



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

A ORIGEM DAS DISJUNÇÕES AMAZÔNIA-MATA ATLÂNTICA: REVELANDO OS  
PADRÕES E PROCESSOS BIOGEOGRÁFICOS IMPRESSOS EM FILOGENIAS  
DATADAS

por

DÉBORA CHRISTINA ZUANNY MARTINS DA SILVA

**TCC** apresentado ao Instituto de Biologia da Universidade  
Federal da Bahia como exigência para obtenção do grau  
de Bacharel em Ciências Biológicas

Salvador, BA  
2020

Data da defesa: 16 de Dezembro de 2020

**Banca examinadora**

---

**Dr. Domingos Benício Oliveira Silva Cardoso**

**Orientador**

Universidade Federal da Bahia

---

**Dr. Henrique Batalha-Filho**

Universidade Federal da Bahia

---

**Dr. Bruno Vilela de Moraes e Silva**

Universidade Federal da Bahia

## RESUMO

Evidências paleoecológicas, de reconstruções biogeográficas e filogenias moleculares datadas apontam para a existência de corredores que conectavam as florestas úmidas da Amazônia (AM) e da Mata Atlântica (MA) no passado, sobretudo no período de instabilidade climática durante o Mioceno e nos últimos 2 Ma do Pleistoceno. A dinâmica dos processos de vicariância envolvendo a retração das florestas úmidas e expansão das áreas com vegetação decidual de Caatinga podem ter promovido a diversificação em angiospermas ou, alternativamente, os padrões atuais de disjunção da biodiversidade podem ter sido resultado da dispersão biótica a longa distância. Neste estudo, nós identificamos exemplos de distribuição disjunta nos domínios fitogeográficos da Amazônia e Mata Atlântica a partir de amplo levantamento de filogenias moleculares datadas de espécies e linhagens de plantas, sobretudo leguminosas, e comparamos o tempo de divergência com outros táxons de aves, anuros, mamíferos e répteis. Adicionalmente, relacionamos como a atual distribuição disjunta durante a divergência entre linhagens irmãs pode ter sido influenciada por dispersão ou pelos principais eventos geológicos e climáticos da América do Sul nos últimos 20 Ma. Ao todo, são 61 gêneros de leguminosas de origem nativa e ocorrência em ambos domínios, e pelo menos 110 exemplos de disjunções. As médias do tempo de divergência entre espécies de anuros (ca. 21 Ma) e répteis (ca. 16 Ma) são mais antigas do que dos demais grupos de organismos estudados (ca. 5 Ma). Esse padrão pode ser resultante das diferentes tolerâncias fisiológicas a condições ecológicas subótimas e xéricas, somadas às diferentes capacidades de dispersão intrínsecas aos táxons analisados. Os eventos cladogenéticos correspondentes ao Paleogeno, enquanto havia conexão AM-MA, devem ter sido facilitados por geodispersão. As divergências correspondentes ao Mioceno, período de desconexão florestal, podem ter ocorrido por dispersão a longa distância. Já as disjunções do Plio-Pleistoceno podem ter sofrido influência dos eventos históricos de formação total da diagonal seca, da expansão florestal durante os períodos interglaciais e do surgimento de bacias hidrográficas ao longo do gradiente latitudinal da MA. Assim, sugerimos que a dispersão a longa distância, não somente os processos vicariantes de expansão e retração florestal, também teve papel fundamental na determinação da atual distribuição e do padrão filogenético da biodiversidade nas florestas tropicais úmidas extremamente diversificadas do Brasil.

## ABSTRACT

Evidences from paleoecological data, biogeographic reconstructions, and molecular-dated phylogenies point to the existence of past connections among the lowland rain forests of the Amazon (AM) and Atlantic Forest (AF) by forested corridors, mainly during the climatic instability of the Miocene and in the last 2 Ma of the Pleistocene. The dynamics of vicariance processes involving the shrinking of rain forests and expansion of dry vegetation may have promoted diversification in angiosperms or, alternatively, the current patterns of biodiversity disjunction may have been the result of long distance biotic dispersal. In this study, we identified examples of disjunct distribution in the phytogeographic domains of the AM and AF from a broad survey of dated molecular phylogenies from species and lineages of plants, especially Leguminosae, and compared the divergence time with other taxa of birds, anurans, mammals, and reptiles. Additionally, we relate how the current disjunct distribution during the evolutionary divergence of sister lineages may have been influenced by historical dispersal or by the main geological and climatic events in South America in the last 20 Ma. Altogether, there are 61 genera of native legumes with occurrence in both domains, with at least 110 examples of disjunctions. The average divergence time between disjunctly-distributed sister lineages of anurans (ca. 21 Ma) and reptiles (ca. 16 Ma) are older than in other organisms (ca. 5 Ma). This pattern may be the result of different physiological tolerances to suboptimal and xeric ecological conditions, as well as the different vagilities intrinsic to the analyzed taxa. The cladogenetic events corresponding to the Paleogene, when there was an AM-AF connection, might have been facilitated by geodispersal. The divergences corresponding to the Miocene, a period largely defined by forest disconnection, is likely better explained by long-distance dispersal. The Plio-Pleistocene disjunctions, on the other hand, may have been influenced by historical events of total formation of the Brazilian dry diagonal, forest expansion during interglacial periods, and the appearance of interdigitating forests across hydrographic basins in the latitudinal gradient of the AF. Thus, we suggest that long-distance dispersal, not just vicariance processes of forest contraction and expansion, also played a fundamental role in shaping the current distribution and phylogenetic patterns of the biodiversity across Brazil's extremely-diverse tropical rain forests.

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal da Bahia, pelo espaço físico que foi palco de muitas descobertas e do meu desenvolvimento pessoal e profissional, além da concessão de bolsas de Iniciação Científica durante os anos da graduação.

Ao Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia, que possibilitou a realização desta pesquisa e me proporcionou experiências profissionais dignas de uma educação pública de qualidade inquestionável.

Ao Laboratório de Diversidade, Biogeografia e Sistemática do Instituto de Biologia, onde tive diversas oportunidades de aprendizagem em Botânica, Biogeografia, Taxonomia, Sistemática, Evolução, Genética e Linguagem de Programação.

Ao Laboratório de Evolução e Biogeografia do Instituto de Biologia, no qual desenvolvi apreço pela Biogeografia.

Ao meu orientador, Dr. Domingos Cardoso, pela presença, paciência, suporte, alegrias e inúmeros ensinamentos compartilhados durante a minha formação.

À Catarina de Carvalho, por ter permitido que uma estudante de graduação participasse de sua bela pesquisa de doutorado com *Dipteryx*.

Ao meu amigo Ivan Pedro Campos, por todo apoio desde meu primeiro semestre no curso, pelo conhecimento e tempo dedicado a me ajudar a entender temas desafiadores.

Aos meus amigos de laboratório Gustavo, Fernanda, Eduarda, Raphael e Raul, pelas dicas durante o desenvolvimento da pesquisa, ajuda mútua e companhia durante as confraternizações.

À Stéfane Mendes, uma grande amiga que fiz ao longo do curso e que me proporcionou muitas reflexões e alegrias. Agradeço pelos momentos de estudo e descontração que tivemos juntas.

À Vida, Hátilla e Nina, pela amizade, parceria nos estudos e pela troca durante esses anos.

Às queridas amigas Andressa, Laís e Thalita, pelas conversas que desenvolveram minha ética, companheirismo e profissionalismo. Agradeço por tornarem os dias de trabalho mais leves e felizes.

Às minhas amigas Marcela, Ana Carla e Arla, pelo carinho de sempre, por apoiarem as minhas escolhas profissionais e confiarem na minha dedicação.

Às primas e primos queridos, com os quais compartilhei minha infância.

Aos meus tios, que me ensinaram pelo exemplo.

À minha avó Carlisa, meu avô Osvaldo (*in memoriam*), tia Zuleide (*in memoriam*), minha bisavó (*in memoriam*), à querida Laudelina, tia Regina e tias Elisabete e Rosana, pelo amor, imenso apoio e carinho durante a minha vida.

À minha mãe, Isabel C. Z. Martins, que é a mulher mais amorosa e cuidadosa do mundo.

## ÍNDICE

RESUMO	
ABSTRACT	
AGRADECIMENTOS.....	(i)
ÍNDICE.....	(ii)
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
1.1. Biogeografia e a inferência da história evolutiva das espécies .....	1
1.2. Florestas tropicais úmidas e a história geológica da América do Sul .....	4
1.3. Leguminosae, uma família de plantas modelo para estudos biogeográficos em florestas tropicais úmidas .....	7
2. OBJETIVOS.....	8
3. CAPÍTULO ÚNICO: “A ORIGEM DAS DISJUNÇÕES AMAZÔNIA-MATA ATLÂNTICA: REVELANDO OS PADRÕES E PROCESSOS BIOGEOGRÁFICOS IMPRESSOS EM FILOGENIAS DATADAS”.....	9
4. CONCLUSÕES GERAIS.....	36
5. REFERÊNCIAS .....	36

## **1. INTRODUÇÃO GERAL**

### **1.1. Biogeografia e a inferência da história evolutiva das espécies**

A Biogeografia é a área que busca reconstruir a distribuição geográfica dos organismos (CRISCI, 2001) e vem sendo estudada desde o século 19 por H. W. Bates e A. R. Wallace. Existem duas grandes sub-áreas (ou escolas) na Biogeografia, propostas por De Candolle em 1820: a Biogeografia Histórica, que reconstrói origens de milhares de anos e processos que atuam em larga escala (MORRONE, 2004; ALMEIDA & SANTOS, 2011); e a Biogeografia Ecológica, voltada para o tempo recente e para processos que ocorrem em pequena escala (CRISCI, 2001).

Esta área é pautada no conhecimento da tectônica de placas, na cladística e na evolução, com a percepção biológica do que é a biogeografia (CRISCI, 2001). Charles Darwin propôs a ideia de filogenia, em que se aceita até hoje como o método mais robusto para explicarmos descendência. E é a partir das filogenias que podemos reconstruir a história e tentar explicar a diversidade de espécies ao longo do tempo e espaço. Alfred Wallace, além de co-propor a Teoria da Evolução, também identificou as regiões zoogeográficas da Terra e formulou a hipótese dos rios como barreiras na Amazônia (FUNK, 2018). Estes dois naturalistas deram origem à corrente do dispersalismo, ou dispersionismo (DARWIN, 1859; WALLACE, 1892), que postula que a distribuição disjunta dos organismos é formada a partir da existência de “centros de origem” e posterior dispersão aleatória com colonização de novas áreas.

A distribuição dos organismos no tempo e espaço recebeu muita influência da movimentação de grandes massas de terra (CRISCI, 2001), mas isso só foi discutido após Alfred Wegener formalizar a Teoria da Deriva Continental em 1915. Como uma reação contrária ao dispersalismo e com críticas ao Wegenerismo, surge a panbiogeografia de León Croizat em 1958. Croizat buscou estudar os padrões de distribuição geográfica das plantas e comparou com alguns grupos de animais, chegando à conclusão que eventos históricos influenciaram os diferentes táxons que exibem o mesmo padrão de disjunção (MIRANDA & DIAS, 2012). Assim,

desenvolveu a panbiogeografia pautada no processo de vicariância, propondo que barreiras físicas podem promover especiação (NIHEI, 2011).

Os padrões biogeográficos globais podem ser determinados por processos evolutivos e fatores ecológicos em várias escalas espaciais e temporais (WIENS & DONOGHUE, 2004). E, para isso, analisar os traços ecofisiológicos que delimitam a extensão de ocorrência das espécies se faz importante. A Teoria de Nicho, descrita por George E. Hutchinson (1957), traz o conceito de nicho fundamental como o espaço multidimensional com características ecológicas dentro de um intervalo de tolerâncias a fatores bióticos e abióticos da espécie, e que cada uma possui requerimentos diferenciados e que norteiam sua ocorrência em determinada região. Assim, podemos determinar a distribuição geográfica de um clado a partir do nicho ecológico ancestral, da área inicial de dispersão, pela sua capacidade intrínseca de se dispersar, pela conservação filogenética de nicho, pelas oportunidades de evolução de nicho ecológico e pelo tempo total decorrido desde a cladogênese (WIENS & DONOGHUE, 2004).

Os principais processos evolutivos levantados nas explicações dos padrões de distribuição observados são a vicariância, a dispersão, extinção e a duplicação. Desse modo, a vicariância pode ser entendida como um processo histórico onde uma barreira geográfica impede o fluxo gênico dentro de uma população ancestral antes distribuída amplamente, de modo que o acúmulo de diferenças entre as metapopulações pode resultar em especiação entre as populações isoladas ou disjuntas (RONQUIST, 1997; WILEY, 1988; HO *et al.*, 2015). Um evento de vicariância é, portanto, inferido quando há concordância (ou sobreposição) entre a origem de uma barreira e a idade estimada da divergência entre as linhagens disjuntas.

Já a dispersão ocorre quando uma população consegue colonizar uma nova área transpondo uma barreira geográfica, de modo que o isolamento por muito tempo e sem fluxo gênico com a população ancestral resulta em divergência e/ou especiação. Os casos que sustentam a hipótese de dispersão são aqueles em que a idade da barreira geográfica é muito mais antiga ou recente do que a cladogênese. A dispersão pode se dar de duas maneiras: por geodispersão (sensu HO *et al.*, 2015), onde há surgimento de uma ponte e o papel do espaço na



distribuição das espécies é grande; ou pode ser por dispersão biológica, em que os organismos são protagonistas pela sua capacidade intrínseca de dispersão e envolve poucas espécies (HO *et al.*, 2015). A vicariância geralmente é representada como um processo concorrente à dispersão, mas além de estarem atrelados a aspectos ecológicos (WIENS & DONOGHUE, 2004), podemos entender a vicariância como o resultado de um conjunto de processos que restringiram a dispersão dos organismos no espaço de distribuição ancestral (WIENS, 2004). Outros dois processos menos abordados são a extinção, relacionada a eventos estocásticos e catastróficos e incapacidade de substituição de indivíduos (CRACRAFT, 1994), em que se perde uma ou mais áreas de distribuição, e a duplicação, em que se verifica especiação sem ganho de uma nova área de ocorrência.

