



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

GLEISON SOARES DE OLIVEIRA

**CONTRIBUIÇÕES À BIOGEOGRAFIA E CONSERVAÇÃO DA CAATINGA E À
FLORÍSTICA E TAXONOMIA DE ASTERACEAE NA REGIÃO NORDESTE DO
BRASIL**

Recife
2025

Gleison Soares de Oliveira

**CONTRIBUIÇÕES À BIOGEOGRAFIA E CONSERVAÇÃO DA CAATINGA E À
FLORÍSTICA E TAXONOMIA DE ASTERACEAE NA REGIÃO NORDESTE DO
BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Biologia Vegetal da Universidade Federal de
Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do
título de doutor em Biologia Vegetal. Área de
concentração: Sistemática e Evolução

Orientador: Prof. Dr. Benoît Francis Patrice Loeuille

Coorientadora: Profa. Dra. Ariadna Valentina de Freitas Lopes

Recife

2025

GLEISON SOARES DE OLIVEIRA

**CONTRIBUIÇÕES À BIOGEOGRAFIA E CONSERVAÇÃO DA CAATINGA E À
FLORÍSTICA E TAXONOMIA DE ASTERACEAE NA REGIÃO NORDESTE DO
BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Biologia Vegetal da Universidade Federal de
Pernambuco como requisito parcial para obtenção do
título de Doutor em Biologia Vegetal. Área de
concentração: Sistemática e Evolução.

Aprovada em 13/06/2025

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Benoît Francis Patrice Loeuille (Orientador)
Royal Botanic Gardens (Reino Unido)

Prof. Dr. Matheus Colli Silva (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Guilherme de Medeiros Antar (Examinador Externo)
Universidade Federal do Espírito Santo

Dr. Jefferson Rodrigues Maciel (Examinador Externo)
Jardim Botânico do Recife

Dra. Janaína Gomes da Silva (Examinadora Externa)
Jardim Botânico do Rio de Janeiro

.Catalogação de Publicação na Fonte. UFPE - Biblioteca Central

Oliveira, Gleison Soares de.

Contribuições à biogeografia e conservação da Caatinga e à florística e taxonomia de Asteraceae na região Nordeste do Brasil / Gleison Soares de Oliveira. - Recife, 2025.
144f.: il.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, 2025.

Orientação: Benoît Francis Patrice Loeuille.

Coorientação: Ariadna Valentina de Freitas e Lopes.

1. Análise de Endemicidade; 2. Atualizações nomenclaturais; 3. Biogeografia Histórica; 4. Compositae; 5. Endemismo. I. Loeuille, Benoît Francis Patrice. II. Lopes, Ariadna Valentina de Freitas e. III. Título.

UFPE-Biblioteca Central

À minha mãe, a quem sou eternamente grato pela vida e pelos esforços que possibilitaram a realização deste sonho.

AGRADECIMENTOS

A vida é feita de provações, isso é inegável. Em cada uma delas, com um olhar criterioso, revelam-se as pessoas que devemos manter próximas ou afastadas, a depender de suas ações. É com profundo sentimento de gratidão que elaboro esta lista, pois é aqui que simbolizo e externo o valioso sentimento de gratidão às pessoas que faço questão de manter próximas, estejam elas em vida ou que já tenham partido para seu descanso final. Todos vocês foram e são essenciais na minha trajetória.

Agradeço inicialmente à Universidade Federal de Campina Grande e à Universidade Federal de Pernambuco. À primeira por ceder seus espaços e equipamentos laboratoriais para a obtenção de alguns resultados aqui obtidos; à segunda pela oportunidade da realização do sonho de cursar um mestrado e um doutorado, expandindo significativamente meus olhares enquanto aspirante a cientista.

À Agência de Fomento CAPES, a qual financiou meus estudos no mestrado e no doutorado, de fundamental importância para a condução e conclusão desta tese.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal por disponibilizar um excelente quadro de professores, alguns dos quais carregarei em meu coração eternamente.

Ao meu orientador, professor Dr. Benoît Loeuille, a quem tenho um profundo respeito e admiração. Nos momentos em que mais precisei ele foi, além de orientador, um verdadeiro ser humano. Um dos motivos que me manteve firme na condução deste trabalho se deu porque ele não desistiu de mim, mesmo quando eu mesmo já tinha desistido. Meu muito obrigado por isso! Agradeço também pela valiosa troca de conhecimentos e atenção prestada nos últimos sete anos em que tive a honra de ser um dos seus orientandos.

À professora Dra. Ariadna Valentina, uma das profissionais mais humanas com que já tive a honra de trabalhar. Mais do que uma coorientadora/supervisora, ela foi um grande exemplo de empatia. Ajudou-me inúmeras vezes, seja com auxílio financeiro quando a bolsa atrasou, seja defendendo os direitos dos alunos quando outros não o fizeram. Além de grato, levarei seu exemplo comigo para sempre. Meu muito obrigado!

Ao Felipe, assistente administrativo do PPGBV, um dos profissionais mais competentes que já vi. Um exemplo de funcionário público!

Aos membros da banca avaliadora, grandes referências no que fazem, por aceitarem o convite.

À Regina Carvalho pelas ilustrações maravilhosas.

À minha avó, “dona Isaura” (*in memoriam*). Perder a senhora foi uma das dores mais difíceis que já tive. Daria tudo para tê-la aqui novamente, eu sinto muito a sua falta.

À Isabel, minha grande companheira. Você me fez enxergar o mundo com outros olhos. Obrigado pelo apoio nos momentos mais difíceis e pelo grande presente que está para vir: nossa primeira filha está chegando! Esta conquista é nossa!

Ao meu primo Fábio Santos, sempre disponível a me ajudar no que for preciso. Você é o irmão que eu nunca tive.

Aos meus amigos Tatiane Santos, Walison Costa e Arthur Farias pelos momentos divertidos que sempre passamos quando estamos reunidos.

Ao meu grande “irmão de orientação” Me. Fábio Alves. Cara, não sei nem como te agradecer por sua generosidade, disponibilidade e pela valiosa troca de conhecimentos nos últimos anos. Você é uma pessoa que merece alcançar todos os seus sonhos. Em breve estarei prestigiando sua defesa de tese, que será brilhante!

Ao meu eterno amigo-irmão Philipe Santos (*in memoriam*), uma das pessoas mais incríveis que conheci. Sua memória sempre estará em meu coração. Mais que um amigo, um verdadeiro irmão!

Ao meu amigo prof. Dr. Thales Coutinho. Muito obrigado pelas valiosas conversas que, embora você não saiba, tanto me ajudaram a desafogar nos momentos críticos. Todo o sucesso do mundo para você é pouco!

À Dra. Aline Melo, sempre preocupada em saber se as coisas estavam dando certo.

A todos os professores do ensino fundamental, médio e superior que passaram por minha vida. Sem vocês esta conquista seria IMPOSSÍVEL!

RESUMO

Compreender a distribuição de espécies endêmicas revela padrões evolutivos e áreas prioritárias para conservação, ao passo que levantamentos florísticos e taxonômicos são fundamentais para entender a diversidade, subsidiando estudos em diversas linhas de pesquisa. Esta pesquisa objetivou ampliar os conhecimentos biogeográficos e de conservação de espécies endêmicas da Caatinga, bem como contribuir para o conhecimento florístico e taxonômico de Asteraceae em áreas pouco estudadas do nordeste brasileiro. Este trabalho subdivide-se em duas partes: a primeira focou nos padrões de riqueza, detecção de Áreas de Endemismo (AoE) e cobertura de Unidades de Conservação (UCs) das angiospermas endêmicas da Caatinga. A partir da distribuição de 391 espécies, delimitou-se nove AoEs, algumas das quais abrangendo AoEs menores, e alinhando-se integral ou parcialmente a alguns dos Distritos Biogeográficos propostos para a área. Observou-se que o atual sistema de UCs é ineficaz em quatro aspectos estudados: quantidade de registros, quantidade de espécies, concentração de espécies endêmicas e cobertura das AoEs delimitadas. A segunda parte subdivide-se em três artigos publicados: o primeiro detalhou Asteraceae no estado de Alagoas, revelando 112 espécies, sendo 51 novos registros. O segundo descreve *Lepidaploa restingae* G. Soares & Loeuille, uma nova espécie restrita às restingas dos estados de Alagoas e Sergipe. O terceiro tratou de atualizações nomenclaturais de duas espécies do gênero *Vernonia* Schreb., além do relato da primeira ocorrência de *Mesanthophora rojasii* (Cabrera) H. Rob. em áreas de Caatinga, até então restrita ao Chaco.

Palavras-chave: Análise de Endemicidade; atualizações nomenclaturais; Biogeografia Histórica; Compositae; Endemismo.

ABSTRACT

Understanding the distribution of endemic species reveals evolutionary patterns and priority areas for conservation, while floristic and taxonomic surveys are essential for understanding biodiversity and supporting research across various disciplines. This study aimed to expand biogeographic and conservation knowledge of endemic species in the Caatinga, as well as to contribute to the floristic and taxonomic understanding of Asteraceae in underexplored areas of northeastern Brazil. This work is divided into two parts: the first focused on patterns of species richness, the detection of Areas of Endemism (AoEs), and the coverage of Protected Areas (PAs) for endemic angiosperms in the Caatinga. Based on the distribution of 391 species, nine AoEs were identified, some of which encompass smaller AoEs and align, either fully or partially, with certain Biogeographic Districts proposed for the region. The current PA system was found to be ineffective across four evaluated dimensions: number of records, number of species, concentration of endemic species, and coverage of the identified AoEs. The second part consists of three published articles: the first provided a detailed account of Asteraceae in the state of Alagoas, revealing 112 species, including 51 new records. The second described *Lepidaploa restingae* G.Souares & Loeuille, a new species restricted to the *restingas* of Alagoas and Sergipe. The third addressed nomenclatural updates for two species of the genus *Vernonia* Schreb., in addition to reporting the first occurrence of *Mesanthophora rojasii* (Cabrera) H.Rob. in Caatinga areas—until then considered restricted to the Chaco.

Keywords: Biogeography; Compositae; Endemicity Analysis; endemism; nomenclatural updates.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

- Figura 1** Base geológica da caatinga. **A.** Província Borborema, subdividida nos setores Setentrional, Transversal e Meridional. **B.** Cráton do São Francisco (em rosa), subdividido nos setores Oriental, Central e Ocidental (linhas vermelhas). Figuras modificadas de Hasui (2012A, B). 26
- Figura 2** Ecorregiões propostas para a caatinga por Veloso *et al.* (2002) 31
- Figura 3** Delimitação da Província Chapada Diamantina e Província Espinhaço Sul. Imagem adaptada de Colli-Silva *et al.* (2019). 32
- Figura 4** Tipos de capítulos observados em Asteraceae. **A.** Discoides, com todas as flores tubulosas e bissexuadas em *Emilia sonchifolia* (L.) DC. **B.** Disciformes, com flores tubulosas estaminadas no centro e flores túbuloso-filiformes pistiladas restritas à margem em *Pluchea sagitalis* (Lam.) Cabrera. **C.** Radiados, com flores tubulosas bissexuadas no centro e flores liguladas pistiladas na margem em *Wedelia goyazensis* Gardner. (Imagem modificada de Soares 2020) Fotos: G. Soares 36

ARTIGO I - Contribuições à biogeografia da Província Caatinga à luz da distribuição de angiospermas endêmicas: padrões de riqueza, Áreas de Endemismo e cobertura das Unidades de Conservação

- Figura 1** Distribuição das Províncias Biogeográficas propostas em Morrone (2014a) e mapeadas em Morrone (2022) no território brasileiro. 80
- Figura 2** Resultado da análise de riqueza de espécies evidenciando os cinco núcleos de riqueza de espécies endêmicas da área sobrepostas ao sistema de ecorregiões proposto por Veloso *et al.* (2002). **A.** Ecorregiões propostas para a Caatinga. **B.** Riqueza de espécies endêmicas. 81

Figura 3 Resultados da Análise de Endemicidade com tamanho de grid 82
fixado em 0.5°, sobrepostas ao sistema de regionalização em
Distritos Biogeográficos propostos em Moro *et al.* (2024). **A.** AoE
0: Boa Nova. **B.** AoE 1: Diamantino Norte setor Oeste. **C.** AoE 2:
Peruaçu Norte. **D.** AoE 3: Diamantino Norte setor Leste. **E.** AoE 4:
Rio de Contas.

Figura 4 Resultados da Análise de Endemicidade com tamanho de grid 83
fixado em 0.75o, sobrepostas ao sistema de regionalização em
Distritos Biogeográficos propostos em Moro *et al.* (2024). **A.** AoE
0: Rio de Contas. **B.** Depressão Sul. **C.** Diamantino-Norte **D.** Sul da
Depressão Sertaneja Sul **E.** Dunas do São Francisco Norte **F.**
Caatinga Rupestre. **G** Peruaçu Norte

Figura 5 Áreas de Endemismo consenso obtidas com tamanho de grid fixado 84
em 1.0°, sobrepostas ao sistema de regionalização em Distritos
Biogeográficos propostos por Moro *et al.* (2024). **A.** AoE 1:
Peruaçu. **B.** AoE 2: Planalto da Borborema. **C.** AoE 3: Ibiapaba
Norte. **D.** AoE 4: Dunas do São Francisco. **E.** AoE 5: Sul da
Depressão Sertaneja Sul. **F.** AoE 6: Potiguar. **G.** AoE 7: Dunas do
São Francisco Norte. **H.** AoE 8: Diamantina. **I.** AoE 9: Tucano-
Jatobá Sul.

Figura 6 Áreas de Endemismo gerais e generalizadas detectadas para a 85
Província Caatinga sobrepostas aos Distritos Biogeográficos
propostos em Moro *et al.* (2024). **A.** Complexo Dunas do São
Francisco. **B.** Complexo Diamantina. **C.** Complexo Peruaçu. **D.**
Complexo Sul da Depressão Sertaneja Sul. **E.** Caatinga Rupestre.
F. Ibiapaba Norte. **G.** Planalto da Borborema. **H.** Potiguar. **I.**
Tucano-Jatobá Sul.

Figura 7 **A.** Representação esquemática das AoEs que representam os as 86
AoEs generalizadas Diamantina (DI) e Sul da Depressão Sertaneja
Sul (SDSS), evidenciando a subdivisão da DI nos setores Norte
(delimitado por duas AoEs – diamantino-Norte setor Leste e
Diamantino-Norte setor Oeste) e Sul (delimitado por uma zona de

transição com a SDSS). **B.** Distribuição das bacias hidrográficas na região de estudo. Abreviações: PARA: Paraguaçu. RC: Rio de Contas. PAR: Paramirim. SO: Sobradinho. SA: Salitre.

Figura 8	Representação esquemática das AoEs que compõem a AoE Sul da Depressão Sertaneja Sul (SDSS) na área de estudo sobrepostas às bacias hidrográficas da região. Abreviações das bacias hidrográficas: Para: Paraguaçu. RC: Rio de Contas. PAR: Paramirim. SO: Sobradinho. SA: Salitre.	87
-----------------	--	----

ARTIGO II - Using an Asteraceae checklist to understand collection history, species density and conservation implications: a case study in the state of Alagoas, northeastern Brazil

Figura 1	Geographic location of Alagoas and vegetation types included in its limits.	97
Figura 2	Habit proportion by vegetation type in the state of Alagoas, Brazil	101
Figura 3	ReSults of the species richness (a) and collection density (b) analyses, and correlation between these two variables (c).	102
Figura 4	Distribution of Asteraceae species by vegetation type in Alagoas.	102
Figura 5	Continental Protected Areas in the state of Alagoas. 1. Natural Monument of the São Francisco. 2. Wildlife Refuge of Morros do Craunã and Padre. 3. Ecological Station Curral do Meio. 4. Ecological Park Pedra do Sino. 5. Biological Reserve Pedra Talhada. 6. Environmental Protection Area Marituba do Peixe. 7. Environmental Protection Area of Piaçabuçu. 8. Extractive Reserve Jequiá. 9. Ecological Mangrove Reserve of Lagoa do Roteiro. 10. Ecological Reserve Saco da Pedra. 11. Environmental Protection Area of Santa Rita. 12. Environmental Protection Area of Catolé e Fernão Velho. 13. Municipal Park of Maceió. 14. Environmental Protection Area Patangy. 15. Environmental Protection Area of Murici. 16. Ecological Station of Murici. *RPPN	105

ARTIGO III – *Lepidaploa Restingae* (Asteraceae: Vernonieae), a new species from northeastern Brazil

- Figura 1** *Lepidaploa restingae*. **A.** Leaf, abaxial surface. **B.** Habit. **C.** 116
Capitulum with subinvolucral bract. **D.** Corolla lobe detail. **E.**
Anther. **F.** Capitulum. **G.** Phyllaries. **H.** Corolla, androecium and
upper part of style. **I.** Cypsela. **J.** Style. **A–J** illustrated from R.
Rocha 509 by Regina Carvalho.
- Figura 2** Geographic distribution of *Lepidaploa restingae*. 117
- Figura 3** Raphide crystals in the pericarp of *Lepidaploa restingae*: prismatic 118
(black arrows) and rectangular (red arrows).

ARTIGO IV – Notes in Brazilian Vernonieae (Asteraceae): two new combinations and a range expansion

- Figura 1** Holotype of *Critoniopsis bradeana* (RB00541935). Image: JSTOR 125
Plants.
- Figura 2** Geographic distribution of *Critoniopsis bradeana* and 126
Vernonanthura glanduloso-dentata.
- Figura 3** Lectotype of *Vernonanthura glanduloso-dentata* (P00682798). 127
Image: JSTOR Plants.
- Figura 4** Geographic distribution of *Mesanthophora rojasii*, including the 129
new record in the state of Minas Gerais.

LISTA DE TABELAS

REFERENCIAL TEÓRICO

Tabela 1	Classificação da vegetação de caatinga proposta por Andrade-Lima (1981)	30
-----------------	---	----

ARTIGO I – Contribuições à biogeografia da Província Caatinga à luz da distribuição de Angiospermas Endêmicas: padrões de riqueza, Áreas de Endemismo e cobertura das Unidades de Conservação

Tabela 1	Percentuais de Cobertura (PC) das Unidades de Conservação da Caatinga nos cinco grandes núcleos de riqueza de espécies endêmicas obtidos. Abreviações: APA: Área de Proteção Ambiental; EE: Estação Ecológica; MN: Monumento Natural; RVS: Refúgio de Vida Silvestre; RB: Reserva Biológica; ARIE: Área de Relevante Interesse Biológico; RPPN: Reserva Particular do Patrimônio Natural.	88
Tabela 2	Resultados da cobertura das AoEs consenso obtidas para a Província Caatinga.	90

ARTIGO II – Using an Asteraceae checklist to understand collection history, species density and conservation implications: a case study in the state of Alagoas, northeastern Brazil

Tabela 1	Checklist of Asteraceae species that occur in Alagoas. Symbols: * New occurrences for the state, † species absent in PAs, ○ ruderal or non-native species (according to Roque <i>et al.</i> 2020).	98
Tabela 2	Gap analysis reSults.	103

ARTIGO III – *Lepidaploa Restingae* (Asteraceae: Vernonieae), a new species from northeastern Brazil

Tabela 1	Morphological comparisons between <i>Lepidaploa restingae</i> and morphologically similar species.	121
-----------------	--	-----

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AE	Análise de Endemicidade
AoE(s)	Área(s) de Endemismo
IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
Sp(p)	espécie(s)
UC's	Unidades de Conservação

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	17
2	REFERENCIAL TEÓRICO	20
2.1	Caatinga: o principal complexo vegetacional do nordeste brasileiro	20
2.1.1	<i>Conceitos e compreensão do termo Caatinga</i>	20
2.1.2	<i>Caracterização geral</i>	24
2.1.3	<i>Propostas de subdivisão da área</i>	27
2.2	Áreas de Endemismo	32
2.4	A família Asteraceae	35
2.4.1	<i>Circunscrição e caracterização morfológica</i>	35
2.4.2	<i>Panorama do conhecimento florístico-taxonomico na região nordeste do Brasil</i>	37
3	ARTIGO I – Contribuições à biogeografia da Província Caatinga à luz da distribuição de Angiospermas Endêmicas: padrões de riqueza, Áreas de Endemismo e cobertura das Unidades de Conservação	39
4	ARTIGO II – Using an Asteraceae checklist to understand collection history, species density and conservation implications: a case study in the state of Alagoas, Northeastern Brazil	94
5	ARTIGO III – <i>Lepidaploa restingae</i> (Asteraceae: Vernonieae), a new species from Northeastern Brazil	113
6	ARTIGO IV – Notes in Brazilian Vernonieae (Asteraceae): two new combinations and a range expansion	122
7	CONSIDERAÇÕES FINAIS	134
	REFERÊNCIAS	136
	ANEXO A – Links para as normas das revistas escolhidas para publicação/elaboração dos manuscritos	144

1 INTRODUÇÃO GERAL¹

Compreender a distribuição geográfica das espécies que compõem uma área é fundamental sob diversos aspectos da biologia porque auxilia no entendimento de como as espécies se movem no tempo e no espaço (Morrone, 2009), o que contribui para entender processos evolutivos (Morrone 2009; Garcia-Navarrete *et al.*, 2023), mecanismos de dispersão (Caballero-Vinãs *et al.*, 2021, Frota *et al.*, 2023), identificação de áreas com elevada biodiversidade (Alves; Loeuille, 2021; Soares *et al.*, 2022) e locais com maior concentração de espécies ameaçadas e endêmicas (Goerk, 1999; Moura *et al.*, 2022). Por isso, tem implicações práticas cruciais para a conservação da biodiversidade, o manejo sustentável dos recursos naturais e a manutenção e/ou reparação dos ecossistemas que sustentam a vida no planeta.

Com relevância equivalente, estudos florísticos e taxonômicos desempenham um papel essencial na compreensão da biodiversidade, fornecendo uma base sólida para o conhecimento sobre a distribuição e a quantificação das espécies em uma determinada região (Funk, 2006). Além disso, esses levantamentos são fundamentais para a condução de pesquisas posteriores, especialmente aquelas voltadas para a biogeografia, ecologia e conservação (Almeida *et al.*, 2023). A partir do conhecimento taxonômico, torna-se possível analisar padrões de distribuição (Alves; Loeuille, 2021), identificar Áreas de Endemismo (Dela; Prado, 2023) e embasar estratégias de preservação (Paglia *et al.*, 2012), contribuindo para uma gestão ambiental mais eficiente.

A Caatinga compreende um ambiente sazonal inserido quase que integralmente nos limites semiáridos da região nordeste do Brasil (Queiroz *et al.*, 2017). A área é marcada por uma acentuada variabilidade climática, onde dominam a escassez hídrica e elevada temperatura média anual, cuja vegetação é composta por formações arbóreas e arbustivas de pequeno porte, com espinhos, folhas microfilas e/ou decíduas, dentre outras adaptações xerofíticas (Andrade-Lima, 1981; Fernandes *et al.*, 2022). Em sua composição florística estão listadas ca. 50 famílias, 290 gêneros e 3.925 espécies de Angiospermas, das quais 310 são consideradas endêmicas (Fernandes *et al.*, 2020).

A distribuição espacial das espécies na área ocorre de forma desigual e nucleada (Moro *et al.*, 2014), o que se estima ser resultado da interação entre fatores climáticos, edáficos e eventos geológico-evolutivos complexos (Fernandes *et al.*, 2022). Embora diversas propostas de classificação tenham sido apresentadas na tentativa sistematizar seus tipos de vegetação

¹ A Introdução geral e o Referencial Teórico foram elaborados conforme regras vigentes da ABNT, incluindo atualizações de 2024.

(e.g., Velloso *et al.*, 2002; Moro *et al.*, 2014, Moro *et al.*, 2024), elas são historicamente fundamentadas na similaridade florística. Esse enfoque em particular desconsidera os processos históricos que moldaram a biota, e devido este cenário a Caatinga é considerada uma das regiões neotropicais menos investigadas sob a ótica evolutiva (Fiaschi; Pirani, 2009).

Cabe adicionar que apesar de sua elevada biodiversidade e relevância ecológica na manutenção de serviços ecossistêmicos essenciais, e se tratar da uma formação vegetacional exclusivamente brasileira (Fernandes *et al.*, 2020), a Caatinga está entre as regiões naturais mais ameaçadas do país, sofrendo com o intenso desmatamento e degradação ambiental causados pela expansão agropecuária, extrativismo vegetal, urbanização desordenada e mudanças climáticas. De acordo com Teixeira *et al.* (2021) a área também apresenta baixa representatividade e ineficácia na cobertura de unidades de conservação, o que agrava o cenário e compromete a proteção da flora, incluindo espécies endêmicas e/ou de distribuição restrita.

Dentre as famílias de angiospermas com grande representatividade na flora brasileira, Asteraceae se destaca como um dos maiores grupos de plantas, tanto em diversidade de espécies quanto em amplitude morfológica e ecológica (Mandel, 2019; Jeffrey, 2007). No Brasil, a família apresenta um número expressivo de táxons, sendo particularmente melhor documentada em algumas regiões, a exemplo de áreas com vegetação de campos rupestres, campos de altitude e no Domínio Fitogeográfico do Cerrado, onde há um histórico representativo de levantamentos florísticos e revisões taxonômicas quando comparado com outras formações vegetacionais brasileiras, especialmente a caatinga e a mata atlântica (Soares *et al.*, 2022)

Na região nordeste, mais especificamente ao Norte do Rio São Francisco, especialmente em áreas de Caatinga e Mata Atlântica, a carência de estudos florísticos focados no grupo tem gerado lacunas significativas no conhecimento da sua diversidade, impactando diretamente a compreensão de distribuição, endemismo e conservação nestas regiões (Soares *et al.*, 2022). Além disso, algumas espécies brasileiras sofreram modificações sistemáticas ao longo dos avanços promovidos pela era molecular, especialmente após a segregação do gênero *Vernonia* Shreb. (Keeley; Robinson, 2009; Keeley *et al.*, 2021), as quais ainda não foram acompanhadas por uma atualização nomenclatural.

Considerando o exposto, esta tese teve como objetivo realizar uma série de estudos focados no preenchimento de lacunas biogeográfico-evolutivas e conservacionistas de espécies endêmicas da Caatinga, bem como da florística e taxonomia de Asteraceae, com foco em sua florística, distribuição e conservação em áreas de Caatinga e Mata Atlântica, além de estudos morfológicos em duas espécies brasileiras tratadas como *Vernonia* afim de promover atualizações nomenclaturais. Para fins de organização temática, este trabalho está subdividido em

duas partes: a primeira está focada na delimitação de Áreas de Endemismo, e em padrões de riqueza, distribuição e conservação das Angiospermas endêmicas da Caatinga; a segunda, integralmente publicada em três artigos, concentra: (1) estudos florístico-taxonomicos em Asteraceae no estado de Alagoas aliado à análises complementares em ambiente de Sistema de Informação Geográfica com foco na intensidade de coletas, riqueza de espécies e lacunas de conservação, (2) novidades taxonômicas em espécies brasileiras dos gêneros *Vernonia* Schreb., e (3) a descrição de uma nova espécie pertencente ao gênero *Lepidaploa* (Cass.) Cass., endêmica dos estados de Alagoas e Sergipe.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Caatinga: o principal complexo vegetacional do Nordeste brasileiro

2.1.1 *Conceitos e compreensão do termo Caatinga*

De acordo com Andrade-Lima (1984), possui origem a partir dos povos indígenas que viveram na região semiárida do Brasil, sendo assim derivado do tupi-guarani, cujo significado remete à “mata branca” ou “mata clara” (Engler, 1951), representando uma associação à coloração acinzentada ou esbranquiçada que a vegetação decídua das áreas sazonalmente secas encontradas na região do semiárido brasileiro assume no período de maior escassez hídrica (Ab’Saber, 1974). Embora o termo, em seu sentido original, esteja fazendo referência a um tipo de vegetação, sua definição e aplicação no campo científico são historicamente discutidos (Prado, 2003).

A dificuldade em definir o que é caatinga insere-se sob a ótica de duas perspectivas históricas: a primeira, está vinculada a sua heterogeneidade ambiental interna, ou seja, na variação de tipologias vegetacionais associadas especificamente à caatinga. Aqui, houve uma dificuldade inicial em entender o que é a caatinga enquanto vegetação. A segunda, é que entremeada vegetação típica da região há ecossistemas totalmente divergentes a ela, e neste momento a dificuldade está em estabelecer um consenso para incluir ou não essas fisionomias em seus limites.

Acerca do primeiro aspecto, inicialmente Martius (1842) aplicou a definição de caatinga sob o termo "*Silvae Aestu Aphyllae*" (floresta sem folhas no estio). Sampaio (1934) recusa tal utilização argumentando que "há caatingas que não são florestas assim como há florestas que perdem as folhas no estio e não são caatingas". De acordo com Engler (1951), o próprio Martius reconhecia a complexidade heterogênea da dessa vegetação e ensaiava sua subdivisão em grupos, mas isso só veio ocorrer mais tarde em Luetzelburg (1923), que propõe sua determinação fitogeográfica, estabelecendo-a como duas classes de vegetação. Em seguida, Engler (1951) faz um apanhado geral da literatura disponível e propõe uma das primeiras definições gerais de caatinga:

“O fenômeno mais generalizado, e que por isso mesmo é destacado em primeiro plano sempre que se faz uma descrição da caatinga, é a completa perda das folhas da quase totalidade das espécies durante a estação seca. Ajunte-se a isto a quase inexistência de folhas largas, predominando as folhas compostas e móveis, a profusa ramificação das árvores e arbustos, a existência freqüentemente, mas não sempre, de plantas crassas e espinhentas, e ter-se-á uma descrição generalizada da caatinga” (Engler, 1951, pag. 580)

Pode-se interpretar a definição de Engler (1951) como uma ampliação do que foi proposto inicialmente em Martius (1842), mas agora considerando não apenas as folhas decíduas como critério, como também outras adaptações morfológicas que as espécies apresentam como resultado das condições semiáridas a qual estão expostas, sendo esta a concepção que perdurou até 1960. Após esse período, o conceito do termo ganhou novas perspectivas através dos estudos realizados pelo geógrafo Azzis Ab'Saber, especialmente em Ab'Saber (1974); além de importantes contribuições de Dárdano de Andrade Lima, notadamente em Andrade-Lima (1981).

Ab'Saber (1974) traz uma compreensão profunda e pioneira sobre a estrutura climática da Caatinga baseada na geografia física, onde é discutida as grandes variações que esta apresenta sob influência de outros fatores abióticos. Contudo, o foco da pesquisa não se dá em torno de como isso influencia na formação da vegetação, estando baseado fundamentalmente na geografia física da região. Andrade-Lima (1981) conduz um dos maiores estudos fitogeográficos da região, onde propõe a caatinga como um complexo vegetacional com múltiplas formações, subdividindo-a em seis unidades e caracterizando-a como um domínio fitogeográfico. Aqui, surge uma maior noção sobre a correlação entre a variação de ambientes e tipos vegetacionais da área em função das características físicas (solo e clima) encontradas na região, onde é sugerido que a forma de referência correta para a região seria caatingas, no plural.

Sob a segunda perspectiva, o principal fator pontuado nas discussões acerca do uso desse termo se dá ao fato da área que a compreende ser uma unidade complexa que apresenta formações vegetacionais divergentes do que se considera como caatinga entremeadas aos seus limites (Lima *et al.*, 2023). Dentre estas, os Brejos de Altitude (Andrade-Lima, 1982; Lima, 2021), os campos rupestres (Colli-Silva *et al.*, 2019) e núcleos de cerrado (Fernandes *et al.*, 2006), além da vegetação presente nas zonas de transição com a Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica (Moro *et al.*, 2024). Por consequência, o termo acaba sendo utilizado por diferentes autores para definir diferentes interpretações em contextos e escalas biogeográficas e ecológicas divergentes entre si, o que muitas vezes resulta em ambiguidade, o que, como explica Lima (2021) trata-se do resultado da região de interesse ser geralmente delimitada geograficamente de forma similar.

Atualmente, a literatura aponta inúmeras interpretações ou formas de aplicações comumente utilizadas para interpretar a caatinga em seu contexto amplo:

1. Bioma (IBGE, 2004; Silva *et al.*, 2004);

2. Domínio fitogeográfico (Andrade-Lima, 1981)
3. Domínio morfoclimático (Ab'Saber, 1974)
4. Ecorregião (Olson *et al.*, 2001);
5. Estepe ou Savana-estépica (Veloso, 1982; IBGE, 2019);
6. Formação vegetacional (Rizzini, 1963; Veloso, 1964);
7. Província Biogeográfica (Cabrera; Willink, 1973; Morrone, 2014).

Estes termos científicos têm sido utilizados com frequência. Todavia, eles raramente vêm acompanhados dos conceitos que os autores fazem deles, criando, assim, uma grande confusão com alguns deles, inclusive, apresentando tendência ontológica de inadequação. O conceito de caatinga enquanto bioma, por exemplo, enquadra-se em um desses casos, e sua utilização para definir a área é fortemente criticada (e.g., Prado, 2003; Lima, 2021; Lima *et al.*, 2023). Isso se justifica porque a caatinga por si só não pode ser incluída no conceito utilizado para bioma defendido pela literatura especializada – por exemplo Coutinho (2006) e Navarro & Molina (2021) – por não apresentar composições bióticas e abióticas uniformes em sua extensão (Lima *et al.* 2023).

Atualmente, a caatinga só está relacionada ao termo bioma nos casos em que a interpretação a posiciona como parte integrante de um bioma maior, definido como Florestas e Arbustais Tropicais Sazonalmente Secos –FATSS– como o faz Pennington *et al.* (2009), Queiroz *et al.* (2017) e Fernandes *et al.* (2020), por exemplo. Contudo, embora a caatinga enquanto bioma seja um termo apontado como incorreto ele ainda é bastante recorrente em estudos atuais (e.g., Guedes *et al.*, 2014; Araújo; Silva 2017; Doria; Dobrolvisk, 2021). Isso pode estar associado a dois fatores principais: (1) aos raros estudos que defendem o uso do termo por não detectarem variação biótica/abiótica relevante em seus resultados (e.g. Araújo *et al.*, 2022) ou (2) por este ser o termo oficial adotado pelo governo brasileiro em suas publicações oficiais, especialmente o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE (IBGE, 2004).

Outro exemplo de uso controverso da nomenclatura é a classificação da Caatinga como "Estepe" ou "Savana-estépica". A designação inicial como "Estepe" foi proposta por Veloso e Góes-Filho (1982), no âmbito do projeto RADAMBRASIL, com o objetivo de adaptar a classificação brasileira de vegetação a padrões internacionais. O termo tem origem no Acordo de Yangambi e, em seu uso original, refere-se a formações herbáceas associadas a climas semiáridos da África, como o Sahel e regiões ao Sul do Congo (Aubréville, 1957; Trochain,

1957). Ao ser transposto para o contexto do semiárido brasileiro o conceito exigiu ajustes, levando à reformulação da terminologia para "Savana-estépica", conforme proposto posteriormente por Veloso *et al.* (1991), em reconhecimento às características savânicas da vegetação da Caatinga reconhecida por estes autores.

Ainda assim, essa reclassificação tem sido criticada por sua inadequação conceitual. Cavalcante *et al.* (2024) destacam que o termo *Savane steppique*, originalmente cunhado por Trochain (1954), descreve uma vegetação nitidamente herbácea, composta por gramíneas xerófilas e arbustos espinhosos esparsos — uma fisionomia que difere substancialmente da estrutura da Caatinga, cuja vegetação é majoritariamente arbustiva e lenhosa (Andrade-Lima, 1981). Além disso, a categoria *Savane steppique* não foi adotada por importantes sistemas internacionais de classificação, como os de Ellenberg e Mueller-Dombois (1967) ou da UNESCO (1973), e foi rejeitada no próprio Acordo de Yangambi (Trochain, 1957). Por fim, é importante destacar que o próprio Trochain (1954) não considerava a Caatinga como uma savana estépica, descrevendo-a como "arbustal xerófilo", reconhecendo sua predominância lenhosa (Cavalcante *et al.*, 2024).

O conceito de caatinga enquanto Domínio Morfoclimático foi trazido em Ab'Saber (1974) para definir um dos três núcleos de regiões áridas/semiáridas da América do Sul. A justificativa adotada pelo autor para o uso do termo domínio possui relação com misto climático encontrado na área, onde ele cita: "(...) não é, portanto, um mero segmento de um cinturão zonal de áreas semiáridas". As palavras trazidas pelo autor refletem a sua interpretação da descontinuidade climática localizada dentro dos limites da caatinga, especialmente em relação ao contraste húmido encontrado nos brejos de altitude presente nos estados de Pernambuco e da Paraíba, das zonas de transição subúmidas localizadas na Zona da Mata, a transição com a Amazonia maranhense, além da Mata Atlântica ao Sul da Bahia. Com isso, o termo Domínio Morfoclimático foi empregado com o objetivo de apontar que há uma área com traços de componentes abióticos dominantes, mas que entremeada a eles localidades com características divergentes podem ser encontradas.

Andrade-Lima (1981) popularizou o termo Domínio Caatinga (ou mais corretamente, domínio das caatingas). A literatura disponível não aponta uma distinção clara entre a aplicação dada pelo autor em relação ao que foi estabelecido em Ab'Saber (1974). Contudo, tomando como base as propostas de cada estudo, pode-se inferir que enquanto Ab'Saber (1974) traz uma fundamentação mais climática do que biótica e fundamentada na geografia física, Andrade-Lima (1981) está mais focado em padrões fitogeográficos, os quais, por sua vez, foram interpretados pelo autor como interdependentes do contexto físico da região. Por

isso, em termos gerais, o posicionamento lógico é distinto e, por isso, não devem ser interpretados como sinônimos. Diferente dos conceitos anteriormente mencionados, eles são comumente utilizados e seguidos pela literatura especializada como alternativa às propostas anteriores (e.g., Moro *et al.*, 2014; Moro *et al.*, 2016).

A caatinga enquanto Província Biogeográfica ganhou evidência como uma proposta adotada no trabalho de Cabrera e Willink (1973), seguido em Prado (2003) e Morrone (2009, 2014). Aqui, tem-se uma proposta diferente das demais no sentido lógico do trabalho. Enquanto as propostas anteriores estavam preocupadas com contextos zonais locais, o trabalho de Cabrera & Willink (1973) baseia-se em uma escala evolutiva do componente biótico da área. Partindo de evidências corroboradas a partir de traços generalizados, os autores propuseram nove províncias evolutivas, dentre as quais, a Caatinga. A partir de princípios similares, porém fundamentados na Biogeografia Cladística, Morrone (2009, 2014) reconheceu a caatinga enquanto Província Biogeográfica em sua proposta de regionalização para a região Neotropical, e a partir de então o termo ganhou bastante relevância no campo científico.

Em síntese, a definição da Caatinga ao longo do tempo reflete não apenas a complexidade intrínseca de sua vegetação, mas também as distintas abordagens científicas com o objetivo de compreendê-la. Desde sua concepção original como “mata branca” até sua interpretação atual como Província Biogeográfica, o termo foi moldado por perspectivas fitogeográficas, climáticas, ecológicas e evolutivas, muitas vezes divergentes entre si. Considerando o exposto, é notório e necessário que o conceito de caatinga a ser utilizado deve adequar-se rigorosamente à proposta e ao tipo de estudo que está sendo executado, de modo a não deixar dúvidas ao que está sendo proposto. Não há sentido da utilização do conceito de caatinga como domínio fitogeográfico se o estudo envolve biogeografia histórica ou vice-versa. Há de prevalecer a premissa de que cada área de estudo possui sua particularidade bem como preceitos teóricos divergentes. Por isso, reforçamos a sugestão de Prado (2003) e reafirma-se aqui que os estudos que envolvem a Caatinga devem abordar com clareza o conceito que estão adotando na tentativa de minimizar interpretações e reproduções equivocadas sobre a área.

2.1.2 Caracterização geral

A região Nordeste do Brasil é notável por sua vasta extensão territorial, cobrindo aproximadamente 1.540.827 km² (IBGE, 2022). Entretanto, o destaque não está apenas em sua dimensão, mas na considerável diversidade de paisagens que a compõe: apresenta grandes variações no relevo, predominando altitudes inferiores a 500 m (depressão sertaneja), enquanto

alguns setores atingem entre 900 a 1000m no planalto da Ibiapaba, chapada do Araripe e planalto da Borborema (Veloso *et al.*, 2002). Na região, sobrepõem-se diversos sistemas de circulação atmosférica, que ocasionam relevantes diferenças de continentalidade e de maritimidade, o que se reflete nas condições climáticas da região serem bastante complexas (Ab'Saber, 1974; Nimer 1966, 1972).

Compondo a principal parte integrante dentre as vegetações do nordeste brasileiro, a Caatinga consiste em um mosaico vegetacional estruturado principalmente por árvores e arbustos baixos (Andrade-Lima, 1981; Prado, 2003). Cobre uma área total de 862.818 Km², o que corresponde a aproximadamente 10% do território brasileiro (Teixeira *et al.*, 2021), cuja maior parte concentra-se sob domínio do clima semiárido (Ab'Saber, 1974), abrangendo os estados de Alagoas, Bahia, Ceará, Maranhão, Paraíba, Pernambuco, Rio Grande do Norte, Sergipe e a porção Norte de Minas Gerais. Como consequência do clima encontrado na região, a área apresenta longos períodos de seca, que podem durar entre 6 a 7 meses, além de baixa precipitação média anual, variando entre 268 a 800 mm (Ab'Sáber, 2003).

Devido sua aridez, os componentes bióticos da Caatinga evoluíram de modo em que a morfologia de boa parte das espécies é marcada por adaptações xeromórficas para resistência à seca. As plantas apresentam comumente folhas decíduas, microfilia, cutículas espessas, metabolismos fotossintéticos diversos (especialmente C4 e CAM) e estruturas associadas ao armazenamento de água para os períodos de estiagem (Prado 2003). Além disso, seus estratos vegetativos compreendem forte representatividade de ervas efêmeras, as quais dominam em seus mais diversos tipos de paisagem (Fernandes *et al.*, 2020).

Desde Andrade-Lima (1981) a vegetação da caatinga é comumente reconhecida e tratada como um mosaico ou complexo vegetacional por apresentar núcleos com composições de vegetação variáveis ao longo de sua extensão territorial. Estudos demonstram que a complexidade e variação na estrutura biótica da região é o resultado de variações locais de condições abióticas, especialmente relacionadas à altitude, precipitação e variação edáfica (Ab'Saber, 1971; Fernandes *et al.*, 2022; Moro *et al.*, 2014, 2024).

A geologia da área é marcadamente complexa e formada por uma enorme diversidade de rochas antigas e modernas, que se organizam em estruturas complexas (veloso *et al.*, 2002; Moro *et al.*, 2024). Os solos são caracterizados por serem rasos e compactos, ou menos frequentemente arenoso ou argiloso, além de apresentar muitos afloramentos rochosos quartzitos e graníticos (Andrade-Lima, 1981), o que influencia diretamente na baixa retenção de água, além de não apresentarem altos níveis de fertilidade natural (Veloso *et al.*, 2022). Eles variam, sobretudo, em razão do material de origem, e nesse contexto a área é comumente

subdividida em terrenos cristalinos (formações mais antigas e compactadas), sedimentares (mais recentes e permeáveis) e em superfícies cársticas (Moro *et al.*, 2014, Moro *et al.*, 2024).

Duas grandes forças antigas formam essa base geológica da região, derivadas do período Pan-Africano: o sistema orogênico da Borborema (ao Norte) e o Cráton São Francisco (ao Sul) (Hasui *et al.*, 2012). O primeiro, compreende uma estrutura resultante de diferentes placas litosféricas que corresponde, em termos geológicos, à Província Borborema (Fig. 1A), a qual está subdividida nos setores Setentrional, Transversal e Meridional, separadas entre si por diferentes zonas de cisalhamento², cada qual subdividida em uma série de domínios edáficos (Hasui, 2012a). O Cráton São Francisco (Fig. 1B) possui origem pré-cambriana, que se divide em três setores: O setor Oriental, no Leste da Bahia, marcado pela atuação destacada de processos do Ciclo Transamazônico; o Central, na porção mediana do mesmo estado, caracterizado presença marcante de unidades mesoproterozoicas, e o Ocidental, diferenciado por exibir principalmente unidades neoproterozoicas (Hasui, 2012b), sendo os setores Central e Oriental os mais representativos na Caatinga.

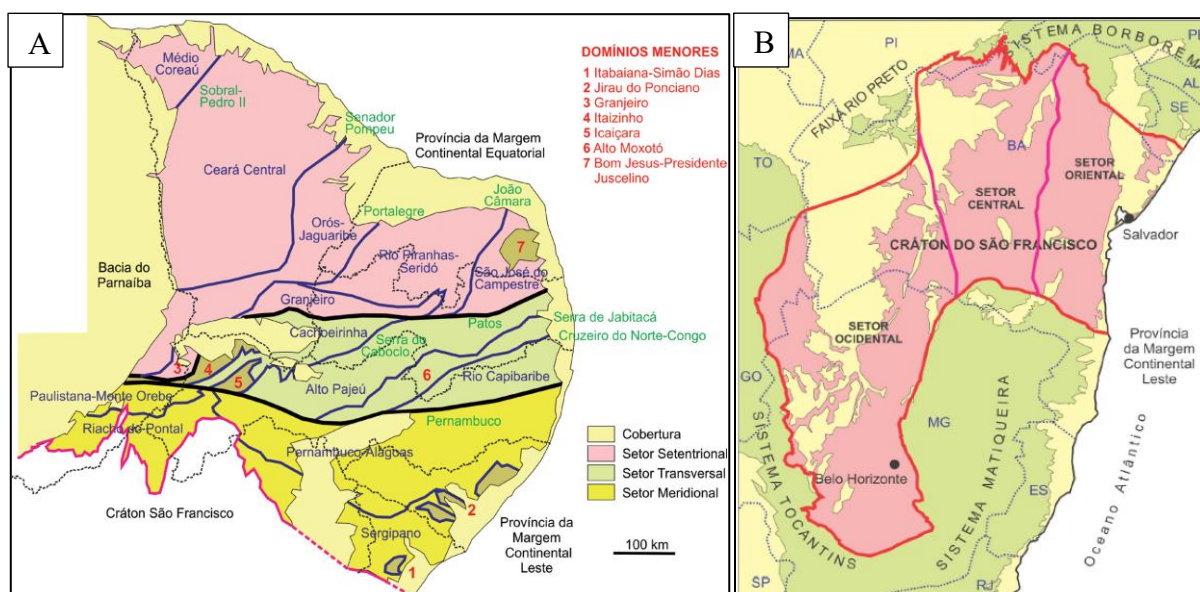


Figura 1. Base geológica da Caatinga. A. Província Borborema, subdividida nos setores Setentrional, Transversal e Meridional. B. Cráton do São Francisco (em rosa), subdividido nos setores Oriental, Central e Ocidental (linhas vermelhas). Figuras modificadas de Hasui (2012A, B).

Enquanto as rochas que formam a base geológica da Caatinga são consideradas extremamente antigas, o tipo de vegetação presente na área atualmente possui origem provável bem mais recente (Queiroz *et al.*, 2017). Embora historicamente a caatinga seja considerada a unidade natural brasileira mais negligenciada sob a perspectiva evolutiva (Prado, 2003). Sob

² Zona tabular onde a deformação é notavelmente maior que a deformação nas rochas ao seu redor.

esse aspecto, o surgimento da caatinga é compreendido a partir de duas escalas: continental e regional. Em escala continental, a flora da caatinga compartilha conexões históricas, a partir do Mioceno Médio, com as florestas secas do Norte da América do Sul (Colômbia e Venezuela) e do Sudoeste (Bolívia e Argentina), sendo posteriormente isolada com a expansão da vegetação de Cerrado (Queiroz *et al.*, 2017).

Em escala local, Queiroz (2006) inicialmente propôs uma hipótese integrativa para a evolução das superfícies sedimentares da Caatinga, que hoje inclui os distritos das Dunas do São Francisco, Ibiapaba-Piauí, Araripe e Tucano-Jatobá (Moro *et al.*, 2024), sugerindo que a fragmentação da cobertura sedimentar durante o Mioceno teria causado efeitos de vicariância e facilitado a migração de espécies adaptadas à seca de outras Florestas Tropicais Sazonalmente Secas. No entanto, como explicam Fernandes *et al.* (2022), a grande problemática aqui foi considerar a erosão de longo prazo como um evento único no Mioceno, o que contrasta com evidências geológicas posteriores que indicam múltiplos eventos erosivos em períodos diferentes (Valadão, 2009; Japsen *et al.*, 2012).

Queiroz *et al.* (2017) e Fernandes *et al.* (2022) recusaram a hipótese proposta em Queiroz (2006) e trouxeram evidências mais robustas baseadas em datação molecular de linhagens endêmicas que sugerem que o processo mais provável que compreende a história evolutiva destas localidades está baseado em eventos independentes de especiação ecológica *in situ* durante o Plioceno/Pleistoceno, sendo derivados de mudanças que ocorreram nos últimos 1,5 milhão de anos impulsionadas por características particulares associadas a história geológica regional, bem mais recente do que Queiroz (2006) idealizou, descartando os eventos de migração. Em síntese, enquanto eventos de migração a nível continental formaram a base da composição das florestas sazonalmente secas da caatinga, eventos locais de denudação maciça e mudanças climáticas induziram mudanças promovidas por especiação *in situ* derivadas do alto conservadorismo ecológico (Pennington *et al.* 2009; Fernandes, 2022), formando uma rede complexa e multinucleada de espécies na região.

2.1.3 Propostas de subdivisão da área

No tópico anterior foi tratado o conceito de caatinga e como ele costuma ser interpretado no meio acadêmico. Aqui, o foco é tratar das propostas de regionalização interna, ou seja, como a caatinga é comumente subdividida. Importante ressaltar que o termo regionalização aqui está sendo considerado em seu sentido amplo, de modo a tratar qualquer subdivisão existente para a região, não sendo, desta forma, baseada unicamente em critérios hierárquico-evolutivos. Adicionalmente, para entender como a caatinga é subdividida faz-se necessário lembrar sua

variabilidade biótica e abiótica, pois os principais métodos utilizados para classificá-la baseiam-se, quase que exclusivamente, nestes critérios.

De modo geral, sobre a sua classificação interna, o que se conhece atualmente é que são reconhecidos para sua vegetação. Duas escalas são comumente utilizadas: a de nível vegetacional e em nível de território. Com relação a primeira, Engler (1951, 1952) propôs a sua subdivisão em cinco agrupamentos:

1. **Agrupada:** composta predominantemente por espécies de Cactaceae, Bromeliaceae e arbustos de pequeno porte de ramos fortemente que se dispõem em moitas densas;
2. **Arbustivo-esparsa:** composta por arbustos isolados e esparsos com cactáceas dispersas;
3. **Arbustiva densa:** composta por arbustos ramificados formando um emaranhado compacto;
4. **Arbustiva com suculentas:** composta de arbustos baixos e grande dominância de *Cereus* Mill. (Cactaceae);
5. **Arbórea:** composta predominantemente por árvores e plantas de desenvolvimento em maior porte, as quais ocorrem onde há solo profundo e menos ácidos.

Após os trabalhos de Engler (1951, 1952) outros autores propuseram agrupamentos para a área, no entanto, com lacunas que não abrangem toda sua extensão e com difícil delimitação, como as observadas em Andrade-Lima (1957/2007) e Duque (1964). Andrade-Lima (1984) realiza um apanhado geral da literatura e, a partir de dados envolvendo estrutura vegetacional e variações de clima amplia a proposta de Engler (1951,1952) e subdivide a vegetação da caatinga em seis unidades, criadas para incluir 12 tipos formação vegetacional diferente, cada qual compreendendo um conjunto de gêneros botânicos únicos (Tabela 1).

Tabela 1. Classificação da vegetação de caatinga proposta por Andrade-Lima (1981)

Unidades	Tipo de vegetação	Forma da vegetação
Unidade 1	<i>Tabebuia-Aspidosperma-Astronium-Cavallinesia</i>	Floresta de caatinga alta
Unidade 2	<i>Astronium-Schinopsis-Caesalpinia</i>	Floresta de caatinga média
	<i>Caesalpinia-Spondias-Bursera-Aspidosperma</i>	Floresta de caatinga média
	<i>Mimosa-Syagrus-Spondias-Cereus</i>	Floresta de caatinga baixa
	<i>Cnidocolus-Bursera-Caesalpinia</i>	Catinga arbórea aberta
Unidade 3	<i>Pilosocereus-Poeppigia-Dalbergia-Piptadenia</i>	Floresta de caatinga baixa
Unidade 4	<i>Caesalpinia-Aspidosperma-Jatropha</i>	Caatinga arbustiva
	<i>Caesalpinia-Aspidosperma</i>	Caatinga arbustiva aberta
	<i>Mimosa-Carsalpinia-Aristida</i>	Caatinga arbustiva aberta
	<i>Aspidosperma-Pilosocereus</i>	Caatinga arbustiva aberta
Unidade 5	<i>Caliandra-Pilosocereus</i>	Caatinga arbustiva aberta
Unidade 6	<i>Copernicia-Geoffroea-Licania</i>	Catinga de margem

Fonte: Andrade-Lima (1981). Tradução: Gleison Soares

Recentemente, Moro *et al.* (2014) ampliaram o conhecimento vegetacional da área e propuseram sua subdivisão em 11 tipos de vegetação:

1. **Caatinga Cristalina ou stricto sensu:** compreende a maior parte da região, dominando a paisagem nas planícies de depressão sertaneja sobre leito cristalino;
2. **Caatinga Sedimentar:** principal formação nas bacias sedimentares que fornecem condições pedológicas muito diferentes às comunidades vegetais, quando comparadas com as depressões sertanejas, e abrigam uma forma florística e fisiologicamente diferentes da caatinga que compreende carrascos e caatingas de areia;
3. **Transição cristalina:** ocorre nas áreas de transição entre as caatingas cristalinas e sedimentares;
4. **Inselbergs:** onde os montes graníticos emergem acima da paisagem mais baixa e plana;
5. **Florestas ribeirinhas:** ocorre ao lado dos rios que cruzam este complexo. Estas crescem em solos que são geralmente mais profundos e com maior umidade edáfica do que em áreas de caatinga cristalina típica.
6. **Comunidade do agreste:** locais com vegetação de caatinga cristalina localizada no ecótono entre caatinga e o domínio da Mata Atlântica costeira (áreas de Brejos de Altitude não foram consideradas pelos autores);

7. **Caatinga da Chapada Diamantina:** ocorre nas terras altas da Chapada Diamantina;
8. **Caatinga Arbórea:** subtipo mais alto e menos sazonal da caatinga que ocorre no Sul da Bahia e Norte de Minas Gerais;
9. **Caatinga de Campo Maior:** área de transição complexa entre o cerrado e a caatinga no estado do Piauí;
10. **Comunidades aquáticas:** comunidades de plantas aquáticas em rios, lagos ou reservatórios artificiais em meio à esta vegetação;
11. **Caatinga não classificada:** áreas de bacias sedimentares ainda não mapeadas e de difícil inclusão na caatinga sedimentar ou cristalina por haver fortes modificações antropogênicas ou por ainda não terem sido estudadas a fundo, a exemplo da bacia do Apodi.

Em nível de território/área, a classificação de Veloso *et al.* (2002) talvez seja o maior marco para a condução dos estudos na caatinga após Andrade-Lima (1981), tanto em nível de detalhamento e abrangência quanto em relação à aceitação pela comunidade científica. Nesse estudo, foram utilizadas características vegetacionais, climáticas, pedológicas, variação edáfica e topografia com o objetivo de subdividir a área em diferentes blocos, tratados pelos autores como ecorregiões³. Oito ecorregiões foram propostas e mapeadas (Figura 3): Complexo da Chapada Diamantina; Complexo de Campo Maior: localizada quase que em sua totalidade no estado do Piauí, com uma pequena porção no estado do Maranhão; Complexo Ibiapaba-Araripe; Depressão Sertaneja Meridional; Depressão Sertaneja Setentrional; Dunas do São Francisco; Planalto da Borborema; Raso da Catarina.

No que diz respeito ao seu conhecimento e sua classificação histórico-evolutiva interna, não se tem ainda estudos relacionando esta heterogeneidade aos aspectos evolutivos que encabeçam os preceitos da biogeografia histórica. O que se conhece, atualmente, é que esta é uma das 15 províncias propostas por Morrone (2014) para o Domínio Chacoano, onde foram designados três distritos, baseados em traços generalizados: Sertão (cobrindo a maior parte), Agreste (cobrindo uma pequena porção oriental) e Fernando de Noronha (Morrone, 2014; Morrone, 2017).

³ Veloso et al. (2002, pág. 3) definem ecorregião como “uma unidade grande de terra e água delineada e água delineada pelos fatores bióticos e abióticos que regulam a estrutura, e função das comunidades que lá se encontram.”

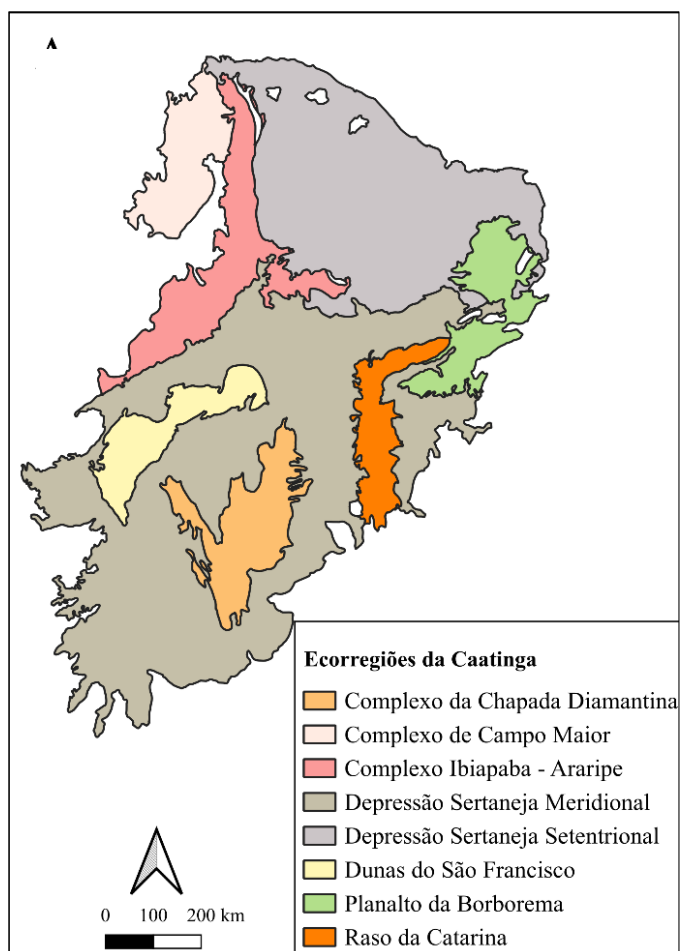


Figura 2. Ecorregiões propostas para a caatinga por Veloso *et al.* (2002)

Apesar da escassez de estudos com o foco evolutivo na Caatinga, cabe ressaltar as recentes e importantes modificações realizadas em seus limites por Colli-Silva *et al.* (2019). Originalmente, os limites para esta província sugeridos por Morrone (2014) cobriam desde uma pequena faixa ao Norte do estado de Minas Gerais e englobando a maior parte estados presentes na região Nordeste, limitando-se com o rio Paranaíba a Oeste e Noroeste, e com as planícies do litoral nordestino (Morrone 2014). Ao estudar detalhadamente as variações da vegetação presente nos Campos Rupestres⁴ por intermédio de análises biogeográficas de cluster, Colli-Silva *et al.* (2019) verificaram que estas áreas, presentes no Norte de Minas Gerais e Sul do estado da Bahia compreendem um conjunto biogeográfico distinto da Província Caatinga, o que culminou com elevação em duas províncias (Chapada Diamantina e Espinhaço Sul) e três distritos (Grão-Mongol, Platô da Diamantina e Quadrilátero Ferrífero) próprios.

⁴ unidades de vegetação que ocorrem em altitudes de grande elevação (>1000 m) relacionadas à ambientes de cerrado (Colli-Silva et al. 2019)

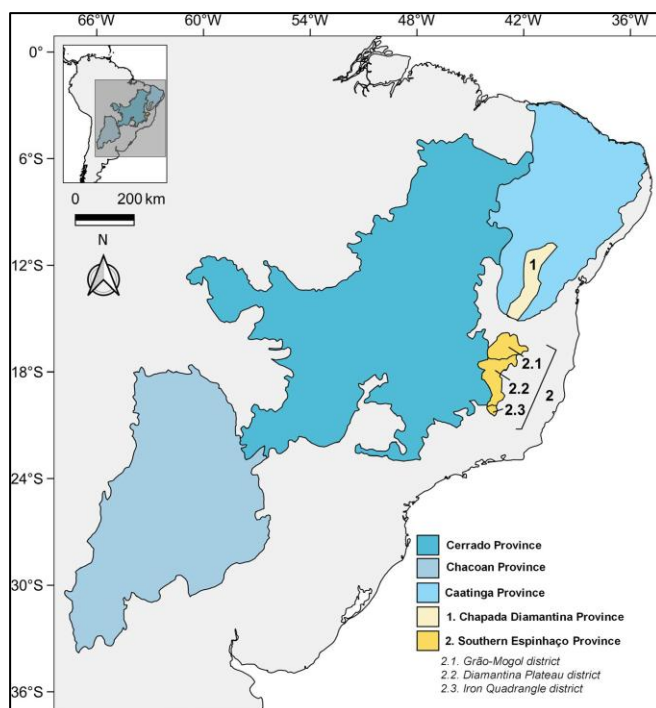


Figura 3. Delimitação da Província Chapada Diamantina e Província Espinhaço Sul. Imagem adaptada de Colli-Silva et al. (2019).

Recentemente, Moro *et al.* (2024), a partir de dados compilados de similaridade florística e adicionando critérios relacionados ao endemismo de espécies em unidades geológicas típicas de ambientes da Caatinga formalizam, com base nas regras do *International code of Area Nomenclature* (ICAN; Ebach *et al.* 2008), a subdivisão da Província Caatinga em 10 Distritos Biogeográficos, sendo nove deles correspondentes às ecorregiões propostas inicialmente em Veloso *et al.* (2002): Araripe, Borborema, Brejos Nordestinos de Altitude; Depressão Sertaneja Norte, Depressão Sertaneja Sul, Dunas do São Francisco, Ibiapaba-Araripe, Irecê, Potiguar e Tucano-Jatoba (mapa das áreas correspondentes disponível em Moro *et al.*, 2024, pag. 393).

2.2. Áreas de Endemismo

Desde os tempos de Buffon (1707–1788), já se reconhecia que diferentes regiões do planeta com condições climáticas semelhantes abrigam biotas distintas, ainda que muitas compartilhem espécies em comum. A partir dessa constatação, diversos estudos passaram a se dedicar à regionalização biogeográfica e à compreensão da evolução dessas biotas (e.g. Escalante *et al.*, 2021; Morrone; Ebach 2022). Um marco inicial foi o trabalho de Sclater (1858), que propôs seis grandes regiões biogeográficas, como a Neotropical, a Neártica e a Paleotropical — proposta posteriormente refinada em Wallace (1876). Contudo, essas primeiras classificações desconsideravam a dimensão evolutiva e a interconexão histórica entre as regiões.

Com o avanço dos estudos biogeográficos surgiram abordagens que incorporam a perspectiva histórica, a exemplo da "biogeografia evolutiva" proposta por Morrone (2009).

Nessa abordagem, o primeiro passo consiste em identificar os componentes bióticos da área de estudo — conjuntos de táxons que coexistem no espaço e no tempo. Morrone (2009) propõe dois métodos principais para essa identificação: os traços generalizados da Panbiogeografia de Croizat e as Áreas de Endemismo (AoEs), consideradas unidades fundamentais da Biogeografia Cladística.

O endemismo é central para compreender tanto a biodiversidade quanto a evolução das áreas naturais (Fattorini, 2017). Um táxon é considerado endêmico quando ocorre exclusivamente em uma determinada região (Anderson, 1994; Szumik *et al.*, 2002), sendo essa distribuição resultado de processos ecológicos e históricos (Kluge; Kessler, 2006). Enquanto a ecologia explica os fatores locais que influenciam o alcance das espécies, as interpretações históricas revelam eventos, como a vicariância e a dispersão, que moldaram a sua distribuição atual (Morrone, 2009; Biondi, 2021; Frota *et al.*, 2023).

Quando duas ou mais espécies endêmicas compartilham padrões de distribuição espacial não aleatórios pressupõe-se que passaram por processos evolutivos semelhantes, o que contribui para o entendimento da origem e estrutura da biota ao qual estão inseridos (Fattorini, 2017). Essas regiões são conhecidas como Áreas de Endemismo (Szumik *et al.*, 2002; Crother & Murray, 2011). Assim, a identificação de AoEs representa, por consequência, um ponto de partida essencial para compreender a história evolutiva de uma região e fundamentar estratégias de conservação (Harold; Mooi, 1994; Szumik; Goloboff, 2004). Apesar das divergências conceituais ao longo do tempo sobre a definição de AoEs (veja revisão em Parenti; Ebach, 2009) há um consenso crescente são definidas como regiões geográficas que reúnem dois ou mais táxons com distribuições congruentes e exclusivas, cujos grupos próximos ocorrem em outras áreas delimitadas de modo similar (Morrone, 2009; Parenti; Ebach, 2009).

Diversos estudos envolvendo AoEs vem sendo desenvolvidos em ambientes neotropicais e ajudam a compreender melhor os padrões de distribuição das espécies, focar em sua conservação, e entender os fatores associados nas suas distribuições e processos de especiação. Alguns destes estudos tiveram como foco, em especial, diversas biotas presentes nos neotropicos, especialmente no território brasileiro como um todo (e.g. Oliveira *et al.* 2015; Gomes-da-Silva; Forzza 2021; Della; Prado 2024), como também em conjuntos de biotas particulares, como a Amazônia (e.g. Nihei; Carvalho 2007; Oliveira *et al.* 2017), Cerrado (e.g. Nogueira *et al.* 2015) e a Mata Atlântica (e.g. Silva *et al.* 2004; DaSilva *et al.* 2015). Apesar de diversos, estes trabalhos, especialmente aqueles focados em áreas particulares, normalmente ocorrem focando em grupos taxonômicos específicos. Parenti e Ebach (2009) ressaltam a importância de realizar uma abordagem mais integrativa, levando em consideração a história

compartilhada entre táxons não proximamente relacionados do ponto de vista filogenético para ter um melhor entendimento da evolução da biota aos quais fazem parte afim de evitar a captura de padrões relacionados apenas ao grupo analisado.

A Caatinga, embora ainda seja uma das regiões neotropicais menos estudadas em termos de história evolutiva local, destaca-se por sua singularidade ecológica (Prado, 2003). Seus ecossistemas abrigam biota adaptadas a uma ampla variedade de condições edafoclimáticas e formas de relevo, refletindo possíveis influências de outras regiões ao longo do tempo (Queiroz *et al.*, 2017; Fernandes *et al.*, 2022). Essa combinação de fatores favorece a ocorrência de uma notável diversidade de espécies e linhagens endêmicas (Fernandes *et al.*, 2020). Por isso, compreender a distribuição e a evolução desses elementos é essencial para orientar sistematicamente os estudos sobre biodiversidade da região em diversos contextos. Em particular, essa compreensão permite o desenvolvimento de análises cladísticas que podem contribuir para suprir as lacunas na regionalização biogeográfica. Nesse contexto, as Áreas de Endemismo (AoEs) ganham relevância particular, especialmente considerando que as propostas de regionalização da Caatinga abordadas no tópico anterior carecem de fundamentos evolutivos sólidos, o que torna a identificação de AoEs uma ação prioritária. Isso porque elas possibilitam o reconhecimento de componentes bióticos passíveis de serem testados em hipóteses cladísticas posteriores à sua delimitação, oferecendo uma base mais robusta para a interpretação da história evolutiva da região (Morrone, 2009; Parenti; Ebach 2009).

Ademais, todo o contexto aqui discutido é particularmente preocupante na Caatinga pela área ser marcada por uma elevada singularidade biológica e endemismo (Fernandes *et al.* 2020, Soares; Loeuille, 2024), mas historicamente negligenciada em políticas públicas de conservação (Leal *et al.*, 2005). Estima-se que apenas 40% da cobertura vegetal original permanece preservada, sendo o restante degradado por atividades como extração de lenha, queimadas, pastagens e expansão urbana (Sampaio, 2010; Silva; Barbosa 2017).

Considerando que a biogeografia depende da distribuição das espécies como principal fonte de inferência sobre a evolução das biotas, essa perda compromete severamente o entendimento da história natural da região. Assim, adotar uma perspectiva evolutiva para interpretar as variações biológicas da Caatinga pode abrir novas possibilidades analíticas, permitindo o desenvolvimento de hipóteses sobre suas conexões com outras áreas, a delimitação de suas fronteiras biogeográficas e os padrões de formação de sua biodiversidade. Esses avanços, por sua vez, são fundamentais para subsidiar estratégias mais eficazes de conservação.

2.4 A família Asteraceae

2.4.1 *Circunscrição taxonômica e caracterização morfológica*

Asteraceae é um grupo monofilético posicionado na ordem Asterales (APG IV, 2016), sustentado por evidências moleculares (*rbcL*, *ndhF*, *atpB*, *rpl2*), fitoquímicas (presença de inulina) e morfológicas (pétalas valvares e grãos de pólen tricolares) (Lundberg, 2009; Stevens, continuamente atualizado). Diferencia-se das demais famílias da ordem pela inflorescência em capítulo, flores sésseis, anteras conatas com apresentação secundária do pólen, ovário ínfero e fruto do tipo cipsela, geralmente acompanhado de pápus (Mandel *et al.*, 2014). Trata-se de uma das famílias mais diversas e bem-sucedidas entre as angiospermas, com cerca de 24.000 a 30.000 espécies conhecidas (Mandel, 2019). Sua origem remonta ao final do Cretáceo, há aproximadamente 87 milhões de anos, na América do Sul, onde passou por um intenso processo de diversificação, inicialmente impulsionado pela dispersão intercontinental (Katinas *et al.*, 2013; Panero; Crozier, 2017).

Atualmente, Asteraceae é considerada um grupo cosmopolita, ocupando os mais variados habitats em quase todos os continentes, excetuando-se apenas os polos (Funk *et al.*, 2005). De acordo com Jeffrey (2007), seu amplo êxito evolutivo decorre da interação entre características morfológicas, fitoquímicas e metabólicas, permitindo sua tolerância em uma grande variedade de habitats distintos. Suas particularidades morfológicas são tantas e tão únicas que a torna de fácil reconhecimento em níveis supra familiares, mas de difícil delimitação em níveis hierárquicos inferiores (Funk *et al.*, 2005).

O grupo inclui ervas, arbustos e arvoretas, sendo menos comuns árvores e lianas, com folhas opostas, alternas ou dispostas em uma roseta basal. Sua característica mais evidente é o capítulo, uma inflorescência composta por um receptáculo centrípeto (côncavo, plano ou convexo) envolto por brácteas involucrais uni ou multisseriadas, contendo de uma a várias flores (Jeffrey, 2007, 2009). Em muitos grupos, o receptáculo apresenta páleas, pequenas brácteas posicionadas entre as flores que auxiliam na defesa contra herbivoria (Roque *et al.*, 2009).

Os capítulos podem estar isolados ou formando agrupamentos denominados capitulescência (Roque *et al.* 2009). Em geral, a estrutura dos capítulos e sua disposição em capitulescência otimizam processos de polinização, reprodução e dispersão (Stuessy; Garver 1996). Jeffrey (2007) classifica os capítulos em três tipos principais (Figura 4):

1. **Discoides:** compostos apenas por flores tubulosas ou liguladas com mesmo arranjo sexual (geralmente hermafroditas);

2. **Disciformes:** compostos exclusivamente por flores tubulosas, mas com variação sexual nas flores (geralmente, as flores mais externas monoclinas ou neutras enquanto as centrais são diclinas);
3. **Radiados:** apresentam dois arranjos florais distintos: um com flores de corola ligulada, femininas ou neutras, na periferia e outro com flores tubulosas diclinas no centro.



Figura 4. Tipos de capítulos observados em Asteraceae. **A.** Discoides, com todas as flores tubulosas e bissexuadas em *Emilia sonchifolia* (L.) DC. **B.** Disciformes, com flores tubulosas estaminadas no centro e flores túbuloso-filiformes pistiladas restritas à margem em *Pluchea sagitalis* (Lam.) Cabrera. **C.** Radiados, com flores tubulosas bissexuadas no centro e flores liguladas pistiladas na margem em *Wedelia goyazensis* Gardner. (Imagem modificada de Soares 2020) **Fotos:** G. Soares

Além das inflorescências, Asteraceae exibe ampla variação na morfologia dos estiletes, estames e frutos. Os estiletes são sempre bifurcados, podendo ou não apresentar pilosidade, com ápice variando entre agudo, penicelado ou obtuso, enquanto os estames são conatos e formam um tubo em torno do estilete, possuindo apêndices estéreis nas anteras, tanto no ápice quanto na base, com diferentes formatos (Jeffrey, 2009). Os frutos da família são secos, indeiscentes e derivados de um ovário unilocular, denominado cipsela (Marzinek *et al.*, 2008). Em geral, as cipselas são acompanhadas por uma estrutura derivada de um processo evolutivo de modificação estrutural das sépalas, denominada pápus, o qual é atribuída a função de auxílio na proteção e dispersão dos frutos (Frangiote-Pallone; Souza 2014). Assim como nas demais

estruturas, eles podem apresentar diferentes formas, especialmente plumosa, aristada ou cerdosa, além poder ser caduco, persistente ou estar, em alguns casos, ausente (Jeffrey, 2007).

2.4.2 Panorama do conhecimento florístico-taxonomico na região Nordeste do Brasil

A taxonomia desempenha um papel central e insubstituível no conhecimento da biodiversidade. Muito além de uma ciência descritiva, a taxonomia é regida por hipóteses que delimitam e testam os limites entre os táxons, permitindo o reconhecimento formal e reprodutível das espécies (Nixon; Wheeler, 1992; Wheeler; Platnick, 2000). Como enfatizado por Wheeler (2004), o enfraquecimento da taxonomia ao longo das últimas décadas, provocado por negligência institucional e redução de investimentos, tem implicado diretamente na perda de registros e materiais nos principais herbários do mundo, além de comprometer a formação de profissionais qualificados para lidar com as coleções biológicas. Esta lacuna é ainda mais preocupante quando se considera que qualquer esforço robusto de conservação, manejo sustentável ou avaliação ecológica depende intrinsecamente de uma base taxonômica sólida. Projetos de grande escala, como inventários nacionais e políticas de conservação, inevitavelmente recorrem à taxonomia clássica em alguma etapa crítica do processo (Wheeler, 2004; Funk, 2006).

No contexto da flora brasileira, essa importância se reflete de forma marcante em Asteraceae. Desde os primeiros registros elaborados por John Gilbert Baker entre 1873 e 1884 na Flora Brasiliensis (Baker, 1873; Baker, 1876; Baker, 1882; Baker, 1884), a família tem sido objeto de diversos tratamentos taxonômicos. No entanto, historicamente, os estudos tem se concentrado em floras regionais ou revisões específicas de gêneros (e.g., Roque *et al.* 2016; Ogasawara; Roque 2025). Nos dois tipos de formações vegetacionais dominantes da região Nordeste do Brasil a representatividade das Asteraceae é notável (Siniscalchi *et al.*, 2022). Embora ainda subestimada em termos de pesquisa e documentação científica, a família está representada em áreas de caatinga por ca. de 140 espécies, o que a posiciona como uma das cinco famílias mais representativas para esta fitofisionomia (Fernandes *et al.*, 2020; Soares; Loeuille 2024), e em áreas de mata atlântica por 267 espécies (Roque *et al.*, 2020). No entanto, os dados disponíveis sobre sua diversidade ainda são considerados insuficientes para essas áreas, uma vez que estão limitados a inventários locais que registram apenas um número reduzido de espécies, recorrentemente entre 1-8 (Rodal *et al.*, 1998; Barbosa *et al.*, 2005; Lemos; Merguro, 2010), o que é desproporcional à sua real representatividade na região (Siniscalchi *et al.*, 2018).

Alguns trabalhos recentes têm contribuído para preencher essa lacuna. Por exemplo, Athiê-Souza *et al.* (2019) listaram 39 espécies de Asteraceae no Parque Nacional do Catimbau, em Pernambuco, Amorim e Bautista (2016) documentaram 52 espécies na Ecorregião do Raso da Catarina, na Bahia, Soares e Loeuille (2021) listaram 38 espécies para a microrregião do Curimataú Ocidental, no estado da Paraíba, Bazante *et al.* (2022) descreveram 32 espécies para a Usina São José, em Pernambuco. Outros estudos relevantes incluem o de Pessoa (2011), que identificou 15 espécies em afloramentos rochosos da Paraíba, e Oliveira *et al.* (2007), que trataram a tribo Heliantheae em uma área de carrasco no Piauí. Diante disso, destaca-se a urgência e relevância de maior priorização em estudos taxonômicos voltados para Asteraceae em áreas que compreendem a região Nordeste do Brasil, notadamente em áreas mais remotas com fortes lacunas do conhecimento, como os estados do Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e Alagoas, que podem estar apresentando um potencial subestimado de diversidade da família (Versieux *et al.*, 2017; Monteiro; Guimarães; Soares *et al.*, 2022). A construção de um conhecimento mais abrangente e sistematizado sobre a Asteraceae é essencial não apenas para subsidiar ações de conservação, como também a ampliação do seu conhecimento morfológico e distribucional.

3 ARTIGO I

Contribuições à Biogeografia Histórica da Província Caatinga à luz da distribuição de Angiospermas Endêmicas: padrões de riqueza, Áreas de Endemismo e cobertura das Unidades de Conservação⁵

Gleison Soares^{1*}, Ariadna Valentina Lopes² e Benoît Loeuille³

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Prof. Moraes Rego, 1235 – Cidade Universitária, Cep. 50670-901, Recife, PE, Brasil; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0405-5407>.

²Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Prof. Moraes Rego, 1235 – Cidade Universitária, Cep. 50670-901, Recife, PE, Brasil; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5750-5913>.

³Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB, United Kingdom; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6898-7858>.

*Corresponding author: gleison-ufcg@hotmail.com

Manuscrito a ser submetido ao periódico Cladistics

ISSN: 1096-0031

Qualis – Capes: A1

Fator JCR: 3,9

⁵ Modelo de citação e referências conforme o periódico Cladistics

Resumo

Compreender os padrões de endemismo é essencial tanto para interpretações evolutivas quanto para embasar estratégias eficazes de conservação. A Província da Caatinga, restrita ao Nordeste do Brasil, abriga uma representativa flora endêmica, mas historicamente negligenciada em estudos evolutivos e políticas conservacionistas. Este estudo teve como objetivos: (1) identificar regiões com maior concentração de espécies endêmicas; (2) delimitar Áreas de Endemismo (AoEs) com base em Análise de Endemicidade (AE), bem como sua coerência quanto a atual proposta de regionalização da área; e (3) avaliar a cobertura das Unidades de Conservação (UCs) em quatro parâmetros associados ao endemismo: quantidade de registros, quantidade de espécies, núcleos de riqueza e AoEs. Como resultados, a análise de riqueza identificou cinco núcleos principais de endemismo, formando uma diagonal do Nordeste ao Sul da Caatinga, cada um representado por 103-140 espécies. A AE revelou nove AoEs da Caatinga, as quais refletem, em sua maioria, os distritos propostos para a região. Contudo, detectamos um padrão de sub-agrupamento em algumas AoEs, o que sugerimos ser o resultado de isolamento local causado por variáveis topográficas e pela hidrografia da região. Quanto à cobertura de unidades de conservação, observou-se uma ineficácia nos quatro cenários avaliados, indicando, assim como observados em diversos estudos, que o sistema de UC's da Caatinga precisa ser revisto.

Palavras-chave: Análise de Endemicidade, Semiárido, STDFW, padrões de distribuição

Introdução

Compreender a distribuição geográfica das espécies é fundamental em diversos campos da biologia porque auxilia no entendimento de como elas se movem no tempo e no espaço (Morrone, 2009). Adicionalmente, contribui para entender os processos evolutivos (Morrone, 2009; Garcia-Navarrete, 2023), mecanismos de dispersão (Caballero-Vinãs et al., 2021; Frota et al., 2023), identificação de áreas com elevada biodiversidade (Alves e Loeuille, 2019; Soares et al., 2022, Soares & Loeuille 2024) e locais com notória concentração de espécies ameaçadas e endêmicas (Goerk, 1999; Moura et al., 2022). Por isso, tem implicações práticas cruciais para a conservação da biodiversidade, o manejo sustentável dos recursos naturais e a proteção e/ou manutenção dos ecossistemas que sustentam a vida no planeta.

O endemismo é uma característica chave no entendimento da biodiversidade e na compreensão da evolução de áreas naturais (Fattorini, 2017). Um táxon ou conjunto de táxons podem ser considerados endêmicos de uma área quando ocorrem apenas nela e em nenhuma outra (Anderson, 1994; Szumik et al., 2002; Fattorini, 2017), o que pode ser interpretado como o resultado de fatores ecológicos e históricos (Szumik et al., 2002; Kluge & Kessler, 2006). Enquanto a ecologia explica como as condições locais podem moldar o alcance de uma espécie, uma reconstrução histórica pode revelar quais eventos geológicos e evolutivos (i.e., vicariância e dispersão) moldaram a sua distribuição atual (Morrone, 2009; Biondi, 2021; Frota et al., 2023).

Quando duas ou mais espécies endêmicas apresentam congruências distribucionais não aleatórias estima-se que mecanismos evolutivos similares estão envolvidos em seu processo de especiação e na consequente formação da biota ao qual elas estão inseridas (Fattorini, 2017), o que permite uma compreensão profunda da sua dinâmica evolutiva. Áreas naturais com congruência distribucional de espécies endêmicas são amplamente estudadas no contexto biogeográfico, onde são definidas como Áreas de Endemismo (AoEs) (Szumik et al., 2002; Crother e Murray, 2011; Fattorini, 2017). A detecção de AoEs é, nesta via, o ponto de partida para a compreensão evolutiva de uma área natural e, em consequência, sua conservação (Harold e Mooi 1994, Szumik e Goloboff 2004, Crother e Murray 2011).

Partindo da regionalização da região Neotropical proposta em Morrone (2014a), a Caatinga é entendida como uma unidade natural classificada a nível de Província Biogeográfica inserida no Domínio Chacoano. Geograficamente, está praticamente restrita à região Nordeste do Brasil, área caracterizada por uma ampla faixa de clima sazonal e restrição hídrica na maior parte do ano, onde dominam formações predominantemente secas, nas quais uma proporção representativa da luminosidade incidente atinge o solo ou as plantas herbáceas (Zanella, 2010).

A nível de vegetação, a Caatinga pode ser caracterizada por florestas arbóreas ou arbustivas geralmente baixas, compostas por espécies com espinhos ou acúleos, folhas microfilas e diversas outras estratégias xerofíticas que tornam estas espécies bem adaptadas ao clima semiárido ao qual ocupam (Queiroz et al., 2017). O levantamento de Angiospermas mais recente realizado na área aponta a ocorrência de 50 famílias, 290 gêneros e 3925 espécies nativas para este componente vegetacional, sendo 310 espécies consideradas endêmicas (Fernandes et al., 2020).

A distribuição espacial das espécies na Caatinga é marcadamente desigual e apresenta um padrão nucleado, fenômeno atribuído às interações entre fatores edáfico-climáticos e à complexa história geológico-evolutiva da região (Moro et al., 2014; Fernandes et al., 2020; Queiroz et al., 2020; Fernandes et al., 2023). Em resposta a essa heterogeneidade, diversas propostas de regionalização e sistematização dos estudos biogeográficos foram elaboradas sob uma perspectiva ecológica contemplando diferentes escalas de paisagem (e.g., Andrade-Lima, 1981; Velloso et al., 2002; Moro et al., 2014; Moro et al., 2024).

Entre essas iniciativas, destaca-se a classificação de Velloso et al. (2002), que dividiu a Caatinga em oito ecorregiões. Recentemente, essa proposta foi revisada por Moro et al. (2024), os quais, com base na composição florística endêmica associada à variação edáfica, redefiniram seus limites e propuseram dez distritos biogeográficos. Apesar do importante avanço, a ausência de critérios evolutivos na delimitação dessas unidades compromete a robustez da proposta, uma vez que desconsidera os padrões de congruência geográfica não aleatória dos táxons endêmicos — elemento crucial para inferências posteriores sobre os processos históricos que moldaram a diversidade de ambientes na região e sua interrelação.

Também cabe ressaltar que, embora uma significativa diversidade de espécies possa ser encontrada sob seus limites e a Caatinga ser constantemente considerada como um dos ambientes com maior relevância biológica e de serviços ecossistêmicos dentre as áreas sazonalmente secas dos neotropicos (Fernandes et al., 2019), ainda é considerada um dos ecossistemas brasileiros menos preservados. Teixeira et al. (2021) mostraram um elevado índice de desmatamento aliado a uma considerável ineficácia e baixa cobertura de unidades de conservação na distribuição de Angiospermas em seu território, incluindo as de cunho mais restrito, o que provavelmente pode também impactar na preservação das espécies endêmicas.

Pelos fatores apontados, este estudo teve como objetivo detectar congruências distribucionais associadas ao endemismo das Angiospermas que ocorrem na Província Caatinga, de modo a: (1) contribuir com o desenvolvimento das abordagens evolutivas rumo à compreensão dos eventos históricos que moldam a heterogeneidade da região; (2) auxiliar o

desenvolvimento de propostas de regionalização baseadas em seu contexto evolutivo; (3) fornecer dados úteis no desenvolvimento de estratégias que auxiliem em uma maior efetividade da cobertura de Unidades de Conservação encontradas na área. De modo específico, buscamos responder as seguintes questões: (1) quais as áreas com maior diversidade de Angiospermas endêmicas na Caatinga? Quais os limites e como se distribuem as AoEs da caatinga? As AoEs da Caatinga alinham-se à atual proposta de regionalização biogeográfica para a região? A cobertura das Unidades de Conservação é eficiente quanto à cobertura de padrões de endemismo na Caatinga?

Material e Métodos

Escolha do conceito de Caatinga e delimitação da área de estudo

Considerando o objetivo de detectar as Áreas de Endemismo da Caatinga e essas serem consideradas as unidades básicas estudadas pela Biogeografia Cladística, optamos por adotar o conceito de Caatinga adaptado de Morrone (2014a) e mapeada em Morrone (2022), onde a área foi reconhecida como uma das 17 Províncias Biogeográficas presentes no território brasileiro (Fig. 1). A escolha desse conceito aqui se dá pelo alinhamento entre este estudo e os que foram realizados pelo autor, já que ambas abordagens seguem mesmas premissas em sua execução e interpretação de resultados.

Ressalta-se que a área de abrangência aqui reconhecida para a Caatinga é menos inclusiva do que está delimitado em Morrone (2022). Isso ocorre porque inúmeros estudos locais apontam que alguns núcleos de vegetação incluídos nos limites da Caatinga possuem claramente uma relação evolutiva divergente, estando associadas à componentes vegetacionais de outras Províncias Biogeográficas, a exemplo dos campos rupestres (e.g., Colli-Silva et al., 2019), recentemente elevados ao nível de Província, manchas de Cerrado (Lima et al. 2023), associadas à Província Cerrado, e os brejos de altitude, com claras afinidades com as Províncias Biogeográficas que abrangem as vegetações da Amazônia e Mata Atlântica (e.g., Lima et al., 2021). Uma discussão mais abrangente e recente acerca das relações da Caatinga com outros componentes vegetacionais em seus limites pode ser consultada em Queiroz et al. (2017), Lima (2021) e Lima et al. (2023).

Elaboração do banco de dados georreferenciado

Obtivemos uma lista geral das espécies endêmicas da Caatinga utilizando o sistema de filtragem disponível na plataforma Flora e Funga do Brasil (FFB; 2022) (<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/>), combinando os seguintes ajustes disponíveis na plataforma:

grupo: *angiospermas*; família: *todos*; forma de vida: *todos*; substrato: *todos*; ocorre no Brasil: *sim*; ocorrência: *só ocorre em*; endemismo: *só endêmicas do Brasil*; origem: *nativa*; tipo de vegetação: *caatinga sensu stricto*, buscar: *espécie*. De modo complementar, consultamos a lista de espécies endêmicas da Caatinga em Fernandes et al. (2020) e dados do estudo conduzido por Soares e Loeuille (2024), onde incluímos espécies de Fabaceae e Asteraceae, respectivamente, cujas espécies apresentam ampla relevância na composição vegetacional da área (Moro et al., 2014; Fernandes, 2020). Essa inclusão à posteriori justifica-se por esses dois estudos serem realizados por grupos de pesquisadores especializados nos táxons supracitados e por sua realização ser posterior e ao mesmo tempo complementar à FFB (2022), além de serem focados especificamente em áreas de Caatinga.

Com a lista geral de espécies definida, realizamos o download dos seus respectivos registros de ocorrência através do pacote PlantR (Lima et al., 2021), disponível no R (R core team 2023). No pacote, as bases de dados escolhidas para download foram o SpeciesLink (<https://specieslink.net/>) e o GBIF (<https://www.gbif.org/>). Os dados obtidos passaram por uma acurácia prévia para ajuste de pontos no mar, atualização de nomenclatura e remoção de duplicatas para então serem concatenados e agrupados em um único arquivo .csv padronizado. O arquivo gerado foi incorporado ao software QGIS versão 3.30.2 (Qgis development team, 2023) onde cada espécie e seu respectivo conjunto de registros foram verificados individualmente.

Realizamos os protocolos de limpezas e ajustes de coordenadas sugeridos em Hijmans (1999) e Magdalena et al. (2019) e, em seguida, utilizamos uma camada shapefile das fronteiras da Caatinga obtida do IBGE (2019) para assegurar que todos os registros estavam incluídos dentro da área de estudo. Aproximadamente 32% dos registros apresentaram problemas neste sentido, os quais foram solucionados através de coordenadas aproximadas de seu local de coleta informado nas fichas dos vouchers, realizadas por intermédio do Google Maps (<https://www.google.com.br/maps>) e da ferramenta GeoLoc (<https://splink.cria.org.br/geoloc>); registros cuja localidade não pôde ser recuperada foram removidos. Adicionalmente, utilizamos os mapas elaborados em Campos (2004), IBGE (2012), Moro et al. (2014, 2015) e SOS Mata Atlântica (2018) para verificar e remover os pontos incluídos nos encaves de Brejos de Altitude, campos rupestres e manchas de cerrados dentro da Caatinga.

Registros que se encontravam, de modo consistente, fora dos limites que compreendem a Caatinga que não apresentaram problema de georreferenciamento ou que se localizam em um dos componentes vegetacionais divergentes foram verificados quanto à sua identificação e, quando estas foram realizadas por especialistas no grupo ao qual fazem parte e não haviam

dúvidas sobre sua delimitação, foram removidas do banco de dados e desconsideradas como endêmicas. Como consequência, o *dataset* utilizados compreende 14,731 registros pertencentes a 391 espécies, 198 gêneros e 67 famílias (*dataset* disponível mediante solicitação justificada ao primeiro autor).

Análise de riqueza de espécies

Identificamos as áreas com maior riqueza de espécies endêmicas da Caatinga através do software DivaGis versão 7.5.0 (<https://www.diva-gis.org>), utilizando como dados de entrada o *dataset* elaborado no tópico anterior. Escolhemos o método *Circular Neighborhood Interpolation* que, diferente dos demais métodos disponíveis no programa, realiza os cálculos a partir da interpolação de raios circulares em que o centroide é a coordenada geográfica de cada registro. Optamos por esse tipo de análise porque ela reduz os vieses associados às metodologias baseadas em quadrículas mencionadas em Hijmans et al. (2012) e Oliveira et al. (2015). Para interpolar a riqueza, escolhemos a opção Número de Diferentes Classes, que foi associada ao nome de cada espécie. Para a realização da análise escolhemos a melhor resolução disponível, onde fixamos o tamanho de raio do círculo em $0,01^\circ$ ($\sim 10 \text{ km}^2$).

Obtenção das Áreas de Endemismo

Para a obtenção das Áreas de Endemismo (AoEs) foi escolhida a realização da Análise de Endemicidade (AE), que está incluída no software NDM/VNDM, versão 3.1, proposto originalmente em Szumik et al. (2002). AE é um método heurístico baseado em quadriculas que gera uma matriz de presença/ausência de espécies, cujo algoritmo trabalha com um critério de otimização durante a avaliação. Esse critério avalia quantos e o quão endêmicos são os táxons para cada quadrícula e/ou conjunto de quadrículas através do ajuste espacial entre as áreas e a distribuição individual das espécies gerando, ao final, um Índice de Endemicidade (IE) para cada área candidata. As áreas com maior IE são as mais apoiadas como AoEs, sendo dois o número mínimo de espécies para cada área proposta (Szumik et al., 2002; Szumik e Goloboff, 2004).

Nessa etapa, o *dataset* elaborado no tópico anterior foi convertido para o formato de entrada aceito pelo NDM/VNDM (.xyd) através da ferramenta online GeX (<http://gex.mfuhlendorf.com/>), cujos detalhes da conversão encontram-se em Santos e Fuhlendorf (2018). No NDM/VNDM fixamos uma extensão de células de grade em $x = -46.000$ e $y = -2.000$ para abranger toda a extensão da área de estudo, bem como toda a distribuição dos táxons. Os dados foram testados para três conjuntos de tamanhos de quadrículas: $0,5^\circ \times 0,5^\circ$,

0,75° × 0,75° e 1,0° × 1,0°, considerando que essa atribuição de diferentes tamanhos é importante para verificar seu efeito na quantidade de AoEs bem como na composição de espécies de cada uma delas (veja Casagrande et al., 2009).

As análises foram conduzidas salvando conjuntos temporários dentro de 0,99 da pontuação atual, em conjuntos com duas ou mais espécies com pontuações acima de 2,0. Os subconjuntos foram considerados sobrepostos se 90% das espécies fossem únicas, sendo a busca repetida definida em 100 vezes. Por fim, calculamos as áreas de consenso com base na regra de consenso flexível, com um ponto de corte de 20% de similaridade de espécies (Asgesen et al., 2013); para os demais parâmetros, mantivemos as configurações padrão. Por fim, para detectar possíveis padrões de hierarquia nas AoEs detectadas (Crother & Murray, 2011), realizamos a sobreposição das AoEs consenso com diferentes tamanhos de grade e esquematizamos sua hierarquia com base na composição e quantidade de espécies que forma cada AoE.

Para a obtenção dos limites de cada AoEs consensos obtidos em cada conjunto de escala, selecionamos as espécies e seus registros de ocorrência retornados pelo NDM/VNDM de cada área e plotamos seus registros de ocorrência no QGIS, conectando os pontos extremos por meio do algoritmo de Distância Mínima (Della e Prado, 2023). Após, considerando a influência edáfica amplamente reconhecida na história evolutiva e distribuição das espécies da Caatinga (Queiroz et al., 2020, Fernandes et al., 2022) utilizamos uma camada *shapefile* de composição de solos da região elaborada e disponibilizada em Moro et al. (2024) para refinar os limites de distância mínima das AoEs consensuais de acordo com o tipo de solo ao qual as espécies que compõem a áreas ocorrem.

Para verificar se os Distritos Biogeográficos propostos em Moro et al. (2024) correspondem a unidades evolutivas, sobreposemos as AoEs consenso à camada *shapefile* de classificação biogeográfica disponibilizada pelos autores. Finalmente, afim de manter a uniformidade nomenclatural para AoEs obtidas e torna-las de fácil reconhecimento, adotamos a prioridade de manutenção da nomenclatura utilizada pelos autores sempre que as AoEs estivessem integralmente inseridas em um distrito biogeográfico, ou adicionamos sufixos geográficos quando a AoE detectada estava delimitando o distrito de forma parcial. Nos casos em que isso não foi possível, utilizamos localidades referência ou nomeamos de acordo com os municípios em que a maior parte das espécies que formam AoE ocorrem.

Avaliação da cobertura das Unidades de Conservação

A cobertura das Unidades de Conservação (UCs) da Caatinga foi avaliada em quatro parâmetros associados ao endemismo: (1) quantidade de registros; (2) quantidade de espécies; (3) riqueza de espécies; e (4) espécies que compõem as AoEs consenso. Ressaltamos que a abordagem metodológico-conceitual adotada buscou apenas indicar os quantitativos de proteção proporcionados pelas UCs em função dos nossos dados de ocorrência, sem configurar uma análise de eficácia da conservação, conforme discutido por Gomes-da-Silva e Forzza (2021) e reiterado por Della e Prado (2024). Adicionalmente, ressalta-se que todo o processamento dos dados geográficos foi realizado no software Quantum GIS, versão 3.40.4 (QGIS Development Team, 2023).

Para a avaliação da quantidade de registros e da quantidade de espécies cobertas por UCs, adotamos os seguintes procedimentos: inicialmente, sobreposemos o conjunto de dados de ocorrência das espécies endêmicas da Caatinga à camada *shapefile* das unidades de conservação do território brasileiro, previamente recortada para os limites da área de estudo utilizando a ferramenta "Recorte" do QGIS. O *shapefile* foi obtido no catálogo de Metadados da Agência Nacional de Águas (ANA; 2019). Em seguida, sobreposemos as duas camadas (ocorrências e UCs) e utilizamos o complemento *Point Sampling Tool* para extrair todos os pontos de ocorrência localizados dentro dos limites das UCs. Foram mantidas as seguintes informações da tabela de atributos: nome da UC, tipo de administração (pública ou privada), esfera administrativa (municipal, estadual ou federal), ano de criação e ato legal.

Para avaliar a cobertura das UCs sobre áreas de maior riqueza de espécies endêmicas, utilizamos o raster gerado a partir da análise de riqueza descrita anteriormente (veja tópico análise de riqueza de espécies). Aqui, realizamos a vetorização manual dos núcleos de maior riqueza obtidos e calculamos sua área total em km². Posteriormente, sobreposemos a camada vetorizada ao *shapefile* das UCs, extraindo manualmente as seguintes informações: nomes das UCs incidentes em cada núcleo de riqueza e o percentual da área de cada núcleo coberto por UCs. Com relação à cobertura das AoEs da Caatinga, adotamos procedimentos similares aos utilizados na avaliação da quantidade de registros e espécies. No entanto, em vez de utilizarmos o conjunto completo de dados de ocorrência das espécies endêmicas, consideramos apenas a composição de espécies e registros que correspondem a cada AoE consenso. Essa composição foi obtida diretamente a partir dos arquivos finais gerados no NDM/VNDM.

Resultados

Composição florística do *dataset* e análise de riqueza de espécies

Com base em nosso *dataset* os gêneros mais representativos foram *Mimosa* L., *Calliandra* Benth. e *Melocactus* Link e Otto com 10 espécies cada, *Cnidoscolus* Pohl com nove, *Croton* L. com oito, *Manihot* Mill., *Senna* Mill. e *Tacinga* Britton & Rose com sete espécies cada, e *Chresta* Vell ex DC., *Eugenia* L., *Ipomoea* L., *Marsdenia* R.Br., *Orthophytum* Berr, *Pavonia* Cav. e *Varronia* P.Browne com seis espécies cada. As famílias mais representativas foram Fabaceae com 100 espécies, Cactaceae com 36, Euphorbiaceae com 34, Malvaceae com 22, Bignoniaceae e Bromeliaceae com 18 espécies cada, Asteraceae com 16, Apocynaceae com 14, Convolvulaceae com 13 e Rubiaceae com 11, o que representa um total de 72% das espécies registradas.

A análise de riqueza mostra que as espécies incluídas em nossos *dataset* concentram-se em porções específicas e nucleadas da Caatinga, compondo um macro padrão formando uma diagonal Nordeste-Centro-Sul da área, o qual é composto por cinco núcleos de riqueza expressivos em termos de quantidade de táxons, com valores entre 103 e 147 espécies (Fig. 2). Seguindo no sentido do padrão mencionado, o primeiro núcleo foi detectado no estado do Pernambuco, e está posicionado dentro dos limites de quatro ecorregiões (Veloso et al., 2002): Planalto da Borborema (extremo Sul), Depressão Sertaneja (extremo Norte-Nordeste), Raso da Catarina (extremo Norte-Nordeste) e Depressão Sertaneja Meridional (extremo Nor-Noroeste)

O segundo núcleo foi detectado entre os estados do Pernambuco (extremo Oeste-Sudoeste) e Bahia (extremo Norte). Está posicionado principalmente sob os limites da ecorregião da Depressão Sertaneja Meridional (sentido Centro-Norte), e incluída em menor predominância nas Dunas do São Francisco (extremo Norte-Nordeste) e no Complexo da Chapada Diamantina (extremo Norte). O terceiro, quarto e quinto núcleo estão posicionados exclusivamente no estado da Bahia e sob domínio principal da porção Noroeste-Sul da ecorregião do Complexo da Chapada Diamantina, transicionando com a Depressão Sertaneja Meridional.

Análise de endemicidade

Resultados individuais para cada área consenso em diferentes tamanhos de escala

As análises conduzidas com células de grade de tamanho 0,5° retornaram um grid com 21 colunas e 31 linhas. Aqui, obtivemos 11 AoEs candidatas, com Índice de Endemicidade (IE) variando entre 2,0 e 4,020 (Tab Sup. 1). Após o consenso, cinco AoEs foram obtidas (fig. 3 A-F), todas inseridas na região centro-Sul do estado da Bahia: Boa Nova (AoE 0, Fig. 3A),

localizada no extremo sudeste da Caatinga, definida por um conjunto de cinco espécies em sete células; Diamantino-Norte setor Oeste (AoE 1, Fig. 3B), localizada a Sudoeste da área de estudo, ao Sul do distrito da Depressão Sertaneja Sul, delimitada por cinco espécies em oito células; Peruaçu Norte (AoE 2, Fig. 3C), localizada no extremo sudeste da Caatinga, em uma faixa de vegetação incluída na transição com a Província do Cerrado (Morrone 2014a, 2022) e inteiramente coberta pelos limites do Distrito Peruaçu, delimitada por três espécies em quatro células; Diamantino-Norte setor Leste (AoE 3, Fig. 3D), incluindo a região Norte da Província da Diamantina em sua porção Leste, delimitada por sete espécies em oito células e; Rio de Contas (AoE 4, Fig. 3E) localizada ao Norte do município de Rio de Contas mais alguns municípios adjacentes no mesmo sentido, delimitada por duas células e duas espécies.

Para o conjunto de grades fixadas em 0.75° obtivemos uma matriz com 15 colunas e 21 linhas, cuja a análise revelou 21 AoEs candidatas. Após o consenso, sete AoEs foram obtidas (Fig. 4 A-G), com valores de IE variando entre 2,0 e 6,12 (Tab. Sup. 1), boa parte delas também localizadas inteiramente no interior ou ao redor da Província Diamantina (PD): Rio de Contas (AoE 0, fig. 4A), localizada sob as mesmas dimensões e características obtidas com o grid fixado em 0.5° ; Chapada Diamantina Leste (AoE 1, fig. 4B), localizada ao Leste da PD, extremo sudeste da Caatinga, definida por nove espécies; Sul da Depressão Sertaneja Sul (AoE 2, Fig. 4C); Diamantino-Norte (AoE 3, fig. 4D), localizada ao Norte da PD, definida por um conjunto de 12 espécies; Depressão Sul-Diamantina (AoE 4, Fig. 4E), incluindo a região centro-Sul da PCD mais a porção Sul da Depressão Sertaneja Sul, definida por um conjunto de 15 espécies; Dunas do São Francisco Norte (AoE 5, Fig. 4F) incluindo apenas o setor Norte do Distrito Dunas do São Francisco e; Caatinga Rupestre, localizada ao extremo Sul da área de estudo limitando-se com a região do espinhaço setentrional, divisa do estado da Bahia com Minas Gerais e; Casa Nova (AoE 5, Fig. 4G), localizada ao Sudoeste da Província Caatinga, inserida inteiramente na porção Norte do Distrito Peruaçu, delimitada por três espécies.

Por fim, as análises conduzidas com tamanhos de células de grade com 1° foi obtida uma matriz com 11 colunas e 16 linhas. Aqui, 27 áreas de endemismo candidatas foram obtidas, com Índice de Endemicidade variando entre 2,0 e 14,336 (Tab. Sup. 1). Após o consenso, nove áreas foram obtidas: Peruaçu (AoE 0, Fig. 5A), abrangendo inteiramente o Distrito Peruaçu; Planalto da Borborema (AoE 1, Fig. 5B) abrangendo inteiramente o Distrito Borborema mais uma pequena porção ao Sul do Distrito da Depressão Sertaneja Sul; Ibiapaba Norte (AoE 2, Fig. 5C) inserida inteiramente na porção Norte do Distrito Ibiapaba-Piauí; Dunas do São Francisco (AoE 3, Fig. 5D) abrangendo inteiramente os dois núcleos do Distrito das Dunas do São Francisco; Sul da Depressão Sertaneja Sul (AoE 4, Fig. 5E) inserida ao Sul da do Distrito

Depressão Sertaneja Sul mais a porção centro-Leste da Província Diamantina; Potiguar (AoE 5, Fig. 5F) inserida inteiramente no Distrito Potiguar; Dunas do São Francisco Norte (AoE 6, Fig. 5G), incluindo inteiramente o núcleo Norte do Distrito das Dunas do São Francisco; Diamantina (AoE 7, Fig. 5H) inseria inteiramente sobre a Província Diamantina e; Tucano-Jatobá Sul (AoE 8, Fig. 5I), posicionada ao Sul do Distrito Tucano Jatobá.

Sobreposição das AoEs consenso

Após a sobreposição das Áreas de Endemismo (AoEs) consenso, foram identificadas nove AoEs associadas às angiospermas endêmicas da Província da Caatinga (Fig. 5A-I). Além disso, observou-se uma estrutura hierárquica adicional entre algumas dessas áreas: quatro AoEs detectadas correspondem a AoEs generalizadas, nas quais uma AoE de escala mais ampla abrange completamente outras AoEs identificadas em resoluções mais finas. Nesses casos, a composição de espécies da AoE menor é um subconjunto da composição presente na AoE maior (compare Tab. Sup. 1), indicando um padrão de aninhamento entre as escalas espaciais. A estruturação geral das AoEs da Província Caatinga segue conforme esquematizado abaixo:

1. **Dunas do São Francisco** (Fig. 6A): delimitada pela AoE 3 (1.0°), cujos limites gerais cobrem o Distrito das dunas do São Francisco, no estado da Bahia.
 - a. Dunas do São Francisco Norte (Figs 4E, 5G): AoEs incluídas exclusivamente no setor Norte das Dunas do São Francisco, sustentado pelas 4 (0.75°) e 6 (1.0°).
2. **Diamantina** (Fig. 6H): delimitada pela AoE 7 (1.0°), localizada na porção central do estado da Bahia. Seus limites integram inteiramente todos a área que corresponde à Província Diamantina mais o bloco Norte do Distrito de Irecê.
 - a. **Diamantino-Norte** (Fig. 4C): delimitada pela AoE 2 (0.75°). Esta área apresenta-se subdividido em outras duas áreas de endemismos separadas entre si, uma incluída a Leste e outra a Oeste.
 - i. **Diamantino-Norte setor Leste** (Fig. 3E): delimitada pela AoE 3 (0.5°), restrita ao seu setor Leste;
 - ii. **Diamantino-Norte setor Oeste** (Fig. 3B): delimitada pela AoE 1 (0.5°), restrita ao setor Oeste.
3. **Peruaçu** (Fig. 6A): delimitada pela AoE 0 (1.0°), cujos limites incluem inteiramente o Distrito Peruaçu, localizado nas as porções Sul e extremo Norte dos estados da Bahia e Minas Gerais, respectivamente.

- a. **Peruaço Norte** (Figs 4C, 5G): delimitada pela AoE 2 (0.5°) e AoE 6 (0.75°), restrita à porção Centro-Norte da AoE Peruaçu.
4. **Sul da Depressão Sertaneja Sul** (Fig. 6D): delimitada pela AoE 3 (0.75°), restrita ao extremo Sul da Depressão Sertaneja Sul e sobrepondo-se ao setor da AoE Diamantina. Assim como observado para a AoE Diamantino-Norte, esta AoE também apresenta dicotomia:
 - a. **Depressão-Sul** (Fig. 4B): delimitada pela AoE 1 (0.75°), posicionada integralmente a Leste da AoE Sul da Depressão Sertaneja Sul.
 - i. **Boa Nova** (Fig. 4A): delimitada pela AoE 0 (0.5°), incluída integralmente ao Sul da AoE Leste da AoE Depressão-Sul, incluído áreas de embasamento cristalino dos municípios baianos de Anagé, Caetanos, Boa Nova, Barra da Estiva, Contendas do Sincorá, Iramaia, Jequié, Manoel Vitorino, Maracás, Mirante, Poções e Vitória da Conquista, onde a maior concentração de espécies ocorre na porção Leste do município de Boa Nova.
 - b. **Rio de Contas** (Figs 4F, 5A): delimitada pela AoE 4 (0.5°) e 0 (0.75°), incluída integralmente ao Oeste da AoE Sul da Depressão Sertaneja Sul, incluído áreas de embasamento cristalino dos municípios baianos de Rio de Contas, Parnamirim, Érico Cardoso, Dom Basílio e Livramento de Nossa Senhora, onde a maior concentração de espécies ocorre no município de Rio de Contas.
5. **Caatinga Rupestre** (Fig. 5E): delimitada pela AoE 5 (0.75°), restrita ao extremo Sul da Ecorregião do Complexo Diamantina mais uma pequena porção também no extremo Sul da Depressão Sertaneja Setentrional Sul, posicionada entre o extremo Sul do estado da Bahia e o extremo Norte do estado de Minas Gerais, bem na divisa Leste de uma região de alta diversidade biológica área conhecida como Espinhaço Setentrional (Campos et al. 2016; Colli-Silva et al. 2018).
6. **Ibiapaba-Piauí Norte** (Fig. 5C): delimitada pela AoE 2 (1.0°) cujos limites se restringem ao extremo Norte do Distrito Ibiapaba, entre o Norte do estado do Piauí (em fronteira com a província Pará (Morrone 2014a) e o Oeste do estado do Ceará.
7. **Borborema** (Fig. 5B): delimitada pela AoE 1 (1.0°), localizada ao Nordeste da área de estudo, entre os estados do Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco e Alagoas. Os limites cobrem integralmente o Distrito Borborema mais uma pequena porção do setor Norte do Distrito da Depressão Sertaneja Sul.

8. **Potiguar** (Fig. 5F): localizada no extremo Norte da área de estudo, integralmente no estado do Rio Grande do Norte, sustentada pela AoE 5 (1.0°), cujos limites se enquadram integralmente ao Distrito Potiguar.
9. **Tucano-Jatobá Sul** (Fig. 5I): localizada na porção Norte-sudeste do estado da Bahia, sustentada pela AoE 8 (1.0°), cujos limites cobrem toda região centro-Sul do Distrito Tucano-Jatobá.

Cobertura das Unidades de Conservação

Sobre a cobertura das Unidades de Conservação (UC's) da Caatinga quanto à quantidade de registros, foi revelado que as UC's cobrem apenas 2323 registros, o que equivale a um percentual de apenas 13,15% dos registros totais obtidos em nosso conjunto de dados. Neste cenário, cerca 1608 registros estão presentes em UC's categorizadas como de Uso Sustentável e 715 de Proteção Integral. Seis registros estão incluídos em UC's sob administração municipal, 1103 sob administração federal, e 1214 sob administração da esfera estadual.

Quanto à quantidade de espécies, os resultados apontam a ocorrência de 256 espécies cobertas por UC's, o que representa 65% das espécies avaliadas. Contudo, apesar da representação expressiva, destacamos que cerca de metade do total das espécies cobertas apresentam menos de 30% dos registros incluídos em UC's. Neste contexto, observamos o seguinte padrão: espécies com maiores quantidades de registros gerais apresentaram menores percentuais de cobertura, enquanto que para espécies com baixa quantidade de registro foi observado o inverso. Ao listar as 10 espécies com maior quantidade de registros verificamos que o percentual de cobertura variou entre 35% a 12%, enquanto espécies com baixa representatividade, dentre as cobertas pelas UC's, tiveram percentual de inclusão geral superior a 60% (Material Suplementar III).

Dez espécies apresentaram 100% dos seus registros cobertos por UC's: *Amburana erythrosperma* E.P.Seleme, C.H.Stirt. & V.F.Mansano, *Cnidoscolus byssinus* Fern.Casas, *Ctenodon sabulicolus* (L.P.Queiroz & D.B.O.S.Cardoso) D.B.O.S.Cardoso, *Ditassa dolichoglossa* Schltr., *Guettarda rhabdocalyx* Müll.Arg., *Mimosa glauca* Barneby, *M. hirsuticaulis* Harms, *Pavonia capivarensis* Krapov., *Phyllanthus blanchetianus* Müll.Arg. e *Rhynchosia franciscana* L.P.Queiroz & D.B.O.S.Cardoso. Contudo, destacamos que são espécies com um ou dois pontos de ocorrência apenas e que elas estão sob a cobertura dominante das UC's de uso sustentável. Em termos de valores, dentre as 63 espécies com números de registros de ocorrência inferiores a dez, 58,7% ocorrem exclusivamente em UC's

de uso sustentável, 23,8% em áreas de proteção integral, e 17,4% apresentam registros nas duas categorias.

Em relação à cobertura das UC's em função das áreas com maior riqueza de espécies endêmicas, constatamos que dentre as 89 UC's que ocorrem na área 27 estão presentes em sua totalidade ou parcialmente nos cinco núcleos de riqueza detectados. Em termos percentuais de cobertura de áreas protegidas em função da área total de cada núcleo de riqueza (Tab. 1) temos que as áreas com menores percentuais de cobertura são a área 2, com 3,77%, sendo três unidades de proteção Integral e uma de Uso Sustentável; a área 5, com 3,9%, sendo este valor referente à exclusivamente oito unidades de Uso Sustentável e; a área 1, com 4%, sendo este valor referente a seis unidades de Proteção Integral e uma de Uso Sustentável. As áreas com maior cobertura (valores acima de 10%) foram o núcleo 4 com 16%, sendo este valor referente a uma unidade de Proteção Integral e uma de Uso Sustentável e; o núcleo 2, com 11% de cobertura, sendo este valor referente a três pequenas unidades de Proteção Integral e duas de Uso Sustentável. Cabe destacar ainda que para os núcleos 2, 4 e 5, o percentual de cobertura de Uso Sustentável foi maior do que o sistema de Proteção Integral (Tab. 1).

Quanto à cobertura frente às AoEs obtivemos os seguintes resultados: para as áreas obtidas com a escala de 0.5° observamos os menores percentuais de cobertura para as espécies e quantidade de registros de cada área, sendo que duas das cinco AoEs consenso obtidas para esta escala não apresentaram sequer um registro ou espécie coberta por UC. Resultados similares foram obtidos para as AoEs consenso em escala de 0.75°. Aqui, das seis AoEs obtidas, três não apresentaram cobertura de registros ou espécies incluídas em UC's. Já para a escala de 1.0° todas as espécies que compõem o conjunto de AoEs apresentaram ao menos um registro coberto por UC, além de maiores percentuais de cobertura geral para os registros das espécies que compõem essas AoEs.

Contudo, ressalta-se que embora esse percentual relativo de cobertura dos registros tenha sido maior em relação ao demais tamanho de grade, eles variaram, em termos percentuais, abaixo de 20% de cobertura (entre 5-16%). Apenas a AoE 6 (1.0°) apresentou valores representativos de cobertura, com 100% das espécies incluídas em pelo menos um registro em unidades de conservação e uma cobertura geral dos registros em 60%.

Discussão

Padrões de Riqueza e distribuição

Os resultados obtidos evidenciam uma composição florística rica e complexa na Caatinga em que nossos dados reforçam a ideia geral de que, embora historicamente subestimada (Rizzini

1963, 1972), a região apresenta elevada diversidade vegetal, rivalizando em riqueza com outros tipos de vegetação no território brasileiro (Flora e Funga do Brasil 2022). Como discutido em Moro *et al* (2014) e Fernandes *et al.* (2019), essa diversidade é possivelmente o resultado da ampla variabilidade edafoclimática e da heterogeneidade ambiental da região, que propicia a coexistência de múltiplas formações vegetais, desde matas secas até afloramentos rochosos e áreas de vegetação hiperxerófila (Andrade-Lima 1981).

O domínio de Fabaceae, Cactaceae, Euphorbiaceae e Malvaceae como famílias mais representativas alinha-se com os padrões observados em outras regiões semiáridas dos neotropicos, onde a convergência funcional de formas de vida adaptadas à limitação hídrica promove a dominância desses grupos (Pennington *et al.*, 2009). Essas famílias concentram grande parte da diversidade funcional da vegetação da Caatinga, com espécies que podem exibir adaptações xerofíticas como metabolismo CAM, folhas reduzidas, caules suculentos e espinhos, além de estratégias reprodutivas oportunistas e tolerância a solos pobres (Prado, 2003). A predominância de Fabaceae em especial confirma seu papel como uma das famílias mais importantes da flora brasileira, especialmente em ambientes abertos e sazonalmente secos (Queiroz, 2006), a qual é amplamente reconhecida por sua elevada plasticidade ecológica e por desempenhar funções chave nesses ecossistemas (Pennington *et al.*, 2009).

A concentração espacial da riqueza das espécies endêmicas da Caatinga em cinco grandes núcleos pode ser interpretada como o resultado da amplamente relatada influência de gradientes ambientais, históricos e topográficos sobre os padrões de distribuição florística da região (Ab'Saber, 1974; Andrade-Lima, 1981). Esses núcleos coincidem, parcial ou integralmente, com áreas previamente reconhecidas por abrigar elevada diversidade de espécies em geral, como a região do Planalto da Borborema (Moura *et al.*, 2022), o Raso da Catarina (Amorim e Bautista, 2016), e o Complexo da Chapada Diamantina (Veloso *et al.*, 2002).

Comparativamente, a média de espécies por núcleo de alta diversidade detectada neste estudo (variando entre 103 a 147) aproxima-se de valores observados para fitofisionomias abertas do Cerrado, que apresentam entre 100 e 180 em localidades de alta diversidade (Ratter *et al.*, 2006). No entanto, difere significativamente da Mata Atlântica, cujas formações florestais podem ultrapassar 200 espécies em áreas similares (Tabarelli *et al.*, 2005), sugerindo que, embora a Caatinga possua elevada diversidade local, seus valores ainda são inferiores às florestas tropicais úmidas — o que é esperado dadas as limitações ambientais impostas pelo clima semiárido (Pennington *et al.*, 2009).

A localização dos principais núcleos de riqueza em zonas de intersecção e transição entre diferentes ecorregiões, como o Planalto da Borborema, a Depressão Sertaneja Meridional e a

região que compreende a Chapada Diamantina, reforça a relevância dessas unidades como elementos estruturantes da biodiversidade da área (Veloso et al., 2002; Moro et al., 2014; Moro et al., 2024). O Planalto da Borborema tem sido historicamente apontado como um centro de diversidade e endemismo devido sua estabilidade climática relativa, elevada altitude (500-1200 m) e presença de habitats húmidos estacionais (Veloso et al., 2002). Já a região que integra o Complexo Diamantina é reconhecida por sua complexidade geológica, o que favorece a especiação local e a ocorrência de táxons endêmicos (Giulietti et al., 2009).

Áreas de Endemismo da Caatinga: padrões gerais e subpadrões

As análises realizadas em diferentes escalas espaciais revelaram um padrão complexo de formação das Áreas de Endemismo (AoEs) na Caatinga, destacando a forte dependência da delimitação das AoEs em relação ao tamanho da célula utilizada. Esse resultado enfatiza a importância de abordagens multiescalares para métodos baseados em quadricula na identificação de padrões de endemismo, uma vez que diferentes resoluções espaciais capturam distintos níveis de estruturação biogeográfica (Casagrande et al., 2009). Sobre este aspecto, nossos resultados são consistentes com evidências relatadas em estudos anteriores que empregaram metodologias de variação da escala (e.g., Naváez-Gomes et al., 2022; Della & Prado, 2023), reforçando a noção de que a complexidade espacial dos padrões de endemismo detectados por métodos baseados em grade é altamente sensível à escala analítica.

Com a resolução de 0,5° foram identificadas cinco AoEs consenso, todas localizadas no estado da Bahia, no interior ou nos arredores da Província Diamantina, sendo que estas áreas apresentam menor sobreposição de espécies e uma definição mais restrita dos seus limites geográficos se comparados com as resoluções em maior escala. Na resolução de 0,75°, observou-se um aumento no número de AoEs candidatas (21) e um consequente aumento na quantidade de áreas obtidas após o consenso, sendo a distribuição espacial dessas áreas em associação com as áreas obtidas na escala de 0,5°, reforçando a associação com Província Diamantina.

Essa concentração de AoEs detectadas nestas duas escalas de resolução em torno da Província Diamantina pode ser o resultado da ampla heterogeneidade ambiental desta região, marcada pelos elevados gradientes abióticos de altitude, composição do solo e variação climática, que podem favorecer processos de especiação e a manutenção de populações locais isoladas (Veloso et al., 2001, Colli-Silva et al., 2018), abrigando uma elevada concentração de espécies se comparado com outras regiões da nossa área de estudo. Para a resolução de 1° foram identificadas 27 AoEs candidatas e, após o consenso, nove AoEs consenso. Aqui, a maior

quantidade de áreas obtidas reflete um aumento na inclusão de espaços mais amplos na análise, permitindo a identificação de AoEs que não foram detectadas em escalas menores.

Importante destacar que a sobreposição das AoEs consenso revelou que as análises em escalas menores permitiram detectar AoEs internas às áreas mais amplas obtidas nas resoluções maiores. Neste contexto, identificamos padrões de aninhamento espacial, nos quais AoEs menores estão contidas dentro de AoEs mais amplas. Estas AoEs generalizadas apresentam relações hierárquicas claras: a composição de espécies de cada AoE menor é um subconjunto da composição presente nas AoEs maiores, com combinações únicas de espécies. Essa estrutura hierárquica sugere que, apesar da sobreposição espacial, cada unidade apresenta identidade evolutiva própria, possivelmente resultante de trajetórias históricas distintas (Crother e Murray, 2011).

Essa constatação se alinha à perspectiva ontológica de AoEs proposta por Crother & Murray (2011), segundo a qual as Áreas de Endemismo não devem ser interpretadas apenas como padrões de coocorrência espacial, mas como hipóteses explicativas sobre eventos históricos compartilhados, como vicariância, isolamento ecológico ou especiação localizada. Nessa abordagem, as AoEs constituem unidades comparáveis às hipóteses de ancestralidade comum na sistemática filogenética — ou seja, entidades históricas que podem refletir linhagens endêmicas distintas originadas a partir de processos biogeográficos específicos.

A sobreposição espacial entre AoEs, portanto, não nega a individualidade das unidades internas, mas pode indicar uma estruturação evolutiva em múltiplos níveis, articulada por processos espaço-temporais diferenciados. Aplicar esse entendimento ontológico à interpretação dos nossos resultados amplia o alcance explicativo da análise, conferindo às AoEs detectadas na Caatinga — especialmente na Província Diamantina, como demonstraremos mais adiante — o status de hipóteses evolutivas testáveis sobre a história da flora endêmica da região. A seguir, discutiremos detalhadamente cada AoE com maior ênfase nas áreas que apresentaram sub-representações.

Áreas de endemismo da Caatinga

AoE Dunas do São Francisco. Este conjunto de AoEs compreende com exatidão as Dunas do São Francisco, uma região de base sedimentar proposta como ecorregião em Veloso et al. (2002), que foi redesenhada e proposta como Distrito Biogeográfico em Moro et al. (2024). A área está posicionada a Oeste da Província Diamantina, e é composta de duas zonas de base sedimentar derivadas de depósitos eólicos de areias quartzosas advindos da mudança de curso do Rio São Francisco no Pleistoceno (Fernandes et al. 2022). Atualmente, as Dunas do São

Francisco são completamente circundadas pela base cristalina do Distrito da Depressão Sertaneja Sul (Veloso et al., 2002; Moro et al., 2014, 2024), sendo delimitada inteiramente pelo Rio São Francisco e pela Serra do Estreito (Pacheco e Oliveira, 2016). Do ponto de vista vegetacional, a área é caracterizada por apresentar um componente bastante singular: é composta principalmente de formações de caatinga arbustiva formando moitas esparsas de distribuição irregular, com relativa frequência de arvoretas e dominância de *Bromelia laciniosa* Mart. ex Schult. & Schult.f., com amplo endemismo de lagartos (Veloso et al., 2001, Moro et al., 2024).

Em nossos estudos, detectamos que a porção Leste das duas unidades sedimentares que compõem as Dunas do São Francisco configurou-se como uma área de endemismo, identificada nas escalas espaciais de 0,5° e 0,75°. Em análise preliminar, verificamos que o setor Norte da região está isolado do setor Sul por um bloco de solo cristalino pertencente ao Distrito da Depressão Sertaneja Sul. Considerando a forte relação florística entre áreas sedimentares da Caatinga — mais similares entre si do que em comparação com áreas de base cristalina (Moro et al., 2024) —, interpretamos que esse isolamento geológico pode ser a principal causa do padrão de endemismo detectado. Entretanto, reconhecemos que a região ainda carece de estudos mais detalhados, o que limita interpretações mais conclusivas sobre os processos que moldaram o padrão de endemismo interno. Neste sentido, sugerimos que para compreender melhor a relação entre as duas porções que englobam esta área deva ser verificada em estudos posteriores com a inclusão de outros componentes endêmicos estruturantes da região, especialmente de répteis, afim de se obter uma melhor resolução.

AoEs Diamantina e Sul da Depressão Sertaneja Sul. Discutiremos essas duas unidades de endemismo juntas porque elas localizam-se próximas e apresentam padrões que indicam uma possível relação histórica entre si. A AoE Diamantina corresponde com exatidão à região montanhosa de elevada diversidade biológica situada na região centro-Sul do estado da Bahia, que cobre principalmente a Chapada Diamantina e às cadeias montanhosas adjacentes em direção Sul. Historicamente, esta área foi inicialmente designada como "Complexo da Chapada Diamantina" por Veloso et al. (2002), com base na identificação de uma estrutura vegetacional altamente heterogênea, marcada pela predominância de campos rupestres nas altitudes superiores (1.000–2.000 m) e por Caatinga nas zonas de menor altitude e nos interstícios montanhosos. Recentemente, estudos focados predominantemente na flora dos campos rupestres (Colli-Silva et al., 2019; Assunção-Silva e Assis, 2021) suportam a integração desta região como uma Província Biogeográfica própria, de nome Província Diamantina (PD), o que

pode ser preliminarmente interpretado como uma unidade evolutivamente divergente da Província Caatinga (PC).

Contudo, os padrões aqui detectados corroboram a relevância desta região como um dos principais núcleos de diversificação evolutiva da Caatinga em igual proporção à vegetação de campos rupestres. Acreditamos que tal configuração seja resultado da intensa heterogeneidade ambiental da área, tanto em termos edáficos quanto na variação de altitude que, conforme explicam Veloso et al. (2002) e Moro et al. (2024), promoveram a formação de uma variação vegetacional vertical pronunciada: enquanto as zonas superiores são dominadas por vegetação de campos rupestres, vinculadas aos afloramentos quartzitos, as zonas menos elevadas sustentam núcleos de vegetação típica da Caatinga, formando um mosaico florístico em zonas de transição.

Desta forma, acreditamos, assim como hipotetizado em Veloso et al. (2002), que os núcleos vegetacionais pertencentes à Caatinga na região da PD podem estar apresentando sua configuração atual derivada de barreiras topográficas impostas pelas elevações montanhosas, o que pode ter favorecido o isolamento destas populações e restringindo-as às zonas menos elevadas (em geral abaixo dos 600 m), atuando como um motor para processos de especiação locais nas bases e interstícios montanhosos. Assim, a identidade da PD não resulta de uma divergência absoluta em relação às formações de caatinga ou campos rupestres isoladamente, mas de um contexto evolutivo em que eventos geológicos, restrições geográficas e gradientes ambientais podem ter agido de forma conjunta na promoção da diversidade biológica local.

Nossos resultados demonstraram que os núcleos de vegetação de caatinga inseridas na PD estão estruturados em dois setores principais: Norte e Sul. O setor Norte subdivide-se nas AoEs Diamantino-Norte setor Leste (DNL) e Diamantino-Norte setor Oeste (DNO), enquanto que o setor Sul parece representar uma zona de transição, com vínculos maiores com a AoE Sul da Depressão Sertaneja Sul (SDSS) do que com os as AoEs detectadas na porção Norte da PD (Fig. 7). Essa interrelação foi evidenciada pela composição florística destas AoEs na região em sua zona de sobreposição: trata-se de uma localidade em que há um certo compartilhamento de espécies pertencentes tanto à Província Diamantina quanto à SDSS.

A divisão Norte e Sul da PD foi observada anteriormente em análises de similaridade conduzidas por Campos et al. (2019) baseados na diversidade de Asteraceae em áreas de campos rupestres. Os autores verificaram que a porção Sul da PD mantém vínculos florísticos mais relacionados entre si do que com os conjuntos ocorrentes na região Norte. No estudo, é pontuado que a estruturação evidenciada neste e em outros agrupamentos observados na área estão correlacionados positivamente com variáveis relacionadas à humidade (precipitação no

mês mais seco e precipitação anual) e negativamente com temperatura média no trimestre mais frio.

Sugerimos que alguns eventos geomorfológicos e hidrológicos, além dos efeitos climáticos evidenciados em Campos et al. (2019), podem ter moldado os padrões de separação observados para áreas de caatinga. Ao sobrepor as AoEs obtidas sobre camada de bacias hidrográficas do Brasil, notamos que a porção Norte da PD se apresenta integrada a três bacias pertencentes ao médio São Francisco: Paramirim (setor Oeste), Salitre (setor Leste) e Sobradinho (situada na divisão entre os setores Leste e Oeste). Já a porção Sul da PD mais o extremo Sul do distrito da Depressão Sertaneja Sul (Moro et al., 2024) são sob domínio de duas outras bacias vinculadas ao Atlântico Leste: Rio de Contas e Paraguaçu.

Aplicando essa distribuição ao padrão de AoEs identificado na região da PD e aliando isso ao contexto das bases geológicas, hídricas e climáticas discutidas anteriormente para a região, temos a síntese de que as AoEs observadas nos setores Leste e Oeste da porção Norte do da PD formam um conjunto isolado na região Sul por uma extensa área de base sedimentar pertencente ao Distrito Irecê, que é dominado por ambientes cavernícolas onde predominam afloramentos rochosos (Moro et al., 2024), e pela bacia hidrográfica de Sobradinho, enquanto estão isoladas uma da outra pelas bacias de Paramirim e Salitre, respectivamente, sendo toda a área Norte, desta forma, interligada pelo médio São Francisco. Na porção Sul da PD, a bacia de Rio de Contas aliada a uma pequena fração da bacia de Paraguaçu, ambas vinculadas ao Atlântico Leste e com maior relevância em áreas de embasamento cristalino, marcam a zona de transição em que os conjuntos de espécies da região Norte da PD misturam-se mais ao conjunto de espécies detectados no SDSS do que com a própria PD.

Na SDSS, AoE detectada ao Sul do Distrito da Depressão Sertaneja Sul, observamos um aninhamento ainda mais complexo. Identificamos três unidades principais: (1) a AoE Depressão Sul; (2) a AoE Casa Nova, inserida na anterior em menor escala; e (3) a AoE Rio de Contas, situada sobre um estreito embasamento cristalino no extremo Sul da PD (Fig. 8). A escassez de estudos prévios limita a interpretação evolutiva destas AoEs. Contudo, a região apresenta alto grau de isolamento geográfico — delimitada ao Leste pela Mata Atlântica, ao Oeste pela Chapada Diamantina e inteiramente circundada pela bacia do Paraguaçu —, fatores que provavelmente favoreceram a geração dos padrões observados.

Aqui, mais uma vez, destacamos a relevância das redes hidrográficas. A AoE SDSS abriga espécies distribuídas majoritariamente na bacia Rio de Contas, com algumas poucas ocorrências de espécies ao Norte, na bacia do Paraguaçu. Já a AoE Rio de Contas, mais restrita, compreende um subconjunto endêmico limitado exclusivamente à bacia homônima (Fig. 8).

Apesar da região da AoE Rio de Contas ser relativamente conhecida, os estudos existentes concentram-se nos campos rupestres, sendo a vegetação de caatinga ainda pouco documentada. Ressaltamos, contudo, que o conjunto de espécies que compreende esta AoE ocorrem exclusivamente em áreas de embasamento cristalino de baixa altitude, nas bases menos elevadas da Província Diamantina, o que reafirma seu pertencimento à Província Caatinga.

O papel das redes hidrográficas no Sul da Bahia sobre os padrões de endemismo ainda é mal compreendido e pouco abordado na literatura, apesar da região ser reconhecida como um dos maiores berços hídricos do Brasil (Bahia, 2023). Oliveira et al. (2017) indicam que os rios podem influenciar os padrões endêmicos tanto por meio de isolamento geográfico (atuando como barreiras à dispersão) quanto como barreiras difusas que limitam parcialmente o fluxo de espécies entre regiões. Segundo esses autores, para que componentes fluviais atuem como forças estruturantes de AoEs, estas devem (1) ser consistentes com os padrões hidrográficos locais e (2) conter espécies majoritariamente endêmicas de um interflúvio específico.

Nossos resultados indicam que ambas as condições são atendidas tanto na PD quanto em outras AoEs aqui detectadas, especialmente na SDSS. Neste sentido, aliando isso ao histórico de diversificação *in situ* da flora da Caatinga (Queiroz et al., 2020; Fernandes et al., 2024) e a complexidade geológica da região, é plausível sugerir que a compartimentação hidrográfica, em associação à zonation altitudinal promovida pelas cadeias montanhosas tenha desempenhado papel fundamental na formação e manutenção do atual complexo de AoEs ora discutido.

AoE Peruaçu. A AoE Peruaçu coincide com precisão com o Distrito de Peruaçu (Moro et al. 2024) que abrange uma região de base sedimentar predominantemente calcária, localizada ao Sul da Bahia e Norte de Minas Gerais. Essa área é reconhecida como um importante vale cárstico, marcado pela presença de extensos sistemas cavernícolas e, de acordo com Santos et al. (2012), uma flora peculiar dominada por espécies arbóreas — um traço que contrasta fortemente com a vegetação predominantemente herbáceo-arbustiva da Caatinga (Andrade-Lima, 1984). Estudos mais aprofundados sobre a geomorfologia e aspectos ambientais bem como trabalhos focados em sua vegetação são escassos. Ainda assim, de acordo com Santos et al. (2012), os padrões de distribuição particulares da flora desta região estão relacionados principalmente com variáveis geoclimáticas interativas que determinam a disponibilidade de água subterrânea ao longo do tempo e, secundariamente, com aquelas relacionadas à quantidade de nutrientes minerais no substrato.

AoE Caatinga rupestre. Localizada na interface entre a Caatinga e a Província do Espinhaço Meridional (Colli-Silva et al., 2019), Campos et al. (2016) descreveram a Caatinga Rupestre como uma formação vegetal singular, com base em padrões de similaridade florística registrados nas localidades de Garimpo das Ametistas e Riacho Fundo. Com base em seus resultados, os autores caracterizam a área pela presença de vegetação xeromórfica, solos rasos, afloramentos rochosos e predomínio de ervas e arbustos de até 3 metros de altura, dominando em altitudes entre 750 e 1.000 metros.

Diferencia-se dos Campos Rupestres, que se distribuem em geral acima de 1.000 metros, e da caatinga típica, distribuída em geral abaixo de 600 m. Ademais, a interrelação da Caatinga Rupestre com a cadeia do Espinhaço verificada em Campos et al. (2016) repete novamente o padrão observado e amplamente discutido em outras seções de AoEs montanhosas da Caatinga, como no Complexo Endêmico Diamantina, onde bases e interstícios montanhosos parecem funcionar como zonas isolamento.

AoE Ibiapaba-Piauí Norte. Esta AoE corresponde à porção setentrional do Distrito Ibiapaba. De modo geral, a região é caracterizada por um substrato predominantemente arenoso de origem sedimentar, com duas zonas altitudinais distintas: as terras elevadas da Ibiapaba e as planícies situadas na bacia do Parnaíba, no estado do Piauí (Moro et al., 2024). A região situa-se geologicamente na borda oriental de uma das mais significativas bacias sedimentares brasileiras, a bacia sedimentar do Parnaíba (Pires, 2003), que por sua vez, tem uma origem que remonta ao Paleozoico médio, mais precisamente entre os períodos Silúrico e Devonico (Brito Neves, 1999). A partir da divisão cretácica do Pangeia, a Ibiapaba passou a evoluir quase que exclusivamente a partir da ação externa (Peulvaste Claudino-Sales, 2002) que modelou, ao longo do Cenozoico, as feições caracterizadas por processos morfoestruturais, gerando depósitos correlatos e modelando toda a topografia da região conforme está atualmente.

O Rio Parnaíba divide a área nos setores Norte e Sul. A AoE aqui identificada concentra-se exclusivamente no setor Norte do distrito, conhecida como Ibiapaba Setentrional, que se destaca por sua maior complexidade geológica em comparação com as demais porções da área (Moura-Fé, 2019). A detecção desta área como uma AoE está provavelmente relacionada à combinação de fatores geológicos, geomorfológicos e ecológicos que tornam essa região singular dentro do contexto da Bacia do Parnaíba. Isso provavelmente está associado a maior complexidade geológica da Ibiapaba Setentrional — em contraste com as áreas mais homogêneas do restante do distrito — cria uma variedade de microambientes e habitats que favorecem o isolamento e a diversificação de espécies. Essa heterogeneidade estrutural resulta

de processos morfoestruturais e morfoesculturais atuantes desde o Cenozoico, que modelaram a paisagem de forma diferenciada, gerando desníveis, ravinas, platôs e falésias (Moura-Fé, 2019). Além disso, a característica desta região em relação à bacia sedimentar do Parnaíba e sua elevação acentuada criam condições edafoclimáticas particulares, como variações de umidade, exposição solar e tipo de solo, especialmente arenoso e mal drenado, os quais a vegetação de caatinga possuem preferência (Andrade-Lima 1981; Veloso et al. 2002)

AoE Borborema. A AoE Borborema corresponde com exatidão à região que compreende uma área de relevante estruturação geológica na Caatinga: o Planalto da Borborema. Essa região foi inicialmente delimitada como ecorregião por Veloso et al. (2002) e recentemente proposta como um distrito da Província Caatinga (Moro et al. 2024). Sua relevância dentro do contexto atual da Caatinga é inegável: diversos estudos apontam a região como a base determinante para a estrutura biótica e climática da Caatinga.

A região, conforme caracteriza Corrêa et al. (2010), configura-se como uma das unidades geomorfológicas mais antigas e estruturalmente complexas do Nordeste brasileiro, apresentando compartimentações associadas à tectônica pós-Gondwana, com domínios cristalinos dissecados, blocos soerguidos, escarpas, e zonas de cisalhamento. Essa estrutura compartimentada do relevo não é apenas fisicamente isolada das regiões circundantes por sua elevada altitude (entre 500-1200 m), mas também historicamente estável (Corrêa 2010 et al. 2010), condições que, sob a ótica da biogeografia evolutiva, são altamente propícias à origem e manutenção de linhagens endêmicas (Morrone et al. 2009; Harisson e Noss, 2017).

Ambientes montanhosos e dissecados promovem não só isolamento geográfico, como também heterogeneidade ambiental, microclimas e solos distintos, fatores que impõem pressões seletivas locais e favorecem processos de especiação e manutenção de espécies relictuais (Fjeldsaa e Lovett, 1992). No caso do Planalto da Borborema, a presença de domos e blocos residuais cristalinos define compartimentos elevados que se destacam da Depressão Sertaneja adjacente (Corrêa et al., 2010). Neste contexto, a complexidade estrutural e altitudinal da região também favorece o surgimento de gradientes ambientais que podem atuar como filtros ecológicos seletivos, permitindo a persistência de táxons altamente especializados, inclusive aqueles com distribuição restrita a determinados tipos de solo ou afloramentos específicos, como é o caso evidenciado em *Ameroglossum* Eb. Fisch. *et al.* (Almeida et al., 2021), por exemplo.

AoE Potiguar. Abrange uma região de superfície sedimentar calcária inserida na Bacia Potiguar, situada ao Norte do estado do Rio Grande do Norte. Essa região foi recentemente reconhecida como um distrito biogeográfico da Caatinga por Moro et al. (2024) baseados na ocorrência *Borreria apodiensis* E.L.Cabral, L.M.Miguel & E.B.Souza e *Pectis loiolei* Rebouças, V.S.Sampaio & Roque, endêmicas do embasamento calcáreo que marca a localidade. No entanto, ainda são escassos os estudos biogeográficos direcionados a essa região, o que resulta em uma lacuna de conhecimento sobre sua biodiversidade. Apesar da região ter sido caracterizada como uma AoE, pouca atenção tem se dado em relação aos estudos florísticos e faunísticos da região, sendo o estado do Rio Grande do Norte o mais carente neste sentido dentre os estados da região Nordeste (Versieux et al., 2017).

Implicações à atual proposta de regionalização

A caatinga enquanto Domínio Biogeográfico. A atual proposta de regionalização para nossa área de estudo (Moro et al. 2024) traz uma proposta da Caatinga sob duas perspectivas: Domínio Biogeográfico e Província Biogeográfica. Nesta concepção, todo o Domínio Caatinga compreende a Província Caatinga, composta exclusivamente por distritos que representam regiões semiáridas; a Província da Chapada Diamantina (*sensu* Colli-Silva et al., 2019); enclaves de outros tipos de vegetação contrastantes relacionados a outras áreas naturais e os ecótonos.

Quanto a essa proposta de classificação, há de se destacar que um equívoco reside na adoção do termo "Domínio Biogeográfico" para a Caatinga no contexto em que foi aplicado. Essa escolha, segundo os autores, está baseada em Andrade-Lima (1981), e foi justificada por ser uma nomenclatura "amplamente utilizada" (Moro et al. 2024, p. 395). No entanto, há aqui, primeiramente, uma confusão conceitual entre o uso do termo "domínio" originalmente proposto por Andrade-Lima (1981) e a categoria "Domínio Biogeográfico" tal como definida pelo *International Code of Area Nomenclature* (ICAN; Ebach et al., 2007), utilizada pelos autores como base nomenclatural de sua proposta. Andrade-Lima (1981) utilizou o termo "domínio" em um sentido fitofisionômico, referindo-se à dominância das vegetações de caatinga sobre outras formações na região, uma abordagem semelhante à de Fiasch e Pirani (2009) que cunharam o termo Domínio Fitogeográfico, e Ab'Saber (1971), que empregou critérios fundamentados na geografia física para definir um domínio morfoclimático, por exemplo.

Em contraste, a categoria "Domínio Biogeográfico" corresponde a uma unidade hierárquica formal de classificação biogeográfica, a qual é análoga ao sistema taxonômico em

sistemática biológica instaurado inicialmente por Linnaeus (1707-1778), e atualmente fundamentada em padrões de conexão e divergência evolutiva (Ebach et al., 2006, Escalante 2009; Morrone, 2018). Assim, Domínio *sensu* Andrade Lima (1984) implica heterogeneidade e dominância, enquanto Domínio Biogeográfico *sensu* Ebach et al. (2008) implica hierarquia histórico-evolutiva, aplicada a uma lógica de subordinação (veja aplicações em Escalante et al. (2021) e Morrone e Ebach (2022) como exemplos). Essa distinção conceitual tem implicações diretas para a proposta de Moro et al. (2024), que entra em conflito com outras propostas de regionalização fundamentadas em critérios evolutivos e, consequentemente, hierárquicos, em particular a realizada por Morrone et al. (2014a).

Atualmente, fundamentada em critérios evolutivos apresentados em Morrone (2014b), a região neotropical está subdividida em seis Domínios Biogeográficos, dentre os quais o Domínio Chacoano, que se subdivide em outras quatro Províncias Biogeográficas, dentre elas a Província Caatinga (Morrone, 2014a). Ao cruzar esta proposta com a de Moro et al. (2024) há uma clara noção de que a Caatinga não pode, sob e especificadamente esse contexto, ser classificada como um Domínio Biogeográfico, pois ela está em uma escala de dimensão evolutiva subordinada ao Domínio Chacoano (Morrone 2014a, 2014b).

Sobre isso, os autores mencionam: “consideramos que o Domínio Caatinga, o Domínio Cerrado e o Chaco são suficientemente diferentes para serem tratados como domínios individuais”. Contudo, não é fornecida uma fundamentação baseada em dados publicados ou de fonte própria que justifiquem de modo consistente essa segregação. Para fazê-la, Moro et al. (2024) deveriam ter demonstrado que a interconexão evolutiva apresentada em Morrone (2014b) que evidenciou a subordinação destas áreas em Morrone (2014a) não existe, e então apresentar, baseados evidências concretas, o devido suporte para elevar a Caatinga ao *status* de Domínio.

Outro problema está com a inclusão da Província da Chapada Diamantina como parte integrante do “Domínio” Caatinga. Moro et al. (2024) justificam que esta transferência é necessária devido à complexidade vegetacional encontrada na região, onde há predomínio de áreas de campos rupestres em altitudes elevadas (superiores a 1000 m) (Colli-Silva et al., 2019) e presença de outros conjuntos vegetacionais em áreas de menor altitude, especialmente a vegetação de Caatinga, além de florestas húmidas em áreas de barlavento.

Para resolver isso, Moro et al. (2024) propõem a subdivisão da Província Chapada Diamantina no “Distrito de Caatinga”, em zonas menos elevadas dos sopés das montanhas e no “Distrito de Campos Rupestres”, em zonas mais elevadas, interpretação que foi corroborada aqui com base em Áreas de Endemismo (Veja tópico Áreas d Endemismo da Caatinga, na seção

Discussão). Contudo, o grande problema está no fato de que essa subdivisão não foi formalmente proposta pelos autores, pois as regras para propostas de regionalização definidas pelo ICAN, como localidade tipo, descrição e diagnose, dentre outras (veja Ebach et al., 2008), não foram apresentadas, tornando essa nomenclatura sem efeito. Então, no contexto em que está, toda a Província Diamantina, em termos gerais, estaria vinculada ao “Domínio” Caatinga, causando uma nova incompatibilidade pois a Província Diamantina está vinculada ao Domínio Chacoano (Colli-Silva et al., 2019).

Tendo essas considerações em vista propomos que o nome Domínio Caatinga Andrade-Lima 1981 seja considerado sinônimo de Província Caatinga Cabrera & Willink 1973. Com relação às zonas de menor elevação pertencentes atualmente à Província da Chapada Diamantina confirmada em nossas análises como relacionadas à Caatinga, ainda é necessário compreender melhor se a área realmente é um distrito ou uma subprovíncia, dado o padrão de aninhamento discutido anteriormente, necessitando ainda de uma análise sob a perspectiva cladística para entender melhor suas relações internas, bem como sua relação com outras AoEs reveladas aqui. Por este motivo, momentaneamente, a regionalização destas áreas não será realizada.

A caatinga enquanto Província Biogeográfica. Com relação à Província Caatinga, Moro et al. (2024) subdividem a área em 11 distritos biogeográficos. Dentre os distritos propostos quatro não foram corroborados parcial ou integralmente como AoEs em nosso estudo: Depressão Sertaneja Norte, Irecê, Brejos de Altitude e Araripe. Em relação à Depressão Sertaneja Norte, propomos três hipóteses que podem estar relacionadas com este resultado: (1) elas realmente não são unidades naturais; (2) a ampla distribuição e a relativa homogeneidade florística dentro dos limites do distrito; e/ou (3) a baixa representatividade de dados amostrais disponíveis para alguns desses distritos.

Sobre os dois últimos aspectos, a análise de endemidade (AE) é particularmente sensível à forma como as espécies estão distribuídas espacialmente e ao tamanho das unidades de análise utilizadas (Casagrande et al., 2009). Segundo os critérios estabelecidos por Szumik et al. (2002), e posteriormente sintetizados por Escalante (2016), uma espécie contribui para a definição de uma AoE quando sua distribuição está concentrada dentro de uma área geográfica bem delimitada, mesmo que haja alguma tolerância para ocorrência em células adjacentes. Portanto, a eficácia do método depende diretamente da capacidade de detectar padrões de concentração de endemismo em espaços discretos.

Moro et al. (2024) apontam 16 espécies restritas da região, sendo que 12 possuem distribuição fragmentada nos três estados de ocorrência da área: Ceará, Paraíba e Rio Grande do Norte (Flora e Funga do Brasil, 2022). Neste contexto de regiões muito amplas e com vegetação relativamente uniforme e espécies endêmicas esparsas — como é o caso da Depressão Sertaneja Norte — o critério de otimização da AE tende a apresentar valores de endemidade semelhantes entre as quadrículas (Szumik et al., 2002), o que dificulta a delimitação de áreas com identidade biogeográfica. Uma alternativa metodológica seria o uso de quadrículas ainda maiores para tentar captar padrões em escalas mais amplas, porém isso reduziria a resolução da análise geral, comprometendo a identificação de AoEs menores com grande concentração de espécies endêmicas (Casagrande et al., 2009), como aquelas obtidas para a região da Chapada Diamantina, onde a diversidade está espacialmente mais concentrada e responde melhor aos critérios de otimização da AE.

Adicionalmente, se comparadas com outras áreas da Caatinga, a Depressão Sertaneja Norte apresenta baixa densidade de registros florísticos em bancos de dados e herbários, conforme demonstrado por Soares e Loeuille (2024) e Soares et al. (2022) ao analisarem a distribuição de Asteraceae na região. Locais com histórico de menor esforço amostral tendem a ser sub-representados nas análises, o que compromete diretamente a robustez e confiabilidade dos resultados (Szumik et al., 2002). Assim, é plausível supor que a ausência da Depressão Sertaneja Norte como AoE decorra não apenas de características relacionadas à distribuição das espécies, mas também da escassez de dados disponíveis derivada de insuficiência amostral.

Em relação ao Distrito de Irecê, consideramos que o conjunto de dados utilizado em nosso estudo — baseado principalmente em registros de plantas — talvez não seja a melhor abordagem para detectar esta região como uma unidade evolutiva. Isso se deve ao fato de que a região é pouco estudada sob a perspectiva florística e é composta, majoritariamente, por ambientes cavernícolas (Parra et al., 2023; Moro et al., 2024), o que implica em particularidades que podem não ser devidamente capturadas em análises centradas na flora.

Dessa forma, a ausência de detecção da Depressão Sertaneja Norte e do Distrito de Irecê como AoEs em nossas análises não reflete, necessariamente, a inexistência de singularidade biogeográfica nessas regiões. Ela pode estar evidenciando limitações metodológicas impostas tanto pela baixa resolução florística disponível quanto pela natureza específica das formações vegetacionais e geológicas presentes na área. Com isso, reforçamos a importância da intensificação dos esforços de amostragem em áreas pouco exploradas e da incorporação de diferentes grupos taxonômicos e tipos de habitat em análises futuras, conforme sugere Morrone

(2009), de modo a aprimorar a compreensão da estrutura biogeográfica da Caatinga e a identificar unidades evolutivas ainda não reconhecidas.

Com relação a não detecção dos Brejos de Altitude como AoE isso se deve ao fato das áreas que correspondem a estes ambientes se destacam por apresentarem altitudes superiores a 600 metros, clima úmido ou subúmido, e índices pluviométricos anuais que variam entre 900 e 1300 mm, bem superiores aos encontrados em regiões semiáridas aos quais a Caatinga compreende (Ab'Saber 1971). Os solos são predominantes profundos, argilosos e com elevada disponibilidade hídrica, destacando-se os podzólicos vermelho-amarelos e os latossolos amarelo-avermelhados húmicos (Jatobá 1989), diferente dos elevada drenagem que compreende a maior parte da Caatinga (Andrade-Lima, 1984; Veloso et al., 2002).

A vegetação nativa destas áreas é composta por florestas perenifólias ou subperenes, que se desenvolvem nos topos e encostas das serras, contrastando com a áreas de caatinga que compreende florestas secas decíduais (Andrade-Lima, 1960; Locatelli et al., 2004). Do ponto de vista evolutivo, a biota dos brejos de altitude apresenta, como demonstrado por inúmeros estudos, fortes conectividades históricas com a Amazônia e Mata Atlântica (veja revisão sobre o tema em Lima, 2021). Ao sugerir estas áreas como pertencentes à Província Caatinga Moro et al. (2024) mencionam:

“Em biogeografia, não há divisão binária entre biotas. Como essas florestas úmidas fazem parte do CAAD [Domínio Caatinga] e misturam espécies de diferentes biomas, as consideramos parte do CAAD e também concordaríamos quando essas áreas são tratadas no contexto do ATFD [Domínio Mata Atlântica], dependendo do foco do estudo. Mas não concordamos com a ideia de que elas devam ser completamente excluídas do CAAD, porque parte de sua fauna e flora são uma mistura de biota Amazônica, Mata Atlântica e Caatinga (Moro et al., 2024, p. 409 [tradução livre]).”

Com relação aos pontos apresentados pelos autores, é importante ressaltar que mesmo com áreas de contato, os componentes bióticos de uma biota tendem a apresentar vínculos históricos mais fortes com uma região do que com outra (Morrone, 2009; Morrone 2014b; Llorente-Bousquets & Morrone, 2011). No caso dos brejos de altitude em específico, as análises de relação filogenética indicam que os grupos mais próximos das espécies o compõe muitas vezes estão localizados em outras áreas de florestas húmidas (Amazônia e Mata Atlântica) do que na Caatinga, sendo a coocorrência de espécies entre estas duas biotas ocorrendo predominantemente em zonas de ecótonos (Lima et al., 2021).

Concordamos que biotas não são estruturas isoladas e operam de forma dinâmica, com elementos interagindo localmente em zonas de contato. Contudo, embora as fronteiras entre

biotas sejam difusas, isso não implica que há ausência de delimitação funcional, florística ou histórica entre estas regiões; apesar de haver troca de táxons entre esses locais, isso não sugere continuidade ecológica ou biogeográfica. Uma regionalização biogeográfica é fundamentada na história evolutiva das biotas e em suas relações (Morrone e Ebach, 2022), e a ocorrência de espécies compartilhadas em áreas de contato não é suficiente para justificar a inclusão de uma área em outra, especialmente quando existem evidências de que sua estrutura ecológica, padrões de endemismo e afinidades filogenéticas apontam em outra direção. Deste modo, a inclusão desses enclaves no contexto da Caatinga compromete a coerência biogeográfico-evolutiva das unidades delimitadas e fere a ideia da Caatinga como unidade biológica significativa (Lima, 2021).

Outro ponto relevante é que essa inclusão avança de modo incongruente ao sustentar a existência de unidades “transitórias”, em que os brejos de altitude como um distrito pode pertencer à Caatinga, Mata Atlântica ou Amazônia, a depender do delineamento do estudo. Essa concepção está em desacordo com a lógica do sistema de classificação que os autores seguem. O ICAN exige, como tratado anteriormente, a hierarquização das unidades como princípio estruturante (Ebach et al., 2008, Morrone e Ebach 2022). Ou seja, não é possível propor uma unidade subordinada a múltiplas áreas — ou ainda, “transitória” entre elas — sem comprometer a consistência da hierarquia biogeográfica. A adoção dos brejos de altitude como uma unidade que transiciona cria, em termos cladísticos, uma unidade artificial (Grant, 2003), que omite as fronteiras ecológicas e evolutivas entre as regiões. Na prática, isso traz implicações negativas tanto para análises comparativas entre biotas quanto para a formulação de políticas públicas coerentes com a distribuição real da biodiversidade (Lima, 2021).

Considerando as justificativas acima sugere-se recusar o distrito Brejos Nordestinos de Altitude District, M. F. Moro, L. P. Queiroz, Zappi 2024 como pertencente à Província Caatinga. Do ponto de vista cladístico, suas afinidades históricas em relação às províncias que compreendem ambientes amazônicos e de mata atlântica ainda não está consistentemente esclarecida e, portanto, trata-se de uma área afilética (veja Ebach e Williams, 2010), nos impossibilitando de realizar sua transferência para outra província de forma segura. Por isso, propomos que este distrito seja considerado *incertae sedis* até que novas análises elucidem suas afinidades histórico-evolutivas com melhor precisão.

Efetividade da cobertura de Unidades de Conservação da Caatinga

A análise da cobertura das Unidades de Conservação (UC's) sobre os registros de ocorrência de espécies da Caatinga evidencia possíveis fragilidades na efetividade do sistema

atual de áreas protegidas para garantir a preservação da diversidade florística endêmica da área em diversos aspectos. Primeiramente, a baixa representatividade espacial – apenas 13,15% dos registros incluídos em UCs – sugere um padrão de cobertura limitado, o que compromete os objetivos fundamentais da conservação *in situ* propostos pela legislação Brasileira em vigor (Brasil, 2000). Apesar desse percentual incorporar 65% das espécies analisadas, as quais estão formalmente cobertas por alguma UC, a superficialidade dessa inclusão, evidenciada pelos baixos percentuais de registros de cada espécie, pode estar limitando severamente a eficácia dessas áreas como instrumentos de preservação.

Nossos dados apontam que espécies com maior número de registros tendem a ter menor proporção desses incluídos em UCs, enquanto espécies com registros escassos apresentam, proporcionalmente, maior cobertura. É possível que este fator possa ser o resultado de uma ausência de planejamento sistemático na elaboração das UCs, que historicamente desconsiderou critérios como endemismo ou vulnerabilidade das espécies, com histórico de prioridade sobre áreas com alta riqueza de espécies em geral (Groom et al., 2006), mesmo com diversos estudos demonstrando que a raridade, a diversidade e o endemismo das espécies estão entre os critérios mais frequentemente para estabelecer prioridades de conservação (Reid, 1998; Schmeller et al., 2008).

A predominância de registros em UCs de Uso Sustentável (69,2%) é outro elemento crítico. Como já discutido por Gomes et al. (2022), embora tais áreas desempenhem papel relevante na conservação, elas geralmente carecem de mecanismos efetivos de monitoramento e fiscalização, e apresentam menor grau de proteção legal em comparação com UCs de Proteção Integral (MMA, 2018). Por isso, a alta inclusão de registros de espécies endêmicas nessas categorias levanta questionamentos sobre a segurança de suas populações frente às atividades antrópicas legalmente permitidas.

A gravidade do cenário aumenta à luz dos nossos resultados, que demonstram que espécies com poucos registros — consideradas raras e de extrema importância para ações de conservação (IUCN, 2018) — estão majoritariamente inseridas em Unidades de Conservação de Uso Sustentável. A ocorrência de poucos indivíduos ou populações restritas em áreas sujeitas a perturbações climáticas e degradação ambiental, ainda que sob manejo ou monitoramento, pode resultar em extinções locais antes que medidas corretivas possam ser implementadas, especialmente em função da elevada especificidade de habitat dessas espécies. A raridade por si só, como explica Burlakova et al. (2011), acentua a vulnerabilidade dessas populações, ampliando os efeitos da estocasticidade demográfica e ambiental, já que uma distribuição geográfica restrita implica que todos — ou quase todos — os indivíduos estarão expostos a

eventos adversos de forma simultânea (Gaston, 1998). Esse cenário torna-se ainda mais preocupante diante da escassez de informações ecológicas básicas sobre essas espécies, particularmente no que se refere à biologia reprodutiva, estratégias de dispersão e tolerância às variações ambientais (Leitão et al., 2016), dificultando a formulação de estratégias de manejo eficazes e sensíveis às suas necessidades ecológicas.

A cobertura das Áreas de Endemismo (AoEs) indicou ainda mais claramente as limitações da rede atual de UCs. A análise revelou que, para grades menores (0,5° e 0,75°), grandes proporções das espécies que delimitam AoEs consenso não possuem qualquer registro coberto por UC's, um padrão que corrobora observações de que a eficiência das UCs para a conservação é altamente dependente da escala de planejamento (Mergules e Pressey, 2000). A maior cobertura observada para a escala de 1° se explica, em parte, por um "efeito de dilatação espacial", no qual grades maiores tendem, logicamente, a abranger ou se aproximar de UCs que as escalas menores não conseguiram. Ainda assim, mesmo nessa escala mais ampla, a cobertura geral dos registros nas AoEs não ultrapassou 16% para a maioria das áreas, confirmando uma proteção insuficiente, abaixo dos níveis necessários para garantir a persistência das espécies no longo prazo (Venter et al., 2014). Portanto, a baixa representatividade de espécies nos mais diversos níveis avaliados indica uma possível incapacidade da rede atual de assegurar a conservação de processos evolutivos e diversidade local.

Esse conjunto de resultados é consistente com análises globais recentes, como as de Venter et al. (2014), que mostraram que expandir áreas protegidas apenas em função do menor custo — e sem priorizar áreas de alta biodiversidade — resulta em ganhos ínfimos de cobertura efetiva (cerca de 6% a mais de espécies ameaçadas protegidas), enquanto pequenas elevações no custo de aquisição poderiam garantir um aumento cinco vezes maior em espécies efetivamente protegidas. Portanto, torna-se imperativo que a expansão de áreas protegidas na Caatinga adote abordagens sistemáticas de planejamento que considerem simultaneamente a representatividade ecológica, a proteção de endemismos, a conectividade de habitat e a efetividade jurídica das categorias de manejo.

Todo o contexto aqui discutido é particularmente preocupante na Caatinga pela área ser marcada por uma elevada singularidade biológica e endemismo (Fernandes et al., 2020, Soares e Loeuille, 2024), mas historicamente negligenciada em políticas públicas de conservação (Leal et al., 2005; Santos et al., 2011). O baixo percentual de cobertura de registros avaliados neste e em outros estudos (e.g. Teixeira et al., 2021) reflete a insuficiência da rede de UCs quanto sua inadequação quanto à localização, tamanho e conectividade. Neste sentido, a fragmentação e o isolamento das UCs existentes tornam-se especialmente danosos em uma área sazonalmente

seca, onde a resiliência ecológica é naturalmente mais baixa e a recuperação da vegetação torna-se mais lenta (Pennington et al., 2009).

Silva e Barbosa (2017) demonstram que a maioria das ecorregiões da caatinga atravessam um percentual superior a 50% da área comprometida pela atividade humana, em especial o extrativismo, expansão urbana e queimadas. Isso, aliado aos dados históricos do IBGE (2018) que mostram que a região Nordeste tem apresentado acentuado crescimento populacional e industrial nos últimos anos, sendo a segunda região mais populosa do Brasil, ocasionando, por consequência, ainda mais exploração de áreas naturais e deposição de poluentes, o que aumenta nossa preocupação.

Para que o sistema de UCs da Caatinga cumpra efetivamente sua função conservacionista, é urgente a adoção de uma abordagem integrada e baseada nas evidências dos estudos disponíveis. A aplicação de ferramentas de planejamento sistemático da conservação, como a modelagem de distribuição potencial de espécies, análise de lacunas (*gap analysis*) (Alves e Loeuille, 2018; Soares et al., 2022) e priorização baseada em critérios ecológicos e evolutivos (Frota et al., 2023; Richard e Whittaker, 2010), podem auxiliar o direcionamento da expansão e o redesenho da rede de UCs na área de estudo. Além disso, a conservação *ex situ*, especialmente através de bancos de sementes, também é uma alternativa que já se demonstra eficiente e pode ser considerada como estratégia complementar para espécies raras e/ou com distribuição restrita (Nascimento e Meiado, 2016).

Conclusões

A Caatinga apresenta nove áreas de endemismo. Observamos que os grandes blocos geológicos com composição edáfica variável — que formam a base estrutural da Caatinga — parecem exercer forte influência em uma escala mais ampla, sendo determinantes para a classificação geral da área de estudo. Contudo, internamente a alguns destes blocos as diversas AoEs detectadas em escala mais fina parecem estar isoladas pelos principais mananciais que que são encontrados nestas regiões. Com base nesses achados, levantamos a hipótese de que esses cursos d'água podem atuar como barreiras geográficas relevantes, contribuindo para a segregação espacial de linhagens e, conseqüentemente, para os padrões de endemismo detectados na área de estudo.

As AoEs obtidas revelaram um importante alinhamento com a atual subdivisão distrital da Província Caatinga, evidenciando que estes locais compreendem unidades evolutivas testáveis para a área e, neste sentido, a proposta de regionalização da Caatinga apresenta avanços importantes. No entanto, há inconsistências conceituais e metodológicas relevantes

quanto à nomenclatura e à inclusão de áreas que devem ser revistas. O uso do termo “Domínio Biogeográfico”, no contexto em que está, não é apropriado para a Caatinga pois fere a hierarquia nomenclatural. Áreas evolutivamente relacionadas com outros componentes bióticos, como os brejos de altitude, não devem ser incluídos como um distrito pertencente à esta província nem considerados como áreas transitórias, pois a regionalização de unidades biogeográficas deve refletir padrões histórico-evolutivos.

A análise da cobertura das Unidades de Conservação (UCs) frente ao nosso conjunto de dados referente à flora endêmica da Caatinga evidencia que o sistema atual de áreas protegidas, na configuração em que está, é estruturalmente insuficiente para garantir a conservação efetiva da diversidade de espécies avaliadas. A baixa representatividade espacial, a predominância de UCs de Uso Sustentável e a frágil proteção de Áreas de Endemismo (AoEs) e espécies raras indicam uma desconexão entre a rede de UCs vigente e os padrões biogeográficos e ecológicos que deveriam orientar sua configuração.

Esses resultados reforçam a urgência de reformular estratégias de conservação na Caatinga com base em abordagens sistemáticas e orientadas por critérios de endemismo, vulnerabilidade e conectividade ecológica. A incorporação de dados científicos atualizados, somada ao uso de ferramentas como análise de lacunas e modelagem de distribuição de espécies pode guiar a expansão e o redesenho das UCs, promovendo maior eficácia no enfrentamento das pressões antrópicas crescentes sobre este ecossistema singular e historicamente negligenciado.

Referências

- Aagesen, L., Szumik, C. and Goloboff P. 2013. Consensus in the search for areas of endemism. *Journal of Biogeography* 4(11): 2011-2016. <https://doi.org/10.1111/jbi.12172>.
- Ab'Sáber, A.N. 1974. O domínio morfoclimático semiárido das Caatingas brasileiras. *Geomorfologia* 43: 1-39.
- Alves, F.V. and Loeuille, B. 2021. Geographic distribution patterns of species of the subtribe *Lychnophorinae* (Ansteraceae: Vernoniae). *Rodriguésia* 72: e02072019. <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860202172072>.
- Andrade-Lima, D. 1981. The caatinga dominium. *Revista Brasileira de Botânica* 4: 149-153.
- Bahia. 2023. Atlas Águas da Bahia: segurança hídrica do uso da água. Salvador: Secretaria de Infraestrutura Hídrica e Saneamento (SIHS). 147pp.
- Biond, M., D'Alessandro P., Simone, W. and Lannella M. 2021. DBSCAN and GIE, Two Density-Based “Grid-Free” Methods for Finding Areas of Endemism: A Case Study of Flea Beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) in the Afrotropical Region. *Insects* 12(12): 1–17. . <https://doi.org/10.3390/insects12121115>.
- Burlakova, L.E., Karatayev, A.Y., Karatayev, V.A., May, M.E., Bennett, D.L. and Cook, M.J. 2011. Endemic species: Contribution to community uniqueness, effect of habitat alteration, and conservation priorities. *Biological Conservation* 144(1): 155-165. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.08.010>.
- Caballero-Viñas, C., Sánchez-Nava, P., Aguilar-Ortigoza, C. and Morrone, J.J. 2021. Dispersal of North American Polymorphidae (Acanthocephala) and aquatic birds (Anatidae and Rallidae) along the Central Migratory Flyway. *Journal of Zoological Systematics Evolutionary Research* 59: 561–575. <https://doi.org/10.1111/jzs.12450>.
- Cabrera, A.L. and Willink, A. 1973. Biogeografía da América Latina, Serie de Biología, monografía n° 13. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Departamento de Asuntos Científicos, Secretaría General. Organización de Estados Americanos, Washington.
- Casagrande, D., Roig-Juñent, S. and Szumik, C. 2009. Endemismo a diferentes escalas espaciales: un ejemplo con Carabidae (Coleóptera: Insecta) de América del Sur austral. *Revista Chilena de Historia Natural* 82(1): 17-42. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2009000100002>.
- Colli-Silva, M., Vasconcelos, T.N.C., and Pirani, J.R. 2019. Outstanding plant endemism levels strongly support the recognition of campo rupestre provinces in mountaintops of eastern

- South America. *Journal of Biogeography* 46(8): 1723–1733. <https://doi.org/10.1111/jbi.13585>.
- Corrêa, A.C., Guerra, A.J.T. and Couto, E.G. 2010. Megageomorfologia e Morfoestrutura do Planalto da Borborema. *Revista do Instituto Geológico* 27(1): 77–92.
- Crother, B.I. and Murray, C.M. 2011. Ontology of areas of endemism. *Journal of Biogeography* 38: 1009–1015. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02483.x>.
- Ebach, M. and Williams DM. 2010. Aphyly: A Systematic Designation for a Taxonomic Problem. *Evolutionary Biology* 37: 123–127. <https://doi.org/10.1007/s11692-010-9084-5>.
- Escalante, T., Rodríguez-Tápia, G. and Morrone, J.J. 2021. Toward a biogeographic regionalization of the Nearctic region: Area nomenclature and digital map. *Zootaxa* 3(1): 351–375 <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5027.3.3>.
- Escalante, T. 2009. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista mexicana de biodiversidad* 80(2): 551–560.
- Estrada-Márquez, A.S., