

MARCELO HENRIQUE DE OLIVEIRA

**MODELAGEM GLOBAL DO NICHU ECOLÓGICO DE *Hypolepis rugosula* (DENNSTAEDTIACEAE): PASSADO, PRESENTE E FUTURO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2016

Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade  
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa

T

O48m  
2016  
Oliveira, Marcelo Henrique de, 1990-  
Modelagem global do nicho ecológico de *Hypolepis  
rugosula* (Dennstaedtiaceae) : passado, presente, e futuro /  
Marcelo Henrique de Oliveira. – Viçosa, MG, 2016.  
x, 67f. : il. ; 29 cm.

Inclui anexos.

Orientador: Pedro Bond Schwartsburd.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. *Hypolepis rugosula*. 2. Biogeografia. I. Universidade  
Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa  
de Pós-graduação em Botânica. II. Título.

CDD 22. ed. 587.3

MARCELO HENRIQUE DE OLIVEIRA

**MODELAGEM GLOBAL DO NICHU ECOLÓGICO DE *Hypolepis rugosula*  
(DENNSTAEDTIACEAE): PASSADO, PRESENTE E FUTURO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

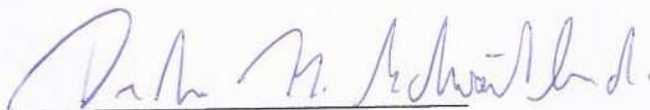
APROVADA: 29 de julho de 2016



Dr. Carlos Ernesto Gonçalves  
Reynaud Schaefer



Dr. Marcelo Daniel Arana



Dr. Pedro Bond Schwartzburd  
(Orientador)

O sentido da vida é o que está ao alcance das  
minhas mãos. (*Neil deGrasse Tyson*)

**A minha família e amigos, que  
sempre acreditaram, dedico.**

## AGRADECIMENTOS

A Deus

A minha família (Oliveira e Cirqueira), meus pais, minha irmã e meu irmão, que me apoiaram em cada uma dessas fases.

A Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica pela oportunidade e apoio técnico.

A Capes pela concessão da bolsa.

Ao professor Pedro Bond Schwartsburd pela orientação, e a todos os professores do Programa de Pós-Graduação pelo conhecimento transmitido.

Ao professor Rafael Dias Loyola (UFG) e a doutoranda Daiany Caroline Joner (UFG) pelo colaboração.

Aos amigos e colegas que fiz durante todo o período em que estive em Viçosa, colegas de república, companheiros do LEEP, amigos da anatomia, e especialmente aos amigos da “salinha da pós” Alaísma, Adriano, Cris, Dani, Evandro, Genilson, Letícia, e Ronaldo, companheiros de Boca Viçosa, comemorações e outras experiências gastronômicas.

A Celso e Anália pelo café e pelo carinho com que me receberam.

A todos que, de alguma forma, participaram desta conquista, o meu ...

**Muito obrigado!**

## **BIOGRAFIA**

MARCELO HENRIQUE DE OLIVEIRA nasceu em 20 de fevereiro de 1990, na cidade de Montes Claros, Minas Gerais. Filho de Edvaldo Gonçalves de Oliveira e Creuza Alves Cerqueira de Oliveira, ingressou no Curso de Ciências Biológicas em 2009 na Universidade Estadual de Montes Claros e se formou em 2013. Durante a graduação trabalhou com germinação de sementes, fitossociologia, recuperação de áreas degradadas, e biotecnologia de espécies oleaginosas. Em julho de 2014 iniciou o mestrado no Programa de Pós-Graduação em Botânica na Universidade Federal de Viçosa (Viçosa MG) onde trabalhou com modelagem de nicho ecológico e ecologia de pteridófitas.

## RESUMO

OLIVEIRA, Marcelo Henrique, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2016. **Modelagem global do nicho ecológico de *Hypolepis rugosula* (Dennstaedtiaceae): passado, presente e futuro.** Orientador: Pedro Bond Schwartzburd.

A biogeografia é a ciência que estuda a distribuição dos seres vivos no espaço e no tempo. No caso das pteridófitas, a distribuição das espécies está relacionada as transformações geoclimáticas ocorridas no planeta e a eventos de vicariância e dispersão a longa distância. Comparado aos outros grupos, as pteridófitas são mais relacionadas a fatores abióticos como temperatura e precipitação, nesse caso grandes mudanças climáticas como o último período glacial do Pleistoceno ( $\approx 2.5$  milhões a 11 mil anos), e o aquecimento global tiveram e terão um grande impacto sobre a biogeográfica desse grupo. A biogeografia das pteridófitas, entretanto necessita de mais dados em escala global e a nível específico. *Hypolepis rugosula* é uma espécie subcosmopolita, com populações isoladas umas das outras, que parece ter sua distribuição limitada pela temperatura. Suas características ecológicas a tornam uma ferramenta perfeita para utilização de modelos de distribuição geográfica, para avaliar os impactos de mudanças climáticas em espécies ou ecossistemas. Esse trabalho poderá contribuir tanto para a compreensão do efeito da glaciação sobre pteridófitas quanto para previsões sobre o impacto que as atuais mudanças climáticas terão sobre o grupo. Para atingir esse objetivo foram empregadas técnicas de modelagem de nicho ecológico para prever a distribuição das áreas de adequabilidade para a pteridofita *Hypolepis rugosula* durante três períodos de tempo: passado, presente e futuro. Os modelos foram realizados para os três continentes onde a espécie ocorre (América, África e Australásia), utilizando 155 registros georreferenciados da espécie. As camadas bioclimáticas foram extraídas do banco de dados online WorldClim resolução de 5arc. Para cada pixel. No primeiro capítulo foram construídos modelos para prever a ocorrência de *Hypolepis rugosula* no presente e durante o último período glacial. O algoritmo utilizado foi o MaxEnt. O modelo do passado foi o CCSM4. No segundo capítulo foram construídos modelos para o presente e para os anos de 2050 e 2070. O Modelo de Circulação Ocenâico-Atmosférico utilizado foi o CCSM4 para os anos de 2050 e 2070, utilizando dois cenários de emissão de carbono, RCP45 (otimista) e RCP85 (pessimista). Os modelos forneceram previsões confiáveis nos dois capítulos, já que os valores de AUC e TSS foram todos altos. Os resultados mostraram que durante o

LGM, em que a terra era mais fria, as áreas de adequabilidade aumentaram. Os modelos indicaram uma expansão da área de ocorrência sobre as Cordilheiras dos Andes, África Central e Sudeste Asiático. Por outro lado, com o aquecimento da atmosfera previsto para o futuro, a espécie deve ser extinta localmente principalmente nas áreas tropicais, restringindo a espécie a regiões austrais no Chile e na Nova Zelândia. A África central foi a região mais próxima do equador onde as áreas de adequabilidade não foram excluídas.

## ABSTRACT

OLIVEIRA, Marcelo Henrique, M.Sc., Federal University of Viçosa, July 2016. **Global modeling of ecological niche *Hypolepis rugosa* (Dennstaedtiaceae): past, present and future.** Advisor: Pedro Bond Schwartzburd.

Biogeography is the science that studies the distribution of living organisms in space and time. In the case of ferns, the distribution of species is related to the geoclimatic changes that have occurred in the planet and to vicariant and long-distance dispersal events. Compared to other groups of plants, ferns are more related to abiotic factors such as temperature and rainfall, in this case, large climate changes as the last glacial period of the Pleistocene ( $\approx 2.5$  million to 11,000 years), and global warming had had and still have a major impact on this group's biogeographical. The biogeography of ferns, however, needs more data on a global scale and specific level. The *Hypolepis rugosula* is a sub-cosmopolitan species, with populations isolated from one another, which seems to have its distribution limited by temperature. Its ecological characteristics make it a perfect tool for using geographic distribution models to assess the impacts of climate changes on species and ecosystems. This work will contribute to the comprehension of the effect of glaciation on ferns as well as to predictions about the impact that the current climate changes will have on the group. To achieve this goal, ecological niche modeling techniques were used to predict the distribution of the areas of suitability for pteridofita *Hypolepis rugosula* during three periods of time: past, present and future. The models were applied for the three continents where the species occurs (America, Africa and Australasia), using 155 georeferenced records of the species. The bioclimatic layers were extracted from the online database Worldclim 5arc 'resolution for each pixel. In the first chapter models were built to predict the occurrence of *Hypolepis rugosula* in the present and during the last glacial period. The algorithm used was the MaxEnt. The model for the past was the CCSM4. In the second chapter the models were built for the present and for the years 2050 and 2070. The oceanic and atmospheric circulation model used was the CCSM4 for the years 2050 and 2070 using two carbon emission sceneries RCP45 (optimistic) and RCP85 (pessimistic). 2 modeling algorithms were used; BIOCLIM and Maxent. The models provided reliable predictions in both chapters, once the AUC and TSS values were all high. The results showed that during the LGM, when the Earth was colder, the areas of suitability have increased. The models indicated an expansion of the occurring area in the Andes,

Central Africa and Southeast Asia. On the other hand, with the warming of the atmosphere predicted for the future, the species might be extinct locally, mainly in tropical areas, restricting the species to southern regions in Chile and New Zealand. Central Africa was the closest region to the equator where the areas of suitability were not excluded.

# ÍNDICE

<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>1</b>
REFERÊNCIAS.....	6
<b>CAPÍTULO I.....</b>	<b>7</b>
Modelagem preditiva de <i>Hypolepis rugosula</i> (Dennstaedtiaceae; Pteridophyta): Avaliação do impacto do último período glacial (LGM) sobre o nicho ecológico da espécie.....	7
RESUMO.....	7
ABSTRACT.....	8
INTRODUÇÃO.....	9
MATERIAL E MÉTODOS.....	10
<i>Espécie estudada</i> .....	10
<i>Construção dos Modelos</i> .....	11
RESULTADOS.....	14
DISCUSSÃO.....	19
CONCLUSÕES.....	21
REFERÊNCIAS.....	21
<b>CAPÍTULO II.....</b>	<b>26</b>
Avaliação dos impactos das mudanças climáticas na distribuição de <i>Hypolepis rugosula</i> (Dennstaedtiaceae; Pteridophyta) através de modelos de distribuição preditiva.....	26
RESUMO.....	26
ABSTRACT.....	27
INTRODUÇÃO.....	28
MATERIAL E MÉTODOS.....	30
<i>Espécie estudada</i> .....	30
<i>Construção dos Modelos</i> .....	30
RESULTADOS.....	32
DISCUSSÃO.....	39
CONCLUSÕES.....	41
REFERÊNCIAS.....	41
ANEXO I.....	45
ANEXO II.....	63
<b>CONCLUSÕES GERAIS.....</b>	<b>67</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

O presente trabalho é um estudo biogeográfico da pteridófita *Hypolepis rugosula* (Labill.) J. Sm. com o objetivo de identificar e compreender os processos envolvidos no atual padrão de distribuição da espécie. A informação básica para o estudo da biogeografia é a distribuição geográfica, nesse caso, foram aplicadas técnicas de modelagem de nicho ecológico para a construção de mapas de distribuição geográfica, que foram utilizados tanto para prever a distribuição passada quanto para estimar o efeito das mudanças climáticas no futuro (Gaston, 1994; Austin 2002).

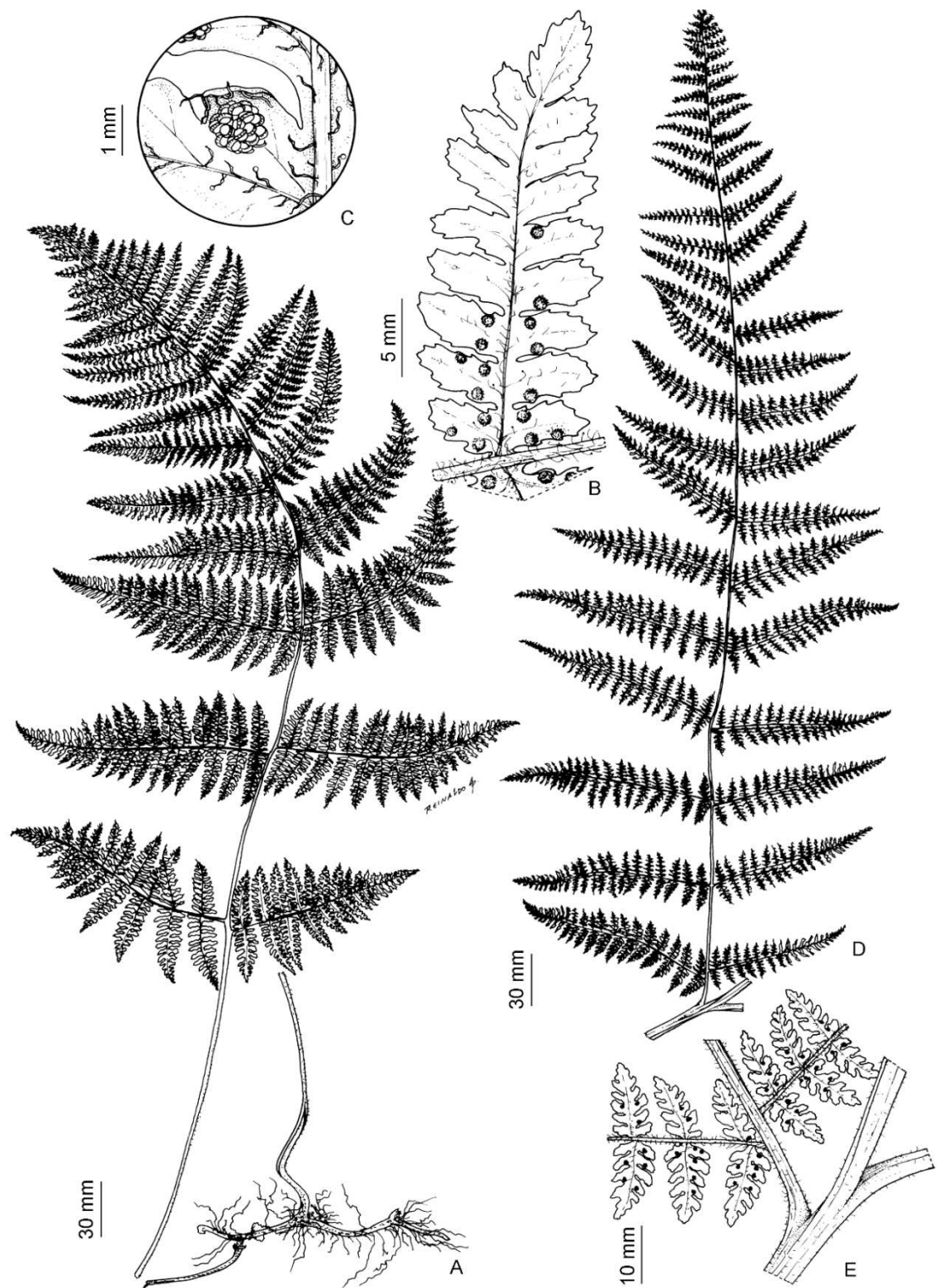
*Hypolepis rugosula*, originalmente descrita como *Polypodium rugosulum*, é uma espécie sub-cosmopolita, distribuída pelo hemisfério sul. Registrada pela primeira vez na Ilha da Tasmânia, foi uma das primeiras espécies de *Hypolepis* Bernh descritas. Suas características diagnosticas são: frondes vestidas por pelos catenados aciculares e glandulares, pecíolos e a raque avermelhada (cor de vinho), feixe vascular na base do pecíolo em forma de  $\pi$ , pinas proximais equilaterais e mais distantes do próximo par do que os seguintes pares, soro sub-marginal, e margem da lamina não diferenciada em pseudoindusio (Schwartzburd & Prado, 2014). São conhecidas duas linhagens, uma tetraploide e uma octoplóide, e quatro padrões bem definidos de "indumento" (Schwartzburd & Prado, 2014).

São encontradas em áreas úmidas como brejos, e ao longo de valas, pântanos e margens inundáveis (Brownsey & Chinnock, 1987). Em áreas mais abertas podem formar extensas colônias, mas, geralmente, são restritas a pequenas populações (Brownsey & Chinnock, 1987). Apresenta uma distribuição ampla, porém, formada por populações isoladas, em áreas que repetem características climáticas e topográficas (Schwartzburd & Prado, 2014). Atualmente encontra-se distribuída pelo hemisfério sul sobre um gradiente latitudinal onde, conforme as populações se aproximam do equador elas ocorrem em altitudes mais elevadas, por exemplo, na região Circum-Antartica podem ser encontradas ao nível do mar; já na região tropical somente em altitudes  $\geq 2000\text{m}$  (Schwartzburd & Prado, 2014). Ou seja, mesmo habitando latitudes tropicais, a ocorrência dessa espécie parece limitada a condições de clima mais frio (Schwartzburd & Prado, 2014).

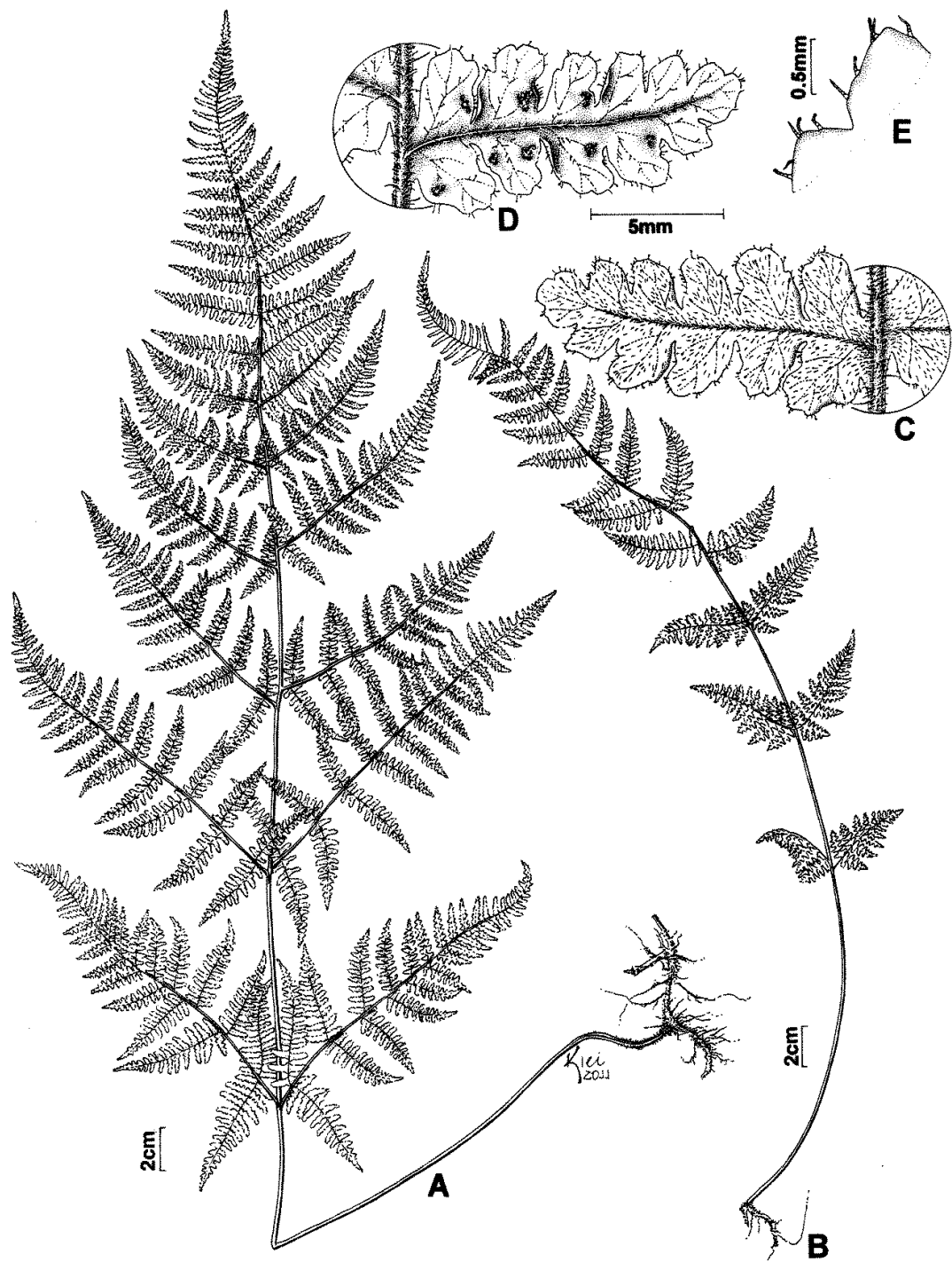
A sensibilidade desta espécie às mudanças na temperatura a torna uma importante ferramenta para avaliar os efeitos da glaciação nas pteridófitas do Hemisfério Sul. Estudos mais específicos ainda são poucos e os trabalhos de biogeografia de pteridófitas sofrem com a falta de dados de eventos específicos com bons dados de distribuição em escala global (Wolf *et al.*, 2001).