Em Biogeografia, diversos métodos têm sido propostos para reconstruir os eventos vicariantes, e os mais modernos também incluem dispersão, extinção e duplicação. O ramo da Biogeografia baseada em eventos estuda justamente quais foram os processos que moldaram a distribuição geográfica dos organismos. Este método utiliza uma árvore filogenética com bom suporte (ou um conjunto de árvores mais robustas a partir da inferência bayesiana), uma matriz de distribuição atual do táxon e o custo-benefício de cada evento ter acontecido para inferir se ao longo dessa história evolutiva houve extinção, dispersão, duplicação ou vicariância. Os principais modelos usados são o DIVA – Análise de Dispersão-Vicariância e o DEC - Dispersão-Extinção-Cladogênese, e variantes destes. Assim, são utilizados modelos que identificam e registram valores para cada possível processo, maximizando os benefícios e minimizando os custos. Contudo, podem ter duas hipóteses igualmente parcimoniosas e há uma tendência de valorização do processo de vicariância como forma de explicação para os padrões de distribuição em detrimento da dispersão e da extinção, resultando nos exemplos que apontam as especiações em diversos grupos como sendo alopátricas.

Uma importante etapa na inferência da história evolutiva de um grupo é a estimativa temporal dos eventos de cladogênese aplicando relógio molecular nos métodos de Biogeografia Histórica. Esta abordagem torna-se consistente uma vez que os genes têm diferentes taxas de seleção e acumulam divergências

diferentemente, pois nem todo o genoma é modificado. O relógio molecular clássico assumia que todos os ramos da árvore evoluíram sob uma mesma taxa para todos os organismos, por isso foi muito criticado. Contudo, atualmente existem os modelos de relógio molecular relaxado e o relógio molecular lognormal não-correlacionado, que possuem padrões distintos e mais ajustados para cada grupo de organismos (RENNER, 2005). A calibração temporal dos nós da filogenia é feita com fóssil ou evento geológico bem documentado e recomenda-se a calibração de múltiplos pontos. Como o registro fóssil permanece bastante incompleto para a maioria dos ramos da vida, pode-se usar uma calibração secundária a partir de filogenias já publicadas, com reflexo no aumento do viés na determinação do tempo de divergência (SCHENK, 2016; POWELL *et al.*, 2020).

Assim, traçamos o caminho para compreender a cronologia dos eventos de divergência das linhagens, em associação com a Biogeografia Integrativa (DONOGHUE & MOORE, 2003), Biogeografia cladística (NELSON, 1974; NELSON & PLATNICK, 1981) e Filogeografia (AVISE *et al.*, 1987). Com isso, a seção seguinte tratará do objeto de estudo dessa pesquisa e a subsequente trará uma base teórica para o enfoque botânico.

## **1.2. Florestas tropicais úmidas e a história geológica da América do Sul**

Entre as florestas úmidas do globo, a Amazônia e a Mata Atlântica estão entre as primeiras com maior riqueza de espécies e endemismos, e compreendem áreas prioritárias para conservação (HOORN *et al.*, 2010; MYERS *et al.*, 2000). Estão situadas na América do Sul, sendo separadas geograficamente pela chamada “diagonal seca”, composta pelos domínios do Cerrado, Caatinga e Chaco (WERNECK, 2011). Diversas evidências mostram que essas florestas já foram conectadas há milhares de anos atrás e que apresentam similaridades entre si (DUCKE, 1953; RIZZINI, 1963; COSTA, 2003; BATALHA-FILHO *et al.*, 2013)

Existem diversas definições de biomas, com uma tendência de separação entre bioma florístico, bioma funcional e bioma filogenético. Ainda não existe uma definição universal, mas, recentemente, alguns pesquisadores têm proposto definir os biomas em uma escala global (WOODWARD *et al.*, 2004; HIGGINS *et al.*, 2016;

BONAN *et al.*, 2002; SCHRIRE *et al.*, 2005), tentando entender as relações entre a composição biótica e as condições ambientais (sobretudo climáticas). Nestes estudos, têm sido cada mais evidente que existe muita semelhança na composição florística, nos fatores climáticos e que muitas regiões compartilham linhagens entre si. Nessa tentativa, Pennington *et al.* (2018) definiu biomas como maiores formações vegetacionais com distintas fisionomias e processos ecológicos que podem ser caracterizados globalmente. A partir desta definição, estes autores estabelecem que as florestas tropicais úmidas são aquelas vegetações com copas altas (acima de 25 m de altura), fechadas e sempre verdes e que ocorrem em lugares onde a precipitação anual é superior a 2000 mm. Outra definição enfatiza que florestas tropicais úmidas são formações não sazonais dominadas por árvores, mas também ricas em lianas e epífitas (HILL & HILL, 2001).

O naturalista alemão Carl Friedrich Philipp von Martius fez a primeira tentativa de classificar a vegetação brasileira, em que dividiu o país em cinco reinos florísticos (MARTIUS, 1824). Essa proposta serviu de base para as demais subsequentes, pois era bem sustentada pelas coleções botânicas existentes. Nessas representações, a Amazônia aparece isolada e independente da Mata Atlântica, embora suas histórias sejam interconectadas. Então, até mesmo para melhor compreensão dos processos evolutivos que ocorreram, consideramos que a Amazônia e a Mata Atlântica fazem parte de uma mesma arena evolutiva, mas que são domínios fitogeográficos distintos.

Em relação à história evolutiva da América do Sul, existem diversas evidências de que houve uma sucessão de eventos que moldaram o continente, o clima e a evolução das espécies. Do Paleógeno ao tempo atual, os principais eventos geológicos e climáticos que ocorreram na América do Sul foram: a primeira glaciação no Hemisfério Sul em aproximadamente 35 Ma; em 33 Ma, quando teve início o soergimento da Cadeia dos Andes; a cerca de 30 Ma, quando surge a paisagem de campos; em 23 Ma, em que houve a segunda glaciação; em 19 Ma, em que a drenagem da Bacia Amazônica inverteu de sentido, passando a fluir para leste; em cerca de 8 Ma, quando ocorre uma queda rápida de temperatura global; e em torno de 2 Ma, quando houve repetidas glaciações (LAVINA & FAUTH, 2011). A formação do istmo do Panamá também representa um importante evento histórico,

pois favoreceu a troca biótica entre as Américas, mas sua datação é controversa. Enquanto um estudo aponta que foi um longo e complexo processo iniciado a ca. 25-23 Ma (BACON *et al.*, 2015), as evidências disponíveis em O'Dea *et al.* (2016) sustentam a reconhecida datação em torno de 2.8 Ma.

Os eventos marcantes mais recentes foram os isolamentos geográficos repetidos durante as flutuações climáticas do Pleistoceno, que provocaram sucessivas expansões e retrações das florestas úmidas durante os períodos glaciais. Nos períodos secos, a Amazônia foi fragmentada em ilhas relictuais nas regiões que permaneceram úmidas e outras grandes áreas foram alteradas para savana (HAFFER, 1992) ou florestas tropicais sazonalmente secas (PENNINGTON *et al.*, 2000). E, durante os interglaciais, as florestas tropicais úmidas expandiram em área (HAFFER, 1969), conectando-se. Segundo Terborgh (1992), conforme citado por Hill & Hill (2001), essas retrações das florestas úmidas podem ter durado de 50 mil a 100 mil anos e ter ocorrido de seis a oito vezes no Pleistoceno (JONES & KEEN, 1993), caso as mudanças climáticas tenham ocorrido da mesma forma que no hemisfério norte do globo.

Historicamente, algumas hipóteses são sustentadas para explicar a distribuição disjunta de vários grupos de animais (CRACRAFT & PRUM, 1988; VANZOLINI & WILLIAMS, 1970; VIVO, 1997), em que trazem a vicariância como uma ampla explicação e predição, apontada como mais a plausível e econômica. Porém, ao passo que conhecemos a influência das conexões históricas na especiação de animais, não sabemos se as disjunções em linhagens de plantas foram resultado primariamente da dispersão a longa distância ou se foram os eventos históricos que de fato contribuíram para a extrema diversificação da flora.

### **1.3. Leguminosae, uma família de plantas modelo para estudos biogeográficos em florestas tropicais úmidas**

A família Leguminosae compreende cerca de 770 gêneros e quase 19.500 espécies (LPWG, 2013), sendo classificada como a terceira família com maior riqueza e a segunda em importância econômica (LPWG, 2017). Segundo a classificação filogenética mais recente, as leguminosas estão divididas em seis

subfamílias (LPWG, 2017): Duparquetioideae, Cercidoideae, Detarioideae, Dialioideae, Caesalpinioideae (recircunscrita de modo a incluir as mimosóides) e Papilionoideae.

Leguminosas são cosmopolitas e têm grande importância ecológica na maioria dos biomas globais (SCHRIRE *et al.*, 2005). São plantas muito diversas em hábito e morfologia, porém marcantes pelo seu gineceu unicarpelar que dá origem ao legume, o fruto típico da família (LEWIS *et al.*, 2005; QUEIROZ, 2009; BORGES, 2010).

As diversificações ocorridas em várias linhagens de leguminosas de florestas úmidas foram recentes (PENNINGTON *et al.*, 2004) e associadas a evidências de vicariância. Os táxons existentes nas florestas tropicais úmidas são muito próximos dos que ocupam vegetações abertas, pois ocorrem em florestas de galeria e ribeirinhas que fazem parte do mosaico do bioma graminóide. Adicionalmente, grupos adaptados a ambas condições e biomas podem ser espécies pioneiras e ter alguma vantagem após distúrbios ecológicos (SCHRIRE *et al.*, 2005). Porém, ainda faltam estudos mais completos com leguminosas para tratarmos das evidências que sustentam os diferentes tipos de processos evolutivos, como os que moldaram os padrões atuais de distribuição disjunta nas florestas tropicais úmidas.

O fato de Leguminosae possuir amplo sucesso ecológico em florestas tropicais úmidas, e particularmente na Amazônia e Mata Atlântica (BFG, 2015; CARDOSO *et al.*, 2017), além do grupo já possuir filogenias publicadas de gêneros muito diversos (e.g. *Swartzia* - TORQUE & MANSANO, 2009; *Dioclea* – DE QUEIROZ, 2015; *Abarema* – IGANCI *et al.*, 2015) torna a família um grupo excelente para explorar o impacto de processos históricos, bem como a dispersão, na reconstrução de padrões macroevolutivos durante a história de diversificação das plantas.

Este Trabalho de Conclusão de Curso está organizado em um capítulo único no formato de artigo, não traduzido para o idioma Inglês.

## **2. OBJETIVOS**

Este trabalho acadêmico tem como objetivo central identificar os diversos exemplos de disjunções em Leguminosae e dos processos biogeográficos que geraram a distribuição disjunta das espécies de angiospermas de florestas úmidas dos domínios da Amazônia e da Mata Atlântica no Brasil, estabelecendo também uma comparação com grupos de animais. Para isso, usaremos filogenias datadas para compreender se os padrões de disjunções impressos na história evolutiva foram dirigidos por processos históricos de vicariância das florestas úmidas ou por dispersão a longa distância.

### 3. CAPÍTULO ÚNICO: “A ORIGEM DAS DISJUNÇÕES AMAZÔNIA-MATA ATLÂNTICA: REVELANDO OS PADRÕES E PROCESSOS BIOGEOGRÁFICOS IMPRESSOS EM FILOGENIAS DATADAS”.

#### **A origem das disjunções Amazônia-Mata Atlântica: revelando os padrões e processos biogeográficos impressos em filogenias datadas**

E-mail: [deborazuanny@gmail.com](mailto:deborazuanny@gmail.com)

Número de telefone: +55 71 98159-4131

Endereço para correspondência: Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, 40170-115, Salvador, BA, Brasil.

#### **Resumo**

**Objetivo:** O problema científico central da Biogeografia é explicar os padrões espaço-temporais de distribuição da biodiversidade. O padrão recorrente em diversos organismos com distribuição disjunção em florestas tropicais úmidas da Amazônia (AM) e Mata Atlântica (MA) tem sido explorado em vários estudos biogeográficos, mas com foco em alguns grupos de vertebrados. Assim, sabe-se muito pouco sobre os processos que geraram o padrão biogeográfico de disjunção AM-MA em plantas, particularmente em Leguminosae, uma família megadiversa de angiospermas, ecologicamente importante em florestas tropicais e que exhibe diversos exemplos de disjunções AM-MA em diferentes níveis filogenéticos. Neste trabalho, buscamos preencher esta lacuna investigando os processos biogeográficos responsáveis pela divergência entre pares de linhagens e suas distribuições disjuntas nas megadiversas florestas tropicais úmidas brasileiras.

**Localização:** Domínios da Mata Atlântica e Amazônia no Brasil.

**Táxon:** Linhagens de angiospermas, anuros, répteis, aves e mamíferos.

**Métodos:** Nós analisamos o padrão de distribuição de todos os gêneros da família Leguminosae nativos do Brasil e com ocorrência nos domínios da Mata Atlântica e Amazônia. Então, para os gêneros com filogenias moleculares datadas já publicadas, extraímos os pares que apresentam o padrão de distribuição disjunta AM-MA e o tempo de divergência do ancestral comum mais recente. Para definir o processo evolutivo que deu origem ao padrão biogeográfico, comparamos os dados com os principais eventos históricos que possivelmente moldaram a evolução e distribuição da biota na América do Sul. Além disso, reconstruímos a distribuição ancestral para um clado de leguminosas.

