

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ**

**CAROLINA COELHO SCHERER**

**Conservação filogenética de nicho climático para espécies do gênero  
*Passiflora* L. (Passifloraceae) com ocorrência no Brasil**

**CURITIBA  
2014**

CAROLINA COELHO SCHERER

**Conservação filogenética de nicho climático para espécies do gênero  
*Passiflora* L. (Passifloraceae) com ocorrência no Brasil**

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Conservação, no Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Profa. Dra. Valéria Cunha Muschner

**CURITIBA  
2014**

*Debruçado no canteiro da vida,  
vi uma a uma a beleza das flores,  
que foram tristemente se transformando,  
cada uma no seu ritmo murchando,  
pouco a pouco, foram perdendo as cores.*

*Que ironia do destino do homem,  
a juventude e a velhice compondo  
a aspereza crítica dos caminhos da evolução.*

*Cada um sendo a alvorada do dia seguinte.*

Maury Rodrigues da Cruz

Dedico essa dissertação a minha florzinha do campo (avó Lola), pelo importante e difícil aprendizado de sabermos lidar com a lenta partida de quem muito amamos.

## **AGRADECIMENTOS**

À minha orientadora, Valéria Cunha Muschner, pela oportunidade, amizade e ensinamentos.

Ao professor Maurício Moura, pela incomensurável ajuda principalmente na estatística!

À minha família. Em especial ao meu pai Leopoldo em memória.

Às minhas queridas avós Lola e Lucy, por todo ensinamento, cuidado e carinho que sempre me dedicaram.

Ao meu amado tio, Pedro Scherer Neto, por ter me inspirado a querer estudar biologia pelo exemplo de profissional dedicado e comprometido que é com a ornitologia e por sempre estar carinhosamente ao meu lado.

Às minhas tias amadas, Ieda Coelho e Ligia Maria Scherer por todo carinho, ensinamento, incentivo e apoio que sempre me dedicaram.

Ao meu amor, Gabriel, pelo carinho, companheirismo, compreensão e por sempre me fazer sorrir mesmo nos momentos mais difíceis.

À Téia, minha querida mãe preta, pelos conselhos e valiosa ajuda em todos os momentos.

À minha mãe Gledis, pela vida.

Às minhas amadas amigas, Arliane Troian, Vanessa GP, Flávia Fernandes e Vane Schiavon que mesmo longe estivemos sempre perto dividindo as alegrias e dificuldades da caminhada.

Às amadas amigas Karina Lisboa, Fernanda D'affre, Mariana Julia e Marina Vieira pela compreensão da ausência e dos poucos, mas preciosos momentos de encontro para compartilhar essa maravilhosa amizade.

Às queridas amigas Amandinha, Luana, Suelen e Vanessa pela importante amizade nesses instáveis anos de mestrado e pela amizade que continuará.

Ao meu irmão Leopoldo, por continuar aqui comigo e ter vencido bravamente mais uma difícil batalha da vida.

Enfim, agradeço a todos aqueles que convivi e me ajudaram nesses anos de mestrado.

## RESUMO

A distribuição geográfica das espécies é uma questão central na Ecologia porque reflete o efeito de processos históricos e ecológicos. Um desses processos é a conservação filogenética de nicho, onde espécies proximamente relacionadas tendem a reter os aspectos de seu nicho ancestral ao longo do tempo. No presente estudo foi investigado, através de uma abordagem macroecológica, o padrão de ocupação do nicho climático para as espécies do gênero *Passiflora* com ocorrência no Brasil. A distribuição geográfica de 58 espécies, abrangendo os quatro subgêneros de *Passiflora*, foi utilizada para inferir o nicho climático a partir das variáveis climáticas do WorldClim. As condições climáticas foram investigadas usando uma análise de componentes principais, indicando que a temperatura média anual e a sazonalidade da temperatura (principalmente nos meses mais frios) são as variáveis climáticas de maior influência na distribuição geográfica das espécies de *Passiflora* e corresponde ao primeiro componente principal. As variáveis associadas com os níveis de precipitação foram correspondentes com o componente principal dois e três. Quando o sinal filogenético foi testado, somente o primeiro componente principal apresentou sinal e o modelo evolutivo com melhor ajuste foi o de Ornstein-Unlembek. Mesmo as espécies de *Passiflora* ocupando, essencialmente, o mesmo nicho climático, existe uma clara distinção entre espécies que habitam ambientes mais homogêneos adaptadas a regiões com temperaturas mais altas e maior índice de pluviosidade de outras onde o ambiente é mais variado e a precipitação está mais concentrada nos meses mais quentes. **Sob o contexto da Biologia da Conservação e frente às mudanças climáticas atuais, as espécies de *Passiflora* que habitam os ambientes mais homogêneos e com distribuição mais restrita estarão mais suscetíveis às mudanças climáticas, podendo até mesmo serem extintas, enquanto aquelas que habitam ambientes mais heterogêneos e com distribuição mais ampla tenderão a preservar a história evolutiva do grupo.**

**Palavras-chave:** Sinal filogenético, modelo evolutivo, região fitogeográfica.

## ABSTRACT

The geographical distribution of the species is a central issue in Ecology because it reflects the effect of historical and ecological processes. One such process is the phylogenetic niche conservatism where closely related species tend to retain aspects of their ancestor niche over the time. In the present study we investigated, through a macroecological approach, the pattern of occupation of the climatic niche for the genus *Passiflora* that occurring in Brazil. The geographical distribution of 58 species, covering the four subgenera of *Passiflora*, was used to infer the climatic niche with variables from the Worldclim. The climatic conditions were investigated using a principal components analysis, which indicates that the average annual temperature and seasonal temperature (especially in the colder months ) are the climate variables that have most influence in the geographical distribution of *Passiflora*'s species and corresponds to the first principal component. Variables associated with precipitation levels were corresponding with the principal components two and three. When the phylogenetic signal was tested, only the first principal component showed signal and the evolutionary best fit model was Ornstein-Unlembek. Even *Passiflora* species occupying essentially the same climatic niche, there is a clear distinction between species that inhabit more homogeneous environments adapted to regions with higher temperature and higher rainfall index with others that occupy the environment with more variable temperatures and where the rainfall is more concentrated in the warmer months. Under the context of Conservation Biology and given the current climate change, *Passiflora*'s species that inhabit the more homogeneous and more restricted distribution environments are more susceptible to climate change, and may even be extinct, while those inhabiting more heterogeneous environments and with wider distribution will tend to preserve the evolutionary history of the group.

**Keywords:** Phylogenetic signal, evolutionary model, phytogeographic region.

## LISTA DE FIGURAS

FIGURA 01 – BILOT DOS TRÊS PRIMEIROS COMPONENTES PRINCIPAIS: (A) PC1 VS PC2; (B) PC1 VS PC2; (C) PC2 VS PC3.....	28
FIGURA 2 - PRIMEIRO EIXO DO PC DAS VARIÁVEIS CLIMÁTICAS AO LONGO DA FILOGENIA DE <i>PASSIFLORA</i> .....	30

## LISTA DE TABELAS

TABELA 1 – VARIÁVEIS AMBIENTAIS OBTIDAS A PARTIR DO WORLDCLIM.....	24
TABELA 2 - EIXOS DA ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS ASSOCIADAS COM A DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES DE <i>PASSIFLORA</i> NO BRASIL.....	27
TABELA 3- DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DE <i>PASSIFLORA</i> ANALISADAS NAS REGIÕES FITOGEOGRÁFICAS DO BRASIL.....	32

## SUMÁRIO

Introdução .....	11
Objetivos .....	21
Material e Métodos .....	22
Resultados .....	26
Discussão .....	34
Referências Bibliográficas .....	39
Anexos .....	47

## INTRODUÇÃO

### 1 Evolução de nicho climático

#### 1.1 Conservação de nicho

A distribuição geográfica das espécies é uma questão central na Ecologia porque reflete o efeito de processos históricos e ecológicos (Brown et al. 1996). Os padrões globais de diversidade são produto, em grande escala, de processos históricos dentro e entre os clados e, em escala menor, das relações ecológicas (Wiens & Donoghue 2004). As variáveis ecológicas que influenciam uma espécie descrevem o nicho dessa espécie e as relações históricas entre os grupos podem ser refletidas em suas relações filogenéticas.

O conceito de nicho foi descrito em 1933 por Elton como o modo de vida de um organismo. O nicho Eltoniano enfatiza as necessidades de recursos e interações bióticas de uma espécie numa escala local, enquanto que o nicho Grinnelliano (Grinnel 1917) pode ser definido como o conjunto de condições ambientais que uma espécie necessita para sobreviver, ou seja, as variáveis ambientais abióticas em larga escala (Soberón 2007), que representam o nicho fundamental de uma espécie. Hutchinson (1957) agregou as definições ao propor um novo conceito e introduziu a ideia de que os nichos não são fixos. Assim, existiria o nicho realizado, em que os efeitos da competição reduzem o nicho fundamental de uma espécie e, portanto, a área que esta poderia ocupar.

Recentemente, Peterson et al. (1999) demonstraram que os nichos podem ser conservados ao longo do tempo ou seja, as espécies tendem a reter os aspectos de seu nicho fundamental ao longo do tempo. Dentro desse contexto, espera-se que espécies proximalmente relacionadas estejam distribuídas em partes do espaço de nicho similares, ou seja, tenham conservação de nicho filogenético (PNC – *Phylogenetic niche conservatism*).

Segundo Wiens (2004), a conservação de nicho reflete a incapacidade adaptativa de uma população em expandir a área de distribuição a novas condições climáticas. Wiens & Grahnan (2005) sugerem quatro fatores que podem causar conservação de nicho. O primeiro deles é a seleção natural (estabilizadora), que pode reduzir o *fitness* ou o crescimento populacional, impedindo que a espécie possa expandir seu território fora do seu nicho ancestral. O segundo refere-se ao fluxo gênico, onde populações pequenas na borda de sua distribuição

geográfica podem ser invadidas por indivíduos de populações centrais, prevenindo que essas populações se adaptem a condições ambientais fora dessa distribuição. O terceiro fator refere-se a caracteres que deveriam permitir a expansão das populações, mas por estarem pleiotropicamente ligados, reduzem o *fitness* da espécie e elas não conseguem se expandir. E o quarto fator está relacionado com a perda de variabilidade genética em caracteres apropriados para a expansão a novos nichos.

Harvey & Pagel (1991) apontam outras duas causas para as espécies permanecerem em nichos semelhantes a sua espécie ancestral. A primeira delas é que ao longo do processo de especiação, o espaço ecológico não utilizado pode ser preenchido por membros das espécies ecologicamente semelhantes, que depois divergem para uma espécie distinta. Como resultado, existe uma tendência para que as espécies ecologicamente semelhantes sejam estreitamente relacionadas. A segunda é que uma vez que o ambiente está totalmente ocupado, a presença de espécies simpátricas melhores adaptadas ao uso de outros aspectos do ambiente, pode impedir uma espécie, ou seus descendentes, de saírem de seu nicho ancestral. Nestes casos, o ambiente influencia diretamente as espécies à seleção do habitat, já que os membros de uma espécie são melhores adaptados a esse ambiente e tendem a permanecer nele, reforçando dessa maneira a seleção estabilizadora (Ackerly 2003).

## 1.2 Sinal filogenético

Uma maneira de inferir se espécies filogeneticamente relacionadas conservaram o seu nicho ancestral é testar a existência de sinal filogenético. Segundo Blomberg & Garland (2002), o sinal filogenético é a tendência de espécies relacionadas se assemelharem mais entre si do que com espécies extraídas aleatoriamente de uma árvore filogenética. Dessa maneira, o sinal filogenético é usado para descrever uma tendência (padrão) em organismos evolutivamente relacionados que se assemelham, sem nenhuma implicação quanto ao mecanismo que possa causar tal semelhança (processo) (Blomberg et al. 2003).

Embora seja simplesmente uma consequência necessária da evolução estocástica ao longo de uma árvore hierárquica, a existência de sinal filogenético tem consequências práticas (Blomberg et al. 2003). Pode-se, por exemplo, a partir do conhecimento da posição filogenética e das características de algumas espécies próximas, predizer as características ancestrais, tanto fenotípicas quanto genotípicas, que ainda não foram estudadas em uma espécie (Garland & Ives 2000). Portanto, o sinal filogenético é uma referência às similaridades fenotípica e genotípica e,

consequentemente, ecológica entre espécies filogeneticamente próximas e pode ser usado como uma inferência para a existência de conservação de nicho filogenético, mesmo não sendo suficiente para comprová-lo (Wiens et al. 2010). Nesse caso Wiens et al. (2010), sugerem que os dados devem ser comparados com diferentes modelos de evolução, incluindo um modelo de Movimento Browniano, um modelo de seleção estabilizadora (como o de Ornstein-Uhlenbeck), e um modelo “White Noise”. Se um caráter se encaixa em um modelo de seleção estabilizadora, esse resultado potencialmente apoia a conservação de nicho, enquanto que o modelo “White Noise” a descartaria.

Uma das métricas utilizadas para quantificar o sinal filogenético é o parâmetro  $\lambda$  de Pagel (Pagel 1999; Diniz-Filho et al. 2012). Usa-se o  $\lambda$  de Pagel para estimar o grau em que a variação residual de uma característica mostra a similaridade de nicho. Esse parâmetro assume que o modelo de evolução de referência é dado por Movimento Browniano (Pagel 1999). Sob Movimento Browniano, a divergência fenotípica entre as espécies aumenta linearmente com o tempo (Felsenstein 1985), e isso é interpretado como um modelo de evolução neutra ou de respostas rápidas e independentes de caracteres que mudam aleatoriamente às mudanças ambientais (Hansen et al. 2008). Quando o valor do parâmetro  $\lambda$  é igual a zero ele indica que o caráter está evoluindo de forma independente da filogenia, enquanto que um valor igual a um indica que a característica em estudo está a evoluir de acordo com o Movimento Browniano (Freckleton et al. 2002).

### **1.3 Modelos evolutivos**

O avanço das técnicas moleculares de reconstrução filogenética permitiu estimativas mais precisas, tanto dos padrões de cladogênese quanto do tempo de divergência entre as espécies, propiciando, desta maneira, o estudo da correlação dos padrões evolutivos com caracteres quantitativos (Pagel 1999). Para isso alguns modelos como o Movimento Browniano (MB) e o processo Ornstein-Uhlenbeck (O-U) são utilizados para ligar os processos microevolutivos aos padrões macroevolutivos, modelando a evolução de um caráter quantitativo sob efeito de deriva genética e seleção estabilizadora, respectivamente (Bartoszek et al. 2012; Hansen et al. 2008). A inferência dos modelos evolutivos permite averiguar quais processos são mais prováveis de terem ocorrido na análise de evolução a partir de dados comparativos (Felsenstein 1988).

Tem-se utilizado MB para modelar a evolução por modelo neutro (Diniz-Filho & Vieira 1998). Nesse modelo, a mudança no caráter estudado ocorre com uma taxa constante e não é direcional (Felsenstein 1988; Diniz-Filho & Vieira 1998). Nesse caso, quando um caráter está sob o efeito do MB, a mudança esperada após um determinado tempo é muitas vezes igualmente positiva e negativa e tem uma expectativa de zero. Desta maneira a característica atual é resultado de uma distribuição normal porque o MB é a soma de um grande número de pequenas mudanças independentes (Felsenstein 1985; Felsenstein 1988). Essa distribuição normal tem média zero e variância proporcional ao tempo (Felsenstein 1988). O MB é um modelo de evolução neutro usado para verificar a evolução aleatória de uma determinada característica (Butler & King 2004).

Para os casos onde existe a evolução de caracteres complexos controlados por sistemas poligênicos e submetidos a diversas pressões seletivas (especialmente seleção estabilizadora), um modelo que se aplica melhor é o processo O-U (Hansen et al. 2008). O modelo O-U descreve o movimento de uma espécie no espaço fenotípico pelo qual as espécies se movem aleatoriamente, mas são influenciadas por uma tendência central de tal forma que grandes desvios do ótimo central recebem uma força maior na direção do ideal (Felsenstein 1988; Blomberg et al. 2003). Esse modelo leva em consideração a pressão seletiva sofrida por uma espécie, ou seja, as mudanças evolutivas produzidas pela deriva são contrabalanceadas por uma força de restrição, reduzindo assim o nível de inércia filogenética (Felsenstein 1988; Bartoszek et al. 2012).

Os modelos de MB e de O-U são testados para verificar a qual modelo o conjunto de espécies se adequam melhor. Para testar se as espécies evoluíram por modelo nulo utiliza-se o modelo de “White Noise”, um modelo não filogenético que assume que os dados vêm de uma única distribuição normal multivariada com média e variância compartilhada entre as espécies com nenhuma estrutura de covariância entre as espécies e sem apresentar interferência do tempo (Burbrink et al. 2012).

#### **1.4 Domínios fitogeográficos**

Existem duas classificações que definem a vegetação brasileira. A primeira, proposta por Veloso et al. (1991), a divide em quatro biomas: a Floresta Amazônica, a Floresta Atlântica, a Savana ou Cerrado e a Estepe, constituída pela Caatinga e pelos Campos Sulinos. A segunda classifica a vegetação brasileira em cinco domínios fitogeográficos separando a

Caatinga e os Campos Sulinos em duas áreas distintas (devido às diferenças florísticas e climáticas), Floresta Atlântica, Cerrado e Floresta Amazônica (Fiaschi & Pirani 2009).

A região Amazônica tem sofrido grande influência dos processos ecológicos no desenvolvimento da Bacia do Amazonas e seus ecossistemas. A drenagem moderna é o resultado de eventos geológicos relativamente recentes que causaram mudanças drásticas na paisagem da Amazônia (Hoorn et al. 2010), e são responsáveis pela maior parte dos padrões de diversificação bióticos vistos hoje (Rull 2011). Para explicar a elevada taxa de diversificação de espécies nesse território, Bush (1994) sugere que somente o modelo de vicariância não é suficiente para explicá-lo, sendo necessária uma mistura de eventos de especiação do pré-Pleistoceno e radiações recentes. Dentro desses fatores, a alteração climática é diretamente responsável pela interferência na composição de outros domínios fitogeográficos, como por exemplo, a expansão do Cerrado e da Caatinga nos períodos mais secos e das Florestas Atlântica e Amazônica nos períodos quentes de maior umidade através das matas ciliares de galeria do Cerrado (Silva 1995; Fiaschi & Pirani 2011).

Segundo Silva & Bates (2002) as regiões de savanas tropicais da América do Sul podem ser agrupadas em dois grandes grupos que estão separados pelo vale do Amazonas. O bloco norte é formado por regiões de Cerrado no Llanos, Roraima, Paru e Monte Alegre (no Pará), Amapá e Marajó, enquanto que o segundo bloco é formado pelo Cerrado, Pantanal, Llanos de Mojos e manchas de savanas localizadas próximas à transição entre a Amazônia e o Cerrado. A maior parte da região é composta de savanas sazonais com corredores de matas ciliares. Este habitat é cercado por outras importantes formações florestadas e não florestadas: as planícies da bacia amazônica ao norte, a Caatinga à nordeste, o Chaco-Pantanal ao sul-oeste e a Floresta Atlântica Montana para sudeste (Silva & Bates 2002), servindo, portanto, como um importante elo de ligação entre elas.

Os períodos secos e úmidos se alternam a partir do final do Terciário ao longo do Pleistoceno, levando a contrações e expansões das florestas sobre esta paisagem (Behling 1998). Durante os períodos de frio e seca, as savanas se expandiam sobre as áreas da Amazônia, enquanto estas florestas úmidas ficaram retraídas em refúgios ecológicos periféricos. Durante os períodos úmidos e quentes, as florestas úmidas voltavam a se expandir novamente, enquanto as savanas ficavam retraídas em áreas que se aproximam de suas escalas presentes (Mayle et al. 2000). Assim, as atuais savanas neotropicais no sudeste e centro-oeste do Brasil são resquícios de uma área contínua maior que existiu durante as condições secas do último período glacial do Pleistoceno (Behling 1998).

Nesse cenário de alterações climáticas, evidências apoiam o contato passado entre as Florestas Atlântica e Amazônica por meio da vegetação do Cerrado (Fiaschi & Pirani 2009). Estudos realizados por Batalha-Filho et al. (2013) apontam duas possíveis rotas distintas que ligaram as Florestas Atlântica e Amazônica no passado: (1) conexões antigas (do meio para o final do Mioceno), através do atual sul do Cerrado e Mato Grosso e a transição para o Chaco e as savanas de palmeiras da Bolívia e Paraguai; (2) conexões recentes (Plioceno ao Pleistoceno), que possivelmente ocorreram através do Cerrado e Caatinga no nordeste do Brasil. Atualmente essas duas regiões estão separadas por uma faixa diagonal no sentido nordeste-sudeste por formações de Cerrado e Caatinga (Prado & Gibbs 1993).

Dados filogenéticos (Fiaschi e Pirani 2009) e paleomodelos filogeográficos da distribuição das espécies na Floresta Atlântica suportam a existência de refúgios no Pleistoceno, e prevê a existência de uma severa contração da floresta ao sul do Estado de São Paulo e grandes áreas florestais estáveis em regiões do norte durante o último máximo glacial, seguido da expansão da floresta no Holoceno (Carnaval & Moritz 2008).

Este cenário é compatível com atuais divergências observadas em vários *taxa* que ocorrem ao norte da Floresta Atlântica (Cabanne et al. 2008; Costa 2003; Moraes-Barros et al. 2006), de diferentes linhagens que também têm sido observadas ao sul desse domínio fitogeográfico (Cabanne et al. 2007; Grazziotin et al. 2006). No entanto, para outras espécies, as duas regiões formam um contínuo monofilético da Mata Atlântica (Fiaschi & Pirani 2009). A maioria dos estudos aponta para uma separação histórica entre as partes norte e sul do domínio, cujos limites são mais ou menos coincidentes com o Vale do Rio Doce ao norte do Estado do Espírito Santo, mas também há outra divisão entre esses blocos que coincidem com a com a Serra da Mantiqueira no Estado de São Paulo, sendo que estas duas regiões são também reconhecidas como centros de endemismo (Costa & Leite 2000).

A região dos Campos Sulinos é caracterizada pela presença de muitas espécies herbáceas, arbustivas e de arvoretas coexistindo na matriz de gramíneas (Pillar et al. 2009). Pesquisas palinológicas realizadas por Behling et al. (2005; 2007) têm esclarecido a história do clima e da vegetação dessa região. Há cerca de 42.000 – 10.000 anos atrás, incluindo a última glaciação, os campos dominavam a região, indicando um clima frio e seco (Behling et al. 2007). A maior parte da região foi provavelmente desprovida de árvores, estando os elementos florestais restritos a vales profundos de rios e à planície costeira (Behling et al. 2007). Após esse período as temperaturas aumentaram, mas a Floresta com Araucária não expandiu devido ao clima que permaneceu seco (Behling et al. 2005). Após a metade do Holoceno, há cerca de

4.000 atrás, o clima se tornou mais úmido o que permitiu a lenta expansão da floresta, principalmente ao longo dos rios (Behling et al. 2005). Durante os últimos 1.100 anos, as áreas de campo foram extremamente reduzidas através da expansão da Floresta com Araucária configurando a atual área de domínio (Behling et al. 2007).

## 1.5 Família Passifloraceae

A família Passifloraceae pertence à ordem Malpighiales (APG III 2009). Estudos das relações entre os *taxa* infra-familiares, baseados em sequências de DNA estão bem definidas e suportam as Passifloraceae como um grupo claramente monofilético (Muschner et al. 2003; 2012). Essa família é amplamente distribuída em áreas tropicais e subtropicais e compreende entre 520 (Killip 1938; Cervi 1997) e 700 espécies (Feuillet & MacDougal 2004). Essas espécies são trepadeiras ou lianas com gavinhas e ocasionalmente arbustos ou árvores, nestes casos, sem gavinhas (Cervi 1997). Uma característica bastante peculiar da família é a ampla variabilidade foliar e floral (Ulmer & MacDougal 2004). Em geral possuem nectários extraflorais no pecíolo ou na lâmina, com ou sem estípulas (Judd et al. 2009). As flores são bissexuais e compostas por uma corona de filamentos que caracteriza a família e suporta a sua monofilia (Judd et al. 2009). Outra característica marcante é a presença de glicosídeos cianogênicos que, quando são hidrolisados liberam moléculas de açúcar e cianidrina que são tóxicos e, dessa maneira, conferem proteção à planta contra herbivorismo (Stevens 2001).

No campo da sistemática, a família Passifloraceae está dividida em duas tribos, Paropsieae e Passiflorieae (Cervi 2006). A tribo Paropsieae é representada por seis gêneros no Velho Mundo, na África e em Madagascar (Cervi 1997) e é composta por árvores e arbustos que não apresentam gavinhas (Judd et al. 2009). Passiflorieae é representada por 11 gêneros, distribuídos em todo o Neotrópico, África, Madagascar, Nova Zelândia e Nova Guiné (Cervi 1997). Essa tribo também é monofilética (Tokuoka 2012), evidenciado pelo hábito lianescente, gavinhas axilares e flores especializadas. As flores dessa tribo têm coloração variada podendo ser brancas, verdes, vermelhas, azuis ou purpúreas onde a corona e as partes do perianto são diversamente orientadas e desenvolvidas, e empregam o néctar como recompensa floral, sendo bastante atrativas para a grande diversidade de polinizadores como abelhas, vespas, mariposas, borboletas, aves e morcegos (Semir & Brown 1975; Koschnitzke & Sazima 1997; Varassin & Silva 1999; Varassin et al. 2001).

Passiflorieae está representada no continente latino-americano por quatro gêneros: *Ancistrothyrus* Harms, *Dilkea* Mast., *Mitostemma* Mast. e *Passiflora* L. (Cervi 2005). O Brasil é considerado um importante centro de diversidade da família, onde ocorrem quatro gêneros e 138 espécies. Dentro dessa tribo o gênero *Passiflora* L. é o mais diverso neste país, onde existem 129 espécies nativas (Cervi et al. 2010).

## 1.6 Gênero *Passiflora*

O gênero *Passiflora*, descrito por Linnaeu em 1735, teve seu nome inspirado no termo “flor da paixão” cujas flores, levadas por missionários espanhóis vindos à América, representavam uma alusão aos símbolos da crucificação de Cristo (Killip 1938; Cervi 1997; Ulmer & MacDougal 2004).

*Passiflora* L. é o maior gênero da família Passifloraceae com mais de 450 espécies (Judd et al. 2009). Esse gênero ocorre principalmente na América tropical, sendo que a sua principal área de dispersão se estende sobre a América Central e, acima de tudo, na América do Sul (apenas algumas espécies avançam para a América do Norte) (MacDougal 1994). Há 25 espécies nativas que ocorrem no sudeste da Ásia, Austrália e Oceania (Ulmer & MacDougal 2004).

*Passiflora* compreende arbustos e ervas, principalmente lianas (Cervi 1997). A ampla variabilidade foliar observada nesse gênero é a maior dentre todas as Angiospermas (MacDougal 1994). As flores hermafroditas geralmente são coloridas, sendo que a palheta de cores é quase completa e apresentam uma corona de filamentos que é uma das características mais marcantes (Ulmer & MacDougal 2004). Estas são compostas por cinco estames, cinco sépalas, cinco pétalas e geralmente três estiletos (exceto *Passiflora ovalis*, que possui quatro estiletos) com os órgãos sexuais elevados em uma coluna conspícua, o androginóforo (Killip 1938; Judd et al. 2009). Essa grande variabilidade nas flores, com a corona e o perianto diversamente orientados e desenvolvidos, sugere que todas essas características devem ter surgido de um processo coevolutivo com os agentes polinizadores (MacDougal 1994).

A partir de análises dos mecanismos de polinização e de compatibilidade com híbridos do gênero *Passiflora*, do subgênero *Passiflora*, observou-se que essas plantas apresentam mecanismos de auto-incompatibilidade (Bruckner et al. 2005), reproduzindo-se por fecundação cruzada, enquanto que algumas espécies do subgênero *Decaloba* são geralmente autocompatíveis e podem se reproduzir por auto-fertilização (Varassin & Silva 1999).

As flores de *Passiflora* atraem uma ampla gama de polinizadores, pois estas, muitas vezes são fortemente perfumadas e o néctar é secretado na câmara nectarífera (McGuire 1999). Em geral a melitofilia (abelhas) é a síndrome floral predominante, no entanto, a polinização também ocorre por síndromes de ornitofilia (beija-flores), quiropterofilia (morcegos) e esfingofilia (mariposas) (Varassin & Silva 1999; Varassin et al. 2001). As várias síndromes florais estão presentes nos diversos subgêneros, tendo surgido, portanto, mais de uma vez no grupo (Muschner et al. 2003).

A dispersão das sementes é frequentemente feita por aves e morcegos, que são atraídos pela coloração e pelo cheiro dos frutos maduros (Semir & Brown 1975), embora pequenos mamíferos já tenham sido observados alimentando-se dos frutos de algumas passifloras (Williams et al. 2000).

Baseado em caracteres morfológicos (especialmente estruturas florais) Feuillet & MacDougal (2004) propuseram uma reavaliação taxonômica do gênero que, segundo eles, é composto de quatro subgêneros (*Passiflora*, *Decaloba*, *Astrophea* e *Deidamioides*). Essa divisão do gênero foi suportada por estudos filogenéticos que avaliaram espécies de *Passiflora* e grupos irmãos a partir de regiões do DNA do genoma plastidial, mitocondrial e nuclear (Muschner et al. 2003; Muschner et al. 2012).

Os quatro subgêneros encontram-se amplamente distribuídos nos trópicos e apresentam características morfológicas que sustentam a monofilia desses grupos. O subgênero *Astrophea* é composto por 60 espécies de árvores, arbustos ou lianas arbustivas, a maioria nativa de regiões de baixa altitude do norte da América do Sul, mas existem registros para o Brasil, Andes e América Central, esta última com apenas duas espécies (Feuillet & MacDougal 2004; Ulmer & MacDougal 2004). *Deidamioides* tem distribuição sul-americana, localizada principalmente no noroeste da América do Sul. É o menor dos subgêneros, contendo apenas 13 espécies relativamente primitivas (Ulmer & MacDougal 2004). Esse estado primitivo é confirmado pelo surgimento das flores diretamente a partir das gavinhas, um fenômeno raro no gênero *Passiflora*. As mais de 200 espécies do subgênero *Decaloba* estão distribuídas nas Américas do Sul e do Norte, no sudeste do continente Asiático e na Austrália, e, em geral, são pequenas trepadeiras com flores menores do que as flores dos demais subgêneros (MacDougal 1994). O subgênero *Passiflora* compreende cerca de 240 espécies e a sua distribuição abrange a metade sul dos Estados Unidos, a América Central e a América do Sul, exceto seu extremo sul (Cervi 1997). Essas espécies são caracterizadas por flores grandes, que geralmente têm uma corona

com faixas de diversas cores, que serve como plataforma de pouso para as abelhas e outros insetos que são atraídos pelo odor das flores (Varassin et al. 2001).

## **2 OBJETIVO GERAL**

A partir da filogenia existente na literatura para o gênero *Passiflora* L. (Passifloraceae) o presente estudo teve como objetivo investigar, através de uma abordagem macroecológica, o padrão de ocupação do nicho climático para as espécies com ocorrência no Brasil.

### **2.1 Objetivos específicos**

2.1.1. Testar a existência de sinal filogenético no gênero para as variáveis ambientais que representam o nicho climático.

2.1.2. Ajustar os modelos de evolução para determinar a forma de ocupação do espaço de nicho.

2.1.3. Interpretar os padrões de ocupação do nicho climático e regiões fitogeográficas.

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Filogenia das espécies de *Passiflora*

Os dados moleculares utilizados nesse trabalho foram gerados por Muschner et al. (2012) a partir de 106 espécies do gênero *Passiflora* e representantes de outros sete gêneros de Passifloraceae, um de Turneraceae e um de Malesherbiaceae. Essa filogenia expressa suas relações de forma detalhada, baseada em dados de regiões plastidial, mitocondrial e nuclear do DNA (Muschner et al. 2003, 2012).

Para as análises desse trabalho, foram utilizadas 58 espécies de *Passiflora* dos quatro subgêneros (*Astrophea*, *Decaloba*, *Deidamiodes* e *Passiflora*) com distribuição no território brasileiro que continham registros de ocorrência suficientes para realizar as análises de nicho climático. Destas, cinco espécies são do subgênero *Astrophea*, onze espécies são do subgênero *Decaloba*, duas espécies são do subgênero *Deidamioides* e 40 espécies são do subgênero *Passiflora* (Tabela em Anexo 1). Foram excluídas espécies que possuíam registro de ocorrência com menos de cinco pontos de coleta.

#### 3.2 Distribuição geográfica do gênero *Passiflora* no Brasil

Foi reunido um banco de dados de distribuição geográfica das espécies do gênero *Passiflora* no Brasil a partir de informações de coleções científicas depositadas na rede *Species Link* (<http://splink.cria.org.br>) e complementadas por coleções de herbários do Museu Botânico Municipal (MBM) e do Herbário do Departamento de Botânica da UFPR (UPCB). A partir desses dados, foi construída uma planilha bruta que foi adequada ao protocolo descrito a seguir para eliminar erros que comprometessem o objetivo desse trabalho:

- Eliminação dos dados com informação taxonômica incompleta;
- Conferência das espécies com sinonímias;
- Verificação dos erros ortográficos referentes aos nomes das espécies;
- Eliminação de dados sem coordenadas geográficas e sem possibilidade de georreferenciamento posterior;
- Visualização dos pontos de ocorrência buscando por coordenadas incorretas;

- Georreferenciamento dos dados sem coordenadas ou com coordenadas incorretas: (i) busca no banco de dados da instituição onde o exemplar está depositado (ii) busca por coordenadas de localidades, com a ferramenta *geoloc* do *SpeciesLink*; e (iii) busca por coordenadas dos municípios a partir da base de dados do IBGE.

A partir das informações georreferenciadas foi criado um mapa de distribuição para cada espécie e subgêneros com o programa DIVA-GIS ([http://: diva-gis.org](http://diva-gis.org)) (ANEXO 02).

### 3.3 Caracterização do nicho das espécies de *Passiflora*

Para representar o nicho fundamental das espécies de *Passiflora* foram utilizadas dezenove variáveis ambientais e uma variável topográfica obtida a partir da base de dados WORLDCLIM GIS versão 1.4 com uma resolução espacial de aproximadamente cinco km (Hijmans et al. 2005) (Tabela 1). Assim, para cada ponto de ocorrência das espécies de *Passiflora* foram extraídos os valores dos descritores ambientais utilizando o programa DIVA-GIS ([http://: diva-gis.org](http://diva-gis.org)).

As variáveis de nicho (variável resposta) de cada espécie foram obtidas, para cada variável, pelas médias dos valores de cada ponto de ocorrência. Esse valor médio é utilizado como representação da posição da espécie no nicho Grinelliano porque não leva em consideração as interações interespecíficas. Desta forma, a base de dados para as análises ficou estruturada com os valores médios das variáveis ambientais para cada espécie.

TABELA 1 – Variáveis ambientais obtidas a partir do WorldClim

Sigla	Descrição das variáveis ambientais
BIO 1	Temperatura média anual
BIO 2	Intervalo médio diurno (média mensal (temp. máx. – temp. mín.))
BIO 3	Isotermalidade (BIO2/BIO7) (* 100)
BIO 4	Sazonalidade de temperatura (desvio padrão *100)
BIO 5	Temperatura máxima do mês mais quente
BIO 6	Temperatura mínima do mês mais frio
BIO 7	Intervalo de temperatura anual (BIO5-BIO6)
BIO 8	Temperatura média do trimestre mais úmido
BIO 9	Temperatura média do trimestre mais seco
BIO 10	Temperatura média do trimestre mais quente
BIO 11	Temperatura média do trimestre mais frio
BIO 12	Precipitação anual
BIO 13	Precipitação do mês mais úmido
BIO 14	Precipitação do mês mais seco
BIO 15	Sazonalidade de precipitação (coeficiente de variação)
BIO 16	Precipitação do trimestre mais úmido
BIO 17	Precipitação do trimestre mais seco
BIO 18	Precipitação do trimestre mais quente
BIO 19	Precipitação do trimestre mais frio

### 3.4 Análise de Dados

Para diminuir o grau de colinearidade entre as variáveis climáticas e a dimensão da matriz, foi utilizada a Análise dos Componentes Principais (PCA), construída a partir da matriz de correlação das variáveis normalizadas (Legendre & Legendre 2003). A seleção de quais componentes seriam interpretados foi feita através do método Broken-Stick (Legendre & Legendre 2003). Esse método divide a variação dos dados entre um número de partes, equivalentes ao número de componentes principais, gerando valores de explicação ao acaso. Assim, qualquer autovalor que explica uma quantidade de variação igual, ou inferior, não tem

interpretação biológica (Legendre & Legendre 2003). Portanto, os componentes gerados foram interpretados como eixos do nicho onde as análises de distribuição das espécies do gênero *Passiflora* no espaço de nicho climático foram analisadas.

A fim de verificar se a ocupação do nicho (componentes gerados pela PCA) possui sinal filogenético, foi estimado o parâmetro  $\lambda$  de Pagel (Pagel 1999). Os eixos de nicho que possuíam estruturação filogenética, ou seja, maior sinal filogenético do que se espera ao acaso, foram analisados para determinar qual a forma de evolução dessa ocupação. Assim, foram ajustados os modelos evolutivos de Movimento Browniano, Ornestein-Unlebeck e White Noise. A seleção dos melhores modelos foi feita a partir do Critério de Informação de Akaike (AIC), que mede a perda de informação associada com cada modelo ajustado (Butler & King 2004). A partir dos resultados, foi escolhido o modelo com o menor valor de AIC (Johnson & Omland 2004). Todas as análises foram realizadas utilizando o software estatístico R (R Development Core Team 2012) com os pacotes Ape (Paradis et al. 2004), Geiger (Harmon et al. 2009), Phytools (Revell 2012) e Vegan (Oksanen et al. 2013).

## 4 RESULTADOS

Foram reunidos 14.654 pontos de ocorrência para as 58 espécies de *Passiflora*, que foram utilizados para gerar o banco de dados de distribuição geográfica das espécies. No entanto, foram utilizados somente 10.519 registros de ocorrência, pois esses atendiam aos pressupostos do protocolo para eliminar erros que comprometessem o trabalho (Anexo 1).

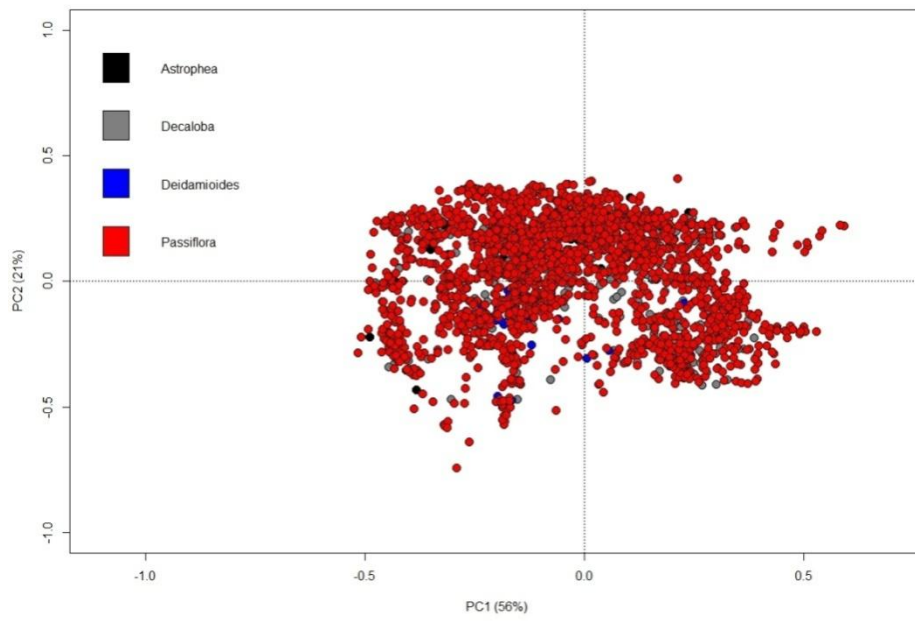
Para a análise de ocupação de nicho, foram produzidos 19 componentes principais pela Análise dos Componentes Principais (PCA). Os três primeiros componentes explicaram 88% da variação total dos dados e foram selecionados para as análises através do método Broken-Stick (PC1=56%, PC2=21%, PC3=12%) (Tabela 2). O PC1 apresentou forte associação com os padrões de temperatura, especialmente com a temperatura média anual, isotermalidade, sazonalidade da temperatura, temperatura mínima no mês mais frio e com as temperaturas médias no trimestre mais úmido, seco, quente e frio. Já, os PC2 e PC3 estão associados com níveis de precipitação. O PC2 apresentou relação com a precipitação anual, sazonalidade de precipitação, precipitação do mês e trimestre mais secos e com a precipitação no trimestre mais frio, enquanto que o PC3 apresentou relação com a altitude, precipitação do mês e trimestre mais úmidos e com a precipitação do trimestre mais quente.

TABELA 2 - Eixos da Análise de Componentes Principais das variáveis ambientais associadas com a distribuição de espécies de *Passiflora* no Brasil.

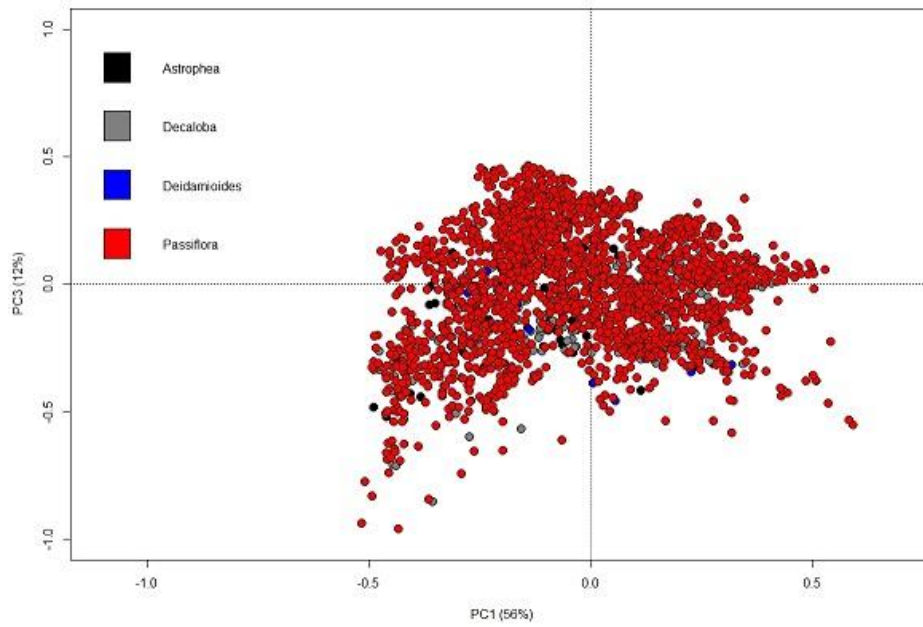
Variável climática	PC1	PC2	PC3
Altitude	0,216	0,273	-0,080
Temperatura média anual	-0,332	-0,010	-0,008
Intervalo médio diurno	0,106	0,314	-0,130
Isotermalidade	-0,221	0,221	-0,105
Sazonalidade de temperatura	0,270	-0,135	0,077
Temperatura máxima do mês mais quente	-0,277	0,012	-0,006
Temperatura mínima do mês mais frio	-0,328	-0,086	0,044
Intervalo de temperatura anual	0,243	0,124	-0,067
Temperatura média do trimestre mais úmido	-0,273	0,013	-0,467
Temperatura média do trimestre mais seco	-0,318	-0,049	0,022
Temperatura média do trimestre mais quente	-0,305	-0,092	0,017
Temperatura média do trimestre mais frio	-0,335	0,017	-0,028
Precipitação anual	0,014	-0,271	-0,442
Precipitação do mês mais úmido	-0,032	0,007	-0,546
Precipitação do mês mais seco	0,090	-0,433	0,007
Sazonalidade de precipitação	-0,095	0,393	-0,192
Precipitação do trimestre mais úmido	-0,032	-0,015	-0,549
Precipitação do trimestre mais seco	0,090	-0,433	0,008
Precipitação do trimestre mais quente	0,205	-0,068	-0,302
Precipitação do trimestre mais frio	-0,111	-0,324	-0,154
Proporção da variação explicada	0,56	0,21	0,12

A análise da ocupação do nicho (biplot dos componentes principais) das espécies de *Passiflora*, conforme a divisão em subgêneros indica que a maioria das espécies ocupa essencialmente as mesmas regiões do espaço do nicho climático (Figura 1).

(A)



(B)



(C)

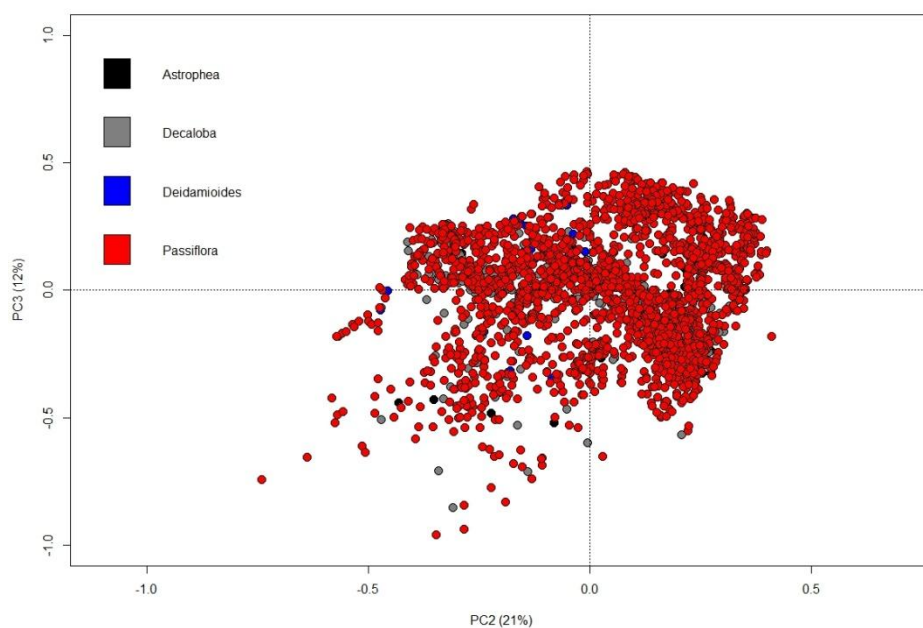


FIGURA 01 – Biplot dos três primeiros componentes principais: (A) PC1 vs PC2; (B) PC1 vs PC2; (C) PC2 vs PC3.

Embora a ocupação seja muito semelhante, somente o primeiro componente principal apresentou sinal filogenético ( $\lambda=0,85$ ;  $p<0,009$ ), indicando variações na ocupação deste eixo do nicho pelas espécies. O segundo ( $\lambda=0,73$ ;  $p=1,00$ ) e terceiro componentes ( $\lambda=0,49$ ;  $p=1,00$ ) não estão associados a variações ao longo da evolução do grupo. Quanto aos modelos evolutivos testados, o PC1 teve seus dados com melhor ajuste pelo modelo de Ornstein-Unlebeck (valores de AIC para: OU=126,73; BM=131,24 e WN=137,21).

Quando o PC1 foi plotado na filogenia (Figura 2), observou-se uma clara distinção entre as espécies que habitam regiões com ambientes mais homogêneos, que possuem temperaturas mais altas e maior índice de pluviosidade (*P. vespertilio*, *P. micropetala*, *P. rubra*, *P. mansoi*, *P. ceratocarpa*, *P. candida*, *P. foetida*, *P. vitifolia*, *P. coccinea*, *P. nítida*, *P. riparia*, *P. ambígua* e *P. quadrangularis*) daquelas que ocorrem preferencialmente em regiões onde o ambiente é mais variado e a precipitação está mais concentrada nos meses mais quentes (*P. setulosa*, *P. mendocaei*, *P. ishnoclada*, *P. caerulea*, *P. tenuifila*, *P. urubicensis*, *P. elegans* e *P. actinia*).

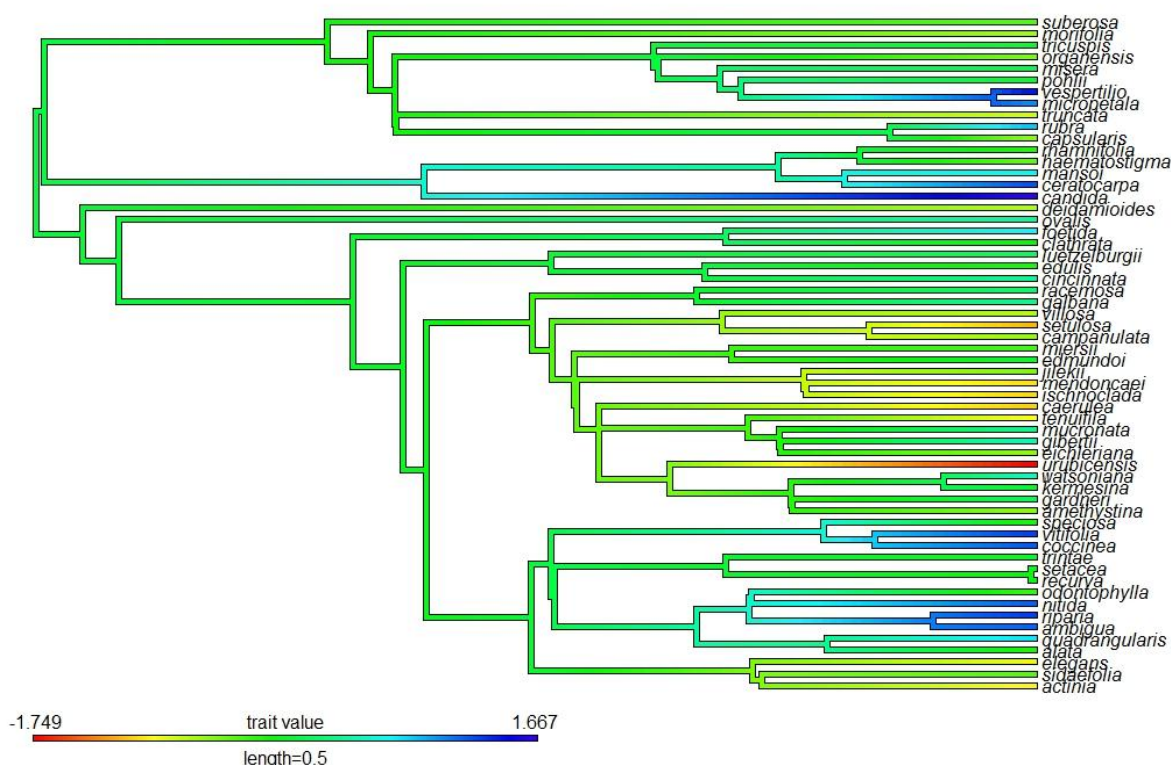


FIGURA 2 - Primeiro eixo do PC das variáveis climáticas ao longo da filogenia de *Passiflora*. Este eixo está fortemente associado com a temperatura. Valores correspondentes a cada variável climática estão indicados na Tabela 2.

#### 4.1 Ocupação das regiões fitogeográficas

A partir da análise de componentes principais, as espécies de *Passiflora* analisadas nesse estudo demonstraram ocupar, essencialmente, as mesmas regiões do espaço do nicho climático. Com base na separação do Brasil em cinco domínios fitogeográficos (Amazônia [AM], Caatinga [CA], Campos Sulinos [CS], Cerrado [CE] e Floresta Atlântica [FA]) proposto por Fiaschi & Pirani (2009), foi verificado como as espécies de *Passiflora* ocupam esse território. Ao analisarmos essa distribuição, verificamos que algumas espécies estão distribuídas em mais de um domínio fitogeográfico, mas algumas são restritas a determinadas regiões. Outras como *P. alata*, *P. misera*, *P. foetida*, *P. edulis* e *P. capsularis* ocorrem em todo território nacional e, portanto em todas as regiões fitogeográficas e algumas apresentam ampla

distribuição, mas não ocorrem em todo o território nacional como, *P. tricuspis* que apenas não se encontra distribuída na região dos CS e *P. suberosa* que somente não ocorre na AM.

Das espécies de *Passiflora* analisadas nesse estudo, 21 ocorrem na AM, 32 no CE, 17 na CA, 12 nos CS e 49 na FA. A maioria dessas espécies, portanto, ocorre em mais de um domínio fitogeográfico (Tabela 3). *P. rhamnifolia* e *P. watsoniana* têm ocorrência disjunta na AM e FA; *P. watsoniana* está distribuída na AM, na CA e na FA; *P. ceratocarpa*, *P. coccinea*, *P. mansoi*, *P. nitida*, *P. pohlii*, *P. quadrangularis*, *P. rhamnifolia* e *P. speciosa* na AM, no CE e na FA; *P. clathrata*, *P. gardneri*, *P. gibertii*, *P. haematostigma*, *P. organensis* e *P. trintae* no CE e na FA; *P. cincinnata*, *P. edmundoi*, *P. galbana*, *P. kermesina* e *P. mucronata* no CE, na CA e na FA; *P. amethystina*, *P. caerulea*, *P. eichleriana*, *P. morifolia* no CE, na FA e nos CS; *P. recurva* e *P. rubra* no CE e na CA; *P. luetzelburgii*, *P. setacea* e *P. villosa* na FA e na CA, *P. elegans* e *P. tenuifila* na FA e nos CS; *P. ambigua*, *P. candida*, *P. micropetala*, *P. riparia*, *P. vespertilio* e *P. vitifolia* ocorrem somente na AM.

As espécies que ocorrem em praticamente toda a extensão da FA são *P. miersii*, *P. organensis*, *P. villosa* e *P. morifolia*. As demais espécies apresentam um padrão de ocorrência diferenciado entre a porção norte e sul da FA. As espécies que ocorrem ao sul são *P. actinia*, *P. campanulata*, *P. jileki*, *P. mendoncaei*, *P. setulosa*, *P. tenuifila* e *P. truncata*, sendo que *P. ischnoclada* ocorre apenas em São Paulo e *P. urubicensis* em Santa Catarina. E as espécies que ocorrem na porção norte são *P. deidamioides*, *P. edmundoi*, *P. galbana*, *P. mucronata*, *P. odontophylla*, *P. ovalis*, *P. racemosa*, *P. rhamnifolia*, *P. setacea*, *P. sidaefolia*, *P. speciosa*, *P. vespertilio* e *P. watsoniana*.

TABELA 3: Distribuição das espécies de *Passiflora* analisadas nas regiões fitogeográficas do Brasil propostas por Fiaschi & Pirani (2009). Cinza escuro=distribuição das espécies endêmicas de uma única região fitogeográfica.

Espécies	AM	CE	CA	FA	CS
<i>P. actinia</i>				■	
<i>P. alata</i>	■	■	■	■	■
<i>P. ambigua</i>	■				
<i>P. amethystina</i>		■		■	■
<i>P. caerulea</i>		■			■
<i>P. campanulata</i>				■	
<i>P. candida</i>	■				
<i>P. capsularis</i>	■	■	■	■	■
<i>P. ceratocarpa</i>		■	■	■	
<i>P. cincinnata</i>		■	■	■	
<i>P. clathrata</i>		■	■	■	
<i>P. coccinea</i>	■	■	■	■	
<i>P. deidamioides</i>				■	
<i>P. edmundoi</i>		■	■	■	■
<i>P. edulis</i>	■	■	■	■	■
<i>P. eichleriana</i>		■	■	■	
<i>P. elegans</i>		■	■	■	
<i>P. foetida</i>	■	■	■	■	■
<i>P. galbana</i>		■	■	■	
<i>P. gardneri</i>		■	■	■	
<i>P. gibertii</i>		■	■	■	
<i>P. haematostigma</i>		■	■	■	
<i>P. ischnoclada</i>				■	
<i>P. jilekii</i>				■	
<i>P. kermesina</i>		■	■	■	
<i>P. luetzelburgii</i>		■	■	■	
<i>P. mansoi</i>	■	■	■	■	
<i>P. mendoncae</i>				■	
<i>P. micropetala</i>	■				
<i>P. miersi</i>				■	
<i>P. misera</i>	■	■	■	■	■
<i>P. morifolia</i>		■	■	■	■
<i>P. mucronata</i>		■	■	■	
<i>P. nitida</i>	■	■	■	■	
<i>P. odontophylla</i>				■	

Continuação Tabela 3:

<b>Espécies</b>	<b>AM</b>	<b>CE</b>	<b>CA</b>	<b>FA</b>	<b>CS</b>
<i>P. organensis</i>					
<i>P. ovalis</i>					
<i>P. pohlii</i>					
<i>P. quadrangularis</i>					
<i>P. racemosa</i>					
<i>P. recurva</i>					
<i>P. rhamnifolia</i>					
<i>P. riparia</i>					
<i>P. rubra</i>					
<i>P. setacea</i>					
<i>P. setulosa</i>					
<i>P. sidaefolia</i>					
<i>P. speciosa</i>					
<i>P. suberosa</i>					
<i>P. tenuifila</i>					
<i>P. tricuspis</i>					
<i>P. trintae</i>					
<i>P. truncata</i>					
<i>P. urubicensis</i>					
<i>P. vespertilio</i>					
<i>P. villosa</i>					
<i>P. vitifolia</i>					
<i>P. watsoniana</i>					

## 5 DISCUSSÃO

A hipótese de conservação filogenética de nicho climático nas 58 espécies de *Passiflora* analisadas nesse trabalho foi confirmada. A diferenciação observada nos nichos climáticos das espécies desse gênero mostrou uma forte correlação com a temperatura média anual e a sazonalidade da temperatura (especialmente durante os meses mais frios), seguida pela precipitação (especialmente nos meses mais quentes), sendo que a variação dentro destes aspectos climáticos foi um dos fatores que definiu geograficamente a ocorrência de algumas espécies. Mesmo essas variações ambientais sendo fatores de restrição de ocupação de nicho para algumas espécies, essas podem estar relacionadas com adaptações fisiológicas (Crawley 1997), ocorrendo muitas vezes em diferentes regiões fitogeográficas e apresentando ampla distribuição geográfica (Fiaschi & Pirani 2009).

No Brasil o gênero *Passiflora* apresenta espécies com distribuição restrita e espécies com ampla distribuição. As espécies de ocorrência restrita estão intimamente ligadas, tanto a características ambientais como temperaturas mais amenas e maior sazonalidade da temperatura, quanto a locais onde a temperatura e os índices de precipitação são mais elevados (principalmente as espécies que ocorrem na Amazônia). Dessa forma, como o modelo de evolução por OU foi o que melhor representou os dados, pode-se inferir que a seleção estabilizadora está evitando que estas espécies de distribuição restrita ampliem a sua área de distribuição (Donoghue 2008). Por exemplo, a alta diversidade de *Passiflora* encontrada na região dos Andes na Colômbia está relacionada com duas variáveis climáticas, temperatura e precipitação. Essas duas variáveis explicaram a ocorrência de 77% das 162 espécies de *Passiflora* encontradas na Colômbia (Ocampo et al. 2010). Essas também são as duas principais variáveis climáticas que definem a ocorrência das espécies de *Passiflora* no Brasil, em uma escala espacial muito maior.

Liu et al. (2012) analisaram 185 gêneros de duas subfamílias monofiléticas, Chloridoideae e Panicoideae, que juntas correspondem a 90% das espécies de gramíneas C<sub>4</sub> do mundo. Liu et al. (2012) demonstraram que características morfológicas e variáveis que definem o habitat, como disponibilidade de água e sombreamento, têm forte sinal filogenético (estimado pelo de  $\lambda$  Pagel) sugerindo que, tanto a morfologia da planta como a preferência do habitat podem estar envolvidos na determinação dos padrões de distribuição, principalmente por essas espécies preferirem zonas climáticas específicas. Esse estudo analisou praticamente todas as espécies de duas subfamílias permitindo afirmar que, para determinados grupos de

plantas, a ocorrência, sob determinadas características do ambiente, está relacionada com o processo evolutivo de conservação filogenética de nicho mantendo as características ancestrais de espécies filogeneticamente relacionadas.

A explicação mais aceita para a ocorrência disjunta da família Passifloraceae na Austrália, Ásia, África e América do Norte, Central e do Sul segue um cenário biogeográfico proposto por outros autores para vários grupos de plantas (Antonelli et al. 2009; Burnham & Graham 1999; Antonelli & Sanmartín 2011) onde a família é originária da África, cruza a Europa e a Ásia chegando ao Novo Mundo por meio de pontes de terra (Muschner et al. 2012). Os resultados apresentados por Muschner et al. (2012) indicam que os ancestrais do gênero *Passiflora* chegaram à América Central e se diversificaram rapidamente de lá, sendo que o tempo de diversificação dos subgêneros de *Passiflora* mostra que a colonização ocorreu de forma gradual na América do Norte e Sul.

Ao se comparar o trabalho de Ocampo et al. (2010) com os dados de ocorrência das espécies de *Passiflora* no Brasil (presente trabalho) e o estudos realizado por Muschner et al. (2012), percebe-se que a região dos Andes da Colômbia e Venezuela seja uma possível rota para a diversificação e ocupação desse gênero no Brasil. Sendo essa hipótese suportada pelas espécies (*P. ambigua*, *P. amethystina*, *P. cincinnata*, *P. coccinea*, *P. foetida*, *P. micropetala*, *P. misera*, *P. nitida*, *P. quadrangularis*, *P. riparia*, *P. rubra*, *P. suberosa*, *P. vespertilio* e *P. vitifolia*) que ocorrem nos dois países, na região amazônica, ou apresentam ampla distribuição no Brasil (Killip 1938; Cervi 1997; Ulmer & MacDougal 2004; Ocampo et al. 2010). Num território contínuo, a visualização dessa distribuição e a compreensão desse processo parecem claros, no entanto, três espécies (*P. amethystina*, *P. cincinnata* e *P. suberosa*) que ocorrem na Colômbia e no Brasil não apresentam registro de coleta justamente na região da AM ocidental, área que faz fronteira com esses dois territórios e provável rota para a dispersão das espécies. Essas espécies têm distribuição semelhante, ocorrendo no CE e em toda região leste do Brasil, podendo configurar um processo de vicariância (Silva & Bates 2002).

O padrão disjunto de distribuição das espécies citadas acima é suportado pela grande similaridade biótica das savanas da América do Sul (Prado & Gibbs 1993) e por condições climáticas semelhantes (Ortiz-Jaureguizar & Cladera 2006). Uma opinião consensual é que essas regiões foram ligadas num passado recente (Silva & Bates 2002) durante os períodos interglaciais no quaternário (Ortiz-Jaureguizar & Cladera 2006). Sob essas condições acredita-se que os Cerrados Brasileiro e Andino tenham expandido e retraído suas escalas durante os ciclos climáticos do quaternário. Nos períodos de retração essa vegetação ficou restrita a

refúgios (Behling 1998). Durante os períodos frios e secos, as savanas se expandiam na AM e ficavam unidas com a vegetação Andina, enquanto as florestas úmidas se retraíam para refúgios ecológicos periféricos (Mayle et al. 2000). Durante os períodos úmidos e quentes, as florestas tropicais espalhavam-se novamente enquanto as savanas se retraíam para áreas que se aproximam com das que existem atualmente (Mayle et al. 2000). Provavelmente, esses períodos de expansão da savana sejam a ponte que existiu entre a região Andina com o centro-oeste e o sul do Brasil e, portanto, possível rota da dispersão dessas espécies. Esse padrão de ocorrência disjunta também foi constatado para espécies de aves (Silva & Bates 2002).

Segundo Fiaschi & Pirani (2009) os padrões de distribuição geográfica de espécies de plantas no Brasil, em geral, concordam com a subdivisão dos principais domínios geomorfológicos e seus tipos de vegetação. A maioria das espécies são endêmicas para um domínio ou encontradas em uma subdivisão regional ou pequena porção de cada domínio. Várias espécies, no entanto, são comuns na região neotropical ou têm distribuição disjunta entre dois desses domínios. Para algumas espécies de *Passiflora* podemos observar a ocorrência disjunta na AM e na porção norte da FA. As espécies que correspondem a esse padrão de distribuição disjunta entre esses domínios são *P. micropetala*, *P. rhamnifolia* e *P. watsoniana*. Entretanto, espécies como *P. ceratorcarpa*, *P. mansoi* e *P. vesperilio* ocorrem na AM, na porção norte da FA e também no CE demonstrando que essa possa ter sido uma possível rota para a dispersão das espécies entre esses dois domínios.

Essa dinâmica é apoiada por evidências da existência do contato passado entre a FA e a AM por meio da vegetação do CE na diagonal Sul-Americana (Prado & Gibbs 1993). Estudos realizados com plantas e aves apontam para dois caminhos distintos que ligaram essas duas regiões no passado (Silva & Bates 2002; Batalha-Filho et al. 2013). Durante o Mioceno, através do atual sul do CE e Mato Grosso, e no Plioceno ao Pleistoceno possivelmente ocorreram ligações através do CE e CA no nordeste do Brasil (Silva & Bates 2002; Batalha-Filho et al. 2013). Batalha-Filho et al. (2013) sugerem que no nordeste do Brasil podem ter existido duas vias de ligação, uma através da zona costeira dos Estados do Maranhão, Piauí, Ceará e Rio Grande do Norte e outra através de Tocantins e Bahia. Em ambos os períodos em que essas ligações possam ter existido, há suporte para a dispersão de *Passiflora* entre as vias de ligação pelo tempo que esse gênero teria se diferenciado, há 40,5 milhões de anos atrás.

No clado do subgênero *Decaloba*, temos o exemplo de duas espécies que se diferenciaram recentemente (*P. micropetala* e *P. vesperilio*) e apresentam forte semelhança de nicho e distribuição disjunta entre o domínio fitogeográfico da AM e FA norte. Ambas ocorrem

em ambientes onde a temperatura média anual é elevada e existe menor variação da temperatura ao longo do ano, além da forte relação com os índices de pluviosidade (IBGE 2011). *P. micropetala* ocorre nos Estados do norte da FA e na Bahia e *P. vespertilio* ocorre nos Estados do norte brasileiro, mas também há registros no Mato Grosso, Sergipe, Pernambuco, Rio de Janeiro e Minas Gerais. Nos registros de coleta pode-se observar que essas espécies sempre foram coletadas na beira de riachos e córregos, demonstrando assim, que mesmo ocorrendo em áreas com menor índice de pluviosidade (IBGE 2011), elas estão intimamente relacionadas a ambientes úmidos. Ao se plotar as espécies no gráfico com os componentes do PC1 e PC2 observa-se que ambas ocupam essencialmente o mesmo espaço e estão fortemente relacionadas com variáveis ambientais ligadas a precipitação e à temperatura no mês mais frio, ou seja, à disponibilidade de água e temperaturas menores são fatores que limitam a sua distribuição geográfica. A morfologia floral também é extremamente semelhante. As flores de ambas as espécies apresentam sépalas brancas a esverdeadas e pétalas brancas com a corona de filamentos da mesma coloração (Killip 1938; Ulmer & MacDougal 2004). A diferença está no tamanho das flores, *P. micropetala* tem em média 1,5-2cm de diâmetro (Killip 1938) e *P. vespertilio* de 4 a 5 cm diâmetro (Ulmer & MacDougal 2004).

No domínio da FA estudos biogeográficos apontam para uma divisão histórica de espécies que ocorrem na área sul e outro na área norte (Costa 2003; Perret et al. 2006). Independentemente do grupo de estudo e metodologia utilizada, a maioria dos estudos concorda que há uma separação histórica entre as partes norte e sul do domínio, cujos limites são mais ou menos coincidentes com o Vale do Rio Doce no norte do Estado do Espírito Santo (Fiaschi & Pirani 2009). Em contrapartida, outros estudos definem que o limite do bloco sul parece coincidir com a Serra da Mantiqueira no Estado de São Paulo (Pinto-da-Rocha et al. 2005; Martins 2011). Independente da fronteira, o bloco sul da FA parece ser influenciado mais fortemente por elementos de outras regiões, em vez de compartilhar um elevado número de táxons com a AM. Como exemplo, alguns táxons Andinos podem ser encontrados no bloco sul, mas normalmente são ausentes no bloco norte (Fiaschi & Pirani 2009).

Para a maioria das espécies de *Passiflora* que ocorrem na FA foi detectado esse padrão de distribuição distinta entre os blocos norte e sul. Entretanto, para esse gênero, a divisa entre norte e sul está situada em São Paulo para a maioria das espécies, com poucas estando no limite do Estado do Espírito Santo, o que demonstra que a variável ambiental relacionada a baixas temperaturas é um fator seletivo que restringe a ocorrência de determinadas espécies. Dentro desse aspecto de ocorrência, três espécies relacionadas aos ambientes mais frios são

filogeneticamente próximas, *P. jileki*, *P. mendoncae* e *P. ischnoclada* são irmãs, demonstrando que existe conservação de nicho sob pressão de seleção para ambientes com temperaturas mais amenas.

Para aquelas que ocorrem no bloco norte da FA, duas espécies (*P. galbana* e *P. racemosa*) são filogeneticamente próximas, sendo *P. racemosa* endêmica do Rio de Janeiro. Outra espécie (*P. odontophylla*) que também ocorre na região norte da Floresta Atlântica é espécie irmã de *P. nitida* que ocorre na FA, CE e AM. Essas duas espécies são relacionadas filogeneticamente com *P. riparia* e *P. ambigua* que ocorrem na Amazônia brasileira e colombiana. A proximidade filogenética ilustra a via de dispersão dessas espécies, como também demonstra que, apesar de ocorrerem de forma disjunta, conservam seu nicho ancestral relacionado principalmente a temperaturas elevadas. Outra característica da família, de ser essencialmente neotropical pode ser observada na distribuição das espécies através da FA, onde um número menor de espécies ocorre no bloco sul, demonstrando que quanto maior a latitude menor é a diversidade de espécies de *Passiflora* (Mäder et al. 2009).

Sob o contexto da Biologia da Conservação, estudos sobre conservação filogenética de nicho são excelentes preditores de como as espécies se comportarão sob o cenário atual de mudanças globais, onde espécies que apresentam forte conservação de nicho estarão mais suscetíveis a extinções, enquanto que outras tenderão a se adaptar às novas mudanças. Os resultados aqui apresentados sugerem que algumas espécies do gênero *Passiflora*, de distribuição mais restrita e que habitam ambientes mais homogêneos como *P. elegans*, *P. racemosa*, *P. truncata* e *P. urubicensis*, *P. setulosa* e *P. ischnoclada*, que pertencem a lista de espécies ameaçadas de extinção do IBAMA (Machado et al. 2008), são altamente suscetíveis às mudanças climáticas, enquanto que outras, de distribuição mais ampla como *P. alata*, *P. capsularis*, *P. cincinnata*, *P. edulis*, *P. foetida*, *P. misera*, *P. pohlii* e *P. suberosa* e que habitam ambientes mais heterogêneos, tenderão a preservar a história evolutiva do grupo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerly, D.D. (2003). Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. **International Journal of Plant Sciences** 164: S165–S184.
- Antonelli A., Nylander, J.A.A., Persson, C. & Sanmartín, I. (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. **Proc. Natl. Acad. Sci.** 106: 9749-9754.
- Antonelli, A. and Sanmartín, I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics? **Taxon** 60: 403-414.
- APG III. Angiosperm Phylogenetic Group III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society. London**, v. 161, p.105-121, 2009.
- 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. Ornithol.** 154: 41–50.
- Bartoszek, K., Pienaar, J., Mostad, P., Andersson, S., and Hansen, T.F. (2012). A phylogenetic comparative method for studying multivariate adaptation. **Journal of Theoretical Biology** 314: 204–215.
- Behling, H. (1998). Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology** 99: 143-156.
- Blomberg S.P. & Garland, T. (2002). Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. **J. Evol. Biol.** 15: 899-910.
- Blomberg, S.P., Garland, T., Ives, A.R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution** 57(4): 717–745.

Brown, J.H., Stevens, G.C. & Kaufman, D.M. (1996). The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. **Annual Review of Ecology and Systematics** 27: 597-623.

Bruckner, C.H., Suassuna, T.M.F., Rêgo, M.M., Nunes, E.S. **Auto-incompatibilidade do maracujá – implicações no melhoramento genético.** In: Faleiro, F.G.; Junqueira, N.T.V.; Braga, M.F. (Eds.) Maracujá: germoplasma e melhoramento genético. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2005 187 – 210 p.

Burbrink, F.T., Ruane, S. and Pyron, R.A. (2012). When are adaptive radiations replicated in areas? Ecological opportunity and unexceptional diversification in West Indian dipsadine snakes (Colubridae : Alsophiini). **Journal of Biogeography** 39: 465–475.

Burnham, R.J. and Graham, A. (1999). The history of Neotropical vegetation: new developments and status. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 86: 546–589.

Butler, M.A. and King, A.A. (2004). Phylogenetic comparative analysis: A modeling approach for adaptive evolution. **The American Naturalist** vol. 164, no. 6.

Cervi, A.C. (1997). Passifloraceae do Brasil: estudo do gênero *Passiflora* L. subgênero *Passiflora*. **Fontqueria** 45: 1-92.

Cervi, A.C. (2005). Espécies de *Passiflora* L. (Passifloraceae) publicadas e descritas nos últimos 55 anos (1950-2005) na América do Sul e principais publicações brasileiras. **Estud. Biol.** 27: 19-24.

Cervi, A.C. (2006). O gênero *Passiflora* L.(Passifloraceae) no Brasil, espécies descritas após o ano de 1950. **Adumbrationes ad summae editionem** 16: 1-5.

Cervi, A.C., Milward-de-Azevedo, M.A., Bernacci, L.C. (2010). **Passifloraceae. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil.** Rio de Janeiro, Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

- 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: 71–86.
- Crawley, M. J. Life history and environment. In: **Plant Ecology**, ed. M. J. Crawley. Oxford, UK: Blackwell Science, 1997.
- Diniz-Filho, J.A.F. and Vieira, C.M. (1998). Padrões e processos na evolução do tamanho do corpo em carnívoros (mammalia) da América do sul. **Revista Brasileira de Biologia** 58: 649-657.
- Diniz-Filho, J.A.F., Santos, T., Rangel, T.F., Bini, L.M. (2012). A comparison of metrics for estimating phylogenetic signal under alternative evolutionary models. **Genetics and Molecular Biology** 35: 673-679.
- Donoghue, M.J. (2008). A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. **Proc. Nat. Acad. Sci.** 105(Suppl. 1): 11549-11555.
- Elton, C. (1933). **The Ecology of Animals**. Methuen, London.
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. **American Nature** 126: 1-25.
- Felsenstein, J. (1988). Phylogenies and quantitative characters. **Annual. Revist. Ecology Systematic.** 19: 445-71.
- Feuillet, C.P. and MacDougal, J.M. (2003). A new infrageneric classification of *Passiflora*. **Passiflora** 13: 34–38.
- Fiaschi, P. and Pirani, J. (2009). Review of plant biogeographic studies in Brazil. **Journal of Systematics and Evolution** 47: 477–496.
- Freckleton, R.P., Harvey, P.H., Pagel, M. (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: A test and review of evidence. **American Nature** 160: 712-726.

Garland, T. and Ives, A.R. (2000). Using the past to predict the present: confidence intervals for regression equations in phylogenetic comparative methods. **American Nature** 155: 346–364.

Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. **Auk** 34: 427–433.

Hansen, T.F., Pienaar, J., Orzack, S.H. (2008). A comparative method for studying adaptation to a randomly evolving environment. **Evolution** 62: 1965–1977.

Harmon, L., Weir, J., Brock, C., Glor, R., Challenger, W. (2009). Geiger: Analysis of evolutionary diversification. R package version 1.3-1. [http://CRAN.R-project.org/package = geiger](http://CRAN.R-project.org/package=geiger).

Harvey, P.H. and Pagel, M.D. **The comparative method in evolutionary biology**. Oxford University Press, 1991.

Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology** 25, 1965–1978.

Hoorn C., Wesselingh, F.P., Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A. (2010). Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. **Science** 927, 330.

Hutchinson, G.E. *A Treatise on Limnology: Introduction to lake biology and the limnoplankton* (Vol. 1), John Wiley & Sons, 1957.

IBGE. Ministério de Minas e Energia, Secretaria de Geologia, Mineração e Transformação Mineral. **Levantamento da geodiversidade: Projeto atlas pluviométrico do Brasil**. Brasília, 2011. Escala 1:1.000.000.

Johnson, J. B. and Omland, K.S. (2004). Model selection in ecology and evolution. **Trends in Ecology and Evolution** 19, 2.

Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A., Stevens, P.F., Donoghue, M.J. **Sistemática Vegetal – Um enfoque filogenético**. 3ª ed. Editora Artmed, Porto Alegre, 2009.612 p.

Killip, E.P. (1938). The American species of Passifloraceae. Field Museum of Natural History. Botanical Series 19 (1-2): 1-613.

Koschnitzke, C. and Sazima, M. (1997). Biologia floral de cinco espécies de *Passiflora* L. (Passifloraceae) em mata semidecídua. **Revista Brasileira de Botânica** 20: 119–126.

Legendre, P. and Legendre, L. **Numerical Ecology**. 3ª Ed. Amsterdam: Ed. Elsevier, 2003, 814 p.

Liu, H. Edwards, E.J., Freckleton, R.P., Osborne, C.P. (2012). Phylogenetic niche conservatism in C<sub>4</sub> grasses. **Oecologia** 12: 2337.

MacDougal, J.M. (1994). Revision of *Passiflora* subgenus *Decaloba* section *Pseudodysosmia* (Passifloraceae). **Systematic Botany Monographs** 41: 1–46.

Machado, A.B.M, Drummond G.M.M., Paglia, A.P. (2008). Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção. Brasília, DF, MMA, Belo Horizonte, MG, Fundação Biodiversitas, 1ª ed., vol. 1, p. 1420.

Mäder, G., Lorenz-Lemke, A.P., Cervi, A.C., Freitas, L.B. (2009). Novas ocorrências e distribuição do gênero *Passiflora* no Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências** 1980-4849.

Martins, F.M. (2011). Historical biogeography of the Brazilian Atlantic Forest and the Carnaval–Moritz model of Pleistocene refugia: what do phylogeographical studies tell us? **Biological Journal of the Linnean Society** 104: 499–509.

Mayle, F.E., Burbridge, B., Killeen, T.J. (2000). Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. **Science** 290: 2291–2294.

McGuire, C.M. (1999). *Passiflora incarnata* (Passifloraceae): a new fruit crop. **Economic Botany** 53: 161–176.

Muschner, V. C., Lorenz, A., Cervi, A. C., Bonatto, S. L., Souza-Chies, T. T., Salzano, F. M., Freitas, L. B. (2003). A first molecular phylogenetic analysis of *Passiflora* (Passifloraceae). **American Journal of Botany** 90: 1229-1238.

Muschner, V.C., Zamberlan, P.M., Bonatto, S.L., Freitas, L.B. (2012). Phylogeny, biogeography and divergence times in *Passiflora* (Passifloraceae). **Genetics and Molecular Biology** 35, 4 (suppl) 1036-1043.

Ocampo, J., d’Eeckenbrugge, G.C., Jarvis, A. (2010). Distribution of the Genus *Passiflora* L. Diversity in Colombia and Its Potential as an Indicator for Biodiversity Management in the Coffee Growing Zone. **Diversity** 2: 1158-1180.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R. (2013). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-7.[http://CRAN.R-project.org/package = vegan](http://CRAN.R-project.org/package=vegan).

Ortiz-Jaureguizar, E. Cladera, G.A. (2006). Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. **Journal of Arid Environments** 66: 498–532.

Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. **Nature** 401: 28

Paradis, E., Claude, J., Strimmer, K. (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290. R package version 2.0-7.[http://CRAN.R-project.org/package = ape](http://CRAN.R-project.org/package=ape).

Perret, M., Chautems, A., Spichiger, R. (2006). Dispersal–vicariance analysis in the tribe Sinningieae (Gesneriaceae): a clue to understanding biogeographical history of the Brazilian Atlantic Forest. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 93: 340-358.

Peterson, A.T., Soberón, J.J., Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. **Science** 285:1265-1267.

Pillar, V.P., Müller, S.C., Castilhos, Z.M.S., Jacques, A.V.A. **Campos Sulinos - conservação e uso sustentável da biodiversidade**. MMA, 2009, 403 p.

Pinto-da-Rocha, R., Silva, M.B., Bragagnolo, C. (2005). Faunistic similarity and historic biogeography of the harvestmen of southern and southeastern Atlantic rain forest of Brazil. **The Journal of Arachnology** 33: 290-299.

Prado, D.E. and Gibbs, P.E. (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 80: 902-927.

R Development Core Team. (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>. Accessed in: 11 October 2013.

Revell, L.J. (2012). Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods Ecol Evol** 3: 217–223.

Semir, J. and Brown, K.S. Jr. (1975). Maracujá: a flor da paixão. **Revista Geográfica Universal**, fevereiro, 41–47.

Silva, J.M.C. and Bates, J.M. (2002). Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot. **BioScience** 52, 3.

Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. **Ecology letters** 10:1115-23.

Stevens, P. F. (2001). **Angiosperm Phylogeny Website**. Version 12, July 2012. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Accessed in: 25 september 2013.

Tokuoka, T. (2012). Molecular Phylogenetic analysis on Passifloraceae sensu lato (Malpighiales) based on plastid and nuclear DNA sequences. **Plant Research**. 125: 487-497.

Ulmer, T. and MacDougal, J.M. **Passiflora: passionflowers of the world**. Portland, TimberPress, 430 pp. 2004.

Varassin, I.G. and Silva, A.G. (1999). A melitofilia em *Passiflora alata* Dryander (Passifloraceae), em vegetação de restinga. **Rodriguésia** 50: 5–17.

Varassin, I.G., Trigo, J.R., Sazima, M. (2001). The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society** 136: 139-152.

Wiens, J.J. (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. **Evolution** 58: 193-97.

Wiens, J.J. and Donoghue, M.J. (2004). Historical biogeography, ecology, and species richness. **Trends in Ecology and Evolution** 19: 639–644.

Wiens, J.J. and Graham, C.H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. **Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst** 36: 519–539.

Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Davies, T.J., Grytnes, J-A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M., Stephens, P.R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. **Ecology Letters** 13: 1310–1324.

Williams, P.A., Karl, B.J., Bannister, P., Lee, W.G. (2000). Small mammals as potential seed dispersers in New Zealand. **Austral Ecology** 25: 523–532.

**ANEXO 1** – Espécies utilizadas nas análises e número de pontos de ocorrência utilizados nas análises

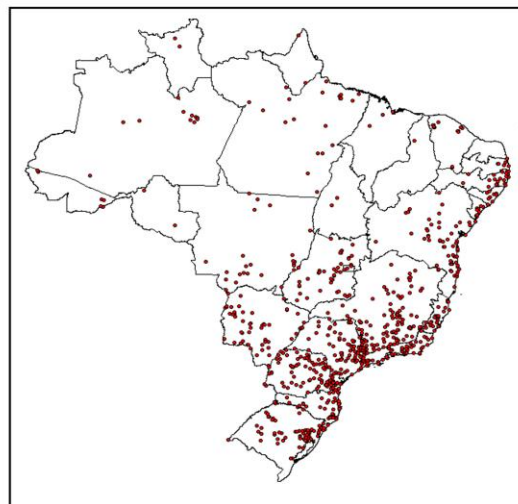
<b>Astrophea</b>	<b>Total pontos ocorrência</b>	<b>Pontos ocorrência usados</b>
<i>P. candida</i>	28	24
<i>P. ceratocarpa</i>	23	16
<i>P. haematostigma</i>	398	314
<i>P. mansoi</i>	107	81
<i>P. rhamnifolia</i>	152	121
<b>Deidamioides</b>		
<i>P. deidamioides</i>	37	28
<i>P. ovalis</i>	303	249
<b>Decaloba</b>		
<i>P. capsularis</i>	535	424
<i>P. micropetala</i>	15	10
<i>P. misera</i>	493	315
<i>P. morifolia</i>	95	77
<i>P. organensis</i>	367	267
<i>P. rubra</i>	79	36
<i>P. pohlii</i>	249	174
<i>P. suberosa</i>	549	444
<i>P. tricuspis</i>	220	160
<i>P. truncata</i>	55	37
<i>P. vespertillio</i>	102	50
<b>Passiflora</b>		
<i>P. actinia</i>	247	224
<i>P. alata</i>	686	557
<i>P. ambigua</i>	17	11
<i>P. amethystina</i>	810	685
<i>P. caerulea</i>	249	201
<i>P. campanulata</i>	87	74
<i>P. cincinnata</i>	1103	802
<i>P. clathrata</i>	84	51
<i>P. coccinea</i>	388	244
<i>P. edmundoi</i>	272	212
<i>P. edulis</i>	1150	670
<i>P. eichleriana</i>	76	55
<i>P. elegans</i>	86	74
<i>P. foetida</i>	1489	934
<i>P. galbana</i>	542	428
<i>P. gardneri</i>	31	22
<i>P. gibertii</i>	68	49
<i>P. ischnoclada</i>	11	8

<i>P. jileki</i>	276	204
<i>P. kermesina</i>	286	195
<i>P. luetzelburgii</i>	182	116
<i>P. mendoncaei</i>	86	63
<i>P. miersii</i>	157	103
<i>P. mucronata</i>	554	381
<i>P. nitida</i>	220	125
<i>P. odontophylla</i>	21	17
<i>P. quadrangularis</i>	40	20
<i>P. racemosa</i>	163	85
<i>P. recurva</i>	170	138
<i>P. riparia</i>	32	17
<i>P. setacea</i>	351	246
<i>P. setulosa</i>	24	17
<i>P. sidaefolia</i>	29	23
<i>P. speciosa</i>	390	309
<i>P. tenuifila</i>	101	71
<i>P. trintae</i>	78	67
<i>P. urubicensis</i>	6	5
<i>P. villosa</i>	154	115
<i>P. vitifolia</i>	43	12
<i>P. watsoniana</i>	88	62
<b>Total 58 espécies</b>	<b>14.654</b>	<b>10.519</b>

ANEXO 2 - Mapas de ocorrência dos subgêneros e das espécies de *Passiflora*.