O trabalho foi dividido dois capítulos e são apresentados dois anexos:

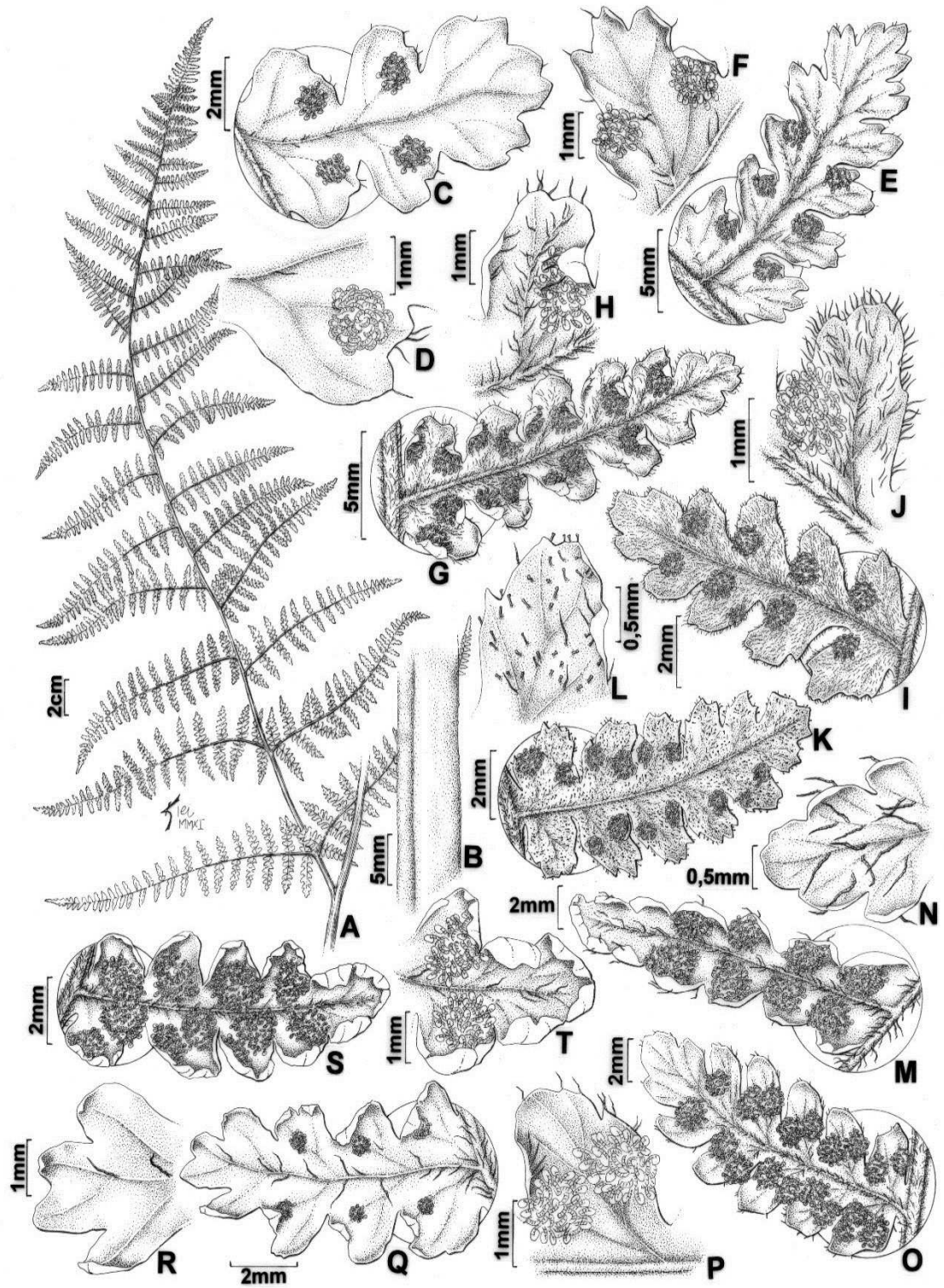
- O capítulo I intitulado: ***Modelagem preditiva de Hypolepis rugosula (Dennstaedtiaceae; Pteridophyta): Avaliação do impacto do último período glacial (LGM) sobre o nicho ecológico da espécie.*** Avaliou a distribuição preditiva da espécie durante o último período glacial do Pleistoceno com o objetivo de avaliar evidências da ocorrência de eventos de vicariância climática atuando sobre a distribuição da espécie.
- O capítulo II intitulado: ***Avaliação dos impactos das mudanças climáticas na distribuição de Hypolepis rugosula (Dennstaedtiaceae; Pteridophyta) através de modelos de distribuição preditiva.*** Avaliou o impacto do aumento da concentração de gases do efeito estufa sobre a distribuição da espécie, e se existe o risco de extinção com o aumento da temperatura da atmosfera.
- O Anexo I é referente a um artigo aceito para publicação pela revista Folia Geobotanica, construído durante o mestrado. O artigo apresenta dados complementares ao tratamento taxonômico do complexo de espécies “*Hypolepis rugosula*” com ênfase na África e ilhas circundantes. É apresentada uma nova subespécie da África do Sul (*H. rugosula* subsp. *rouxii*) e outra de Bioco, Guiné Equatorial (*H. rugosula* subsp. *formosa*).
- O Anexo II apresenta a planilha com os 155 pontos georreferenciados utilizados para a construção do modelo.



**Figura 1:** *Hypolepis rugosula* subsp. *rouxii* (Roux 3023 [NBG]): A. Habitat. B. Pinula, abaxial. C. Segmento, abaxialmente, sorus, margem da lâmina, e indumento do pelo catenado-acicular e catenado-glandular. D-E. *Hypolepis rugosula* subsp. *formosa* (Mann s.n. [K]): D. Pina basal. E. pina basal, abaxialmente, mostrando o detalhe da raque, e segmentos.



**Figura 2:** *Hypolepis rugosula* subsp. *pradoana* A. Habitat, fronde grande e fértil; B. habitat, fronde pequena e fértil; C. face adaxial do segmento; D superfície abaxial do segmento; E detalhe da margem da lâmina. A-B from Schwartzburd 2310, C – E from Forzza 3412



**Figura 3:** Algumas subespécies do complexo *Hypolepis rugosula* descritas por Schwartsburd & Prado (2014); A, B—subsp. *poeppigiana* (Mett.) Schwartsb. & J. Prado; C, D—subsp. *pradoana* Schwartsb.; E, F—subsp. *poeppigiana* (Mett.) Schwartsb. & J. Prado; G, H—subsp. *poeppigiana* (Mett.) Schwartsb. & J. Prado; I, J—subsp. *rufobarbata* (Colenso) Schwartsb.; K, L—subsp. *lactea* (Brownsey & Chinnock) Schwartsb.; M, N—subsp. *rudis* (Kunze) Schwartsb.; O, P—subsp. *rugosula*; Q, R—subsp. *africana* (C. Chr.) Schwartsb. & J. Prado; S, T—subsp. *viscida* (Roxb.) Schwartsb. & J. Prado.

## REFERÊNCIAS

Austin, M. (2002) Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, **157**, 101-118.

Brownsey, P.J. & Chinnock, R.J. (1984) A taxonomic revision of the New Zealand species of *Hypolepis*. *New Zealand Journal of Botany*, **22**, 43-80.

Schwartzburd, P.B. & Prado, J. (2014) Subspecies of *Hypolepis rugosula* (Dennstaedtiaceae; Pteridophyta) around the world: morphological and biogeographic perspectives. *Acta botânica Brasílica*, **28**, 206-226.

Wolf, P.G., Schneider, H., Ranker, T.A. (2001) Geographic distributions of homosporous ferns: does dispersal obscure evidence of vicariance?. *Journal of Biogeography*, **28**, 263-270.

# CAPITULO I

## **Modelagem preditiva de *Hypolepis rugosula* (Dennstaedtiaceae; Pteridophyta): Avaliação do impacto do último período glacial (LGM) sobre o nicho ecológico da espécie**

**Marcelo Henrique de Oliveira<sup>1\*</sup>, Daiany Caroline Joner<sup>2,3</sup>, Rafael Loyola<sup>3</sup> & Pedro  
Bond Schwartzburd<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa, Av. P. H. Rolfs s.n., Viçosa, MG, Brasil, CEP 36.570-900

<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Federal de Goiás, Avenida Esperança s/n, Campus Samambaia, CEP 74.690-900, Goiânia | Goiás.

<sup>3</sup> Laboratório de Biogeografia da Conservação, Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, Avenida Esperança s/n, Campus Samambaia, CEP 74.690-900, Goiânia Goiás.

### **RESUMO**

Durante o último período glacial (*Last Glacial Maximum*, LGM) o avanço das camadas de gelo sobre o hemisfério norte e a queda da temperatura no equador permitiu que ecossistemas úmidos alpinos que ocorrem em montanhas tropicais descessem para os vales aumentando sua área de ocupação. Com a expansão dessas áreas pteridófitas com alta fidelidade ao habitat que ocupavam esses ecossistemas podem ter se valido destes corredores para expandir suas áreas de ocorrência. Sendo *Hypolepis rugosula* uma espécie com alta capacidade de dispersão e intimamente relacionada a fatores abióticos do clima (ex; precipitação e temperatura) as populações da espécie podem ter se expandido pelo hemisfério sul utilizando essas áreas. Se os fatores climáticos controlam os limites de distribuição desta espécie, é possível avaliar o impacto do LGM em sua distribuição através de ferramentas de modelagem de distribuição preditiva. Estes modelos consistem em converter os dados primários de ocupação de uma espécie em mapas de distribuição geográfica, indicando a sua provável extensão de ocorrência. Sendo assim, este trabalho visa utilizar técnicas de modelagem de nicho ecológico para predizer a ocorrência de *Hypolepis rugosula* no presente e durante o último período glacial. Os modelos foram realizados para os três continentes onde a espécie ocorre (América, África e Australásia), utilizando 155 registros georreferenciados da espécie. O algoritmo utilizado foi o MaxEnt, e as camadas climáticas foram extraídas do banco

de dados online WorldClim, resolução 5 arc.seg. O modelo para o passado foi o CCSM4. Os valores de AUC e TSS indicaram que os modelos foram bons, e os resultados indicaram uma expansão da área de ocorrência sobre as Cordilheiras dos Andes. Concluindo, o trabalho corroborou a hipótese inicial do trabalho.

**Palavras-Chave:** dispersão, distribuição, glaciação, modelagem, vicariância

## **ABSTRACT**

During the Last Glacial Maximum (LGM) the advance of ice layers on the northern hemisphere and the drop in temperature at the equator allowed alpine humid ecosystems that occur in tropical mountains to descend to the valleys increasing its footprint. Due to the expansion of these areas, ferns highly anchored to the habitat these ecosystems occupied may have made use of these corridors to expand their areas of occurrence. Being *Hypolepis rugosula* a species with high dispersal ability and closely related to abiotic factors of climate (eg, rainfall and temperature) the populations of the species may have expanded throughout the southern hemisphere using these areas. If climatic factors control the limits of distribution of this species, it is possible to assess the impact of LGM on its distribution through predictive distribution modeling tools. These models consist of converting the primary occupation data of a species into geographic distribution maps, indicating its probable extent of occurrence. Thus, this work aims at using ecological niche modeling techniques to predict the occurrence of *Hypolepis rugosula* at present and during the last glacial period. The models were applied for the three continents where the species occurs (America, Africa and Australasia), using 155 georeferenced records of the species. The bioclimatic layers were extracted from the online database Worldclim resolution 5arc.seg. The model of the past was the CCSM4. The AUC and TSS indicated that the models were good, and the results indicated an expansion of the occurring area in the Andes, Central Africa and Southeast Asia indicated an expansion of the area occurring area in the Andes. In the last one, expansion was favored by the increasing of the continental area resulting from the reduction of sea level. In conclusion, the work confirmed its initial hypothesis.

**Key words:** dispersion, distribution, glaciation, modeling, vicariance

## INTRODUÇÃO

Em grande escala, os padrões biogeográficos das pteridófitas podem ser explicado por processos de especiação, extinção, dispersão a longa distância e vicariância (Kessler, 2010; Moran, 2008; Santiago, 2006). Os dois primeiros têm papéis biogeográficos relativamente bem definidos, os dois últimos, por sua vez, vem sendo foco de debates na maioria dos trabalhos de biogeografia do grupo (Santiago, 2006). Segundo Kato (1993), em ilhas oceânicas predominam eventos de dispersão a longa distância, e os eventos de vicariância aparecem na separação de ambientes similares, normalmente por mudanças climáticas ou geológicas nas áreas intermediárias. Entretanto, a dispersão a longa distância causa interferência nos padrões definidos pela vicariância e, quando há predomínio da vicariância, é de se esperar que haja um padrão que reflita a sequência histórica dos eventos de isolamento (Santiago, 2006).

A espécie *Hypolepis rugosula* (Labill.) J. Sm. apresenta uma distribuição ampla, inclusive em ilhas oceânicas, porém, formada por populações isoladas, em áreas que repetem características climáticas e topográficas (Schwartzburd & Prado, 2014). Atualmente encontra-se distribuída pelo hemisfério sul sobre um gradiente latitudinal onde, conforme as populações se aproximam do equador elas ocorrem em altitudes mais elevadas (Arana *et al.*, 2014; Brownsey & Chinnock, 1984; Schwartzburd & Prado, 2014). Ou seja, mesmo habitando latitudes intertropicais, a ocorrência dessa espécie parece ser limitada a condições de clima temperado de altitude. Segundo Schwartzburd & Prado (2014), de acordo com este padrão de distribuição, é possível especular que esta espécie apresentava uma distribuição muito mais ampla durante o período em que a terra era mais fria, retrocedendo para refúgios frios por vicariância climática com o aumento da temperatura do planeta.

O último período glacial (*Last Glacial Maximum*, LGM) ocorreu durante o Pleistoceno ( $\approx 2.5$  milhões a 11 mil anos atrás) (Willis *et al.*, 2013). O avanço das camadas de gelo sobre o hemisfério norte deslocou as espécies temperadas para o sul para locais com o clima mais favorável (Hewitt, 2004; Hewitt, 2000). No equador a queda na temperatura permitiu que ecossistemas úmidos alpinos que ocorrem em montanhas tropicais descessem para os vales aumentando sua área de ocupação e formando corredores ecológicos entre montanhas (Endo *et al.*, 2015; Ramírez-Barahona & Eguiarte, 2014). Estudos sugerem que espécies com alta capacidade de dispersão

podem ter se valido destes corredores para expandir suas áreas de ocorrência (Endo *et al.*, 2015; Jakob *et al.*, 2009). Sendo *Hypolepis rugosula* uma espécie com alta capacidade de dispersão, considerada colonizadora na Austrália (Brownsey & Chinnock 1987), e intimamente relacionada a fatores abióticos do clima (ex; precipitação e temperatura) (Schwartzburd & Prado, 2014; Schwartzburd *et al.*, *no prelo*), as populações da espécie podem ter se expandido pelo hemisfério sul, utilizando estas áreas.

Se os fatores climáticos controlam os limites de distribuição desta espécie, é possível avaliar o impacto do LGM em sua distribuição através de ferramentas de modelagem de distribuição preditiva (Peterson *et al.*, 2011). A modelagem preditiva ou modelagem de nicho tem sido amplamente utilizada com esse objetivo em espécies ou ecossistemas (Austin, 2002; Guisan *et al.*, 2000; Phillips *et al.*, 2006). Estes modelos consistem em converter os dados primários de ocupação de uma espécie em mapas de distribuição geográfica, indicando a sua provável extensão de ocorrências, principalmente quando tais espécies possuem distribuição restrita com exigências ecológicas bastante específicas (Araújo *et al.*, 2006).

Sendo assim, este trabalho visa utilizar técnicas de modelagem de nicho ecológico para prever a ocorrência de *Hypolepis rugosula* no presente e durante o último período glacial, com a intenção de responder a seguinte pergunta: (I) quais eram as áreas de adequabilidade climática para a espécie durante o último período glacial e quais delas permanecem até os dias atuais? A hipótese seguida é a de que durante o clima glacial existiam extensas áreas favoráveis para a ocorrência da espécie, e com o aumento da temperatura estas ficaram limitadas a regiões montanhosas, frias e com alta precipitação.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Espécie estudada**

*Hypolepis rugosula*, originalmente descrita da Tasmânia como *Polypodium rugosulum* Labill. por Labillardiere (1806), é uma espécie adaptada a umidade baixas temperaturas, de distribuição sub-cosmopolita. Atualmente, ela ocorre em populações disjuntas, bem isoladas, distribuídas pelas massas continentais austrais, atingindo áreas equatoriais. Também ocorre em boa parte das ilhas oceânicas do hemisfério sul

(Schwartzburd & Prado 2014; Schwartzburd *et al.*, *no prelo*); em áreas mais abertas, ela pode formar extensas colônias, mas, geralmente, são restritas a pequenas populações (Brownsey & Chinnock, 1987). Na região tropical e equatorial ela ocorre apenas em altitudes acima de 2.000m, reduzindo até o nível do mar em latitudes cada vez mais altas (Schwartzburd & Prado, 2014).

Com algumas características morfológicas em conjunto, ela pode ser diferenciada de todas as outras espécies de *Hypolepis* do mundo: as frondes são vestidas por pelos catenados aciculares e glandulares, os pecíolos e raques são inermes e avermelhados (cor de vinho), os feixes vasculares na base do pecíolo são em forma de  $\pi$  (*pi*), as pinas proximais são equilaterais e mais distantes do próximo par do que os pares seguintes, os soros são sub-marginais, e as margens da lamina não são diferenciadas em pseudo-indúsius (Schwartzburd & Prado, 2014). São conhecidas ao mínimo duas linhagens cariológicas (tetraploide e octaplóide), e quatro padrões bem definidos de "indumento" (Schwartzburd & Prado, 2014).

Baseados em características morfológicas e disjunções geográficas, Schwartzburd & Prado (2014) reconheceram 15 subespécies de *Hypolepis rugosula*, cada qual com sua área de ocorrência (exceto na Nova Zelândia onde duas subespécies são simpátricas). Recentemente, Schwartzburd *et al.* (*no prelo*) reconheceram mais três subespécies, elevando para 18 o número de subespécies atualmente conhecidas.

No presente trabalho *Hypolepis rugosula* foi considerada em nível específico, como um único táxon. Isto foi feito para se obter informações climáticas mais sólidas da espécie, bem como para poder avaliar sua história biogeográfica pelo mundo, comparando sua distribuição atual e sua distribuição no último período glacial.

### **Construção dos Modelos**

O banco de dados com os registros de ocorrência da espécie foi construído com as informações do trabalho de Schwartzburd & Prado (2014) e de Schwartzburd *et al.* (*no prelo*). Com as informações adquiridas, foi construída uma planilha contendo todos os registros de ocorrência encontrados e as seguintes informações: localidade (cidade ou município onde o exemplar foi encontrado), coordenadas geográficas (latitude e longitude) em graus decimais, data de coleta e altitude. Utilizando as coordenadas geográficas, em graus decimais, os registros foram plotados em um mapa no Software

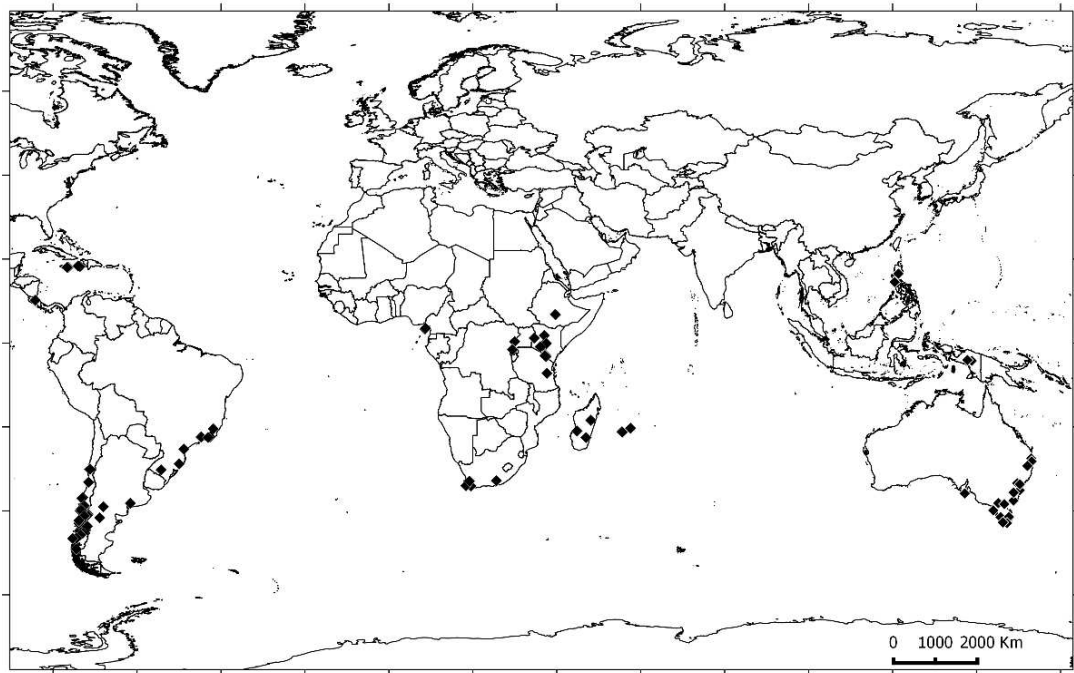
QGIS (versão 2.8.1) para checar possíveis erros na distribuição dos pontos, principalmente devido às diferenças espaciais na fonte de informação das coordenadas geográficas originais. Para evitar pseudo-réplicas, quando um registro se encontrava a menos de 10km de distância de outro registro, o primeiro foi eliminado. Os registros de ilhas oceânicas como Tristan da Cunha, Santa Helena e Georgetown também foram excluídos. De acordo como Schwartsburd *et al.* (*no prelo*) o efeito da evapotranspiração oceânica sobre as pequenas massas das ilhas faz com que não só essa mais outras espécies ocorram em altitudes menores nesses ambientes. Esse é um fenômeno incomum que poderia mascarar os resultados da modelagem. Ao final dessa etapa foram obtidos 155 registros espacialmente únicos, sendo 62 encontrados no continente Americano, 42 na no continente Africano e 51 na Australásia (Oceania + leste da Ásia).

As camadas com os dados climáticos do presente e do último período glacial (LGM) foram obtidas na base de dados online WorldClim ([www.worldclim.com](http://www.worldclim.com)) com resolução de 5' de arco para cada pixel (aproximadamente 10 Km) (Hijmans *et al.* 2005). As variáveis utilizadas foram: temperatura média diurna, sazonalidade da temperatura, temperatura média do trimestre mais quente, precipitação no mês mais húmido, e precipitação no mês mais seco. Estas variáveis foram selecionadas através de uma Análise de Componentes Principais (PCA) realizada como o programa R versão 3.1.3 (The R Development CoreTeam 2008) pacote “psyc”. O cenário de previsão paleoclimática utilizado para a modelagem de distribuição potencial durante o último período glacial (LGM) foi o CCSM4 (5minutos).

Foi utilizado o algoritmo de modelagem Máxima Entropia (MaxEnt) para modelar a distribuição da espécie nos continentes Americano e Australásia. O MaxEnt é considerado um algoritmo complexo bastante utilizado na modelagem por demandar somente dados de presença (Elith & Leathwick, 2009). Esse algoritmo estima a distribuição de probabilidades mais próxima da distribuição uniforme (Phillips *et al.*, 2006). O modelo de distribuição da espécie sobre o continente africano foi construído utilizando o algoritmo Bioclim. Baseado em determinar para cada variável climática um limite superior e inferior para a ocorrência da espécie, esse algoritmo produz uma predição final que assume que não existe correlação entre as variáveis nos pontos de ocorrência.

Os modelos de distribuição preditiva foram realizados com o programa R versão 3.1.3 (The R Development Core Team 2008) pacotes “biomod2”, e “Dismo”. Os modelos preditivos de cada continente foram realizados utilizando apenas os registros de ocorrência localizados no respectivo continente. Neste caso, foram construídos 2 modelos para cada continente, um referente ao presente, e um referente ao último período glacial (LGM). Em cada modelo o continente inteiro foi utilizado como background por representar uma área significativa para a espécie em estudo. Em cada modelo os dados foram aleatoriamente divididos em conjuntos de calibração e validação, 75% dos dados para construção do modelo e 25% para testar o modelo. Este procedimento foi repetido 20 vezes.