**Resultados:** A maioria das disjunções datam de períodos de desconexão das florestas úmidas e muito antes do Pleistoceno, reforçando o papel da dispersão a

longa distância em detrimento da explicação usual de vicariância. Ao todo, 61 gêneros de Leguminosae foram apontados com possíveis distribuições disjuntas e foram encontrados 110 exemplos de disjunções AM-MA incluindo todos os táxons analisados. A síndrome de dispersão não foi determinante para explicar maior número de disjunções em períodos de desconexão florestal, nem o nível do grupo. Porém, encontramos que as disjunções em lianas ocorreram primeiro em relação a angiospermas arbustivas.

**Principais conclusões:** Nossos resultados implicam na necessidade de mudança na atribuição excessiva de eventos históricos como determinantes da origem de todas as disjunções, o que ignora tanto a contribuição da dispersão quanto o fato de os diferentes grupos possuírem distintas histórias evolutivas e responderem idiossincraticamente aos processos biogeográficos. Mesmo a partir de sobreposições das diversificações com eventos históricos, é possível atribuir o papel da dispersão a longa distância. Além disso, a abordagem aqui utilizada pode estimular a diminuição dos déficits Darwiniano e Wallaceano do conhecimento.

**Palavras-chave:** angiospermas, biogeografia, dispersão, florestas úmidas, Leguminosae, refúgio, vicariância.

## INTRODUÇÃO

Avanços recentes em filogenia molecular têm permitido compreender as relações de parentesco dos organismos ao longo do tempo evolutivo, bem como investigar a dinâmica espaço-temporal da distribuição dos mesmos. Particularmente, as filogenias moleculares datadas nos permitem relacionar eventos históricos com a origem dos padrões de distribuição atual da biodiversidade. Esses dois fatores trazem importantes implicações para o entendimento da origem da biodiversidade, nos fornecendo ferramentas robustas para avaliar hipóteses biogeográficas. Por exemplo, diversas evidências (estudos paleoclimáticos, em filogeografia de animais e plantas, modelagem de distribuição, e com pólen fóssil em paleopalínologia) apontam para a existência de corredores de dispersão que conectava as florestas úmidas da Amazônia e da Mata Atlântica no passado, em regiões que hoje compreendem a diagonal seca do Brasil formado pelos domínios do Cerrado e Caatinga (Costa, 2003; Oliveira et al., 1999).

Conforme estudos anteriores (Oliveira et al., 1999; Wang et al., 2004; Auler et al., 2004), Batalha-Filho et al. (2013) sugeriram a ocorrência de três corredores úmidos que conectavam a Amazônia e a Mata Atlântica a partir de análise com uma



super matriz de dados filogenéticos e de distribuição de aves. Estas conexões remontam há pelo menos 23 a 5,6 milhões de anos atrás, durante o Mioceno, mas foram mais dinâmicas durante o período de instabilidade climática durante o Pleistoceno nos últimos 2 Ma (Batalha-Filho et al., 2013). Dever et al. (1987) também inferiram que houve períodos mais úmidos de 26.000 a 20.000 anos AP de acordo com análise da concentração de calcita no solo de áreas do semiárido brasileiro.

Evidências paleopalinológicas publicados por Oliveira et al. (1999) no domínio da Caatinga indicaram a distribuição de táxons atualmente restritos à Amazônia e Mata Atlântica, sugerindo que existiram condições mais úmidas concomitantemente com temperaturas mais baixas no período de 12.700 até 10.200 anos AP. Já Behling et al. (2000) investigaram o conteúdo de pólen e esporos e a composição isotópica de Ti e Fe de uma espécie de foraminífero planctônico de um núcleo sedimentar continental do nordeste brasileiro e encontraram uma correspondência entre pulsos de sedimentação de terra com o aumento da temperatura da superfície da água, o que sugere condições úmidas e maior cobertura florestal na região do semiárido durante o período de 18.500 a 13.700 anos AP. Posteriormente, o trabalho de Costa (2003) mostrou que linhagens de pequenos mamíferos da Amazônia e da Mata Atlântica ocorrem também no Cerrado. E, recentemente, uma análise baseada em modelagem de habitat revelou que houve muitas mudanças no sul e sudeste da Mata Atlântica e no norte do Cerrado (Costa et al., 2018). Além disso, estes autores encontraram que houve expansão de floresta úmida no oeste da Amazônia e no sul da Mata Atlântica durante o Último Máximo Glacial. Este resultado também foi confirmado em análise de isótopos de oxigênio de espeleotemas (formações rochosas do interior de cavernas) da Amazônia (Cheng et al., 2013).

O registro fóssil é uma das maneiras mais consistentes de documentar a mudança da biota no tempo e espaço. No entanto, evidências fósseis de plantas com flores em floresta tropicais úmidas são limitadas ou praticamente indisponíveis, devido muito provavelmente à dificuldade de fossilização neste bioma. Alternativamente, filogenias moleculares calibradas através dos fósseis existentes e envolvendo densa amostragem têm permitido reconstruir o tempo de divergência em diversos grupos de plantas de modo a melhor compreender a história biogeográfica da extraordinária diversidade de plantas em florestas tropicais não apenas em nível continental, mas também global (Antonelli et al., 2018; Ramírez-Barahona et al., 2020; Eiserhardt et al., 2017; Kissling et al., 2012; Koenen et al., 2015).

Neste contexto, a família das leguminosas (Leguminosae, alternativamente “Fabaceae”), umas das maiores e mais bem sucedidas ecologicamente entre as

angiospermas, especialmente em florestas úmidas neotropicais (Terborgh & Andresen, 1998), representam um excelente modelo para compreender o papel de processos históricos na diversificação e distribuição da biodiversidade de plantas na região. As leguminosas, bem como os demais grupos de organismos, podem ter recebido influência dos períodos de expansão florestal durante eventos de maior umidade, o que permitia uma conectividade entre as áreas florestadas e o intercâmbio de várias espécies entre a Amazônia e a Mata Atlântica (Auler et al., 2004). Apesar de vários trabalhos terem apresentado exemplos de disjunções nas florestas úmidas em plantas (Lohmann et al., 2013; Terra-Araujo et al., 2015; Machado et al., 2018), os dados nunca foram sistematizados da forma como já conhecemos para os padrões temporais das disjunções em diversos grupos de vertebrados (Batalha-Filho et al., 2013; Ledo & Colli, 2017; Fouquet et al., 2012).

Dessa forma, este estudo tem como objetivos identificar os diversos exemplos de disjunções em Leguminosae e estabelecer comparação com outros grupos de animais e plantas, além de testar se há diferença no tempo de divergência entre as síndromes de dispersão e entre três diferentes hábitos de vida das angiospermas. Para isso, usaremos filogenias moleculares datadas para compreender se os padrões impressos na história evolutiva foram dirigidos por processos históricos de vicariância das florestas ou por dispersão a longa distância.

## **MATERIAIS E MÉTODOS**

### **Revisão dos padrões de distribuição em Leguminosae**

Nós investigamos a distribuição das linhagens de Leguminosae a partir do banco de dados da Flora do Brasil 2020 (Flora do Brasil 2020 em construção), um banco de dados taxonomicamente verificado e atualizado através da colaboração de mais de 700 especialistas nas diferentes famílias de plantas (BFG, 2018). Filtramos por gêneros de Leguminosae com origem nativa do Brasil e ocorrência confirmada nos domínios fitogeográficos da Amazônia e Mata Atlântica para registrar e obter uma matriz dos gêneros com possíveis exemplos de disjunção AM-MA.

### **Levantamento de filogenias moleculares datadas**

Realizamos um amplo levantamento de filogenias moleculares datadas com boa amostragem e com ocorrência na Amazônia e Mata Atlântica em sites de pesquisa aberta (Google e Google Acadêmico) para a obtenção de material para o estudo. Selecionamos artigos publicados em periódicos científicos a partir das seguintes palavras-chave no idioma inglês: “dated phylogeny”, “Leguminosae phylogeny”, “atlantic forest disjunction”. E, assim, levantamos os pares de linhagens com disjunção para angiospermas, pteridófitas, anuros, aves, mamíferos e répteis.

Tendo o nome dos gêneros de Leguminosae com disjunção reconhecidos na etapa anterior, também buscamos por filogenias datadas ao combinar nas pesquisas o nome do gênero com “dated phylogeny”.

### **Registro dos exemplos de disjunção AM-MA**

A partir do material encontrado, buscamos pelas disjunções considerando apenas aquelas entre espécies e linhagens. Disjunções em nível de subespécie e populacional foram descartadas, uma vez que o foco deste trabalho é avaliar como os processos históricos (vicariância das florestas úmidas) ou de dispersão contribuíram para a diversificação de linhagens disjuntas. Avaliar a história biogeográfica em nível populacional ou de espécie requer uma ampla análise de estudos filogeográficos, o que não é o escopo deste trabalho. Assim, foram registrados o tempo de divergência de cada disjunção AM-MA a partir do último ancestral comum das linhagens (*crown clade*), o nível do grupo (se é uma disjunção entre espécies irmãs ou em um clado), o grupo biológico a qual pertencem estes organismos (angiosperma, pteridófita, anuro, ave, mamífero ou réptil) e o artigo em que foi encontrado tal exemplo de disjunção. Os intervalos de confiança das estimativas de tempo de divergência não estão disponíveis, então padronizamos os dados de datação somente pelo valor indicado do ancestral comum mais recente.

Em disjunções no grupo das angiospermas, procurou-se também registrar a forma de vida da planta (erva/arbusto, árvore ou liana/trepadeira) e a síndrome de dispersão das sementes (biótica ou abiótica). Identificamos os frutos de todas as espécies de angiospermas, sem rigor funcional, para classificá-las em dois modos de dispersão mutuamente exclusivos: espécies dispersas por vertebrados, identificadas pelo fruto carnoso; e espécies dispersas por meios abióticos, como aquelas que apresentam frutos secos e a própria unidade dispersora alada, seja ela as sementes ou parte do fruto contendo as sementes, como plantas com samarídeos ou criptosâmara.

### **Reconstrução biogeográfica**

A partir de uma filogenia molecular disponível em formato editável, realizamos a reconstrução de área ancestral do clado Vataireoid (Cardoso et al., 2013), baseada em uma região nuclear e seis plastidiais de 29 espécies dos gêneros *Luetzelburgia*, *Sweetia*, *Vatairea* e *Vataireopsis*. O pacote BioGeoBEARS (BioGeography with Bayesian Evolutionary Analysis in R Scripts; Matzke, 2014) foi implementado no R (R Core Team, 2015) com o modelo DEC. Foram definidas seis áreas geográficas na análise: Amazônia, Andes, Caatinga, Mata Atlântica, Cerrado e América Central. A distribuição das espécies foi codificada conforme presença e

ausência em cada uma das áreas baseado em registros de herbários e a análise foi implementada sem restrições usando o BEAST.

### **Análise dos dados**

Complementarmente, criamos um mapa da área de estudo no *software* livre QGIS (QGIS Development Team, 2020) contendo a distribuição de um exemplo de disjunção Amazônia-Mata Atlântica para ilustrar esse padrão biogeográfico. Para isso, utilizamos dados georreferenciados da América do Sul, a disposição de seus domínios fitogeográficos e das coordenadas dos espécimes de plantas leguminosas que apresentam disjunção AM-MA. Também foram confeccionados gráficos de boxplot no R (R Core Team, 2015) utilizando os pacotes ggplot2 (Wickham, 2016) e cowplot (Wilke, 2019) para representar visualmente todos os dados de disjunções dos grupos biológicos estudados e os dois diferentes tratamentos das angiospermas. Em linguagem R, também foram implementados os testes estatísticos de Tukey para cada ANOVA relacionada a todos os dados de disjunções e Teste t para os dados referentes à síndrome de dispersão das angiospermas.

## **RESULTADOS**

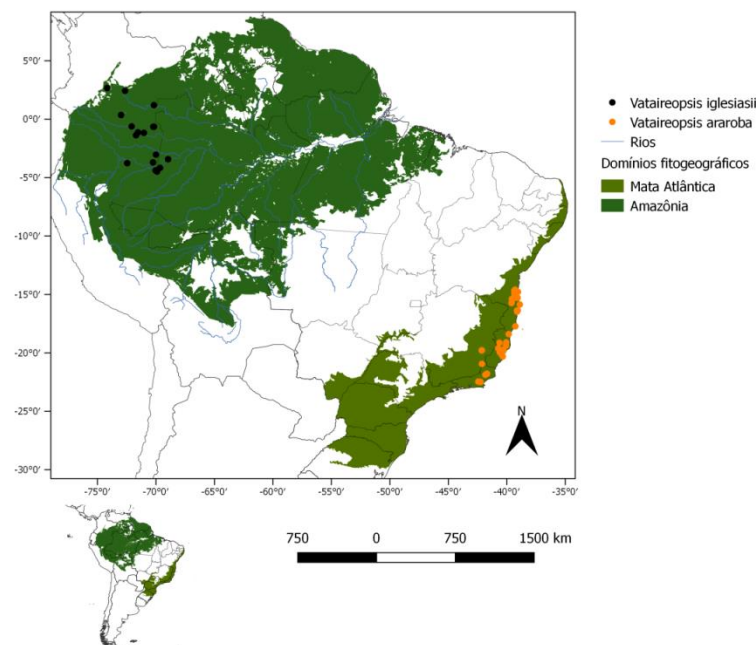
A busca por filogenias datadas resultou em 110 exemplos de disjunções AM-MA incluindo todos os táxons analisados em nível de clado e de espécie (ver Apêndice S1 na Informação Suplementar), sendo estes 46 de angiospermas, 38 exemplos em aves, três de samambaias, nove do grupo Squamata, nove de mamíferos e cinco de anuros. As divergências de angiospermas se apresentaram em um gradiente de datação com mediana em ca. 4 Ma.

