

Universidade de São Paulo
Instituto de Biociências

**Phylogeny, Biogeography and Taxonomy of the *Barbacenia*
inselbergs group (Velloziaceae)**

**Filogenia, Biogeografia e Taxonomia do grupo *Barbacenia*
dos inselbergues (Velloziaceae)**

Andressa Cabral

São Paulo
2020

Andressa Cabral

**Phylogeny, Biogeography and Taxonomy of the *Barbacenia*
inselbergs group (Velloziaceae)**

**Filogenia, Biogeografia e Taxonomia do grupo *Barbacenia*
dos inselbergues (Velloziaceae)**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo
para obtenção do título de Mestre em
Ciências, na área de Botânica.

EXEMPLAR CORRIGIDO - o original encontra-se disponível para consulta no Instituto de
Biociências da USP.

Orientador: Prof. Dr. Renato de Mello-Silva.

Co-orientador: Dr. Federico Luebert, Nees-Institut für Biodiversität der Pflanzen, Universität
Bonn, Bonn, Germany.

São Paulo

2020

Ficha catalográfica

Ficha catalográfica elaborada pelo Serviço de Biblioteca do Instituto de Biociências da USP, com os dados fornecidos pela autora.

Cabral, Andressa

Filogenia, Biogeografia e Taxonomia do grupo Barbacenia dos inselbergues (Velloziaceae) / Andressa Cabral ; orientador Renato de Mello-Silva -- São Paulo, 2020.

161 f.

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da
Universidade
de São Paulo. Departamento de Botânica.

1. Barbacenia. 2. Biogeografia. 3. Filogenia. 4. Inselbergues da
Floresta Atlântica. 5. Taxonomia. I. Mello-Silva, Renato. II.
Universidade
de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Botânica.

III.

Título.

Bibliotecária responsável pela catalogação: Elisabete da Cruz Neves. CRB - 8/6228.

Comissão Julgadora:

Dr(a)

Dr(a)

Prof. Dr. Renato de Mello-Silva

Orientador

*Aos meus pais Débora e Ronaldo e
avós Maria da Glória e Rosa Maria, dedico.*

AGRADECIMENTOS

Muitas pessoas estiveram envolvidas direta ou indiretamente com a elaboração desta dissertação, deste modo, gostaria de demonstrar a cada um toda minha gratidão.

Ao prof. Renato de Mello-Silva por todo o aprendizado, por confiar-me o trabalho desenvolvido, pelo entusiasmo durante a execução do mesmo, e, sobretudo, e pela amizade.

Ao Dr. Federico Luebert pela sua dedicação como co-orientador, e pelo conhecimento compartilhado através das “brainstorms” sobre evolução e biogeografia.

Aos professores que, no período antecedente ao mestrado, me inspiraram e incentivaram a seguir no caminho da Sistemática Vegetal: Fátima Regina Gonçalves Salimena, Fernanda dos Santos-Silva e Luiz Menini Neto.

Ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo pela infraestrutura necessária para a execução do trabalho.

À CAPES pela bolsa fornecida durante os seis primeiros meses de mestrado.

À FAPESP pelo financiamento desta pesquisa com a concessão da bolsa de mestrado (2017/09447-9) e da Bolsa Estágio de Pesquisa no Exterior (BEPE, 2018/24297-6).

À International Association for Plant Taxonomy (IAPT 2018) pelo fornecimento de fundos para a realização dos trabalhos de campo.

Ao Instituto Estadual de Meio Ambiente (IEMA), ao Instituto Estadual do Ambiente (INEA) e ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (MMA/ICMBio/SISBIO) pelas licenças de coleta em Unidades de Conservação, nº 014/2018, 036 2018 e 61868-1, respectivamente.

Aos professores das disciplinas que cursei: Gilberto Ocampo (UNAM - México), Gladys Flávia de Albuquerque Melo de Pinna (IB-USP), Marcelo Carnier Dornelas (UNICAMP), Jefferson Prado (Instituto de Botânica de São Paulo), José Rubens Pirani (IB-USP), Juan Morrone (UNAM – México), Rafaela Campostrini Forzza (JBRJ) e Renato de Mello-Silva (IB-USP) por todo o conhecimento compartilhado e pelas discussões enriquecedoras.