Devido à diferença entre o número de registros em cada continente, o banco de dados levantados apesar de abrangentes pode ser considerado fraco em algumas áreas, principalmente no continente africano. Nesse caso os modelos podem gerar algumas dúvidas quanto a exatidão dos resultados nesse continente, enfatizando entretanto que um modelo é uma previsão. A avaliação dos modelos foi realizada por meio do cálculo da área sob a curva ROC (Receiver Operating Characteristic Curve), denominada AUC (Manel *et al.*, 2001) O valor de AUC varia de 0 a 1, onde 1 indica alta performance e os valores inferiores a 0,5 indicam baixa performance (Elith *et al.*, 2006). Outra métrica de avaliação utilizada foi o TSS (Means of the True Skill Statistic), que é uma medida direta da sensibilidade e especificidade do modelo (Allouche *et al.*, 2006). Os valores de TSS variam entre -1 e +1; os valores iguais a +1 indicam ótimo desempenho do modelo, enquanto valores iguais ou inferiores a zero não indicam performances melhores do que o acaso (Allouche *et al.*, 2006).



**Figura 1:** Mapa como os pontos de ocorrência de *Hypolepis rugosula* pelo mundo

## RESULTADOS

Os valores de AUC foram superiores a 0,90, para todos os modelos, do presente e do LGM. Os valores de TSS foram superiores a 0,8, para a maioria dos modelos com exceção do modelo de previsão para a América durante o LGM (tabela 1).

Tabela 1: Valores de AUC e TSS para os modelos de *Hypolepis rugosula* durante o clima atual e último período glacial

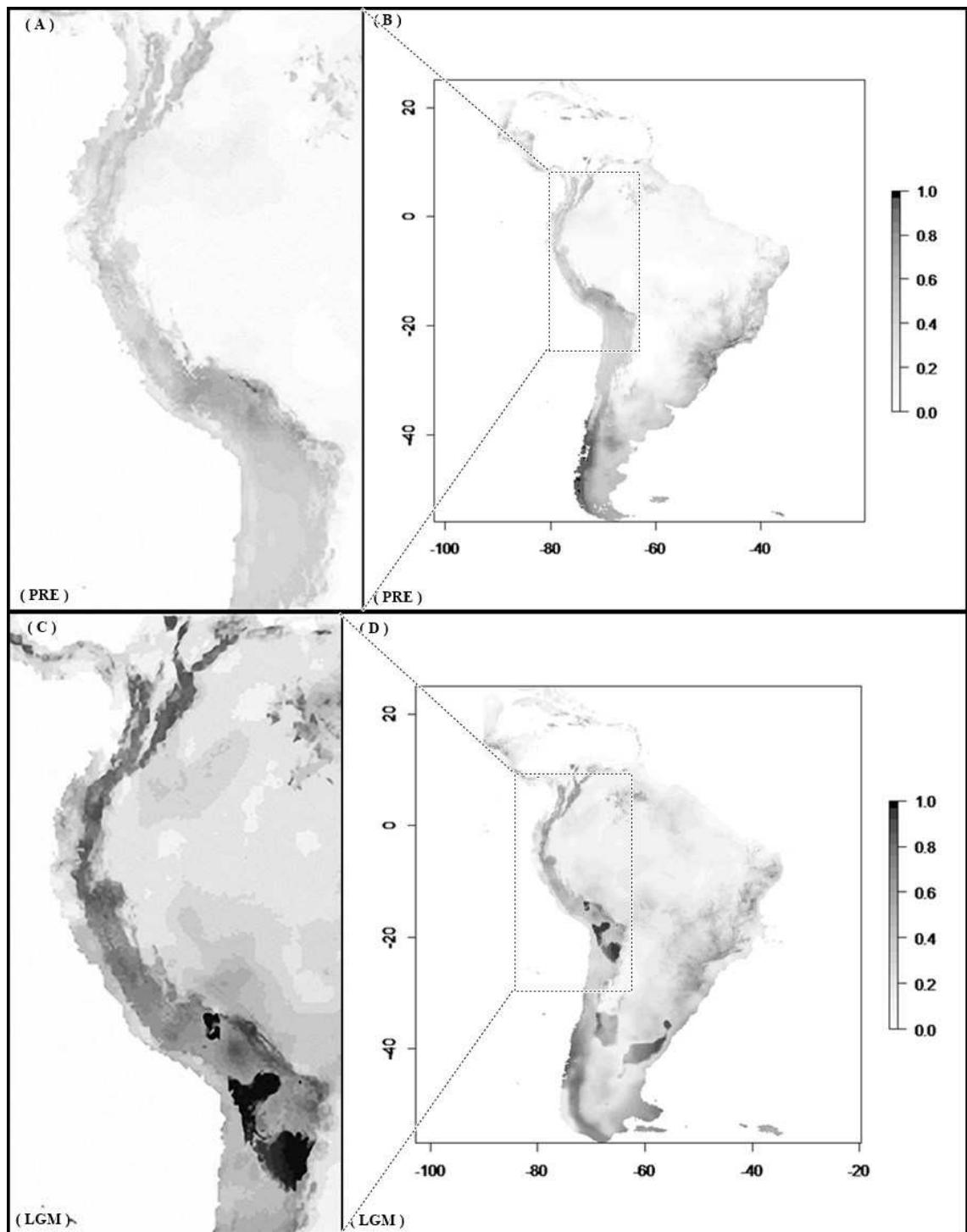
	AUC	TSS
<b>América (presente)</b>	0,93	0,82
<b>África (presente)</b>	0,91	0,80
<b>Austrália (presente)</b>	0,97	0,83
<b>América (LGM)</b>	0,94	0,66
<b>África (LGM)</b>	0,92	0,98
<b>Austrália (LGM)</b>	0,94	0,91

As áreas de adequabilidade climática previstas para o presente (2015) foram bastante semelhantes a distribuição encontrada com os registros de ocorrência (Fig. 1). O sul do Chile e a Nova Zelândia foram bastante destacados pelo modelo, porem conforme nos aproximamos do equador, as áreas de ocorrência foram sendo limitadas a regiões montanhosas como os Andes e as montanhas leste Africanas (Fig. 2B, 3A e 4B). A ocorrência da especie no continente africano ficou restrita a região leste do continente onde está concentrada a maioria das formações montanhosas (Fig. 3A). Todas as áreas de provável ocorrência do presente, apareceram nos modelos para o LGM, indicando que essas áreas permaneceram como refúgios de habitat favoráveis.

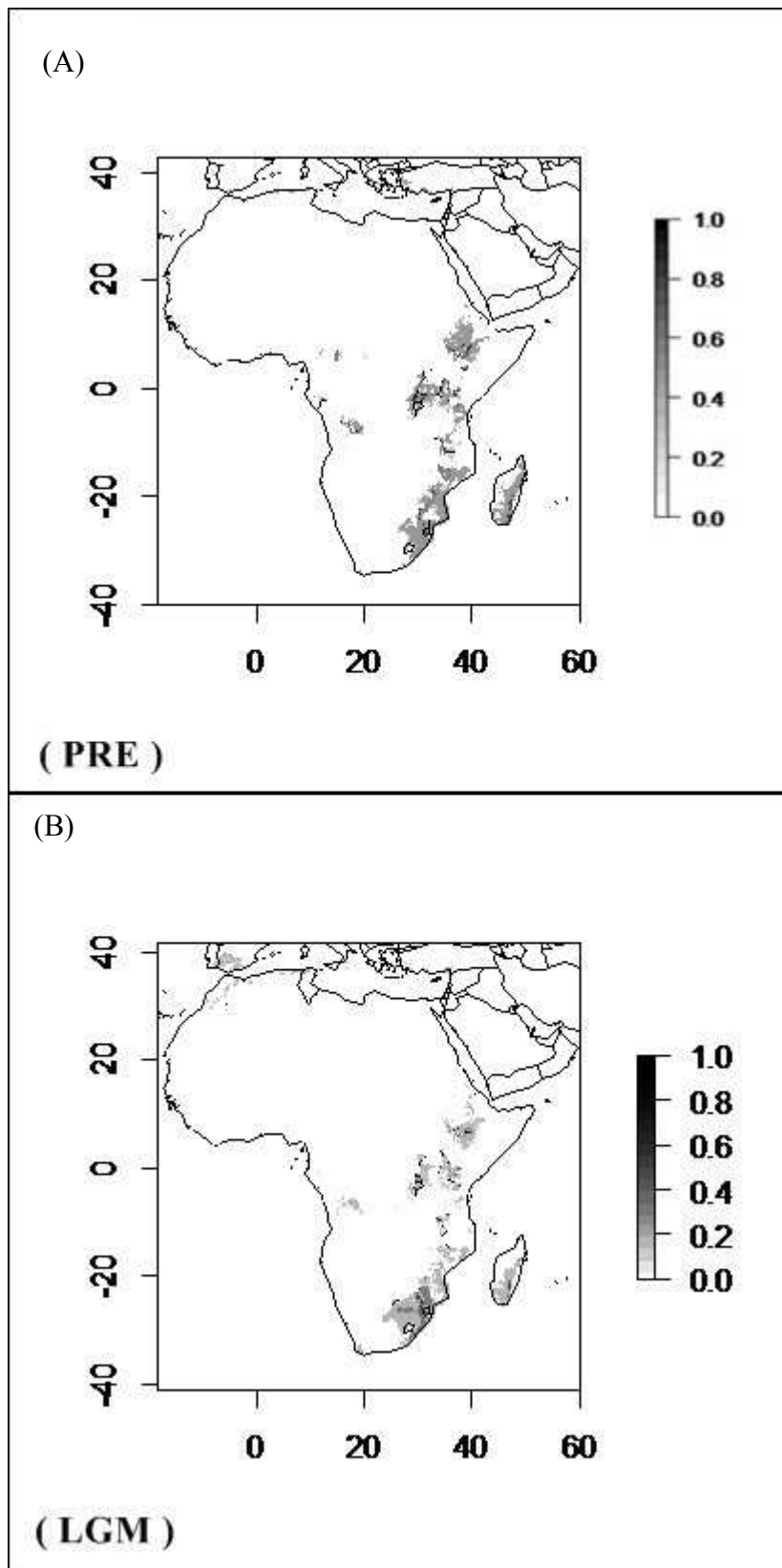
Os modelos do LGM indicaram uma expansão das áreas de adequabilidade. Provavelmente porque o modelo CCSM4 prevê o aumento da precipitação na região tropical. O número de pixels em todos os continentes aumentou, na América chegou a dobrar, resultado da expansão pelo litoral do pacifico até a América central (Fig. 2A e C). A área continental americana também aumentou devido a redução do nível do mar, expondo a plataforma continental Argentina (Fig. 2D). A região serrana do pampa agora aparece em destaque como área de provável ocorrência o que poderia ligar a Mata Atlântica brasileira diretamente a Cordilheira dos Andes (Fig. 2B e D).

Todas as grandes formações montanhosas do hemisfério sul aparecem com áreas de provável ocorrência. No continente africano todas as áreas permaneceram semelhantes a atual, a maioria áreas dominadas por relevo montanhoso, com altitudes acima de 1000m, como as Montanhas Drankensberg, e o Rift Valley (Fig. 3A e B).

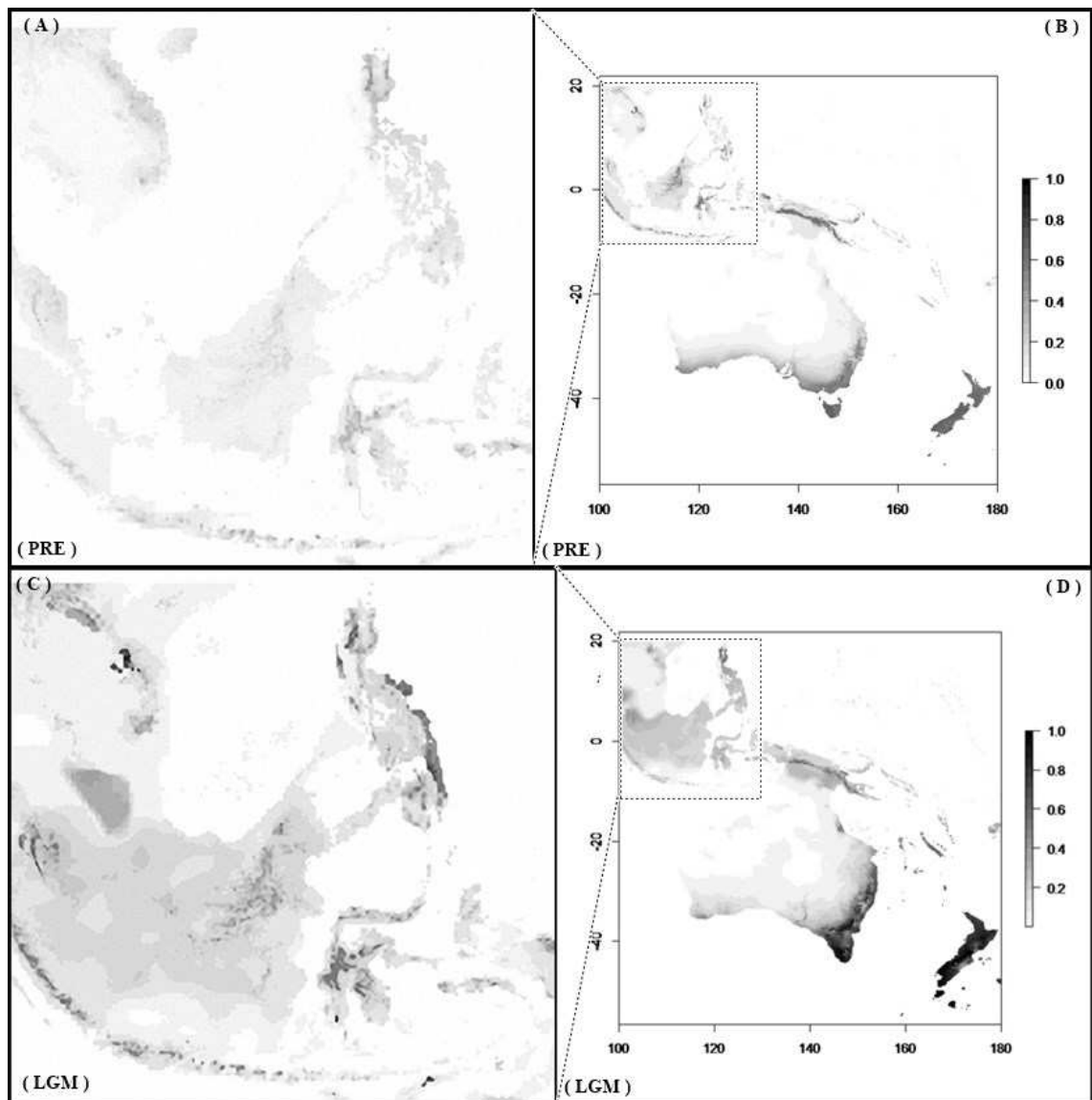
A região da Australasia aumentou em termos de área continental devido a redução do nível do mar. O modelo apontou toda a área geográfica da Nova Zelândia, as cordilheiras do sudeste da Austrália e as montanhas da Nova Guiné, as mesmas áreas que apareceram no modelo do presente (Fig. 4B e D).



**Figura 2:** Área de adequabilidade de *Hypolepis rugosula* sobre a América do Sul dura o clima atual (PRE) e durante o último máximo glacial (LGM). As figuras (A) e (C) detalham o aumento da área de probabilidade sobre o centro da Cordilheira dos Andes. As figuras (B) e (D) apresentam uma visão geral do continente evidenciando o aumento da área continental da América do Sul.



**Figura 3:** Área de adequabilidade de *Hypolepis rugosula* sobre o continente africano durante o clima atual (PRE) e durante o último máximo glacial (LGM).



**Figura 4:** Área de adequabilidade de *Hypolepis rugosula* sobre a região da Australásia (Oceania + Sudeste Asiático) dura o clima atual (PRE) e durante o último máximo glacial (LGM). As figuras (A) e (C) detalham o aumento da área continental e da probabilidade de ocorrência da espécie na região da Indonésia. As figuras (B) e (D) apresentam uma visão ampla da área provável de ocorrência sobre a região da Australásia.

## DISCUSSÃO

Comparando os modelos do presente com os do LGM, foi corroborada a hipótese de que a espécie apresentava uma área de adequabilidade climática maior durante o clima glacial. As áreas atuais de adequabilidade estão situadas principalmente ao longo de regiões montanhosas, com temperaturas amenas e altas taxas de precipitação, semelhantes as descritas na literatura por Brownsey & Chinnock (1984), Arana *et al.* (2014), Schwartsburd & Prado (2014) e Schwartsburd *et al.* (*no prelo*). A maioria são regiões de alta diversidade ecológica e centros de endemismo de pteridófitas, como o México, os Andes, o sudoeste do Brasil, o sudeste asiático e a Oceania (Tryon 1986; Moran 1995).

De acordo com Tryon (1986), estes centros de endemismo são regiões que sofreram poucas mudanças em períodos anteriores, se mantendo como refúgios durante períodos menos favoráveis e fontes de dispersão de propágulos para recolonização. Ao sobrepor os mapas do presente com os do passado, observa-se que todas as áreas atuais aparecem no mapa do LGM como áreas de provável ocorrência, sugerindo que a distribuição da espécie está atualmente reduzida a estas áreas, provavelmente por vicariância climática devido ao aumento da temperatura.

Esse movimento de expansão durante o LGM e retração nos períodos interglaciais já foi retratado em outros estudos. Pteridófitas restritas a ecossistemas úmidos montanhosos, como sub-páramos e matas nebulares, tiveram suas áreas de ocorrência expandidas conforme esses ecossistemas se expandiram (Ramírez-Barahona & Eguiarte, 2014; Kessler, 2010). Estudos realizados nas Cordilheiras dos Andes e nas montanhas leste Australianas corroboram que durante o clima glacial essas formações úmidas desceram a altitudes menores que 2000 m, chegando a formar corredores florestais entre as montanhas (Endo *et al.*, 2015; Jakob *et al.*, 2009). *Hypolepis rugosula* é uma pteridófitas que possui alta capacidade de dispersão e sobrevive em solos pobres (Brownsey & Chinnock, 1984). Sendo assim, o aumento das áreas de provável ocorrência pode estar relacionado ao aumento desses ecossistemas úmidos e a redução da concorrência pela extinção de espécies.

Avaliando os modelos é interessante notar que a *Hypolepis rugosula* não é registrada para os Andes tropicais (Schwartzburd & Prado 2014), porém aparece na modelagem preditiva, tanto atual como no LGM. As terras altas andinas que vão da Colômbia a Venezuela abrigam hoje 10 táxons do gênero, mas não há nenhum registro da espécie (Schwartzburd & Prado 2015). Já a região austral dos Andes possui apenas duas espécies e a *Hypolepis rugosula* é capaz de ocorrer em altitudes menores nesta região. Tirando os esforços de coleta como possíveis causas, pode-se interpretar que ela tenha sido extinta nos Andes, em tempos recentes por exclusão competitiva. Com o aumento da temperatura, as populações foram deslocadas para altitudes maiores onde os tamanhos das “áreas favoráveis” são menores, assim como a duração da estação de crescimento (Bhattarai, 2004; Brown & Lomolino 2006). Com populações menores e tempo reduzido para o ciclo de vida, a espécie provavelmente foi excluída por competição (Bhattarai, 2004). Entretanto sua ocorrência nos Andes, durante o LGM, mostra um corredor conectando as populações austrais (Argentina/Chile, sudeste do Brasil) às populações da América Central. Indicando, deste modo, uma evidência de vicariância para explicar esta grande disjunção no continente americano.

No cone sul da América, a espécie ocorre em bosques montanhosos com alta precipitação que abrigam 90% da diversidade de pteridófitas da região (Ponce *et al.*, 2002; Arana *et al.*, 2014). Durante o LGM, segundo evidências palinológicas, estes bosques eram quase dois terços maiores do que atualmente (Ponce *et al.*, 2002). Ainda de acordo com Ponce *et al.* (2002), a flora de pteridófitas de dois destes três centros de diversidade têm uma grande semelhança com as encontradas nas florestas úmidas do sudeste do Brasil e da Colômbia. Por outro lado, os ciclos glaciais do Pleistoceno ocasionaram impactantes flutuações entre aridez e umidade que causaram a fragmentação e diferenciação das populações destes centros (Villagrán & Hinojosa 1997). A expansão de ecossistemas áridos, como o Deserto do Atacama, o Chaco e as estepes patagônicas, pode ter causado a separação entre populações da região Austral e das terras altas andinas onde os modelos indicam a provável ocorrência da espécie (Arana *et al.* 2013; Ponce *et al.*, 2002; Prado & Gibbs 1993).

O continente africano foi à região com a menor alteração, comparando os dois períodos. O clima africano quente e árido, com a ausência de grandes florestas tropicais, é frequentemente explicado pelas secas do terciário, e ao contrario da América do Sul, a

África não possui extensas cadeias montanhosas onde corredores possam ser formados, (Kornas, 1993; Moran, 1995). Por isso a espécie ficou restrita à região oriental do continente. Também é preciso levar em conta que, durante o LGM, a Zona de Convergência Inter-tropical (ZCIT) foi deslocada para o sul (Montade *et al.*, 2015). ZCIT é a responsável pela precipitação nos trópicos pela convergência entre os ventos alísios do Sul com os do Norte (Clark *et al.*, 2009; Cook *et al.*, 2012). Sendo assim, a África central se tornou mais árida comparada aos dias atuais. (Landrum *et al.*, 2013).

No caso da Austrália, não houve grandes mudanças entre os dois períodos, talvez pela extensão árida do país (Russell-Smith *et al.*, 2012; Neaves *et al.*, 2012). A Nova Zelândia, por outro lado, apresenta uma geografia montanhosa que em larga escala toda a sua extensão pode ser considerada como área de provável ocorrência. (Lembrando que este trabalho foi feito em escala continental) (Brownlie, 1962; Brownsey & Chinnock, 1984; Museum *et al.*, 2001; Shepherd *et al.*, 2007). Fatores locais e regionais como características do solo, distúrbios e paisagens não exercem tanta influência nesta escala, porém estudos nesse sentido são necessários.

## CONCLUSÕES

Com este trabalho concluímos que: (I) durante o período glacial não houve redução de nenhuma área de adequabilidade climática de *Hypolepis rugosula*, nem mesmo no extremo sul da América do Sul ou da Nova Zelândia, onde as mudanças climáticas foram mais severas. As áreas de provável ocorrência eram maiores, favorecidas pelas mudanças no clima, na vegetação e nos níveis do mar; (II) na América do Sul ocorreu a maior expansão das áreas de provável ocorrência chegando a formar grandes corredores climáticos sobre as Cordilheiras dos Andes. (III) nem todas as áreas de provável ocorrência de *Hypolepis rugosula* apresentam como característica um relevo montanhoso. Segundo os modelos, as florestas tropicais situadas na depressão do Congo, na África central, apresentaram uma probabilidade de ocorrência da espécie tanto no clima presente quanto no LGM.