A partir do teste de Tukey, podemos ver que existe diferença em relação ao tempo de diversificação das linhagens entre os grupos biológicos de anuros-angiospermas, répteis-angiospermas, anuros-aves, répteis-aves, mamífero-anuros e répteis-mamíferos (Apêndice S2 na Informação Suplementar).

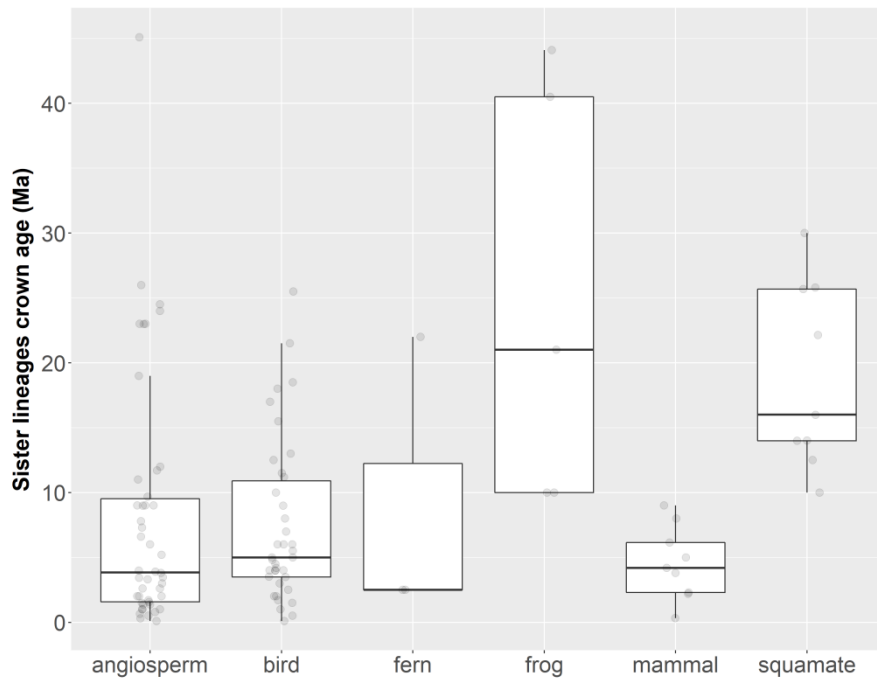
Ao todo, encontramos 62 gêneros de leguminosas de origem nativa e de ocorrência nos domínios fitogeográficos da Amazônia e Mata Atlântica. Apesar de reconhecermos pelo menos 23 exemplos de disjunções AM-MA apenas na família Leguminosae, apenas 16 puderam ser inclusos pelo fato dos demais não estarem ainda em filogenias moleculares datadas. A estimativa do tempo de divergência de Vataireoid (Figura suplementar S1 na Informação Suplementar) indica que espécies irmãs de *Vataireopsis* (representadas na Fig. 1) e um clado de *Vatairea* divergiram recentemente (ca. 0,65 e 3,47 Ma, respectivamente) e a reconstrução da área do

ancestral comum mais recente recuperou uma distribuição na Amazônia para ambos os casos.

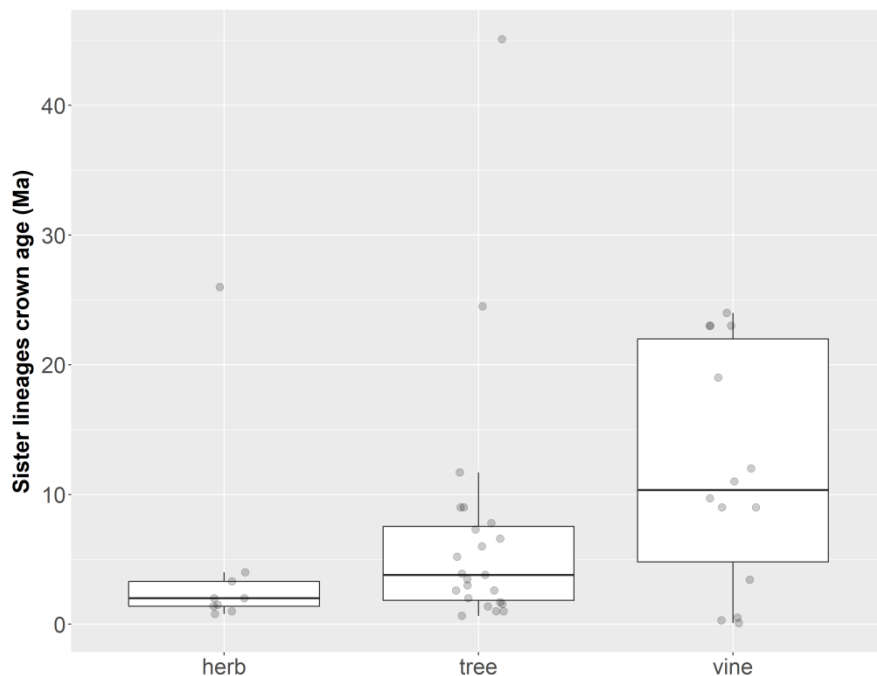
Embora o tamanho amostral seja bem menor em relação às angiospermas e aves, encontramos que as disjunções entre linhagens de anuros (ca. 21 Ma) e escamados (ca. 16 Ma) são mais antigas do que dos demais grupos de organismos estudados e apresentam maior variabilidade (Fig. 2). Em relação ao hábito de vida das angiospermas (Fig. 3), encontramos que não há diferença entre os tempos de divergência (Apêndice S3 na Informação Suplementar), e não há diferença significativa entre as médias do tempo de divergência em relação à dispersão biótica e abiótica para as angiospermas ( $t= 1.3696$ ,  $p\text{-valor}= 0.1782$ ) (Fig. 4).



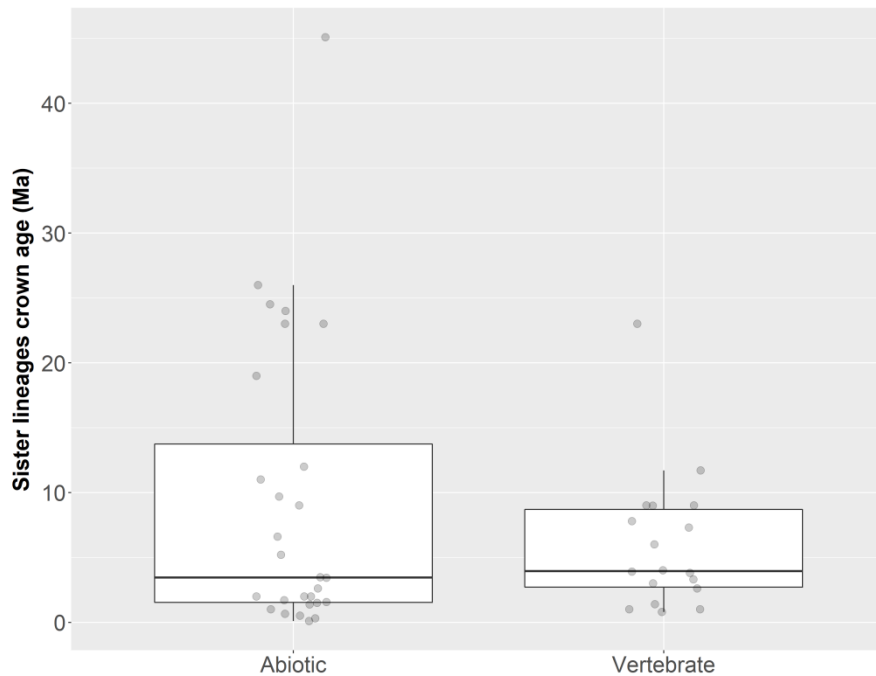
**Figura 1.** Mapa de distribuição de um exemplo de disjunção Amazônia - Mata Atlântica em nível de espécie de leguminosas, correspondente respectivamente às espécies *Vataireopsis iglesiasii* e *Vataireopsis araroba*.



**Figura 2.** Distribuição do tempo de divergência (em milhões de anos) entre linhagens irmãs de diferentes grupos de organismos (angiosperma, ave, pteridófito, anuro, mamífero e réptil) com distribuição disjunta Amazônia-Mata Atlântica.



**Figura 3.** Gráfico de boxplot do hábito de vida (erva/arbusto, árvore ou liana/trepadeira) dos exemplos de angiospermas com disjunção AM-MA e seu correspondente tempo de divergência (em milhões de anos).



**Figura 4.** Gráfico de boxplot da síndrome de dispersão das angiospermas que apresentam disjunção AM-MA (zoocórica ou abiótica) e o correspondente tempo de divergência (em milhões de anos).

## DISCUSSÃO

### Processos evolutivos e seus efeitos nas disjunções das angiospermas

O nosso trabalho mostrou que o processo de dispersão foi mais importante do que o de vicariância para as angiospermas. Existem diferenças em relação ao tempo de diversificação das linhagens entre grupos e a maioria é muito antiga, algumas com datação em torno de 10 e 24 Ma. Estas divergências tão antigas claramente não poderiam ser explicadas pela hipótese dos refúgios no Pleistoceno (Haffer, 1969), a qual há muito tem sido sugerida como a principal explanação para a origem das disjunções AM-MA. A mediana da frequência das disjunções das angiospermas é a cerca de 4 milhões de anos atrás, correspondente ao Plioceno do período Neógeno, também antes dos episódios de glaciação do Pleistoceno.

A fim de revelar uma compreensão mais completa sobre os processos que moldaram a distribuição dos diferentes grupos, será preciso um grande esforço para diminuir o déficit Darwiniano e Wallaceano existente, já conhecido para os trópicos (Whittaker et al., 2005; Bini et al., 2006; Diniz-Filho et al., 2013; Hortal et al., 2015). Por exemplo, encontramos 38 gêneros de leguminosas que se distribuem pelas florestas úmidas, mas que não foram incluídos neste estudo por terem baixa amostragem da diversidade, baixa resolução de parentesco ou porque nunca

estiveram em análises filogenéticas. Além desses, encontramos distribuição disjunta em outros sete gêneros dessa família, mas a falta reconstruções de área ancestral em filogenias datadas robustas não nos permite inferir os processos biogeográficos.

Em relação à reconstrução realizada para o clado Vataireoid, podemos inferir que as disjunções podem ter se dado por dispersão a longa distância para a Mata Atlântica a partir de um ancestral que vivia na Amazônia. Ou, alternativamente para a disjunção entre *Vataireopsis iglesiasii* e *Vataireopsis araroba*, pode ter sido por vicariância das florestas úmidas, pois há sobreposição do tempo de divergência com os eventos climáticos do Pleistoceno.

Encontramos que não há diferença temporal entre disjunções das plantas dispersas por animais e pelo vento, o que sugere que o modo de dispersão não funciona como uma variável determinante para o tempo de divergência. Quase metade dos exemplos de disjunção no grupo biológico delimitado pelas angiospermas é pertencente à família Leguminosae, foco deste trabalho. Assim, é possível que os resultados de síndrome de dispersão apresentem o viés do enfoque botânico apresentado aqui, pois o fruto típico dessa família é seco. Logo, as espécies estão classificadas como tendo dispersão abiótica. Isso resultou no maior número de exemplos de disjunção com essa síndrome, o que não era esperado, já que nas florestas neotropicais predominam a zoocoria (Howe & Smallwood, 1982).

Apesar da ausência de discrepância na datação dessas especiações, existe um maior número de disjunções antigas de angiospermas dispersadas pelo vento do que por zoocoria. Isso pode ter relação com o tamanho amostral, pois foram encontrados 28 exemplos de disjunção entre plantas com dispersão abiótica, enquanto 18 são dispersas por vertebrados. Além da influência do enfoque botânico e do viés de táxons faltantes, essa variação pode ser explicada pelo fato de que a dispersão abiótica não ocorre de forma direcional (Nathan et al., 2002; 2005). A manutenção do fluxo gênico alonga o tempo de anagênese, refletindo numa especiação mais tardia. Porém, devido à dispersão abiótica ter maior influência da estocasticidade, ela está relacionada a uma menor manutenção de fluxo gênico entre distribuições disjuntas.

A relação entre o tempo de divergência e o hábito de vida das angiospermas revelou um interessante padrão. Essas disjunções não possuem eventos com datação correlata conhecida, o que nos faz assumir a dispersão a longa distância como explicação. Dos 14 exemplos de disjunção AM-MA em lianas, sete foram na família Bignoniaceae. Membros desse grupo possuem a capacidade de ocupar ambientes úmidos e secos e o exemplo de disjunção em *Adenocalymma* ocorreu bem depois do estabelecimento de áreas secas. O sucesso na transposição de barreiras foi associado à maior tolerância de nicho e à variação na forma de



crescimento semelhante a arbustos (Lohmann et al., 2013), o que indica dispersão a longa distância.

### **Evidências de dispersão a longa distância**

Apesar de um estudo molecular já apontar que uma grande variedade de diversificações em linhagens de vertebrados das florestas tropicais úmidas pré-datam o Pleistoceno (Moritz et al., 2000), este é o primeiro trabalho a sistematizar dados referentes às angiospermas. Os nossos resultados revelaram que as origens do padrão de distribuição disjunta da biodiversidade nas florestas tropicais úmidas da Amazônia e Mata Atlântica não poderiam ser convenientemente explicados apenas por processos históricos de vicariância, a partir dos eventos de conexão e isolamento da Amazônia e Mata Atlântica nos últimos 2 Ma do Pleistoceno.

As evidências indicam que algumas especiações ocorreram durante o Paleógeno, enquanto havia conexão florestal AM-MA e podem ter sido do tipo peri ou parapátricas. Isso indica que a dispersão histórica a longa distância teve um papel fundamental para a existência do padrão atual de distribuição disjunta das plantas, podendo ter contribuído significativamente para criar a diversidade e endemismo extraordinários nestas florestas (Cardoso et al., 2017; Myers et al., 2000).