Ao Dr. José Rubens Pirani, Dra. Juliana Lovo e Dra. Rafaela Campostrini Forzza pelos comentários e sugestões durante o exame de qualificação.

Aos colegas que me auxiliaram em trabalhos de campo: Aline Delon Firmino, Camila Nardy Delgado, Carolina Kara Prange, Daniel Yudi Miyahara Nakamura, Daniela Gomes Almeida Costa, Fernanda Barros dos Santos, Fernanda Keiko Kiataqui, Jenifer Lopes, Luana Jacinta

Ao Núcleo 7 Esferas do Tao, em especial aos Sifus César, Karina e Marcus pelos momentos compartilhados e por todos os ensinamentos.

Aos meus amigos. Todos foram essenciais durante o mestrado e sabem o papel que desempenharam. Obrigada!

Ao Gustavo Henrique Oliveira da Rocha, por todo o amor e, sobretudo, por estar ao meu lado o tempo todo.

Finalmente, mas não menos importante, agradeço aos meus pais, Débora e Ronaldo, e às minhas avós, Maria da Glória e Rosa Maria pelo amor e apoio incondicional.

CONTENTS

Resumo	10
Abstract	12
General introduction	14
Chapter One – Evidence for morphological evolutionary stasis in a Middle Miocene Inselbergs clade of <i>Barbacenia</i> (Velloziaceae)	17
Chapter Two – The group of <i>Barbacenia</i> (Velloziaceae) from inselbergs, with two new species	80
Conclusions	157
References	159

RESUMO

Distribuído ao longo da costa leste da América do Sul, o Domínio da Mata Atlântica abriga uma ampla região de Inselbergues inserida na borda sudeste do Escudo Brasileiro ao longo da Serra do Mar e Serra da Mantiqueira. Dentre os elementos mais conspícuos destes inselbergues está Velloziaceae, que compreende plantas heliófitas adaptadas às condições xéricas e aos substratos específicos. Cinco gêneros, *Acanthochlamys*, *Barbacenia*, *Barbaceniopsis*, *Vellozia* e *Xerophyta*, e aprox. 250 espécies, distribuídas principalmente em um padrão anfiatlântico, são reconhecidas na família atualmente. *Barbacenia* s.l. (incluindo *Aylthonia*, *Barbacenia*, *Burlemarxia* e *Pleurostima*), abrange cerca de 100 espécies, exclusivamente neotropicais, que ocorrem predominantemente na Serra do Espinhaço e Planalto Central do Brasil. O gênero é sustentado pela presença de bainha dupla nos feixes vasculares foliares e pela presença de corona. Em recentes reconstruções filogenéticas, *Barbacenia* foi recuperado como dois principais clados caracterizados pela sua ocorrência ambiental e geográfica, o clado dos Inselbergues da Mata Atlântica (AFI, *Atlantic Forest Inselbergs*) e o clado dos Campos Rupestres (CR). Considerando que as análises disponíveis não incluíram todas as espécies de *Barbacenia* que ocorrem nos AFI, mais evidências e uma amostragem mais ampla são necessárias para inferir sua história evolutiva e biogeográfica. Portanto, os objetivos do presente estudo foram: (i) reconstruir as relações filogenéticas de *Barbacenia* usando uma amostragem mais ampla para o grupo *Barbacenia* AFI; (ii) estimar idades de divergência, reconstruir as áreas ancestrais e comparar a diversidade morfológica entre as linhagens do gênero; e (iii) conduzir um tratamento taxonômico do grupo *Barbacenia* AFI. A análise filogenética apresentada neste estudo recuperou as mesmas linhagens supracitadas (*Barbacenia* AFI e CR). Estase morfológica foi constatada no clado *Barbacenia* AFI, e possivelmente heterogeneidade ambiental combinada com diferentes dinâmicas

paleovegetacionais durante o Plio-Pleistoceno influenciaram na disparidade morfológica entre os clados AFI e CR. Conservantismo de nicho em interação com as dinâmicas da paleovegetação durante o resfriamento global no Mioceno e oscilações climáticas no Pleistoceno, provavelmente contribuíram com a diversificação e distribuição das linhagens modernas de *Barbacenia*. Na revisão taxonômica do clado *Barbacenia* AFI, reconhecemos doze táxons e descrevemos duas novas espécies, *Barbacenia amphirupia* e *B. maritima*. Esta monografia incluiu uma lista completa de sinônimos, descrições anatômicas e morfológicas, chave de identificação, informações sobre conservação, distribuição geográfica, habitat, fenologia e comentários taxonômicos para todas as espécies. Esta dissertação destaca a importância de estudos filogenéticos, biogeográficos e taxonômicos na descoberta da diversidade oculta, evidenciando grandes lacunas amostrais sobre a biodiversidade dos Inselbergues da Floresta Atlântica e dos Campos Rupestres brasileiros, ambientes ricos em espécies e endemismos. Estes estudos são particularmente importantes para fornecer base de conhecimento para a conservação e manutenção da biodiversidade.

Palavras-chave: biogeografia, campos de altitude, conservantismo de nicho, diversidade morfológica, Floresta Atlântica, taxonomia.

CR clades. Niche conservatism in interplay with paleovegetation dynamics during the global Miocene cooling and Pleistocene climatic oscillations likely contributed to diversification and distribution of modern *Barbacenia* lineages. In taxonomic revision of *Barbacenia* AFI clade, we recognized twelve taxa and described two new species, *Barbacenia ampirupia* and *B. maritima*. This monograph included a complete list of synonyms, anatomical and morphological descriptions, identification key, information on the conservation, geographic distribution, habitat, phenology, and taxonomic comments of all species. This Master's thesis highlights the importance of phylogenetic, biogeographic and taxonomic studies in the discovery of hidden diversity, highlighting large sample gaps on the biodiversity of the Brazilian Atlantic Forest Inselbergs and Campos Rupestres, environments with high species richness and endemisms. These studies are particularly important to provide a knowledge base for the conservation and maintenance of biodiversity.

Key words: Atlantic Forest, biogeography, *campos de altitude*, morphological diversity, niche conservatism, taxonomy.

The fast and recent radiation in *Barbacenia* during the Neogene is likely associated with Miocene cooling (Zachos *et al.*, 2008) and the expansion of rocky outcrops and the diversification of its flora (Alcantara *et al.*, 2018, Antonelli *et al.*, 2010, Arakaki *et al.*, 2011, Lavor *et al.*, 2019, Luebert and Wen, 2008, Perret *et al.*, 2012, Särkinen *et al.*, 2012). Besides, paleovegetation dynamics of Pleistocene and global climatic oscillations may have contributed to shaping the current diversity and distribution of *Barbacenia* lineages (Alcantara *et al.*, 2018). However, the evidence for an evolutionary and biogeographical history of the *Barbacenia* Atlantic Forest inselbergs clade is still limited.

Given this scenario, this dissertation aimed to:

1. Reconstruct the phylogenetic relationships of *Barbacenia* using a wider taxon sampling for *Barbacenia* Atlantic Forest Inselbergs group (chapter one);
2. Estimate divergence times, reconstruct ancestral areas and compare the morphological diversity of *Barbacenia* lineages (chapter one);
3. Conduct a taxonomic treatment of *Barbacenia* AFI clade (chapter two).

colonization of isolated habitats and geographical isolation. Pleistocene climatic fluctuations and the paleovegetational dynamics may also have contributed to the speciation process in *Barbacenia* AFI lineages, whose species may have extended their geographic distribution during glacial periods.

Finally, by using an integrative approach that included the interpretation of the molecular phylogeny considering the morphology of *Barbacenia* AFI species, we were able to take important taxonomical decisions, including the description of two new species, *Barbacenia amphirupia* and *B. maritima*, five lectotypes and one neotype. In total, we recognized twelve species of *Barbacenia* AFI clade, which are treated in a monograph of the clade (chapter two). This taxonomic review of *Barbacenia* AFI clade includes a complete list of synonyms, anatomical and morphological descriptions of species and an identification key, information on conservation, geographical distribution, habitat, phenology, and taxonomical comments of all the species. In addition, we provide plates with anatomical and morphological characters and distribution maps of the species.

This Master's thesis highlights the importance of phylogenetical, biogeographical and taxonomical studies in the discovery of hidden diversity, highlighting many sampling gaps about the biodiversity of the Atlantic Forest Inselbergs and Brazilian Campos Rupestres, environments with high species richness and endemism. These studies are particularly important for providing knowledge base on environmental conservation measures.

- FDB (Flora do Brasil 2020) under construction, 2019. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Accessed on: 22 Aug. 2019.
- Lavor, P., Calvente, A., Versieux, L. M., Sanmartin, I., 2019. Bayesian spatio-temporal reconstruction reveals rapid diversification and Pleistocene range expansion in the widespread columnar cactus *Pilosocereus*. *Journal of Biogeography* 46, 238–250.
- Luebert, F., Wen, J., 2008. Phylogenetic analysis and evolutionary diversification of *Heliotropium* sect. *Cochranea* (Heliotropiaceae) in the Atacama Desert. *Systematic Botany* 33, 390–402.
- Mello-Silva, R., 1991. The infra-familial taxonomic circumscription of the Velloziaceae: a historical and critical analysis. *Taxon* 40, 45–51.
- Mello-Silva, R., 2005a. Morphological analysis, phylogenies and classification in Velloziaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 148, 157–173.
- Mello-Silva, R., 2005b. Velloziaceae, in: Wanderley, M.G.L., Shepherd, G.J., Giulietti, A.M. (Eds.). *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Vol. 4. FAPESP, RiMa, São Paulo, pp. 371-376.
- Mello-Silva, R., Santos, D.Y.A., Salatino, M.L.F., Motta, L.B., Cattai, M.B., Sasaki, D., Lovo, J., Pita, P.B., Rocini, C., Rodrigues, C.D., Zarrei, M., 2011. Five vicariant genera from Gondwana: the Velloziaceae as shown by molecules and morphology. *Annals of botany* 108, 87–102.
- Menezes, N.L., 1980. Nova espécie e novas combinações no gênero *Pleurostima* Raf. (Velloziaceae). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 8, 65–69.
- Menezes, N.L., 1981. Re-establishment of genus *Pleurostima* Rafinesque (Velloziaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 3, 37–47. (“1980”).
- Menezes, N.L., Mello-Silva, R. & Mayo, S.J., 1994. A cladistic analysis of the Velloziaceae. *Kew Bulletin* 49: 71–92.
- Perret, M., Chautems, A., de Araujo, A.O., Salamin, N., 2012. Temporal and spatial origin of Gesneriaceae in the New World inferred from plastid DNA sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171, 61–79.
- Prance, G.T., 1994. The use of phytogeographic data for conservation planning, in: Forey, P.L., Humphries, C.J., Vane-Wright, R.I. (Eds.). *Systematics and conservation evaluation*. Systematics Association Special Volume 50. Clarendon Press, Oxford, pp. 145–163.

- Safford, H.D., Martinelli, G., 2000. Southeast Brazil, in: Porembski, S., Barthlott, W. (Eds.), *Inselbergs - biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 339–388.
- Salatino, A., Salatino, M.L.F., Mello-Silva, R., van Sluys, M-A., Giannasi, D.E., Price, R.A., 2001. Phylogenetic inference in Velloziaceae using chloroplast *trnL-F* sequences. *Systematic Botany* 26, 92–103.
- Särkinen, T., Pennington, R.T., Lavin, M., Simon, M.F., Hughes, C.E., 2012. Evolutionary islands in the Andes: Persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography* 39, 884–900.
- Smith, L.B., 1962. A synopsis of the American Velloziaceae. *Contributions from the United States National Herbarium* 35, 251–292, pl. 1–12.
- Smith, L.B., Ayensu, E.S., 1974. Classification of Old World Velloziaceae. *Kew Bulletin* 29, 181–205.
- Smith, L.B., Ayensu, E.S., 1976. A revision of American Velloziaceae. *Smithsonian Contributions to Botany* 30, 1–130.
- Vandelli, D., 1788. *Florae lusitanicae et brasiliensis specimen*. Typographica Academico-Regia, Coimbra.
- Vasconcelos, M.F., 2011. O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do Leste do Brasil? *Brazilian Journal of Botany* 34(2), 241–246.
- Zachos, J.C., Dickens, G.R., Zeebe, R.E., 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451, 279–283.