## REFERÊNCIAS

Arana M. (2013) Biogeographical patterns of the ferns from Cordoba Hills ( Argentina ) and their implications in conservation. .

- Arana M.D., Yañez A., & Schwartsburd P.B. (2014) An updated synopsis of *Hypolepis* Bernh. (Dennstaedtiaceae) from Argentina. *Phytotaxa*, **188**, 91.
- Beniston M., Diaz H.F., & Bradley R.S. (1997) Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change*, **36**, 233–251.
- Bhattarai K. (2004) Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography*, **31**, 389–400.
- Brownlie G. (1962) Geographical Relationships of New Zealand Fern Flora. *Pacific Science*, **16**, 363–365.
- Brownsey P. & Chinnock R. (1984) A taxonomic revision of the New Zealand species of *Hypolepis*. *New Zealand Journal of Botany*, **22**, 43–80.
- Clark P.U., Dyke A.S., Shakun J.D., Carlson A.E., Clark J., Wohlfarth B., Mitrovica J.X., Hostetler S.W., & McCabe A.M. (2009) The Last Glacial Maximum. *Science*, **325**, 710–714.
- Cook K., Meehl G. a, & Arblaster J.M. (2012) Monsoon Regime and Processes in CCSM4. Part II: African and American Monsoon Systems. *Journal of Climate*, **25**, 2609–2621.
- Endo Y., Nash M., Hoffmann A.A., Slatyer R., & Miller A.D. (2015) Comparative phylogeography of alpine invertebrates indicates deep lineage diversification and historical refugia in the Australian Alps. *Journal of Biogeography*, **42**, 89–102.
- Ferrer-Castán D. & Vetaas O.R. (2005) Pteridophyte richness, climate and topography in the Iberian Peninsula: Comparing spatial and nonspatial models of richness patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 155–165.
- Hewitt G. (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, **405**, 907–913.
- Hewitt G.M. (2004) Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **359**, 183–195; discussion 195.

- Jakob S.S., Martinez-Meyer E., & Blattner F.R. (2009) Phylogeographic analyses and paleodistribution modeling indicate Pleistocene in situ survival of *Hordeum* species (Poaceae) in southern Patagonia without genetic or spatial restriction. *Molecular Biology and Evolution*, **26**, 907–923.
- Kessler M., Kluge J., Hemp A., & Ohlemüller R. (2011) A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 868–880.
- Kluge J., Bach K., & Kessler M. (2008) Elevational distribution and zonation of tropical pteridophyte assemblages in Costa Rica. *Basic and Applied Ecology*, **9**, 35–43.
- Korall P. & Pryer K.M. (2014) Global biogeography of scaly tree ferns (Cyatheaceae): Evidence for Gondwanan vicariance and limited transoceanic dispersal. *Journal of Biogeography*, **41**, 402–413.
- Krishnaswamy J., John R., & Joseph S. (2014) Consistent response of vegetation dynamics to recent climate change in tropical mountain regions. *Global Change Biology*, **20**, 203–215.
- Landrum L., Otto-Bliesner B.L., Wahl E.R., Conley A., Lawrence P.J., Rosenbloom N., & Teng H. (2013) Last millennium climate and its variability in CCSM4. *Journal of Climate*, **26**, 1085–1111.
- Masahiro Kato (1993) biogeography of ferns: dispersal and vicariance. *Journal of Biogeography*, **20**, 265–274.
- Mcdowall R.M. (2004) What biogeography is: a place for process. *Journal of Biogeography*, **31**, 345–351.
- Montade V., Kageyama M., Combourieu-nebout N., Ledru M., Michel E., Siani G., & Kissel C. (2015) Teleconnection between the Intertropical Convergence Zone and southern westerly winds throughout the last deglaciation. *Geology*, **43**, 735–738.
- Museum R.J., Zealand N., & Box R.O. (2001) New Zealand ' s pteridophyte flora lineage but recent arrival ? .

- Neaves L.E., Zenger K.R., Prince R.I.T., & Eldridge M.D.B. (2012) Impact of Pleistocene aridity oscillations on the population history of a widespread, vagile Australian mammal, *Macropus fuliginosus*. *Journal of Biogeography*, **39**, 1545–1563.
- Nori J., Urbina-Cardona J.N., Loyola R.D., Lescano J.N., & Leynaud G.C. (2011) Climate change and American Bullfrog invasion: What could we expect in South America? *PLoS ONE*, **6**, 1–8.
- Pfeifer M., Burgess N.D., Swetnam R.D., Platts P.J., Willcock S., & Marchant R. (2012) Protected areas: Mixed success in conserving East Africa’s evergreen forests. *PLoS ONE*, **7**, .
- Ponce M., Mehltreter K., & De La Sota E.R. (2002) Análisis biogeográfico de la diversidad pteridofítica en Argentina y Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural*, **75**, 703–717.
- Pounds J., Fogden M., & Campbell J. (1999) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, **398**, 611–615.
- Pucha J., Por S.J., Wojciech R.Ś., & August J. (2011) Pleistocene to Holocene transition in the central basin of the Gulf of Thailand , based on geoacoustic survey and radiocarbon ages. *Marine Geology*, **288**, 103–111.
- Ramírez-Barahona S. & Eguiarte L.E. (2014) Changes in the distribution of cloud forests during the last glacial predict the patterns of genetic diversity and demographic history of the tree fern *Alsophila firma* (Cyatheaceae). *Journal of Biogeography*, **41**, 2396–2407.
- Rangwala I. & Miller J.R. (2012) Climate change in mountains: A review of elevation-dependent warming and its possible causes. *Climatic Change*, **114**, 527–547.
- Rogers J. (2011) *The Effectiveness of Protected Areas in Central Africa: A Remotely Sensed Measure of Deforestation and Access*. Columbia University,
- Russell-Smith J., Edwards A.C., & Price O.F. (2012) Simplifying the savanna: The trajectory of fire-sensitive vegetation mosaics in northern Australia. *Journal of*

*Biogeography*, **39**, 1303–1317.

- Santiago A.C. (2006) *Pteridófitas da Floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco: Florística, biogeografia e conservação*. Universidade Federal do Pernambuco,
- Schwartzburd P.B. & Prado J. (2014) Subspecies of *Hypolepis rugosula* (Dennstaedtiaceae; Pteridophyta) around the world: morphological and biogeographic perspectives. *Acta Botanica Brasilica*, **28**, 206–226.
- Shepherd L.D., Perrie L.R., & Brownsey P.J. (2007) Fire and ice: Volcanic and glacial impacts on the phylogeography of the New Zealand forest fern *Asplenium hookerianum*. *Molecular Ecology*, **16**, 4536–4549.
- Sobral-Souza T., Francini R.B., & Lima-ribeiro M.S. (2015) Species extinction risk might increase out of reserves: allowances for conservation of threatened butterfly *Actinote quadra* (Lepidoptera: Nymphalidae) under global warming. *Natureza&Conservação*, **13**, 159–165.
- Tovar C., Arnillas C.A., Cuesta F., & Buytaert W. (2013) Diverging Responses of Tropical Andean Biomes under Future Climate Conditions. *PLoS ONE*, **8**, .

## CAPÍTULO II

### **Avaliação dos impactos das mudanças climáticas na distribuição de *Hypolepis rugosula* (Dennstaedtiaceae; Pteridophyta) através de modelos de distribuição preditiva**

**Marcelo Henrique de Oliveira<sup>1\*</sup> Daiany Caroline Joner<sup>2,3</sup> Rafael Loyola<sup>3</sup> & Pedro Bond Schwartzburd<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa, Av. P. H. Rolfs s.n., Viçosa, MG, Brasil, CEP 36.570-900

<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Federal de Goiás, Avenida Esperança s/n, Campus Samambaia, CEP 74.690-900, Goiânia | Goiás.

<sup>3</sup> Laboratório de Biogeografia da Conservação, Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, Avenida Esperança s/n, Campus Samambaia, CEP 74.690-900, Goiânia Goiás.

mhenriqued2@gmail.com

#### **RESUMO**

Os centros de diversidade das pteridófitas nos trópicos encontram-se em regiões montanhosas. Nesses ecossistemas a diversidade do grupo é influenciada por fatores climáticos, e os picos de riqueza encontram-se nas alturas intermediárias. Dada essa estrutura os impactos antropogênicos influenciarão drasticamente a distribuição e diversidade do grupo, uma vez que a temperatura terrestre deve aumentar entre 1,4 a 4,8°C até o final do século 21 e os efeitos mais drásticos devem ocorrer nas montanhas tropicais. Como efeito é provável que espécies sensíveis a temperatura como a *Hypolepis rugosula* se tornem cada vez mais restritos às áreas mais altas, ou a até mesmo sejam extintos nas montanhas mais baixas. Por meio das técnicas de modelagem de nicho ecológico, é possível obter as informações sobre os possíveis impactos das mudanças climáticas sobre essa espécie e compreender a dinâmica de impactos potenciais que as pteridófitas sofrerão em vista do iminente aquecimento global. Neste contexto, esse trabalho aplicou técnicas de modelagem de nicho ecológico para a pteridófito *Hypolepis rugosula* com o objetivo de avaliar o impacto do aquecimento global sobre as áreas de adequabilidade climática da espécie. Foram utilizados 155 registros de ocorrência da espécie, sendo 65 encontrados no continente Americano, 42

no continente Africano e 51 na Australásia (Oceania + leste da Ásia). As camadas climáticas foram obtidas na base de dados online WorldClim, resolução de 5' de arco para cada pixel. O Modelo de Circulação Oceânico-Atmosférico utilizado foi o CCSM4 para os anos de 2050 e 2070, utilizando dois cenários de emissão de carbono RCP45 (otimista) e RCP85 (pessimista). Utilizou-se o algoritmo Maxent. Foram construídos 4 modelos para cada continente, sendo 2 para o ano de 2050 (1 modelo otimista e 1 pessimista) e 2 para o ano de 2070 (1 modelo otimista e 1 pessimista). Posteriormente os mapas de cada ano foram convertidos em um mapa de convergência. Os modelos forneceram previsões confiáveis em todos os algoritmos, e a hipótese inicial de redução da área de adequabilidade foi corroborada. As reduções mais drásticas ocorrerão na região tropical, restringindo a espécie a regiões austrais no Chile e na Nova Zelândia. A África central foi a região mais próxima do equador onde as áreas de adequabilidade não foram excluídas.

**Palavras-chave:** aquecimento, extinção, futuro, previsão, CCSM4.

## **ABSTRACT**

The diversity centers of ferns in the tropics are in mountainous regions. In these ecosystems the group's diversity is influenced by climatic factors, and the wealthy peaks are in intermediate heights. According to this structure, anthropogenic impacts will dramatically influence the distribution and diversity of the group, since the Earth's temperature might increase between 1.4 to 4.8 ° C by the end of the 21st century and the most drastic effects must occur in tropical mountains. As a result, it is likely that species sensitive to temperature as the *Hypolepis rugosula* become increasingly restricted to higher ground, or even become extinct in the lower mountains. Through the ecological niche modeling techniques, it is possible to obtain information on the possible impacts of climate change on the species and understand the dynamics of potential impacts that the ferns suffer in face of an imminent global warming. In this context, this study applied ecological niche modeling techniques for the fern *Hypolepis rugosula* in order to assess the impact of global warming on climatic suitability areas of the species. 155 occurrence records of the species were used, 62 found in the American continent, 42 in the African continent and 51 in Australasia (Oceania + East Asia). Climate layers were obtained in the online database Worldclim, 5arc 'resolution for each pixel. The oceanic and atmospheric circulation model used for the years 2050 and 2070 was the CCSM4

using two carbon emission sceneries RCP45 (optimistic) and RCP85 (pessimistic). The modeling algorithms was the Maxent. 4 models were built for each continent, and 2 for the year 2050 (1 optimistic and 1 pessimistic models) and 2 for the year 2070 (1 optimistic and 1 pessimistic models). Subsequently, the maps of each continent were united in a single map. The models provided reliable predictions for all algorithms, and the initial hypothesis of reduced areas of suitability was confirmed. The most dramatic reductions will occur in the tropical region, restricting the species to southern regions in Chile and New Zealand. Central Africa was the closest region to the equator where the areas of suitability were not excluded.

**Key words:** warming, extinction, future, prediction, CCSM4.

## INTRODUÇÃO

Os centros de diversidade das pteridófitas nos trópicos encontram-se em regiões que possuem como características fisionômicas o relevo montanhoso (Ponce *et al.*, 2002). Todos os países ou regiões com mais de 500 espécies possuem essas características, como a Nova Guiné, os Andes (ambos com cerca de 2000 espécies) e o sudeste do Brasil (cerca de 1000 espécies) (Moran, 2008; Ponce *et al.*, 2002). Nas montanhas, a diversidade do grupo é influenciada por fatores climáticos que variam com a elevação, como temperatura, umidade, precipitação, duração dos dias, e/ou incidência de radiação UV (Bhattarai, 2004; Ferrer-Castán & Vetaas, 2005; Kessler *et al.*, 2011). Os limites de ocorrência de uma espécie podem ser limitados, direta ou indiretamente, pelos extremos de qualquer um desses fatores (Bhattarai, 2004; Ferrer-Castán & Vetaas, 2005).

Dada esta estrutura, os impactos antropogênicos nos ecossistemas montanhosos influenciarão drasticamente a distribuição e diversidade do grupo. (Pounds *et al.*, 1999; Tovar *et al.*, 2013; Krishnaswamy *et al.*, 2014). De acordo com os modelos climáticos, a temperatura terrestre deve aumentar entre 1,4 a 4,8°C até o final do século 21 (IPCC 5). Os impactos deste aquecimento nas montanhas envolvem verões maiores e mais severos, alterações nas alturas de congelamento e de formação de nuvens, e redução da sazonalidade da precipitação. Como efeito, é provável que táxons da mesma família sensíveis a temperatura e com exigências ecológicas muito específicas, como *Microlepia speluncae* (L.) T. Moore, *Histiopteris incisa* (Thunb.) J. Sm. e espécies do

gênero *Hypolepis* Bernh., se tornem cada vez mais restritos às áreas mais altas, ou a até mesmo sejam extintos nas montanhas mais baixas (Carnaval *et al.*, 2014). Faltam, entretanto, trabalhos específicos que avaliem estes possíveis efeitos. Esta compreensão é importante devido ao papel ecológico que tais espécies representam na composição, estrutura e funcionamento dos ecossistemas florestais (Kessler, 2010; Moran, 2008).

O estudo de Schwartzburd & Prado (2014) sugeriu que a espécie *Hypolepis rugosula* (Labill.) J. Sm. (que apresenta uma distribuição ampla sobre o hemisfério Sul) ocupa hoje refúgios frios sobre as montanhas sul-tropicais em resposta ao aquecimento do período interglacial. A distribuição desta espécie obedece um gradiente latitudinal onde, conforme as populações se aproximam do equador elas ocorrem em altitudes mais elevadas (Arana *et al.*, 2014; Brownsey & Chinnock, 1984; Schwartzburd & Prado, 2014)., numa padrão biogeográfico conhecido como “Zonação Climática Altitudinal” Ou seja, mesmo habitando regiões tropicais, a ocorrência dessa espécie parece ser limitada a condições de clima temperado, em ambiente de clima equivalente àqueles de sua distribuição em áreas mais austrais. Schwartzburd & Prado (2014) sugeriram esta espécie provavelmente apresentava uma distribuição mais ampla durante o período em que a terra era mais fria, e que os fatores relacionados a temperatura controlam os limites de sua distribuição. Neste sentido, com o uso de ferramentas mais robustas de análise de distribuição, bem como a associação dos registros de ocorrência com variáveis ambientais, esta espécie poderia ser utilizada como indicadora para começar a se compreender os efeitos do aquecimento sobre as pteridófitas que habitam ecossistemas montanhosos.

Por meio das técnicas de modelagem de nicho ecológico, é possível obter as informações sobre os possíveis impactos das mudanças climáticas sobre o grupo. A modelagem preditiva consiste na conversão dos dados primários de ocorrência de uma espécie em mapas de distribuição geográfica que indicam a potencial presença ou ausência em um ambiente, através da aplicação de algoritmos (Pereira & Siqueira, 2007). Os algoritmos buscam relações não-aleatórias entre os registros de ocorrência e variáveis relevantes para a espécie, tais como precipitação, temperatura, tipo de solo, geologia, entre outros (Pereira & Siqueira, 2007).

Neste contexto, o presente trabalho aplicou técnicas de modelagem de nicho ecológico para a pteridófito *Hypolepis rugosula* com o objetivo de avaliar o impacto do

aquecimento global sobre as áreas de adequabilidade climática da espécie. E assim, compreender a dinâmica de impactos potenciais que as pteridófitas de altomontana sofrerão em vista de um eminente aquecimento global, desenvolvendo estratégias, portanto, mais eficientes de conservação no futuro.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Espécie estudada**

*Hypolepis rugosula* é uma espécie de distribuição sub-cosmopolita, encontrada em áreas úmidas, como brejos, e margens inundáveis. Em áreas mais abertas, podem formar extensas colônias mas, geralmente, são restritas a pequenas populações (Brownsey & Chinnock, 1987).

Com algumas características morfológicas, *Hypolepis rugosula* pode ser diferenciadas de todas as outras espécies de *Hypolepis* do mundo: as frondes são vestidas por pelos catenados-aciculares e glandulares, os pecíolos e as raques são avermelhadas (cor de vinho), os feixes vasculares na base do pecíolo são em forma de  $\pi$  (pi – letra grega), as pinas proximais são equilaterais e mais distantes do próximo par do que os seguintes pares, os soro sub-marginal, e as margens da lamina não são diferenciada em pseudoindusio (Schwartzburd & Prado, 2014)

Baseados em características morfológicas e geográficas, Schwartzburd & Prado (2014) e Schwartzburd *et al.* (*no prelo* – ver Apêndice 1) consideraram as populações de *Hypolepis rugosula*, reconhecidas até então, como 17 subespécies diferentes, cada uma com sua área de ocorrência. Entretanto, no presente trabalho, todas as subespécies são consideradas como um único táxon, em nível específico, para uma análise mundial mais consistente

### **Construção dos Modelos**

Foram utilizados 155 registros espacialmente únicos obtidos através do trabalho de Schwartzburd & Prado (2014) e Schwartzburd *et al.* (*no prelo* – Apêndice 1), sendo 62 encontrados no continente Americano, 42 no continente Africano e 51 na Australásia (Oceania + sudeste da Ásia). Cada registro continha a altitude onde o indivíduo foi encontrado e as coordenadas de latitude e longitude em graus decimais. As camadas com os dados climáticos utilizados foram obtidas na base de dados online WorldClim

([www.worldclim.com](http://www.worldclim.com)) com resolução de 5' de arco para cada pixel (aproximadamente 10 km) (Hijmans *et al.*, 2005). As variáveis utilizadas foram: temperatura média diurna, sazonalidade da temperatura, temperatura média do trimestre mais quente, precipitação no mês mais úmido, e precipitação no mês mais seco. Estas variáveis foram selecionadas através de uma Análise de Componentes Principais (PCA) realizada como o programa R versão 3.1.3 (The R Development Core Team, 2008), pacote “psyc”. Devido à diferença entre o número de registros em cada continente, o banco de dados levantados apesar de abrangentes pode ser considerado fraco em algumas áreas, principalmente no continente africano.

O modelo de Circulação Oceânico-Atmosférico utilizado foi o CCSM4 para os anos de 2050 e 2070, utilizando dois cenários de emissão de carbono: RCP45 (otimista) e RCP85 (pessimista). Utilizou-se o algoritmo Maxent para construção dos modelos referentes aos continentes Americano e Australásia, e o algoritmo Bioclim para a modelagem da espécie no continente africano. Os modelos de distribuição preditiva foram realizados com o programa R versão 3.1.3 (The R Development Core Team, 2008), pacotes “biomod2” e “Dismo”. Os modelos preditivos de cada continente foram realizados utilizando apenas os registros de ocorrência localizados nos respectivos continentes. Assim, foram construídos quatro modelos para cada continente, sendo dois para o ano de 2050 (um modelo otimista e um pessimista) e dois para o ano de 2070 (um otimista e um pessimista). Além de um modelo para o presente para cada continente. Em cada modelo o continente inteiro foi utilizado como background, por representar uma área significativa para a espécie em estudo. Em cada modelo os dados foram aleatoriamente divididos em conjuntos de calibração e validação, 75% dos dados para construção do modelo e 25% para testar o modelo. Este procedimento foi repetido 20 vezes. Posteriormente, os mapas otimistas e pessimistas de cada ano, de cada continente, foram unidos em um único mapa de convergência.

A avaliação dos modelos foi realizada por meio do cálculo da área sob a curva ROC (Receiver Operating Characteristic Curve), denominada AUC (Manel *et al.*, 2001), e pelo valor do TSS (Means of the True Skill Statistic), que é uma medida direta da sensibilidade e especificidade do modelo (Allouche *et al.*, 2006).

## RESULTADOS

Os modelos forneceram previsões confiáveis nos dois algoritmos já que os valores de TSS foram superiores a 0,6 e os de AUC superiores a 0,8 (Tabela 1). As áreas de adequabilidade previstas para o presente foram bastante semelhantes a distribuição encontrada com os registros de ocorrência.

