstract.....	22
1. Introduction	21
2. Material and methods	23
3. Results	27
4. Discussion.....	37
Acknowledgements	45
References	46
Appendix A. Supplementary data.....	55
CAPÍTULO II — Diversificação de angiospermas na Floresta com Araucária: percepções sobre sua história evolutiva	57
Resumo.....	59
Introdução.....	60
Material e Métodos	61
Resultados.....	66
Discussão.....	72
Conclusão.....	76
Agradecimentos	77
Referencias.....	77
Apêndices A. Dados Suplementares.....	85
CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS	104

APRESENTAÇÃO

Esta tese é dividida em uma Introdução Geral, seguida de dois capítulos formatados como manuscritos a serem publicados e, por fim, pelas conclusões e perspectivas.

CAPÍTULO I¹— Is there endemism in the Brazilian *Araucaria* Forest?

A formatação deste capítulo seguiu o modelo exigido para publicação na revista *Rodriguésia*, para a qual o manuscrito já foi submetido (trabalho apresentado no exame de qualificação de doutorado).

CAPÍTULO II — Diversificação de angiospermas na Floresta com Araucária: percepções sobre sua história evolutiva

A formatação deste capítulo seguiu o modelo exigido para publicação na revista *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, para a qual o manuscrito será submetido.

¹As instruções para os autores podem ser encontradas nos endereços eletrônicos abaixo:

Rodriguésia (<https://www.scielo.br/revistas/rod/pinstruc.htm>)

Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics (<https://www.elsevier.com/journals/perspectives-in-plant-ecology-evolution-and-systematics/1433-8319/guide-for-authors>)

INTRODUÇÃO GERAL

Os biomas são unidades biogeográficas importantes na investigação dos padrões ecológicos em grande escala (CRISP et al., 2009). São amplas áreas com fisionomia característica, definidas por espécies dominantes, pelo clima e formas de vida (WOODWARD et al., 2004). Segundo Särkinen et al. (2012), diferentes mecanismos e processos impulsionam a diversificação das espécies nos biomas, gerando padrões contrastantes em termos de riqueza e endemismo. Contudo, esses padrões não podem ser apenas analisados com base em uma espécie e as suas condições atuais, são necessárias investigações profundas da história evolutiva, relacionando dados ecológicos e filogenéticos (WIENS et al., 2010).

A alta diversidade de espécies atraiu a atenção de pesquisadores para a Região Neotropical (ANTONELLI et al., 2018). Esta diversidade pode estar relacionada ao fato de que essa região manteve certa estabilidade climática, que possibilitou longos períodos para o processo de especiação (ANTONELLI & SANMARTÍN, 2011). Fatores como a deriva continental, diferenças climáticas e formação de cadeias de montanhas agem de forma conjunta, no processo de formação dos biomas dessa região (ANTONELLI, 2017). A Cordilheira dos Andes é um ótimo exemplo desses fatores agindo em conjunto. Em suas florestas sazonalmente secas (no lado oriental das cordilheiras), por exemplo, a diversificação ocorreu *in situ*, dentro de núcleos formados pelo bioma em grande parte não perturbado por novos imigrantes, onde a limitação da dispersão vem das fortes correlações entre a variação genética e distâncias geográficas (SÄRKINEN et al., 2012).

Essa variação genética é significativa quando avaliamos populações de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze com base em sua distribuição nas Regiões (área nuclear) e Sudeste (áreas insulares) do Brasil (SOUSA & HATTEMER, 2001). Durante o Mioceno (23 a 5 milhões de anos antes do presente AP), predominou um clima mais seco e quente, ao mesmo tempo em que importantes eventos geológicos ocorreram na América do Sul, como a elevação dos Andes e as transgressões e regressões marinhas (DONATO et al., 2003). Por alguma razão, as populações ao norte da distribuição da espécie mantiveram uma maior variabilidade genética durante a retração e expansão que ocorreu no Pleistoceno (2 a 00,1 milhões de anos AP) e Holoceno (00,1 milhões de ano AP até o presente), confirmando a relação entre distância genética e distância geográfica. Klabunde e colaboradores (2012) sugerem através de estudos filogeográficos que as populações do sudeste permaneceram isoladas em relação às do sul no final do último período glacial (0,0275 e 0,0145 milhões de anos AP), indicando uma barreira genética. Estas alterações influenciaram diretamente nos padrões de distribuição da vegetação,

nas composições florísticas de formações neotropicais e nos processos de especiação na sua biota.

As barreiras adaptativas também podem contribuir significativamente para o aumento ou redução da riqueza de espécies (SÄRKINEN et al., 2012). Simon et al. (2009) sugerem que as linhagens de plantas do Cerrado adaptadas ao fogo divergiram recentemente deslocando-se de biomas próximos e livres do fogo, e não por dispersão de linhagens já adaptadas a essa condição. Estes resultados demonstram que os padrões de diversificação em biomas muito diversos, como o Cerrado, podem ser altamente peculiares. A combinação de informações sobre o conservatismo de nicho e do efeito do tempo para a especiação pode ajudar a explicar muitos padrões de riqueza e diversidade local (WIENS et al., 2010). Deste modo abordagens baseadas em biorregiões, macroecologia e evolução poderiam sugerir como as linhagens têm conseguido ultrapassar as principais barreiras ecofisiológicas ao longo do tempo evolutivo (VILHENA & ANTONELLI, 2015). Para trazer respostas para estas questões, é preciso levar em conta as características ecológicas, fisiológicas e paleontológicas, não apenas semelhanças florísticas entre as regiões (ESCALANTE, 2009). A presença de endemismos também tem um grande impacto na compreensão da dinâmica florística em uma formação vegetacional, fornecendo informações úteis sobre evolução e áreas de endemismo, assim como contribui na priorização de áreas para conservação da biodiversidade (CHIAPELLA & DEMAIO, 2015; DARU et al., 2020).

A Floresta com Araucária ou Floresta Ombrófila Mista (FOM) é uma das principais formações florestais da Região Sul do Brasil, tendo sua distribuição associada a locais de elevada altitude, baixas temperaturas médias anuais e alta humidade atmosférica, principalmente no Planalto Sul-Brasileiro (LEITE & KLEIN, 1990; RAMBO, 1994; GUERRA et al., 2002; RODERJAN et al., 2002). Esta formação pertence ao Domínio Atlântico e compreende as formações florestais típicas e exclusivas de áreas de elevada altitude na Região Sul do Brasil, com disjunções na Região Sudeste e em países vizinhos (LEITE & KLEIN, 1990; RAMBO, 1994; RODERJAN et al., 2002). A composição florística dessa formação é dominada por gêneros como *Araucaria* Juss., *Drymis* J.R.Forst. & G.Forst. e *Podocarpus* Pers. (VELOSO et al., 1991).

De acordo com a altitude e a relação com corpos d'água, a Floresta com Araucária pode ser classificada em aluvial, quando acompanha os sistemas de drenagem nos vales e ficam sujeitas a inundações ocasionais, em submontana quando constituindo disjunções em altitudes inferiores a 400 m, em montana de altitude (400 m e 1.000 m) e alto montana, nas partes mais

elevadas do planalto sul-riograndense (mais de 1000 m), formando capões entre os campos de altitude (IBGE, 2012).

É provável que *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze tenha sido amplamente distribuída no período glacial (antes de 0,02 milhões de anos AP), mas dados sobre a distribuição neste período são muito limitados (KERSHAW & WAGSTAFF, 2001). Durante o período glacial tardio do final do Pleistoceno a Floresta com Araucária estava restrita à pequenos refúgios localizados em fundos de vales, devido ao clima mais frio e seco. Sua expansão se dá no Holoceno tardio, quando formava uma rede de matas de galerias ao longo de cursos d'água, indicando um clima mais úmido e uma curta estação mais seca (BEHLING et al., 2004; BEHLING & PILLAR, 2006; BAUERMAN et al., 2008). A expansão mais marcante ocorre apenas nos últimos 1.500 AP, quando a floresta alcança as terras altas formando mosaicos com a vegetação campestre (BEHLING, 1997; BEHLING; BAUERMAN; NEVES, 2001; DOS REIS; LADIO; PERONI, 2014).

A expansão da Floresta com Araucária no Holoceno pode estar ligada aos povos que habitavam a região do planalto (NOELLI, 2000; BITENCOURT & KRAUSPENHAR, 2006; IRIARTE & BEHLING, 2007; GESSERT et al., 2011; DOS REIS; LADIO; PERONI, 2014). Evidências paleopalinológicas indicam que populações de caçadores-coletores chegaram à região dos Campos de Cima da Serra por volta de 6.000 AP (COPÉ; BARRETO; SILVA, 2013). Em uma segunda onda migratória, vindos do Planalto Central, temos os povos Jês, conhecidos pelas casas subterrâneas (NOELLI, 2000; COPÉ; BARRETO; SILVA, 2013). Dados arqueológicos e paleoecológicos recentes, das regiões do planalto, indicam que o desenvolvimento da tradição dos povos Jês está diretamente ligado ao avanço da FOM, no final do Holoceno (IRIARTE & BEHLING, 2007; GESSERT et al., 2011; DOS REIS; LADIO; PERONI, 2014).

Atualmente, a distribuição da Floresta com Araucária possui núcleos esparsos sobre a Serra do Mar em São Paulo, Minas Gerais e Rio de Janeiro, na Província Argentina de Misiones, passando pela parte mais contínua entre Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, no sul do Brasil (LEITE, 2002; PARODI, 2002; RODERJAN et al., 2002, CARLUCCI et al., 2011). O clima atual favorece a expansão da Floresta com Araucária pela Região Sul do Brasil (BEHLING & PILLAR, 2006). A expansão relativamente tardia, bem como as variações na altitude e, conseqüentemente, na temperatura, também influenciam as composições florísticas ao longo da distribuição desta formação (OLIVEIRA-FILHO & FONTES, 2000; BEHLING & PILLAR, 2006). Podemos encontrar formações densas, de árvores com altura entre 25 m e 30 m, até formações abertas, constituídas de arvoretas e arbustos associados à

pteridófitas terrestres e taquarais (LEITE & KLEIN, 1990). Ao longo do gradiente latitudinal, a composição florística desta formação varia consideravelmente, provavelmente como consequência do padrão de mudanças climáticas que favoreceram o avanço da floresta sobre o campo (DUARTE et al., 2009; JESKE-PIERUSCHKA et al., 2010).

A Floresta com Araucária é uma das fitofisionomias que compõe a Mata Atlântica, a qual constitui um dos cinco *hotspots* mais biodiversos do planeta (MYERS et al., 2000). Como resultado da intensa pressão exploratória que sofreu ao longo de várias décadas, a Floresta com Araucária foi drasticamente reduzida (KOCH & CORRÊA 2002). Estudos filogenéticos podem elucidar os processos de dispersão, diversificação e a aquisição de inovações morfológicas que podem estar relacionadas à história deste bioma (IGANCI et al., 2013). O alto número de espécies restritas conhecido para as formações vegetacionais do sul do Brasil (IGANCI et al., 2011) foi o que nos instigou a iniciar nosso trabalho. Pretendemos que os resultados gerados aqui, contribuam para o entendimento dos padrões de riqueza e diversidade de espécies em linhagens selecionadas na Floresta com Araucária, assim como dos processos evolutivos que envolveram a formação da biodiversidade, possibilitando inferir sobre os seus limites de distribuição, centros de origens dos táxons selecionados, padrões de diversificação e grau de conservação de nicho. Estas informações poderão dar suporte na escolha das áreas prioritárias para a conservação e para o uso sustentável, além de auxiliar na compreensão dos padrões de diversificação dos ecossistemas atuais.

OBJETIVOS

Objetivo geral

- Caracterizar os padrões de diversidade da Floresta com Araucária identificando as áreas de maior riqueza de espécies e inferir sobre os processos de radiação de linhagens de plantas durante os processos históricos que culminaram na diversidade de espécies atual.

Objetivos específicos

- Atualizar a lista de espécies e analisar os padrões de diversidade de táxons restritos à Floresta com Araucária.
- Analisar os processos envolvidos na diversificação de linhagens selecionadas, ao longo da história evolutiva da Floresta com Araucária.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANTONELLI, Alexandre. Biogeography: drivers of bioregionalization. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, n. 4, p. 1-2, 2017.

ANTONELLI, Alexandre; SANMARTÍN, Isabel. Why are there so many plant species in the Neotropics?. **Taxon**, v. 60, n. 2, p. 403-414, 2011.

ANTONELLI, Alexandre et al. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 23, p. 6034-6039, 2018.

BAUERMAN, Soraia Girardi et al. Dinâmicas vegetacionais, climáticas e do fogo com base em palinologia e análise multivariada no quaternário tardio do Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 11, n. 2, p. 87-96, 2008.

BEHLING, Hermann; BAUERMAN, Soraia Girardi; NEVES, Paulo César Pereira. Holocene environmental changes in the São Francisco de Paula region, southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 14, n. 6, p. 631-639, 2001.

BEHLING, Hermann et al. Late Quaternary *Araucaria* forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 203, n. 3-4, p. 277-297, 2004.

BEHLING, Hermann; PILLAR, Valério DePatta. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern *Araucaria* forest and grassland ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 362, n. 1478, p. 243-251, 2007.

BEHLING, Hermann. Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the *Araucaria* forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (South Brazil). **Review of palaeobotany and palynology**, v. 97, n. 1-2, p. 109-121, 1997.

BEHLING H, PILLAR VD, ORLÓCI L, BAUERMAN SG. Late Quaternary *Araucaria* forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** v. 203, n. 3-4, p. 277-297, 2004.

BITENCOURT, Ana Luisa Viatti; KRAUSPENHAR, Patricia Maria. Possible prehistoric anthropogenic effect on *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze expansion during the Late Holocene. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 9, n. 1, p. 109-116, 2006.

CARLUCCI MB, JARENKOW JA, DUARTE LS, PILLAR VDP. 2011. Conservação da Floresta com Araucária no Extremo Sul do Brasil. **Natureza & Conservação**, 9: 111-114.

CHIAPELLA, Jorge O.; DEMAIO, Pablo H. Plant endemism in the Sierras of Córdoba and San Luis (Argentina): understanding links between phylogeny and regional biogeographical patterns. **PhytoKeys**, n. 47, p. 59, 2015.

COPÉ, Sílvia Moehlecke et al. **12.000 Anos da História: Arqueologia e Pré-História do Rio Grande do Sul**. Catálogo da exposição organizado pelo Museu da UFRGS. Porto Alegre: UFRGS, 2013.

CRISP, Michael D. et al. Phylogenetic biome conservatism on a global scale. **Nature**, v. 458, n. 7239, p. 754-756, 2009.

DARU, Barnabas H. et al. Endemism patterns are scale dependent. **Nature Communications**, v. 11, n. 1, p. 1-11, 2020.

DONATO, Mariano et al. Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini) in the context of the South American geobiotic scenario. **Biological journal of the Linnean Society**, v. 80, n. 2, p. 339-352, 2003.

DOS REIS, Maurício Sedrez; LADIO, Ana; PERONI, Nivaldo. Landscapes with *Araucaria* in South America: evidence for a cultural dimension. **Ecology and Society**, v. 19, n. 2, 2014.

DUARTE, Leandro da S.; CARLUCCI, Marcos B.; PILLAR, Valério D. Macroecological analyses reveal historical factors influencing seed dispersal strategies in Brazilian *Araucaria* forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 18, n. 3, p. 314-326, 2009.

ESCALANTE, Tania. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. **Revista mexicana de biodiversidad**, v. 80, n. 2, p. 551-560, 2009.

GESSERT, Sarah et al. Late Holocene vegetation and environmental dynamics of the *Araucaria* forest region in Misiones Province, NE Argentina. **Review of palaeobotany and palynology**, v. 166, n. 1-2, p. 29-37, 2011.

GUERRA, Miguel Pedro et al. Exploração, manejo e conservação da araucária (*Araucaria angustifolia*). **Sustentável Mata Atlântica: a exploração de seus recursos florestais**. São Paulo: SENAC, p. 85-101, 2002.

IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: IBGE, 2012.

IGANCI JRV et al. Campos de Cima da Serra: The Brazilian Subtropical Highland Grasslands show an unexpected level of plant endemism. **Botanical Journal of the Linnean Society** v. 167, p. 378–393, 2011.

IGANCI, J. R. V. et al. Diversification history of *Adesmia* ser. *psoraleoides* (Leguminosae): Evolutionary processes and the colonization of the southern Brazilian highland grasslands. **South African journal of botany**, v. 89, p. 257-264, 2013.

IRIARTE, José; BEHLING, Hermann. The expansion of *Araucaria* forest in the southern Brazilian highlands during the last 4000 years and its implications for the development of the Taquara/Itararé Tradition. **Environmental archaeology**, v. 12, n. 2, p. 115-127, 2007.

JESKE-PIERUSCHKA, Vivian et al. *Araucaria* forest dynamics in relation to fire frequency in southern Brazil based on fossil and modern pollen data. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 160, n. 1-2, p. 53-65, 2010.

KERSHAW, Peter; WAGSTAFF, Barbara. The southern conifer family *Araucariaceae*: history, status, and value for paleoenvironmental reconstruction. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, n. 1, p. 397-414, 2001.

KLABUNDE, Gustavo Henrique Ferrero et al. Análise filogeográfica entre populações de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze em sua área de distribuição natural. **Journal of Chemical Information and Modeling**. 2012.

KOCH, Zig; CORRÊA, Maria Celeste. **Araucária: a floresta do Brasil meridional**. Olhar Brasileiro Editora, 2002.

LEITE, Pedro Furtado et al. Vegetação. **Geografia do Brasil: região sul**, v. 2, p. 113-150, 1990.

LEITE PF, KLEIN RM. **Vegetação. In Geografia do Brasil: Região Sul**. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro v.2, p.113-150, 1990.

LEITE PF. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do Sul do Brasil. **Ciência & Ambiente**, v. 24, p. 51–73, 2002.

MYERS, Norman et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853, 2000.

NOELLI, Francisco Silva. A ocupação humana na região sul do Brasil: arqueologia, debates e perspectivas-1872-2000. **Revista USp**, n. 44, p. 218-269, 2000.

OLIVEIRA-FILHO, Ary T.; FONTES, Marco Aurélio L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate 1. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.

PARODI LR. 2002. Las regiones fitogeográficas Argentinas. **Ciência & Ambiente**, v. 24, p. 25-34, 2002.

RAMBO BSJ. **A Fisionomia do Rio Grande do Sul**. São Leopoldo: Unisinos, 1994.

RODERJAN, Carlos VELLOZO et al. As unidades fitogeográficas do estado do Paraná, Brasil. **Ciência & Ambiente**, v. 24, n. 1, p. 75-92, 2002.

SÄRKINEN, Tiina et al. Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. **Journal of Biogeography**, v. 39, n. 5, p. 884-900, 2012.

SIMON, Marcelo F. et al. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 48, p. 20359-20364, 2009.

SOUSA, V. A.; HATTEMER, H. H. Genetic variation in natural populations of *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze in Brazil. In: **Genetic Response of Forest Systems to Changing Environmental Conditions**. Springer, Dordrecht, p. 93-103, 2001.

VELOSO, Henrique Pimenta; RANGEL-FILHO, Antonio Lourenço Rosa; LIMA, Jorge Carlos Alves. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. IBGE, 1991.

VILHENA, Daril A.; ANTONELLI, Alexandre. A network approach for identifying and delimiting biogeographical regions. **Nature Communications**, v. 6, n. 1, p. 1-9, 2015.

WIENS, John J. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. **Ecology letters**, v. 13, n. 10, p. 1310-1324, 2010.

WOODWARD, F. Ian; LOMAS, Mark R.; KELLY, Colleen K. Global climate and the distribution of plant biomes. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1450, p. 1465-1476, 2004.

CAPÍTULO I

Is there endemism in the Brazilian *Araucaria* Forest?



Is there endemism in the Brazilian *Araucaria* Forest?

MARIANE PALUDETTE DORNELES^{1*}; GUSTAVO HEIDEN²; JOÃO IGANCI^{1,3*}

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

2 *Embrapa Clima Temperado, Rod. BR-392, km 78, C.P. 403, 96010-971, Pelotas, Rio Grande do Sul, Brazil.*

3 *Universidade Federal de Pelotas, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Campus Universitário do Capão do Leão, s/nº, Travessa André Dreyfus, s/n, Pelotas, Rio Grande do Sul, Brazil.*

ORCID:

Mariane Paludette Dornelles: <https://orcid.org/0000-0002-4683-2318>

Gustavo Heiden: <https://orcid.org/0000-0002-0046-6500>

João Iganci: <https://orcid.org/0000-0002-5740-3666>

*Corresponding authors (these authors contributed equally to this work). E-mail: marianepd@hotmail.com; joaoiganci@gmail.com

Short title: Endemism in the *Araucaria* Forest.

RESUMO

Exite endemismo na Floresta com Araucária? Seria *Araucaria angustifolia* a única espécie cuja a presença caracteriza a Floresta Ombrófila Mista, ou esta formação poderia ser também definida pela ocorrência de outras espécies endêmicas? Para responder à pergunta, partimos de listas já publicadas, revisitamos a história da formação e através dos dados de distribuição atuais das espécies norteamos nossas discussões. Para isso, buscamos identificar espécies endêmicas dessa formação, analisar as áreas de endemismo, a riqueza de espécies e o número de coletas. Uma lista com 52 espécies endêmicas e 28 *near-endemic* foi elaborada a partir de bancos de dados. Nossos resultados indicam a região leste do planalto meridional nos Estados do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina, como detentora de maior diversidade de endemismos na formação. Áreas com pouco esforço amostral são destacadas. Sugerimos que a atuação de uma complexa interação de fatores está envolvida na formação dos endemismos, e que as linhagens presentes na lista de espécies endêmicas podem conter a chave para a compreensão desses fatores em estudos futuros.

PALAVRAS-CHAVE: Áreas de endemismo – Bancos de Dados – Conservação – Floresta Ombrófila Mista.

ABSTRACT

Is there endemism in the Brazilian *Araucaria* Forest? Would the presence of *Araucaria angustifolia* be the only factor characterizing the Mixed Ombrophilous Forest, or is this formation also defined by the occurrence of other endemic species? To answer this question, we revisited the history of this vegetation from published lists and the current distribution data of other species besides *A. angustifolia*. We aimed to identify other endemic species in this vegetation type, analyze endemism areas, species richness, and records over the study area. A list with 52 endemic species and 28 near-endemic was built from databases. Our results indicated that the eastern region of the South Brazilian Plateau in states of Rio Grande do Sul and Santa Catarina is the one with the highest endemism diversity. We suggest that a complex web of interactions is involved in the formation of endemism, and that lineages present in the list of endemic species may contain the key for understanding these drivers in future studies.

KEYWORDS: conservation – databases - endemism areas - Mixed Ombrophilous forest.

Introduction

Different hypotheses are proposed to explain the extraordinary biodiversity of the Neotropics. Community-based approaches, within biomes, might help identifying different diversification processes among taxa (Antonelli & Sanmartín, 2011; Hughes *et al.*, 2013). Endemism areas are delimited by the overlapping of distribution ranges of endemic taxa (Morrone, 1994). Groups of taxa distributed in the same area might have suffered the influence of the historical and current drivers that determine their distribution in a similar way (Szumik *et al.*, 2002).

Current species diversity reflects changes in habitats over time and space, with the patterns and processes involved in niche diversification being critical to understanding biodiversity (Wüest *et al.*, 2015). Identifying diversity gradients, as well as the processes involved in their dynamics on a species-rich continent like South America is still a central issue in ecology and evolutionary biology (Särkinen *et al.*, 2011).

A fundamental step towards understanding biodiversity patterns and processes is the production of species lists accompanied by good quality and easily accessible information (Paton *et al.*, 2020). It is also necessary to intensify efforts to assess species' conservation status, and to evaluate the presence of endemism to protect biodiversity (Külkamp *et al.*, 2018; Plá *et al.*, 2020). Local endemism might be under-estimated in global species lists and conservation overviews, while endemic species could be at greater risk of extinction, depending on their ecological context (Nic Lughadha *et al.*, 2020). Once species lists and risk assessments are in place, increased efforts to gather ecological data are vital to guide conservation strategies and to provide reliable information to direct conservation priorities (BFG, 2018; Nic Lughadha *et al.*, 2020; Paton *et al.*, 2020; Ulian *et al.*, 2020).

The *Araucaria* Forest in Southeastern South America is a formation dominated by the species *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, that presents a dense understory composed of

species of both tropical and temperate origin. It is part of the Atlantic Forest, a Brazilian biodiversity hotspot, recognised for harboring a high number of endemic species (Myers *et al.*, 2000). The Atlantic Forest is an important region for understanding the diversity patterns of angiosperms and is threatened by habitat fragmentation and loss (Hughes, Pennington & Antonelli, 2013).

The *Araucaria* Forest is one of the largest forest formations in southern Brazil, having a distribution associated with high elevation and low average annual temperatures (Leite & Klein, 1990; Rambo, 1994; Guerra *et al.*, 2002; Roderjan *et al.*, 2002). Expansion and retraction periods occurred in its history (Behling, 1997; Behling *et al.*, 2004; Behling & Pillar, 2006; Bauermann *et al.*, 2008), with the most prominent extension taking place over the last 1500 years, when the forest reached the highlands, forming a mosaic with the grassland vegetation there (Behling, 1997; Behling *et al.*, 2001; Dos Reis, Ladio & Peroni, 2014). Species characteristic of the *Araucaria* Forest include *Araucaria angustifolia* (*Araucariaceae* Henkel & W.Hochst.), *Drimys brasiliensis* Miers (*Winteraceae* Lindl.) and *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. (Veloso *et al.*, 1991) (*Podocarpaceae* Endl.). The floristic composition of the *Araucaria* Forest formation varies considerably along the latitudinal gradient, mostly influenced by other vegetation formations that interface with it (Duarte *et al.*, 2009; Jeske-Pieruschka *et al.*, 2010).

Our study aims to ascertain how many plant species are endemic to the *Araucaria* Forest and where they occur. Our starting point is that the *Araucaria* Forest is documented as home to several range-restricted taxa (Stehmann, 2009; Iganci *et al.*, 2011; Brazil Flora Group, 2020). Our goal is to present a list of angiosperm species endemic to the *Araucaria* Forest and, by collating and analysing distribution data for these species, to identify areas of endemism within the formation.

Methods

Study area

The study was conducted in the *Araucaria* Forest (Figs. 1 and 2). This vegetation is found mainly in Brazil's Southern Plateau (Leite, 2002), distributed predominantly between 800 and 1200 m of elevation, but occasionally occurring above these limits (Roderjan et al., 2002), in the states of Paraná, Rio Grande do Sul and Santa Catarina, and in disjunct areas of the states of Minas Gerais, Rio de Janeiro and São Paulo. It also occurs in the province of Misiones, Argentina (Parodi, 2002; Gessert et al., 2011) and in the department of Alto Paraná in Paraguay. It comprises a mixture of tropical and temperate floras (Guerra et al., 2002; Leite, 2002). The climate is humid temperate, Cfa and Cfb, according to the Köppen classification, defined by temperature differences due to altitudinal variation (Peel et al., 2007). Depending on elevation and influence from water bodies, the *Araucaria* Forest can be divided into alluvial formations that follow drainage systems in valleys; submontane formations that form disjunctions at elevations below 400 m a.s.l.; montane formations occurring between 400 m and 1000 m a.s.l. and upper montane formations in the most elevated highland areas, which comprise 'islands' of fragmented forests in a matrix of highland grasslands, at elevations greater than 1000 m (IBGE, 2012).

Fieldwork expeditions were undertaken during 2017, in Rio Grande do Sul and Santa Catarina states, in the core area of the *Araucaria* Forest, and included the National Forest of Canela, the Aparados da Serra and São Joaquim National Parks, the Corvo Branco mountain, the Monte Negro peak, and the municipalities of Canela, São Francisco de Paula, Bom Jesus, São José dos Ausentes, Bom Jardim da Serra, Urubici, São Joaquim, Jaquirana and Cambará do Sul. The fieldwork aimed to observe different forest physiognomies along the distribution of *Araucaria* Forest, and to collect and photograph endemic plants and habitats. The samples collected were deposited at the herbarium PEL, at the Universidade Federal de Pelotas, Brazil.

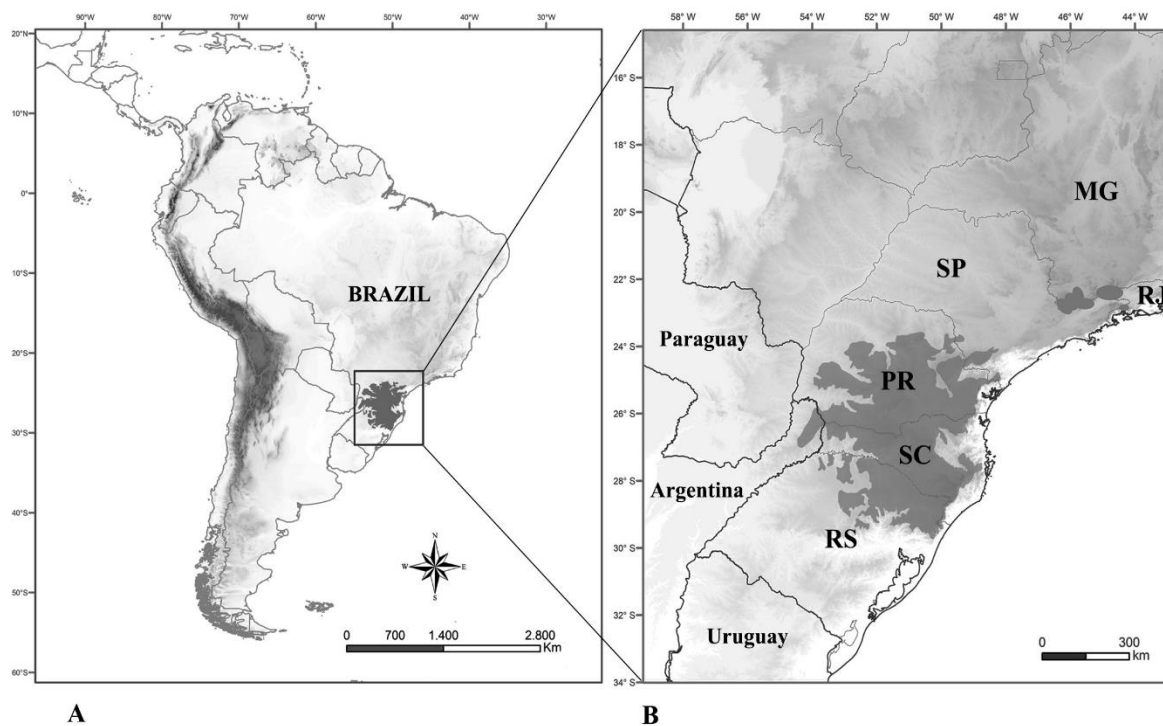


Figure 1. A, Distribution of *Araucaria* Forest in east South America, based on the distribution of *Araucaria angustifolia*. The fragments in Paraguay are small and cannot be mapped in the adopted scale; B, The distribution of *Araucaria* Forest in Brazilian states (MG: Minas Gerais, PR: Paraná, RJ: Rio de Janeiro, RS: Rio Grande do Sul, SC: Santa Catarina, SP: São Paulo).



