

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta
tese será disponibilizado
somente a partir de 02/12/2026.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Instituto de Biociências – Câmpus de Botucatu/Rio Claro
Seção Técnica de Pós-Graduação



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
(INTERUNIDADES)**

Diversificação de *Zornia* J.F.Gmel. (Leguminosae: Papilionoideae) e os impactos das mudanças climáticas em ecossistemas secos

LAIS COUTO ZEFERINO

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

BOTUCATU – SP

2024



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Instituto de Biociências – Câmpus de Botucatu/Rio Claro
Seção Técnica de Pós-Graduação



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
(INTERUNIDADES)**

Diversificação de *Zornia* J.F.Gmel. (Leguminosae: Papilionoideae) e os impactos das mudanças climáticas em ecossistemas secos

LAIS COUTO ZEFERINO

Orientadora: Dra. Ana Paula Fortuna Perez

Coorientadores: Dra. Flavia Fonseca Pezzini, Dr. Daniel de Paiva Silva

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

BOTUCATU – SP

2024

Z43d Zeferino, Laís
Diversificação de Zornia J.F.Gmel. (Leguminosae: Papilionoideae) e os impactos das mudanças climáticas em ecossistemas secos / Laís Zeferino. -- Botucatu, 2024
167 p.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Botucatu
Orientadora: Ana Paula Fortuna Perez

1. Climate change. 2. Biogeography. 3. Fabaceae. 4. Taxonomy (Botany). I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Dados fornecidos pelo autor(a).



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
Câmpus de Botucatu



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Diversificação de *Zornia* J.F. Gmel. (Leguminosae: Papilionoideae) e os impactos das mudanças climáticas em ecossistemas secos

AUTORA: LAÍS COUTO ZEFERINO
ORIENTADORA: ANA PAULA FORTUNA PEREZ
COORIENTADOR: DANIEL DE PAIVA SILVA
COORIENTADORA: FLAVIA FONSECA PEZZINI

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Biologia Vegetal, pela Comissão Examinadora:

Profa. Dra. ANA PAULA FORTUNA PEREZ (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade e Bioestatística / Instituto de Biociências de Botucatu

Prof. Dr. GUSTAVO HIROAKI SHIMIZU (Participação Virtual)
Departamento de Biologia Vegetal / Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP

Profª. Drª. ANNE LISE FRAZÃO NUNES (Participação Virtual)
Departamento de Botânica / Universidade Federal de Pernambuco - UFPE

Profa. Dra. RAFAELA JORGE TRAD (Participação Virtual)
Biodiversity Genomics & Analytics Section / Royal Botanic Garden of Edinburgh - RBGE




UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Botucatu



Profa. Dra. ELISA SILVA CÂNDIDO (Participação Virtual)
Departamento de Botânica / Instituto de Pesquisa do Jardim Botânico do Rio de Janeiro

Botucatu, 02 de dezembro de 2024

Documento assinado digitalmente
 FLÁVIA DANIELI MARTINS GODINHO
Data: 03/12/2024 15:02:13 -0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

FLÁVIA DANIELI MARTINS GODINHO
Assistente Técnico Administrativo I da Seção Técnica de Pós-Graduação
Instituto de Biociências de Botucatu – UNESP



*Aos meus pais, irmãos,
e às minhas avós, dedico.*

AGRADECIMENTOS

À CAPES—Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (processos 88887.496417/2020-00; 88887.817575/2023-00) e CAPES-Print/UNESP—Programa Institucional de Internacionalização (processo 88887.716767/2022-00), agradeço pelas bolsas concedidas que não só possibilitaram me dedicar integralmente à pesquisa e ao doutoramento, como me possibilitou alçar voo para outro continente e realizar sonhos profissionais e pessoais.

Ao SYNTHESYS+ Project pelo financiamento concedido ao sequenciamento genômico e ao MBZ conservation fund por financiar as expedições a campo.

À minha orientadora Dra. Ana Paula Fortuna Perez, pela confiança depositada em meu trabalho para continuar os estudos com *Zornia*. Agradeço a oportunidade em mais uma etapa da minha formação profissional.