Também é notável a existência de disjunções que surgiram durante o Mioceno (ca. 23-5,6 Ma), quando houve expansão das plantas C4 de Cerrado, principalmente a partir de ca. 10 Ma atrás, e início da separação das florestas úmidas, mas com conexão na rota sul (Batalha-Filho et al., 2013). Nessa época de desconexão florestal, as especiações podem ser associadas à dispersão a longa distância biótica ou por geodispersão através da rota de conexão florestal.

Uma questão que ficou em aberto após os resultados de vertebrados e merece ser explorada em futuros estudos é se existe alguma assimetria nestas disjunções, no sentido de se as dispersões ocorreram com maior frequência partindo da Amazônia ou da Mata Atlântica. E, mesmo para alguns exemplos assumidos como sendo originados por vicariância, não sabemos em qual domínio fitogeográfico o ancestral se distribuía. Estudos como o de Antonelli et al. (2018) podem indicar o caminho a ser seguido, a fim de explorarmos melhor o intercâmbio de biota. Por isso também que não podemos assumir interação planta-animal para uma inferência determinística neste trabalho.

Existe uma tendência de caracterizar padrões similares como indicadores de eventos históricos. Aqui, levamos em consideração as diferentes aptidões e estratégias históricas dos organismos. Dessa forma, os exemplos de Squamata, como em *Enyalius*, mostram dispersões antigas para a Amazônia a partir de um ancestral da Mata Atlântica, podendo ter ocorrido pelo nordeste brasileiro e

indicando sua conservação filogenética de nicho em sombras de florestas (Rodrigues et al., 2014). Adicionalmente, devido aos raros casos de disjunção em pteridófitas, não foi possível estabelecer um processo dominante na sua diversificação.

### **Sinais do papel da vicariância na diversificação em florestas úmidas**

Além dessas disjunções, observamos também 23 eventos de diversificações recentes, no início do Quaternário (ca. 2 Ma-recente), que podem ter sofrido influência da formação total da diagonal seca do Brasil e de bacias hidrográficas ao longo da MA, flutuações climáticas seguidas da separação das florestas em períodos glaciais e expansão florestal durante os interglaciais, e especialização de polinizadores (Fiaschi & Pirani, 2009). Existem evidências de duas possíveis rotas de conexão durante esse intervalo (Batalha-Filho et al., 2013), nos quais espécies de plantas podem ter atuado como refúgio para demais táxons especializados durante as glaciações. Os fragmentos de floresta, agora isolados por vegetação aberta e xérica, podem ter promovido a interrupção ou redução do fluxo gênico entre algumas populações e levado a especiações alopátricas e ao surgimento de áreas de endemismo em diferentes táxons (Fiaschi & Pirani, 2009). Os relictos atuais de brejos de altitude dentro dos domínios do Cerrado e da Caatinga são sugeridos como evidência de que as florestas úmidas eram amplamente difundidas (Fiaschi & Pirani, 2009) e podem ter servido como refúgio para as espécies com intolerância a condições ambientais adversas. Assim, ao padrão de distribuição disjunta gerado durante essas épocas, atribui-se a vicariância das florestas úmidas do Brasil como o possível processo causador.

As barreiras para dispersão podem provocar diferentes efeitos a depender da área de distribuição ancestral, do nicho ecológico e da capacidade de dispersão intrínseca à espécie que está sendo analisada (Ronquist, 1997). Assim, a diferença nas médias do tempo de divergência entre táxons pode ser explicada pelas diferentes tolerâncias fisiológicas a condições ecológicas subótimas e xéricas das fitofisionomias que foram surgindo entre as florestas úmidas, somadas às diferentes capacidades de dispersão a longa distância inerentes aos traços funcionais dos táxons analisados. Além disso, os padrões biogeográficos gerados a partir da geodispersão e da vicariância geralmente envolvem vários grupos, enquanto a dispersão biológica ocorre independentemente e tem o protagonismo das espécies (Ho et al., 2015). Assim, não devemos ignorar totalmente a dispersão somente a partir da sobreposição temporal, mesmo em disjunções que datam do período de instabilidade climática. A vicariância é uma hipótese bastante parcimoniosa e plausível para muitos táxons, mas pode ter havido eventos de dispersão a longa distância até quando as florestas úmidas estavam retraídas. Isso vai depender se a

barreira foi efetiva para o grupo analisado, podendo trazer implicações para a definição de estratégias integrativas para conservação.

## **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Apesar das limitações de poucas filogenias moleculares datadas disponíveis para plantas neotropicais, foi possível fazer uma reavaliação dos processos que levaram à construção da biodiversidade extraordinária atual nos domínios da Amazônia e da Mata Atlântica ao longo do tempo evolutivo. A distribuição disjunta atual de muitos táxons está relacionada à dispersão biológica a longa distância, com base nas filogenias datadas analisadas. Com isso, temos um excelente exemplo da importância da dispersão e da ecologia nos padrões biogeográficos atuais, rejeitando a explicação usual de processos de vicariância envolvendo retração das florestas úmidas e surgimento da diagonal seca.

Ignorar a informação temporal em filogenias tem dificultado a exploração dos processos evolutivos ocultos nos padrões biogeográficos. Assim, há a constante demanda por maiores esforços para ampla reconstrução da história evolutiva de grupos adicionais. Dessa forma, os métodos utilizados neste estudo podem ser aplicados em outros grupos para fornecer mais evidências biogeográficas. Nossos dados reforçam também a necessidade de diminuir o déficit de conhecimento Darwiniano, de modo que então possamos compreender melhor os processos que moldaram a história biogeográfica de espécies em biomas megadiversos como as florestas tropicais úmidas.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradecemos primeiramente pelo apoio financeiro fornecido pelo CNPq e UFBA, a partir da concessão de bolsa de iniciação científica, e ao Toby Pennington, pelas sequências inéditas de *Andira*. Agradecemos também a todas as pessoas que contribuíram para este estudo ao disponibilizarem seus dados de pesquisa em bancos científicos abertos ao público.

## **REFERÊNCIAS**

ALFARO, J. W. L.; BOUBLI, J. P.; OLSON, L. E.; DI FIORE, A.; WILSON, B.; GUTIÉRREZ-ESPELETA, G. A.; ... & SCHWOCHOW, D. (2012). Explosive Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry

- between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of biogeography*, 39(2), 272-288.
- ANTONELLI, A.; ZIZKA, A.; CARVALHO, F. A.; SCHARN, R.; BACON, C. D.; SILVESTRO, D.; CONDAMINE, F. L. (2018). Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(23), 6034-6039.
- AULER, A. S.; WANG, X.; EDWARDS, R. L.; CHENG, H.; CRISTALLI, P. S.; SMART, P. L.; & RICHARDS, D. A. (2004). Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. *Journal of Quaternary Science*, 19(7), 693-701.
- BATALHA-FILHO, H.; FJELDSA, J., FABRE, P. H., & MIYAKI, C. Y. (2013). Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. *Journal of Ornithology*, 154(1), 41-50.
- BEHLING, H.; ARZ, H. W.; PATZOLD, J.; WEFER, G. (2000). Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Reviews*, 19(10), 981-994.
- BERV, J. S.; PRUM, R. O. (2014). A comprehensive multilocus phylogeny of the Neotropical cotingas (Cotingidae, Aves) with a comparative evolutionary analysis of breeding system and plumage dimorphism and a revised phylogenetic classification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 81, 120-136.
- BFG - THE BRAZIL FLORA GROUP. (2018). Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia*, 69(4), 1513-1527.
- BINI, L. M.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; RANGEL, T. F.; BASTOS, R. P.; PINTO, M. P. (2006). Challenging Wallacean and Linnean shortfalls: knowledge gradients and conservation planning in a biodiversity hotspot. *Diversity and distributions*, 12(5), 475-482.
- BRUNEAU, A.; MERCURE, M.; LEWIS, G. P.; HERENDEEN, P. S. (2008). Phylogenetic patterns and diversification in caesalpinoid legumes. *Botany* 86: 697 – 718.
- CAPURUCHO, J. M. G.; ASHLEY, M. V.; RIBAS, C. C.; BATES, J. M. (2018). Connecting Amazonian, Cerrado, and Atlantic forest histories: paraphyly, old divergences, and modern population dynamics in tyrant-manakins (Neopelma/Tyranneutes, Aves: Pipridae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 127, 696-705.
- CARDOSO, D.; DE QUEIROZ, L. P.; DE LIMA, H. C.; SUGANUMA, E.; VAN DEN BERG, C.; LAVIN, M. (2013). A molecular phylogeny of the vataireoid

- legumes underscores floral evolvability that is general to many early-branching papilionoid lineages. *American Journal of Botany*, 100(2), 403-421.
- CARDOSO, D.; SARKINEN, T.; ALEXANDER, S.; AMORIM, A. M.; BITTRICH, V. ... & GOLDENBERG, R. (2017). Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(40), 10695-10700.
- CHENG, H.; SINHA, A.; CRUZ, F. W.; WANG, X.; EDWARDS, R. L.; D'HORTA, F. M.; ... & AULER, A. S. (2013). Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nature communications*, 4, 1411.
- CHOMICKI, G.; WARD, P. S.; RENNER, S. S. (2015). Macroevolutionary assembly of ant/plant symbioses: Pseudomyrmex ants and their ant-housing plants in the Neotropics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1819), 20152200.
- COSTA, P. C.; LORENZ-LEMKE, A. P.; FURINI, P. R.; HONORIO CORONADO, E. N.; KJELLBERG, F.; PEREIRA, R. A. (2017). The phylogeography of two disjunct Neotropical *Ficus* (Moraceae) species reveals contrasted histories between the Amazon and the Atlantic Forests. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 185(2), 272-289.
- COSTA, L. P. (2003). The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, 30(1), 71-86.
- COSTA, G. C.; HAMPE, A.; LEDRU, M. P.; MARTINEZ, P. A., MAZZOCHINI, G. G.; SHEPARD, D. B.;... & CARNAVAL, A. C. (2018). Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 27(3), 285-297.
- DERRYBERRY, E. P.; CLARAMUNT, S.; DERRYBERRY, G.; CHESSER, R. T.; CRACRAFT, J.; ALEIXO, A.; ... & BRUMFIELD, R. T. (2011). Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the Neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae). *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 65(10), 2973-2986.
- DEVER, L.; FONTES, J. C.; RICHÉ, G. (1987). Isotopic approach to calcite dissolution and precipitation in soils under semi-arid conditions. *Chemical Geology: Isotope Geoscience section*, 66(3-4), 307-314.
- DINIZ-FILHO, J. A. F.; LOYOLA, R. D.; RAIÁ, P.; MOOERS, A. O.; BINI, L. M. (2013). Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(12), 689-695.
- EISERHARDT, W. L., COUVREUR, T. L., & BAKER, W. J. (2017). Plant phylogeny as a window on the evolution of hyperdiversity in the tropical rainforest biome. *New Phytologist*, 214(4), 1408-1422.

- FIASCHI, P.; PIRANI, J. R. (2009). Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of systematics and evolution*, 47(5), 477-496.
- FLORA DO BRASIL 2020 EM CONSTRUÇÃO. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >
- FOUQUET, A.; LOEBMANN, D.; CASTROVIEJO-FISHER, S.; PADIAL, J. M.; ORRICO, V. G.; LYRA, M. L.; ... & RODRIGUES, M. T. (2012). From Amazonia to the Atlantic forest: Molecular phylogeny of Phyzelaphryninae frogs reveals unexpected diversity and a striking biogeographic pattern emphasizing conservation challenges. *Molecular phylogenetics and evolution*, 65(2), 547-561.
- HAFFER, J. (1969). Speciation in Amazon rainforest birds. *Science*, 165, 131–37.
- HO, S. Y.; TONG, K. J.; FOSTER, C. S.; RITCHIE, A. M.; LO, N.; & CRISP, M. D. (2015). Biogeographic calibrations for the molecular clock. *Biology letters*, 11(9), 20150194.
- 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.
- HORTAL, J.; DE BELLO, F.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; LEWINSOHN, T. M.; LOBO, J. M.; LADLE, R. J. (2015). Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 523-549.
- HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 13(1), 201-228.
- IGANCI, J. R.; SOARES, M. V.; GUERRA, E.; MORIM, M. P. (2016). A preliminary molecular phylogeny of the Abarema alliance (Leguminosae) and implications for taxonomic rearrangement. *International Journal of Plant Sciences*, 177(1), 34-43.
- KISSLING, W. D.; EISERHARDT, W. L.; BAKER, W. J.; BORCHSENIUS, F.; COUVREUR, T. L.; BALSLEV, H.; SVENNING, J. C. (2012). Cenozoic imprints on the phylogenetic structure of palm species assemblages worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(19), 7379-7384.
- KOENEN, E. J.; CLARKSON, J. J.; PENNINGTON, T. D.; CHATROU, L. W. (2015). Recently evolved diversity and convergent radiations of rainforest mahoganies (Meliaceae) shed new light on the origins of rainforest hyperdiversity. *New Phytologist*, 207(2), 327-339.

