

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

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

Andressa Cabral



São Paulo

2020

Universidade de São Paulo
Instituto de Biociências

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

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

Andressa Cabral

**São Paulo
2020**

Andressa Cabral

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

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

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

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

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

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

São Paulo
2020

Ficha catalográfica

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

Cabral, Andressa

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

161 f.

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

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

Título.

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

Comissão Julgadora:

Dr(a)

Dr(a)

Prof. Dr. Renato de Mello-Silva

Orientador

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

AGRADECIMENTOS

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Sauthier, Matheus Colli Silva, Mirian de Camargo Andrade Antonicelli, Paulo Henrique Dettmann Barros, Pedro Henrique Cardoso, Raquel Cruz Pizzardo, Renato de Mello Silva, Rodrigo Freitas, Ronaldo Cabral, Thais Nogales da Costa Vasconcelos e Victor Crepaldi Cabral.

Às técnicas de laboratório Adriana Marchioni (Laboratório de Sistemática Molecular) e Tatiana Corrêa (Laboratório de Genômica e Elementos de Transposição, coordenado pela Profa. Marie-Anne Van Sluys) pelo entusiasmo e dedicação durante o trabalho nos respectivos laboratórios.

Ao pessoal da curadoria do herbário SPF: Abel Cangussu, José Vítorio Ferreira, Roberta Figueiredo, Viviane Jono e Renato Mello-Silva por viabilizar o trabalho na coleção.

Agradeço imensamente ao pessoal do Nees-Institut für Biodiversität der Pflanzen (University of Bonn), em especial ao Federico Luebert e Maximilian Weigend por todo o suporte durante o período de BEPE. Agradeço ao Thomas Joßberger pela ajuda com a coleta e processamento das Velloziaceae do Jardim Botânico de Bonn e à Claudia Schütte e Nicole Schmandt pela orientação durante os trabalhos de Biologia Molecular. Agradeço aos colegas de laboratório que tornaram os dias de trabalho ainda mais divertidos, em especial ao Felix Merklinger, Julius Jeiter, Maria-Anna Vasile, Tim Böhnert e Tyler Hopewell.

Aos colegas do laboratório de Sistemática Vegetal: Aline Della, Annelise Frazão, Augusto Giaretta, Beatriz Gomes, Camila Dussán, Carolina Prange, Carolina Sinischalchi, Caroline Andrino, Cintia Luz, Daniel Nakamura, Daniela Costa, Danilo Zavatin, Eduardo Leal, Eduardo Lozano, Eric Kataoka, Elton John de Lírio, Fernanda Kiataqui, Gisele Alves, Guilherme Antar, Herison Medeiros, Jenifer Lopes, Jessica Francisco, Juan Pablo, Juliana Amaral, Juliana El Ottra, Juliana Lovo, Luana Sauthier, Lucas Vilela, Luisa Lucresia, Luiz Henrique Fonseca, Maila Beyer, Marcelo Devecchi, Marcelo Kubo, Marco Pellegrini, Matheus Colli Silva, Mirian Antonicelli, Pamela Santana, Raquel Pizzardo, Rebeca Gama, Renato Ramos, Roberto Baptista, Sandra Reinales e Thais Vasconcelos pela agradável convivência e discussões sobre Ciência.

Não posso deixar de agradecer aos amigos que me ajudaram e aconselharam sobre os mais diversos temas que dominam: Annelise Frazão, Augusto Giaretta, Eduardo Leal, Eric Kataoka, Jenifer Lopes, Leyde Nayane dos Santos Silva, Luana Sauthier, Gustavo Henrique Oliveira da Rocha, Marcelo Kubo, Matheus Colli Silva, Otávio Marques, Pâmela Tavares da Silva e Thaís Vasconcelos.

À Annelise Frazão pela imensa ajuda antes e durante a execução do projeto, pelas dicas sobre carreira científica e pela amizade.