Figure 2. *Araucaria* Forest. A, *Araucaria angustifolia* as an emergent stratum; B, The understory of *Araucaria* Forest; C, Image of light entering the *Araucaria* Forest. Detail of *Araucaria* trunk with several epiphytes; D, Ground layer with Bryophytes; E, dry branches of *Araucaria angustifolia* (grimpa); F, Group of *Dicksonia sellowiana* Hook. And, G, sedges (Cyperaceae) in the understory of the *Araucaria* Forest. Photographs: M.P. DORNELES.

Dataset and Analyses

With the goal of producing an updated list of angiosperm species endemic to the *Araucaria* Forest, data for species reported to be endemic to the *Araucaria* Forest were compiled from the publications of Stehmann (2009), Iganci *et al.* (2011) and from Brazil Flora Group (2020), selecting only the species indicated as endemic to the Atlantic Forest biome and having geographic distribution restricted to the *Araucaria* Forest in each list. The International

Plant Names Index (IPNI, 2020) was used to detect possible newly described species from the study area, via a search for publications from January 1st, 2008 to September 30th, 2019. Here we used a filter to search by states in Brazil, selecting only those states in which *Araucaria* Forest is present. Later, we manually searched the original publications (protologues) to ascertain the vegetation types where the new species described occur, retaining only those species reported as occurring exclusively in the *Araucaria* Forest. The final list of endemics was used to delimit our search for georeferenced specimen records, using shape files of the *Araucaria* Forest distribution to confirm each species distribution within the study area. We obtained georeferenced specimen records from GBIF (GBIF, 2020), REFLORA Virtual Herbarium (REFLORA, 2020) and CRIA speciesLink (CRIA, 2020). The search for georeferenced records including all species identified as endemics resulted in 10,246 records. The distribution records for 136 species were tabulated and the data organized by plant family, genus, species, author name, collector name, collector number, original collection and code, collection date and locality, georeferences and elevation. Since our database included quite a low number of records, we opted for manual data cleaning to achieve more precise results through a careful evaluation of which records to retain in the final table during the cleaning (Panter *et al.*, 2020). Manual data cleaning steps were undertaken to exclude duplicate records, as well as records lacking precise location, collector name or number, and records with invalid coordinates or dubious identification (the latter being possible to check when a specimen image was consulted through virtual herbaria). Records lacking georeferences were georeferenced using the tool geoLoc by speciesLink (CRIA, 2020), whenever the location described was sufficiently precise. Records for which it was not possible to infer the georeference due to lack of information, were excluded from the table. Maps for each species were produced using ArcGIS (ESRI, 2010). Only records with complete, valid coordinates associated with herbarium vouchers were included. Species that had their distribution areas in non-forest habitats, based

on shape files of the vegetation distribution, such as grasslands and rock outcrops close to the *Araucaria* Forest, were also manually checked and removed from the list. We refined the selection of endemic species by analyzing the maps. We used two shapefiles (Hasenack *et al.*, 2017; Dinerstein *et al.*, 2017) that delineate the *Araucaria* Forest distribution to identify collection records that fell outside mapped areas.

All information was reviewed so that species could be classified as endemic to the *Araucaria* Forest, near-endemic, or non-endemic, the latter being excluded from the final list. We defined as endemic those species known only from records found within the mapped *Araucaria* Forest boundaries. The near-endemics are those species that have a significant number of distribution records within the *Araucaria* Forest but also presented a few records in other formations close to the *Araucaria* Forest limits (which could be attributable to map scale or even minor inaccuracies in the distribution data, or in the mapping and delimitation of the formation), or those species showing a high affinity to the formation, i.e. presenting more than 90% of their mapped distribution within the *Araucaria* Forest.

Once the species list was finalized, a database was compiled, in which we included species protologues, type specimen images and the herbaria where the vouchers are deposited for each taxon, through research in nomenclatural databases (IPNI, 2020), herbarium databases (CRIB, 2020; GBIF, 2020; REFLORA, 2020) and the scientific literature. We then checked which of the listed species had been assessed for their conservation status (extinction risk) on published lists including areas where the *Araucaria* Forest occurs in the states of Rio Grande do Sul (Live, 2014, decree n° 42. 099), Santa Catarina (Consema, 2014), São Paulo (Institute of Botany, 2016), Minas Gerais (Drummond *et al.*, 2008), Brazil (Martinelli & Moraes 2013), province of Misiones, Argentina (PlanEAR, 2008) and the global IUCN Red List (2020) (see Appendix 1). Types of habit were assigned for each species based on protologues, taxonomic literature, herbarium samples and the Brazilian Flora Group (2020).

Endemic and near-endemic taxa distribution, species richness (number of species in each cell) and collection richness (number of collections per cell) were analyzed using DIVA-GIS 7.5.7 (Hijmans *et al.*, 2012), in 30 x 30 km grid cells. Near-endemic species were excluded from our analysis of areas of endemism as their inclusion would have resulted in the whole of the *Araucaria* Forest area being recognised as a single area of endemism (results not shown).

To delineate endemism areas within the study area, we then analysed the distribution of the true endemic species using the software NDM/VNDM v.3.1 (Goloboff, 2004), according to Szumik *et al.* (2002) and Szumik & Goloboff (2004). This non-hierarchical approach facilitates recognition of consensus areas with good resolution and has been widely adopted (Szumik *et al.*, 2012; Aagesen, Szumik & Goloboff, 2013; Gomes-da-Silva & Forzza, 2020; Liria, Szumik & Goloboff, 2020; Ruiz-Sanchez *et al.*, 2020; Ostroski *et al.*, 2020). The software analyses species presence or absence in every grid cell, based on each record, generating an endemism score value for each area and for each species analyzed in that area (Szumik & Goloboff, 2004). To identify endemism areas, an endemism score (E) is calculated for each taxon, where E is based on the presence or absence of taxa in grids, and considers the number of different grids where the taxa are present (p), inferred (i), assumed (a) and the total number of grids in the study area (t). The endemism score also considers the presence or absence of taxa in adjacent grids within the entire distribution of the taxon (o), where it is assumed to occur (d) and where it does not occur (n). The analysis generates factors (F) that make the corresponding terms more or less influential (factor for inferred presence within the area (Fa), factor for observed presence within the area (Fo), factor for presence assumed adjacent to the area (Fd) and presence assumed nonadjacent to the area (Fn)) (Szumik & Goloboff, 2004). Thus, endemism areas present higher E which is calculated by the sum of each taxon's E. For an area to receive a high endemism score, the species found within the area must also present a high endemism score, since the area score is the sum of scores of the species occurring in the area. Consensus areas are created

based on the proportion of species that define the area, and species are considered as endemics once they present a spatial overlap with the areas of endemism (Aagesen, Szumik & Goloboff, 2013). Thus, the more species are considered as endemic to a specific area, the higher will be the endemism score and the higher will be the support values for grids within the endemism area (Szumik & Goloboff, 2004).

To estimate grid cells for NDM/VNDM analysis, we tested different grid sizes, and selected a rectangular grid of 1.150 x 0.790 (where 1 equals ca. 100 km) (Szumik *et al.*, 2012). In general, grids used in similar studies are much greater than in the present study, usually due to the larger study area and amounts of data analyzed (Aagesen, Szumik & Goloboff, 2013; Gomes-da-Silva & Forzza, 2020). Considering the *Araucaria* Forest as a vegetation formation within the Atlantic Forest, and its fragmented distribution forming mosaics with grasslands, smaller grids allowed us to better detect and show minor variations inside the *Araucaria* Forest (Aagesen, Szumik & Goloboff, 2013). Based on the reduced grid size we choose the strict consensus to calculate the consensus endemism areas (Aagesen, Szumik & Goloboff, 2013). Consensus endemism areas are created when the areas share a great proportion of species that define them. So, species are considered endemic only when they present a spatial concordance with the endemism area, producing consensus areas in this same way (Aagesen, Szumik & Goloboff, 2013). Thus, the greater the number of endemic species in one area, the greater will be the endemism score (E) in the area, and the greater will be the support values for the grids within the endemism area (see Szumik & Goloboff, 2004 for a complete explanation of the formula and analysis). Based on this analysis, we developed a shapefile of the areas with the highest endemism scores.

Results

We found a total of 1333 species and 57 varieties of angiosperms with occurrences in the *Araucaria* Forest at the Brazil Flora Group (2020). Considering only endemics, this number is reduced to 75 species (5.63%) and two varieties of angiosperms in the *Araucaria* Forest. Iganci *et al.* (2011) reported 70 species as endemic to the *Araucaria* Forest, but some of these species are distinct from those found in the database of the Brazil Flora Group. In Stehmann (2009) we found 216 species reported as endemic to the *Araucaria* Forest. Together these lists include 361 species. Our search on IPNI (IPNI, 2020), for new species described from January 2008 until September 2019 and occurring in the states where the *Araucaria* Forest is present, generated a total of 1109 species names; however, following consultation of each original publication and the Brazilian Flora Group (2020), for details on species distribution and occurrence in different vegetation types, only three new taxa were added to the *Araucaria* Forest endemic species list. During the collation of data from all consulted lists, we started with 364 species names. Elimination of species repeated in more than one list and possible nomenclatural synonyms reduced the list to 315 species, as 49 names were synonymized, combined into other genera or lumped with other species having a broader circumscription and distribution, not restricted to the *Araucaria* Forest. Finally, 204 species were excluded from the final list of endemic angiosperms from the *Araucaria* Forest during our revision of distribution records for each species.

Starting from the 364 species found among the four initial species lists we arrived at a final list of 52 *Araucaria* Forest endemic plant species and 28 near-endemics (Tab. 1 and 2). This list includes species from 25 botanical families, of which Asteraceae is represented by most species in the list, with eight species (Tab. 1). The families Fabaceae, Melastomataceae, Myrtaceae and Solanaceae have four species each, while Apocynaceae, Orchidaceae and Poaceae have three species each. The genera *Leandra* Raddi (Melastomataceae), *Mimosa* L. (Fabaceae) and *Solanum* L. (Solanaceae) are represented by three species each (Tab. 1). As a

result of all the datacleaning steps, the final number of records for *Araucaria* Forest endemics or near-endemics was 4,851. Maps of the distribution of species from all families were produced, but only Asteraceae is presented here, as the richest family in endemic species from the *Araucaria* Forest (Appendix 1). Of the 52 endemic taxa, 18 appear on threatened species lists (see Appendix 1). Seven are classified as critically endangered: *Matelea dusenii* Morillo (Apocynaceae), *Smallanthus araucariophilus* Mondin (Asteraceae), *Trixis thyrsoides* Dusen ex Malme (Asteraceae), *Senegalia magnibracteosa* (Burkart) Seigler & Ebinger (Fabaceae), *Myrcianthes riparia* Sobral, Grippa & T.B.Guim (Myrtaceae), *Merostachys pilifera* Send. (Poaceae) and *Petunia mantiqueirensis* T.Ando & Hashim. (Solanaceae). Twenty-eight species were classified as near-endemics, representing 16 families (Tab. 2). Asteraceae is again the family represented by most species (five). (Appendix 2). The map presented in Figure 3 also shows the distribution of endemic and near-endemic species to the *Araucaria* Forest. Regarding life-form, most endemic angiosperms of the *Araucaria* Forest present shrubby habit (38.5%), followed by vines and epiphytes (27%), herbs (25%) and trees (9%).

Concerning the conservation status of endemic species found in our analyses, of the 18 species (34.6% of the total 52 endemic species) that have been classified as threatened, only one appears in the global IUCN Red List (2020), six are in the Red Book of the Brazilian Flora (Martinelli & Moraes, 2013), and the remaining eleven are included in regional lists (Consema, 2014; Drummond *et al.*, 2008; Institute of Botany, 2016; Live, 2014, decree n° 42. 099; PlanEAR, 2008). Three species of Melastomataceae are listed as Data Deficient in the state of Rio Grande do Sul. The situation is even worse for rare taxa with restricted distribution; many of the 52 species in our list of endemic angiosperms from the *Araucaria* Forest have few collection records, and ten species are represented only by collection records based on the centroid of the municipality, that does not show the precise location of the collection, but only the administrative area (municipality) in which they were recorded. Moreover, 30 species

endemic to the *Araucaria* Forest (57.7%) have never been evaluated for their conservation status, and three (5.8%) were considered as Data Deficient.

Table 1. Endemic species to the <i>Araucaria</i> Forest in Brazil.		Threatened species
Apocynaceae	<i>Matelea dusenii</i> Morillo	X
	<i>Matelea reitzii</i> Fontella	X
	<i>Oxypetalum oblanceolatum</i> Farinaccio & Mello-Silva	
Asteraceae	<i>Hypochaeris catharinensis</i> Cabrera	X
	<i>Malmeanthus catharinensis</i> R.M.King & H.Rob.	
	<i>Mikania oreophila</i> M.R.Ritter & Miotto	X
	<i>Mikania orleansensis</i> Hieron.	
	<i>Senecio stigophlebius</i> Baker	
	<i>Smallanthus araucariophilus</i> Mondin	X
	<i>Smallanthus riograndensis</i> Mondin	X
	<i>Trixis thyrsoides</i> Dusén ex Malme	X
Cactaceae	<i>Schlumbergera rosea</i> (Lagerh.) Calvente & Zappi	X
Convolvulaceae	<i>Calystegia brummittii</i> P.P.A.Ferreira & Sim.-Bianch.	
Cyperaceae	<i>Scleria filiculmis</i> Boeckeler	
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea curitybensis</i> R.Knuth	
	<i>Dioscorea fractiflexa</i> R.Knuth	
Elaeocarpaceae	<i>Crinodendron brasiliense</i> Reitz & L.B.Sm.	X
Euphorbiaceae	<i>Croton polygonoides</i> L.B.Sm. & Downs	
	<i>Croton reitzii</i> L.B.Sm. & Downs	
Fabaceae	<i>Mimosa bathyrrhena</i> Barneby	X
	<i>Mimosa dolens</i> var. <i>pangloea</i> Barneby	
	<i>Mimosa urticaria</i> Barneby	
	<i>Senegalia magnibracteosa</i> (Burkart) Seigler & Ebinger	X
Gesneriaceae	<i>Sinningia vacariensis</i> G.E.Ferreira, Waechter & Chautems	
Lamiaceae	<i>Glechon elliptica</i> C.Pereira & Hatschb.	

Loasaceae	<i>Blumenbachia amana</i> T.Henning & Weigend	
Malvaceae	<i>Callianthe latipelata</i> (G.L.Esteves & Krapov.) Donnell	
Melastomataceae	<i>Leandra luctatoris</i> Wurdack	
	<i>Leandra opaca</i> Brade	
	<i>Leandra ramboi</i> Brade	
	<i>Ossaea flaccida</i> Brade	
Myrtaceae	<i>Curitiba prismatica</i> (D.Legrand) Salywon & Landrum	
	<i>Myrceugenia bocaiuvensis</i> Mattos	
	<i>Myrceugenia hatschbachii</i> Landrum	X
	<i>Myrcianthes riparia</i> Sobral, Grippa & T.B.Guim.	X
Orchidaceae	<i>Acianthera dutrae</i> (Pabst) C.N.Gonç. & Waechter	
	<i>Pabstiella varellae</i> Toscano, Luer & Jacques Klein	
	<i>Pleurothallis ipyrangana</i> Schltr.	
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus salesiae</i> M.J.Silva	
Picramniaceae	<i>Picramnia excelsa</i> Kuhl. ex Pirani	
Poaceae	<i>Chusquea gracilis</i> McClure & L.B.Sm.	X
	<i>Merostachys pilifera</i> Send.	X
	<i>Merostachys vestita</i> McClure & L.B.Sm.	X
Rubiaceae	<i>Galium humilioides</i> (M.L.Porto & Ehrend.) K.DeToni & Mariath	
	<i>Galium muelleri</i> (K.Schum.) Dempster	
Solanaceae	<i>Petunia mantiqueirensis</i> T.Ando & Hashim.	X
	<i>Solanum aparadense</i> L.A.Mentz & M.Nee	X
	<i>Solanum matadori</i> L.B.Sm. & Downs	
	<i>Solanum subhastatum</i> (L.B. Sm. & Downs) A.Child	
Tropaeolaceae	<i>Tropaeolum sanctae-catharinae</i> Sparre	
Verbenaceae	<i>Aloysia brasiliensis</i> Moldenke	
Vivianiaceae	<i>Viviania linostigma</i> R.Knuth	

Table 2. Associated species nearly endemic to the *Araucaria* Forest in Brazil.

Acanthaceae	<i>Dyschoriste smithii</i> Leonard
Apocynaceae	<i>Ditassa edmundoi</i> Fontella & C.Valente <i>Jobinia fontellana</i> Liede & Meve
Araceae	<i>Asterostigma reticulatum</i> E.G.Gonç.
Asteraceae	<i>Macropodina reitzii</i> R.M.King & H.Rob. <i>Chaptalia cordifolia</i> (Baker) Cabrera <i>Mikania paranensis</i> Dusén <i>Mikania pseudohoffmanniana</i> G.M.Barroso <i>Mikania pseudohoffmanniana</i> var. <i>microphylla</i> G.M.Barroso
Convolvulaceae	<i>Ipomoea sulina</i> P.P.A. Ferreira & Miotto
Curcubitaceae	<i>Apodanthera laciniosa</i> Cogn.
Gesneriaceae	<i>Sinningia nivalis</i> Chautems
Lamiaceae	<i>Cantinoa heterodon</i> (Epling) Harley & J.F.B.Pastore <i>Cunila angustifolia</i> Benth.
Loganiaceae	<i>Spigelia vestita</i> L.B.Sm.
Malvaceae	<i>Callianthe darwinii</i> (Hook. f.) Donnell <i>Callianthe muelleri-friderici</i> (Garcke & K.Schum.) Donnell
Melastomataceae	<i>Leandra catharinensis</i> Cogn. <i>Leandra planifilamentosa</i> Brade
Myrtaceae	<i>Eugenia coetanea</i> O.Berg <i>Eugenia oeidocarpa</i> O.Berg <i>Eugenia rotundicosta</i> D.Legrand
Orchidaceae	<i>Pabstiella aveniformis</i> (Hoehne) Luer <i>Acianthera langeana</i> (Kraenzl.) Pridgeon & M.W.Chase
Proteaceae	<i>Roupala asplenioides</i> Sleumer
Rosaceae	<i>Agrimonia hirsuta</i> Bong. ex C.A.Mey.

Solanaceae

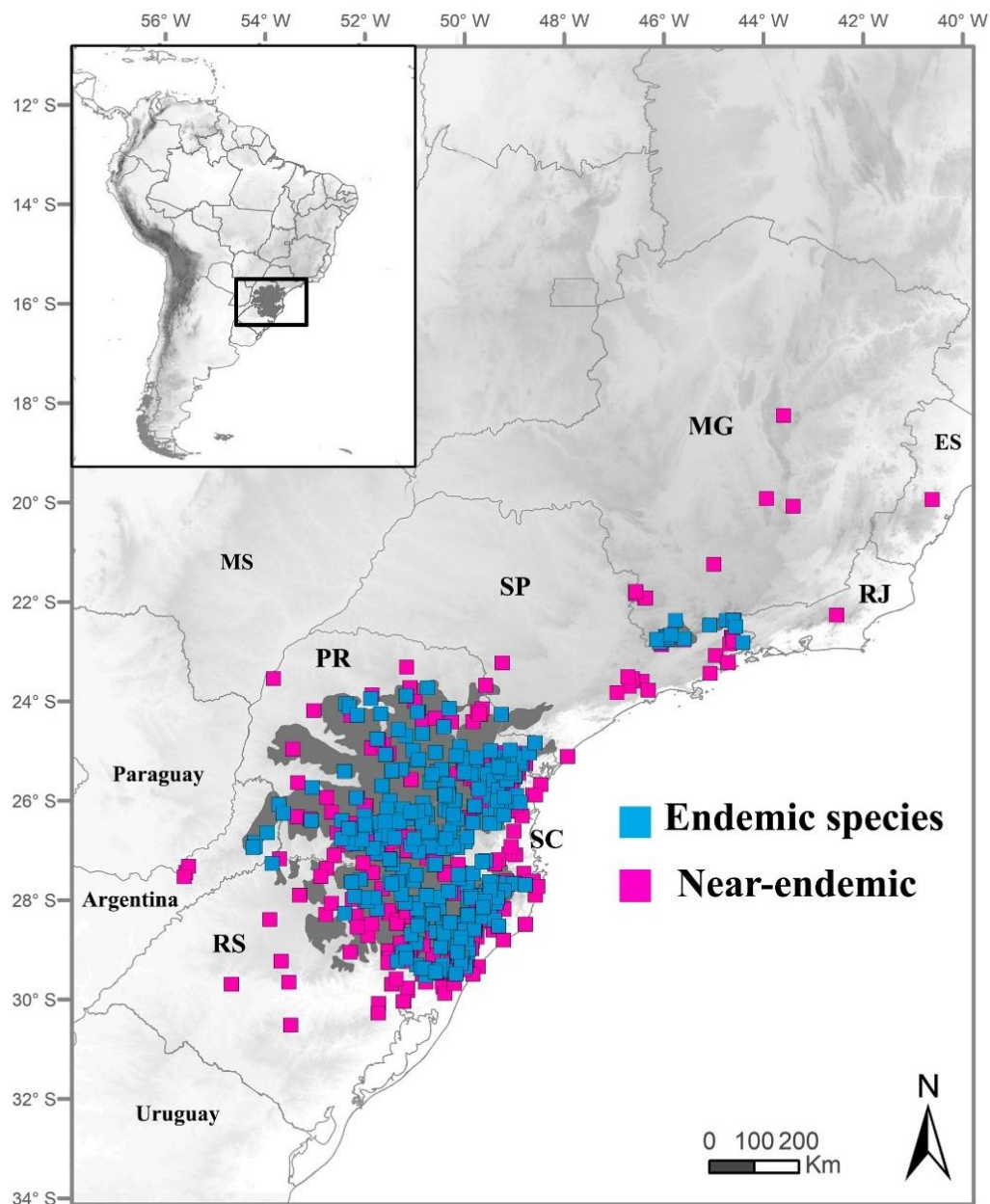
Brunfelsia cuneifolia J.A.Schmidt*Solanum kleinii* L.B.Sm. & Downs

Figure 3. Distribution records of endemic plant species and near-endemic outliers in the *Araucaria* Forest. ES: Espírito Santo, MG: Minas Gerais, MS: Mato Grosso do Sul, PR: Paraná, RJ: Rio de Janeiro, RS: Rio Grande do Sul, SC: Santa Catarina, SP: São Paulo.

***Araucaria* forest diversity patterns**

Regarding the number of endemic species, we identified six nuclei having the greatest numbers of endemic species: cells containing from 8 to 12 species (Fig. 4). These nuclei are all located in the eastern edge of the Serra Geral mountain range, between (i) Curitiba and (ii) Bocaiúva do Sul municipalities (state of Paraná); (ii) Urubici and Urupema municipalities (state of Santa Catarina); and (iii) Cambará do Sul, (iv) Jaquirana, (v) near Rio das Antas river and (vi) São Francisco de Paula municipalities (state of Rio Grande do Sul). Regarding the total number of records, we identified eight nuclei that have the greatest number of records of endemic species, with cells containing 27 to 66 collections (Fig. 5). The nuclei with most collections of endemic species are also located in the eastern edge of the Serra Geral, between (i) Curitiba and (ii) Bocaiúva do Sul municipalities, (iii) between Lavador and Fluvioópolis municipalities, (iv) near Negro river (state of Paraná), (v) between Urubici and Urupema municipalities (state of Santa Catarina), (vi) Cambará do Sul, (vii) Bom Jesus and (viii) São Francisco de Paula municipalities (state of Rio Grande do Sul).

The NDM/VNDM v.3.1 (Goloboff, 2004) analysis of areas of endemism evaluated 36 areas based on georeferenced records of endemic species. Six contiguous grids found in northeastern Rio Grande do Sul and eastern Santa Catarina states had the highest endemism scores ($E = 6.397$) strict consensus (5.815 – 6.396) (Fig. 6). Nine flowering plant species are endemic to the *Araucaria* Forest area within these six grids supporting the endemism area: *Smallanthus araucariophilus* Mondin (Asteraceae), *Crinodendron brasiliense* Reitz & L.B.Sm. (Elaeocarpaceae), *Senegalia magnibracteosa* (Burkart) Seigler & Ebinger (Fabaceae), *Leandra luctatoris* Wurdack (Melastomataceae), *Leandra ramboi* Brade (Melastomataceae), *Myrcianthes riparia* Sobral, Grippa & T.B.Guim. (Myrtaceae), *Acianthera dutrae* (Pabst) C.N.Gonç. & Waechter (Orchidaceae), *Galium humilioides* (M.L.Porto & Ehrend.) K.DeToni & Mariath (Rubiaceae) and *Solanum subhastatum* (L.B.Sm. & Downs) A.Child (Solanaceae).

Within this region, there are 24 protected areas, namely: RPPN (Private Natural Heritage Reserve) Canto da Araçonga, RPPN Pedra Branca, RPPN Curucaca, RPPN Estadual das Cascatas, RPPN Portal das Nascentes, RPPN Grande Floresta das Araucárias, RPPN Fazenda Água Branca, RPPN Florescer, RPPN Pedra da Água, RPPN Papagaios-de-Altitude, São Joaquim National Park, Rio Canoas State Park, Espigão Alto State Park, PPN (Natural Heritage Reserve) Emilio Einsfeld Filho, Ecological Station Aracuri-Esmeralda, Ibitiriá State Park, Tainhas State Park, Canela National Forest, Aparados da Serra National Park, Serra Geral National Park, Rota do Sol Environmental Protection Area, Mata Paludosa State Biological Reserve, São Francisco de Paula National Forest and RPPN O Bosque. Considering the six grids highlighted as areas of endemism of the *Araucaria* Forest, most protected areas are found in the three eastern grids, along the eastern edge of the Serra Geral mountain range, while the three adjacent grids to the west include a much smaller area that is formally protected but also present a great number of endemic species.

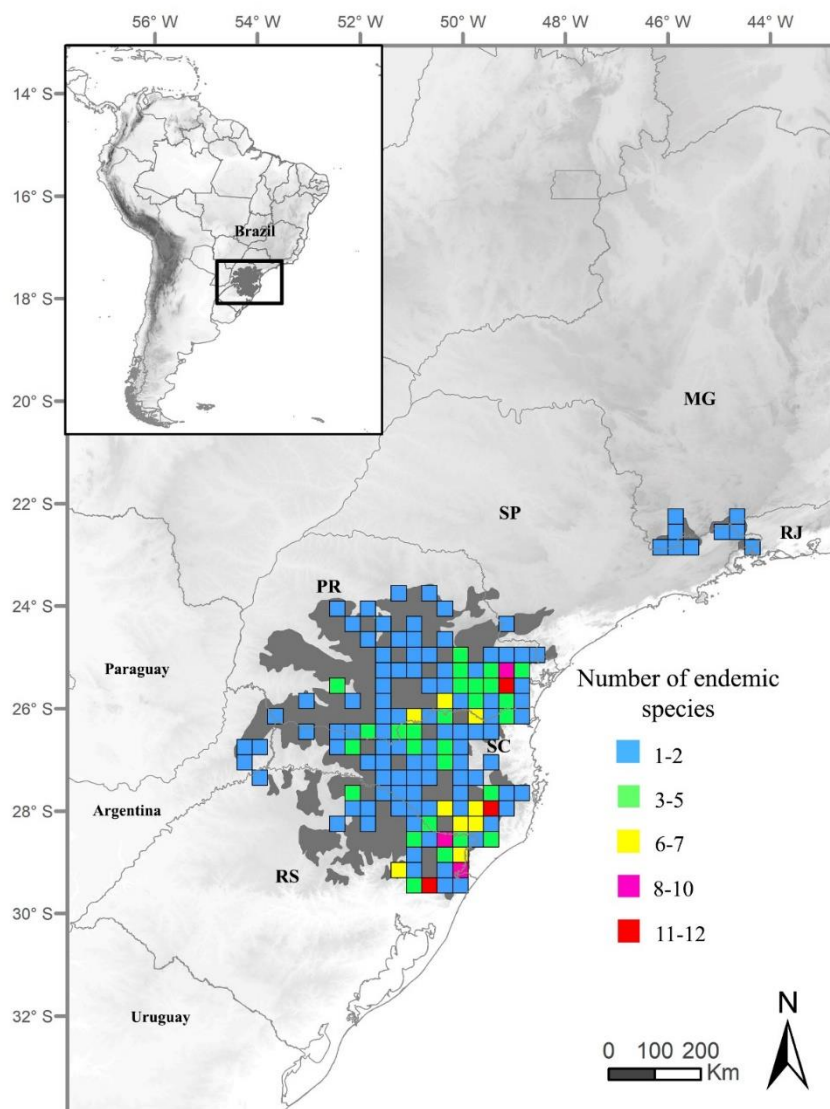


Figure 4. Distribution of plant species endemic to the *Araucaria* Forest. Different colors represent the number of endemic species per 30 km x 30 km cells. Dark grey represents the mapped distribution of the *Araucaria* Forest. MG: Minas Gerais, PR: Paraná, RJ: Rio de Janeiro, RS: Rio Grande do Sul, SC: Santa Catarina, SP: São Paulo.