- LOHMANN, L. G.; BELL, C. D.; CALIÓ, M. F.; WINKWORTH, R. C. (2013). Pattern and timing of biogeographical history in the Neotropical tribe Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(1), 154-170.
- MACHADO, A. F. P.; RØNSTED, N.; BRUUN-LUND, S.; PEREIRA, R. A. S.; DE QUEIROZ, L. P. (2018). Atlantic forests to the all Americas: biogeographical history and divergence times of Neotropical *Ficus* (Moraceae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 122, 46-58.
- MATZKE, N. J. (2014). Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Systematic biology*, 63(6), 951-970.
- MORITZ, C.; PATTON, J. L.; SCHNEIDER, C. J.; SMITH, T. B. (2000). Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual review of ecology and systematics*, 31(1), 533-563.
- MOURA, T. M.; LEWIS, G. P.; MANSANO, V. F.; TOZZI, A. M. (2018). A revision of the neotropical *Mucuna* species (Leguminosae—Papilionoideae). *Phytotaxa*, 337(1), 1-65.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A.; KENT, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, v. 403(6772), 853.
- NATHAN, R.; KATUL, G. G.; HORN, H. S.; THOMAS, S. M.; OREN, R.; AVISSAR, R.; ... & LEVIN, S. A. (2002). Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, 418(6896), 409-413.
- NATHAN, R.; SAPIR, N.; TRAKHTENBROT, A.; KATUL, G. G.; BOHRER, G.; OTTE, M.; ... & LEVIN, S. A. (2005). Long-distance biological transport processes through the air: can nature's complexity be unfolded in silico? *Diversity and Distributions*, 11(2), 131-137.
- O'DEA, A.; LESSIOS, H. A.; COATES, A. G.; EYTAN, R. I.; RESTREPO-MORENO, S. A.; CIONE, A. L.; ... & STALLARD, R. F. (2016). Formation of the Isthmus of Panama. *Science advances*, 2(8), e1600883.
- OLIVEIRA, P. E.; BARRETO, A. M. F.; SUGUIO, K. (1999). Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 152(3-4), 319-337.
- PELLEGRINO, K. C. M.; RODRIGUES, M. T.; HARRIS, D. J.; YONENAGA-YASSUDA, Y.; SITES JR., J. W. (2011). Molecular phylogeny, biogeography and insights into the origin of parthenogenesis in the Neotropical genus *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae): Ancient links between the Atlantic Forest and Amazonia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61, 446-459.

- 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.
- PICHARDO-MARCANO, F. J.; NIETO-BLÁZQUEZ, M. E.; MACDONALD, A. N.; GALEANO, G.; RONCAL, J. (2019). Phylogeny, historical biogeography and diversification rates in an economically important group of Neotropical palms: Tribe Euterpeae. *Molecular phylogenetics and evolution*, 133, 67-81.
- QGIS DEVELOPMENT TEAM (2020). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <<http://qgis.osgeo.org>>
- R CORE TEAM (2015). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.r-project.org/>>.
- RAMÍREZ-BARAHONA, S., SAUQUET, H., & MAGALLÓN, S. (2020). The delayed and geographically heterogeneous diversification of flowering plant families. *Nature Ecology & Evolution*, 4(9), 1232-1238.
- RODRIGUES, M. T.; BERTOLOTTO, C. E. V.; AMARO, R. C.; YONENAGA-YASSUDA, Y.; FREIRE, E. M. X.; PELLEGRINO, K. C. M. (2014). Molecular phylogeny, species limits, and biogeography of the Brazilian endemic lizard genus *Enyalius* (Squamata: Leiosauridae): An example of the historical relationship between Atlantic Forests and Amazonia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 81, 137-146.
- RONQUIST, F. (1997). Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46(1), 195-203.
- SASLIS-LAGOUDAKIS, C.; CHASE, M. W.; ROBINSON, D. N.; RUSSELL, S. J.; KLITGAARD, B. B. (2008). Phylogenetics of neotropical *Platymiscium* (Leguminosae: Dalbergieae): systematics, divergence times, and biogeography inferred from nuclear ribosomal and plastid DNA sequence data. *American Journal of Botany*, 95(10), 1270-1286.
- SCHLEY, R. J.; DE LA ESTRELLA, M.; PÉREZ-ESCOBAR, O. A.; BRUNEAU, A.; BARRACLOUGH, T.; FOREST, F.; KLITGÅRD, B. (2018). Is Amazonia a 'museum' for Neotropical trees? The evolution of the *Brownea* clade (Detarioideae, Leguminosae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 126, 279-292.
- SNAK, C.; VATANPARAST, M.; SILVA, C.; LEWIS, G. P.; LAVIN, M.; KAJITA, T.; DE QUEIROZ, L. P. (2016). A dated phylogeny of the papilionoid legume genus *Canavalia* reveals recent diversification by a pantropical liana lineage. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 98, 133-146.
- SILVA, M. J.; DE QUEIROZ, L. P.; TOZZI, A. M. G. D. A.; LEWIS, G. P.; DE SOUSA, A. P. (2012). Phylogeny and biogeography of *Lonchocarpus sensu lato* and its



- allies in the tribe Millettieae (Leguminosae, Papilionoideae). *Taxon*, 61(1), 93-108.
- SIMON, M. F.; GREYER, 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.
- TERRA-ARAUJO, M. H.; DE FARIA, A. D.; VICENTINI, A.; NYLINDER, S.; SWENSON, U. (2015). Species tree phylogeny and biogeography of the Neotropical genus *Pradosia* (Sapotaceae, Chrysophylloideae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 87, 1-13.
- TERBORGH, J.; ANDRESEN, E. (1998). The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *Journal of Tropical Ecology*, 14(5), 645-664.
- TIFFNEY, B. H. (1984). Seed size, dispersal syndromes, and the rise of the angiosperms: evidence and hypothesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71(2), 551-576.
- WANG, X.; AULER, A. S.; EDWARDS, R. L.; CHENG, H.; CRISTALLI, P. S.; SMART, P. L.;... & SHEN, C. C. (2004). Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. *Nature*, 432(7018), 740.
- WICKHAM, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- WILKE, C. O. (2019). *cowplot: Streamlined Plot Theme and Plot Annotations for 'ggplot2'*. R package version 0.9.4.
- WHITTAKER, R. J.; ARAÚJO, M. B.; JEPSON, P.; LADLE, R. J.; WATSON, J. E.; WILLIS, K. J. (2005). Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and distributions*, 11(1), 3-23.

## Informação suplementar

### Legenda da Figura Suplementar:

**Figura suplementar S1:** Reconstrução de área ancestral do clado Vataireoid. O código das áreas impresso nos ramos terminais da filogenia representam a distribuição atual das espécies, enquanto o que está nos nós indicam a área de distribuição ancestral mais provável inferida pelo modelo de Dispersão-Extinção-Cladogênese no BioGeoBEARS. Abreviação das regiões: A= Amazônia, B= Andes, C= Caatinga, D= Mata Atlântica, E= Cerrado e F= América Central.

### Apêndice S1: Disjunções AM-MA identificadas a partir de filogenias moleculares datadas publicadas em revistas científicas.

Sister lineages	Crown age	Level	Biological group	Habit	Dispersal mode	Reference phylogeny
MRCA <i>Dinizia jueirana-facao</i> / <i>Dinizia excelsa</i>	45.1	species	angiosperm	tree	abiotic	Bruneau et al. (2008)
MRCA <i>Arapatiella psilophylla</i> / <i>Jacqueshuberia brevipes</i>	45	clade	angiosperm	tree	abiotic	Bruneau et al. (2008)
MRCA <i>Dendrophryniscus</i> / <i>Amazophrynella</i>	44.1	clade	frog	NA	NA	Fouquet et al. (2012)
MRCA <i>Phyzelaphryne miriamae</i> / <i>Adelophryne pachydactyla</i>	40.5	clade	frog	NA	NA	Fouquet et al. (2012)
MRCA <i>Tropidodryas striaticeps</i> / <i>Hydrodynastes bicinctus</i>	30	clade	squamate	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Aosa rupestris</i> / <i>Caiophora coronata</i>	26	clade	angiosperm	herb	abiotic	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Adelophryne gutturosa</i> / <i>Adelophryne pachydactyla</i>	25.8	clade	squamate	NA	NA	Fouquet et al. (2012)
MRCA <i>Enyalius bibronii</i> / <i>Enyalius leechii</i>	25.69	clade	squamate	NA	NA	Rodrigues et al. (2014)
MRCA <i>Piprites pileata</i> / <i>Piprites chloris</i>	25.5	species	bird	NA	NA	Batalha-Filho et al. (2013)
MRCA <i>Tachigali densiflora</i> / <i>Tachigali peruviana</i>	24.5	clade	angiosperm	tree	abiotic	Chomicki et al. (2015)
MRCA <i>Adenocalymma salmoneum</i> / <i>Adenocalymma bracteosum</i>	24	clade	angiosperm	vine	abiotic	Lohmann et al. (2013)
MRCA <i>Amphilophium bauhinioides</i> / <i>Amphilophium aschersonii</i>	23	clade	angiosperm	vine	abiotic	Lohmann et al. (2013)
MRCA <i>Amphilophium frutescens</i> / <i>Amphilophium granulosum</i>	23	species	angiosperm	vine	abiotic	Lohmann et al. (2013)
MRCA <i>Nematanthus</i> & <i>Codonanthe s.s</i> / <i>Codonanthe</i>	23	clade	angiosperm	vine	fauna	Perret et al. (2013)

<i>macradenia</i>						
MRCA <i>Leposoma guianense</i> / <i>Leposoma scincoides</i>	22.15	clade	squamate	NA	NA	Pellegrino et al. (2011)
MRCA <i>Microgramma vacciniifolia</i> / <i>Microgramma lycopodioides</i>	22	clade	fern	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Psilorhamphus guttatus</i> / <i>Liosceles thoracicus</i>	21.5	clade	bird	NA	NA	Batalha-Filho et al. (2013)
MRCA <i>Aparasphenodon brunoi</i> / <i>Argenteohyla siemersi</i>	21	clade	frog	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Mansoa verrucifera</i> / <i>Mansoa difficilis</i>	19	clade	angiosperm	vine	abiotic	Lohmann et al. (2013)
MRCA <i>Neopelma chrysolophum</i> / <i>Neopelma chrysocephalum</i>	18.5	clade	bird	NA	NA	Capurucho et al. (2018)
MRCA <i>Dendrocincla turdina</i> / <i>Dendrocincla fuliginosa</i>	18	clade	bird	NA	NA	Batalha-Filho et al. (2013)
MRCA <i>Pachyramphus validus</i> / <i>Xenopsaris albinucha</i>	17	clade	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Micrurus dissoleucus</i> / <i>Micrurus frontalis</i>	16	clade	squamate	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Liosceles thoracicus</i> / <i>Psilorhamphus guttatus</i>	15.5	species	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Dipsas pratti</i> / <i>Sibynomorphus ventrimaculatus</i>	14	clade	squamate	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Atractus badius</i> / <i>Atractus reticulatus</i>	14	clade	squamate	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Frederickena viridis</i> / <i>Mackenziaena leachii</i>	13	clade	bird	NA	NA	Batalha-Filho et al. (2013)
MRCA <i>Chironius bicarinatus</i> / <i>Chironius multiventris</i>	12.5	clade	squamate	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Campylorhamphus trochilrostris</i> / <i>Campylorhamphus falcularius</i>	12.5	clade	bird	NA	NA	Batalha-Filho et al. (2013)
MRCA <i>Fridericia trailii</i> / <i>Fridericia subincana</i>	12	clade	angiosperm	vine	abiotic	Lohmann et al. (2013)
MRCA <i>Pradosia kuhlmannii</i> / <i>Pradosia cochlearia</i>	11.7	clade	angiosperm	tree	fauna	Terra-Araujo et al. (2015)
MRCA <i>Frederickena viridis</i> / <i>Mackenziaena leachii</i>	11.5	clade	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Corythopsis delalandi</i> / <i>Corythopsis torquatus</i>	11.2	species	bird	NA	NA	Batalha-Filho et al. (2013)
MRCA <i>Lundia corymbifera</i> / <i>Lundia densiflora</i>	11	clade	angiosperm	vine	abiotic	Lohmann et al. (2013)
MRCA <i>Trachycephalus imitatrix</i> / <i>Trachycephalus resinifictrix</i>	10	clade	frog	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Trachycephalus mesophaeus</i> / <i>Trachycephalus coriaceus</i>	10	species	frog	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Chironius grandisquamis</i> / <i>Chironius laevicollis</i>	10	species	squamate	NA	NA	Antonelli et al. (2018)

MRCA <i>Cercomacra brasiliana</i> / <i>Cercomacra cinerascens</i>	10	species	bird	NA	NA	Batalha-Filho et al. (2013)
MRCA <i>Guilandina bonduc</i> / <i>Guilandina major</i>	9.7	clade	angiosperm	vine	abiotic	Gagnon et al. (2018)
MRCA <i>Bactris ferruginea</i> / <i>Bactris simplicifrons</i>	9	clade	angiosperm	tree	fauna	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Passiflora caerulea</i> / <i>Passiflora coccinea</i>	9	clade	angiosperm	vine	fauna	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Saltator maxillosus</i> / <i>Saltator atricollis</i>	9	clade	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Blarinomys breviceps</i> / <i>Oecomys roberti</i>	9	clade	mammal	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Tynanthus polyanthus</i> / <i>Tynanthus elegans</i>	9	clade	angiosperm	vine	abiotic	Lohmann et al. (2013)
MRCA <i>Ficus carautana</i> / <i>Ficus bahiensis</i>	9	clade	angiosperm	tree	fauna	Machado et al. (2018)
MRCA <i>Myrmeciza squamosa</i> / <i>Myrmeciza ferruginea</i>	8	clade	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Marmosops paulensis</i> / <i>Marmosops impavidus</i>	8	species	mammal	NA	NA	Costa (2003)
MRCA <i>Pseudoxandra bahiensis</i> / <i>Pseudoxandra lucida</i>	7.8	clade	angiosperm	tree	fauna	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Ficus insipida</i> / <i>Ficus adhatodifolia</i>	7.3	species	angiosperm	tree	fauna	Costa et al. (2017)
MRCA <i>Corapipo gutturalis</i> / <i>Ilicura militaris</i>	7	clade	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Platymiscium trinitatis</i> / <i>Platymiscium floribundum</i>	6.6	clade	angiosperm	tree	abiotic	Saslis-Lagoudakis et al. (2008)
MRCA <i>Cebus</i> / <i>Sapajus</i>	6.15	clade	mammal	NA	NA	Alfaro et al. (2012)
MRCA <i>Schefflera angustissima</i> / <i>Schefflera decaphylla</i>	6	clade	angiosperm	tree	fauna	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Stephanoxis lalandi</i> / <i>Anthocephala floriceps</i>	6	species	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Attila rufus</i> / <i>Attila bolivianus</i>	6	species	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Anabazenobs fuscus</i> / <i>Anabazenobs dorsalis</i>	6	species	bird	NA	NA	Derryberry et al. (2011)
MRCA <i>Schiffornis turdina</i> / <i>Schiffornis virescens</i>	5.5	species	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Zeyheria tuberculosa</i> / <i>Godmania aesculifolia</i>	5.2	clade	angiosperm	tree	abiotic	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Hylocryptus rectirostris</i> / <i>Clibanornis dendrocolaptoides</i>	5	clade	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Xiphorhynchus fuscus</i> / <i>Xiphorhynchus ocellatus</i>	5	clade	bird	NA	NA	Derryberry et al. (2011)
MRCA <i>Philander frenatus</i> / <i>Philander andersoni</i>	5	clade	mammal	NA	NA	Costa (2003)
MRCA <i>Mionectes rufiventris</i> / <i>Mionectes macconnelli</i>	4.8	clade	bird	NA	NA	Batalha-Filho et al. (2013)
MRCA <i>Philydor erythrocerum</i> / <i>Philydor atricapillus</i>	4.5	clade	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)