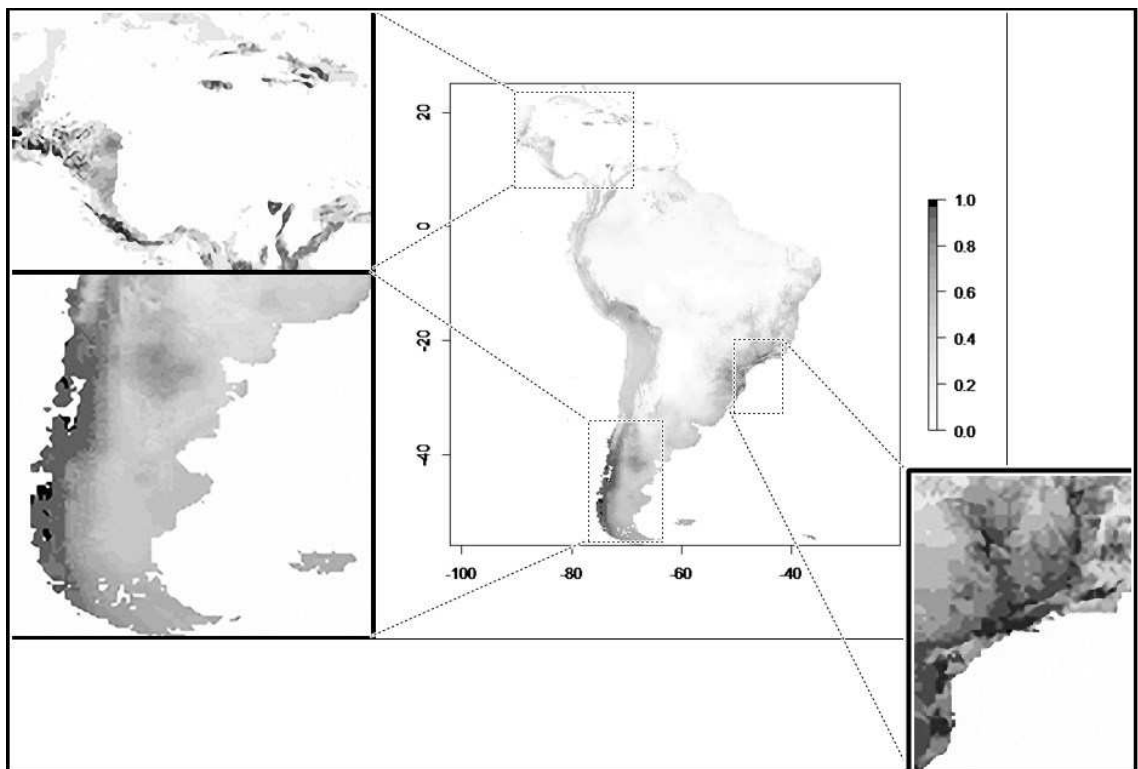
**Tabela 2:** Média dos valores de TSS e de AUC para cada cenário de emissão de gases (RCP). Para cada continente foram realizados 4 modelos, 2 para o ano de 2050 e 2 para o ano de 2070. Para cada ano foram utilizados 2 cenários de emissão de gases; RCP45 e RCP85.

TSS											
América				África				Australásia			
2050		2070		2050		2070		2050		2070	
RCP45	PCP85	RCP45	PCP85	RCP45	PCP85	RCP45	PCP85	RCP45	PCP85	RCP45	PCP85
0,66	0,93	0,73	0,80	0,90	0,93	0,93	0,90	0,91	1	0,82	0,79
AUC											
América				África				Australásia			
2050		2070		2050		2070		2050		2070	
RCP45	PCP85	RCP45	PCP85	RCP45	PCP85	RCP45	PCP85	RCP45	PCP85	RCP45	PCP85
0,87	0,96	0,92	0,95	0,98	0,95	0,99	0,97	0,98	1	0,96	0,87

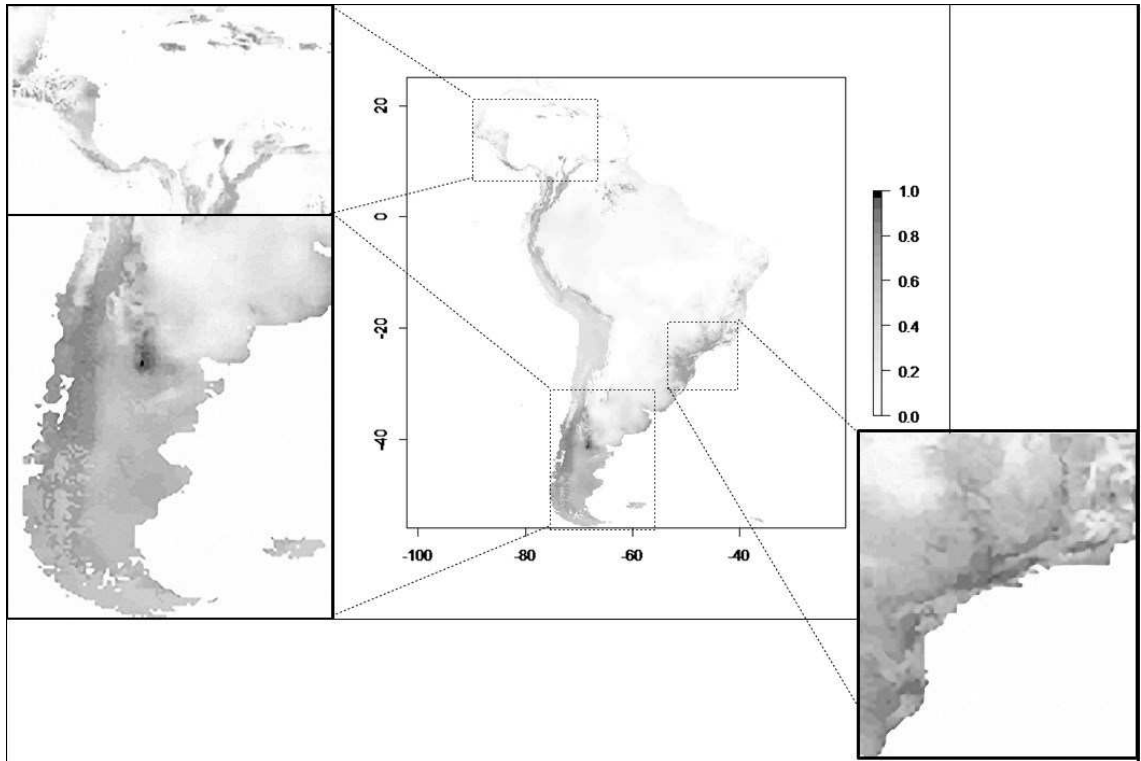
A distribuição potencial diminuiu com as previsões de aquecimento. Na América latina os modelos do presente indicaram três áreas como alta probabilidade de ocorrência (>50%), o sul do Chile, o sudeste do Brasil, e alguns pontos na América Central (Fig. 1). A previsão para o futuro é de que as duas últimas áreas desapareçam já no ano de 2050 (Fig. 2). Por outro lado, a área mais austral se expandiu para ao sul do continente sobre a patagônia durante o ano de 2070 (Fig. 3). De 2050 para 2070, as duas áreas restantes reduziram drasticamente para menos da metade da área original.

O continente Africano não apresentou surpresas no modelo para o clima atual (Fig. 4). Áreas dominadas por relevo montanhoso, com altitudes acima de 2000 m foram indicadas como áreas de adequabilidade, como as Montanhas Drakensberg e o Rift Valley. Nos anos de 2050 e 2070 as áreas com alta probabilidade reduziram um pouco na região de Madagascar (Fig. 5, e 6)

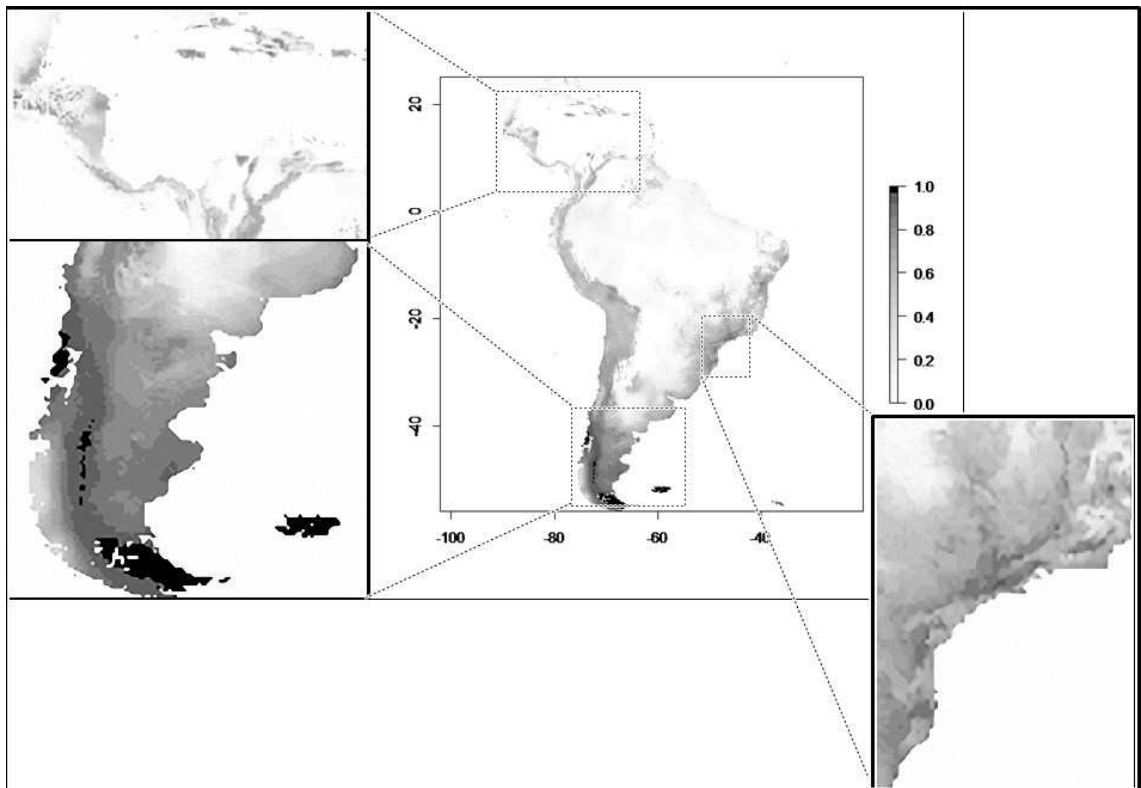
Na região da Australásia ocorreu um recuo para as latitudes maiores assim, como no continente americano (Fig. 7). No clima atual, os alpes da Nova Guiné se destacam no sudeste asiático com mais de 50% de probabilidade de ocorrência da espécie. Já em 2050 esse valor cai para menos de 30% nos dois cenários (Fig. 8). Por fim, as previsões de 2070 indicam uma grade possibilidade da espécie desaparecer desta região, com exceção de uma pequena área na ilha Sul da Nova Zelândia e na Tasmânia (Fig. 9).



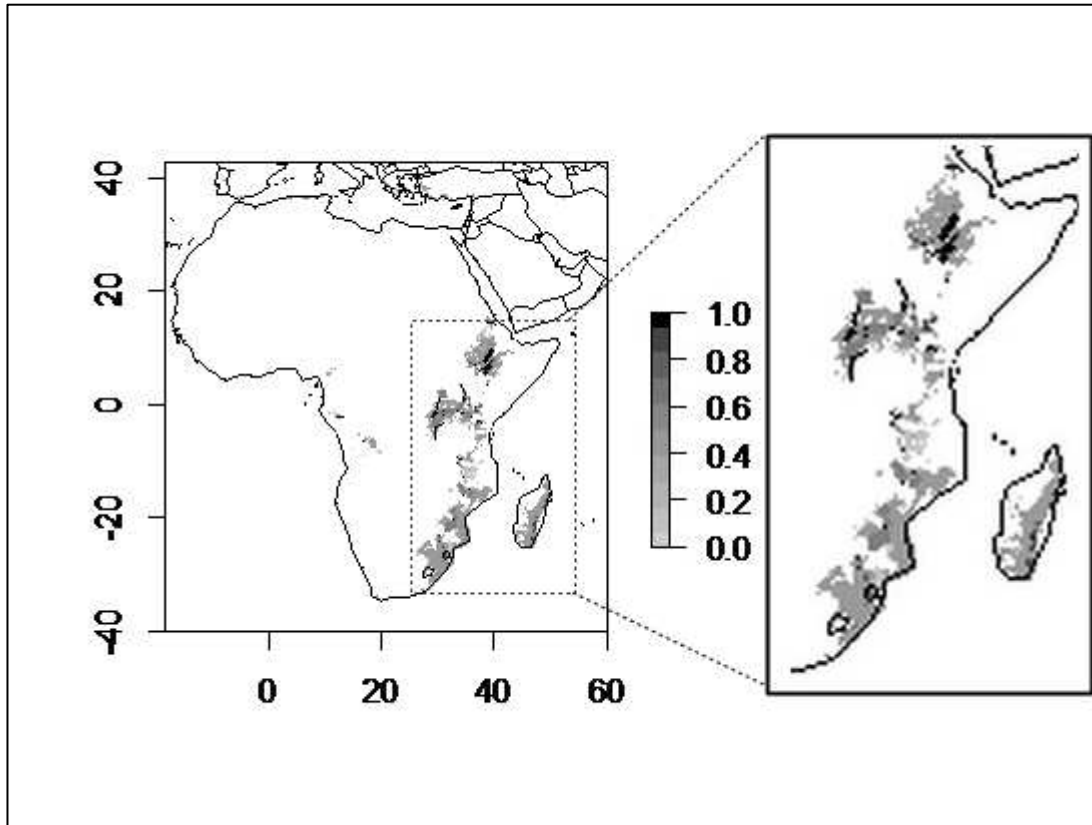
**Figura 1:** Área de adequabilidade de *Hypolepis rugosula* sobre o continente Sul Americano durante o clima atual realizado com o algoritmo MaxEnt. Evidenciados estão as três regiões com a maior probabilidade de ocorrência no continente.



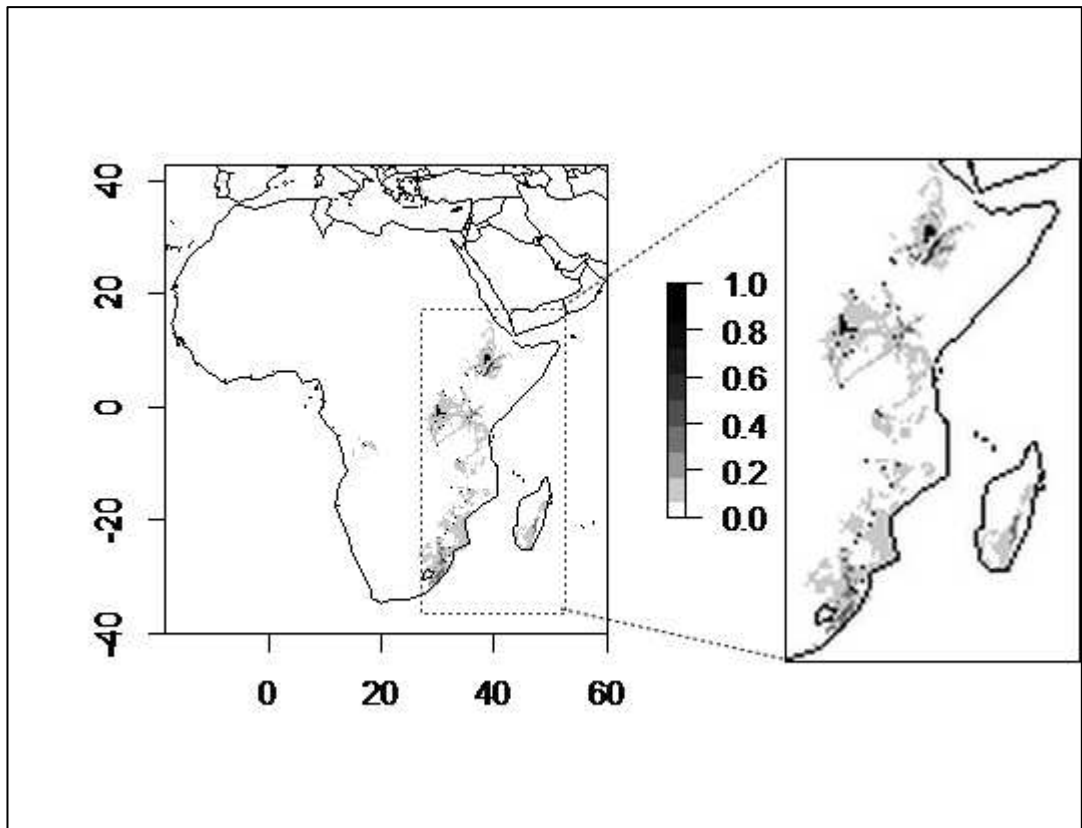
**Figura 2:** Área de adequabilidade de *Hypolepis rugosula* sobre o continente Sul Americano para o ano de 2050 realizado com o algoritmo MaxEnt. Evidenciados estão as três regiões com a maior probabilidade de ocorrência no continente.



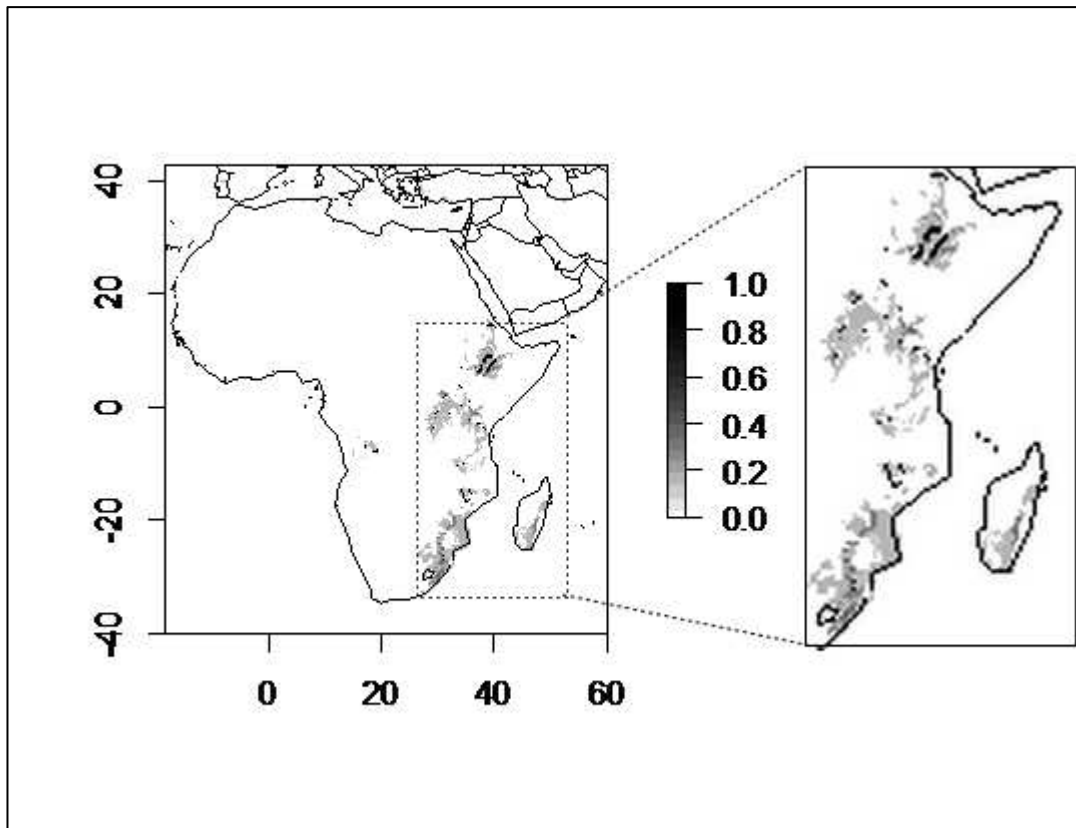
**Figura 3:** Área de adequabilidade de *Hypolepis rugosula* sobre o continente Sul Americano para o ano de 2070 realizado com o algoritmo MaxEnt. Evidenciados estão as três regiões com a maior probabilidade de ocorrência no continente.



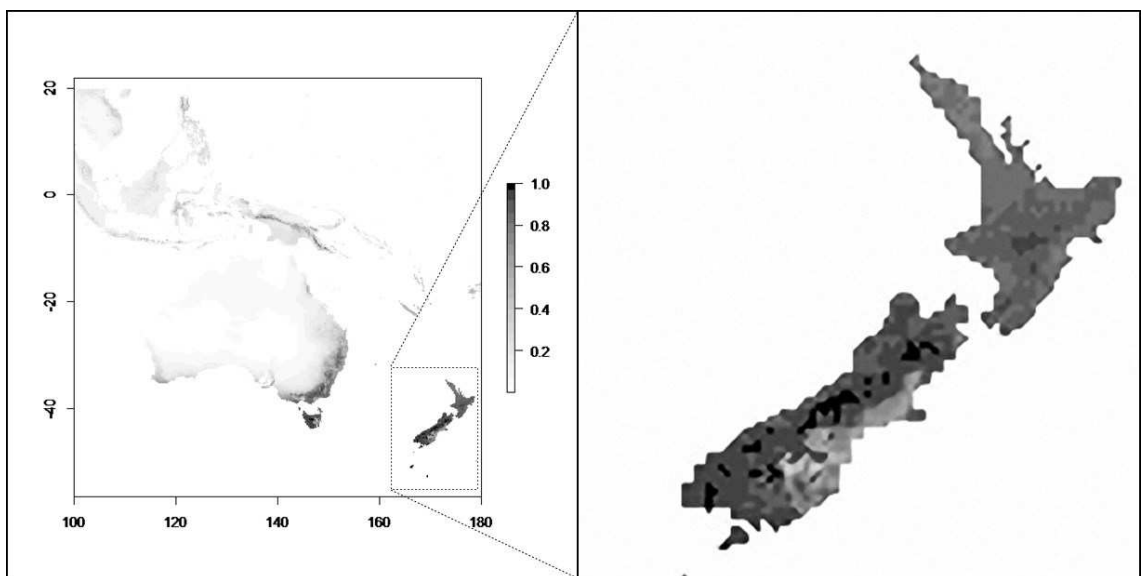
**Figura 4:** Área de adequabilidade de *Hypolepis rugosula* sobre o Continente Africano durante o clima atual. Evidenciada está a região com a maior probabilidade de ocorrência no continente.



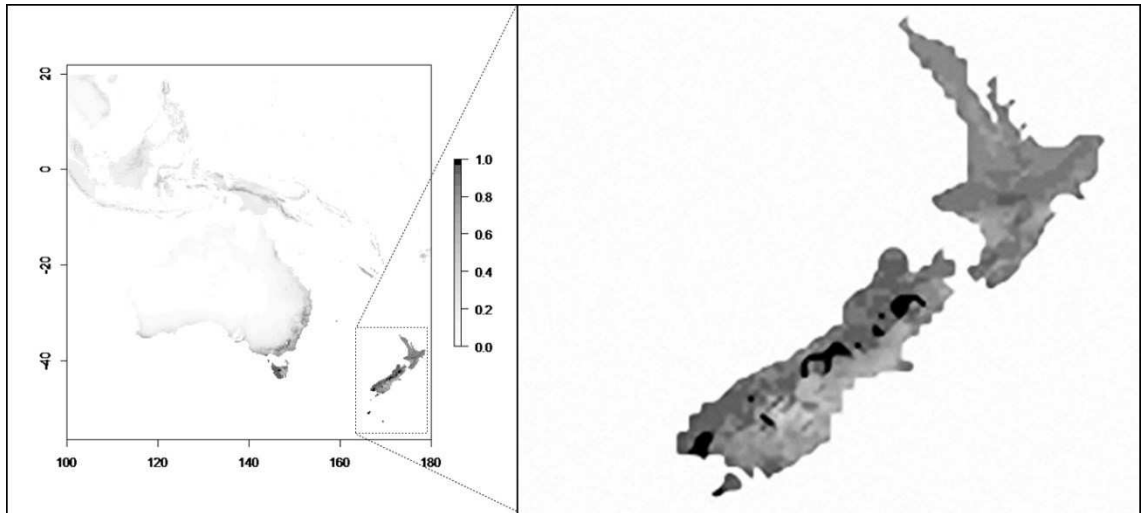
**Figura 5:** Área de adequabilidade de *Hypolepis rugosula* sobre o Continente Africano para o ano de 2050. Evidenciada está a região com a maior probabilidade de ocorrência no continente.