Discussion

Our results report a lower number of *Araucaria* Forest endemic plant species than previous studies. Stehmann (2009) reported 216 endemic species for the *Araucaria* Forest, the greatest overestimation of plant endemism in this vegetation. This latter study was also one of

the first compilations of the Brazilian flora, and the disparity in results reflects the great advances in knowledge of the Brazilian flora over the past decade. The Brazil Flora Group (2020), Iganci *et al.* (2011) and IPNI (2020) were primary sources of endemic species lists analysed here, and provided respectively 75, 70 and 3 records of plant species endemic to the *Araucaria* Forest. From these, 204 species in our study were determined to occur in vegetation formations other than the *Araucaria* Forest, while a further 59 species names were recently merged or synonymized and were also excluded from the list of endemics, as the species to which they refer are now known to present a wider distribution. In total, 263 plant species names previously reported as endemic to the *Araucaria* Forest were excluded, illustrating the recent advances in species distribution and diversity knowledge in Brazil since 2009 due to increased availability of data online, and also as a result of our data cleaning (Panter *et al.*, 2020).

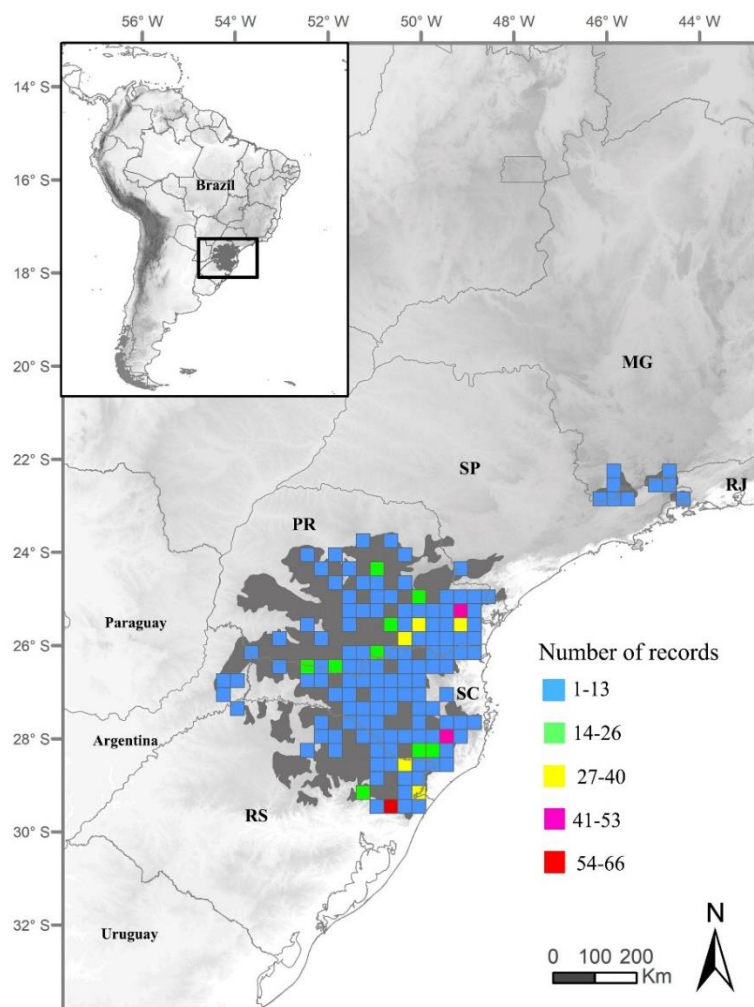


Figure 5. Distribution of records of plant species endemic to the *Araucaria* Forest. Different colors represent the number of endemic species records per 30 km x 30 km cells. Dark grey shows the distribution of *Araucaria* Forest. MG: Minas Gerais, PR: Paraná, RJ: Rio de Janeiro, RS: Rio Grande do Sul, SC: Santa Catarina, SP: São Paulo.

The great increase in availability of distribution data over recent years complemented by herbarium specimen digitization (BFG, 2018; Paton *et al.*, 2020), contributed to new species descriptions, new collections available in online databases, reidentification of specimens, revisions to species delimitations, recent fieldwork increasing specimen numbers in herbaria, and other issues that all led to the reduction in number of species considered endemic to the *Araucaria* Forest in our results. Online data availability allows specialists to determine or correct species names, increasing collections database accuracy. Substantial amounts of online information can be collated in a short time and with low costs (Maldonado *et al.*, 2015; Paton *et al.*, 2020), producing fundamental information to feed bioprospecting and conservation studies (Nic Lughadha *et al.*, 2020; Ulian *et al.*, 2020). However, the current available online data may present errors in georeferences, taxonomic identifications, or lack of information on labels, requiring careful and exhaustive cleaning of datasets to minimize bias in results (Külkamp *et al.*, 2018; Maldonado *et al.*, 2015; Nic Lughadha *et al.*, 2019).

Endemism and the heterogeneity of the *Araucaria* Forest

The *Araucaria* Forest represents, within the Atlantic Forest Domain, a unique floristic combination, with distinct biogeographic and phylogenetic origins (Guerra *et al.*, 2002; Leite, 2002; Duarte *et al.*, 2014). Phylobetadiversity analyses show that three forest types make up the Atlantic Forest Domain – Dense Ombrophilous Forest, Seasonally Dry Tropical Forest, and *Araucaria* Forest, this last showing greater phylogenetic differentiation from the other two

types (Duarte *et al.*, 2014). There are endemic plants in the *Araucaria* Forest, but they are much fewer in number than might be expected given the unique nature of the formation (Stehmann, 2009; Iganci *et al.*, 2011; Brazil Flora Group, 2020). Our analyses indicate the occurrence of 52 endemic angiosperm species in the *Araucaria* Forest. Most endemic species (Tab. 1) have shrubby habit (38.5%), followed by herbs, vines and epiphytes, with only three species presenting arboreal habit. Oliveira-Filho *et al.* (2015), analyzing tree species from the Atlantic Forest, highlight the differences between coastal and inland forest formations, which are attributed more to lower species frequencies in inland forest than in coastal forests, rather than to species composition. Comparing the number of tree species, the authors observed that the proportion of endemic tree species falls as the total number of species rises. Besides presenting lower proportions of endemic trees (9%) than reported by Oliveira-Filho *et al.* (2015), our results suggests that endemism in the *Araucaria* Forest is present mainly in understory species, since most endemic species highlighted there are herbs (25%), shrubs (38.5%) and vines and epiphytes (27%). When compared to other formations that are part of the Atlantic Forest, the *Araucaria* Forest presents the lowest proportion of endemic species in relation to all endemic species in the Atlantic Forest (0.71%), while the Seasonally Dry Tropical Forest comprise 3.25% endemic species and the Ombrophilous Dense Forest is the richest in endemic plants (49.35%) (Brazil Flora Group, 2020).

In relation to the formations in the interior of the continent, seasonal forest species are impeded from invading the *Araucaria* Forest due to the low temperatures and frosts, together with high elevations and shallow soils (Scarano, 2009; Oliveira-Filho *et al.*, 2015; Vicente-Silva *et al.*, 2016; Bergamin *et al.*, 2019). Studies on large neotropical areas show the great variety of ecological and environmental drivers acting on species distribution.

Gomes-da-Silva & Forzza (2020) analysed endemism areas over an area including the entire Atlantic Forest of Brazil, and found endemism areas in the *Araucaria* Forest as well,

although presenting lower E scores ($2^\circ \times 2^\circ$ grid size: basal angiosperms 9.04 - 9.29; monocots 56.17 – 62.86 and eudicots 177.27-191.49) when compared to other forests studied. The E scores found over the *Araucaria* Forest by Gomes-da-Silva & Forzza (2020) are higher than the E scores we found in the present study (5.815-6.396) due to the number of taxa analysed and the greater size of the study area: while we used only 52 endemic species from the *Araucaria* Forest to look for endemism areas within the formation, Gomes-da-Silva & Forzza (2020) were considering the entire Atlantic Forest Domain, and sampling 652 basal angiosperms, 3873 monocots and 10509 eudicots. Szumik *et al.* (2012) had better results when using smaller grid (0,25-0,50) cells than using larger cells, being able to refine the results based on the species distribution, as we also found here. Decreasing the grids cell size was necessary for our study since larger grid cells generated endemism areas covering the whole *Araucaria* Forest formation, lacking finer resolution, and differences in species diversity over the *Araucaria* Forest were not possible to detect as the larger grid cells could not reflect the diversity of habitats, climate and species distribution within the area (Aagesen, Szumik & Goloboff, 2013). Since Gomes-da-Silva & Forzza (2020) analysed a continental scale area considering the Brazilian flora in general, without excluding near-endemic species from the *Araucaria* Forest and without defining specific vegetation formations *a priori*, they also had a greater number of species indicated as endemic (72 basal angiosperms, 259 monocots and 663 eudicots) to search for endemism areas, resulting in endemism areas and endemism scores larger than we found here. Thus, when larger areas are studied, the results tend to generate higher endemism scores due to the diversity of vegetation formations included to determine endemism areas. On the other hand, when analyzing only one vegetation formation it is harder to show differences in vegetation composition and abundance using only occurrence data for species.

Although endemism seems low in comparison to other formations, we emphasize that the *Araucaria* Forest is part of the Atlantic Forest Phytogeographic Domain, one of the five most biodiverse hotspots on the planet, and one that still presents one of the globally highest levels of plant species endemism despite the drastic reduction in area it suffered (Myers *et al.*, 2000). Furthermore, the *Araucaria* Forest underwent a recent expansion and composes mosaics with highland grasslands, where 25% of the plant species are endemic (Külkamp *et al.*, 2018; Plá *et al.*, 2020), contributing to the biodiversity, ecosystem services and the scenic beauty of the region.

Asteraceae, Fabaceae, Melastomataceae and Myrtaceae are the richest plant families in number of species in *Araucaria* Forest floristic surveys and, in our list, they emerge amongst the families with the highest numbers of endemic species (see Duarte *et al.*, 2009 for a compilation of floristic surveys in the *Araucaria* Forest). As we found for the *Araucaria* Forest, Asteraceae is also the richest family in species number in the list of endemic angiosperms of the highland grasslands from southern Brazil, confirming the importance of this family in the southern Brazilian flora (Iganci *et al.*, 2011; Külkamp *et al.*, 2018; Plá *et al.*, 2020).

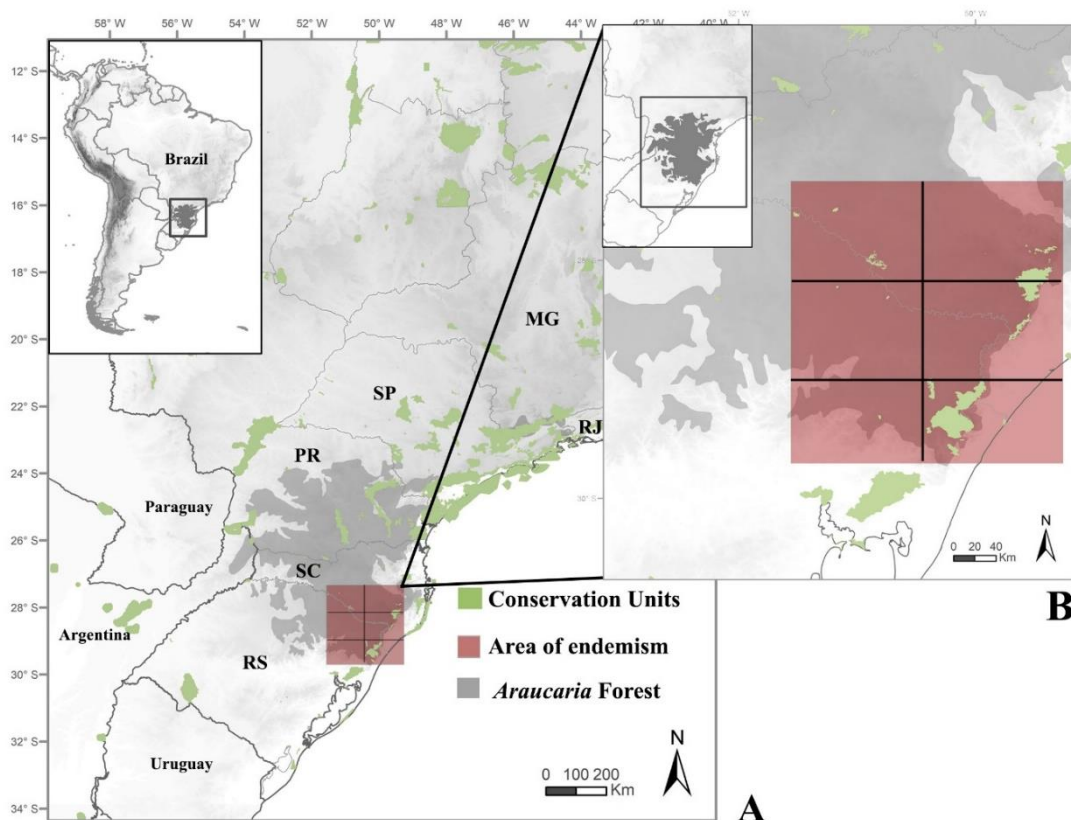


Figure 6. The six areas with the highest rates of plant species endemism in the *Araucaria* Forest, according to the results of NDM/VNDM analysis with georeferenced occurrence records of endemic plant species. Federal and state protection areas are highlighted in green. The *Araucaria* Forest distribution is shown in grey. A. Total distribution of the *Araucaria* Forest and protected areas. B. Detail of the areas with higher endemism levels within the formation. MG: Minas Gerais, PR: Paraná, RJ: Rio de Janeiro, RS: Rio Grande do Sul, SC: Santa Catarina, SP: São Paulo.

What is already known about the natural history of the *Araucaria* Forest?

Understanding the assembly of the *Araucaria* Forest can help us to comprehend its current distribution and diversity. According to paleopalynological data, the first records of *Araucariaceae* are from the Triassic period, but the two species of *Araucaria* from South America only appear by the end of the Miocene (Dutra & Stranz, 2003; Dutra & Stranz, 2009).

The first *A. angustifolia* pollen records in Brazil date from 48,000 y.a., in the high altitude regions of Minas Gerais and São Paulo states, and 40,000 y.a. in the central region of the country (Dutra & Stranz, 2003). Few data are found for the time before the Last Glacial Maximum, as most studies only present distribution data for after this event (Behling, 1995; Behling, 1997; Behling *et al.*, 2001; Behling *et al.*, 2004; Behling & Pillar, 2006; Iriarte & Behling, 2007; Gessert *et al.*, 2011; Dos Reis, Ladio & Peroni, 2014). Studies highlight three important periods in the Holocene for the processes that involve the *Araucaria* Forest: the last glacial period (between 42,840 – 10,120 y.a.) when the forest was found in refugia, the initial and medium periods (10,120 – 3,950 y.a.) when the expansion occurred through riverine forest, and the late period (3,950 y.a. – current) when the forest expanded southwards over the grasslands (Behling, 1995; Behling, 1997; Behling, Bauermann & Neves, 2001; Dutra & Stranz, 2003; Behling *et al.*, 2004; Dutra & Stranz, 2009). This expansion period in the late Holocene already involved the presence of hunter-gatherer peoples, who arrived in the highland grasslands around 6,000 y.a. (Behling *et al.*, 2004; Copé *et al.*, 2013). Recent archaeological and paleoecological data from the highland area show that the development of the Jê traditions could be linked to their expansion towards the borders of the distribution area of the *Araucaria* Forest at the end of the Holocene (Iriarte & Behling, 2007; Gessert *et al.*, 2011; Dos Reis *et al.*, 2014). However, Cárdenas *et al.* (2019) suggest that this information should be evaluated cautiously. They studied modern pollen rain in plots in areas with minimal disturbance and different phytophysionomies within the *Araucaria* Forest, and found that many taxa present in the vegetation are underrepresented in the pollen rain, suggesting that significant floristic changes may not be identified through historical pollen records alone. The authors also highlight the great challenge of understanding the anthropogenic contribution to this formation, as well as floristic changes through climate change.

When did the species endemic to the *Araucaria* Forest appear? Endemic species tend to have been reported from the Pleistocene refugia period (Dos Reis, Ladio & Peroni, 2014; Barros *et al.*, 2015). Morawetz & Raedig (2007) identified angiosperm endemism centers in the Neotropical region that do not coincide with refugia, suggesting they could not be the sole explanation for endemism, but part of different evolutionary histories of the taxa. When tested with specialized mammals from the tropical forest, the refugia theory brings a new perspective on the subject, suggesting that more extensive forest areas could have existed in the last glacial period in the Brazilian coast, even with the colder climate, with lower sea levels and slightly reduced precipitation (Leite *et al.*, 2016).

Thomé *et al.* (2010), analyzed a group of amphibians endemic to the Atlantic Forest, and found five stable areas during the last glacial period, showing that refugia do not need to exclude other drivers, possibly operating in different spatial and temporal scales. It is likely that a complex interaction of factors is involved in the endemism richness found in the *Araucaria* Forest. Based on three species rich plant lineages from the Subtropical Highland Grasslands, also found over the Serra Geral mountain range, Barros *et al.* (2015) identified climatically stable areas since the last glacial maximum, where the taxa studied presented highest taxonomic and genetic diversity. Three of the stable areas found by Barros *et al.* (2015) overlap with the areas highlighted in our results as presenting the greatest diversity of endemic plants in the *Araucaria* Forest (Figs. 4 and 5). The close geographic and climatic relationships between the Subtropical Highland Grasslands and the *Araucaria* Forest, and the overlapping areas with greatest plant species diversity and endemism for both formations highlight the importance of these stable areas as source of migrants for recolonization of neighboring areas after the last glacial maximum (Barros *et al.*, 2015). The evolutionary dynamic of the neotropical region and its high endemism levels has been widely discussed, and one of the approaches to find other explanations is through more refined scales, analysing lineages and formations found in the

region (Myers *et al.*, 2000; Freitas *et al.*, 2016; Hughes, Pennington & Antonelli 2013; Morawetz & Raedig, 2007; Antonelli & Sanmartin, 2011). Considering the assemblage of tropical and temperate lineages found nowadays, a complex evolutionary history was probably linked to the origin of the *Araucaria* Forest understory, where lineages of tropical origin arrived relatively recently, contributing to the species diversity of the area.

Effects of different drivers in the assembly of the *Araucaria* Forest

The evolutionary success of many species may not be the result of adapting to new biomes, but rather of expanding their niche due to climate change (Crisp *et al.*, 2009). Regarding the endemic species from the *Araucaria* Forest, this expansion may have occurred through marginal habitats, which have a high diversity and are constituted mainly of migrant rainforest species, demonstrating how versatile these endemic species can be in face of environmental conditions (Scarano, 2009), and reflecting also the similar environmental drivers acting in both vegetation formations. Simon *et al.* (2009) suggest that the fire-adapted plant lineages from the Cerrado have recently (ca. 5 m.y.a.) diverged by migrating from surrounding biomes that do not experience severe fires, rather than by dispersal and diversification of lineages pre-adapted to fire. These results demonstrate that diversification patterns of biomes can be highly idiosyncratic. The occurrence in the *Araucaria* Forest of species from tropical lineages could be even more recent than those in the Cerrado, and those lineages might not have gone through a significant diversification event following such potentially recent migration events. This hypothesis might explain why there is a high phylogenetic diversity in *Araucaria* Forest plant species, but not a high number of endemic species (Duarte *et al.*, 2014).

For some taxa it is easier to disperse than to evolve, and the traits needed for adaptation are so complex that niche conservatism ends up being the most common solution (Hughes, Pennington & Antonelli 2013). Considering the proximity of the *Araucaria* Forest to the

Ombrophilous Dense Forest, and their similar rainfall patterns, sharing species between these formations appears probable in comparison to the interchanges between the Ombrophilous Dense Forest and the Cerrado. Some taxa in Orchidaceae provide an example of niche conservatism, as even though they produce diaspores that can disperse over long distances, they still need mycorrhizal associations to establish and develop (Christenhusz & Chase, 2013). The species of Orchidaceae endemic to the *Araucaria* Forest are part of the neotropical tribe Pleurothallidinae, which started to diversify around 10 m.y.a., during the late Miocene (Givnish *et al.*, 2015). This suggests that these species may have existed before the Pleistocene refugia and may have remained only in the areas where they originated. Their distribution range is close to one of the areas suggested as stable during the last glacial period, located in the Serra do Mar mountain range (Thomé *et al.*, 2010).

Conservation

Diversity analyses based on the number of collections and number of species show that there are still several poorly sampled regions within the *Araucaria* Forest area, with many species represented by few collection records which impedes efforts to determine their conservation status (Rivers *et al.*, 2011). Areas of *Araucaria* Forest that have been subject to higher sampling effort also presented higher richness (Figs. 4 and 5), which could also represent biases in sampling efforts across the *Araucaria* Forest. One pressing issue is that climate change might cause a great reduction in the area occupied by the *Araucaria* Forest. This reduction is mainly predicted for the western and northern regions of the formation (Bergamin *et al.*, 2019).

The endemism areas highlighted in the present study correspond closely to the potential microrefugia in the *Araucaria* Forest highlighted by Wilson *et al.* (2019). Most of the microrefugia predicted to present greater climate stability recognized by the authors are mosaics of *Araucaria* Forest found close to the highland grasslands, where most of the conservation

units in the region are also located (Bergamin *et al.*, 2017). This area also presents greater numbers of collections and endemic species in our results, suggesting a high sampling bias. The western and northern regions should be prioritized for future floristic studies, increasing their representation in collections and offering potential for description of species new to science.

During fieldwork expeditions, it was possible to identify the wide variety of plant physiognomies represented in the *Araucaria* Forest throughout its distribution and their influence in the species richness of visited areas (Lacerda, 2016). The marked heterogeneity of the *Araucaria* Forest is one of its most striking features, and is explained by how its expansion process occurred, leading to larger and older forests covering valleys, while smaller, younger fragments are scattered across the highland grasslands (Behling & Pillar, 2006). This fragmentation increases species heterogeneity and diversity and shows the need for conservation policies that include both small and large fragments, to prevent conservation areas from becoming large islands (Lacerda, 2016).

Most of the endemic species found in our analyses lack an evidence-based assessment of their conservation status. The situation is even worse for rare taxa with restricted distribution, as many species in the list are represented by only a few collection records that usually do not show the precise location of the sample, but only the municipality area or closest city. A similar situation is found in the highland grasslands, which have a large number of endemic species, many classified as threatened, but with few, poorly georeferenced records (Külkamp *et al.*, 2018, Plá *et al.*, 2020).

The *Araucaria* Forest has been drastically reduced as a result of the intense exploitation pressure it suffered over several decades (Guerra *et al.*, 2002; Koch & Corrêa 2002; Behling & Pillar, 2006). Urbanization, logging and forestry with exotic species have caused irreversible damage, with 97% of its original area being lost since the early 20th century (Guerra *et al.*, 2002; Behling *et al.*, 2004; Thomas, 2014). The spread of invasive plants is also a growing problem

(Zalba *et al.*, 2009). This scenario has compromised the genetic variability of *Araucaria angustifolia* populations, increasing concerns about climate change, which could lead to an imminent risk of extinction (Guerra *et al.*, 2002; Wrege *et al.*, 2009; Thomas, 2014; Wrege *et al.*, 2017).

The drastic reduction of forest coverage has a direct impact on indigenous peoples, such as the Kaingang, whose culture is directly linked to the forest (Gavério, 2019). The seeds of *Araucaria*, called “pinhão”, are an important source of food, making the areas where it occurs an abundant source for people and animals, thus also guaranteeing hunting as diet complementation (Noelli, 2000; Iriarte & Behling, 2007; Gavério, 2019).

Even though the expansion of the *Araucaria* Forest is recent in geological terms (Behling *et al.*, 2004, Iriarte & Behling 2007, Behling & Pillar 2007, Bauerman *et al.*, 2008), the areas where it occurs present endemic taxa (Tab. 1) that contribute to species diversity (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). Endemic species may be present from the time when *Araucaria* Forest was restricted to valley refugia in the Pleistocene (Dos Reis, Ladio & Peroni, 2014), or may have arisen later notwithstanding the extreme conditions of the refugia (Oliveira-Filho *et al.*, 2015). Endemism should not be overlooked, as it demonstrates the importance of these forests as a conservation priority (Myers *et al.*, 2000; Duarte *et al.*, 2014).

Floristic analysis with a multi-taxon approach offers important advantages for understanding these processes, which contributes to conservation, as efforts can be directed to protect remaining fragments of threatened biomes rather than individual species (Vilhena & Antonelli, 2015). Thus, floristic lists can be used alongside modern climatic and geological data to explain variations found among different biomes (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). To do so, it is still necessary to improve the quality and quantity of available data and to combine this knowledge with the development and application of integrated methodologies (Vilhena & Antonelli, 2015). Geographical distribution data is still unreliable for many taxa, which

precludes their use in diversity and conservation studies (Iganci *et al.*, 2011; Nic Lughadha *et al.*, 2020).

Conclusion

Our results highlight the diversity of angiosperm species which are endemic to the *Araucaria* Forest, albeit in lower numbers than reported in previous studies. The results presented here are an important step forward in understanding diversity distribution patterns and biogeographic history in the *Araucaria* Forest. Future studies should seek to elucidate this history and to understand the relationship of the *Araucaria* Forest with other formations. The list of endemic species produced in this study indicates taxa of high interest for future studies on the origin and diversification of the *Araucaria* Forest and its biodiversity conservation. Many areas within the *Araucaria* Forest have low sampling effort, demonstrating the importance of complete information generated by taxonomic work and its availability in databases. The area of higher endemism recognized in this study is promising for the description of new species and concerning for the lack of protected area coverage in its western half. The heterogeneity of the landscape, its phylogenetic uniqueness and the habitat loss that the formation is facing corroborate the need for more assertive conservation actions (Guerra *et al.*, 2002; Duarte *et al.*, 2014).

***Araucaria* Forest diversity patterns**

The collection records of endemic and near-endemic species (Fig. 4) would be used to conduct the area of endemism analysis, but the presented result would cover the whole southeast area were the *Araucaria* Forest is distributed. Thus, we decided to use only endemic species to perform the analysis.

Regarding the number of endemic species records, we identified six nuclei that stand out within the largest range, with cells containing from 8 to 12 species (Fig. 5). These records are located between Curitiba and Bocaiúva do Sul municipalities (state of Paraná), between Urubici and Urupema municipalities (state of Santa Catarina), Cambará do Sul, Jaquirana, near Rio das Antas river and São Francisco de Paula municipalities (state of Rio Grande do Sul).

Regarding the number of records, we identified eight nuclei that stand out within the largest range, with cells containing 27 to 66 collections (Fig. 6). The richest nuclei are located between Curitiba and Bocaiúva do Sul municipalities, between Lavador and Fluvioópolis municipalities, near Rio Negro river (state of Paraná), between Urubici and Urupema municipalities (state of Santa Catarina), Cambará do Sul, Bom Jesus and São Francisco de Paula municipalities (state of Rio Grande do Sul).

Acknowledgements

The authors thank the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for supporting this project, Guilherme Peres Coelho and Josimar Kulkamp for support with ArcGIS and DIVA-GIS, respectively. We also thank Carolina Siniscalchi for English proof reading.

References

- Antonelli A, Sanmartín I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60: 403–414.
- Barros, MJ., Silva-Arias, GA., Fregonezi, JN., Turchetto-Zolet, AC., Iganci, JR., Diniz-Filho, JAF., Freitas, L. B. 2015. Environmental drivers of diversity in Subtropical Highland Grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17(5): 360-368.

- Bauermann SG, Macedo RB, Behling H, Pillar VP, Neves PCP. 2008. Dinâmicas vegetacionais, climáticas e do fogo com base em palinologia e análise multivariada no quaternário tardio do Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 11 (2): 87-96.
- Behling H. 1995. A high resolution Holocene pollen record from Lago do Pires, SE Brazil: vegetation, climate and fire history. *Journal of Paleolimnology* 14(3): 253-268.
- Behling H. 1997. Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the *Araucaria* forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (South Brazil). *Review of palaeobotany and palynology* 97 (1-2): 109-121.
- Behling H, Bauerman SG, Neves PC. 2001. Holocene environmental changes from São Francisco de Paula region, Southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 631–639.
- Behling H, Pillar VDP. 2006. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern *Araucaria* forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362 (1478): 243-251.
- Behling H, Pillar VD, Orlóci L, Bauermann SG. 2004. Late Quaternary *Araucaria* forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203 (3-4): 277-297.
- Bergamin RS., Bastazini VAG., Vélez-Martin E, Debastiani V, Zanini KJ, Loyola R, Müller, SC. 2017. Linking beta diversity patterns to protected areas: lessons from the Brazilian Atlantic Rainforest. *Biodiversity and Conservation* 26(7): 1557-1568.
- Bergamin RS, Debastiani V, Joner DC, Lemes P, Guimarães T, Loyola RD, Müller SC. 2019. Loss of suitable climatic areas for *Araucaria* forests over time. *Plant Ecology & Diversity* 12: 1-12.

BFG. 2018. Brazilian Flora 2020: innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia* 69(4): 1513-1527.

Brazil Flora G. 2020. Brazilian Flora 2020 project - Projeto Flora do Brasil 2020. v393.260. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Dataset/Checklist. doi:10.15468/1mtkaw

Cárdenas ML, Wilson OJ, Schorn LA, Mayle, FE, Iriarte J. 2019. A quantitative study of modern pollen–vegetation relationships in southern Brazil's *Araucaria* forest. *Review of palaeobotany and palynology* 265: 27-40.

Christenhusz, M. J; Chase, M. W. 2013. Biogeographical patterns of plants in the Neotropics—dispersal rather than plate tectonics is most explanatory. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171 (1): 277-286.

Consema. 2014. Lista da Flora ameaçada de extinção em SC. Resolução Consema nº 51/2014.

Copé, Barreto, Silva. 2013. 12.000 Anos da História: Arqueologia e Pré-História do Rio Grande do Sul. Catálogo da exposição organizado pelo Museu da UFRGS. Porto Alegre: UFRGS, 116p.

Crisp MD, Arroyo MTK, Cook LG, Gandolfo MA, Jordan GJ, McGlone MS, Weston PH, Westoby M, Wilf P, Linder H P. 2009. Phylogenetic biome conservatism on a global scale. *Nature* 458: 754-U90.

