

O PAPEL DAS FLORESTAS SECAS (SDTF) DO NOVO MUNDO NA EVOLUÇÃO BIOGEOGRÁFICA DE *ARGYTHAMNIA* (EUPHORBIACEAE)

JOSIMAR KÜLKAMP¹; RICARDA RIINA²; JOÃO R.V. IGANCI³

¹Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, Brasil – josimarbotanica@gmail.com

²Real Jardín Botánico, Madrid, Espanha – rriina@rjb.csic.es

³Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, Brasil – joaoiganci@gmail.com

1. INTRODUÇÃO

Ao longo da história evolutiva, diversos eventos geológicos e climáticos moldaram a atual diversidade e padrão de distribuição das espécies (HAGEN et al., 2021). Esses eventos atuaram desde escalas regionais até globais (GILLESPIE; RODERICK, 2002; HORTAL et al., 2011). Embora a maior diversidade de plantas vasculares se concentre nas regiões tropicais com temperatura e pluviosidade elevada (JOSEPH et al., 2012), os habitats secos também desempenham um papel importante na origem e manutenção de diversas linhagens de Angiospermas (LINHARES et al., 2011; HAZZI et al., 2018).

Argythamnia P.Browne é um gênero da família botânica Euphorbiaceae Juss., que foi recentemente recircunscrito (KÜLKAMP et al., 2023). Na nova circunscrição, 50 espécies que pertenciam ao gênero *Ditaxis* Vahl ex A.Juss. foram combinadas para *Argythamnia*, já que *Ditaxis* emergiu como parafilético na reconstrução filogenética (KÜLKAMP et al., 2023). *Argythamnia* é composta por aproximadamente 68 espécies restritas ao Novo Mundo, ocorrendo desde o sul dos Estados Unidos até o norte da Patagônia Argentina (Figura 1A) (KÜLKAMP et al., 2023). A maioria das espécies do gênero está relacionada às florestas secas (bioma SDTF - Seasonally Dry Tropical Forest *sensu* DRYFLOR, 2016; SARKINEN et al., 2011 (Figura 1B)). Esta relação evolutiva e biogeográfica de *Argythamnia* com formações secas era desconhecida até o presente e é essencial para a conservação de espécies e, principalmente, de linhagens micro-endêmicas no gênero (INGRAM, 1980; KÜLKAMP et al., 2023). Desta forma, este estudo teve como objetivo reconstruir a biogeografia histórica e entender o papel do bioma SDTF na evolução de *Argythamnia*.

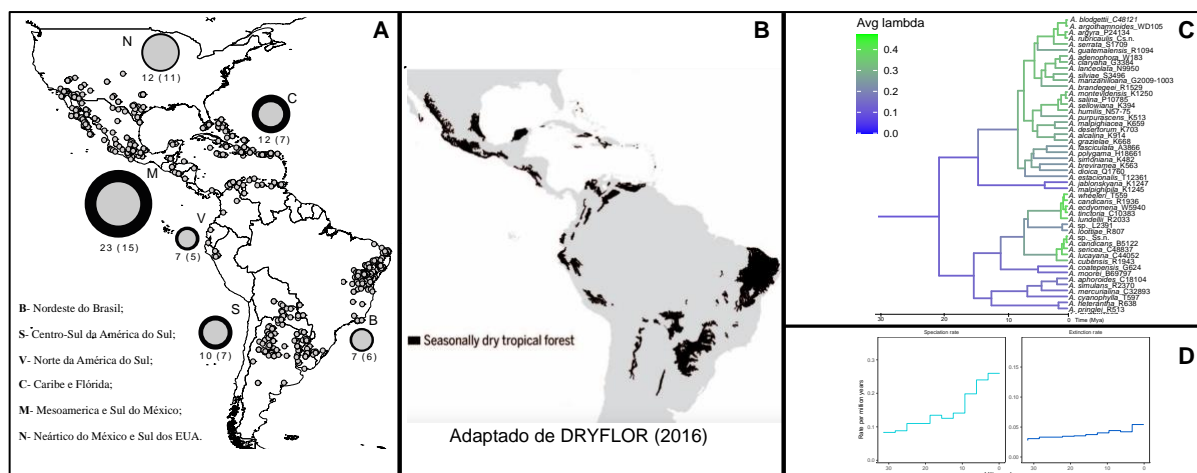


Figura 1. A. Distribuição de *Argythamnia*, números representam as espécies de cada região e entre parênteses as espécies amostradas na filogenia. B. Ocorrência do bioma SDTF no Neotrópico. C. Análise lineage-specific birth-death-shift (LBDS). D. Análise episodic birth–death (EBD), primeiro gráfico representa taxas de especiação e o segundo taxas de extinção em clados de *Argythamnia*.

2. METODOLOGIA

A sistemática utilizada neste estudo seguiu KÜLKAMP et al. (2023), assim como a metodologia da reconstrução filogenética. As sequências de DNA foram geradas por KÜLKAMP et al. (2023). A filogenia foi inferida com base em sequências de três marcadores moleculares do cloroplasto (*trnL-F*, *trnT-L* e *petD*) e dois do núcleo (ETS e ITS). O estudo amostrou *Argythamnia*, com 48 espécies (70%), *Chiropetalum* A.Juss. 19 (86%), *Philyra* Klotzsch 1 (100%), *Adelia* L. 4 (45%), *Bernardia dichotoma* (Willd.) Müll.Arg., *Plukenetia penninervia* Müll.Arg., *Plukenetia volubilis* L. e *Acalypha lanceolata* Willd. A amostragem teve como objetivo recuperar os nós mais internos para estimar os tempos de divergência com calibração secundária. A estimativa de tempo de divergência foi realizada no BEAST v.1.6.1 (DRUMMOND; RAMBAUT, 2007) seguindo idades recuperadas em CERVANTES et al. (2016). A partir do filograma obtido, foram conduzidas análises de diversificação e extinção (episodic birth–death (EBD) e lineage-specific birth-death-shift (LBDS)) utilizando o software RevBayes (HÖHNA et al., 2016). A análise biogeográfica foi realizada no software RevBayes utilizando árvore datada, empregando a metodologia de Inferência Bayesiana com modelo DEC (dispersão, extinção e cladogênese). Seis áreas biogeográficas foram delimitadas utilizando como critério a diversidade do gênero e endemismo em cada região (Figura 2A). A reconstrução de habitat ancestral foi realizada no RevBayes e quatro habitats foram definidos (campo nativo, deserto, floresta úmida e SDTF) com base na distribuição das espécies.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Argythamnia teve origem na região centro-sul da América do Sul (S), há 35.4 milhões de anos (mya) (Figura 2A). O ancestral do nó B, dispersou para a Região Mesoamericana (M) entre 35.4 e 23.5 mya, enquanto uma linhagem permaneceu ocorrendo na região S. A linhagem que dispersou para a região M utilizou a ponte terrestre GAARlandia (35-33 mya) (ITURRALDE-VINENT; MACPHEE, 1999) no norte da América do Sul como rota de migração. Esta ponte terrestre conectada à América do Sul se estendia até próximo de Yucatán, no México (ITURRALDE-VINENT; MACPHEE, 1999). A linhagem que colonizou a Mesoamérica rapidamente se diversificou e ocupou as áreas secas do Neártico (N) em 13.89 mya (nó D) e, mais recentemente, o Caribe (C) em 7.89 mya (nó H). A linhagem que permaneceu na área S (nó I) dispersou para a Região Nordeste do Brasil (área B, nó K), enquanto outra linhagem permaneceu na área S, dando origem ao clado J com duas espécies restritas à região andina de Mendonza e San Juan, na Argentina. A dispersão para o nordeste do Brasil (nó K) ocorreu entre 16.3 e 9.4 mya, período em que a diagonal seca ligando o Chaco e a Caatinga já tinha se originado (LUEBERT, 2021), atuando como um corredor de migração. Após colonizar a área B, novas áreas foram colonizadas e diversas linhagens se originaram (Figura 2A). Uma linhagem permaneceu na área B (nó L) e posteriormente dispersou para o norte da América do Sul (V, nó M). O ancestral do nó S se diversificou e colonizou as áreas N, M e V a partir do nordeste do Brasil (B), por volta de 6 mya. Duas linhagens retornaram para a região S, uma a partir do nordeste do Brasil (nó O), em 6.32 mya, utilizando a diagonal seca como corredor. A segunda recolonização da área S por *Argythamnia* foi a partir de uma migração do norte da América do Sul, utilizando as florestas secas dos Andes, por volta de 5.4 mya (nó M) e dando origem à *A. breviramea* Müll.Arg. Estas recolonizações da área S, foram posteriores aos eventos de regressões e transgressões marinhas que ocuparam o Chaco e o Pampa em diferentes eventos de 15-7.9 mya (KESSOUS et al. 2020). A linhagem de *A. malpighipila* (Hicken) J.W.Ingram e *A. jablonskyana* (Pax & K.Hoffm.) J.W.Ingram, que sempre ocupou a área S, sobreviveu aos eventos de regressões e transgressões marinhas por ocupar áreas mais elevadas dos Andes, altitudes de 600-800 metros.

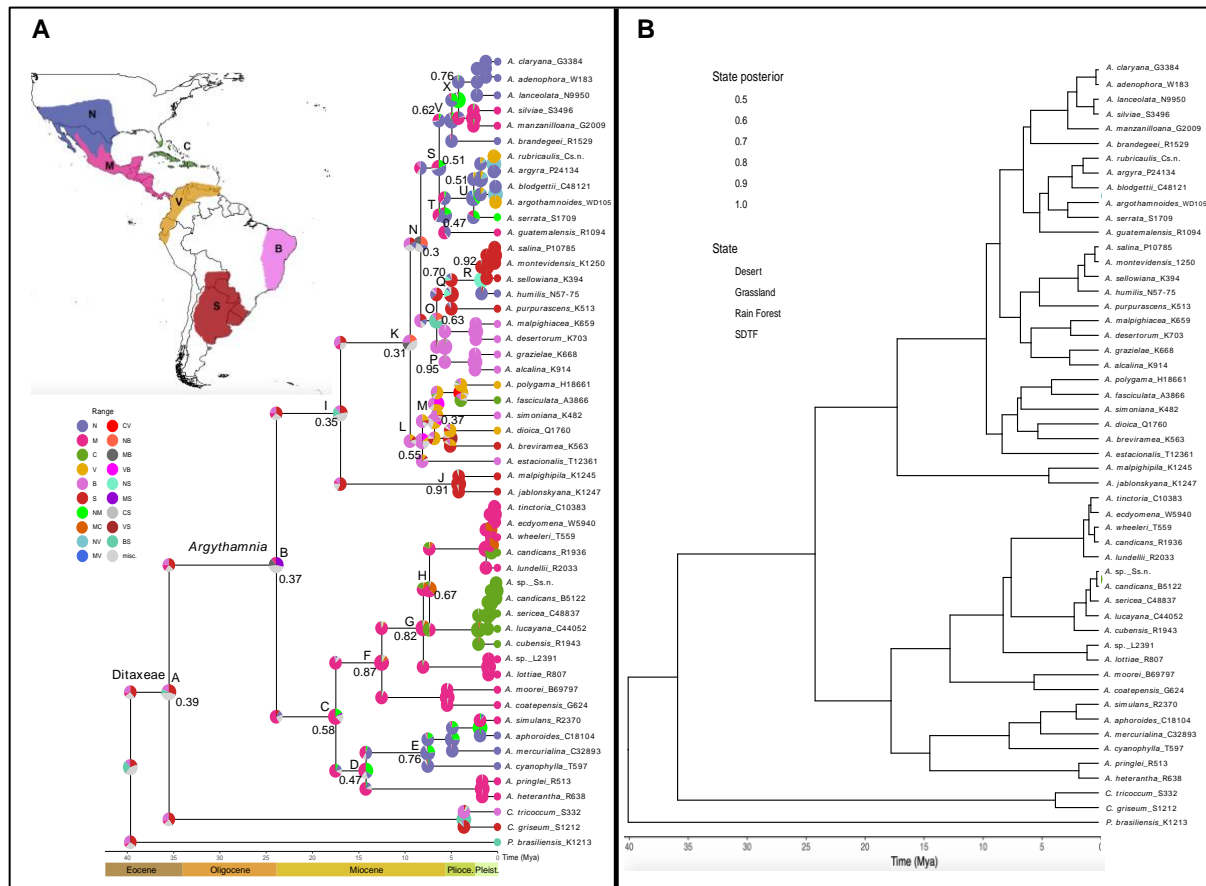


Figura 2. A. Reconstrução biogeográfica de *Argythamnia*. Áreas biogeográficas, S-Centro-Sul da América do Sul, B-Nordeste do Brasil, V-Norte da América do Sul, M-Mesoamérica e Sul do México, C-Caribe e Flórida, N-Neártico do México e Sul dos Estados Unidos. **B.** Reconstrução de habitat ancestral de *Argythamnia*.

A reconstrução de habitat ancestral (Figura 2B) recuperou que o bioma SDTF foi essencial para a origem e evolução de *Argythamnia* e os ambientes desérticos, campos naturais e florestas húmidas foram colonizados posteriormente a partir de dispersões das áreas de SDTF. As florestas úmidas não se mostraram nichos adequados para a evolução do gênero, considerando que a única colonização neste hábitat ocorreu no sudeste do Brasil por *A. simoniana* Casar. há 6.9 mya e nenhuma diversificação ocorreu nesta linhagem até o presente.

A ocupação de novas áreas foi essencial para a diversificação de *Argythamnia*, considerando que a colonização de novas áreas ocorreu principalmente nos últimos 10 mya, período com maiores taxas de diversificação, evidenciado nas análises de LBDS (Figura 1C) e EBD (Figura 1D). Nossa análise de habitat ancestral também mostra que *Argythamnia* colonizou novas áreas por conservação de nicho ancestral (Figura 2B). A taxa de extinção foi constante ao longo do tempo, tendo um acréscimo pouco expressivo nos últimos 3 mya (Figura 1D), possivelmente devido ao aumento da diversidade, de acordo com a teoria de diversity-dependence, onde quanto maior a diversidade de um táxon, maior tenderá a ser sua taxa de extinção (RABOSKY, 2013).

4. CONCLUSÕES

O bioma SDTF desempenhou um papel essencial na origem e evolução de *Argythamnia* e atuou como um corredor para migração de linhagens entre diferentes áreas secas do Novo Mundo. A região centro-sul da América do Sul não se mostrou um habitat adequado para a diversificação do gênero ao longo do Oligoceno e

Mioceno, apesar de ser o centro de origem. Quando as linhagens ocuparam novas áreas biogeográficas com nicho similar, houve um aumento nas taxas de diversificação, principalmente nos últimos 10 milhões de anos.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CERVANTES, A.; FUENTES, S.; GUTIÉRREZ, J.; MAGALLÓN, S.; BORSCH, T. Successive arrivals since the Miocene shaped the diversity of the Caribbean Acalyphoideae (Euphorbiaceae). **Journal of Biogeography**, London, v.43, p.1773-1785, 2016.
- DRUMMOND, A.J.; RAMBAUT, A. Beast: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. **BMC Evolutionary Biology**, London, v.7, n.214, p.1-8, 2007.
- DRYFLOR. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. **Science**, Washington, v.353, n.6306, p.1383-1387, 2016.
- GILLESPIE, R.G.; RODERICK, G.K. Arthropods on islands: Colonization, Speciation, and Conservation. **Annual Review of Entomology**, Washington, v.47, p.595-632, 2002.
- HAGEN, O.; SKEELS, A.; ONSTEIN, R.E.; JETZ, W.; PELLISSIER, L. Earth history events shaped the evolution of uneven biodiversity across tropical moist forests. **PNAS**, Washington, v.118, n.40, p.1-11, 2021
- HAZZI, N.A.; MORENO, J.S.; ORTIZ-MOVLIAV, C.; PALACIO, R.D. Biogeographic regions and events of isolation and diversification of the endemic biota of the tropical Andes. **PNAS**, Washington, v.115, n.31, p.7985-7990, 2018.
- HORTAL, J.; DINIZ-FILHO, J.A.F.; BINI, L.M.; RODRÍGUEZ, A.M.; BASELGA, A.; NOGUÉS-BAVO, D.; RANGEL, T.F.; HAWKINS, B.A.; LOBO, J.M. Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. **Ecology Letters**, Camberra, v.14, p.741-748, 2011.
- INGRAM, J.W. The generic limits of *Argythamnia* (Euphorbiaceae) defined. **Gentes Herbarum**, Michigan, v.11, p.427-436, 1980.
- ITURRALDE-VINENT, M.A.; MACPHEE, R.D.E. Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic biogeography. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, Washington, v.238, p.1– 95, 1999.
- KESSOUS, I.M.; NEVES, B.; COUTO, D.R.; PAIXÃO-SOUZA, B.; PEDERNEIRAS, L.C.; MOURA, R.L.; BARFUSS, M.H.J.; SALGUEIRO, F.; COSTA, A.F. Historical biogeography of a Brazilian lineage of Tillandsioideae (subtribe Vrieseinae, Bromeliaceae): the Paranaean Sea hypothesized as the main vicariant event, **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v.192, n.4, p.625–641, 2020.
- KÜLKAMP, J.; RIINA, R.; IGANCI, J.R.V.; CORDEIRO, I.; BAUMGRATZ, J.F.A. Systematics of Ditaxinae and Related Lineages within the Subfamily Acalyphoideae (Euphorbiaceae) Based on Molecular Phylogeny. **Biology**, v.12, n.2, p.1-23, 2023.
- LINHARES, P.R.; OLIVEIRA-FILHO, A.T.; PENNINGTON, R.T. Neotropical Seasonally Dry Forest: Diversity, Endemism, and Biogeography of Woody Plants. In: DIRZO, R.; YOUNG, H.S.; MOONEY, H.; CEBALLOS, G. (eds.). **Seasonally Dry Tropical Forest, Ecology and Conservation**. Island Press, Washington, USA, 2011. Cap.1, p.3-21.
- LUEBERT, F. The two South American dry diagonals. **Frontiers of Biogeography**, Califórnia, v.13, n.3, p.1-20, 2021.
- RABOSKY, D.L. Diversity-Dependence, Ecological Speciation, and the Role of Competition in Macroevolution. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, San Mateo, v.44, n.1, p.481-502, 2013.
- SÄRKINEN, T.; IGANCI, J.R.V.; PALOMINO, R.L.; SIMON, M.F.; PRADO, D. Forgotten forests issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forests as a case study. **BMC Ecology**, London, v.11, n.27, p.1-16, 2011.