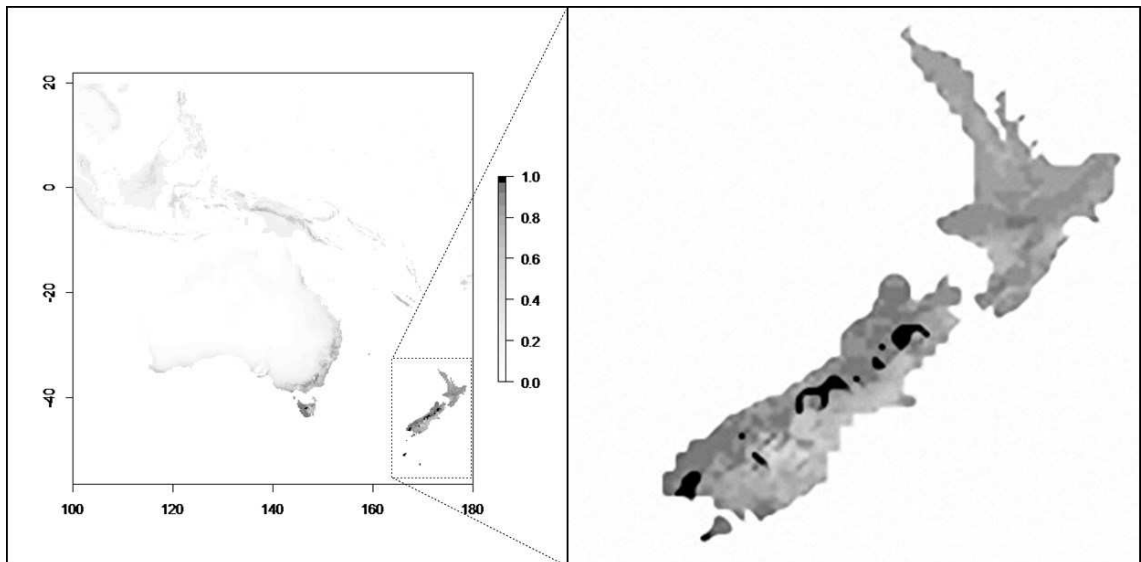
**Figura 6:** Área de adequabilidade de *Hypolepis rugosula* sobre o Continente Africano para o ano de 2070. Evidenciada está a região com a maior probabilidade de ocorrência no continente.



**Figura 7:** Área de adequabilidade de *Hypolepis rugosula* sobre a região da Australásia durante o clima atual realizado com o algoritmo MaxEnt. Evidenciada está a área da Nova Zelândia, região com a maior probabilidade de ocorrência na região.



**Figura 8:** Área de adequabilidade de *Hypolepis rugosula* sobre a região da Australásia para o ano de 2050 realizado com o algoritmo MaxEnt. Evidenciada está a área da Nova Zelândia, região com a maior probabilidade de ocorrência na região.



**Figura 9:** Área de adequabilidade de *Hypolepis rugosula* sobre a região da Australásia para o ano de 2070 realizado com o algoritmo MaxEnt. Evidenciada está a área da Nova Zelândia, região com a maior probabilidade de ocorrência na região.

## DISCUSSÃO

A influência da humanidade na biosfera está além de sua capacidade em transformar paisagens. Nesse trabalho está claro que o impacto antropogênico pode causar mudanças drásticas na distribuição da espécie em um curto período de tempo (Brown & Lomolino, 2006). Os resultados mostram que as áreas de adequabilidade para a *Hypolepis rugosula* reduzirão antes do final do século 21.

As regiões mais vulneráveis são aquelas localizadas próximas ao equador (Krishnaswamy *et al.*, 2014). Isso porque o aumento da temperatura da superfície do mar tropical pode aumentar a evapotranspiração oceânica causando um maior aquecimento nas menores latitudes (Beniston *et al.*, 1997; Krishnaswamy *et al.*, 2014). As populações enfrentarão verões maiores e mais severos, com oscilações maiores nas temperaturas diurnas (Rangwala & Miller, 2012). Temperatura média diurna, sazonalidade da temperatura, temperatura média do trimestre mais quente foram três das cinco variáveis utilizadas nos modelos. Estas podem limitar a espécie tanto por sua influência na precipitação e na disponibilidade de umidade, quanto pelo efeito no tamanho das estações de crescimento (Bhattarai, 2004; Kluge *et al.*, 2008).

As “condições mais favoráveis”, resultantes da combinação destes fatores, geralmente ocorrem em altitudes intermediárias (Bhattarai, 2004; Brown & Lomolino, 2006). No caso de *Hypolepis rugosula*, estas condições serão encontradas nas bordas de matas nebulares e subalpinas, antes da altura de formação de gelo, próximo ao topo das montanhas (Brownsey & Chinnock, 1984; Schwartsburd & Prado, 2014). Por exemplo no vulcão Poás na Costa Rica (com 2300 m) ela é encontrada a 2000 m. O mesmo ocorre no Pico da Bandeira no sudeste brasileiro (com 2890 m, encontrada entre 2100 a 2600 m) e na Monte Wilhelmina na Nova Guiné (com 3560 m, encontrada á 3000 m) (Schwartzburd & Prado, 2014). Com o acréscimo da temperatura no futuro, estes limites altitudinais serão deslocados para cima e podem até mesmo não existirem em montanhas mais baixas (Sobral-Souza *et al.*, 2015). Segundo McDonald e Brow (1992), um aquecimento em média de 3°C poderá acarretar em um deslocamento para cima dos limites altitudinais das matas e florestas em torno de 500 m. Isso significa que *H. rugosula* pode ser excluída da região tropical.

A exceção nos trópicos ocorre no Leste da África e em refúgios próximos aos lagos nas fronteiras entre a República Democrática do Congo, Uganda, Quênia, Tanzânia e Ruanda, com elevação de ca. E1800 a 3450 m (Schwartzburd & Prado, 2014). Entretanto, esta região também é uma das mais populosas da África e grandes áreas naturais já foram perdidas para atividades antrópicas, como desmatamento, exploração madeireira, caça, fogo e pastejo (Pfeifer *et al.*, 2012). Na região central do continente, os parques nacionais têm restrições firmes sobre o uso de recursos e leis fortes que se destinam a proteger a biodiversidade, mas a aplicação da lei é esporádica e muitas vezes são insuficientes (Caro *et al* 2009; Rogers, 2011). Os parques são, em grande parte, projetados para a conservação de grandes mamíferos da caça desportiva e estão apenas ocasionalmente patrulhadas (predominantemente durante a temporada de caça) (Pfeifer *et al.*, 2012).

Este problema também é encontrado no Brasil. Concordando com Nori *et al.*, (2011) e outros autores, é urgente a implantação de métodos mais eficazes de preservação da mata Atlântica que, além de abrigar *Hypolepis rugosula*, é um dos centros de diversidade de pteridófitas das Américas (Tryon, 1972). Áreas de proteção são importantes para funcionarem como refúgios para a espécie durante as oscilações climáticas, assim como já aconteceu com outras espécies em outros eventos na história do Planeta. Segundo Kelsall *et al.* (2004). trabalhando com populações de *Phyllitis scolopendrium* var. *americana* Fernald, a sobrevivência de uma pteridófitas a variações climáticas depende da ocorrência de habitats que possam sustentar a espécie durante as variações climáticas.

De acordo com os resultados, as regiões mais austrais da América do Sul e a Nova Zelândia permanecerão como áreas de adequabilidade climática mesmo com o aquecimento. O atual padrão biogeográfico da flora de pteridófitas do Cone Sul da América é um exemplo do comportamento dos táxons dessa região sobre grandes oscilações (Arana, 2013). A distribuição das pteridófitas dessa região foi afetada principalmente por fenômenos que começaram durante a segunda parte do terciário com o levantamento dos Andes e a expansão dos ecossistemas secos e, posteriormente, pelos ciclos de aridez e reduções da temperatura durante o Pleistoceno (Ponce *et al.*, 2002; Arana, 2013). Estes reduziram a até então extensão flora de pteridófitas da região em três centros isolados de diversidade que conservam gêneros que já foram mais dispersos

(por exemplo *Blechnum*, *Hymenophyllum*, *Ruhmora*) (Ponce *et al.*, 2002; Arana, 2013). As serras centrais da Argentina, juntamente com as serras sub-andinas e o norte dos Andes, formam um destes centros que abriga hoje duas espécies de *Hypolepis* (*H. rugosula* e *H. poeppigii* (Kunze) R.A. Rodr.) (Arana, 2013; Schwartsburd & Prado 2014). Isto indica que estas áreas já funcionaram como abrigo para *Hypolepis rugosula* durante outras oscilações climáticas.

Outras espécies de pteridófitas apresentam padrões de distribuição similares à *Hypolepis rugosula*, ou seja, com ocorrência disjunta em áreas austrais e áreas tropicais nas altas elevações. Possivelmente, as interpretações de extinção e movimentos de distribuição também possam ser extrapolados a elas. Exemplos de espécies com tais padrões são: *Alsophila capensis* (L. f.) J. Sm., *Blechnum penna-marina* (Poir.) Kuhn, *Botrychium australe* R. Br., *Culcita coniiifolia* (Hook.) Maxon, *Dicksonia sellowiana* Hook., *Diphasium jussiaei* (Poir.) Rothmaler, *Hymenophyllum magellanicum* Willd. ex Kunze, *Histiopteris incisa*, e algumas outras (adaptado de Brade 1956).

## CONCLUSÕES

No geral, *Hypolepis rugosula* provavelmente sobreviverá ao final do século 21, mesmo nos piores cenários, em áreas climaticamente adequadas. Esta resposta será importante para a compreensão da dinâmica de possíveis impactos que uma pteridófito, *H. rugosula*, irá sofrer no âmbito do futuro aquecimento global. Primeiro, foi demonstrado que a tendência é a de que a espécie sofra redução em sua área de ocorrência com as mudanças climáticas. Segundo, esta redução ocorrerá na região tropical, permanecendo refúgios em regiões frias nas altas latitudes. E por fim, a abordagem de modelagem implementada aqui com base em modelos de nicho ecológico pode ser considerada uma ferramenta útil (cientificamente confiável) para prever potenciais dinâmicas de distribuição e inferir o risco de extinção das pteridófitas no futuro.

## REFERÊNCIAS

- Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J Appl Ecol* **43**:1223–1232
- Arana M. (2013) Biogeographical patterns of the ferns from Cordoba Hills ( Argentina ) and their implications in conservation. .

- Arana M.D., Yañez A., & Schwartsburd P.B. (2014) An updated synopsis of *Hypolepis* Bernh. (Dennstaedtiaceae) from Argentina. *Phytotaxa*, **188**, 91.
- Beniston M., Diaz H.F., & Bradley R.S. (1997) Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change*, **36**, 233–251.
- Bhattarai K. (2004) Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient, Nepal. *Journal of Biogeography*, **31**, 389–400.
- Brownlie G. (1962) Geographical Relationships of New Zealand Fern Flora. *Pacific Science*, **16**, 363–365.
- Brownsey P. & Chinnock R. (1984) A taxonomic revision of the New Zealand species of *Hypolepis*. *New Zealand Journal of Botany*, **22**, 43–80.
- Clark P.U., Dyke A.S., Shakun J.D., Carlson A.E., Clark J., Wohlfarth B., Mitrovica J.X., Hostetler S.W., & McCabe A.M. (2009) The Last Glacial Maximum. *Science*, **325**, 710–714.
- Cook K., Meehl G. a, & Arblaster J.M. (2012) Monsoon Regime and Processes in CCSM4. Part II: African and American Monsoon Systems. *Journal of Climate*, **25**, 2609–2621.
- Endo Y., Nash M., Hoffmann A.A., Slatyer R., & Miller A.D. (2015) Comparative phylogeography of alpine invertebrates indicates deep lineage diversification and historical refugia in the Australian Alps. *Journal of Biogeography*, **42**, 89–102.
- Ferrer-Castán D. & Vetaas O.R. (2005) Pteridophyte richness, climate and topography in the Iberian Peninsula: Comparing spatial and nonspatial models of richness patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 155–165.
- Hewitt G. (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, **405**, 907–913.
- Hewitt G.M. (2004) Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **359**, 183–195; discussion 195.
- Jakob S.S., Martinez-Meyer E., & Blattner F.R. (2009) Phylogeographic analyses and paleodistribution modeling indicate Pleistocene in situ survival of *Hordeum* species (Poaceae) in southern Patagonia without genetic or spatial restriction. *Molecular Biology and Evolution*, **26**, 907–923.
- Kessler M., Kluge J., Hemp A., & Ohlemüller R. (2011) A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 868–880.
- Kluge J., Bach K., & Kessler M. (2008) Elevational distribution and zonation of tropical pteridophyte assemblages in Costa Rica. *Basic and Applied Ecology*, **9**, 35–43.
- Korall P. & Pryer K.M. (2014) Global biogeography of scaly tree ferns (Cyatheaceae): Evidence for Gondwanan vicariance and limited transoceanic dispersal. *Journal of Biogeography*, **41**, 402–413.
- Krishnaswamy J., John R., & Joseph S. (2014) Consistent response of vegetation dynamics to recent climate change in tropical mountain regions. *Global Change Biology*, **20**, 203–215.

- Landrum L., Otto-Bliesner B.L., Wahl E.R., Conley A., Lawrence P.J., Rosenbloom N., & Teng H. (2013) Last millennium climate and its variability in CCSM4. *Journal of Climate*, **26**, 1085–1111.
- Masahiro Kato (1993) biogeography of ferns: dispersal and vicariance. *Journal of Biogeography*, **20**, 265–274.
- Mcdowall R.M. (2004) What biogeography is: a place for process. *Journal of Biogeography*, **31**, 345–351.
- Montade V., Kageyama M., Combourieu-nebout N., Ledru M., Michel E., Siani G., & Kissel C. (2015) Teleconnection between the Intertropical Convergence Zone and southern westerly winds throughout the last deglaciation. *Geology*, **43**, 735–738.
- Museum R.J., Zealand N., & Box R.O. (2001) New Zealand ' s pteridophyte flora lineage but recent arrival ? .
- Neaves L.E., Zenger K.R., Prince R.I.T., & Eldridge M.D.B. (2012) Impact of Pleistocene aridity oscillations on the population history of a widespread, vagile Australian mammal, *Macropus fuliginosus*. *Journal of Biogeography*, **39**, 1545–1563.
- Nori J., Urbina-Cardona J.N., Loyola R.D., Lescano J.N., & Leynaud G.C. (2011) Climate change and American Bullfrog invasion: What could we expect in South America? *PLoS ONE*, **6**, 1–8.
- Pfeifer M., Burgess N.D., Swetnam R.D., Platts P.J., Willcock S., & Marchant R. (2012) Protected areas: Mixed success in conserving East Africa's evergreen forests. *PLoS ONE*, **7**, .
- Ponce M., Mehltreter K., & De La Sota E.R. (2002) Análisis biogeográfico de la diversidad pteridofítica en Argentina y Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural*, **75**, 703–717.
- Pounds J., Fogden M., & Campbell J. (1999) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, **398**, 611–615.
- Pucha J., Por S.J., Wojciech R.Ś., & August J. (2011) Pleistocene to Holocene transition in the central basin of the Gulf of Thailand , based on geoacoustic survey and radiocarbon ages. *Marine Geology*, **288**, 103–111.
- Ramírez-Barahona S. & Eguiarte L.E. (2014) Changes in the distribution of cloud forests during the last glacial predict the patterns of genetic diversity and demographic history of the tree fern *Alsophila firma* (Cyatheaceae). *Journal of Biogeography*, **41**, 2396–2407.
- Rangwala I. & Miller J.R. (2012) Climate change in mountains: A review of elevation-dependent warming and its possible causes. *Climatic Change*, **114**, 527–547.
- Rogers J. (2011) *The Effectiveness of Protected Areas in Central Africa: A Remotely Sensed Measure of Deforestation and Access*. Columbia University,
- Russell-Smith J., Edwards A.C., & Price O.F. (2012) Simplifying the savanna: The trajectory of fire-sensitive vegetation mosaics in northern Australia. *Journal of Biogeography*, **39**, 1303–1317.

- Santiago A.C. (2006) *Pteridófitas da Floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco: Florística, biogeografia e conservação*. Universidade Federal do Pernambuco,
- Schwartzburd P.B. & Prado J. (2014) Subspecies of *Hypolepis rugosula* (Dennstaedtiaceae; Pteridophyta) around the world: morphological and biogeographic perspectives. *Acta Botanica Brasilica*, **28**, 206–226.
- Shepherd L.D., Perrie L.R., & Brownsey P.J. (2007) Fire and ice: Volcanic and glacial impacts on the phylogeography of the New Zealand forest fern *Asplenium hookerianum*. *Molecular Ecology*, **16**, 4536–4549.
- Sobral-Souza T., Francini R.B., & Lima-ribeiro M.S. (2015) Species extinction risk might increase out of reserves: allowances for conservation of threatened butterfly *Actinote quadra* (Lepidoptera: Nymphalidae) under global warming. *Natureza&Conservação*, **13**, 159–165.
- Tovar C., Arnillas C.A., Cuesta F., & Buytaert W. (2013) Diverging Responses of Tropical Andean Biomes under Future Climate Conditions. *PLoS ONE*, **8**, .

## ANEXO I

### Additions to the taxonomy of the *Hypolepis rugosula* complex (Dennstaedtiaceae) in Africa: Corrections, two new subspecies, and new distribution maps

Pedro B. Schwartzburd<sup>1\*</sup>, Marcelo H. Oliveira<sup>1</sup>, Daiany C. Joner<sup>2,3</sup>, Rafael Loyola<sup>3</sup>  
& Jefferson Prado<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa, Av. P. H. Rolfs s.n., Viçosa, MG, Brazil, CEP 36.570-900

<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Federal de Goiás, Av. Esperança s.n., Campus Samambaia, Goiânia, GO, Brazil, CEP 74.690-900

<sup>3</sup> Laboratório de Biogeografia da Conservação, Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, Av. Esperança s.n., Campus Samambaia, Goiânia, GO, Brazil, CEP 74.690-900

<sup>4</sup> Instituto de Botânica, Caixa Postal 68041, São Paulo, SP, Brazil, CEP 04045-972

\* corresponding author: [pedro.schw@ufv.br](mailto:pedro.schw@ufv.br), phone: +55 31 3899 1952

## ABSTRACT

This paper presents complementary data for the taxonomic treatment of the *Hypolepis rugosula* complex around the World recently published, with special reference to Africa and surrounding islands. Here, we present a new subspecies from South Africa (*H. rugosula* subsp. *rouxii*) and another from Bioko, Equatorial Guinea (*H. rugosula* subsp. *formosa*). We also present an updated nomenclatural paragraph for *H. rugosula* subsp. *africana*, along with the lectotypification of one heterotypic synonym (*Phegopteris boryana*), and comments regarding similar but unrelated names (e.g., *Aspidium boryanum*). The population of *H. rugosula* from South Africa (= subsp. *rouxii*) is likely to be the source population to those populations of Saint Helena (= subsp. *viscida*) and Ascension Island (= subsp. *brownseyana*), based on morphological comparisons and on the anticlockwise wind direction. Based on the latitude, *H. rugosula* subsp. *formosa* would be expected to be found only at the higher elevations in Bioko (above 2000 m), but it is also found at mid-elevations (ca. 700 m). Apparently, this is a natural pattern of islands and increased by deforestation. We also offer further taxonomic and ecological comments on the complex, additional examined specimens, and maps of distribution in

Africa with real occurrences and modeled distributions. The modeled distribution map (based on climatic data) confirms the disjunction of the African subspecies.

*Keywords:* *Hypolepis rugosula*, modeled distribution, *Polypodium rugosulum*, taxonomic revision, typification, widespread ferns

## RESUMO

Neste trabalho são apresentados dados complementares ao tratamento taxonômico do complexo de espécies “*Hypolepis rugosula*” recém publicado para o mundo, com ênfase na África e ilhas circundantes. São aqui apresentados uma nova subespécie da África do Sul (*H. rugosula* subsp. *rouxii*) e outra de Bioco, Guiné Equatorial (*H. rugosula* subsp. *formosa*). É também apresentado o cabeçalho taxonômico atualizado de *H. rugosula* subsp. *africana*, junto com a lectotipificação de um sinônimo heterotípico (*Phegopteris boryana*) e comentários sobre alguns nomes similares, porém não relacionados (e.g., *Aspidium boryanum*). A população de *H. rugosula* da África do Sul (= subsp. *rouxii*) provavelmente seja a fonte das populações de Santa Helena (= subsp. *viscida*) e da Ilha da Ascensão (= subsp. *brownseyana*), baseado em comparações morfológicas e na corrente de vento anti-horária. Baseado na latitude, esperaria-se encontrar *H. rugosula* subsp. *formosa* apenas em altas altitudes em Bioco (acima de 2000 m), porém ela é encontrada também em elevações médias (ca. 700 m). Aparentemente, este é um padrão natural em ilhas e incrementado com o corte das florestas. São apresentados, também, comentários taxonômicos e ecológicos adicionais sobre o complexo, materiais examinados adicionais, e mapas de distribuição na África com ocorrências reais e distribuições modeladas. O mapa com distribuição modelada (baseado em dados climáticos) confirma a disjunção das subespécies africanas.

## INTRODUCTION

Schwartsburd and Prado (2014) recently studied in detail the *Hypolepis rugosula* complex. These authors proposed a new taxonomy for this complex after reviewing over 40 scientific names. They also based their conceptions using morphological and biogeographic interpretations. Thus, they considered *Hypolepis rugosula* (Labill.) J. Sm. a primarily circum-Antarctic species, with further radiations into more northern

regions. They also recognized the isolated populations as 15 different subspecies, which are all geographically segregated from each other (except in New Zealand where two subspecies are sympatric and crosses with each other).

Among those ca. 40 scientific names, some were unfortunately left as doubtful. This is the case of *Phegopteris boryana* Mett., which was tentatively placed as synonym of *Hypolepis rugosula* subsp. *africana* (C. Chr.) Schwartsb. & J. Prado, and *Cystopteris elata* Desv., placed in their “Dubious names” section, for example. Another doubt left was about the occurrence of *H. rugosula* in South Africa (in “Dubious records” section), based on the note of Roux (2001).