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

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

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

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

CONTENTS

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

RESUMO

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

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

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

ABSTRACT

Distributed along the east coast of South America, the Atlantic Forest Domain houses a widespread Inselberg region, which is inserted in the southeastern rim of the Brazilian Shield along the Serra do Mar and Serra da Mantiqueira. Among the most conspicuous elements of these inselbergs is Velloziaceae, which comprises heliophyte plants adapted to xeric conditions and to specific substrates. Five genera, *Acanthochlamys*, *Barbacenia*, *Barbaceniopsis*, *Vellozia* and *Xerophyta*, and approx. 250 species, distributed mostly in an amphiatlantic pattern, are nowadays recognized within the family. *Barbacenia* s.l. (including *Aylthonia*, *Barbacenia*, *Burlemarxia*, and *Pleurostima*), encompasses about 100 species, exclusively Neotropical, that occur predominantly in the Espinhaço Range and Central Plateau of Brazil. The genus is supported for double sheath in leaf vascular bundles and presence of corona. In recent phylogenetic reconstructions, *Barbacenia* was recovered as two major clades characterized by the environmental and geographical occurrence, the Atlantic Forest Inselbergs clade (AFI clade) and the Campos Rupestres (CR) clade. Whereas the available analyses did not include all *Barbacenia* species that occur in AFI, more evidence and a wider sampling are necessary to infer its evolutionary and biogeographic history. Therefore, the aims of the present study were: (i) to reconstruct the phylogenetic relationships of *Barbacenia* using a wider taxon sampling for *Barbacenia* AFI group; (ii) to estimate divergence times, reconstruct the ancestral areas and compare the morphological diversity of *Barbacenia* lineages; and (iii) to conduct a taxonomic treatment of *Barbacenia* AFI group. The phylogenetic analysis presented in this study recovered the same lineages mentioned above (*Barbacenia* AFI and CR). Morphological stasis was found in *Barbacenia* AFI clade, and possibly environmental heterogeneity combined with different paleovegetational dynamics during the Plio-Pleistocene influenced the morphological disparity between AFI and

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

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

GENERAL INTRODUCTION

Velloziaceae is a family of monocotyledons placed in the small and morphologically diverse Pandanales, along with Cyclanthaceae, Pandanaceae, Stemonaceae and Triuridaceae (Chase *et al.*, 2000, APG IV). The family has five genera, *Barbacenia* Vand., *Vellozia* Vand., *Barbaceniopsis* L.B.Sm., *Xerophyta* Juss., and *Acanthochlamys* P.C.Kao, and approx. 250 species, distributed mostly in an amphiatlantic pattern, are currently recognized within the family (Mello-Silva *et al.*, 2011). The majority of the species is Neotropical, about 30 species occur in continental Africa, three in Madagascar, one in the Arabian Peninsula and one in China (Mello-Silva *et al.*, 2011). The distribution of *Velloziaceae* suggests a Gondwanan origin with vicariant splitting of main clades (Mello-Silva *et al.*, 2011). On the other hand, the chronogram suggests a long distance dispersal event through the Boreotropical connection during the Eocene and with subsequent diversification mainly in the Miocene (Alcantara *et al.*, 2018).

The family comprises heliophile plants (Smith, 1962), with its center of diversity located in the Brazilian Campos Rupestres Archipelago (Prance, 1994), a vegetation with rocky or sandy soils and open vegetation on mountain areas from Central and South-Eastern Brazil. *Velloziaceae* is also the most conspicuous elements of Atlantic Forest Inselbergs (de Paula *et al.*, 2016, 2017). These Inselbergs are Precambrian granites and gneisses outcrops inserted in the southeastern rim of the Brazilian Shield along the Serra do Mar and Serra da Mantiqueira (Safford and Martinelli, 2000).

From the first species of *Velloziaceae* described by Vandelli (1788) to the classification of Smith and Ayensu (1974, 1976) and Menezes (1980, 1981), nine genera have been recognized in *Velloziaceae* (Mello-Silva, 1991), with very conflicting delimitations. Thereafter, in phylogenetic analyses using morphological and DNA evidence, Mello-Silva *et*

al. (2011) recognized five genera, *Acanthochlamys*, *Barbacenia* s.l. (including *Aylthonia*, *Burlemarxia*, and *Pleurostima*), *Barbaceniopsis*, *Vellozia* s.l. (including *Nanuza*), and *Xerophyta* s.l. (including *Talbotia*), related as (*Acanthochlamys* (*Xerophyta* (*Barbacenia* (*Barbaceniopsis*, *Vellozia*)))).

Barbacenia s.l. comprises about 100 species, exclusively Neotropical, that occur predominantly in the Espinhaço Range and Central Plateau of Brazil. Only one species is not endemic to Brazil, *Barbacenia celiae* Maguire, which also occurs in Venezuela (Mello-Silva in FDB 2019). The genus is supported for the presence of double sheath in leaf vascular bundles and corona (Mello-Silva, 2005b, Mello-Silva *et al.*, 2011).

In a recent phylogenetic reconstructions using a large sampling of Velloziaceae and outgroup species, *Barbacenia* was recovered as two major lineages (Alcantara *et al.*, 2018). One of the clades comprised only endemic species from Brazilian Atlantic Forest Inselbergs (granite/gneissic inselbergs and *campo de altitude* of Serra do Mar and Serra da Mantiqueira, Safford and Martinelli, 2000), viz., *Barbacenia fanniae*, *B. gounelleana*, *B. irwiniana*, *B. mantiqueirae*, *B. purpurea*, and *B. spectabilis*. Its sister clade included the other 44 analyzed species of *Barbacenia*, all from the Campos Rupestres in central/south-eastern Brazil (Vasconcelos, 2011).