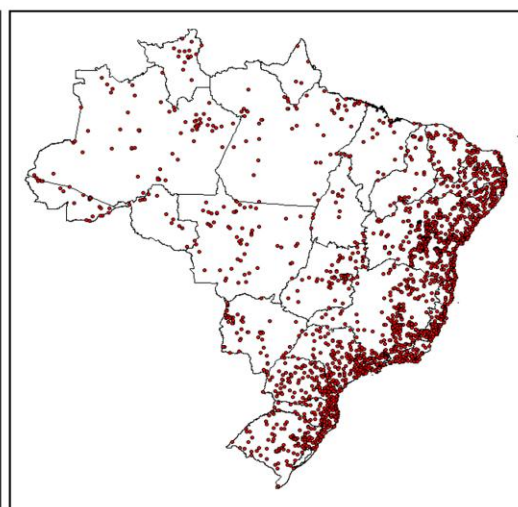
Subgênero *Astophea*



Subgênero *Decaloba*



Subgênero *Deidamiodes*



Subgênero *Passiflora*



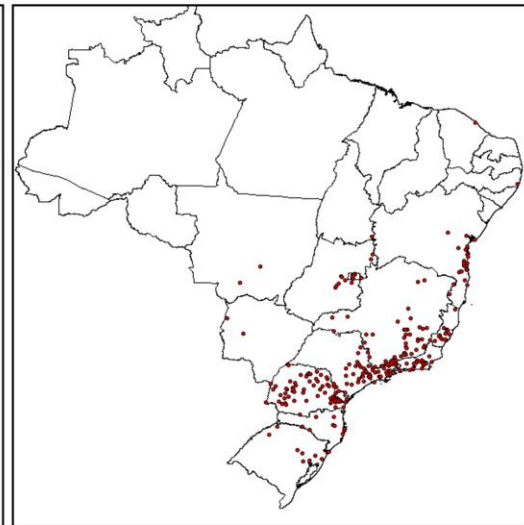
*Passiflora actinia*



*Passiflora ambigua*



*Passiflora alata*



*Passiflora amethystina*



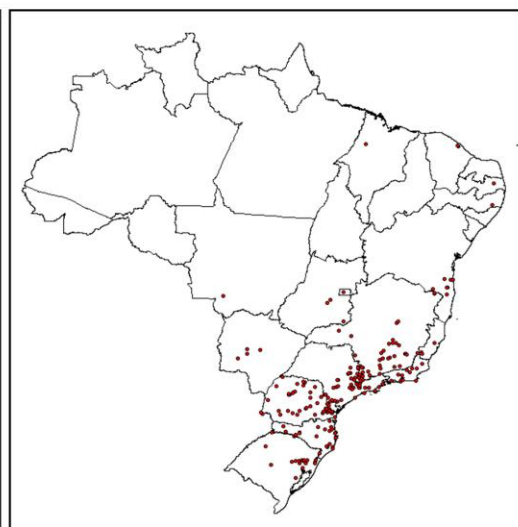
*Passiflora caerulea*



*Passiflora campanulata*



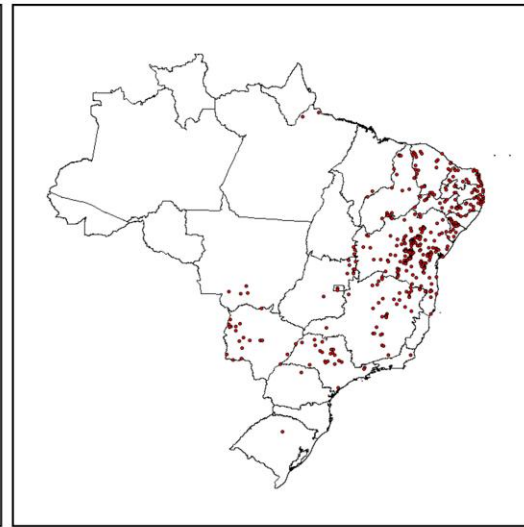
*Passiflora candida*



*Passiflora capsularis*



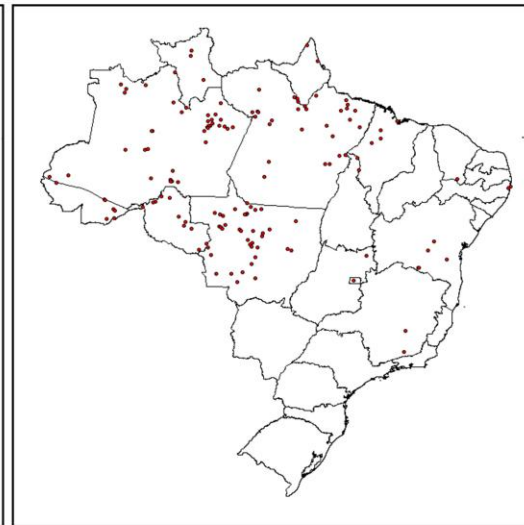
*Passiflora ceratocarpa*



*Passiflora cincinnata*



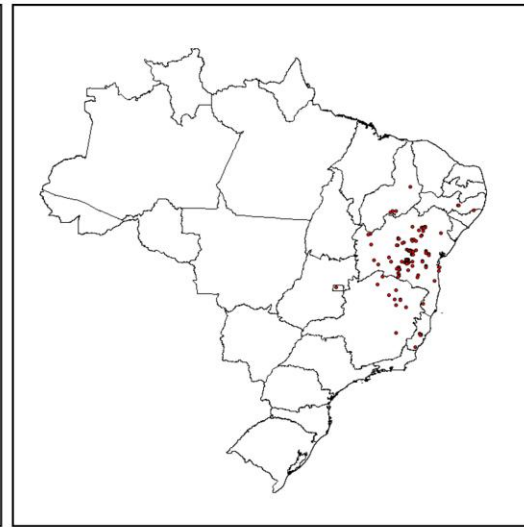
*Passiflora clathrata*



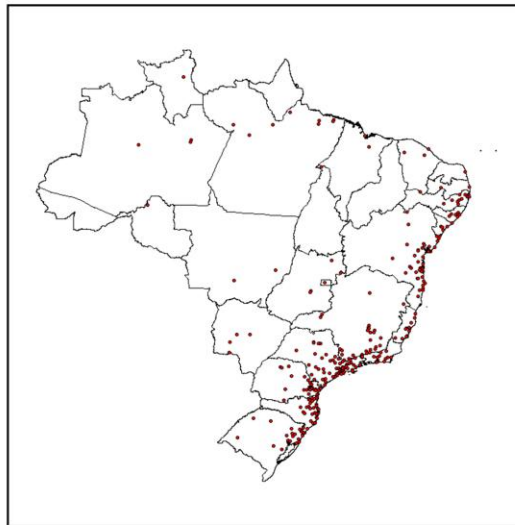
*Passiflora coccinia*



*Passiflora deidamiodes*



*Passiflora edmundoi*



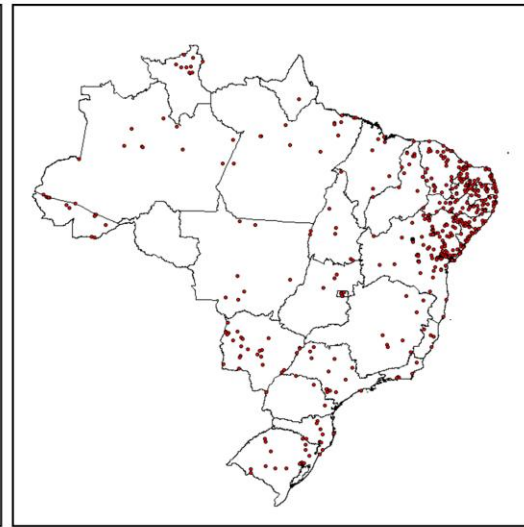
*Passiflora edulis*



*Passiflora eichleriana*



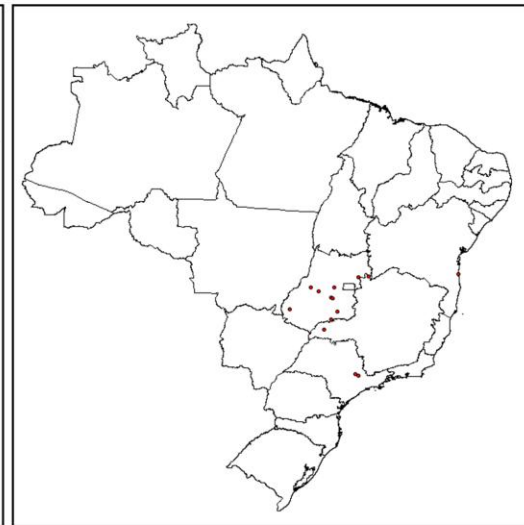
*Passiflora elegans*



*Passiflora foetida*



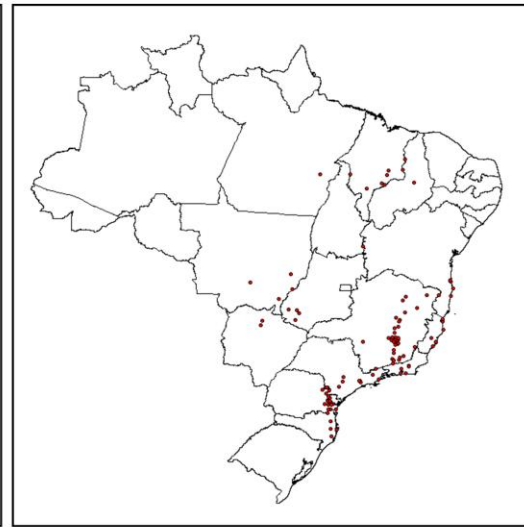
*Passiflora galbana*



*Passiflora gardneri*



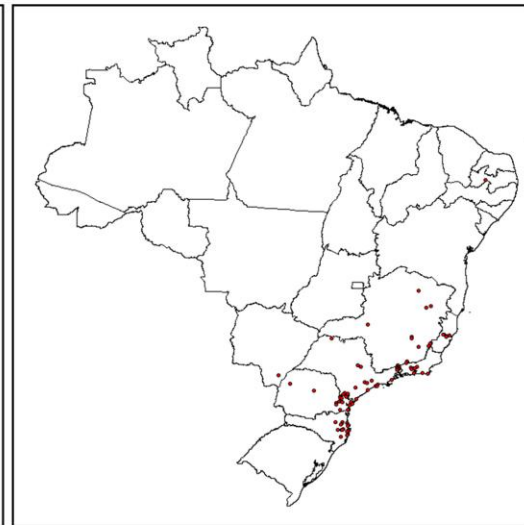
*Passiflora gibertii*



*Passiflora haematostigma*



*Passiflora ischnoclata*



*Passiflora jilekii*



*Passiflora kermesina*



*Passiflora luetzelburgii*



*Passiflora mansoi*



*Passiflora mendocae*



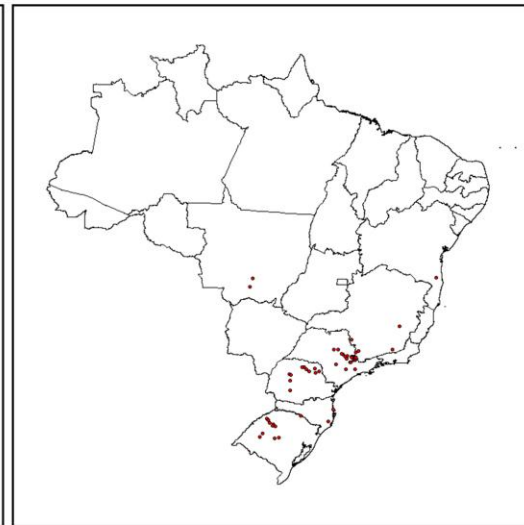
*Passiflora micropetala*



*Passiflora miersii*



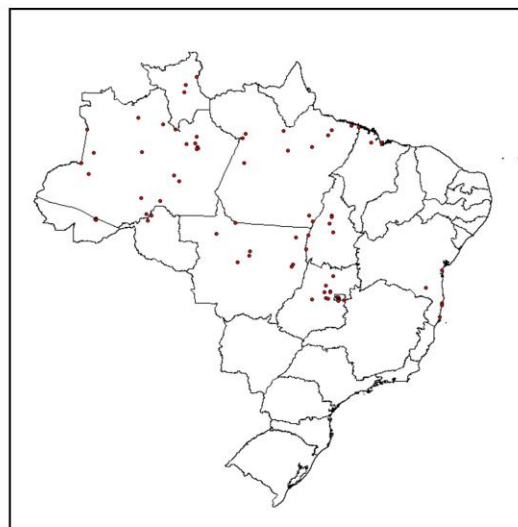
*Passiflora misera*



*Passiflora morifolia*



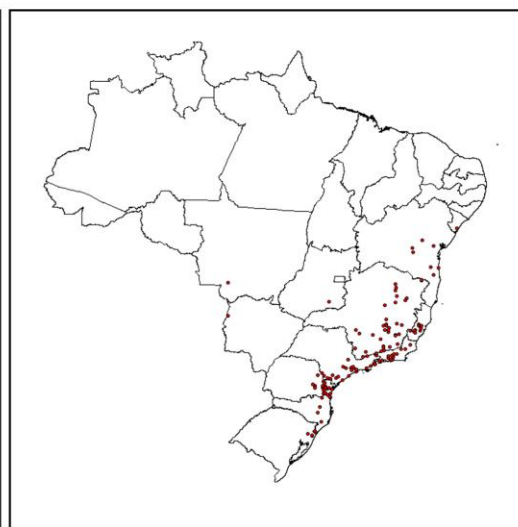
*Passiflora mucronata*



*Passiflora nitida*



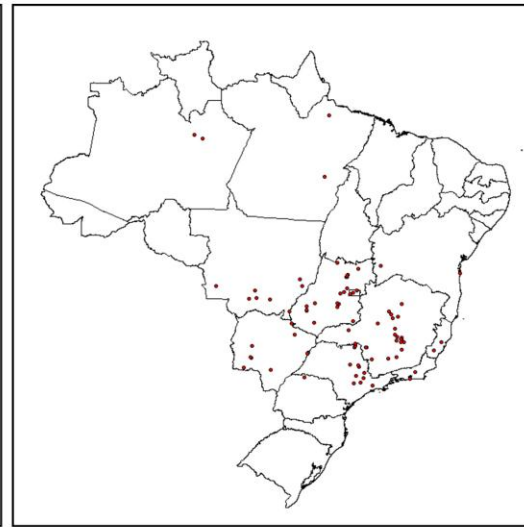
*Passiflora odontophylla*



*Passiflora organensis*



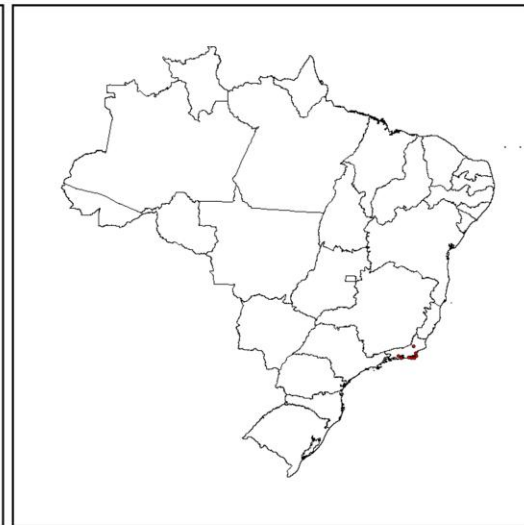
*Passiflora ovalis*



*Passiflora pohlii*



*Passiflora quadrangularis*



*Passiflora racemosa*



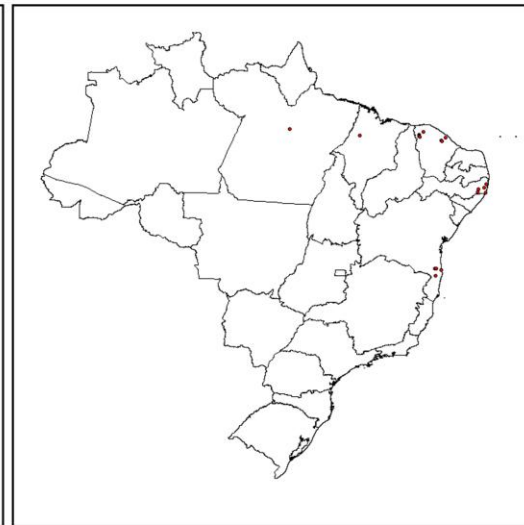
*Passiflora rhamnifolia*



*Passiflora recurva*



*Passiflora riparia*



*Passiflora rubra*



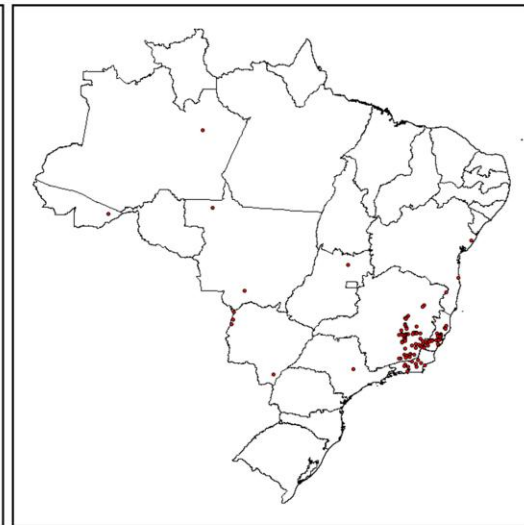
*Passiflora setacea*



*Passiflora setulosa*



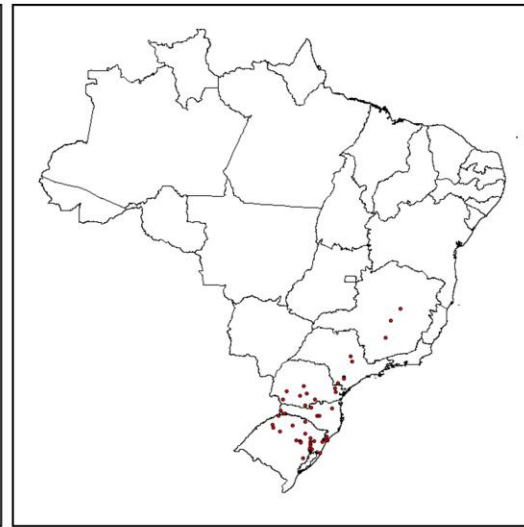
*Passiflora sidaefolia*



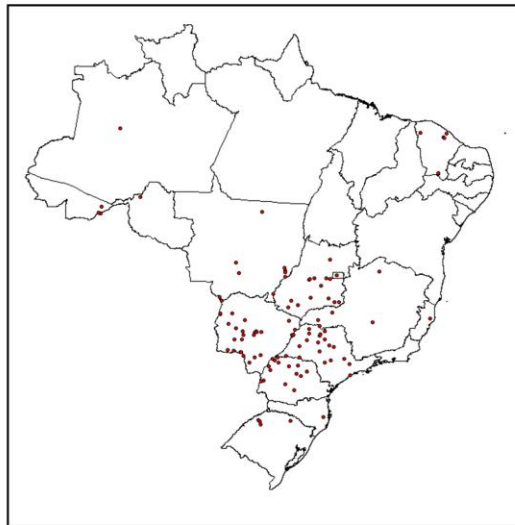
*Passiflora speciosa*



*Passiflora suberosa*



*Passiflora tenuifila*



*Passiflora tricuspis*



*Passiflora trintae*



*Passiflora truncata*



*Passiflora urubicensis*



*Passiflora vespertilio*



*Passiflora vilosa*



*Passiflora vitifolia*



*Passiflora watsoniana*