MRCA <i>Chiroxiphia caudata</i> / <i>Chiroxiphia boliviana</i>	4.2	species	bird	NA	NA	Batalha-Filho et al. (2013)
MRCA <i>Oryzomys russatus</i> / <i>Oryzomys macconnelli</i>	4.2	species	mammal	NA	NA	Costa et al. (2003)
MRCA <i>Dendrocolaptes platyrostris</i> / <i>Dendrocolaptes picumnus</i>	4	species	bird	NA	NA	Batalha-Filho et al. (2013)
MRCA <i>Ramphodon naevius</i> / <i>Glaucis hirsutus</i>	4	species	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Tangara seledon</i> / <i>Tangara lavinia</i>	4	clade	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Brotogeris chiriri</i> / <i>Brotogeris tirica</i>	4	clade	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Canavalia reflexiflora</i> / <i>Canavalia eurycarpa</i>	4	clade	angiosperm	herb	fauna	Snak et al. (2016)
MRCA <i>Pradosia lactescens</i> / <i>Pradosia granulosa</i>	3.9	clade	angiosperm	tree	fauna	Terra-Araujo et al. (2015)
MRCA <i>Pouteria gardneriana</i> / <i>Pouteria torta</i>	3.8	clade	angiosperm	tree	fauna	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Oligoryzomys elurus</i> / <i>Oligoryzomys andinus</i>	3.8	clade	mammal	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Campylorhamphus falcularius</i> / <i>Campylorhamphus procurvoides</i>	3.5	clade	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Iodopleura fusca</i> / <i>Iodopleura pipra</i>	3.5	species	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Vatairea heteroptera</i> / <i>Vatairea morii</i>	3.47	clade	angiosperm	tree	abiotic	Cardoso et al. (2013)
MRCA <i>Mucuna japira</i> / <i>Mucuna rostrata</i>	3.42	clade	angiosperm	vine	abiotic	Moura et al. (2016)
MRCA <i>Aechmea drakeana</i> / <i>Neoregelia laevis</i>	3.3	clade	angiosperm	herb	fauna	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Andira surinamensis</i> / <i>Andira fraxinifolia</i>	3	clade	angiosperm	tree	fauna	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Cyanocorax cayanus</i> / <i>Cyanocorax cyanopogon</i>	3	clade	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Pradosia granulosa</i> / <i>Pradosia verrucosa</i>	2.6	clade	angiosperm	tree	fauna	Terra-Araujo et al. (2015)
MRCA <i>Platycyamus ulei</i> / <i>Platycyamus regnellii</i>	2.6	species	angiosperm	tree	abiotic	Moura et al. (2015)
MRCA <i>Automolus rufipileatus</i> / <i>Cichlocolaptes leucophrus</i>	2.5	clade	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Akodon orophilus</i> / <i>Akodon montensis</i>	2.5	clade	fern	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Akodon sanctipaulensis</i> / <i>Akodon torques</i>	2.5	species	fern	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Rhipidomys leucodactylus</i> / <i>Rhipidomys sp. nov.</i>	2.3	species	mammal	NA	NA	Costa et al. (2003)
MRCA <i>Rhipidomys gardneri</i> / <i>Rhipidomys mastacalis</i>	2.2	clade	mammal	NA	NA	Costa et al. (2003)
MRCA <i>Petunia axillaris</i> / <i>Petunia mantiqueirensis</i>	2	species	angiosperm	herb	abiotic	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Dryadella edwallii</i> / <i>Platystele misera</i>	2	clade	angiosperm	herb	abiotic	Antonelli et al. (2018)

MRCA <i>Goldmania violiceps</i> / <i>Leucochloris albicollis</i>	2	species	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Lepidocolaptes squamatus</i> / <i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	2	clade	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Macrobium latifolium</i> / <i>Macrobium arenarium</i>	2	clade	angiosperm	tree	abiotic	Schley et al. (2018)
MRCA <i>Automolus leucophthalmus</i> / <i>Automolus infuscatus</i>	1.7	species	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Leptolobium tenuifolium</i> / <i>Leptolobium nitens</i>	1.7	clade	angiosperm	tree	abiotic	Cardoso et al. (2017)
MRCA <i>Deguelia spruceana</i> / <i>Deguelia hatschbachii</i>	1.55	species	angiosperm	tree	abiotic	Silva et al. (2012)
MRCA <i>Christensonella nardoide</i> / <i>Christensonella acicular</i>	1.5	clade	angiosperm	herb	abiotic	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Philydor erythropterum</i> / <i>Philydor lichtensteini</i>	1.5	species	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Euterpe edulis</i> / <i>Euterpe precatoria</i>	1.38	species	angiosperm	herb	fauna	Pichardo-Marcano et al. (2019)
MRCA <i>Diploptropis ferruginea</i> / <i>Diploptropis triloba</i>	1.37	clade	angiosperm	tree	abiotic	Cardoso et al. (2017)
MRCA <i>Duguetia bahiensis</i> / <i>Duguetia cauliflora</i>	1	species	angiosperm	tree	fauna	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Veniliornis dignus</i> / <i>Veniliornis maculifrons</i>	1	species	bird	NA	NA	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Canavalia albiflora</i> / <i>Canavalia picta</i>	1	clade	angiosperm	herb	fauna	Snak et al. (2016)
MRCA <i>Hymenolobium flavum</i> / <i>Hymenolobium alagoanum</i>	1	clade	angiosperm	tree	abiotic	Simon et al. (2009)
MRCA <i>Lymania corallina</i> / <i>Araeococcus goeldianus</i>	0.8	clade	angiosperm	herb	fauna	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Vataireopsis iglesiasii</i> / <i>Vataireopsis araroba</i>	0.65	species	angiosperm	tree	abiotic	Cardoso et al. (2013)
MRCA <i>Forsteronia acouci</i> / <i>Forsteronia refracta</i>	0.5	clade	angiosperm	vine	abiotic	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Cotinga cotinga</i> / <i>Cotinga maculata</i>	0.5	species	bird	NA	NA	Berv & Prum (2014)
MRCA <i>Sapajus nigritus</i> / <i>Sapajus macrocephalus</i>	0.33	clade	mammal	NA	NA	Alfaro et al. (2012)
MRCA <i>Mandevilla callista</i> / <i>Mandevilla funiformis</i>	0.3	clade	angiosperm	vine	abiotic	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Mandevilla boliviensis</i> / <i>Mandevilla sellowii</i>	0.1	clade	angiosperm	vine	abiotic	Antonelli et al. (2018)
MRCA <i>Xipholena lamellipennis</i> / <i>Xipholena atropurpurea</i>	0.1	species	bird	NA	NA	Berv & Prum (2014)

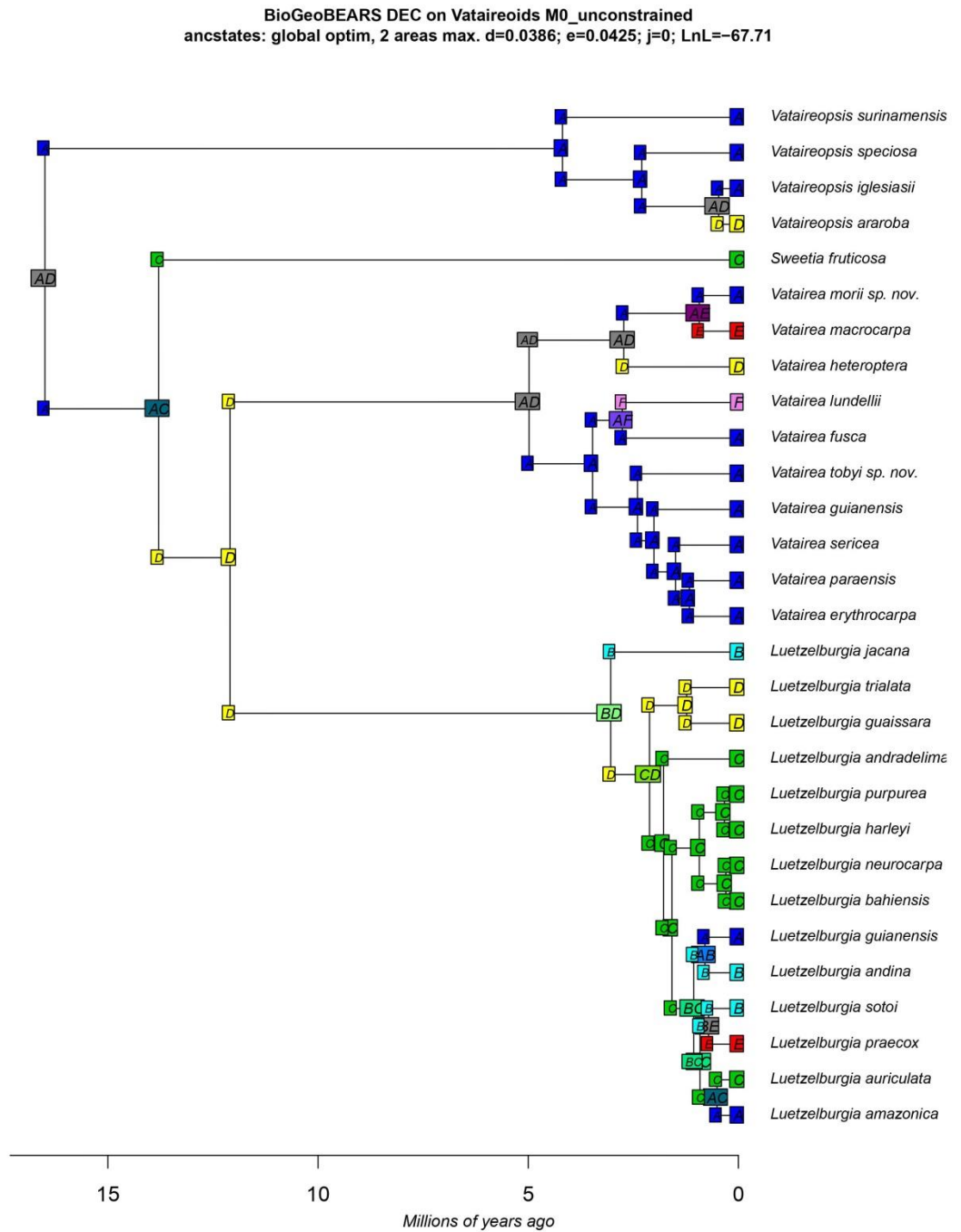
**Apêndice S2:** Teste de Tukey para os exemplos de disjunções em relação a todos os grupos biológicos.