Aos meus coorientadores, Dra. Flavia Pezzini e Dr. Daniel de Paiva Silva, agradeço imensamente pelas suas respectivas especialidades compartilhadas.

À Dra. Flavia Pezzini e ao Dr. Kyle Dexter, por me orientarem e acolherem durante o doutorado sanduíche. Muito obrigada pelas oportunidades, pelos ensinamentos e incentivos neste momento desafiador.

Aos colaboradores, Dr. Gwilym Lewis e MSc. Emilly Layne, pela excelente contribuição em suas respectivas especialidades.

Às minhas instituições sedes Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” — UNESP, University of Edinburgh e Royal Botanic Garden Edinburgh — RBGE pela excelente estrutura fornecida para que o desenvolvimento desta tese fosse possível.

Aos Herbários visitados e seus respectivos curadores pela atenciosa recepção. Em especial: Me. Marc Pignal (P), Dr. Gwilym Lewis (KEW), Suzanne Cubey (E).

À Dra. Laura Forest, Dra. Michelle Hart, Dra. Hannah Atkins, Dra. Catherine Kidner, ao Dr. Toby Pennington e Dr. Gregory Kenicer, pelas discussões científicas e conhecimentos compartilhados.

Aos autores das fotos fornecidas para a elaboração das pranchas ilustrativas, em especial ao Dr. Rubens Queiroz.

Ao ICMBio pela licença de coleta concedida. Aos gerentes e funcionários das Unidades de Conservação (UCs) visitadas, por todo o apoio durante as expedições, em especial ao Parque Estadual da Serra do Cabral – MG.

À Dra. Annelise Frazão, Dra. Ingrid Koch, Dra. Elisa Candido, Dra. Rafaela Trad e ao Dr. Gustavo Shimizu agradeço o ambiente extremamente incentivador e pelas excelentes sugestões durante as bancas de qualificação e defesa.

Aos colegas de laboratório e amigos que estiveram comigo durante o período em Botucatu: Gildean Macedo, Luisa Bezerra, Isadora Martucci, Annelise Frazão, Beatriz Radovich, Renan Pavan, Thiago Cobra, Beatriz Barcelos, Katiane Mendes, Diana Seixas, Wanderleia Vargas e Isabella Castro. Aos técnicos de laboratório Henrique e Hilde, pelo trabalho e dedicação ao Herbário BOTU.

Aos amigos de Edinburgh por todo o apoio e pelos momentos incríveis compartilhados: Thales de Lima, Gustavo Ramos, Briggithe Castro, Rafaela Trad, Andrews Silva, Luisa Escobar, Alessandra Fidelis, Heloiza Zironi, Carol Ratti, Ivana Ebel, Neringa Narkute, Maria Carolina, Oriane Loiseau, The Vermuth, PLEEBs e BO8 (the best office!).

Aos amigos do Herbário Professor José Badini (OUPR), por me apoiarem no início da minha caminhada acadêmica e por torcerem por mim até hoje.

Por fim, agradeço à minha família pelo apoio e amor incondicional: meus pais, Sálvio e Aparecida; meus irmãos, Danilo e Daniel; e minhas avós, Conceição (*in memoriam*) e Ondina.

Sumário

Resumo geral	10
General abstract	11
Introdução geral	12
CHAPTER I: A taxonomic synopsis of the genus <i>Zornia</i> J.F.Gmel. (Leguminosae: Papilionoideae) for the Neotropics	19
CHAPTER II: Shrub species in dry environments of the Neotropics face massive impacts from climate change	115
CHAPTER III: Out of South America: The late pantropical occupation of <i>Zornia</i> (Leguminosae: Papilionoideae)	141
Considerações finais	165