The main objective of the present paper is to present new data and corrections to the previous paper of Schwartsburd and Prado (2014). A new bibliographic and herbaria search has allowed us to verify those doubtful names, to correct them in nomenclatural view, to propose a lectotypification, and to check the distribution data in South Africa. Thus, we here present an updated nomenclatural paragraph for *Hypolepis rugosula* subsp. *africana*, along with information regarding similar but unrelated names, and we describe a new subspecies from South Africa and another from Bioko, Equatorial Guinea. We also provide further comments on this complex and a brief erratum for Schwartsburd and Prado (2014).

Another purpose of the present paper was to test the disjunction among the African subspecies: Do the disjunctions represent lack of collections within the African continent? Or, alternatively, are they real, caused by climatic conditions? Thus, we present two distribution maps: One with real occurrences (data from herbaria collections), and another with modeled distributions generated from the ecological data of herbaria specimens.

## **MATERIALS AND METHODS**

We analyzed specimens and images of scanned specimens in high resolution from NBG and SAM herbaria (acronyms according Thiers 2016). We also re-analyzed some African specimens and types cited by Schwartsburd and Prado (2014), especially from K, RB, and W herbaria. The map with real occurrences was made using the R software, version 3.1.3 (The R Development Core Team 2008). Our data on specimen records were based on Schwartsburd and Prado (2014: Appendix 1; mainly from herbaria B, BM, FI, FI-PS, FI-W, G, K, LE, OXF, RB, and W), and additional records

based on specimens from NBG and SAM. The map with real occurrences show the distribution of the African subspecies of *Hypolepis rugosula*.

To build the species distribution model, we considered *Hypolepis rugosula* at species level (a single taxon). The modeling was done for the whole African continent, plus Madagascar, Mauritius, and Réunion. We used 41 spatially distinct occurrence records (*i.e.*, individual records according to our environmental data-base resolution, at ca. 10 km).

We obtained the climatic variables from the WorldClim project (Hijmans et al. 2005), with spatial resolution of 5 arc seconds (ca. 10 km). In order to eliminate correlated variables, we performed a principal component analysis, available in the Psych package for R (Revelle 2016), with the 19 variables available in WorldClim. After this procedure, the five selected variables were: mean diurnal range, temperature seasonality, maximum temperature of warmest month, precipitation of driest month, and precipitation of wettest quarter. We evaluated the model according to value expressed by the area under the Receiver Operating Characteristic (ROC) curve, called Area Under the Curve (AUC).

Models were built using R with BIOCLIM method (Nix 1986), available in the Dismo package. The African continent was used as background. Models were calibrated for current climate using a 75% random sample of initial data and were evaluated against the remaining 25% data, using AUC of the ROC, and True Skill Statistic (TSS) as a measure of model fit (Liu et al. 2011). Models were evaluated based on TSS.

## **RESULTS AND DISCUSSIONS**

Although there is no formal guideline or concrete conception for the usage of infra-specific ranks in plants (e.g., Hamilton & Reichard 1992), there is a marked tendency for taxonomists to adopt the subspecific rank whenever geography is correlated with slight morphological variations, specifically in ferns (Yatskievych & Moran 1989). We here consider *Hypolepis rugosula* a subcosmopolitan species with geographically isolated populations around the World. Our subspecific conception is based on geographic isolation, slight morphological differences, and evolution (*i.e.*, it is unlikely that the populations maintain continuous genetic flow with each other; they have probably started the process of speciation). Thus, we consider the populations of *H. rugosula* as subspecies (see also discussion of Schwartsburd & Prado 2014: 210–211). A similar conception was used, for example, by Conant (1983) who considered

*Alsophila capensis* (L.f.) J. Sm. subsp. *capensis* in southern Africa and *A. capensis* subsp. *polypodioides* (Sw.) Conant in southern Brazil.

### New taxa

***Hypolepis rugosula* subsp. *rouxii*** Schwartsb. & M.H. Oliveira, **subsp. nov.**

Type: South Africa, Western Cape, Orange Kloof, west facing slope, (3418 BD, Simonstown), 24 Oct 2000, *K. Roux 3023* (holo on two sheets: NBG!-0219298-1 and NBG!-0219298-2).

*Plants* terrestrial. *Rhizomes* 2–4.5 mm diam., lanose, the *hairs* catenate-acicular, yellowish-brown, 1.5–3.0 mm long, 10–20-celled. *Fronde*s erect or arched, with continuous growth, 1–(probably 1.5) m long; *petioles* burgundy, inermous, rugose, 20–35 cm × 1.5–3.5 mm, abaxially and adaxially sparsely villous with two types of hairs, *the first type of hair* catenate-acicular, hyaline with reddish cross-walls, 0.3–0.8 mm long, 4–8-celled, *the second type of hair* catenate-glandular, hyaline with reddish cross-walls, 0.5–1.2 mm long, 5–15-celled, and also with scattered hairs similar to those of the rhizomes, caduceus; *laminae* lanceolate, proximally tripinnate-pinnatifid or tetrapinnate-pinnatifid, medially bipinnate-pinnatifid or tripinnate-pinnatifid, distally pinnatifid, 50–(probably 120) × 25–70 cm; *rachises* burgundy throughout, or proximally burgundy and stramineous above, inermous, rugose, abaxially and adaxially villous with both types of hairs; *basal pinnae* 12–35 × 7–22 cm, equilateral; *pinna-rachises* abaxially villous, adaxially lanose, with both types of hairs; *secondary pinna-rachises* abaxially villous, adaxially lanose, with both types of hairs; *costae* abaxially with both types of hairs, adaxially with only the first type; *veins* abaxially with both types of hairs, adaxially with only the first type; *laminar tissue between the veins* abaxially and adaxially glabrous; *lamina margins* essentially glabrous, except for a few catenate-acicular hairs in the soral region; *sori* submarginal, slightly protected by the revolute lamina-margins; *pseudoindusia* absent. **Figs. 1a–c, 2, 3.**

*Distribution and ecology:* Endemic to South Africa, known from Western Cape and Eastern Cape; from ca. 300 to 700 m elev. (Fig. 2).

*Etymology:* The subspecific epithet honors late Dr. Jacobus P. Roux (1954–2013), also known as “Koos” Roux (Gibby 2014). Roux was an important fern taxonomist, working on ferns from Africa, Madagascar, and neighboring islands. He was also the collector of the holotype and some paratypes of the present subspecies.

*Paratypes*: South Africa, Western Cape, Genadendal, Baviaansrivier, (3419 BA, Caledon), 320 m, 6 Jul 2000, *J.P. Roux 3010* (NBG). – South Africa, Western Cape, Genadendal, Baviaansrivier, ca. 350 m, 6 Jul 2000, *J.P. Roux 3011* (NBG, image!). – South Africa, Western Cape, Genadendal, Baviaansrivier, ca. 320 m, 6 Jul 2000, *J.P. Roux 3007* (NBG, image!). – South Africa, Western Cape, Diepkloof River, Kouebokkeveld mountains, (3219 CC, Wuppertal), 32°54'53.3"S, 19°11'06.9"E, 450 m, 17 Dec 2005, *A.B. Low 12353/DK9* (NBG). – South Africa, Eastern Cape, Somerset East, 2500 ft [762 m], 1845, *MacOwan 1575* (SAM-0024811-0).

*Comments*: Roux (2001, 2009) identified this taxon as *Hypolepis villosoviscida* (Thouars) Tardieu (as “*villosoviscida*”), indicating its occurrence in South Africa. Schwartzburd and Prado (2014) left such data as doubtful, since they had no contact with these materials. Based on the morphological/biogeographic species (and subspecies) conception adopted by Schwartzburd and Prado (2014), we here describe this taxon as a new subspecies: *H. rugosula* subsp. *rouxii*. It is endemic to South Africa, and distant at least 2,200 km from the nearest subspecies (subsp. *africana*, in Madagascar), ca. 2,700 km from subsp. *villosoviscida* (in Tristan da Cunha and Gough islands), ca. 3,000 km from subsp. *pichi-sermolliana* Schwartzb. & J. Prado (in Tanzania), and ca. 3,200 km from subsp. *viscida* (Roxb.) Schwartzb. & J. Prado (in Santa Helena) (Fig. 2). Our modeled distribution map (Fig. 3) also confirms the disjunction between subspp. *rouxii* and *pichi-sermolliana*.

*Hypolepis rugosula* subsp. *rouxii* is morphologically more similar to subspp. *viscida* (from Santa Helena), *brownseyana* Schwartzb. & J. Prado (from Ascension Island), *formosa* (from Bioko; see below), *pichi-sermolliana* (from eastern Africa), *africana* (from Madagascar, Réunion and Mauritius), and *rudis* (Kunze) Schwartzb. (from Luzon, in the Philippines). They all share the “*africana*” type of indument (*sensu* Schwartzburd and Prado 2014). Based on the anticlockwise wind direction from South Africa towards northeastern Brazil, and morphological comparisons, it is reasonable to interpret that the population of *H. rugosula* from South Africa (= subsp. *rouxii*) is the source population to those populations of Saint Helena (= subsp. *viscida*) and of Ascension Island (= subsp. *brownseyana*), and not the other way around – these two are less similar to the population from southeastern Brazil (= subsp. *pradoana* Schwartzb.), which has the “*typical*” type of indument (i.e., laminar tissue between the veins abaxially glabrous or nearly glabrous, laminar margins with both catenate-acicular and catenate-glandular hairs).

In contrast, subsp. *villosoviscida* (from Tristan da Cunha and Gough Island) is morphologically less related to subsp. *rouxii*. In fact, that is more related to subsp. *rufobarbata* (Colenso) Schwartsb. (from New Zealand), and to subsp. *archboldii* (Copel.) Schwartsb. (from New Guinea), indicating a probable different origin other than South Africa.

***Hypolepis rugosula* subsp. *formosa* Schwartsb. & M.H. Oliveira, subsp. nov.**

Type: Equatorial Guinea, Bioko [= “Fernão do Pó”, “Fernando Pó”], Clarence Peak, 7,000 ft [2,134 m], 1860, “Received on Feb 1861”, *G. Mann s.n.* (holo: K! [ex Herb. Hookerianum]; probable iso: K! [“*Mann 381*”], W! [ex Herb. Kew]).

*Plants* terrestrial. *Rhizomes* not seen. *Fronde*s complete not seen, probably erect or arched, with continuous growth, probably 1–1.5 m long; *petioles* complete not seen, burgundy, inermous, rugose, (?) × 4 mm, abaxially and adaxially sparsely villous with two types of hairs, *the first type of hair* catenate-acicular, hyaline with reddish cross-walls, or entirely reddish, 0.5–1.5(–2.5) mm long, 5–15(–20)-celled, *the second type of hair* catenate-glandular, hyaline with reddish cross-walls, or entirely reddish, 0.5–1.5(–2.5) mm long, 5–15(–20)-celled; *laminae* complete not seen, lanceolate, proximally tripinnate-pinnatifid or tetrapinnate-pinnatifid, medially bipinnate-pinnatifid or tripinnate-pinnatifid, distally pinnatifid, ca.120(–?) × 120 cm; *rachises* burgundy throughout, inermous, rugose, abaxially and adaxially villous with both types of hairs; *basal pinnae* ca. 60 × 22 cm, equilateral; *pinna-rachises* abaxially villous, adaxially lanose, with both types of hairs; *secondary pinna-rachises* abaxially villous, adaxially lanose, with both types of hairs; *costae* abaxially and adaxially with only the first type of hair; *veins* abaxially and adaxially with only the first type of hair; *laminar tissue between the veins* abaxially glabrous, adaxially with the first type of hair, scattered; *lamina margins* glabrous; *sori* submarginal, slightly protected by the revolute lamina-margins; *pseudoindusia* absent. **Figs. 1d, e, 2, 3.**

*Distribution and ecology:* Endemic to Bioko, Equatorial Guinea; from ca. 600 to 2,130 m elev. (Fig. 2).

*Etymology:* The subspecific epithet has two meanings. *Formosa* (*Latin*) means “beautiful”. The plant itself is very beautiful, due to its burgundy axes, light-green laminar tissue, and orange sori (see, for example, *Hypolepis rugosula* subsp. *pradoana* in Schwartsburd 2012: Fig. 3d). In addition, *Formosa Flora* (“Beautiful Vegetation”) was the name that Portuguese navigator Fernão do Pó gave to Bioko in 1471–1472

(Scafidi 2015).

*Comments:* The population of *Hypolepis rugosula* from Bioko was considered as part of *H. rugosula* subsp. *pichi-sermolliana* by Schwartsburd and Prado (2011, 2014). We here consider them as distinct: subsp. *formosa* endemic to Bioko, and subsp. *pichi-sermolliana* occurring in eastern Africa (the high lands of the Democratic Republic of the Congo, Ethiopia, Uganda, Kenya, Tanzania, and Rwanda) (Fig. 2). They are at least 2,300 km apart from each other. The gap between them is supported by the data of Roux (2009, as “*H. goetzei* Hieron. ex Reimers”), and also by our modeled distribution (Fig. 3). As known from our field observations in Brazil (of subsp. *pradoana*), *H. rugosula* is restricted to the high elevation habitats with cool temperatures, and the warmer temperatures of the lower lands may be limiting factors of distribution (see also elevation data provided by Schwartsburd and Prado 2014, and their discussion about elevation/latitude). Thus, we concur with the modeled distribution, in which *H. rugosula* is certainly absent in the low–midlands of Central Africa, separating subsp. *formosa* and *pichi-sermolliana*.

From subsp. *formosa*, the other nearest populations of *Hypolepis rugosula* are those from Saint Helena (subsp. *viscida*), distant ca. 2,700 km, and from Ascension Island (subsp. *brownseyana*), distant ca. 2,800 km (Fig. 2). They three also share the “*africana*” type of indument (see also comments of subsp. *rouxii* above).

Based on the latitude (ca. 3.5°N), *Hypolepis rugosula* was expected to be found only at higher elevations in Bioko, and so are the materials we analyzed (the specimens collected by G. Mann from ca. 2,130 m elev.). Hooker (1864) also described it occurring only at this elevation (as “*Polypodium 'rugulosum'* Labill.”). However, Adams (1957) cited it from 600 to 1,680 m (as “*H. 'rugulosa'* var. *africana* C. Chr.”), and a similar elevation was cited by Benl (1988, also as “*H. rugosula* var. *africana*”, from 720–780 to 2100 m). According to the study of Leuschner (1996), there is a normal variation on the elevation of the alpine vegetation of islands, compared to their counter-part landmasses (i.e., the limits of the forests are ca. 1,000–2,000 m lower in islands, compared to mountains at a similar latitude). Leuchner (1996) noted a variation of 700 m in the timber line of Bioko and Kenya, and he further proposed four main factors causing such variations on islands: immaturity of volcanic soils, the absence of highland trees, climatic droughts at the peaks, and small mountain mass effect. Adams (1957: 489) had also noted such variation in Byoko, and he suspected deforestation was another explanation: “*many of the herbaceous species having undoubtedly invaded the*

lower ground from the natural grassland of the summit of the Pico de Santa Isabel. These species originally existing only above 9000 ft. (2740 m) have descended to become naturalized at and around 4000 ft. (1250 m.).”.

### Taxonomic and nomenclatural notes

*Hypolepis rugosula* subsp. *africana* (C. Chr. ex C. Chr.) Schwartsb. & J. Prado, *Webbia* 66(2): 161. 2011.

≡ *Hypolepis rugosula* var. *africana* C. Chr. ex C. Chr., *Dansk Bot. Ark.* 7 (Pteridoph. Madagascar): 121. Jun 1932.

Type: Madagascar, Süd-Betsiléo, Wald von Ankafina, Mar 1881, *J.M. Hildebrandt 4139* (lectotype: B!-200075279, designated by Schwartsburd and Prado 2011: 161; isolectotypes: B!-200075278, B!-200075283, BM!, LE! [two sheets], P-*n.v.* [two sheets], G! [three sheets], W!).

≡ *Hypolepis rugosula* var. *africana* C. Chr. in H. Perrier, *Cat. pl. Madag., Pterid.*: 49. 1931 [Feb 1932], *nom. nud.*

≡ *Hypolepis goetzei* Reimers in J. Mildbraed, *Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem* 112(12): 189. 1934, *nom. superfl.* [for including *Hypolepis rugosula* var. *africana* C. Chr. in synonymy – McNeill et al. 2012: *Arts.* 52.1, 52.2, ex. 11].

= *Phegopteris boryana* Mett. in Ettingsh., *Farnkr. Jetztw.*: 161, 162, t. 98, fig. 2, t. 102, fig. 2, t. 103, fig. 4. 1865 [Nov–Dec 1864].

Type: Mauritius, 1846–1848, *L.H. Boivin s.n.* (lectotype, designated here: W!-133/78-29; isolectotype: W!-133/78-30).

≡ *Hypolepis boryana* C. Presl, *Tent. Pterid.*: 162. 1836, *nom. nud.*

≡ *Hypolepis boryana* Fée, *Mém. Foug., 5. Gen Filic.*: 146. Dec. 1852, *nom. nud.*

*Distribution and ecology:* Madagascar, Réunion Island, and Mauritius; elevation not precisely known, from ca. 1,100 to 1,600 m in Madagascar (Fig. 2).

*Comments:* Schwartsburd and Prado (2014) considered the name “*Phegopteris boryana* Mett.” as a dubious synonym of *Hypolepis rugosula* subsp. *africana*, citing three probable syntypes: two collections from L. H. Boivin (at W) and one from J. B. G. M. Bory de Saint-Vincent (at RB). The epithet “*boryana*” clearly honors Bory de Saint-Vincent, but it is not possible to establish whether Mettenius (1865) studied any Bory's collection. Not clearly (although obviously), Mettenius (1865) based his *Phegopteris boryana* on Presl's (1836) “*Hypolepis boryana*” and/or Fée's (1852) “*Hypolepis*

*boryana*”; unfortunately, these two names had not been effectively published. On the other hand, Boivin's specimens at W were certainly studied by Mettenius (see Stafleu and Cowan 1981). Thus, it seems more appropriate to choose a Boivin's collection as lectotype. Boivin's specimens at FI and G (from Réunion Island) may also be considered as syntypes, but we do not consider them isolectotypes since they are from a different locality.

The name *Phegopteris boryana* is not related to *Aspidium boryanum* Willd. (= *Deparia boryana* (Willd.) M. Kato) and its other combinations (see Kato 1984), nor to *A. elatum* Willd. (an invalid name, published in the synonymy of *A. boryanum*), and its other combinations. Thus, “*Cystopteris elata* (Willd.) Desv.”, cited by Schwartsburd and Prado (2014) in “Dubious names” section, does not refer to the *Hypolepis rugosula* complex.

***Hypolepis rugosula* subsp. *pichi-sermolliana*** Schwartsb. & J. Prado, *Webbia* 66(2): 158, figs. 1, 2. 2011.

*Distribution and ecology:* The high lands of the Democratic Republic of the Congo, Ethiopia, Uganda, Kenya, Tanzania, and Rwanda; from 1,800 to 3,450 m elev. (Fig. 2).

*Comments:* We are here restricting the occurrence of *Hypolepis rugosula* subsp. *pichi-sermolliana* to central-eastern Africa (Figs. 2, 3). The population from Bioko (Equatorial Guinea) is regarded as *H. rugosula* subsp. *formosa* (see above).

***Hypolepis rugosula* subsp. *villosoviscida*** (Thouars) Schwartsb. & J. Prado, *Acta Bot. Bras.* 28(2): 214. 2014, as “*villosoviscida*”.

*Distribution and ecology:* Archipelago of Tristan da Cunha: Tristan da Cunha, Inaccessible, Nightingale, and Gough; from sea level to 450 m (Fig. 2).

*Additional specimens examined:* Inaccessible Island, SE-facing slope on summit from the end of path on way to Long Ridge, ca. 450 m, 12 Oct 1989, *J.P. Roux 2120* (NBG). – Inaccessible Island, Along path from huts, ca. 100 m, 20 Oct 1989, *J.P. Roux 2187* (NBG). – Gough Island, On stream banks north-west of base, 40°S, 9°W, 80 m, 31 Oct 1979, *J.P. Roux 723* (NBG).

*Comments:* The correct spelling of the sub-specific epithet is “*villosoviscida*”, not “*villosoviscida*” as published by Schwartsburd and Prado (2014) – see McNeill et al. (2012: Art. 60.9).

*Hypolepis rugosula* subsp. *viscida* (Roxb.) Schwartsb. & J. Prado, Acta Bot. Bras. 28(2): 215. 2014.

*Distribution and ecology:* Endemic to Saint Helena; from 600 to 820 m (Fig. 2).

*Additional specimens examined:* Saint Helena, Below cliff of Mount Actaeon, 15°58'00"S, 5°42'18"W, 800 m, 1984, *R. Roe s.n.* (NBG-0153145-1). – Saint Helena, Below Mount Actaeon, 15°58'00"S, 5°42'18"W, 720–800 m, 1994, *R. Roe s.n.* (NBG-0153147-1).

### **Erratum to Schwartsburd and Prado (2014)**

On page 211, last paragraph, first line: instead of “*Microlepidia strigosa*”, it should be written “*Microlepidia speluncae*”.

### **Acknowledgements**

Schwartsburd thanks the Brazilian Council for Scientific and Technological Development (CNPq) for the two Doctoral grants given (in Brazil [2008–2012], and for the Sandwich program abroad [2010]), which made this work also possible; Kanchi Gandhi for calling his attention in some issues in Schwartsburd and Prado (2014), and also for discussions and comments; C. Mynsen for sending images of some bibliography; the curators and staff of herbarium NBG (especially E. Marinus, E. Josias, and C. Cupido) for sending images and loans of specimens; R. Pinto for making the illustrations, and C.T.J. Lucas, L. R. Lopes, and R. Santana-Milagres for support. Loyola research has been constantly funded by CNPq (grants #308532/2014-7, 479959/2013-7, 407094/2013-0, 563621/2010-9), O Boticário Group Foundation for the Protection of Nature (grant #PROG 0008 2013), and the Brazilian National Center for the Conservation of Flora (CNCFlora). We also thank the handling editor and the anonymous reviewers for their constructive comments on the earlier version of this paper.