Tukey multiple comparisons of means				
95% family-wise confidence level				
	diff	lwr	upr	p adj
bird-angiosperm	-0.6057895	-5.929740	4.718161	0.9994639
fern-angiosperm	0.9600000	-13.511834	15.431834	0.9999624
frog-angiosperm	17.0800000	5.643681	28.516319	0.0004717
mammal-angiosperm	-3.4866667	-12.338766	5.365432	0.8618836
squamate-angiosperm	10.8644444	2.012346	19.716543	0.0071390
fern-bird	1.5657895	-12.999012	16.130591	0.9995936
frog-bird	17.6857895	6.132052	29.239527	0.0003124
mammal-bird	-2.8808772	-11.884161	6.122407	0.9381274
squamate-bird	11.4702339	2.466950	20.473518	0.0045737
frog-fern	16.1200000	-1.616358	33.856358	0.0971296
mammal-fern	-4.4466667	-20.637672	11.744339	0.9673719
squamate-fern	9.9044444	-6.286561	26.095450	0.4855220
mammal-frog	-20.5666667	-34.113034	-7.020300	0.0003590
squamate-frog	-6.2155556	-19.761923	7.330812	0.7664680
squamate-mammal	14.3511111	2.902341	25.799881	0.0055713

**Apêndice S3:** Teste de Tukey para os exemplos de disjunções de angiospermas em relação ao hábito de vida.

Tukey multiple comparisons of means				
95% family-wise confidence level				
	diff	lwr	upr	p adj
tree-herb	2.328599	-6.515575	11.17277	0.7994448
vine-herb	7.265556	-2.344948	16.87606	0.1703867
vine-tree	4.936957	-2.688053	12.56197	0.2687072

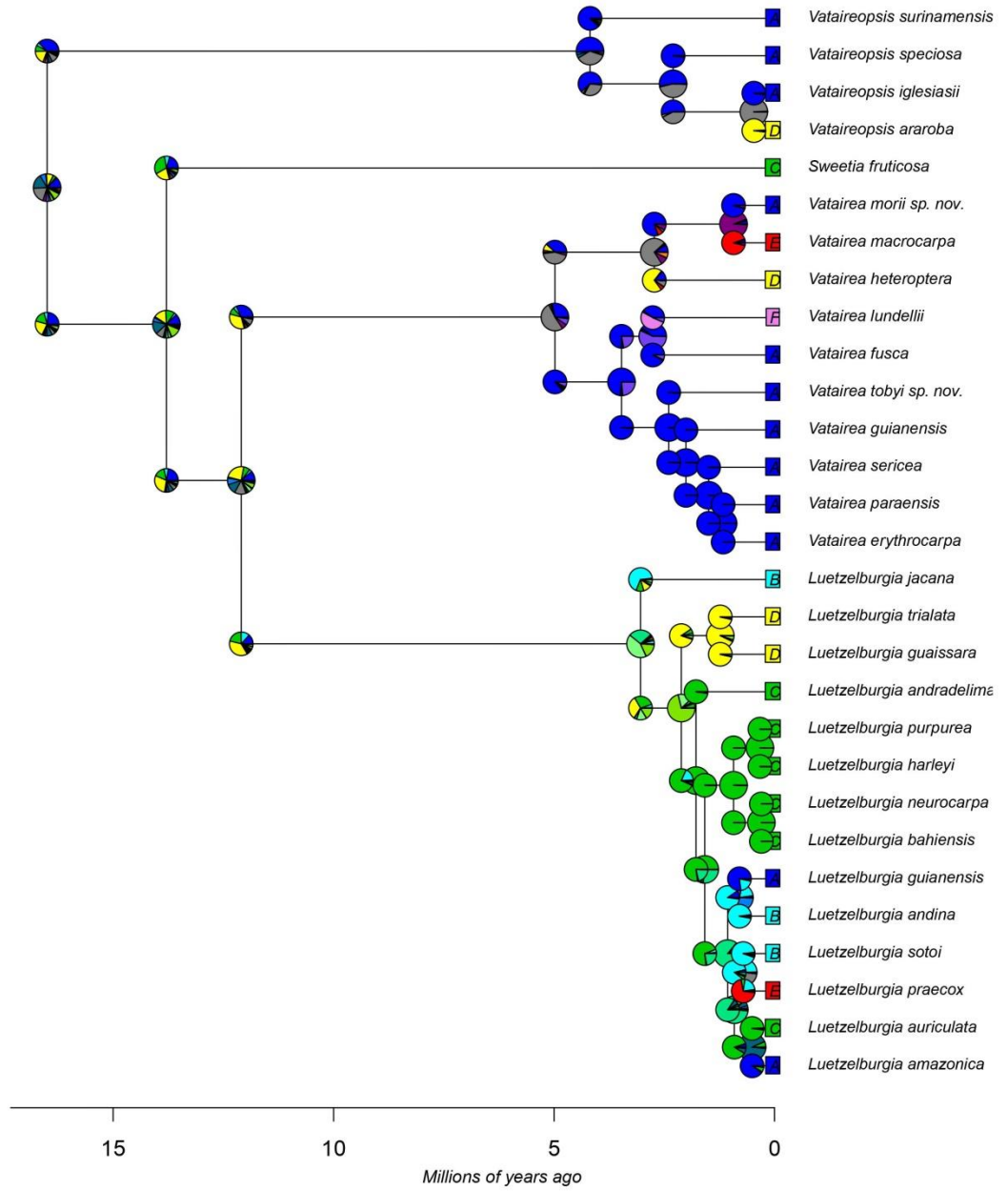
## Figura suplementar S1: Reconstrução de Vataireoid





## Figura suplementar S1: Reconstrução de Vataireoid

BioGeoBEARS DEC on Vataireoids M0\_unconstrained  
 ancstates: global optim, 2 areas max. d=0.0386; e=0.0425; j=0; LnL=-67.71



#### 4. CONCLUSÕES GERAIS

Uma vez que as espécies da família Leguminosae apresentam elevados níveis de diversidade e são um dos grupos mais abundantes em florestas úmidas neotropicais, estas angiospermas são interessantes modelos para estudar os padrões da biodiversidade nessas áreas. Aqui, mostramos a relevância do papel da dispersão, geralmente ignorada em detrimento de uma explicação vicariante, atribuída em todos os trabalhos em que há sobreposição temporal das diversificações com o Pleistoceno. Assim, nossos resultados revelaram a necessidade de mudar este cenário no meio científico.

Estudar grupos biológicos tão distintos nos demonstrou que explorar a ocorrência de eventos que levam à diversificação é desafiador, embora um tema central da Biogeografia. Perto de solucionar um problema apontado, este trabalho poderá também levantar novos questionamentos, como qual a direção das dispersões entre os domínios de florestas úmidas.

#### 5. REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, E. A. B.; SANTOS, C. M. Lógica da Biogeografia de vicariância, 1, 53-62. *In*: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**. São Paulo: Rocca, 2011.
- AVISE, J. C.; ARNOLD, J.; BALL, R. M.; BERMINGHAM, E.; LAMB, T.; NEIGEL, J. E.; REEB, C. A.; SAUNDERS, N. C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, n. 1, p. 489-522, 1987.
- BACON, C. D.; SILVESTRO, D.; JARAMILLO, C.; SMITH, B. T.; CHAKRABARTY, P.; ANTONELLI, A. Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 19, p. 6110-6115, 2015.
- BATALHA-FILHO, H.; FJELDSA, J., FABRE, P. H., & MIYAKI, C. Y. Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. **Journal of Ornithology**, v. 154, n. 1, p. 41-50, 2013.
- BFG - The Brazil Flora Group. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, v. 66, n. 4, p. 1085-1113, 2015.
- BONAN, G. B.; LEVIS, S.; KERGOAT, L.; OLESON, K. W. Landscapes as patches of plant functional types: An integrating concept for climate and ecosystem models. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 16, n. 2, p. 5-1, 2002.

- CARDOSO, D.; SÄRKINEN, T.; ALEXANDER, S.; AMORIM, A. M.; BITTRICH, V.; CELIS, M.; ... & FORZZA, R. F. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 114, n. 40, p. 10695-10700, 2017.
- COSTA, L. P. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography**, v. 30, n. 1, p. 71-86, 2003.
- CRACRAFT, J.; PRUM, R. O. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical birds. **Evolution**, v. 42, n. 3, p. 603-620, 1988.
- CRACRAFT, J. Species diversity, biogeography, and the evolution of biotas. **American Zoologist**, v. 34, n. 1, p. 33-47, 1994.
- CRISCI, Jorge V. The voice of historical biogeography. **Journal of Biogeography**, v. 28, n. 2, p. 157-168, 2001.
- DARWIN, C. R. **On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life**. London: John Murray, 1859.
- DE MIRANDA, G. S.; DIAS, P. H. S. Biogeografia de vicariância: histórico e perspectivas da disciplina que lançou um novo olhar sobre a diversidade na Terra. **Filosofia e historia da biologia**, v. 7, n. 2, p. 215-240, 2012.
- DE QUEIROZ, L. P.; PASTORE, J. F. B.; CARDOSO, D.; SNAK, C.; LIMA, A. L. D. C.; GAGNON, E.; ... & EGAN, A. N. A multilocus phylogenetic analysis reveals the monophyly of a recircumscribed papilionoid legume tribe Diocleae with well-supported generic relationships. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 90, p. 1-19, 2015.
- DONOGHUE, M. J.; MOORE, B. R. Toward an integrative historical biogeography. **Integrative and Comparative Biology**, v. 43, n. 2, p. 261-270, 2003.
- FUNK, V. A. Collections-based science in the 21st century. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 56, n. 3, p. 175-193, 2018.
- HAFFER, J. Speciation in Amazon rainforest birds. **Science**, v. 165, p. 131-37, 1969.
- \_\_\_\_\_. Ciclos de tempo e indicadores de tempos na história da Amazônia. **Estudos Avançados**, v. 6, n. 15, p. 7-39, 1992.
- HIGGINS, S. I.; BUITENWERF, R.; MONCRIEFF, G. R. Defining functional biomes and monitoring their change globally. **Global Change Biology**, v. 22, n. 11, p. 3583-3593, 2016.

- HILL, J. L.; HILL, R. A. Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. **Progress in Physical Geography**, v. 25, n. 3, p. 326–354, 2001.
- HO, S. Y. W.; TONG, K. J.; FOSTER, C. S.; RITCHIE, A. M.; LO, N.; CRISP, M. D. Biogeographic calibrations for the molecular clock. **Biology Letters**, v. 11, p. 20150194, 2015.
- HOORN, C., WESSELINGH, F. P., TER STEEGE, H., BERMUDEZ, M. A., MORA, A., SEVINK, J., ... & ANTONELLI, A. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. **Science**, v. 330, n. 6006, p. 927-931, 2010.
- HUTCHINSON, G. E. Concluding Remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 22, p. 425-427, 1957.
- JONES, R. L.; KEEN, D. H. **Pleistocene Environments in the British Isles**. London, Glasgow, New York, Tokyo, Melbourne, Madras: Chapman & Hall, 1993.
- LAVINA, E. L.; FAUTH, G. Evolução geológica da América do Sul nos últimos 250 milhões de anos. *In*: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. **Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos**. São Paulo: Editora Roca, p. 3-13, 2011.
- LEWIS, G. P.; SCHRIRE, B; MACKINDER, B; LOCK, M. (2005) **Legumes of the World**. Royal Botanic Gardens, Kew. 577p
- LPWG [Legume Phylogeny Working Group]. Legume phylogeny and classification in the 21st century: Progress, prospects and lessons for other species-rich clades. **Taxon**, v. 62, p. 217–248, 2013.
- \_\_\_\_\_. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. **Taxon**, v. 66, 44–77, 2017.
- MARTIUS, C. P. F. Tabula geographica Brasiliæ et terrarum adjacentium. Tabula geographica quinque provincias floræ Brasiliensis illustrans. *In*: Martius, C. P. F. **Flora Brasiliensis**. Monacchi et Lipsiæ, 1840/1906, v. 1, p. 1, fasc. 21.
- MORRONE, J. J. Panbiogeografia, componentes bióticos y zonas de transición. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 48, n. 2, p. 149-162, 2004.
- MUCINA, L. Biome: evolution of a crucial ecological and biogeographical concept. **New Phytologist**, v. 222, n. 1, p. 97-114, 2019.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

- NELSON, G. J. Historical Biogeography: an alternative formalization. **Systematic Zoology**, v. 23, p. 555-558, 1974.
- NELSON, G. J.; PLATNICK, N. I. **Systematics and biogeography: cladistics and vicariance**. New York: Columbia University Press, 1981.
- NIHEI, S. S. Biogeografia cladística. *In*: CARVALHO, C. J. B.; ALMEIDA, E. A. B. **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**. São Paulo: Rocca, 2011.
- O'DEA, A.; LESSIOS, H. A.; COATES, A. G.; EYTAN, R. I.; RESTREPO-MORENO, S. A.; CIONE, A. L.; ... & STALLARD, R. F. Formation of the Isthmus of Panama. **Science advances**, v. 2, n. 8, p. e1600883, 2016.
- PENNINGTON, R. T.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 2, p. 261-273, 2000.
- PENNINGTON, R. T.; LEHMANN, C. E. R.; ROWLAND, L. M. Tropical savannas and dry forests. **Current Biology**, v. 28, n. 9, p. R541-R545, 2018.
- POWELL, C. L. E.; WASKIN, S.; BATTISTUZZI, F. U. Quantifying the error of secondary vs. distant primary calibrations in a simulated environment. **Frontiers in Genetics**, v. 11, p. 252, 2020.
- RENNER, S. S. Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. **Trends in Plant Science**, v. 10, n. 11, p. 550-558, 2005.
- RONQUIST, F. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. **Systematic Biology**, v. 46, n. 1, p. 195-203, 1997.
- SCHENK, J. J. Consequences of secondary calibrations on divergence time estimates. **PLoS One**, v. 11, n. 1, p. e0148228, 2016.
- SCHRIRE, BRIAN D.; LAVIN, M.; LEWIS, G. P. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogenies. **Biologiske skrifter**, v. 55, p. 375-422, 2005.
- TORKE, B. M.; MANSANO, V. D. F. A phylogenetically based sectional classification of *Swartzia* (Leguminosae-Papilionoideae). **Taxon**, v. 58, n. 3, p. 913-924, 2009.
- VANZOLINI, P. E.; E. E. WILLIAMS. South American anoles: The geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria: Iguanidae). **Arq. Zool. Sao Paulo**, v. 19, n. 1, p. 125-298, 1970.
- VIVO, M. Mammalian evidence of historical ecological change in the Caatinga semiarid vegetation of northeastern Brazil. **J Comp Biol**, v. 2, p. 65-73, 1997.

- WALLACE, A. R. **Island Life, or the Phenomena and Causes of the Insular Faunas and Floras**. 2nd edition. London: Macmillan, 1892.
- WERNECK, M. D. S.; SOBRAL, M. E. G.; ROCHA, C. T. V.; LANDAU, E. C.; STEHMANN, J. R. Distribution and endemism of angiosperms in the Atlantic Forest. **Natureza & Conservação**, v. 9, n. 2, p. 188-193, 2011.
- WIENS, J. J.; DONOGHUE, M. J. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in ecology & evolution**, v. 19, n. 12, p. 639-644, 2004.
- WIENS, J. J. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. **Evolution**, n. 58, p. 193–197, 2004.
- WOODWARD, F. I.; LOMAS, M. R.; KELLY, C. 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.