Resumo Geral

A região dos Trópicos é fundamental para compreender a diversidade, os padrões de distribuição e a diversificação das plantas vasculares. São consideradas dividida em três áreas principais: Neotrópicos, Afrotrópicos e Australásia. A região Neotropical é uma das mais diversas e complexas do mundo, abrangendo ecossistemas variados como Florestas Tropicais Úmidas e Savanas. Ela pode ter atuado como uma "bomba de espécies" durante o Cenozoico, sendo sua alta conectividade essencial para sua biodiversidade globalmente significativa. Ambientes secos podem ser caracterizados por baixa disponibilidade hídrica, solos ácidos ou, no caso das Savanas, pela adaptação ao fogo, influenciando assim na distribuição das espécies vegetais. No entanto, nestes domínios secos, uma parte significativa da vegetação é composta por plantas não-arbóreas e não-lenhosas, incluindo espécies herbáceas e arbustivas. Esses grupos são subestimados e desempenham papéis ecológicos cruciais, contribuindo para a biodiversidade e o funcionamento desses biomas. Neste contexto, esta tese visa discutir as relações taxonômicas, evolutivas e ecológicas no gênero *Zornia*, um modelo para espécies não-arbóreas que ocorrem nos ambientes secos dos Trópicos. O primeiro capítulo apresenta uma sinopse taxonômica das espécies de *Zornia* na região Neotropical, ampliando o conhecimento sobre a taxonomia, distribuição e status de conservação do gênero. O segundo capítulo avalia os impactos das mudanças climáticas na distribuição de *Zornia* e, conseqüentemente, nos ambientes secos Neotropicais. O terceiro capítulo explora os padrões evolutivos de distribuição de *Zornia*, abordando questões biogeográficas relacionadas às áreas ancestrais e transições evolutivas nos biomas secos tropicais.

Palavras-chave: Mudanças climáticas, Biogeografia, Ambientes secos, Fabaceae, Neotrópico, Taxonomia, Trópicos.

General Abstract

The Tropics are crucial for understanding the diversity, distribution patterns, and diversification of vascular plants. It is divided into three main areas: Neotropics, Afrotropics, and Australasia. The Neotropical region is one of the most diverse and complex in the world, encompassing various ecosystems such as Tropical Moist Forests and Savannas. It may have acted as a "species pump" during the Cenozoic, with its high connectivity essential for its globally significant biodiversity. Dry environments can be characterized by low water availability, acidic soils or, in the case of Savannas, by adaptation to fire, influencing plant species distribution. However, in these dry domains, a significant portion of the vegetation consists of non-woody and non-arboreal plants, including herbaceous and shrubby species. These often underestimated groups play crucial ecological roles, contributing to biodiversity and the functioning of these biomes. In this context, this thesis aims to discuss the taxonomic, evolutionary, and ecological relationships within the genus *Zornia*, a model for non-arboreal species from the dry environments of the Tropics. The first chapter presents a taxonomic synopsis of *Zornia* species in the Neotropical region, expanding knowledge on the taxonomy, distribution, and conservation status of the genus. The second chapter assesses the impacts of climate change on *Zornia*'s distribution and, consequently, on Neotropical dry environments. The third chapter explores the evolutionary distribution patterns of *Zornia*, addressing biogeographic questions related to ancestral areas and evolutionary transitions in tropical dry biomes.

Keywords: Climate change, Biogeography, Dry ecosystems, Fabaceae, Neotropics, Taxonomy, Tropics.

Introdução geral

A região dos Trópicos é crucial para entender a diversidade, os padrões de distribuição e a diversificação das plantas vasculares (Antonelli et al., 2023; Taylor et al., 2023). Ela é dividida por oceanos em três áreas principais: Neotrópicos, Afrotrópicos e Australásia (Dinerstein et al., 2017). Essa divisão geográfica e as restrições ecológicas dos biomas tropicais tornam os Trópicos particularmente significativos para a distribuição de plantas (Pennington & Dick, 2004; Waser and Campbell, 2004; Klaus and Matzke, 2020; Neves et al., 2021).