## References

- Adams CD (1957) Observations on the fern flora of Fernando Po: I. A description of the vegetation with particular reference to the Pteridophyta. *J Ecol* 45:479–494
- Benl G (1988) The Pteridophyta of Bioko (Fernando Po) (contributions to a Flora of the island), IV: Isoëtaceae, Pteridaceae, Acrostichaceae, Dennstaedtiaceae, Hypolepidaceae, Athyriaceae, Thelypteridaceae, Blechnaceae. *Acta Bot Barcinon* 38:1–69
- Conant DS (1983) A revision of the genus *Alsophila* (Cyatheaceae) in the Americas. *J Arnold Arboretum* 64:333–382
- Fée ALA (1852) *Genera filicum. Exposition des genres de la famille des Polypodiacées (classe des fougères) – 5me Mémoire sur la famille des fougères*. J.B. Baillière, Paris; Victor Masson, Paris; V. Berger-Levrault et fils, Strasbourg
- Gibby M (2014) Obituary, Dr. Jacobus P. Roux. *Fern Gaz* 19:272–274
- Hamilton CW, Reichard SH (1992) Current practice in the use of subspecies, variety, and forma in the classification of wild plants. *Taxon* 41:485–498
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25:1965–1978
- Hooker JD (1864). On the plants of the temperate regions of the Cameroons mountains and islands in the Bight of Benin; collected by Mr. Gustav Mann, government botanist. *J Proc Linn Soc, Bot* 7:171–240
- Kato M (1984). A taxonomic study of the athyrioid fern genus *Deparia* with main reference to the Pacific species. *J Fac Sci Univ Tokyo, Sect 3, Bot* 13:375–430
- Liu C, White M, Newel G (2011) Measuring and comparing the accuracy of species distribution models with presence–absence data. *Ecography* 34:232–243
- McNeill J, Barrie FR, Buck WR, Demoulin V, Greuter W, Hawksworth DL, Heredeen

- PS, Knapp S, Marhold K, Prado J, Prud'Homme Van Reine WF, Smith GF, Turland NJ, Wiersema JH (2012) International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Melbourne Code). *Regnum Veg* 154
- Mettenius G (1865) Aspidiaceae. In Ettingshausen CR (ed). *Die Farnkräuter der Jetztwelt zur untersuchung und bestimmung der in den formationen der erdrinde eingeschlossenen überreste von vorweltlichen arten dieser ordnung nach dem flächen-skelet bearbeitet*. Verlag von Carl Gerold's Sohn, Wien, pp 159–166
- Nix HA (1986) A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. In Atlas of elapid snakes of Australia. In Longmore R (ed). *Australian flora and fauna, series 7*. Bureau of Flora and Fauna, Canberra, pp 4–15
- Presl CB (1836) *Tentamen Pteridographiae, seu genera filicacearum praesertim juxta venarum decursum et distributionem exposita*. T. Haase, fils., Prague
- Revelle W (2016) Package 'psych': Procedures for psychological, psychometric, and personality research, version 1.6.4. Available at <http://personality-project.org/r/psych>
- Roux JP (2001) Dennstaedtiaceae–Pteropsida: *Hypolepis villosa-viscida* new to the Flora of Southern Africa. *Bothalia* 31:195
- Roux JP (2009). *Synopsis of the Lycopodiophyta and Pteridophyta of Africa, Madagascar and neighbouring islands*. Strelitzia 23. South African National Biodiversity Institute, Pretoria.
- Scafidi O (2015) *Equatorial Guinea – Bradt*. Bradt Travel Guides Ltd., The Globe Pequot Press Inc., Connecticut
- Schwartsburd PB (2012) Three new taxa of *Hypolepis* (Dennstaedtiaceae) from the Brazilian Atlantic Forest, and a key to the Brazilian taxa. *Kew Bull* 67:815–825
- Schwartsburd PB, Prado J (2011) Typification of *Polypodium rugosulum* Labill. (= *Hypolepis rugosula*, Dennstaedtiaceae), a new subspecies, and a new status for one

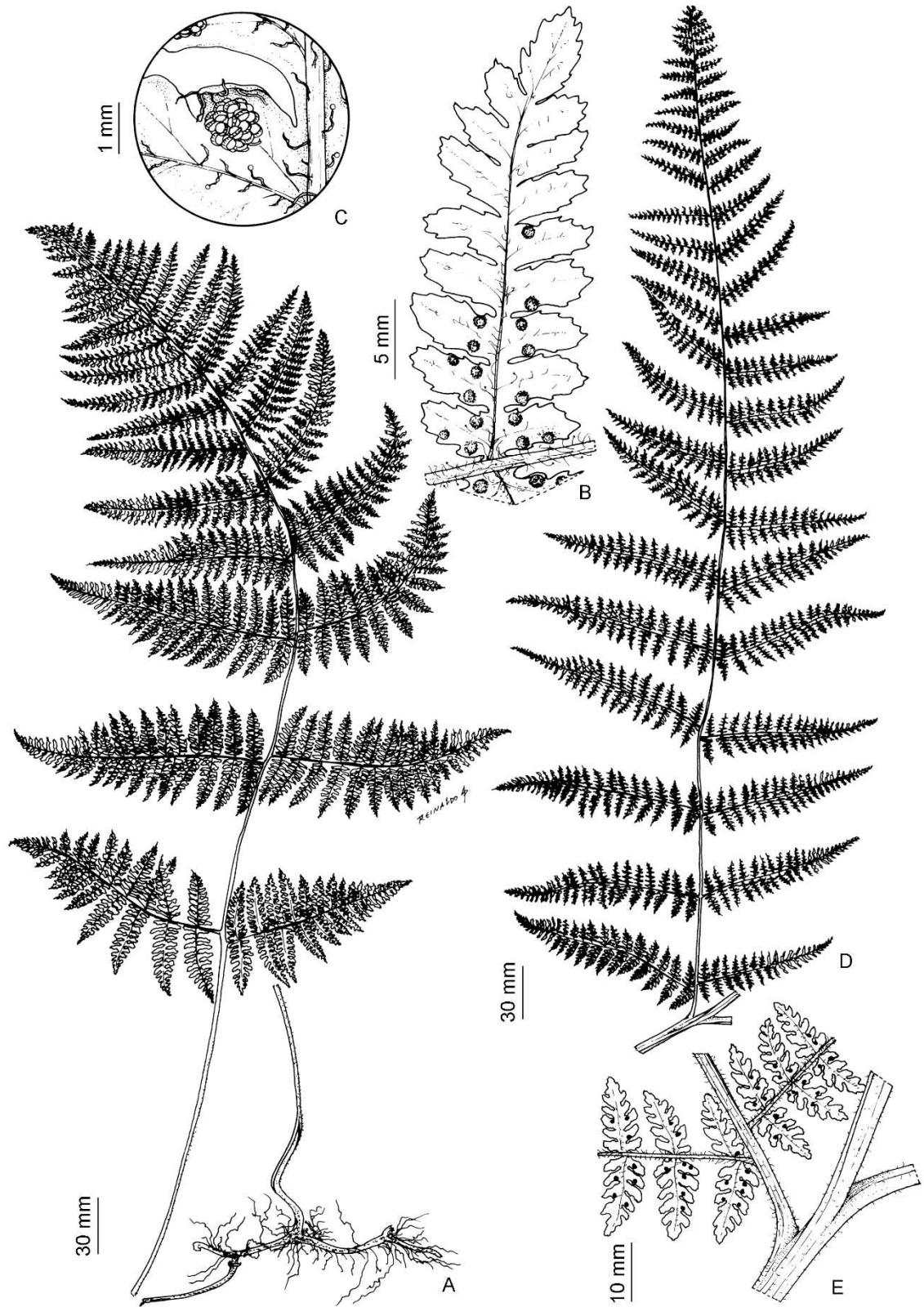
- variety. *Webbia* 66:155–163
- Schwartzburd PB, Prado J (2014) Subspecies of *Hypolepis rugosula* (Dennstaedtiaceae; Pteridophyta) around the world: morphological and biogeographic perspectives. *Acta Bot Bras* 28:206–226
- Stafleu FA, Cowan RS (1981) *Taxonomic Literature 2<sup>nd</sup> edition. Vol. 3*. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht
- Tardieu-Blot M (1958) 5e Famille – Polypodiacées (sensu lato) (5.1 Dennstaedtiacées – 5.10 Aspidiacées). In Humbert H (ed). *Flora of Madagascar* 1:1–391
- The R Development CoreTeam (2008) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, ISBN 3-90005107-0, available at: <http://www.r-project.org>
- Thiers B (2016 [continuously updated]) *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> , accessed on 8 Jan 2016
- Yatskievych G, Moran RC (1989) Primary divergence and species concepts in ferns. *Amer Fern J* 79:36–45

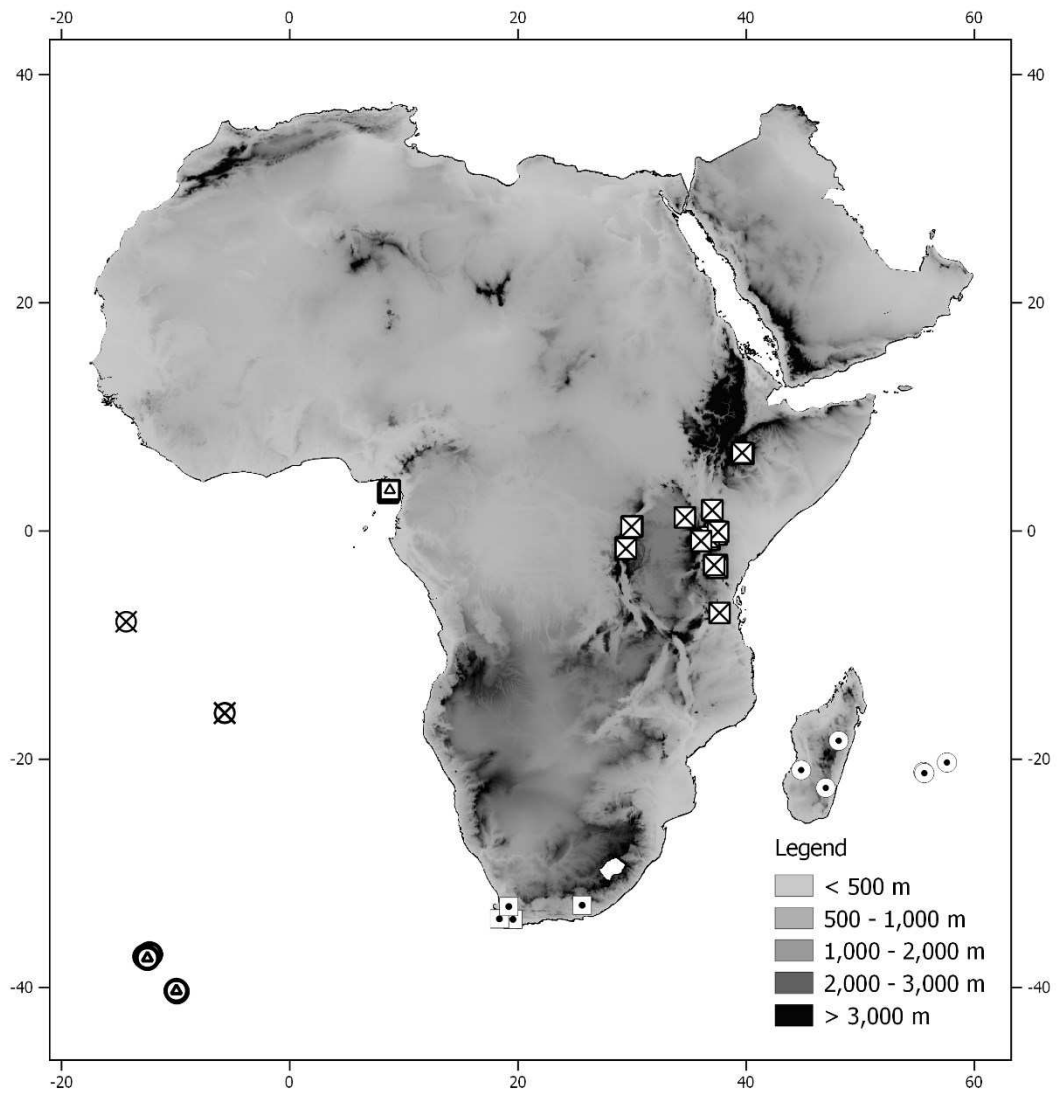
## FIGURE CAPTIONS

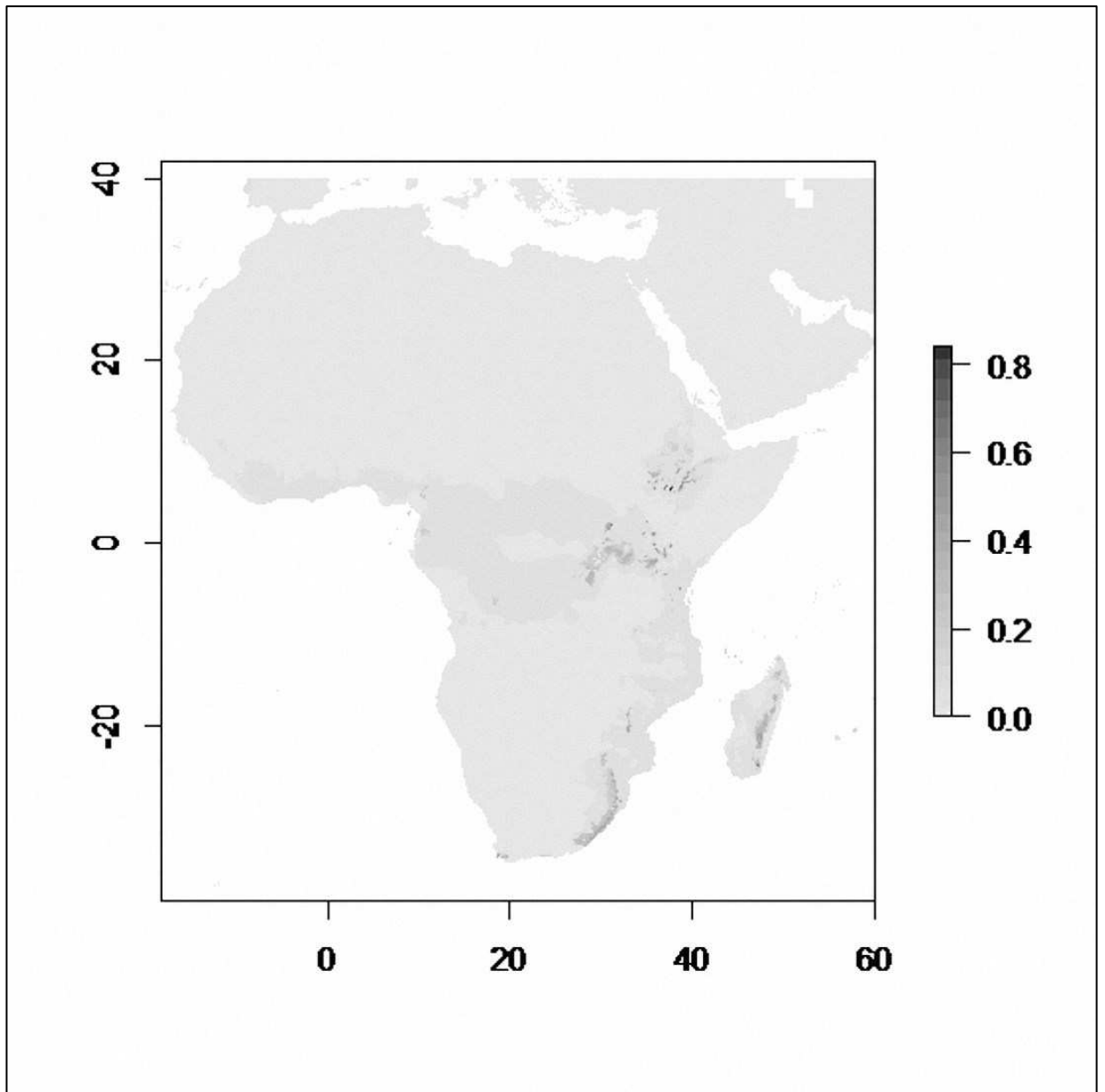
**Figure 1. a–c.** *Hypolepis rugosula* subsp. *rouxii* (Roux 3023 [NBG]): **a.** Habit. **b.** Pinnule, abaxially. **c.** Segment, abaxially, showing sorus, laminar margin, and indument of catenate-acicular and catenate-glandular hairs. **d, e.** *Hypolepis rugosula* subsp. *formosa* (Mann s.n. [K]): **d.** Basal pinna. **e.** Basal pinna, abaxially, showing detail of rachis, pinna-rachis, and segments.

**Figure 2.** Updated distribution of the subspecies of *Hypolepis rugosula* in Africa and surrounding islands: subsp. *villosoviscida* (circles with included triangles), subsp. *brownseyana* (triangle), subsp. *viscida* (crossed circle), subsp. *formosa* (square with included triangle), subsp. *pichi-sermolliana* (crossed squares), subsp. *rouxii* (squares with included dots), and subsp. *africana* (circles with included dots).

**Figure 3.** Modeled distribution of *Hypolepis rugosula* in Africa and Madagascar, using temperature and precipitation data combined. The gray scale bar indicates the probability of occurrence, from 0 (white) to 1 (black).







## ANEXO II

Tabela 1. Registros de ocorrência da *Hypolepis rugosula* ao redor do mundo em graus decimais.

TAXA	LONGITUDE	LATITUDE
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-76.5741	18.0392
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-76.5812	18.0555
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-76.6548	18.1230
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-76.65	18.083333
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-76.6333	18.083333
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-76.6	18.033333
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-74.0253	18.3833
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-84.2000	10.2003
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-84.2362	10.1798
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-83.8773	9.9938
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-73.2394	-39.8985
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-61.5912	-38.1625
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-68.0025	-38.9872
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-71.7422	-40.7352
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-71.6434	-40.7555
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-71.8153	-41.0289
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-71.3262	-30.0312
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-71.1607	-30.0040
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-71.5462	-33.1538
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-73.0088	-36.9080
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-72.9187	-36.7792
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-73.0883	-37.0198
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-72.8980	-39.1714
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-72.5104	-38.8019
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-72.5833	-38.7167
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-73.1161	-39.8288
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-73.0784	-39.8961
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-73.1234	-40.0047
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-73.5471	-39.9440
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-73.3362	-39.6617
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-73.5	-39.95
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-72.8580	-41.3394
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-72.7735	-41.4721
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-72.5720	-41.3596
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-72.5	-41.1667
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-72.3585	-43.3409
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-71.8160	-43.6215

Continuação tabela 1

<b>TAXA</b>	<b>LONGITUDE</b>	<b>LATITUDE</b>
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-72.8575	-45.2868
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-73.4167	-45.7167
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-74.4068	-46.5008
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-75.2995	-46.5632
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-74.4315	-49.1153
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-78.7996	-33.6565
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-78.8664	-33.6298
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-78.8898	-33.6515
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-78.8333	-33.6167
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-80.7694	-33.7612
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-73.8340	-42.9494
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-73.7887	-42.3668
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-73.8470	-42.3220
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-68.8782	-41.6050
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-43.0305	-22.4617
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-41.8	-20.4334
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-44.8833	-22.4167
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-44.6667	-22.3833
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-44.7275	-22.3630
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-44.7	-22.3667
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-44.675	-22.374
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-44.6667	-22.4
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-44.7275	-22.3631
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-42.5869	-22.3536
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-43.0617	-22.4855
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-48.8333	-25.25
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-49.95	-28.8
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-54.2575	-30.1847
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-12.3192	-37.0897
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-12.2309	-37.1065
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-12.6789	-37.3017
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-12.4798	-37.4220
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-12.4828	-37.4245
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-9.9033	-40.3595
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-9.9430	-40.2919
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-5.7116	-15.9638
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-5.6975	-15.9282
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-5.7178	-15.9815
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	-14.3474	-7.9517
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	8.6255	3.3432
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	39.7540	6.7778
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	39.7281	6.7785

Continuação tabela 1

<b>TAXA</b>	<b>LONGITUDE</b>	<b>LATITUDE</b>
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	39.6464	6.8560
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	30.0142	0.4120
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	29.9442	0.3658
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	29.4218	-1.4503
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	36.7692	-0.7453
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	37.4097	-0.3021
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	37.2864	-0.0480
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	37.0238	1.8230
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	34.6244	1.1881
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	36.7074	-0.5348
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	37.5316	-0.0768
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	36.0429	-0.8807
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	37.4241	-2.9801
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	37.4385	-3.2272
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	37.1899	-2.9864
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	37.6634	-7.1827
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	29.4536	-1.5518
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	48.0996	-18.3819
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	57.5870	-20.2906
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	44.8154	-20.9505
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	46.9671	-22.5122
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	55.5278	-21.1231
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	55.6074	-21.2256
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	121.3921	16.5394
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	120.4833	14.5333
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	138.8669	-4.2185
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	148.7890	-37.5430
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	153.0218	-27.4747
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	153.1218	-28.1926
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	149.6600	-33.3745
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	152.1081	-29.2670
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	150.2612	-35.0509
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	150.3166	-33.6333
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	148.8236	-35.6088
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	145.2900	-37.9417
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	145.1833	-38.1333
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	146.6118	-38.3680
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	137.1885	-35.8109
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	143.9852	-39.8581
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	145.7309	-41.4882
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	147.7167	-41.4186
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	147.2652	-42.8958
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	146.2722	-42.7222

Continuação tabela 1

<b>TAXA</b>	<b>LONGITUDE</b>	<b>LATITUDE</b>
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	174.9000	-41.3000
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	174.4936	-36.9520
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	174.5000	-36.4200
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	174.7805	-41.2343
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	175.9384	-41.0666
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	176.0804	-36.9574
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	171.2266	-42.4612
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	167.8667	-44.6166
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	176.5892	-39.9000
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	175.2652	-37.4299
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	174.5178	-36.8652
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	175.2042	-37.0384
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	175.7430	-37.5346
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	175.7545	-39.0334
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	176.0733	-38.9500
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	174.7826	-41.2294
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	174.0640	-39.2963
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	175.1525	-41.1382
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	175.1417	-40.9905
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	171.4622	-42.2000
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	176.0850	-36.9563
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	170.0981	-43.4443
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	170.0435	-43.4763
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	170.8556	-43.5651
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	171.4964	-42.6642
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	171.5804	-42.8316
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	170.4040	-45.7766
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	167.9295	-46.8836
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	8.7620	3.5747
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	29.4643	-1.4310
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	29.4529	-1.5243
<i>HYPOLEPIS RUGOSULA</i>	169.1804	-52.5409

## CONCLUSÕES GERAIS

Ao final deste trabalho é possível concluir que a distribuição da *Hypolepis rugosula* é influenciada por fatores relacionados ao clima e limitada pela temperatura. Durante o período em que a Terra era mais fria as áreas de provável ocorrência da espécie eram maiores e foram reduzidas a refúgios frios durante o período interglacial. Com as ações antrópicas, a tendência é que o planeta se torne ainda mais quente, entretanto, esse trabalho também concluiu que a *Hypolepis rugosula* provavelmente sobreviverá ao final do século 21, em pequenas populações nas altas latitudes.

Por fim, este trabalho contribuiu para o aumento do conhecimento sobre a biogeografia histórica das pteridófitas e para a compreensão da sensibilidade do grupo em relação as mudanças climáticas provocadas pela influência do homem.