Nevertheless, all endemic species to the Atlantic Forest Inselbergs displayed morphological attributes of *Pleurostima* sensu Menezes (1981), a genus re-established based on presence of basifixated and auriculate anthers, style with subapical stigmatic region, leaves with spiny trichomes on the margins and midvein, and fissuricidal capsule (Menezes, 1981). However, in phylogenetic analyses of Velloziaceae so far performed (Behnke *et al.*, 2000, 2013, Mello-Silva, 2005a, Mello-Silva *et al.*, 2011, Alcantara *et al.*, 2018), Menezes *et al.* (1994) and Salatino *et al.* (2001) excepted *Pleurostima* would be a non-monophyletic group.

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

Given this scenario, this dissertation aimed to:

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

CONCLUSIONS

This Master's thesis focuses on the phylogeny, biogeography and taxonomic review of *Barbacenia* species from the Atlantic Forest Inselbergs (AFI). In the context of a wide-family sampling, we were able to infer the phylogeny of *Barbacenia* lineages, in particular if the *Barbacenia* species from the AFI are a monophyletic group (chapter one).

This study included the analysis of nuclear and plastid DNA sequences under Maximum Likelihood and Bayesian approaches. As a result, two major lineages were recovered in *Barbacenia*, each one including most of AFI and Campos Rupestres (CR) endemic species.

Morphological analyses consisted of building up a dataset that enabled to map several morphological characters onto the phylogenetic trees towards comparing morphological diversity between species from *Barbacenia* AFI and CR clades (chapter one). When mapping the morphological characters, we observed that there is no evident synapomorphy uniting the species of *Barbacenia* AFI lineage and its strongly supported subclades. Morphological diversity analysis provided an interesting evidence of long-term morphological stability (stasis) in *Barbacenia* AFI when compared to its sister-group, and different paleovegetational dynamics during the Plio-Pleistocene likely influenced in these morphological disparities between *Barbacenia* lineages.

In the context of a biogeographical analysis, we have conducted divergence time estimations using fossil calibrated molecular clocks and analyzed the resulting dated trees to estimate the likely ancestral distribution of species and clades of this study (chapter one). Our analyses showed that the *Barbacenia* diversification likely took place during the Middle Miocene, in the Atlantic Forest and Cerrado phytogeographic domains. This ancestral distribution of *Barbacenia* may have been facilitated by the expansion of open/dry environments in the Miocene, and subsequent cladogenesis may have been through

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

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

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

REFERENCES

- Alcantara, S., Ree, R.H., Mello-Silva, R., 2018. Accelerated diversification and functional trait evolution in Velloziaceae reveal new insights into the origins of the campos rupestres' exceptional floristic richness. *Annals of Botany* 122, 165–180.
- Antonelli, A., Verola, C.F., Parisod, C., Gustafsson, A.L.S., 2010. Climate cooling promoted the expansion and radiation of a threatened group of South American orchids (Epidendroideae: Laeliinae). *Biological Journal of the Linnean Society* 100, 597–607.
- APG (Angiosperm Phylogeny Group), 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181, 1–20.
- Arakaki, M., Christin, P.A., Nyffeler, R., Lendel, A., Eggli, U., Ogburn, R.M., Spriggs, E., Moore, M.J., Edwards, E.J., 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108 (20), 8379–8384.
- Behnke, H.D., Treutlein, J., Wink, M., Kramer, K., Schneider, C., Kao, P.C., 2000. Systematics and evolution of Velloziaceae, with special reference to sieve-element plastids and *rbcL* sequence data. *Botanical Journal of the Linnean Society* 134: 93–129.
- Behnke, H.D., Hummel, E., Hillmer, S., Sauer-Gürth, H., Gonzalez, J., Wink, M., 2013. A revision of African Velloziaceae based on leaf anatomy characters and *rbcL* nucleotide sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 172, 22–94.
- Chase, M.W., Soltis, D.E., Soltis, P.S., *et al.*, 2000. Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification, in: Wilson, K.L., Morrison, D.A. (Eds.). *Monocots: systematics and evolution*. CSIRO Publishing, Melbourne, pp. 3–16.
- de Paula, L.F., Forzza, R.C., Neri, A.V., Bueno, M.L., Porembski, S., 2016. Sugar Loaf Land in south-eastern Brazil: a centre of diversity for mat-forming bromeliads on inselbergs. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181(3), 459–476.
- de Paula, L.F., Mota, N.F., Viana, P.L., Stehmann, J.R., 2017. Floristic and ecological characterization of habitat types on an inselberg in Minas Gerais, southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 31(2), 199–211.

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

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