No que se refere à região Neotropical, ela é uma das áreas ecologicamente mais diversas e complexas do mundo (Raven et al., 2020), abrangendo partes da América do Norte, América Central e América do Sul (Morrone et al., 2022). A região inclui uma ampla gama de domínios fitogeográficos, como florestas tropicais úmidas, campos de altitude, savanas temperadas, manguezais, florestas secas tropicais e savanas, cada uma sustentando uma rica diversidade de espécies vegetais (Dinerstein et al., 2017; Morrone et al., 2022). Além disso, os Neotrópicos podem ter funcionado como uma "bomba de espécies" para o restante do mundo durante os primeiros 50 milhões de anos do Cenozóico, especialmente no Paleoceno e Eoceno (Antonelli et al., 2015). Sendo a alta conectividade entre os biomas neotropicais, essencial para a montagem dessa diversidade globalmente notável (Zizka, 2019).

Os Trópicos abrangem ecossistemas variados, desde ambientes secos até florestas úmidas (Dinerstein et al., 2017). Tratando de ambientes secos, se destacam as Florestas Tropicais Secas e Savanas (Pennington et al., 2006a; Portillo-Quintero and Sánchez-Azofeifa, 2010; Neves et al., 2015; Dinerstein et al., 2017; Dexter et al., 2018). As Florestas Tropicais Secas (FTS) são caracterizadas por um dossel de árvores contínuo ou quase contínuo. Em contraste, as Savanas possuem uma cobertura majoritariamente arbustiva-graminosa e tolerante ao fogo, sendo este um elemento essencial nesses ecossistemas (Pennington et al., 2006a; Simon and Pennington, 2012; Dexter et al., 2018; Fidelis, 2020). A disponibilidade de água é menor nas Florestas Secas e intermediária nas Savanas, o que influencia os tipos de vegetação e as espécies encontradas nesses biomas (Dexter et al., 2018). Além disso, a fertilidade do solo desempenha um papel potencialmente crítico na dinâmica entre Savanas e Florestas Secas, já que tanto as

Savanas quanto as Florestas Úmidas são tipicamente caracterizadas por solos ácidos e inférteis, enquanto as Florestas Secas podem apresentar condições de solo diferentes, que afetam a distribuição das plantas e a dinâmica dos biomas (Dexter et al., 2018). A maior extensão de FTS está localizada ao sul e leste da floresta amazônica, atravessando a "diagonal seca", que inclui as FTS da Caatinga, de forma fragmentada no Cerrado, e conectando-se às Florestas Secas do Piemonte Andino e às da Chiquitania (Mayle, 2006; Portillo-Quintero and Sánchez-Azofeifa, 2010; Neves et al., 2015)

Entretanto, nos biomas de Florestas Secas e Savanas, uma parte significativa da vegetação é composta por plantas não-arbóreas e/ou não-lenhosas, como espécies herbáceas e arbustivas (Pennington et al., 2006a, 2006b; Moro et al., 2014). Esses grupos são subestimados e desempenham papéis ecológicos cruciais, contribuindo para a biodiversidade e o funcionamento desses biomas (Moro et al., 2014). Embora muitas vezes ofuscadas pelos componentes arbóreos, as plantas não-arbóreas são indispensáveis para a saúde dos ecossistemas tropicais (Siebert et al., 2024). Nas Savanas, por exemplo, gramíneas e arbustos são vitais para a manutenção da fertilidade do solo e a prevenção da aridificação (Sankaran et al., 2005). Além disso, elas desempenham um papel no sequestro de carbono, essencial para a regulação climática (Díaz et al., 2007).

Plantas não-arbóreas geralmente apresentam semelhanças morfológicas e incluem espécies críticas, tornando muitas vezes difícil diferenciá-las apenas com base em características morfológicas (Koecke et al., 2013). Isso resulta em erros de identificação e confusão taxonômica (Koecke et al., 2013). Além disso, a classificação de algumas espécies não-arbóreas permanece sem solução devido à escassez de dados moleculares (Koecke et al., 2013). A identificação incorreta pode levar a conclusões equivocadas sobre a distribuição de espécies, a composição das comunidades e os padrões de biodiversidade, prejudicando estratégias eficazes de manejo e conservação (Isaac, 2004; Costello et al., 2013). Erros nos dados taxonômicos também podem enviesar estudos sobre os impactos das mudanças climáticas e modelos de distribuição de espécies (SDMs), que dependem da identificação correta das espécies para prever mudanças ecológicas e formular prioridades de conservação (Troudet et al., 2017).