Dinerstein E, Olson D, Joshi A, Vynne C, Burgess ND, Wikramanayake E, Hansen M, et al. 2017. An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *BioScience* 67 (6): 534-545.

Dos Reis MS, Ladio A, Peroni N. 2014. Landscapes with *Araucaria* in South America: evidence for a cultural dimension. *Ecology and Society* 19 (2).

Drummond, GM, Machado ABM, Martins CS, Mendonça MP, Stehmann JR. 2008. Listas vermelhas das espécies da fauna e da flora ameaçadas de extinção em Minas Gerais, 2th edn. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas.

Duarte LDS, Bergamin RS, Marcilio-Silva V, Seger GDDS, Marques MCM. 2014. Phylobetadiversity among forest types in the Brazilian Atlantic Forest complex. *PloS one*, 9 (8): e105043.

Duarte LS, Carlucci MB, Pillar VD. 2009. Macroecological analyses reveal historical factors influencing seed dispersal strategies in Brazilian *Araucaria* forests. *Global Ecology and Biogeography* 18: 314-326.

Dutra, T. L. & Stranz, A. 2003. História das *Araucariaceae*: a contribuição dos fósseis para o entendimento das adaptações modernas da família no hemisfério sul, com vistas a seu manejo e conservação. In: Ronchi, L. H. & Coelho, O. G. W. (Org.). Tecnologia, diagnóstico e planejamento ambiental. São Leopoldo: Ed. da UNISINOS, 293-351.

Dutra, T. L. & Stranz, A. 2009. Biogeografia, evolução e ecologia da família *Araucariaceae*: o que mostra a Paleontologia. Floresta com Araucária. Ecologia, conservação e desenvolvimento sustentável'. (Eds CR Fonseca, AF Souza, A Leal-Zanchet, TL Dutra, A Backes, G Ganade) 15-34.

Environmental Systems Research Institute. 2010. ArcGIS Desktop: Release 10.1. Redlands, CA: ESRI.

Ferramenta geoLoc da rede speciesLink. 2020. <http://splink.cria.org.br/geoloc>

Freitas, L., Salino, A., Neto, L. M., Elias Almeida, T., Mortara, S. R., Stehmann, J. R., Amorim, A. M., Guimarães, E. F., Coelho, M. N., Zanin, A., & Forzza, R. C. 2016. A comprehensive checklist of vascular epiphytes of the Atlantic Forest reveals outstanding endemic rates. *PhytoKeys* 58: 65–79.

Gavério BG. 2019. Diminui a araucária a saúde enfraquece: O intervencionismo de Estado na Terra Indígena Xapecó/SC. Trabalho de Conclusão de Curso, Universidade Federal de Santa Catarina.

GBIF. 2016. The Global Biodiversity Information Facility. Available in: <<http://www.gbif.org/>>. Accessed June 2016.

Gessert S, Iriarte J, Ríos RC, Behling H. 2011. Late Holocene vegetation and environmental dynamics of the *Araucaria* forest region in Misiones Province, NE Argentina. Review of palaeobotany and palynology 166 (1-2): 29-37.

Givnish Thomas J., Spalink Daniel, Ames Mercedes, Lyon Stephanie P., Hunter Steven J., Zuluaga Alejandro, Iles William J. D., Clements Mark A., Arroyo Mary T. K., Leebens-Mack James, Endara Lorena, Kriebel Ricardo, Neubig Kurt M., Whitten W. Mark, Williams Norris H. and Cameron Kenneth M. 2015. Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 282 (1814): 20151553.

Goloboff P. 2004. NDM/VNDM ver. 2.5. Programs for identification of areas of endemism. Programs and documentation are available at: <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/endemism/>

Guerra MP, Silveira V, Reis MS, Schneider L. 2002. Exploração, manejo e conservação da araucária (*Araucaria angustifolia*). Sustentável Mata Atlântica: a exploração de seus recursos florestais 1: 85-101.

Hasenack H, da Silva JS, Weber E, Hofmann GS. 2017. A digital version of Hueck's vegetation map of South America: 50 years after the release of his book on the sub-continent's forests. Geografía y Sistemas de Información Geográfica (GEOSIG) 9: 1-5.

Hijmans RJ, Guarino L, Bussink C, Mathur P, Cruz M, Barrentes I, Rojas E. 2012. DIVA-GIS 7.5. A geographic information system for the analysis of species distribution data. Manual available at: <http://www.diva-gis.org>.

Hughes, C. E.; Pennington, R. T.; Antonelli, A. 2013. Neotropical plant evolution: assembling the big picture. Botanical Journal of the Linnean Society 171 (1): 1-18.

IBGE. 2012. Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Rio de Janeiro: IBGE.

Iganci JRV, Heiden G, Miotto STS, Pennington RT. 2011. Campos de Cima da Serra: The Brazilian Subtropical Highland Grasslands show an unexpected level of plant endemism. *Botanical Journal of the Linnean Society* 167: 378–393.

INCT. Herbário Virtual da Flora e dos Fungos (CRIA-Specieslink). Available in: <http://inct.splink.org.br/> Accessed in April and May 2016.

Instituto de Botânica. 2016. Lista oficial das espécies da flora ameaçadas de extinção no Estado de São Paulo. Instituto de Botânica: São Paulo.

IPNI. 2019. The International Plant Names Index. Available in: <http://www.ipni.org/>. Accessed September 2019.

Iriarte J, Behling H. 2007. The expansion of *Araucaria* forest in the southern Brazilian highlands during the last 4000 years and its implications for the development of the Taquara/Itararé Tradition. *Environmental archaeology* 12, (2):115-127.

IUCN. 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-2. <https://www.iucnredlist.org> Access in: July 30.

Jeske-Pieruschka V, Fidelis A, Bergamin RS, Vélez E, Behling H. 2010. *Araucaria* forest dynamics in relation to fire frequency in southern Brazil based on fossil and modern pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 160(1-2): 53-65.

Külkamp J, Heiden G, Iganci JRV. 2018. Endemic plants from the southern Brazilian Highland grasslands. *Rodriguésia* 69(2): 429-440.

Lacerda AEB. 2016. Conservation strategies for *Araucaria* Forests in Southern Brazil: assessing current and alternative approaches. *Biotropica* 48(4): 537-544.

Leite PF, Klein RM. 1990. Vegetação. In *Geografia do Brasil: Região Sul*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro 2: 113-150.

Leite PF. 2002. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do Sul do Brasil. *Ciência & Ambiente* 24: 51–73.

- Leite YLR.; Costa LP., Loss AC, Rocha RG, Henrique BF, Bastos AC, Quaresma VS, Fagundes V, Paresque R, Passamani M, Pardini R. 2016. Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (4): 1008-1013.
- Liria J, Szumik, CA, & Goloboff PA. 2020. Analysis of endemism of world arthropod distribution data supports biogeographic regions and many established subdivisions. *Cladistics*. Live. 2014. Avaliação do Estado de Conservação de Espécies Flora. Fundação zoobotânica, Rio Grande do Sul. Access in: July 30, 2019.
- Maldonado C, Molina CI, Zizka A, Persson C, Taylor CM., Albán J, Chilquillo E, Rønsted N, Antonelli A. 2015. Estimating species diversity and distribution in the era of Big Data: to what extent can we trust public databases? *Global Ecology and Biogeography* 24(8): 973-984.
- Martinelli G, Moraes MA. 2013. Livro vermelho da flora do Brasil. CNC Flora: Rio de Janeiro.
- Morawetz, W.; Raedig, C. 2007. Angiosperm biodiversity, endemism and conservation in the Neotropics. *Taxon* 56 (4): 1245-1254.
- Morrone, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43(3), 438-441.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Nic Lughadha EM, Grazielle SV, Vasconcelos TN, Walker BE, Canteiro C, Lucas EJ. 2019. Harnessing the potential of integrated systematics for conservation of taxonomically complex, megadiverse plant groups. *Conservation Biology* 33(3): 511-522.
- Nic Lughadha, E, Bachman SP, Leão TCC, Forest F, Halley JM, Moat J, Acedo C, Bacon KL, Brewer RFA, Gâteblé G, Gonçalves SC, Govaerts R, Hollingsworth PM, Krisai-Greilhuber I, Elton JL, Moore PGP, Negrão R, Onana JM, Rajaovelona LR, Razanajatovo H, Reich PB, Richards SL, Rivers MC, Cooper, A, Iganci J, Lewis GP, Smidt EC, Antonelli A, Mueller GM,

- Walker BE. 2020. Extinction risk and threats to plants and fungi. *Plants, People, Planet* 2(5): 389-408.
- Noelli FS. 2000. A ocupação humana na região sul do Brasil: arqueologia, debates e perspectivas. *Revista da Universidade de São Paulo* 44: 218–169.
- Oliveira-Filho AT, Budke JC, Jarenkow JA, Eisenlohr PV, Neves DR. 2015. Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. *Journal of Plant Ecology* 8(3): 242-260.
- Oliveira-Filho AT, Fontes MAL. 2000. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate1. *Biotropica* 32(4b): 793-810
- Ostroski P, Saiter FZ, Amorim AM, Fiaschi P. 2020. Angiosperm endemism in a Brazilian Atlantic Forest biodiversity hot-point. *Brazilian Journal of Botany* 43(2): 397-404.
- Panter CT, Clegg RL, Moat J, Bachman SP, Klitgård BB, White RL. 2020. To clean or not to clean: Cleaning open-source data improves extinction risk assessments for threatened plant species. *Conservation Science and Practice* e311.
- Parodi LR. 2002. Las regiones fitogeográficas Argentinas. *Ciência & Ambiente* 24: 25-34.
- Paton A, Antonelli A, Carine M, Forzza RC, Davies N, Demissew S, Dröge G, Fulcher T, Grall A, Holstein N, Jones M, Liu U, Miller J, Moat J, Nicolson N, Ryan M, Sharrock S, Smith D, Thiers B, Victor J, Wilkinson T, Dickie J. 2020. Plant and fungal collections: Current status, future perspectives. *Plants, People, Planet* 2(5): 499-514.
- Plá C, Külkamp J; Heiden G, Nic Lughadha E, Iganci JRV. 2020. The importance of the Brazilian Subtropical Highland Grasslands evidenced by a taxonomically verified endemic species list. *Phytotaxa* 45: 250-267.
- Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11: 1633–1644.

- PlanEAR (Plantas Endémicas de la Argentina). 2008. *Anarthrophyllum capitatum* Sorarú. Available in: <http://www.lista-planear.org/index.php?item=especie&accion=ver_ficha&id=29072>. Access in: July 30, 2019.
- Rambo BSJ. 1994. *A Fisionomia do Rio Grande do Sul*, 3 th edn. São Leopoldo: Editora Unisinos, 473 p.
- Rezende VL, Eisenlohr PV, Vibrans A C, Oliveira-Filho AT. 2015. Humidity, low temperature extremes, and space influence floristic variation across an insightful gradient in the Subtropical Atlantic Forest. *Plant ecology* 216(6), 759-774.
- Rivers MC, Taylor L, Brummitt NA, Meagher TR, Roberts DL, Lughadha EN. 2011. How many herbarium specimens are needed to detect threatened species? *Biological Conservation* 144 (10): 2541-2547.
- Roderjan CV, Galvão F, Kuniyoshi YS, Hatschbach GG. 2002. As unidades fitogeográficas do Estado do Paraná. *Ciência & Ambiente* 24 (1): 75-92.
- Ruiz-Sanchez E, Munguía-Lino G, Vargas-Amado G, Rodríguez A. 2020. Diversity, endemism and conservation status of native Mexican woody bamboos (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 192 (1): 281-295.
- Särkinen T, Iganci JR, Linares-Palomino R, Simon MF, Prado DE. 2011. Forgotten forests - issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forests as a case study. *BMC Ecology* 11: 27.
- Särkinen T, Pennington RT, Lavin M, Simon MF, Hughes CE. 2012. Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography* 39(5): 884-900.
- Scarano FR. 2009. Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: rare-species bias and its risks for conservation. *Biological Conservation* 142: 1201-1208.

Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 20359-20364.

Stehmann JR. 2009. *Plantas da floresta Atlântica*. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

Szumik C, Cuezco F, Goloboff P, Chalup A. 2002. An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 51: 806-816.

Szumik C, Goloboff P. 2004. Areas of endemism: improved optimality criteria. *Systematic Biology* 53: 968-977.

Thomas P. 2014. *Araucaria angustifolia*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T32975A2829141. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T32975A2829141.en>.

Downloaded on 17 July 2019.

Thomé, M.T.C, Zamudio, K.R., Giovanelli, J.G.R., Haddad, C.F.B., Baldissera, F.A. Jr & Alexandrino, J. 2010. Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution* ,55 (3): 1018–1031.

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 12 Mar 2020 <<http://www.tropicos.org>>

Ulian T, Diazgranados M, Pironon S, Padulosi S, Liu U, Davies L, Howes MJR, Borrell JS, Ondo I, Pérez-Escobar OA, Sharrock S, Ryan P, Hunter D, Lee MA, Barstow C, Łuczaj Ł, Pieroni A, Cámara-Leret R, Noorani A, Mba C, Nono R, Muminjanov WH, Antonelli A, Pritchard HW, Mattana E. 2020. Unlocking plant resources to support food security and promote sustainable agriculture. *Plants, People, Planet* 2(5), 421-445.

Veloso HP, Rangel Filho ALR, Lima JCA. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: IBGE/DERMA.

Vicente-Silva J, Bergamin RS, Zanini KJ, Pillar VD, Müller SC. 2016. Assembly patterns and functional diversity of tree species in a successional gradient of *Araucaria* forest in Southern Brazil. *Natureza & Conservação* 14 (2), 67-73.

Vilhena DA, Antonelli AA. 2015. Network approach for identifying and delimiting biogeographical regions. *Nature communications* 6: 6848.

Wrege MS, Higa RCV, Britez RM, Garrastazu MC, De Sousa VA, Caramori PH, Radin B, Braga HJ. 2009. Climate change and conservation of *Araucaria angustifolia* in Brazil. *Unasylva*. English ed. Print 60: 30-33.

Wrege MS, Fritzsos E, Soares MTS, Bognola IA, Sousa VA, Sousa LP, Gomes JBV, Aguiar AV, Gomes GC, Matos MFS, Scarante AG, Ferrer RS. 2017. Distribuição natural e habitat da araucária frente às mudanças climáticas globais. *Embrapa Florestas-Artigo em periódico indexado (ALICE)*.

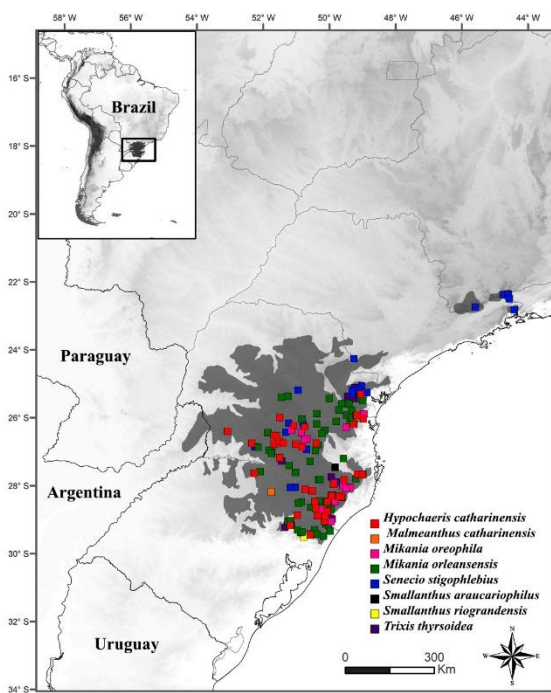
Wüest RO, Antonelli A, Zimmermann NE, Linder HP. 2015. Available Climate Regimes Drive Niche Diversification during Range Expansion. *The American Naturalist* 185: 640–652.

Zalba SM, Mondin CA, Ziller SR. 2009. Plantas invasoras na Floresta com Araucária: novas espécies, novos impactos, novos desafios. *Floresta com Araucária: ecologia, conservação e desenvolvimento sustentável*. Holos: Ribeirão Preto.

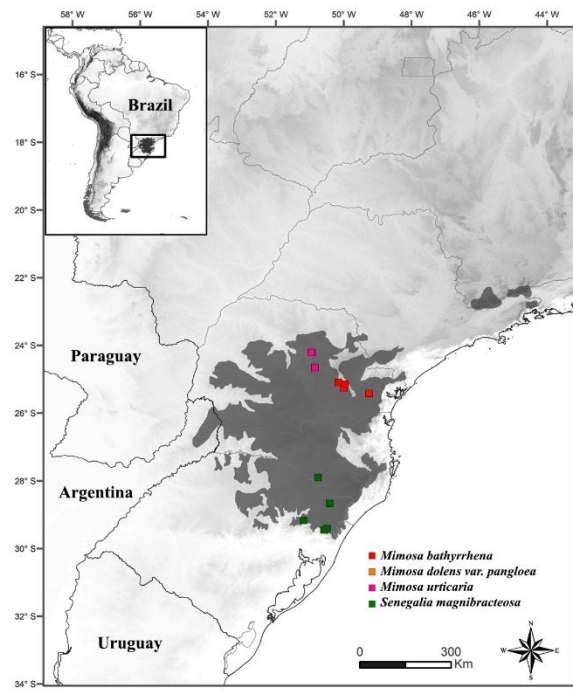
Appendix 1. Conservation status of endemic species from the *Araucaria* Forest.

Families	Species list	Brazil	IUCN	RS	SC	PR	SP	RJ	MG	Misiones
APOCYNACEAE	<i>Matelea dusenii</i> Morillo	NE	NE	CR	VU	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Matelea reitzii</i> Fontella	NE	NE	NE	VU	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Oxypetalum oblanceolatum</i> Farinaccio & Mello-Silva	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
ASTERACEAE	<i>Hypochaeris catharinensis</i> Cabrera	NE	NE	NE	VU	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Malmeanthus catharinensis</i> R.M.King & H.Rob.	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Mikania oreophila</i> M.R.Ritter & Miotto	EN	NE	EN	NE	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Mikania orleansensis</i> Hieron.	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Senecio stigophlebius</i> Baker	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Smallanthus araucariophilus</i> Mondin	CR	NE	CR	NE	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Smallanthus riograndensis</i> Mondin	EN	NE	EN	NE	NE	NE	NE	NE	NE
<i>Trixis thyrsoides</i> Dusén ex Malme	NE	NE	CR	NE	NE	NE	NE	NE	NE	
CACTACEAE	<i>Schlumbergera rosea</i> (Lagerh.) Calvente & Zappi	NE	NE	EN	NE	NE	NE	NE	NE	NE
CONVOLVULACEAE	<i>Calystegia brummittii</i> P.P.A.Ferreira & Sim.-Bianch.	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
CYPERACEAE	<i>Scleria filiculmis</i> Boeckeler	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
DIOSCOREACEAE	<i>Dioscorea curitybensis</i> R.Knuth	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Dioscorea fractiflexa</i> R.Knuth	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
ELAEOCARPACEAE	<i>Crinodendron brasiliense</i> Reitz & L.B.Sm.	NE	EN	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
EUPHORBIACEAE	<i>Croton polygonoides</i> L.B.Sm. & Downs	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Croton reitzii</i> L.B.Sm. & Downs	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
FABACEAE	<i>Mimosa bathyrrhena</i> Barneby	EN	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Mimosa dolens</i> var. <i>pangloea</i> Barneby	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Mimosa urticaria</i> Barneby	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Senegalia magnibracteosa</i> (Burkart) Seigler & Ebinger	NE	NE	CR	NE	NE	NE	NE	NE	NE
GESNERIACEAE	<i>Sinningia vacariensis</i> G. E. Ferreira, Waechter & Chautems	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
LAMIACEAE	<i>Glechon elliptica</i> C.Pereira & Hatschb.	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
LOASACEAE	<i>Blumenbachia amana</i> T.Henning & Weigend	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
MALVACEAE	<i>Callianthe latipelata</i> (G.L. Esteves & Krapov.) Donnell	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
MELASTOMATACEAE	<i>Leandra luctatoris</i> Wurdack	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE	NE
	<i>Leandra opaca</i> Brade	NE	NE	DD	NE	NE	NE	NE	NE	NE

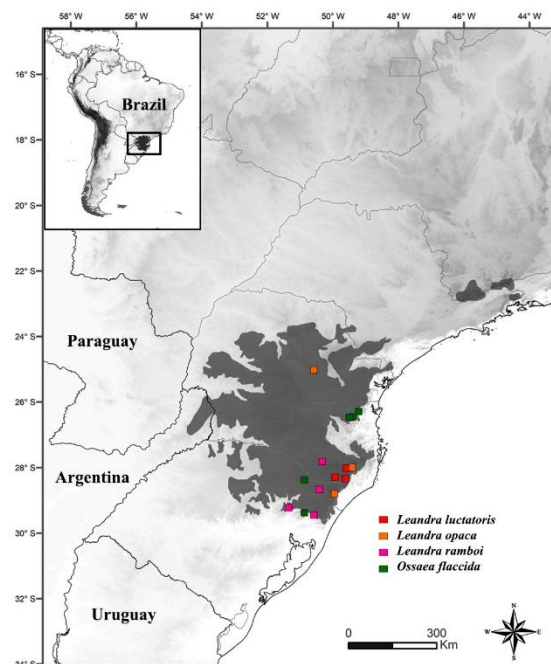
Appendix 2. Distribution records of endemic plant species from the families in the *Araucaria* Forest. The *Araucaria* Forest range is highlighted in dark grey. A. Asteraceae, with eight species. B. Fabaceae, with four species. C. Melastomataceae, with four species. D. Myrtaceae, with four species. E. Solanaceae, with four species F. Apocynaceae, with three species G. Orchidaceae, with three species. H. Poaceae, with three species. Brazilian States - MG: Minas Gerais, PR: Paraná, RJ: Rio de Janeiro, RS: Rio Grande do Sul, SC: Santa Catarina, SP: São Paulo



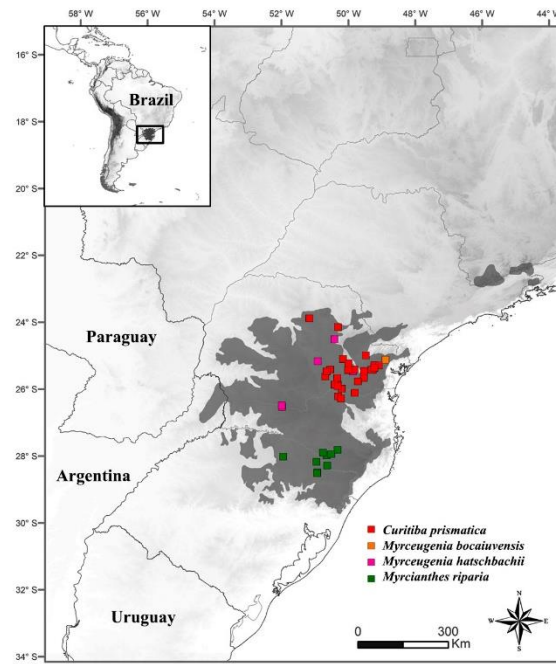
A



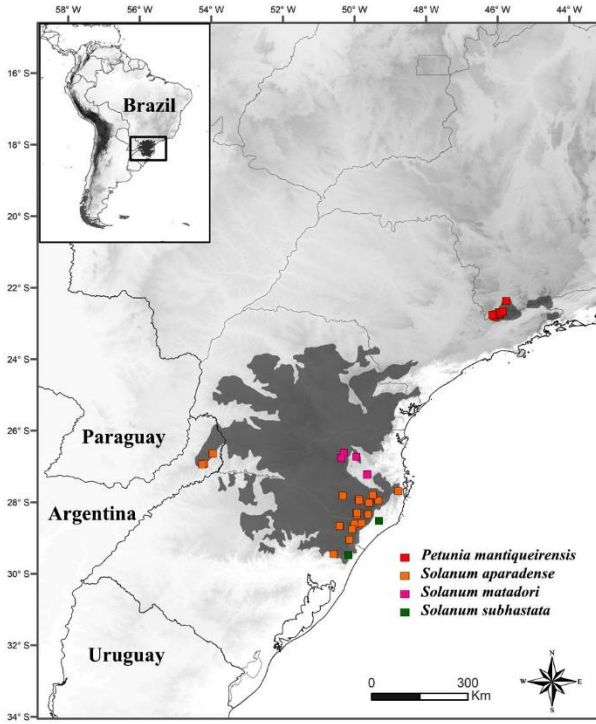
B



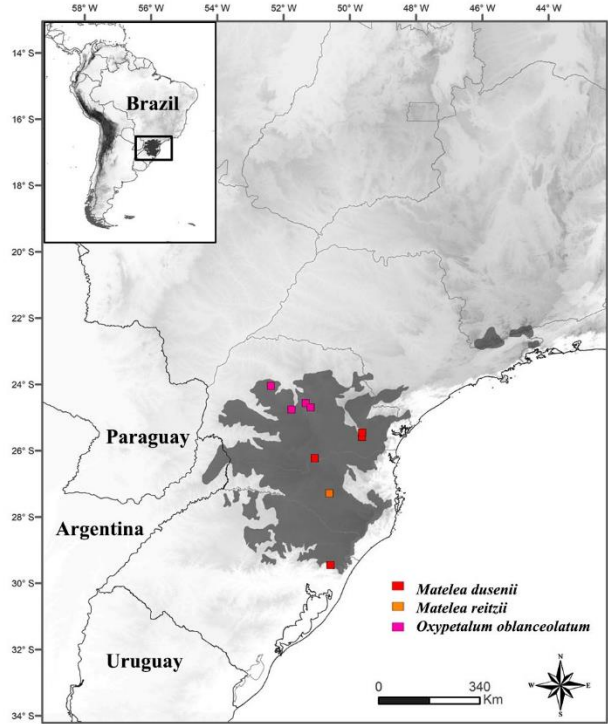
C



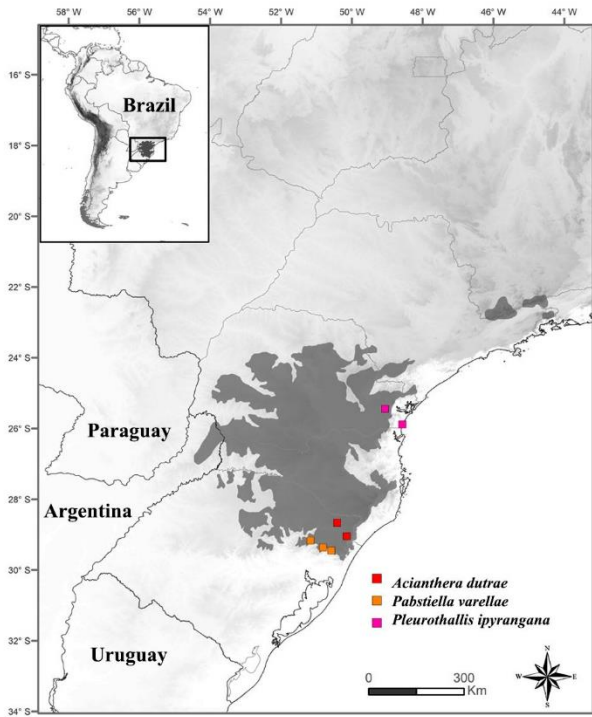
D



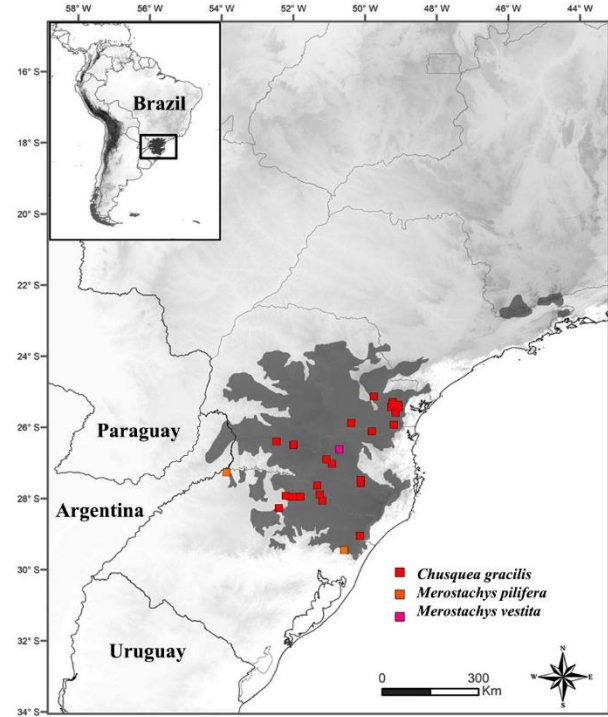
E



F



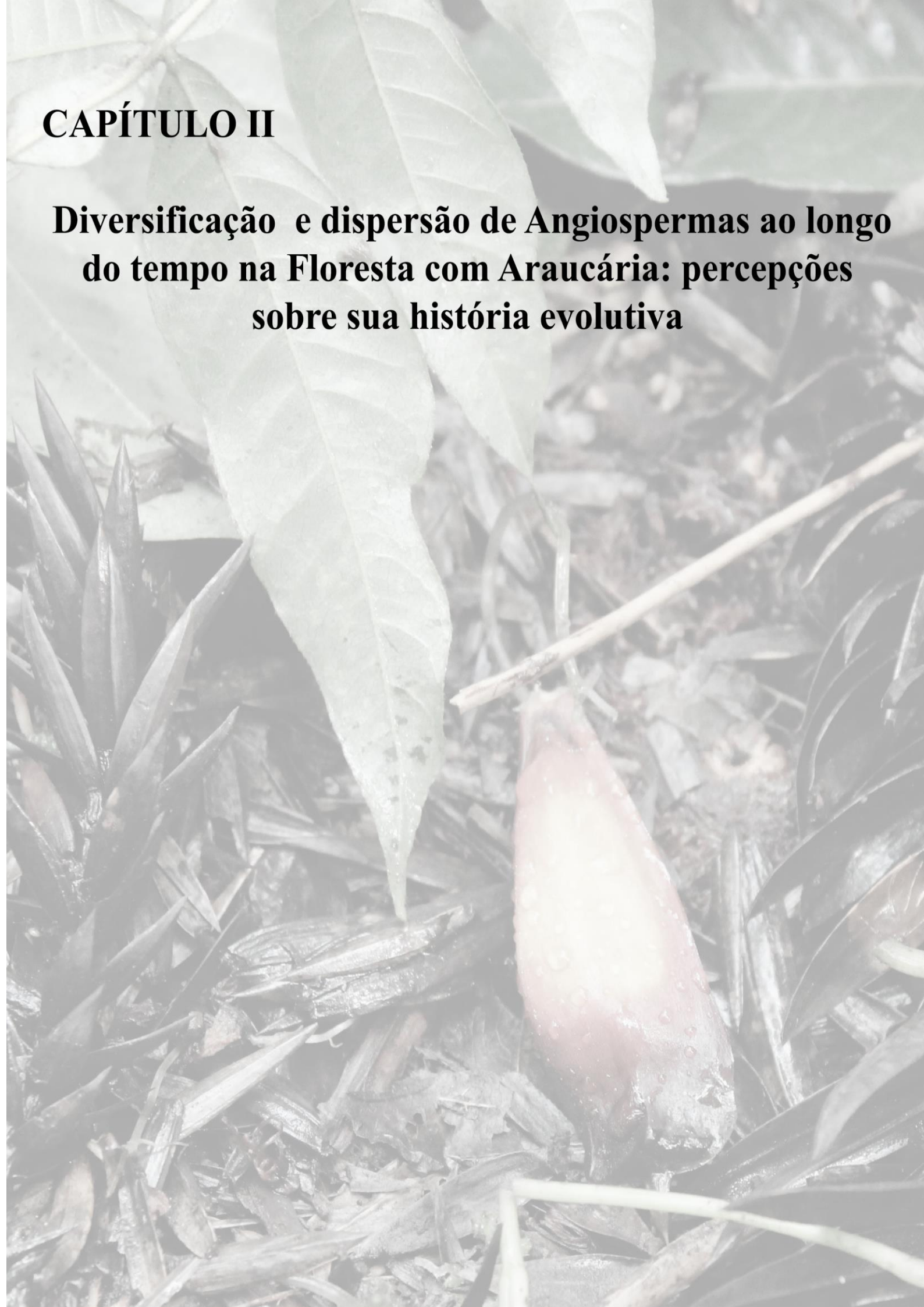
G



H

CAPÍTULO II

Diversificação e dispersão de Angiospermas ao longo do tempo na Floresta com Araucária: percepções sobre sua história evolutiva



Diversificação de angiospermas na Floresta com *Araucaria*: percepções sobre sua história evolutiva²

Mariane Paludette Dorneles^a

Cássia Plá^a

Marcelo Reginato^a

Matias Köhler^a

Gustavo Heiden^b

João Iganci^c

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

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

^c Universidade Federal de Pelotas, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Campus Universitário do Capão do Leão, s/nº, Travessa André Dreyfus, s/n, Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil.

*Corresponding authors E-mail: marianepd@hotmail.com

² O manuscrito será submetido para a revista *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. Foi formatado segunda as normas, e será traduzido para o inglês antes da submissão.

Resumo: A Mata Atlântica é uma das regiões mais biodiversas do mundo. Neste domínio fitogeográfico existem diferentes formações, com características únicas, que interagem e colaboram para essa grande diversidade ao longo do tempo evolutivo como por exemplo a Floresta com Araucária. Neste estudo identificamos os principais eventos de mudanças de biomas, que ocorreram ao longo do tempo, através de uma análise comparativa da diversificação de linhagens de angiospermas comumente encontradas na Floresta com *Araucaria*. Foram selecionadas áreas florestais e campestres, geograficamente relacionadas à Floresta com Araucária para estimar o intercâmbio de espécies entre as diferentes formações no Domínio da Mata Atlântica: Floresta Ombrófila Densa, Campos e Florestas Estacionais. Os táxons analisados foram escolhidos com base na presença de endemismos na Floresta com Araucária e, sobretudo, a disponibilidade de filogenias já publicadas. Foram selecionados os gêneros *Dioscorea*, *Mikania*, *Mimosa*, *Sinningia* e *Solanum*, como um primeiro passo em direção ao entendimento dos processos evolutivos que originaram a diversidade atual de espécies na Floresta com *Araucaria*. As análises destas cinco linhagens, mostram que existem conexões pretéritas entre as áreas, mas que foi nos últimos 5 milhões de anos que a maioria dos eventos de dispersão se concentrou. Radiações na Floresta com Araucária são recentes e ocorreram em pequeno número quando comparadas com as outras áreas. A Floresta Ombrófila Densa atua como principal repositório de linhagens, o que sugere uma possível predominância do conservadorismo de nicho nas espécies analisadas devido aos semelhantes fatores abióticos atuando nas duas formações.

Palavras-chave: Bioregiões, dispersão, Mata Atlântica, Florestas Estacionais, Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, Campos.

1. Introdução

A Região Neotropical é a mais diversa do planeta (Myers *et al.*, 2000) e a dinâmica das espécies que habitam essa região assim como as questões que envolvem sua grande diversidade geram muito interesse (Morawetz e Raedig, 2007; Sigrist e Carvalho, 2009; Antonelli e Sanmartín, 2011; Hughes; Pennington; Antonelli, 2013). Sua extensão comporta muitas regiões, com comunidades de espécies particulares e regiões de transição que aumentam ainda mais sua complexidade (Hughes; Pennington; Antonelli, 2013; Antonelli *et al.*, 2018).

Estudos que abordem essa área de forma regionalizada podem ser um poderoso instrumento para inferir sobre sua diversidade (Colli-Silva; Vasconcelos; Pirani, 2019; Vasconcelos *et al.*, 2020). A categorização hierárquica de suas áreas geográficas de acordo com sua biota permite orientar e identificar padrões (Escalante, 2009; Morrone, 2018). Contudo, esses padrões não podem ser apenas analisados com base em uma espécie e as suas condições atuais (Wiens *et al.*, 2010). São necessárias investigações profundas sobre a história evolutiva, relacionando a diversidade atual de táxons a conservatismo de nicho, dispersão, clima, extinção, condições geológicas e filogenia (Wiens *et al.*, 2010; Antonelli e Sanmartín, 2011).

Em conjunto temos três fatores agindo para delimitar bioregiões (Antonelli, 2017): a deriva continental gerando mudanças climáticas e geológicas que resultam em vicariância, dispersão e especiação das linhagens evolutivas; a sazonalidade climática dentro dos continentes; e as montanhas, que funcionam como barreiras e locais para a diversificação.

Quando olhamos através de uma escala de tempo mais abrangente, o tectonismo e o clima influenciam diretamente nos processos de diversificação que ocorreram nessas áreas (Finarelli e Badgley, 2010). Abordar as alterações geológicas e climáticas ao longo do tempo e como elas influenciam na composição florística atual são fundamentais para a compreensão dos ecossistemas (Hoorn *et al.*, 2010; Särkinen *et al.*, 2012; Donato *et al.*, 2003). Observar esses fatores nos permite realizar inferências bióticas e abióticas de forma mais eficaz, fornecendo ligações entre a biogeografia evolutiva e ecológica (Morrone, 2018). Assim, fornece indícios de sua capacidade de resiliência frente a possíveis mudanças no clima (Vilhena e Antonelli, 2015).

A dinâmica da história geológica da América do Sul é extremamente relevante para entender a origem de sua diversidade atual (Hoorn *et al.*, 2010). Incluir endemismo

em estudos filogeográficos, além de contribuir para a delimitação de bioregiões (Escalante, 2009), também oferece informações importantes sobre as áreas de paleo e neoendemismo (Chiapella e Demaio, 2015). Estas informações podem nos dar respostas mais robustas sobre o processo envolvido na história biogeográfica (Colli-Silva e Pirani, 2019), em biomas onde existem altos níveis de intercâmbio biológico entre suas principais regiões florísticas (Antonelli et al., 2018).

Incluídas na Região Neotropical, dentro do Domínio da Mata Atlântica, temos as formações vegetacionais do Sul e Sudeste do Brasil, conhecidas pelo alto número de espécies endêmicas (Iganci et al., 2011). Uma dessas formações é a Floresta com Araucária (Floresta Ombrófila Mista), que apresenta uma flora singular e uma intrigante história evolutiva (Leite e Klein, 1990). Com clima úmido, localizada em áreas de elevada altitude, apresenta uma mistura de floras tropicais e temperadas, com *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze dominando seu dossel (Fig.1) (Leite e Klein, 1990; Rambo, 1994; Leite, 2002). A determinação da presença de espécies endêmicas na Floresta com Araucária foi o primeiro passo para compreender a dinâmica da formação e sua distribuição, mostrando que conhecemos pouco de uma bioregião tão diversa (ver artigo 1, submetido). Assim, buscamos pelos padrões de diversificação podem ser identificados nessa formação e pelo modo como ocorre o intercâmbio florístico as regiões adjacentes. Deseja-se ainda verificar se estes eventos são contínuos ou houve períodos com eventos de dispersão mais frequentes (Ledru; Mourguiart; Riccomini, 2009). Nossa hipótese é de que a combinação de vários fatores foi necessária para explicar o que ocorreu ao longo de sua evolução.

2. Metodologia

2.1 Área de estudo

A Floresta com Araucária compreende atualmente o planalto da Região Sul do Brasil (Fig.1 e 2), ao longo da Serra Geral, com núcleos esparsos na Serra do Mar e em Misiones, na Argentina (Leite e Klein, 1990; Rambo, 1994; Guerra et al., 2002; Roderjan et al., 2002; Gessert et al., 2011). Sua distribuição encontra-se associada a locais de elevada altitude e baixas temperaturas médias anuais, com clima caracteristicamente úmido subtropical (Cfa) a temperado (Cfb) (Roderjan et al., 2002; Peel et al., 2007).



Figura 1. Floresta com Araucária. Diferentes fitofisionomias apresentadas pela floresta. Destaque para *Araucaria angustifolia*, no detalhe indivíduos femininos e masculinos. Fotos: Iganci, J. e Dorneles, M.P.

2.2 Seleção das áreas biogeográficas e amostragem de táxons

As áreas biogeográficas foram selecionadas com base na hipótese de que as formações próximas da Floresta com Araucária contribuíram para sua diversidade, já que a mesma possui sua expansão mais marcante nos últimos 1500 AP (Behling, 1997; Behling, Bauerman e Neves, 2001; Dos Reis, Ladio e Peroni, 2014). Assim, foram selecionadas quatro áreas: Floresta com Araucária (FOM), Floresta Ombrófila Densa (FOD), Florestas Estacionais (incluindo Florestas Estacionais Deciduais e

Semidecíduais) (FE) e Campos (incluindo Campos de Altitude, Campos Rupestres e os Pampas, que ocorrem dentro das Regiões Sul e Sudeste do Brasil) (Fig. 2). A Floresta Ombrófila Densa fica localizada entre o mar e cadeias montanhosas costeiras, o que proporciona grande umidade e equilíbrio térmico durante todo o ano (Leite, 2002) (Fig. 2). As Florestas Estacionais são formações localizadas mais no interior do continente, que apresentam duas estações bem marcadas por variação térmica ou nos regimes de precipitação, com espécies caducifólias em épocas desfavoráveis (Leite, 2002) (Fig. 2). Os Campos encontram-se distribuídos em altitudes inferiores a 100 m até 1600 m, em solos que variam de arenosos a rasos e rochosos até profundos e argilosos, não apresentam estação seca, mas podem estar expostos a variações térmicas mais altas (Leite, 2002; Borghetti et al., 2019) (Fig. 2).

Para o estudo foram selecionadas linhagens que estão presentes na lista de espécies endêmicas e *near-endemics*³, geradas por Dorneles et al. (ver artigo 1, submetido). Foram analisados os táxons *Mikania* Willd. (Asteraceae), *Dioscorea* L. (Dioscoreaceae), *Mimosa* L. (Fabaceae), *Sinningia* Nees (Gesneriaceae) e *Solanum* L. (Solanaceae). Em geral, as espécies destes gêneros apresentam hábito trepador, herbáceo e arbustivo. O critério para a seleção das espécies de cada gênero foi sua ocorrência nas áreas do estudo (Flora do Brasil 2020, em construção, 2020) e a existência de análises filogenéticas já publicadas (Perret et al., 2003; Simon et al., 2009; Särkinen et al., 2015; Godoy et al., 2017; Couto et al., 2018) e com dados moleculares disponíveis em bancos de dados, que permitissem a reconstrução de hipóteses evolutivas para cada táxon.

³ *near-endemics*: termo utilizado para identificar as espécies que saíram da lista de endêmicas da Floresta com Araucária, mas tinham poucos pontos fora da formação (Dorneles et al., submetido).

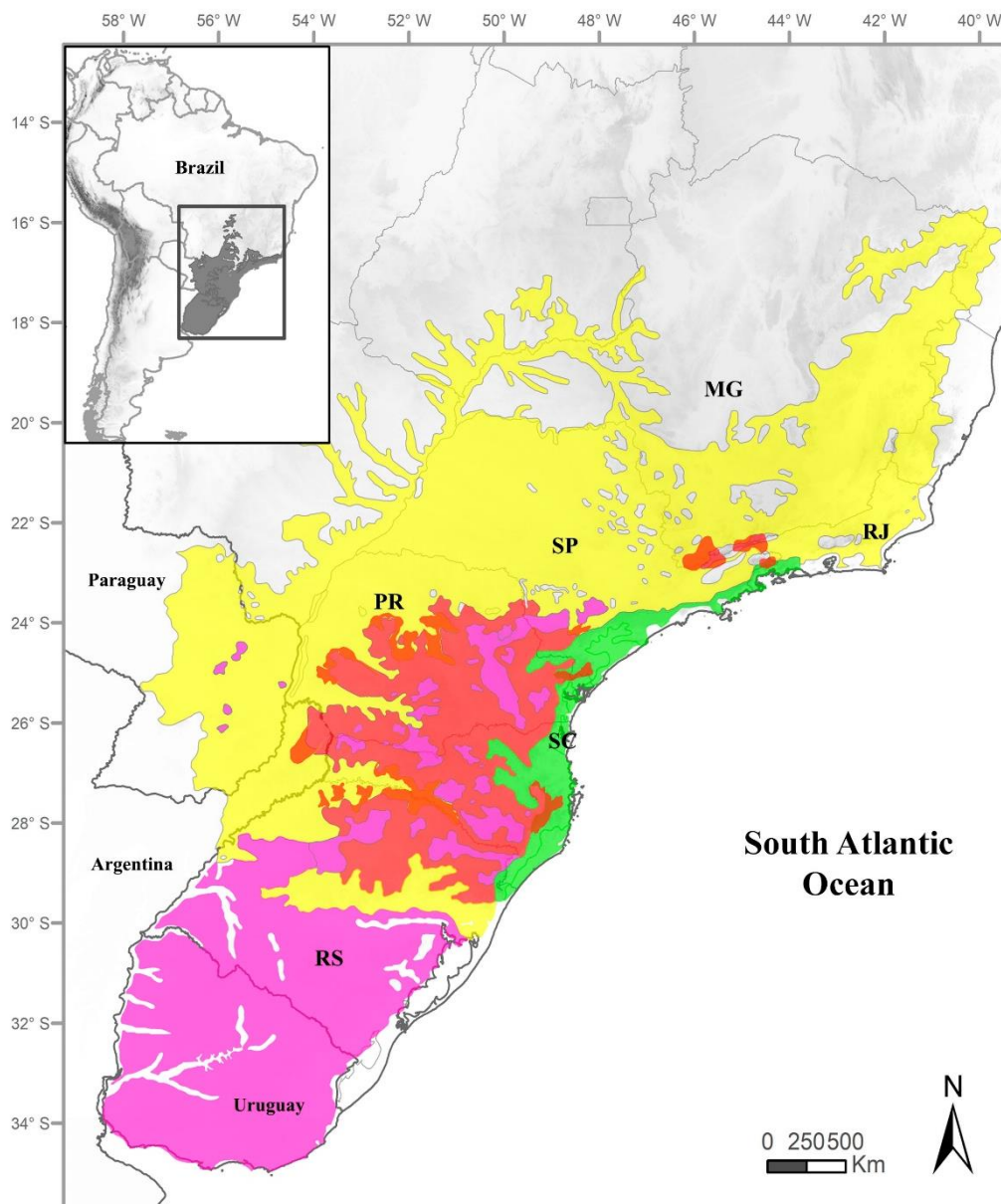


Figura 2. Áreas biogeográficas selecionadas para o estudo, em detalhe na América do Sul, e no Sul/Sudeste brasileiro e países limítrofes. Vermelho: Floresta Ombrófila Mista; Verde: Floresta Ombrófila Densa; Amarelo: Florestas Estacionais; Rosa: Campos; RS: Rio Grande do Sul; SC: Santa Catarina; PR: Paraná; SP: São Paulo; RJ: Rio de Janeiro e MG: Minas Gerais.

2.3 Análises filogenéticas e estimativa do tempo de divergência

As filogenias utilizadas para este estudo foram elaboradas com as espécies selecionadas em cada gênero analisado (Tabela A). Uma busca foi realizada para obtenção de sequências de DNA depositadas no GenBank (Benson et al., 2012; NCBI, 2020). O nome das espécies, marcadores utilizados, número de acesso do GenBank, bem como a referência ao estudo de origem do sequenciamento estão disponíveis na Tabela

A1. Para cada linhagem, foi selecionado o maior número possível de marcadores disponíveis, buscando regiões nucleares e plastidiais. Os grupos externos foram selecionados com base nas publicações originais, utilizados nas filogenias mais recentes para os táxons. As sequências selecionadas para cada linhagem (Tabela A) (Perret et al., 2003; Simon et al., 2009; Särkinen et al., 2015; Godoy et al., 2017; Couto et al., 2018) foram alinhadas utilizando MAFFT v7.450 (Katoh and Standley, 2016), com parâmetros padrões, para cada marcador/linhagem, e posteriormente concatenadas, quando mais de um marcador foi utilizado.

Análises filogenéticas foram realizadas para a estimativa do tempo de divergência de cada um dos táxons amostradas utilizando BEAST 2.5.2 (Bouckaert *et al.*, 2019), com pontos de calibração secundária para datação molecular dos principais eventos de dispersão entre as áreas analisadas, para cada um dos gêneros (Tabela 1). Todas as análises foram realizadas utilizando o modelo *Birth-Death* como *Tree prior*, relógio molecular relaxado com distribuição log-normal e modelo de evolução molecular GTR + I+ Γ (não particionado). Três corridas independentes de 20 milhões de gerações foram implementadas para cada linhagem. Valores dos parâmetros das corridas foram examinados utilizando Tracer v. 1.7 (Rambaut et al., 2018) para checar convergência, e foram aceitos quando ESS > 200. As corridas independentes de cada linhagem foram combinadas utilizando LogCombiner version 2.4.7, após apropriados *burn-in* de cada análise. Uma árvore de cladogramas de máxima credibilidade (MCC) com os *mean heights* foi gerada para cada linhagem utilizando TreeAnnotator and FigTree v. 1.4.4 (Rambaut, 2018) para conferir topologias e valores de suporte com os estudos originais de cada linhagem (Tab 1).

Tabela 1. Datação utilizada nas análises para a construção das árvores filogenéticas em estudo de cinco gêneros na Floresta Atlântica su lbrasileira e Pampa. A datação utilizada para cada gênero e a referência utilizada como base.

Táxon	Clado	Idade	Referência
<i>Mikania</i>	<i>Mikania</i>	9 Ma (sdt 1.2) (stem)	Godoy <i>et al.</i> (2017)
<i>Dioscorea</i>	<i>Dioscorea</i>	63.7 Ma (std 7.0) (stem)	Couto <i>et al.</i> (2018)

<i>Mimosa</i>	<i>Mimosa</i>	23.4 Ma (std 3.5) (stem)	Simon <i>et al.</i> (2009)
<i>Sinningia</i>	<i>Sinningieae</i>	31.7 Ma (std 3.5) (stem)	Perret <i>et al.</i> (2013)
<i>Solanum</i>	<i>Solanum</i>	17 Ma (std 1.5) (stem)	Särkinen <i>et al.</i> (2013)

2.4 Análises Biogeográficas

Para as análises, foram elaboradas matrizes de presença/ausência das espécies selecionadas (Tabela A1) nas quatro áreas. Todas as espécies ocorrem em pelo menos uma das áreas utilizadas no estudo. As análises foram realizadas, para cada um dos táxons, no software R (R Development Core Team, 2020). Para realizar inferências sobre a história biogeográfica dos táxons escolhidos, usamos funções do pacote R BioGeoBEARS (Matzke, 2013). O modelo escolhido foi o Dispersão, Extinção e Cladogênese (DEC), para as estimativas de modelo ancestral para cada uma das árvores. Estimamos o número relativo de eventos de dispersão e o provável período em que ocorreram entre a Floresta com Araucária e as demais áreas, através do pacote Biogeographical Stochastic Mapping (BSM) (Dupin *et al.*, 2016). Para levar em conta a incerteza, foram gerados 1000 mapas estocásticos para cada uma das árvores de cada grupo. Os resultados das análises descritas foram adicionados ao material complementar (Figs.B1-B5).

3. Resultados

3.1 Eventos de dispersão nas quatro áreas

Foram analisados cinco gêneros, totalizando 165 espécies (Tabela A1). O ancestral comum mais recente de cada um dos táxons foi *Dioscorea*, com 17,58 Ma, *Mikania* com 4,7 Ma, *Mimosa* com 19,03 Ma, *Sinningia* com 25,9 Ma e *Solanum* com 13,67 Ma (Fig. B1, B2, B3, B4 e B5). A riqueza e o endemismo das espécies, com base nas áreas do estudo, são apresentados na Figura 3.

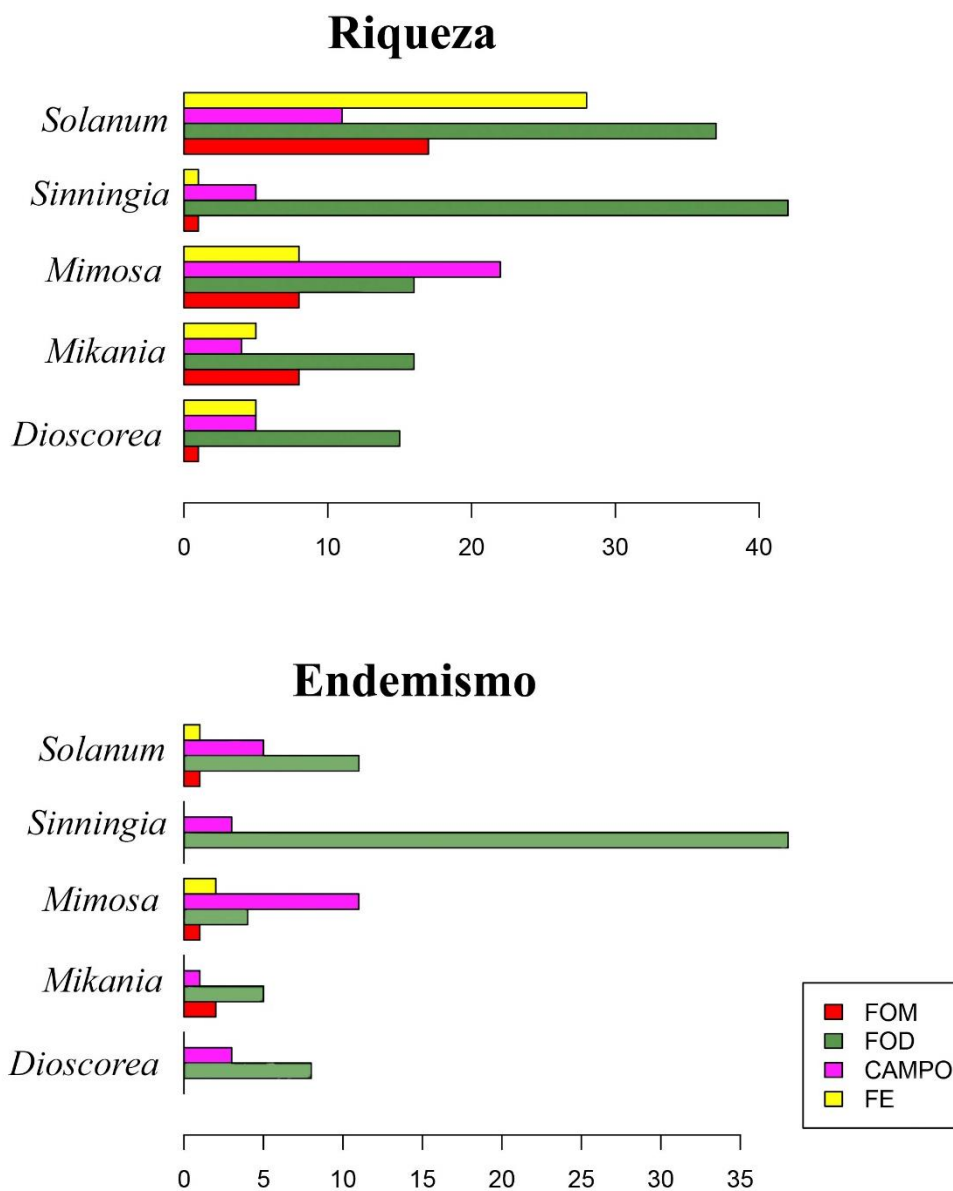


Figura 3. Riqueza e endemismos dos táxons estudados na Floresta Atlântica e Pampa. Gráfico elaborado a partir da matriz de presença e ausência utilizada para identificar as áreas de estudo. A Floresta Ombrófila Densa (FOD) se sobressai em número de espécies. Apenas *Mimosa* apresenta maior riqueza e endemismo na área de Campo. FOM= Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária), FE=Florestas estacionais.

Foram identificados 132 eventos de dispersão nas quatro áreas, assumindo a mesma conectividade em todas as áreas ao longo do tempo (Tabela 2). A Floresta Ombrófila Densa foi a fonte de 49,25 % dos eventos entre as áreas, seguida dos Campos (21,21%), Florestas Estacionais (17,42%) e Floresta com Araucária(12,12%) (Tabela 2). As Florestas Estacionais aparecem como principal dreno recebendo 30,30% dos eventos,

seguida da Floresta com Araucária (25%), Floresta Ombrófila Densa (24,25%) e Campos (20,45%) (Tabela 2).

Tabela 2. Número de eventos de dispersão por linhagens em todas as áreas. Direção e número médio de eventos ocorridos nas áreas para cada uma das linhagens, obtidos pela análise de BSM. FOM= Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária), FOD= Floresta Ombrófila Densa, FE= Florestas estacionais.

Área	Direção	<i>Dioscorea</i>	<i>Mikania</i>	<i>Mimosa</i>	<i>Sinningia</i>	<i>Solanum</i>	Total
FOM	A partir de	0	4	5	0	7	16
FOD	A partir de	9	14	7	7	28	65
CAMPOS	A partir de	2	3	16	0	7	28
FE	A partir de	2	4	4	0	13	23
FOM	Para	1	8	8	1	15	33
FOD	Para	2	5	13	0	12	32
CAMPOS	Para	4	6	4	5	8	27
FE	Para	6	6	7	1	20	40

3.1 Eventos de dispersão e idade estimada relacionados com a Floresta com Araucária

Foram 49 eventos de dispersão que envolveram a Floresta com Araucária (Tabela 1), onde sua direção e número por área são mostrados nas Figuras 4 e 5. Para *Dioscorea*, *Mikania*, *Sinningia* e *Solanum*, a Floresta Ombrófila Densa foi a principal fonte (Fig. 4). *Mimosa* é o único gênero que contribuiu mais com linhagens campestres (Fig. 4). Quando avaliamos a colaboração da Floresta com Araucária para as demais áreas, para o gênero *Mikania* as linhagens presentes na Floresta com Araucária apresentaram mais eventos de dispersão em direção à Floresta Ombrófila Densa. Nos gêneros *Solanum* e *Mimosa*, a Floresta Ombrófila Densa e as Florestas Estacionais receberam praticamente a mesma quantidade de eventos (Fig. 4). Os eventos de dispersão concentraram-se no período Holoceno (Fig. 5). A dispersão da Floresta Ombrófila Densa para a Floresta com Araucária ocorreu nos cinco táxons, durante o Plioceno, Pleistoceno e Holoceno (Fig. 5). Eventos pontuais de dispersão de uma das áreas para as outras são representados na Figura 4, para *Mikania*, *Mimosa* e *Solanum*.

Solanum e *Mimosa* foram as linhagens em que os Campos e as Florestas Estacionais tiveram uma contribuição maior nos eventos de dispersão. *Dioscorea*,

Sinningia e *Mikania* possuem, em sua maioria, espécies herbáceas e localizadas em regiões mais internas da floresta, o que talvez possa explicar a maior facilidade de intercâmbio com a Floresta Ombrófila Densa.

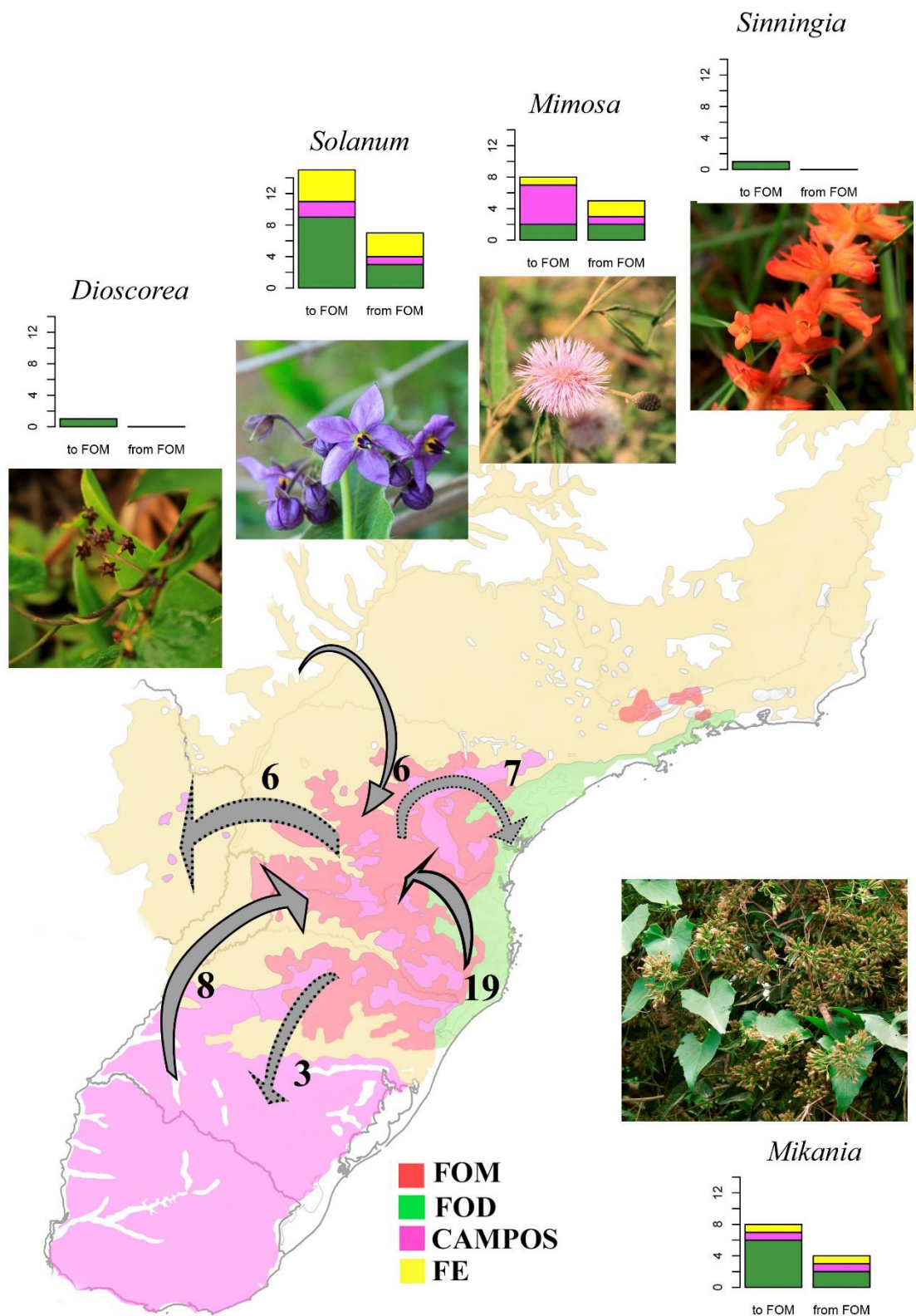


Figura 4. Eventos de dispersão a partir da FOM e para a FOM. O mapa traz as áreas e o número de eventos encontrados para cada uma delas. As setas indicam a direção dos eventos. Os gráficos mostram como ocorreu a contribuição de cada linhagem nos eventos apresentados. *Dioscorea*, *Mikania*, *Sinningia* e *Solanum* mostraram uma maior influência da FOD sobre a FOM. Em *Mimosa* o Campo contribuiu mais. FOM= Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária), FOD= Floresta Ombrófila Densa, FE= Florestas

estacionais. As imagens representam os gêneros e foram tiradas na Floresta com *Araucaria*. Fotos: Kùlkamp, J. (*Solanum* sp., *Dioscorea*, sp., *Mimosa* sp. e *Sinningia* sp.); e Heiden, G. (*Mikania* sp.).

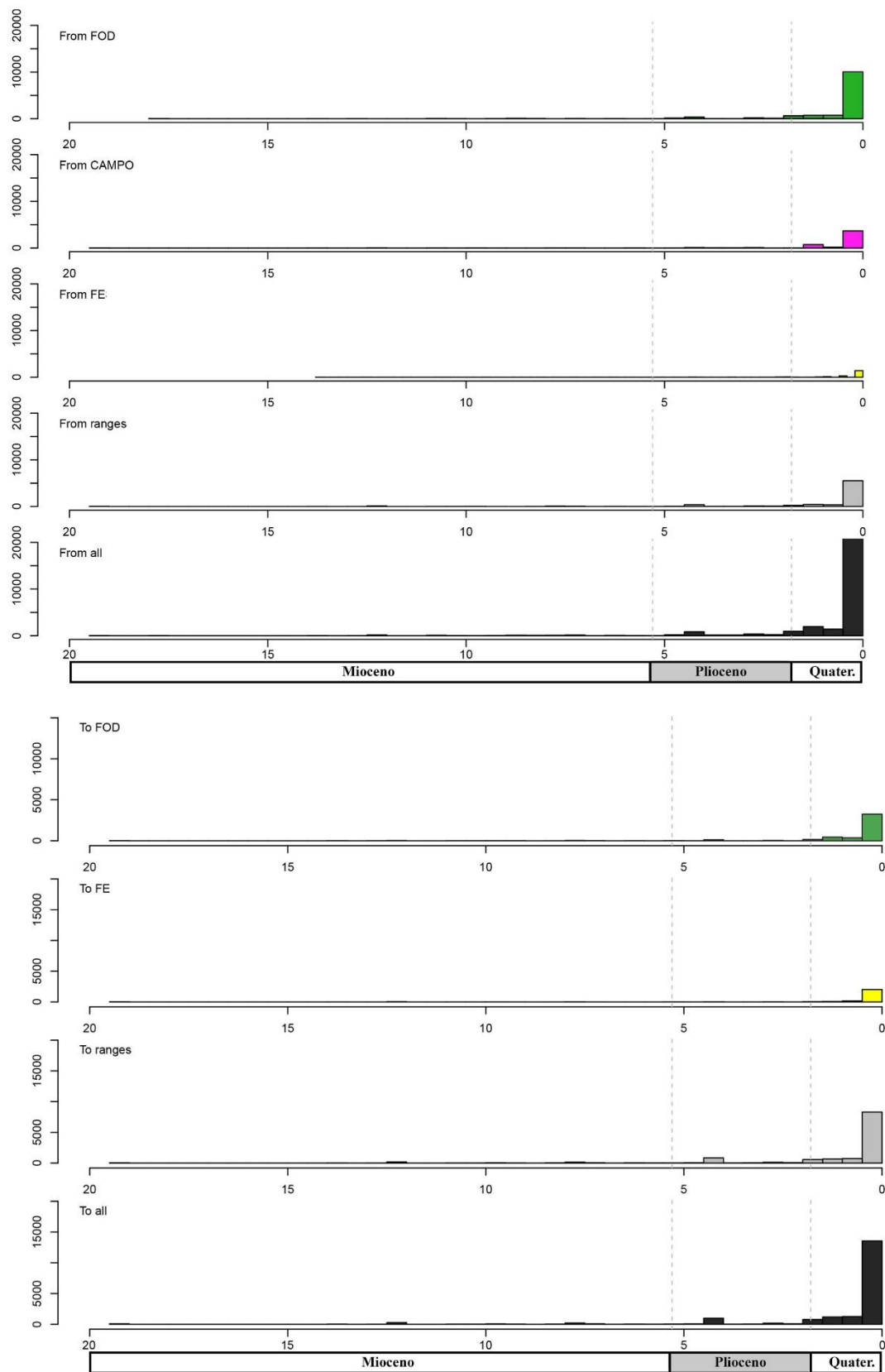


Figura 5. Dispersão a partir da Floresta com Araucária para a Floresta com *Araucaria*, ao longo do tempo. Apenas eventos de dispersão foram considerados para elaborar esse gráfico. O fluxo de eventos começa a aumentar no final do Mioceno, com seu pico no Pleistoceno e Holoceno. FOM= Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária), FOD= Floresta Ombrófila Densa, FE= Florestas Estacionais, ranges= mais de uma área como fonte dos eventos.

3.3. Radiações locais e idade estimada nas quatro áreas

As radiações locais que ocorreram ao longo do tempo nas áreas são representadas na Figura 6. Radiações *in situ* na Floresta com Araucária são recentes e ocorreram em um número pequeno quando comparado com as outras áreas. Nossos resultados mostram um aumento na taxa de especiação, nas áreas, significativo nos últimos 5 milhões de anos (Fig. 6). Em nossos resultados a Floresta Ombrófila densa é a única que apresentou diversificação desde o Paleogeno, as demais áreas começam a apresentar a partir do Mioceno.

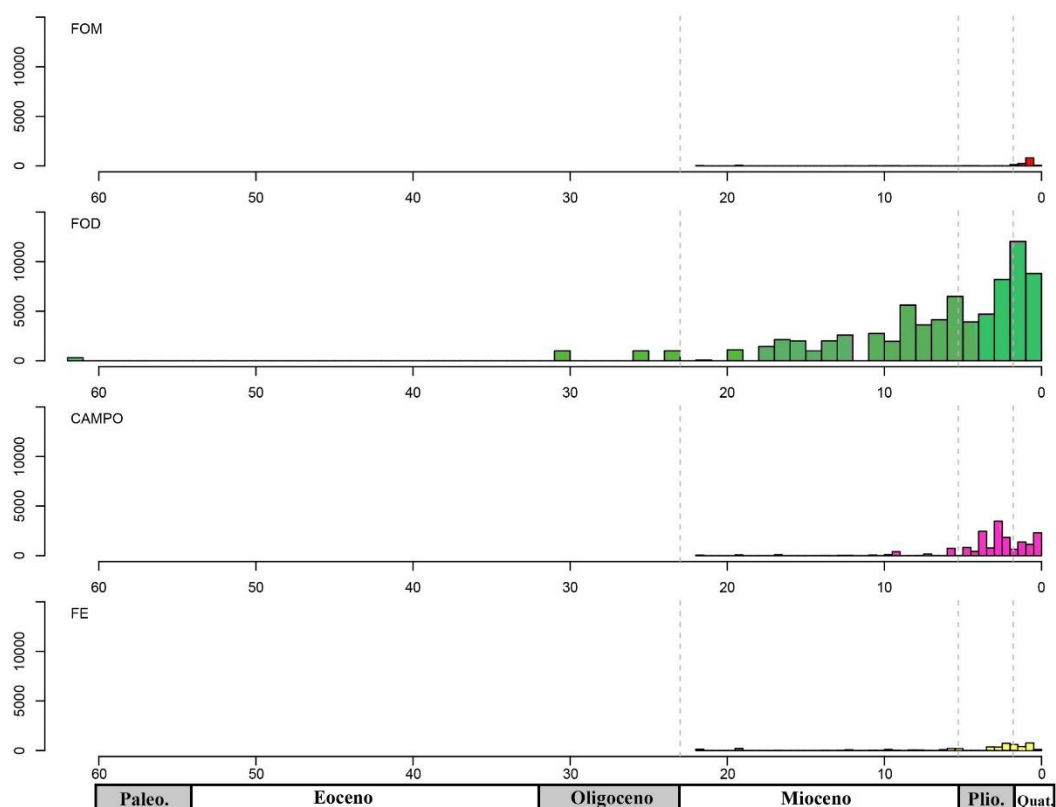


Figura 6. Radiações locais ao longo do tempo. Eventos de cladogênese, mudanças ao longo dos ramos. O destaque é da Floresta Ombrófila Densa, e para os períodos que vão do Oligoceno ao Holoceno. FOM= Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária), FOD= Floresta Ombrófila Desna, FE= Florestas estacionais.

4. Discussão

4.1. Uma história complexa de diversificação recente

Ainda não possuímos uma definição do momento em que a história da Floresta com Araucária começa, mas alguns acontecimentos podem servir como parâmetros. Diversos estudos estimam que a separação entre *A. araucana* e *A. angustifolia* ocorreu há 10,19 Ma (Biffin e Lowe, 2010; Crisp e Cook, 2011; Leslie et al., 2012; Liu et al., 2013; Kranitz et al., 2014). Poucos eventos de dispersão ocorrem antes dos 10 Ma segundo nossos resultados, sugerindo que os eventos mostrados aqui realmente acompanham a formação da floresta. No Mioceno tardio, quando provavelmente ocorreu a separação das espécies de araucárias, o clima era frio e seco, o que favoreceu a expansão de habitats abertos (Dutra e Stranz, 2003; Dutra e Stranz, 2009; Hughes et al., 2013). Esse cenário provavelmente beneficiou a dispersão da *A. angustifolia*. As sementes de *Araucaria* não possuem nenhuma adaptação para facilitar a dispersão, mas são nutritivas e acabam atraindo os animais, germinando com facilidade em locais abertos e com alta incidência de luz (Dutra e Stranz, 2003). As novas plantas formam pequenos capões de florestas próximos ao campo. Sub-bosques sombreados não favorecem o crescimento de novas plantas de araucárias, mas podem ter sido um habitat muito atrativo para espécies vindas de outras formações, como as linhagens utilizadas para nossas análises (Dutra e Stranz, 2003; Dutra e Stranz, 2009).

Com poucos acontecimentos no Plioceno (Fig. 7), é no Pleistoceno e no Holoceno que encontramos a maioria dos eventos de dispersão que envolvem a Floresta com Araucária (Fig 5). Um período de forte instabilidade climática e ciclos de glaciação, onde a primeira expansão a partir dos vales vai ocorrer no final do Holoceno (Fig. 6) (Ledru; Mourguiart; Riccomini, 2009), indicando um clima mais úmido e uma estação seca mais curta (Behling, 1997; Behling et al., 2001; Behling e Pillar, 2006). Behling (1997) sugere que o aumento da frequência dos incêndios nesse período, pode ter influenciado a migração da espécie para áreas de campos, mesmo com um número baixo encontramos dispersão para o campo (Fig. 4). No geral, as espécies analisadas neste estudo localizam-

se nas regiões de borda da Floresta com Araucária e no geral apresentam hábito arbustivo (*Mimosa* e *Solanum*), o que poderia facilitar sua transição para esses ambientes onde as condições climáticas são mais extremas.

Entre 50.000 e 40.000 mil anos temos registros de grãos depólen da Floresta com Araucárianos no Sul do Brasil (Fig. 7) que mostram que a dinâmica de retração e expansão da floresta pode estar relacionada ao último período glacial (Bergamin et al., 2019) e às alterações que o fim desse período trouxe, com o aumento das temperaturas e a redução da estação seca (Behling, 1997; Behling et al. 2001; Dutra e Stranz, 2003; Behling et al., 2004; Dutra e Stranz, 2009, Duarte et al., 2009; Jeske-Pieruschka et al., 2010;). A retração e a expansão que ocorreram durante o Quaternário (Fig.7), relacionadas às mudanças climáticas, podem ter permitido que os eventos de intercâmbio entre as áreas ocorressem de forma mais intensa, assim como uma maior diversificação dentro da Floresta com Araucária (Fig. 6).

Antonelli (2017) sugere que em nível global a delimitação de bioregiões e os padrões atuais, teriam evoluído em conexão com a geologia e eventos climáticos antes do Quaternário. Casos de especiação rápida e recente são comuns, como os identificados para a Floresta com Araucária (Rando et al., 2016). Para a Região Neotropical, o Mioceno tardio é apontado como período importante para o intercâmbio de espécies (Hughes et al., 2013). Dessa forma não seriam apenas os refúgios (Morawetz e Raedig, 2007) que estariam influenciando nessa diversificação, já que áreas da plataforma continental podem ter mantido uma extensão maior de floresta durante a última glaciação (Leite et al., 2016), e sim diferentes histórias evolutivas, influenciadas em parte pelos refúgios.

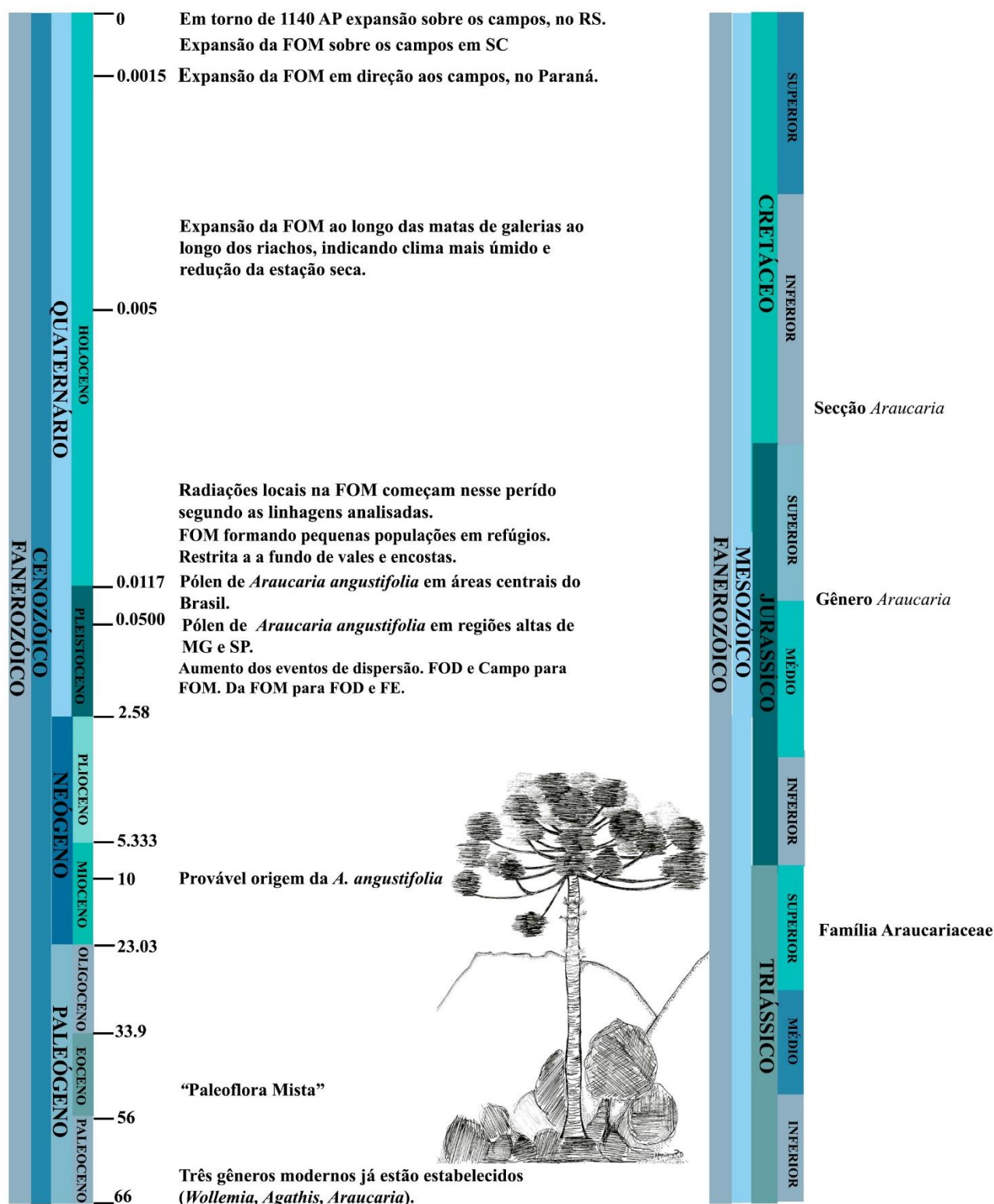


Figura 7. Linha do tempo de *Araucariaceae* e das Paleofloras. Os principais eventos são detalhados, começando pelo período de surgimento da Família no Triássico superior. Tempo em Ma. FOM= Floresta com *Araucaria*; FOD= Floresta Ombrófila Densa; FE= Florestas Estacionais. (Behling, 1997; Hill & Brodribb, 1999; Behling et al., 2001; Dutra & Stranz, 2003; Behling & Pillar, 2006; Iriarte & Behling, 2007; Dutra; Stranz, 2009; Dos Reis et al., 2014; Farjon, 2010; Gessert et al., 2011; Farjon, 2018). Ilustração: Dorneles, M. P.

4.2. Padrões de diversidade e intercâmbio florístico entre as áreas

A distância entre as áreas, a fisionomia de suas formações, o clima e o conservadorismo de nicho podem ser agentes que contribuíram para os padrões de diversificação na Floresta com Araucária (Antonelli e Sanmartín, 2011; D’Horta et al., 2011; Hughes et al., 2013; Daru et al., 2020). A vegetação é caracterizada por uma mistura única de floras, com uma distinta origem biogeográfica e filogenética (Duarte et al., 2014, Peres et al., 2020). Os eventos de intercâmbio florístico, por dispersão de espécies tanto da Floresta com Araucária quanto aqueles a partir dela, corroboram nossa hipótese de uma história de formação marcada pela colaboração das áreas adjacentes e recente diversificação. A troca de linhagens entre as áreas é uma característica já sugerida para os biomas neotropicais, podendo ser o que impulsiona o dinamismo da evolução de espécies nos trópicos (Hughes et al., 2013, Peres et al., 2020).

A dispersão foi identificada por nossos resultados, sugerindo que a evolução nas áreas não ocorreu de forma isolada e que existe uma conexão entre elas ao longo do tempo evolutivo (Antonelli et al., 2018, Peres et al., 2020). Essa conexão pode ser identificada pelos acontecimentos de dispersão identificados em nosso trabalho (Fig. 4), onde a Floresta Ombrófila Densa aparece como a principal fonte de eventos para a Floresta com Araucária, Campos e Florestas Estacionais, e mesmo apresentando número menor de episódios, também apresentaram intercâmbio. Identificando a existência de eventos entre as áreas o desafio é saber quais os fatores que regulam essas mudanças e porque algumas espécies respondem migrando e outras se adaptando (Donoghue e Edwards, 2014; Antonelli e Sanmartín, 2011; Zanne et al., 2014; Antonelli et al., 2018; Peres et al., 2020).

A proximidade das áreas e o fato da Floresta com Araucária estar localizada em uma região central às demais, não garante o sucesso dos eventos de dispersão (Fig. 2 e 4). Questões relacionadas a particularidades de cada uma das linhagens e de cada uma das áreas devem ser levadas em consideração para essa avaliação (Wiens et al., 2010; Särkinen et al., 2012; Hughes et al., 2013). As áreas de nosso estudo, mesmo próximas, mostram divergências com relação a umidade e a períodos climáticos mais extremos (Leite, 2002). São muitos os fatores que agem em conjunto na relação entre as áreas (Antonelli e Sanmartín, 2011, Peres et al., 2020), mas é possível identificar que entre os táxons apresentados, o conservantismo de nicho foi presente, o que pode ser identificado pelo grande intercâmbio entre a Floresta Ombrófila Densa e a Floresta com Araucária.

Divergindo de outros estudos, que levam em conta a diversidade filogenética, a Floresta Ombrófila Densa fica mais próxima das Florestas estacionais (Duarte et al., 2014), enquanto pela diversidade a Floresta com Araucária e Florestas Estacionais são consideradas mais próximas (Oliveira-Filho et al., 2013). Este alto intercâmbio entre a Floresta Ombrófila Densa e a Floresta com Araucária em nossos resultados podem estar relacionado às linhagens escolhidas e pelas condições que ambas proporcionam a sua biota. A proximidade com a região costeira garante uma estabilidade climática maior, com umidade e precipitação distribuídas ao longo do ano (Antonelli e Sanmartín, 2011). Mesmo as baixas temperaturas apresentadas durante o inverno, para as áreas de maior altitude, não são uma barreira intransponível para todos os táxons. A maioria das espécies do estudo apresenta hábito herbáceo, característica que evoluiu antes da ocupação do clima, e que apresenta taxas de diversificação e extinção maiores que nas espécies lenhosas (Zanne et al., 2014).

4.3 Endemismo, clima e radiação

O baixo número de espécies endêmicas encontradas em nosso primeiro trabalho para a Floresta com Araucária (ver artigo 1, submetido) pode estar relacionado ao alto número de eventos de dispersão entre as áreas e ao fato de as radiações serem recentes. Altas taxas de dispersão fazem com que menos espécies sejam restritas a uma determinada área (Jansson, 2003). Espécies com pouca capacidade de dispersão geram aglomeração de táxons próximos, aumentando o endemismo (Daru et al., 2020).

O que também pode influenciar na diversidade é a estabilidade climática, visto que quanto maior a variação climática, menor o número de endemismos (Jansson, 2003). A região Neotropical manteve uma certa estabilidade climática durante longos períodos (Jansson, 2003; Antonelli e Sanmartín, 2011). Morawetz e Raedig (2007) sugerem que as áreas na plataforma continental, onde áreas mais amplas de floresta podem ter se mantido durante o último período glacial. Local em que hoje localizamos a Floresta Ombrófila Densa, área em que encontramos as radiações mais pretéritas datando do Paleoceno (Fig. 6).

5. Considerações Finais

Os dados aqui obtidos sugerem que os padrões que estão agindo na diversificação da Floresta com Araucárias são a distância entre as áreas, o clima e o conservadorismo de nicho. A maioria dos eventos de intercâmbio florístico entre as áreas analisadas e para as linhagens selecionadas neste estudo são recentes. Mesmo as análises sendo baseadas em linhagens atuais encontramos uma conectividade pretérita com eventos no Mioceno e Pleistoceno. Já as radiações *in situ* na Floresta com Araucária ocorrem a partir do Pleistoceno, e confirmam uma história recente e complexa para a Floresta com Araucária.

Recentes radiações, intercâmbio florístico com todas as áreas ao seu redor, com influência de clima e fitofisionomia e possível preferência pelo conservadorismo de nicho são apenas os primeiros resultados em direção a compreensão das dinâmicas ecológicas e evolutivas que contribuem para a formação da Floresta com Araucária.

Agradecimento

Os autores agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e ao programa de Pós-Graduação em Botânica da UFRGS pelo suporte ao projeto.

Apêndice A e B. Dados Suplementares

A. Tabela A. Linhagens da Floresta com Araucária do Brasil, e número de acesso do GenBank para todas as sequências incluídas nesse estudo.

B. Resultados do DEC para cada uma das linhagens.

Referências Bibliográficas

- Antonelli, A. 2017. Biogeography: drivers of bioregionalization. *Nature Ecology e Evolution*, 1(4), 1-2. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0114>.
- Antonelli, A., Sanmartín, I., 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Source: Taxon* 60, 403–414. <https://doi.org/10.1002/tax.602010>.
- Antonelli, A., Zizka, A., Carvalho, F. A., Scharn, R., Bacon, C. D., Silvestro, D., e Condamine, F. L., 2018. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(23), 6034-6039. DOI: 10.1073/pnas.1713819115.

- Behling, H., Bauerman S.G., Neves, P.C., 2001. Holocene environmental changes from São Francisco de Paula region, Southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 631–639. [https://doi.org/10.1016/S0895-9811\(01\)00040-2](https://doi.org/10.1016/S0895-9811(01)00040-2).
- Behling, H., Pillar, V.D.P., 2006. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern *Araucaria* forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362 (1478): 243-251. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1984>.
- Behling H., 1997. Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the *Araucaria* forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (South Brazil). *Review of palaeobotany and palynology* 97 (1-2): 109-121. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(97\)88177-1](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(97)88177-1).
- Benson DA, Karsch-Mizrachi I, Clark K, Lipman DJ, Ostell J, Sayers EW. 2012. GenBank. *Nucleic Acids Research* 40: 1–6. <https://doi.org/10.1093/nar/gks1195>
- Bergamin, R. S., Debastiani, V., Joner, D. C., Lemes, P., Guimarães, T., Loyola, R. D., e Müller, S. C. (2019). Loss of suitable climatic areas for *Araucaria* forests over time. *Plant Ecology e Diversity*, 1-12. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1618408>.
- Biffin, E., Hill, R. S., Lowe, A. J., 2010. Did kauri (Agathis: *Araucariaceae*) really survive the Oligocene drowning of New Zealand?. *Systematic Biology*, 59(5), 594-602. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syq030>.
- Borghetti, F., Barbosa, E., Ribeiro, L., Ribeiro, J. F., Walter, B. M. T., 2019. South American Savannas. *Savanna Woody Plants and Large Herbivores*, 77-122. <https://doi.org/10.1002/9781119081111.ch4>.
- Bouckaert R., Vaughan T.G., Barido-Sottani J., Duchêne S., Fourment M., Gavryushkina A., et al., 2019 BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS computational biology*, 15(4), e1006650. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006650>.
- Brazil Flora G. 2020. Brazilian Flora 2020 project - Projeto Flora do Brasil 2020. v393.260. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Dataset/Checklist. doi:10.15468/1mtkaw
- Chiapella, J. O., Demaio, P. H., 2015. Plant endemism in the Sierras of Córdoba and San Luis (Argentina): understanding links between phylogeny and regional

- biogeographical patterns. *PhytoKeys*, (47): 59–96. doi: 10.3897/phytokeys.47.8347
- Colli-Silva, M., Vasconcelos, T. N., Pirani, J. R., 2019. Outstanding plant endemism levels strongly support the recognition of campo rupestre provinces in mountaintops of eastern South America. *Journal of Biogeography*, 46(8), 1723-1733. <https://doi.org/10.1111/jbi.13585>.
- Copé, Barreto, Silva., 2013. 12.000 Anos da História: Arqueologia e Pré-História do Rio Grande do Sul. Catálogo da exposição organizado pelo Museu da UFRGS. Porto Alegre: UFRGS.
- Couto, R. S., Martins, A. C., Bolson, M., Lopes, R. C., Smidt, E. C., Braga, J. M. A., 2018. Time calibrated tree of *Dioscorea* (Dioscoreaceae) indicates four origins of yams in the Neotropics since the Eocene. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188(2), 144-160. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy052>.
- Crisp, M.D., Arroyo, M.T.K., Cook, L.G., Gandolfo, M.A., Jordan, G.J., McGlone, M.S., Weston, P.H., Westoby, M., Wilf, P., Linder, H. P., 2009. Phylogenetic biome conservatism on a global scale. *Nature* 458: 754-U90. <https://doi.org/10.1038/nature07764>.
- Crisp, M. D., Cook, L. G., 2011. Cenozoic extinctions account for the low diversity of extant gymnosperms compared with angiosperms. *New Phytologist*, 192(4), 997-1009. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03862.x>.
- D'Horta, F.M., Cabanne, G.S., Meyer, D. e Miyaki, C.Y., 2011. The genetic effects of Late Quaternary climatic changes over a tropical latitudinal gradient: diversification of an Atlantic Forest passerine. *Molecular Ecology* 20(9), 1923-1935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05063>.
- Daru, B. H., Farooq, H., Antonelli, A., Faurby, S., 2020. Endemism patterns are scale dependent. *Nature Communications*, 11(1), 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15921-6>
- Donoghue, M. J., Edwards, E. J., 2014. Biome shifts and niche evolution in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 547-572. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091905>.
- Dos Reis, M.S., Ladio, A, Peroni, N., 2014. Landscapes with *Araucaria* in South America: evidence for a cultural dimension. *Ecology and Society* 19(2): 43. <http://dx.doi.org/10.5751/ES-06163-190243>.