Desta forma, esta tese tem como objetivo discutir as relações taxonômicas, evolutivas e ecológicas do gênero *Zornia* J.F.Gmel., um modelo para espécies não-arbóreas que ocorrem predominantemente em ambientes secos dos Trópicos. *Zornia* está inserido no clado *Adesmia* da tribo *Dalbergieae*, juntamente com mais quatro gêneros:

Adesmia DC., *Amicia* Kunth, *Nissolia* Jacq. e *Poiretia* Vent. (Lavin et al., 2001; Fortuna-Perez et al., 2013, 2021; Vatanparast et al., 2013). O gênero é o segundo maior representante do clado *Adesmia*, com cerca de 80 espécies, sendo o único com distribuição pantropical (Mohlenbrock, 1961). *Zornia* ocorre principalmente em ambientes secos, ecossistemas altamente vulneráveis às mudanças climáticas e ao uso da terra, estando sob risco iminente de desertificação (Maestre et al., 2012). Estudos que se concentrem na evolução e conservação da biodiversidade vegetal nesses ambientes são fundamentais, uma vez que a riqueza de espécies vegetais está positivamente correlacionada com a multifuncionalidade dessas regiões (Maestre et al., 2012).

O primeiro capítulo desta tese traz uma sinopse taxonômica das espécies de *Zornia* para a região Neotropical. Com os resultados desse estudo, ampliamos o conhecimento taxonômico sobre o gênero, distribuição geográfica e o status de conservação de cada espécie ocorrente na região [**A taxonomic synopsis of the genus *Zornia* J.F.Gmel. (Leguminosae: Papilionoideae) for the Neotropics**]. Neste contexto, o segundo capítulo desta tese avalia os impactos das mudanças climáticas na distribuição atual das espécies de *Zornia* e, conseqüentemente nos ambientes da região Neotropical [**Shrub species in dry environments of the Neotropics face massive impacts from climate change**]. O terceiro capítulo discute sobre padrões evolutivos de distribuição em *Zornia* e visa responder a questões biogeográficas relacionadas à estimativa de área ancestral e às transições evolutivas [**Out of South America: The late pantropical occupation of *Zornia* (Leguminosae: Papilionoideae)**].

Referências bibliográficas

- Antonelli, A., Govaerts, R., Nic Lughadha, E., Onstein, R. E., Smith, R. J., and Zizka, A. (2023). Why plant diversity and distribution matter. *New Phytologist* 240, 1331–1336. doi: 10.1111/nph.19282
- Antonelli, A., Zizka, A., Silvestro, D., Scharn, R., Cascales, B., and Bacon, C. D. (2015). An engine for global plant diversity: highest evolutionary turnover and emigration in the American tropics. *Front. Genet.* 6. doi: 10.3389/fgene.2015.00130

- Costello, M. J., May, R. M., and Stork, N. E. (2013). Can We Name Earth's Species Before They Go Extinct? *Science* 339, 413–416. doi: 10.1126/science.1230318
- Dexter, K. G., Pennington, R. T., Oliveira-Filho, A. T., Bueno, M. L., Silva De Miranda, P. L., and Neves, D. M. (2018). Inserting Tropical Dry Forests Into the Discussion on Biome Transitions in the Tropics. *Front. Ecol. Evol.* 6, 104. doi: 10.3389/fevo.2018.00104
- Díaz, S., Lavorel, S., De Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., and Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104, 20684–20689. doi: 10.1073/pnas.0704716104
- Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., Vynne, C., Burgess, N. D., Wikramanayake, E., et al. (2017). An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. *BioScience* 67, 534–545. doi: 10.1093/biosci/bix014
- Fidelis, A. (2020). Is fire always the “bad guy”? *Flora* 268, 151611. doi: 10.1016/j.flora.2020.151611
- Fortuna-Perez, A. P., Da Silva, M. J., De Queiroz, L. P., Lewis, G. P., Simões, A. O., De Azevedo Tozzi, A. M. G., et al. (2013). Phylogeny and biogeography of the genus *Zornia* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae). *TAXON* 62, 723–732. doi: 10.12705/624.35
- Fortuna-Perez, A. P., Marinho, C. R., Vatanparast, M., De Vargas, W., Iganci, J. R. V., Lewis, G. P., et al. (2021). Secretary structures of the *Adesmia* clade (Leguminosae): Implications for evolutionary adaptation in dry environments. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 48, 125588. doi: 10.1016/j.ppees.2020.125588
- Isaac, N. (2004). Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 464–469. doi: 10.1016/j.tree.2004.06.004

- Klaus, K. V., and Matzke, N. J. (2020). Statistical Comparison of Trait-Dependent Biogeographical Models Indicates That Podocarpaceae Dispersal Is Influenced by Both Seed Cone Traits and Geographical Distance. *Systematic Biology* 69, 61–75. doi: 10.1093/sysbio/syz034
- Koecke, A. V., Muellner-Riehl, A. N., Pennington, T. D., Schorr, G., and Schnitzler, J. (2013). Niche evolution through time and across continents: The story of Neotropical *Cedrela* (Meliaceae). *American J of Botany* 100, 1800–1810. doi: 10.3732/ajb.1300059
- Lavin, M., Pennington, R. T., Klitgaard, B. B., Sprent, J. I., De Lima, H. C., and Gasson, P. E. (2001). The dalbergioid legumes (Fabaceae): delimitation of a pantropical monophyletic clade. *American J of Botany* 88, 503–533. doi: 10.2307/2657116
- Maestre, F. T., Quero, J. L., Gotelli, N. J., Escudero, A., Ochoa, V., Delgado-Baquerizo, M., et al. (2012). Plant Species Richness and Ecosystem Multifunctionality in Global Drylands. *Science* 335, 214–218. doi: 10.1126/science.1215442
- Mayle, F. (2006). “The Late Quaternary Biogeographical History of South American Seasonally Dry Tropical Forests: Insights from Palaeo-Ecological Data,” in *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests*, eds. R. Toby Pennington, G. Lewis, and J. Ratter (CRC Press), 395–416. doi: 10.1201/9781420004496.ch17
- Mohlenbrock, R. H. (1961). A monograph of the Leguminous genus *Zornia*. *Webbia* 16, 1–141. doi: 10.1080/00837792.1961.10669720
- Moro, M. F., Lughadha, E. N., Filer, D. L., Araújo, F. S. D., and Martins, F. R. (2014). A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys.
- Morrone, J. J., Escalante, T., Rodríguez-Tapia, G., Carmona, A., Arana, M., and Mercado-Gómez, J. D. (2022). Biogeographic regionalization of the Neotropical

- region: New map and shapefile. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 94, e20211167. doi: 10.1590/0001-3765202220211167
- Neves, D. M., Dexter, K. G., Pennington, R. T., Bueno, M. L., and Oliveira Filho, A. T. (2015). Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. *Journal of Biogeography* 42, 1566–1576. doi: 10.1111/jbi.12529
- Neves, D. M., Kerkhoff, A. J., Echeverría-Londoño, S., Merow, C., Morueta-Holme, N., Peet, R. K., et al. (2021). The adaptive challenge of extreme conditions shapes evolutionary diversity of plant assemblages at continental scales. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 118, e2021132118. doi: 10.1073/pnas.2021132118
- Pennington, R. T., and Dick, C. W. (2004). The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359, 1611–1622. doi: 10.1098/rstb.2004.1532
- Pennington, R. T., Lewis, G. P., and Ratter, J. A. (2006a). An Overview of the Plant Diversity, Biogeography and Conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests*.
- Pennington, R. T., Lewis, G. P., and Ratter, J. A. (2006b). Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation. Boca Raton (Fla.): CRC press.
- Portillo-Quintero, C. A., and Sánchez-Azofeifa, G. A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143, 144–155. doi: 10.1016/j.biocon.2009.09.020
- Sankaran, M., Hanan, N. P., Scholes, R. J., Ratnam, J., Augustine, D. J., Cade, B. S., et al. (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438, 846–849. doi: 10.1038/nature04070

- Simon, M. F., and Pennington, T. (2012). Evidence for Adaptation to Fire Regimes in the Tropical Savannas of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Plant Sciences* 173, 711–723. doi: 10.1086/665973
- Taylor, A., Weigelt, P., Denelle, P., Cai, L., and Kreft, H. (2023). The contribution of plant life and growth forms to global gradients of vascular plant diversity. *New Phytologist* 240, 1548–1560. doi: 10.1111/nph.19011
- Troudet, J., Grandcolas, P., Blin, A., Vignes-Lebbe, R., and Legendre, F. (2017). Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Sci Rep* 7, 9132. doi: 10.1038/s41598-017-09084-6
- Vatanparast, M., Klitgård, B. B., Adema, F. A. C. B., Pennington, R. T., Yahara, T., and Kajita, T. (2013). First molecular phylogeny of the pantropical genus *Dalbergia*: implications for infrageneric circumscription and biogeography. *South African Journal of Botany* 89, 143–149. doi: 10.1016/j.sajb.2013.07.001
- Waser, N. M., and Campbell, D. R. (2004). “Ecological Speciation in Flowering Plants,” in *Adaptive Speciation*, eds. U. Dieckmann, M. Doebeli, J. A. J. Metz, and D. Tautz (Cambridge University Press), 264–277. doi: 10.1017/CBO9781139342179.015
- Zizka, A. (2019). Big data suggest migration and bioregion connectivity as crucial for the evolution of Neotropical biodiversity. *Frontiers of Biogeography* 11. doi: 10.21425/F5FBG40617

- Antonelli, A., Zizka, A., Silvestro, D., Scharn, R., Cascales, B., and Bacon, C. D. (2015). An engine for global plant diversity: highest evolutionary turnover and emigration in the American tropics. *Front. Genet.* 6. doi: 10.3389/fgene.2015.00130
- Dexter, K. G., Pennington, R. T., Oliveira-Filho, A. T., Bueno, M. L., Silva De Miranda, P. L., and Neves, D. M. (2018). Inserting Tropical Dry Forests Into the Discussion on Biome Transitions in the Tropics. *Front. Ecol. Evol.* 6, 104. doi: 10.3389/fevo.2018.00104
- Fortuna-Perez, A. P., Da Silva, M. J., De Queiroz, L. P., Lewis, G. P., Simões, A. O., De Azevedo Tozzi, A. M. G., et al. (2013). Phylogeny and biogeography of the genus *Zornia* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae). *TAXON* 62, 723–732. doi: 10.12705/624.35
- Fortuna-Perez, A. P., Marinho, C. R., Vatanparast, M., De Vargas, W., Iganci, J. R. V., Lewis, G. P., et al. (2021). Secretory structures of the Adesmia clade (Leguminosae): Implications for evolutionary adaptation in dry environments. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 48, 125588. doi: 10.1016/j.ppees.2020.125588
- Hughes, C. E., Pennington, R. T., and Antonelli, A. (2013). Neotropical Plant Evolution: Assembling the Big Picture: Neotropical Plant Evolution. *Bot J Linn Soc* 171, 1–18. doi: 10.1111/boj.12006
- Maestre, F. T., Quero, J. L., Gotelli, N. J., Escudero, A., Ochoa, V., Delgado-Baquerizo, M., et al. (2012). Plant Species Richness and Ecosystem Multifunctionality in Global Drylands. *Science* 335, 214–218. doi: 10.1126/science.1215442
- Strassburg, B. B. N., Brooks, T., Feltran-Barbieri, R., Iribarrem, A., Crouzeilles, R., Loyola, R., et al. (2017). Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nat Ecol Evol* 1, 0099. doi: 10.1038/s41559-017-0099