- Duarte, L. D. S., Bergamin, R. S., Marcilio-Silva, V., Seger, G. D. D. S., Marques, M. C. M., 2014. Phylobetadiversity among forest types in the Brazilian Atlantic Forest complex. *PloS one*, 9(8), e105043. doi: 10.1371/journal.pone.0105043.
- Duarte, L. da S.; Carlucci, M. B.; Pillar, V. D., 2009. Macroecological analyses reveal historical factors influencing seed dispersal strategies in Brazilian *Araucaria* forests. *Global Ecology and Biogeography*, v. 18, n. 3, p. 314-326. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00448>.
- Dupin, Julia; Matzke, Nicholas J.; Sarkinen, Tiina; Knapp, Sandra; Olmstead, Richard; Bohs, Lynn; Smith, Stacey, 2016. "Bayesian estimation of the global biogeographic history of the Solanaceae. *Journal of Biogeography*, 44(4), 887-899. <http://dx.doi.org/10.1111/jbi.12898>
- Dutra, T. L. Stranz, A., 2009. Biogeografia, evolução e ecologia da família *Araucariaceae*: o que mostra a Paleontologia, em: Floresta com Araucária. Ecologia, conservação e desenvolvimento sustentável'. (Eds CR Fonseca, AF Souza, A Leal-Zanchet, TL Dutra, A Backes, G Ganade) pp, p. 15-34.
- Dutra, T. L. e Stranz, A., 2003. História das *Araucariaceae*: a contribuição dos fósseis para o entendimento das adaptações modernas da família no hemisfério sul, com vistas a seu manejo e conservação, em: Ronchi, L. H. e Coelho, O. G. W. (Org.). Tecnologia, diagnóstico e planejamento ambiental. São Leopoldo: Ed. da UNISINOSp. 293-351.
- Escalante, T., 2009. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 551–560.
- Finarelli, J. A., Badgley, C., 2010. Diversity dynamics of Miocene mammals in relation to the history of tectonism and climate. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277, 2721–2726. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0348>.
- Gessert, S., Iriarte, J., Ríos, R.C., Behling H., 2011. Late Holocene vegetation and environmental dynamics of the *Araucaria* forest region in Misiones Province, NE Argentina. *Review of palaeobotany and palynology* 166 (1-2): 29-37. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.04.006>.
- Godoy, S. M. D., Silva, J. F. M. D., Paula, G. B. N. D., Ruas, P. M., Góes, B. D., e Ruas, C. D. F., 2017. Phylogenetic relationships of Brazilian *Mikania* species (Asteraceae, Eupatorieae) based on multilocus DNA markers. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 184(3), 326-346. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box030>

- Hoorn, C., Wesselingh, F. P.; Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Jaramillo, C., 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330 (6006), 927-931, 2010. DOI: 10.1126/science.1194585.
- Hughes, C. E., Pennington, R. T., Antonelli, A., 2013. Neotropical plant evolution: assembling the big picture. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 171, n. 1, p. 1-18. <https://doi.org/10.1111/boj.12006>
- Iganci JRV, Heiden G, Miotto STS, Pennington RT. 2011. Campos de Cima da Serra: The Brazilian Subtropical Highland Grasslands show an unexpected level of plant endemism. *Botanical Journal of the Linnean Society* 167: 378–393.
- Iriarte, J., Behling, H., 2007. The expansion of *Araucaria* forest in the southern Brazilian highlands during the last 4000 years and its implications for the development of the Taquara/Itararé Tradition. *Environmental archaeology*, 12(2), 115-127. <https://doi.org/10.1179/174963107x226390>.
- Jansson R., 2003. Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proceedings. Biological sciences*, 270(1515), 583–590. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2283>
- Jeske-Pieruschka, V., Fidelis, A., Bergamin, R. S., Vélez, E., Behling, H., 2010. *Araucaria* forest dynamics in relation to fire frequency in southern Brazil based on fossil and modern pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 160(1-2), 53-65. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.01.005>
- Katoh, K., Standley, D.M., 2016. A simple method to control over-alignment in the MAFFT multiple sequence alignment program. *Bioinformatics* 32, 1933–1942. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btw108>.
- Kranitz, M. L., Biffin, E., Clark, A., Hollingsworth, M. L., Ruhsam, M., Gardner, M. F., Thomas, P., Mill, R. R., Ennos, R. A., Gaudeul, M., Lowe, A. J., Hollingsworth, P. M., 2014. Evolutionary diversification of new Caledonian *Araucaria*. *PloS one*, 9(10), e110308. doi: 10.1371/journal.pone.0110308
- Lanfear, R., Frandsen, P. B., Wright, A. M., Senfeld, T., Calcott, B., 2016. PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution*. DOI: [dx.doi.org/10.1093/molbev/msw260](https://doi.org/10.1093/molbev/msw260)

- Ledru, M. P., Mourguiart, P., Riccomini, C. 2009. Related changes in biodiversity, insolation and climate in the Atlantic rainforest since the last interglacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 271(1-2), 140-152.
- Leite, P. F., 2002. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. *Ciencia&Ambiente*, 24, 51-73.
- Leite, P.F. e Klein, R.M., 1990. Vegetação. In *Geografia do Brasil: Região Sul*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro, 2, 113-150.
- Leite, Y. L., Costa, L. P., Loss, A. C., Rocha, R. G., Batalha-Filho, H., Bastos, A. C., Quaresma, V. S., Fagundes, V., Paresque, R., Passamani, M., Pardini, R., 2016. Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 1008-1013. <https://doi.org/10.1073/pnas.1513062113>.
- Leslie, A. B., Beaulieu, J. M., Rai, H. S., Crane, P. R., Donoghue, M. J., e Mathews, S., 2012. Hemisphere-scale differences in conifer evolutionary dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(40), 16217-16221. <https://doi.org/10.1073/pnas.1213621109>.
- Liu, J., Möller, M., Provan, J., Gao, L. M., Poudel, R. C., e Li, D. Z., 2013. Geological and ecological factors drive cryptic speciation of yews in a biodiversity hotspot. *New Phytologist*, 199(4), 1093-1108. DOI: 10.1111/nph.12336.
- Matzke, N.J., 2013 Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. *Frontiers of Biogeography*, 5(4). DOI: 10.21425/F55419694.
- Morawetz, W.; Raedig, C., 2007. Angiosperm biodiversity, endemism and conservation in the Neotropics. *Taxon*, 56 (4), 1245-1254. DOI: 10.2307/25065916.
- Morrone, J. J., 2018. The spectre of biogeographical regionalization. *Journal of Biogeography*, 45(2), 282-288. <https://doi.org/10.1111/jbi.13135>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772), 853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- NCBI. GenBank growth. Disponível em:
<<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/genbankstats.html>>. Último acesso: 04/03/2020
- Oliveira-Filho, A. T., Budke, J. C., Jarenkow, J. A., Eisenlohr, P. V., Neves, D. R., 2013. Delving into the variations in tree species composition and richness across

- South American subtropical Atlantic and Pampean forests. *Journal of Plant Ecology*, 8(3), 242-260. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt058>.
- Peres, E. A., Pinto-da-Rocha, R., Lohmann, L. G., Michelangeli, F. A., Miyaki, C. Y., & Carnaval, A. C., 2020. Patterns of species and lineage diversity in the Atlantic rainforest of Brazil. In *Neotropical Diversification: Patterns and Processes* pp. 415-447. Springer, Cham. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-31167-4_16
- Perret, M., Chautems, A., Spichiger, R., Kite, G., Savolainen V., 2003. Systematics and evolution of tribe *Sinningieae* (Gesneriaceae): evidence from phylogenetic analyses of six plastid DNA regions and nuclear ncpGS. *Am. J. Bot.* 90:445–460. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.3.445>.
- Perret, M., Chautems, A., De Araujo, A. O., Salamin, N., 2013. Temporal and spatial origin of Gesneriaceae in the New World inferred from plastid DNA sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(1), 61-79. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01303.x>.
- R Development Core Team. 2020 R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rambaut, A., e FigTree, V., 2018. 1.4. 4.
- Rando, J. G., Zuntini, A. R., Conceição, A. S., van den Berg, C., Pirani, J. R., Queiroz, L. P., 2016. Phylogeny of *Chamaecrista* ser. *Coriaceae* (Leguminosae) unveils a lineage recently diversified in the Brazilian campos rupestres vegetation. *International Journal of Plant Sciences*, 177, 3–17. <https://doi.org/10.1086/683846>.
- Roderjan CV, Galvão F, Kuniyoshi YS, Hatschbach GG. 2002. As unidades fitogeográficas do Estado do Paraná. *Ciência & Ambiente* 24 (1): 75-92.
- Särkinen, T., Barboza, G. E., e Knapp, S. (2015). True Black nightshades: Phylogeny and delimitation of the Morelloid clade of *Solanum*. *Taxon*, 64(5), 945-958. <https://doi.org/10.12705/645.5>.
- Särkinen, T., Bohs, L., Olmstead, R. G., & Knapp, S., 2013. A phylogenetic framework for evolutionary study of the nightshades (Solanaceae): a dated 1000-tip tree. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 214. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-214>.
- Särkinen, T., Pennington, T. R., Lavin, M., Simon, F. M., Hughes C. E., 2012. Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high

- endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography*, 39 (5), 884-900, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02644.x>
- Sigrist, M. S., & Carvalho, C. J. B. D. 2009. Historical relationships among areas of endemism in the tropical South America using Brooks Parsimony Analysis (BPA). *Biota Neotropica*, 9, 79-90.
- Simon, M. F., Grether, R., de Queiroz, L. P., Skema, C., Pennington, R. T., Hughes, C. E., 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(48), 20359-20364. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>.
- Thomé, M.T.C, Zamudio, K.R., Giovanelli, J.G.R., Haddad, C.F.B., Baldissera, F.A. Jr., Alexandrino, J., 2010. Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution* ,55, 1018–1031. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.02.003>.
- Vasconcelos, T. N., Alcantara, S., Andrino, C. O., Forest, F., Reginato, M., Simon, M. F., Pirani, J. R., 2020. Fast diversification through a mosaic of evolutionary histories characterizes the endemic flora of ancient Neotropical mountains. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1923), 20192933. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2933>
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., ... & Stephens, P. R. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters*, 13(10), 1310-1324.
- Zanne, A. E., Tank, D. C., Cornwell, W. K., Eastman, J. M., Smith, S. A., FitzJohn, R. G., ... Royer, D. L. (2014). Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506(7486), 89-92. <https://doi.org/10.1038/nature12872>.

Apêndice A

Tabela A. Lineages to the *Araucaria* Forest in Brazil, and GenBank accession numbers for all sequences included in this study.

Asteraceae	<i>Mikania</i> Willd.	ITS	ETS
	<i>Mikania campanulata</i> Gardner	KU295364	KU245392
	<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.	KU295392	KU24541
	<i>Mikania glomerata</i> Spreng.	KU295378	KU245373
	<i>Mikania hastato-cordata</i> Malme	KU295346	KU245394
	<i>Mikania hemisphaerica</i> Sch.Bip. ex Baker	KU295365	KU245397
	<i>Mikania hirsutissima</i> DC.	KU295349	KU245374
	<i>Mikania involucrata</i> Hook. & Arn.	KU295380	KU245378
	<i>Mikania laevigata</i> Sch.Bip. ex Baker	KU295384	KU245382
	<i>Mikania lindbergii</i> Baker	KU295385	KU245384
	<i>Mikania lundiana</i> DC.	KU295386	KU245385
	<i>Mikania smaragdina</i> Dusén ex Malme	KU295388	KU245390
	<i>Mikania ternata</i> (Vell.) B.L.Rob.	KU295368	KU245399
	<i>Mikania trachypleura</i> B.L.Rob.	KU295375	KU245425
	<i>Mikania triangularis</i> Baker	KU295390	KU245369
	<i>Mikania trinervis</i> Hook. & Arn.	KU295334	KU245427
	<i>Mikania viminea</i> DC.	KU295393	KU245406
	<i>Mikania vitifolia</i> DC.	KU295391	KU245370
	<i>Mikania thapsoides</i> DC.	KU295374	KU245404
Outgroup	<i>Stevia triflora</i> DC.	KU295400	KU245432
	<i>Senecio</i> L.	ITS	
	<i>Senecio brasiliensis</i> (Spreng.) Less.	AF457434	
	<i>Senecio stigophlebius</i> Baker	EF538385	
	<i>Senecio adamantinus</i> Bong.	EF538294	
	<i>Senecio selloi</i> (Spreng.) DC.	EF538379	
	<i>Senecio leptolobus</i> DC.	EF538355	
	<i>Senecio bonariensis</i> Hook. & Arn.	EF538306	
Outgroup	<i>Chersodoma diclina</i> (Wedd.) Cabrera	EF538166	

		psbA-trnH	tRNA_Lys (trnK) K (matk)	rbcL	
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i> L.				
	<i>Dioscorea bradei</i> R.Knuth	KU527742	KU308791	KU308747	KU308747
	<i>Dioscorea campestris</i> Griseb.	KU527743	KU308792	KU308748	
	<i>Dioscorea campos-portoi</i> R.Knuth	KU527744	KU308793	KU308749	
	<i>Dioscorea cienegensis</i> R. Knuth	KU527765	KU308794	KU308775	
	<i>Dioscorea coronata</i> Hauman	KU527746	KU308797	KU308751	
	<i>Dioscorea cynanchifolia</i> Griseb.	KU527747	U308798	KU308752	
	<i>Dioscorea flabellispina</i> R. Couto & J. M. A. Braga	KU527749	KU308802	KU308757	
	<i>Dioscorea itatiaiensis</i> R.Knuth	KU527752	KU308805	KU308760	
	<i>Dioscorea leptostachya</i> Gardner	KU527754	KU308807	KU308762	
	<i>Dioscorea mollis</i> Kunth	KU527757	KU308810	KU308765	
	<i>Dioscorea monadelphina</i> (Kunth) Griseb.	KU527758	KU308811	KU308766	
	<i>Dioscorea olfersiana</i> Klotzsch ex Griseb.	KU527760	KU308813	KU308768	
	<i>Dioscorea pedalis</i> (Uline ex R. Knuth) R. Couto & J. M. A. Braga	KU527761	KU308814	KU308770	
	<i>Dioscorea sphaeroidea</i> R. Couto & J. M. A. Braga	KU527767	KU308820	KU308778	
	<i>Dioscorea stegelmanniana</i> R.Knuth	KU527768	KU308821	KU308779	
	<i>Dioscorea subhastata</i> Vell.	KU527769	AY972492	KU308780	
	<i>Dioscorea therezopolensis</i> Uline ex R.Knuth	KU527770	KU308823	KU308781	
Outgroup	<i>Tacca palmatifida</i> Baker				
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> L.	ITS			
	<i>Croton alchorneicarpus</i> Croizat	HM044788			
	<i>Croton argenteus</i> L.	AY971181			
	<i>Croton campanulatus</i> Caruzo & Cordeiro	HM044790			
	<i>Croton celtidifolius</i> Baill.	EU586920			
	<i>Croton dichrous</i> Müll.Arg.	HM071952			
	<i>Croton echinocarpus</i> Müll. Arg.	EU586922			
	<i>Croton eichleri</i> Müll.Arg.	EU586949			
	<i>Croton erythroxyloides</i> Baill.	EU586938			
	<i>Croton floribundus</i> Spreng.	HM564080			

	<i>Croton fuscescens</i> Spreng.	HM564081
	<i>Croton gracilipes</i> Baill.	EU586909
	<i>Croton hemiargyreus</i> Müll.Arg.	HM044793
	<i>Croton heterocalyx</i> Baill.	HM564082
	<i>Croton linearifolius</i> Müll.Arg.	HM071954
	<i>Croton macrobothrys</i> Baill.	EU586928
	<i>Croton medusae</i> Müll. Arg.	EU586933
	<i>Croton montevidensis</i> Spreng.	AY971235
	<i>Croton organensis</i> Baill.	EU586914
	<i>Croton pallidulus</i> Baill.	EU586939
	<i>Croton pedicellatus</i> Kunth	FJ614766
	<i>Croton piptocalyx</i> Müll.Arg.	EF421791
	<i>Croton priscus</i> Croizat	EU586950
	<i>Croton rottlerifolius</i> Baill.	HM044801
	<i>Croton salutaris</i> Casar.	HM044804
	<i>Croton sapiifolius</i> Müll.Arg.	EF421754
	<i>Croton sellowii</i> Baill.	HM564095
	<i>Croton serratifolius</i> Baill.	HM564096
	<i>Croton thomasi</i> Riina & P.E. Berry	EU586951
	<i>Croton argentinus</i> Müll.Arg.	HM071943
Outgroup	<i>Brasiliocroton mamoninha</i> P.E.Berry & Cordeiro	AY971175
Fabaceae	<i>Mimosa L.</i>	trnD-trnT
	<i>Mimosa acutistipula</i> (Mart.) Benth.	FJ981981
	<i>Mimosa atlantica</i> Barneby	FJ982001
	<i>Mimosa aurivillus</i> var. <i>calothamnos</i> (Benth.) Barneby	JF694258
	<i>Mimosa bathyrrhena</i> Barneby	FJ981988
	<i>Mimosa bifurca</i> Benth.	FJ982005
	<i>Mimosa bimucronata</i> (DC.) Kuntze var. <i>bimucronata</i>	FJ982006
	<i>Mimosa caesalpinifolia</i> Benth.	FJ982014
	<i>Mimosa callidryas</i> Barneby	FJ982016
	<i>Mimosa candollei</i> R.Grether	FJ982020

	<i>Mimosa ceratonia</i> L.	JF694259	
	<i>Mimosa chartostegia</i> Barneby	FJ982023	
	<i>Mimosa coniflora</i> Burkart	FJ982028	
	<i>Mimosa cruenta</i> Benth.	FJ982033	
	<i>Mimosa daleoides</i> Benth.	FJ982039	
	<i>Mimosa dolens</i> Vell. var. <i>dolens</i>	JF694261	
	<i>Mimosa dryandroides</i> var. <i>extratropica</i> Barneby	J982057	
	<i>Mimosa dutrae</i> Malme	J982058	
	<i>Mimosa fachinalensis</i> Burkart	J982064	
	<i>Mimosa flagellaris</i> Benth.	J982066	
	<i>Mimosa flocculosa</i> Burkart	FJ982067	
	<i>Mimosa gymnas</i> Barneby	FJ982079	
	<i>Mimosa incana</i> Benth.	FJ982091	
	<i>Mimosa oblonga</i> Benth. var. <i>oblonga</i>	FJ982135	
	<i>Mimosa orthacantha</i> Benth.	FJ982140	
	<i>Mimosa per-dusenii</i> Burkart	FJ982146	
	<i>Mimosa pithecolobioides</i> Benth.	FJ982151	
	<i>Mimosa polydactyla</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	FJ982156	
	<i>Mimosa pseudocallosa</i> Burkart	FJ982159	
	<i>Mimosa ramulosa</i> Benth.	FJ982172	
	<i>Mimosa scabrella</i> Benth.	J982181	
	<i>Mimosa brevipetiolata</i> var. <i>hirtula</i> (Burkart) Barneby	FJ982012	
	<i>Mimosa pedersenii</i> Barneby	J982145	
	<i>Mimosa ramboi</i> Burkart	FJ982171	
Outgroup	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	FJ981975	
Gesneriaceae	<i>Sinningia</i> Nees	trnT-trnL	rpl16
	<i>Sinningia nivalis</i> Chautems	AJ439272	AJ487725
	<i>Sinningia aggregata</i> (Ker Gawl.) Wiehler	AJ439262	AJ487715
	<i>Sinningia allagophylla</i> (Mart.) Wiehler	AJ439306	AJ487758
	<i>Sinningia barbata</i> (Nees & Mart.) G.Nicholson	AJ439285	AJ487738

<i>Sinningia brasiliensis</i> (Regel & Schmidt) Wiehler & Chautems	AJ439261	AJ487714
<i>Sinningia calcaria</i> (Dusén ex Malme) Chautems	AJ439277	AJ487730
<i>Sinningia canescens</i> (Mart.) Wiehler	AJ439256	J487709
<i>Sinningia carangolensis</i> Chautems	AJ439290	AJ487743
<i>Sinningia cardinalis</i> (Lehm.) H.E.Moore	AJ439280	AJ487733
<i>Sinningia cochlearis</i> (Hook.) Chautems	AJ439304	AJ487756
<i>Sinningia cooperi</i> (Paxton) Wiehler	AJ439269	AJ487722
<i>Sinningia curtiflora</i> (Malme) Chautems	AJ439305	AJ487758
<i>Sinningia douglasii</i> (Lindl.) Chautems	AJ439275	AJ487728
<i>Sinningia elatior</i> (Kunth) Chautems	AJ439297	AJ487749
<i>Sinningia eumorpha</i> H.E.Moore	AJ439258	AJ487711
<i>Sinningia gigantifolia</i> Chautems	AJ439293	AJ487746
<i>Sinningia glazioviana</i> (Fritsch) Chautems	AJ439267	AJ487720
<i>Sinningia guttata</i> Lindl.	AJ439301	AJ487753
<i>Sinningia hatschbachii</i> Chautems	AJ439268	AJ487721
<i>Sinningia hirsuta</i> (Lindl.) G.Nicholson	AJ439283	AJ487736
<i>Sinningia iarae</i> Chautems	AJ439295	AJ487747
<i>Sinningia incarnata</i> (Aubl.) D.L.Denham	AJ439307	AJ487759
<i>Sinningia insularis</i> (Hoehne) Chautems	AJ439271	AJ487724
<i>Sinningia lateritia</i> (Lindl.) Chautems	AJ439310	AJ487763
<i>Sinningia leopoldii</i> (Scheidw. ex Planch.) Chautems	AJ439276	AJ487729
<i>Sinningia leucotricha</i> (Hoehne) H.E.Moore	AJ439265	AJ487718
<i>Sinningia lindleyi</i> Schauer	AJ439251	AJ487704
<i>Sinningia lineata</i> (Hjelmq.) Chautems	AJ439263	AJ487716
<i>Sinningia macrophylla</i> (Nees & Mart.) Benth. & Hook. ex Fritsch	AJ439254	AJ487707
<i>Sinningia macropoda</i> (Sprague) H.E.Moore	AJ439257	AJ487710
<i>Sinningia magnifica</i> (Otto & A.Dietr.) Wiehler	AJ439288	J487741
<i>Sinningia mauroana</i> Chautems	AJ439281	AJ487734
<i>Sinningia piresiana</i> (Hoehne) Chautems	AJ439255	AJ487708
<i>Sinningia pusilla</i> (Mart.) Baill.	AJ439309	AJ487761

	<i>Sinningia reitzii</i> (Hoehne) L.E.Skog	AJ439260	AJ487713	
	<i>Sinningia richii</i> Clayberg	AJ439302	AJ487754	
	<i>Sinningia sceptrum</i> (Mart.) Wiehler	AJ439298	AJ487750	
	<i>Sinningia schiffneri</i> Fritsch	AJ439249	AJ487702	
	<i>Sinningia sellovii</i> (Mart.) Wiehler	AJ439282	AJ487736	
	<i>Sinningia speciosa</i> (Lodd.) Hiern	AJ439284	AJ487738	
	<i>Sinningia striata</i> (Fritsch) Chautems	AJ439274	AJ487727	
	<i>Sinningia valsuganensis</i> Chautems	AJ439300	AJ487752	
	<i>Sinningia villosa</i> Lindl.	AJ439303	AJ487755	
	<i>Sinningia warmingii</i> (Hiern) Chautems	AJ439270	AJ487723	
Outgroup	<i>Nematanthus villosus</i> (Hanst.) Wiehler	AJ439329	KT958418	
Melastomataceae	<i>Leandra Raddi</i>	ITS	trnS-trnG	ETS
	<i>Leandra brackenridgei</i> (A.Gray) Cogn.	KR062490	KR062680	KR062374
	<i>Leandra catharinensis</i> Cogn.	KF821498	KR062690	KF820772
	<i>Leandra planifilamentosa</i> Brade	KR062543	KR062757	KR062430
	<i>Leandra acutiflora</i> (Naudin) Cogn.	KR062482	KR062666	KF820758
	<i>Leandra adenothrix</i> Cogn.	KR062483	KR062667	KR062366
	<i>Leandra cancellata</i> Cogn.	KF821496	KR062683	KF820769
	<i>Leandra carassana</i> (DC.) Cogn.	EU055688	KR062685	KR062379
	<i>Leandra regnellii</i> (Triana) Cogn.	EF418851	KR062771	KR062378
	<i>Leandra reversa</i> (DC.) Cogn.	EU055701	KR062436	
	<i>Leandra barbinervis</i> (Cham. ex Triana) Cogn.	EF418817	KR062678	KF820767
	<i>Leandra alpestris</i> (Gardner) Cogn.	KR062484	KR062669	KR062367
	<i>Leandra amplexicaulis</i> DC.	KR062485	KR062672	KF820761
	<i>Leandra eichleri</i> Cogn.	EU055690	KR062705	KR062392
	<i>Leandra itatiaiae</i> (Wawra) Cogn.	EF418837	kR062728	KF820800
	<i>Leandra neurotricha</i> Cogn.	KR062537	KR062749	KR062424
	<i>Leandra pallida</i> Cogn.	KR062540	KR062751	KF820815
	<i>Leandra purpureovillosa</i> Hoehne	KR062546	KR062763	KR062433
	<i>Leandra quinquedentata</i> (DC.) Cogn.	KR062547	KR062764	KR062434
	<i>Leandra riedeliana</i> (O.Berg ex Triana) Cogn.	KR062553	KR062775	KR062441

<i>Leandra sulfurea</i> (Naudin) Cogn.	EF418863	KR062787	KF820843
<i>Leandra australis</i> (Cham.) Cogn.	EU055686	KR062676	KF820766
<i>Leandra dendroides</i> (Naudin) Cogn.	KR062503	KR062700	KR062388
<i>Leandra erostrata</i> (DC.) Cogn.	KR062510	KR062708	KR062395
<i>Leandra aurea</i> (Cham.) Cogn.	KR062489	KR062675	KR062372
<i>Leandra breviflora</i> Cogn.	KR062491	KR062681	KR062375
<i>Leandra calvescens</i> (Triana) Cogn	KR062492	KR062682	KR062376
<i>Leandra clidemioides</i> (Naudin) Wurdack	EF418820	KR062692	KF820777
<i>Leandra collina</i> Wurdack	KR062496	KR062693	KR062381
<i>Leandra cordifolia</i> Cogn.	EF418822		
<i>Leandra cordigera</i> (Triana) Cogn.	KF821500	KR062694	KF820780
<i>Leandra cristata</i> Reginato & R.Goldenb.	KR062501	KR062698	KR062386
<i>Leandra cuneata</i> (Mart.) Cogn.	MK020513	MK006561	
<i>Leandra dentata</i> Cogn.	KR062504	KR062701	KR062389
<i>Leandra diffusa</i> Cogn.	KR062505	KR062703	KR062391
<i>Leandra echinata</i> Cogn.	EF418828	KR062704	KF820784
<i>Leandra fallacissima</i> Markgr.	GQ139306	KR062709	KF820787
<i>Leandra fallax</i> (Cham.) Cogn.	KR062511	KR062711	KR062398
<i>Leandra fluminensis</i> Cogn.	KR062513	KR062712	KR062399
<i>Leandra foveolata</i> (DC.) Cogn.	KF821502	KR062714	KF820788
<i>Leandra glabrata</i> (Bunbury) Cogn.	EF418831	KR062715	KF820790
<i>Leandra glazioviana</i> Cogn.	KF821503	KR062716	KF820792
<i>Leandra gracilis</i> Cogn.	KR062515	KR062717	KR062401
<i>Leandra gynoverrucosa</i> Reginato	KR062516	KR062402	
<i>Leandra hatschbachii</i> Brade	EF418833	KR062718	KF820796
<i>Leandra hirta</i> Raddi	KR062519	KR062722	KR062406
<i>Leandra hirtella</i> Cogn.	KR062520	KR062724	KR062407
<i>Leandra humilis</i> (Cogn.) Wurdack	EF418834	KR062725	
<i>Leandra ionopogon</i> (Mart.) Cogn.	EF418836	KR062727	KF820799
<i>Leandra lacunosa</i> Cogn.	EU055694	KR062729	KF820801
<i>Leandra laevigata</i> (Triana) Cogn.	KR062522	KR062730	KR062410

<i>Leandra lancifolia</i> Cogn.	KR062524	KR062731	KR062411
<i>Leandra lapae</i> D'El Rei Souza & Baumgratz	KR062525	KR062732	KR062412
<i>Leandra magdalenensis</i> Brade	R062527	KR062734	KR062414
<i>Leandra melastomoides</i> Raddi	KR062530	KR062735	KF820810
<i>Leandra miconiastrum</i> (Naudin) Cogn.	KR062532	KR062741	KR062419
<i>Leandra microphylla</i> Cogn.	KF821510	KR062742	KF820813
<i>Leandra mollis</i> Cogn.	KR062533	KR062743	KR062420
<i>Leandra mouraei</i> Cogn.	KR062534	R062744	KR062421
<i>Leandra multiplinervis</i> (Naudin) Cogn.	KR062535	KR062745	KR062422
<i>Leandra multisetosa</i> Cogn.	KR062536	KR062748	KR062423
<i>Leandra nianga</i> (DC.) Cogn.	KR062538	KR062750	KR062425
<i>Leandra pilonensis</i> Wurdack	EU055697	KR062756	KF820817
<i>Leandra polystachya</i> (Naudin) Cogn.	KR062545	KR062759	KF820819
<i>Leandra purpurascens</i> (DC.) Cogn.	EU055699	KR062761	KF820820
<i>Leandra quinquenodis</i> (DC.) Cogn.	KF821514	KR062766	KF820824
<i>Leandra refracta</i> Cogn.	EF418850	KR062767	KR062435
<i>Leandra reitzii</i> Wurdack	EU055700	KR062772	KF820827
<i>Leandra reptans</i> R.Goldenb. & Reginato	KR062551	KR062773	KR062439
<i>Leandra rhamnifolia</i> (Naudin) Cogn.	EU055702	KF820829	
<i>Leandra ribesiaeflora</i> (Cham.) Cogn.	KR062552	KR062774	KR062440
<i>Leandra riograndensis</i> (Brade) Wurdack	EF418852	KR062777	KF820830
<i>Leandra rufescens</i> (DC.) Cogn.	KF821516	KF820833	
<i>Leandra sabiaensis</i> Brade	KR062555	KR062778	KR062443
<i>Leandra salicina</i> (DC.) Cogn.	KR062556	KR062781	KR062444
<i>Leandra santos-limae</i> Brade	KR062557	KR062782	KR062445
<i>Leandra sericea</i> DC.	KR062558	KR062783	KR062446
<i>Leandra strigilliflora</i> (Naudin) Cogn.	KR062560	KR062785	KR062448
<i>Leandra tetraquetra</i> (Cham.) Cogn.	EF418864	KR062788	KR062449
<i>Leandra therezopolitana</i> Cogn.	KR062562	KR062789	KR062450
<i>Leandra triantha</i> E.Camargo & R.Goldenb.	KF821520	KR062791	KR062452
<i>Leandra ulaei</i> Cogn.	EF418865	KR062793	KR062453

	<i>Leandra umbellata</i> DC.	KR062565	KR062795	KR062455
	<i>Leandra vesiculosa</i> Cogn.	KR062568	KR062798	KR062457
	<i>Leandra xanthocoma</i> (Naudin) Cogn.	EF418868	KR062799	KF820849
	<i>Leandra xantholasia</i> (DC.) Cogn.	KR062570	KR062800	KR062459
	<i>Leandra xanthostachya</i> Cogn.	EF418869	KR062801	KR062460
Outgroup	<i>Clidemia fluminensis</i> Baumgratz & D'El Rei Souza	KR062481	KR062662	KR062364
Orchidaceae	<i>Acianthera</i> Scheidw.	ITS		
	<i>Acianthera apthosa</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306355		
	<i>Acianthera asaroides</i> (Kraenzl.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306431		
	<i>Acianthera atropurpurea</i> (Barb.Rodr.) Chiron & van den Berg	KT599874		
	<i>Acianthera auriculata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306436		
	<i>Acianthera binotii</i> (Regel) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306430		
	<i>Acianthera brageae</i> (Ruschi) F.Barros	JQ306362		
	<i>Acianthera capanemae</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306367		
	<i>Acianthera capillaris</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306425		
	<i>Acianthera crepiniana</i> (Cogn.) Chiron & van den Berg	KT599875		
	<i>Acianthera crinita</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306435		
	<i>Acianthera cryptantha</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306433		
	<i>Acianthera fenestrata</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase	KT763377		
	<i>Acianthera freyi</i> (Luer) F.Barros & V.T.Rodrigues	JQ306494		
	<i>Acianthera glanduligera</i> (Lindl.) Luer	JQ306369		
	<i>Acianthera glumacea</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	AF262850		
	<i>Acianthera gracilisepala</i> (Brade) Luer	JQ306404		
	<i>Acianthera hatschbachii</i> (Schltr.) Chiron & van den Berg	KY084278		
	<i>Acianthera heringeri</i> (Hoehne) F.Barros	JQ306363		
	<i>Acianthera hygrophila</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase	KY084281		
	<i>Acianthera hystrix</i> (Kraenzl.) F.Barros	KT599877		
	<i>Acianthera jordanensis</i> (Brade) F.Barros	JQ306378		

<i>Acianthera karlii</i> (Pabst) C.N.Gonç. & Waechter	JQ306489
<i>Acianthera klotzschiana</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306445
<i>Acianthera leptotifolia</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase	MK294766
<i>Acianthera luteola</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	KX495754
<i>Acianthera macropoda</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306449
<i>Acianthera micrantha</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306373
<i>Acianthera minima</i> (Cogn.) F.Barros	JQ306382
<i>Acianthera montana</i> (Barb.Rodr.) F.Barros & L.Guimarães	JQ306437
<i>Acianthera nemorosa</i> (Barb.Rodr.) F.Barros	JQ306466
<i>Acianthera octophrys</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase	KT599879
<i>Acianthera panduripetala</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306371
<i>Acianthera papillosa</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306501
<i>Acianthera pavimentata</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306444
<i>Acianthera pectinata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	AF262849
<i>Acianthera pubescens</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306366
<i>Acianthera ramosa</i> (Barb.Rodr.) F.Barros	JQ306438
<i>Acianthera recurva</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306375
<i>Acianthera rodriguesii</i> (Cogn.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306446
<i>Acianthera saundersiana</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306452
<i>Acianthera saurocephala</i> (Lodd.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306356
<i>Acianthera serpentula</i> (Barb.Rodr.) F.Barros	JQ306370
<i>Acianthera sonderiana</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306496
<i>Acianthera spilantha</i> (Barb.Rodr.) Luer	JQ306359
<i>Acianthera strupifolia</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306440
<i>Acianthera translucida</i> (Barb.Rodr.) Luer	JQ306368
<i>Acianthera tricarinata</i> (Poepp. & Endl.) Pridgeon & M.W.Chase	JQ306495

	<i>Acianthera johannensis</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase	AF366939			
Outgroup	<i>Shizhenia pinguicula</i> (Rchb.f. & S.Moore) X.H.Jin, Lu Q.Huang, W.T.Jin & X.G.XiangChiron	MF944416			
Rubiaceae	<i>Galium</i> L.	ETS	trnL-ndhJ	trnC-psbM	rpoB-trnC
	<i>Galium bigeminum</i> Griseb.	HM061015	GU357074	U357332	GU357204
	<i>Galium hirtum</i> Lam.	M061013	GU357072	GU357330	GU357202
	<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl. ex Griseb.	HM061016	GU357076	GU357334	U357206
	<i>Galium latoramosum</i> Clos.	HM061017	GU357076	GU357334	GU357206
	<i>Galium megapotamicum</i> Spreng.	HM061014	GU357073	GU357331	GU357203
	<i>Galium nigroramosum</i> (Ehrend.) Dempster	HM061012	HM055872	HM055833	HM055794
	<i>Galium richardianum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Endl. ex Walp.	HM061019	GU357077	GU357335	GU357207
Outgroup	<i>Asperula taurina</i> L.	HM061073	GU357112	GU357113	GU357243
Solanaceae	<i>Solanum</i> L.	ITS			
	<i>Solanum aculeatissimum</i> Jacq.	JF978791			
	<i>Solanum adscendens</i> Sendtn.	JN542580			
	<i>Solanum atropurpureum</i> Schrank	KU696987			
	<i>Solanum chenopodioides</i> Lam.	JN545013			
	<i>Solanum commersonii</i> Poir.	AY875772			
	<i>Solanum acerifolium</i> Dunal	KU696985			
	<i>Solanum agrarium</i> Sendtn.	GU591055			
	<i>Solanum alternatopinnatum</i> Steud.	HQ457395			
	<i>Solanum bonariense</i> L.	GU591062			
	<i>Solanum capsicoides</i> All.	KU696986			
	<i>Solanum cernuum</i> Vell.	DQ837371			
	<i>Solanum chacoense</i> Bitter	AY875811			
	<i>Solanum corymbiflorum</i> (Sendtn.) Bohs	AY523888			
	<i>Solanum crinitum</i> Lam.	GQ143652			
	<i>Solanum decompositiflorum</i> Sendtn.	GU591068			
	<i>Solanum decorum</i> Sendtn.	HQ457396			
	<i>Solanum diploconos</i> (Mart.) Bohs	AY875751			

<i>Solanum enantiophyllum</i> Bitter	KT820895
<i>Solanum fusiforme</i> L.B.Sm. & Downs	AY523896
<i>Solanum graveolens</i> Bunbury	KR872949
<i>Solanum hasslerianum</i> Chodat	KC539150
<i>Solanum hexandrum</i> Vell.	GU591072
<i>Solanum hirtellum</i> (Spreng.) Hassl.	JN542589
<i>Solanum hoehnei</i> C.V.Morton	AY996519
<i>Solanum incarceratum</i> Ruiz & Pav.	AY561266.
<i>Solanum jabrense</i> Agra & M.Nee	GU591073
<i>Solanum jamaicense</i> Mill.	MK412146
<i>Solanum latiflorum</i> Bohs	AY523900
<i>Solanum melissarum</i> Bohs	MN215279
<i>Solanum metrobotryon</i> Dunal	HQ457397
<i>Solanum palinacanthum</i> Dunal	AY561268
<i>Solanum paniculatum</i> L.	AY996540
<i>Solanum paraibanum</i> Agra	GU591083
<i>Solanum piluliferum</i> Dunal	HQ457398
<i>Solanum pinetorum</i> (L.B.Sm. & Downs) Bohs	AY523912
<i>Solanum platense</i> Dieckmann	AY561269
<i>Solanum polytrichum</i> Moric.	GU591087
<i>Solanum reflexiflorum</i> Moric. ex Dunal	GU591088
<i>Solanum reptans</i> Bunbury	Y996548
<i>Solanum robustum</i> H.L.Wendl.	KU719922
<i>Solanum rugosum</i> Dunal	MK412154
<i>Solanum rupicola</i> Sendtn.	GU591091
<i>Solanum sciadostylis</i> (Sendtn.) Bohs	AY523917
<i>Solanum stagnale</i> Moric.	AY561272
<i>Solanum stramonifolium</i> Jacq.	AY263465
<i>Solanum subumbellatum</i> Vell.	HQ457401
<i>Solanum torvum</i> Sw.	KU696993
<i>Solanum vaillantii</i> Dunal	HQ457402

Solanum wacketii Witasek

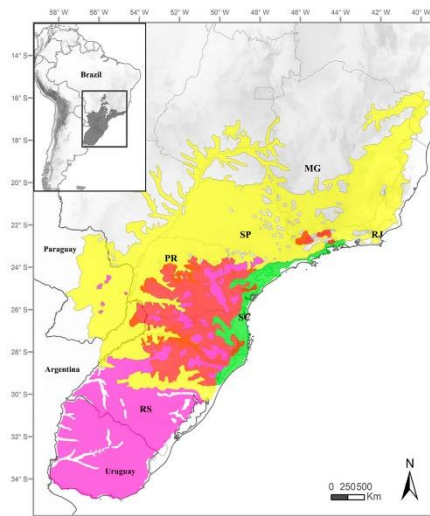
HQ457403

Outgroup

Jaltomata procumbens (Cav.) J.L.Gentry

AF244710

Figura B1. Resultado do DEC para *Dioscorea*.



Dioscorea L.

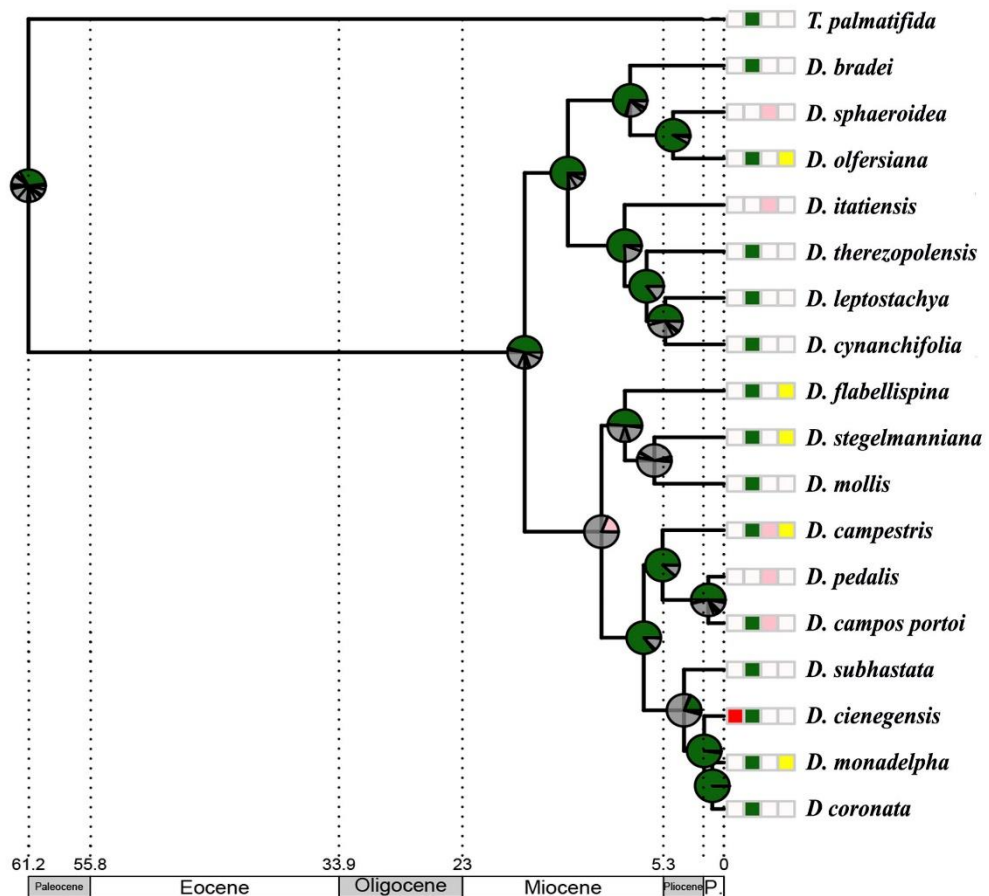


Figura B2. Resultado do DEC para *Mikania*.

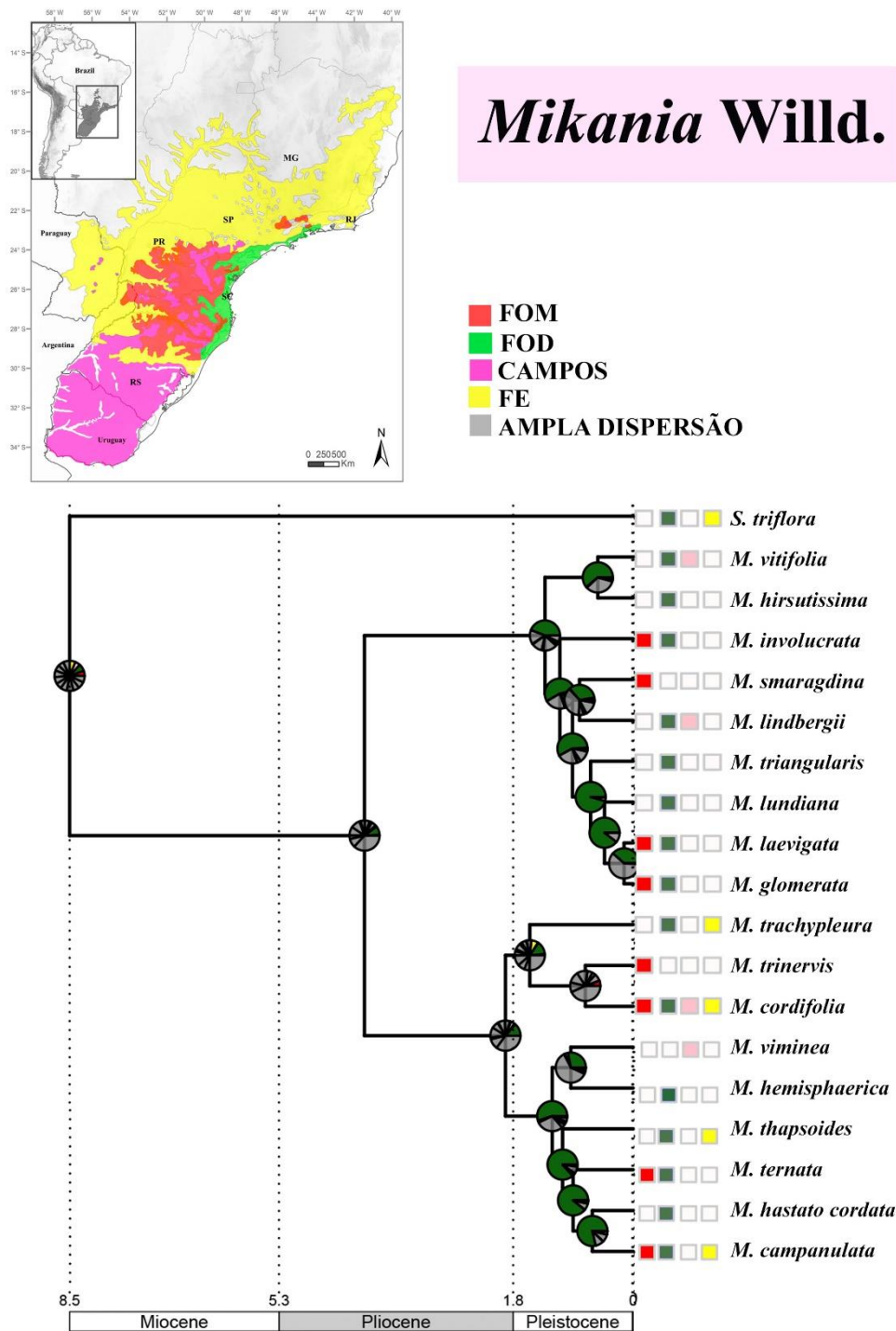


Figura B3. Resultado do DEC para *Mimosa*.

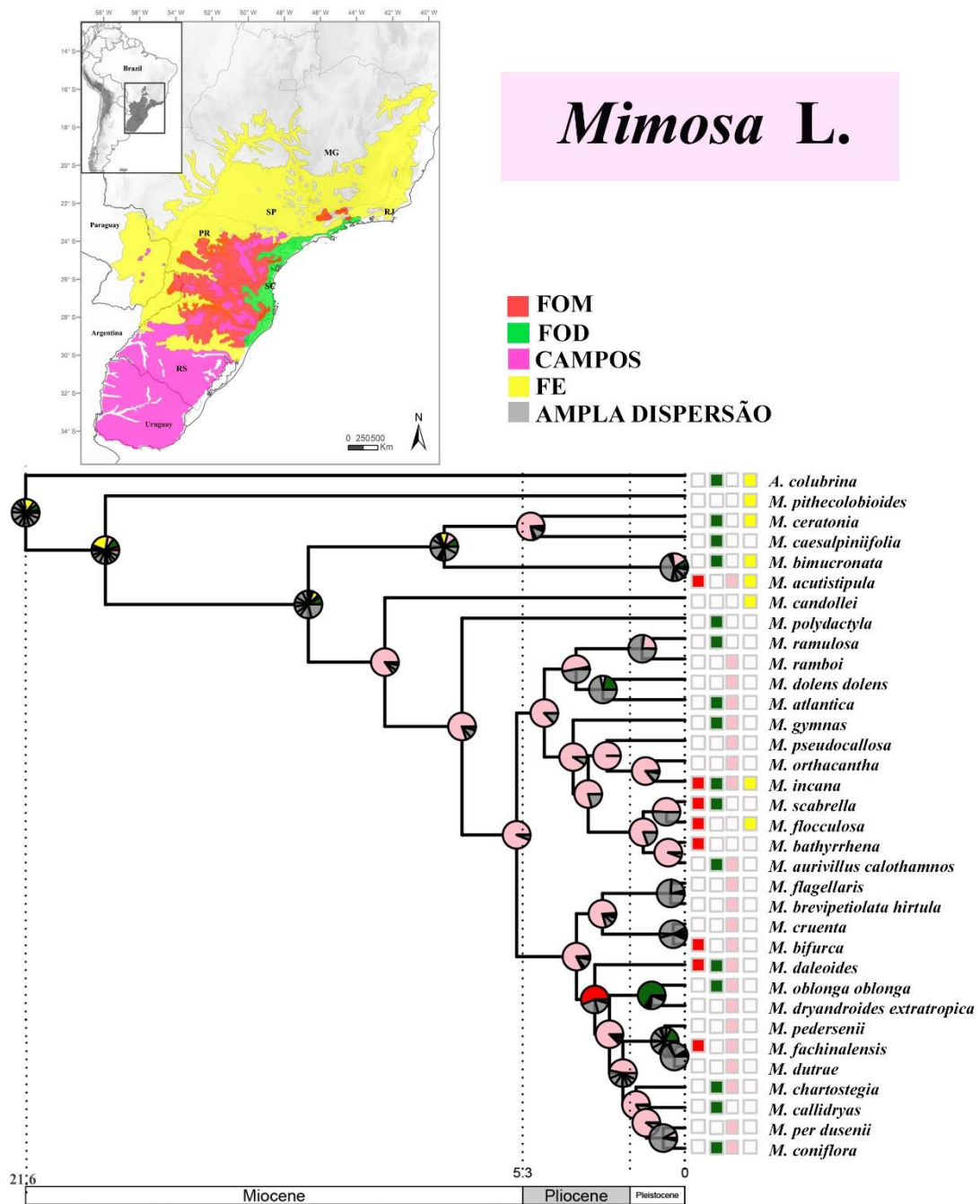


Figura B4. Resultado do DEC para *Sinningia*.

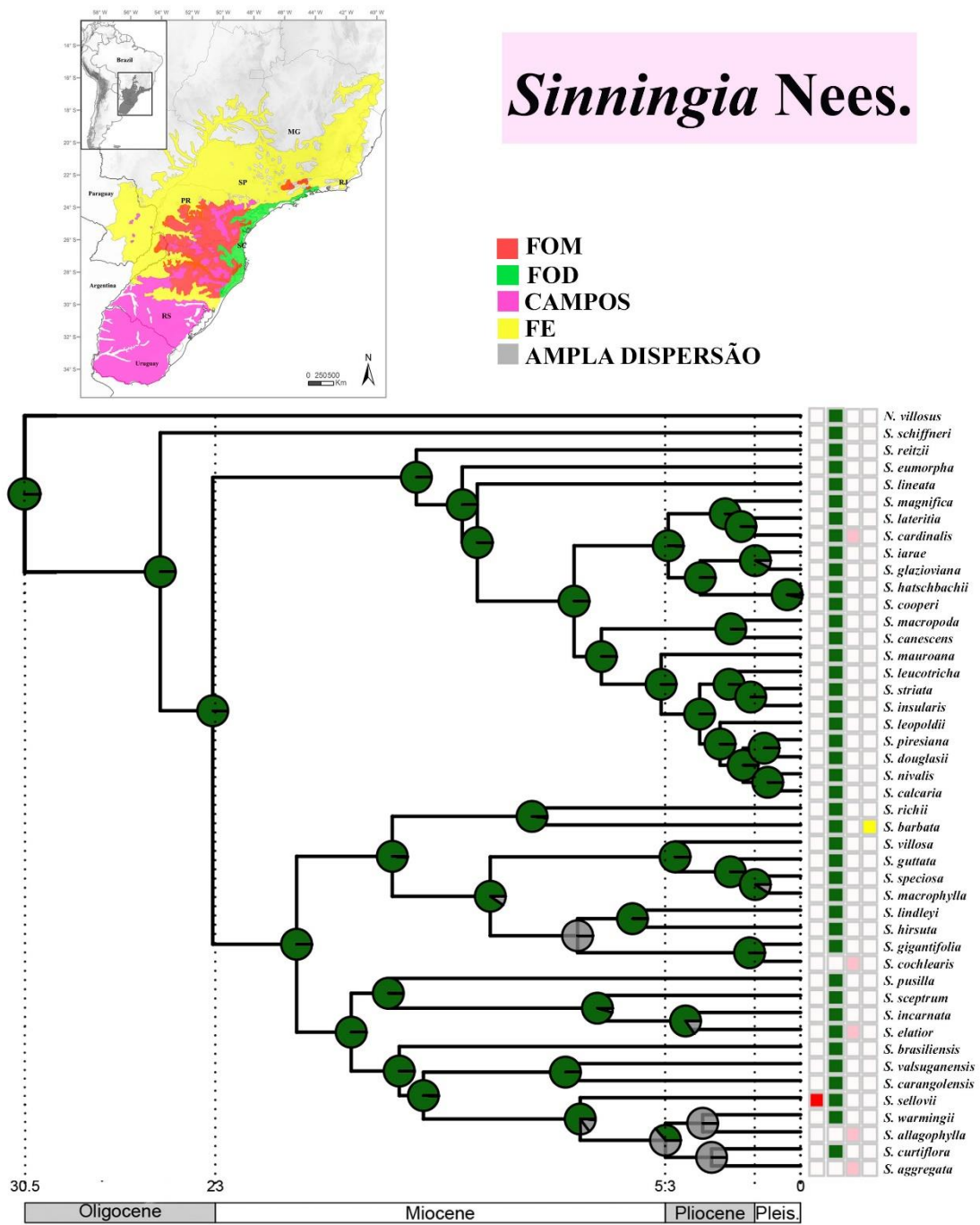
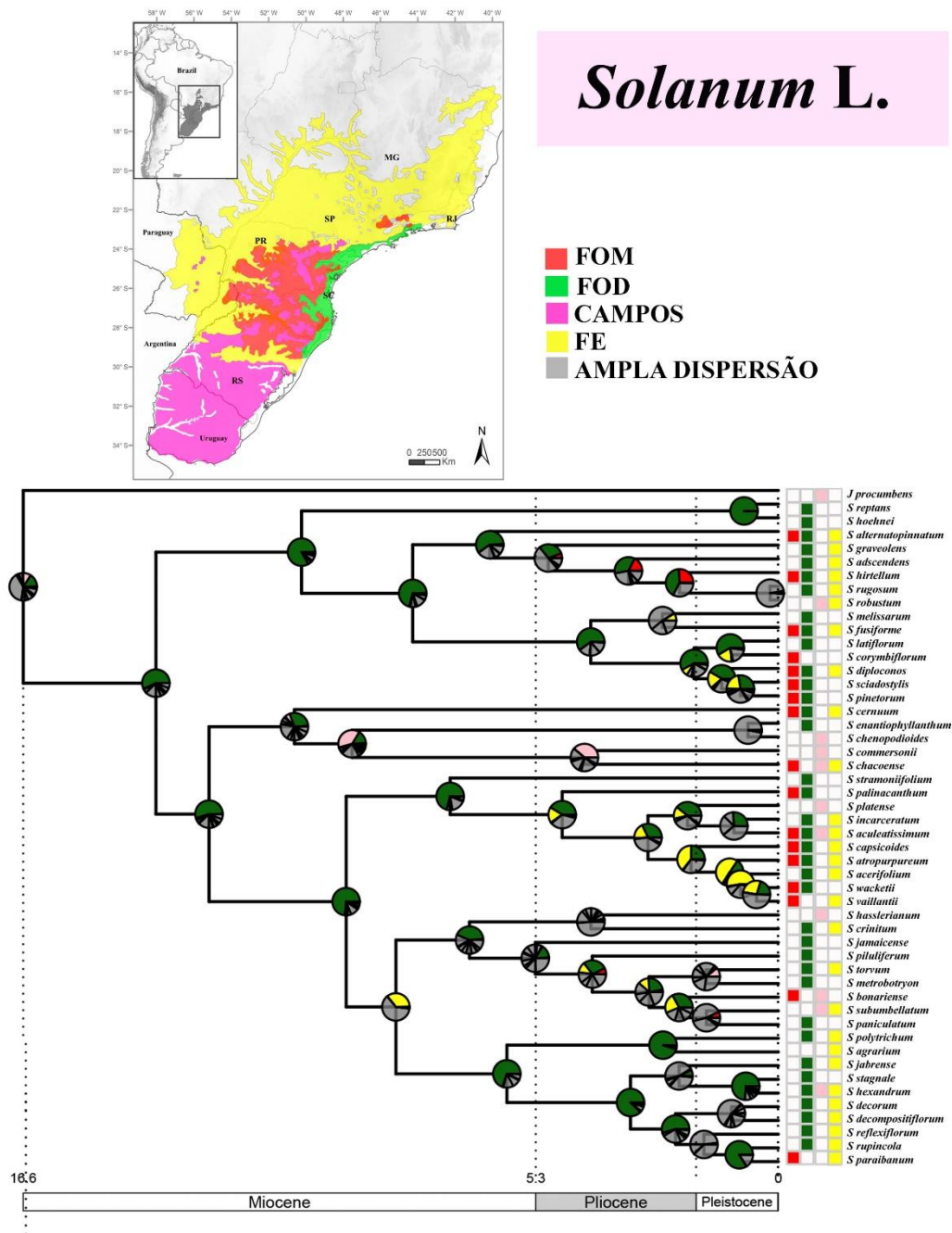


Figura B5. Resultado do DEC para *Solanum*.



CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS

Nossos resultados trazem luz sobre uma parte importante da complexa história evolutiva da região Neotropical identificando através das linhagens analisadas, as dinâmicas das bioregiões que compõem a Mata Atlântica em sua ocorrência mais ao sul.

Em evidência a Floresta com Araucária, uma mistura interessante de floras tropicais e temperadas que tem como principal destaque a espécie *Araucaria angustifolia*. A heterogeneidade florística encontrada ao longo de sua distribuição, identificada por nossas análises de riqueza e diversidade, pode ser explicada por sua localização central nas regiões Sul e Sudeste do território brasileiro. O grande número de eventos dispersivos encontrados e o fato da Floresta com Araucária ter realizado trocas com todas as áreas colaboraram para a formação de diferentes fisionomias e também para o baixo número de espécies endêmicas encontrado.

Uma diversidade maior é encontrada na região leste da formação, onde áreas de endemismos são presentes. Mesmo sabendo que um baixo esforço amostral pode estar interferindo em nossos resultados, também encontramos nessa região uma proximidade maior entre a Floresta com Araucária e a Floresta Ombrófila Densa, sua principal fonte.

Sua história envolve períodos de expansão e retração, e uma radiação muito recente. Mostrando um alto potencial para ser explorado, na busca de mais informações para a compreensão da diversidade Neotropical e do comportamento da nossa diversidade com as alterações climáticas. Os prováveis padrões da Floresta com Araucária são a distância entre as áreas, a fisionomia de suas formações, o clima e o conservantismo de nicho.

Nossos resultados também contribuem para a escolha de áreas de conservação da Floresta com Araucária, que devem abranger o maior número de fisionomias que ela apresenta ao longo de sua distribuição. As linhagens escolhidas para as análises e as espécies endêmicas encontradas, compõem em sua maioria o sub-bosque da formação, vegetação que mais varia ao longo de sua distribuição. Desmonstra a necessidade de um esforço de coleta maior nessa área, que possui um número importante de endemismos que ainda pode aumentar.

Nossas abordagens futuras devem investir em um número maior e mais diversificado de táxons para as análises, na tentativa de esclarecer ainda mais sua história evolutiva, com a inclusão de variáveis climáticas e de distância entre as áreas, para

entender de forma mais clara quais os padrões são mais importantes para a Floresta com Araucária.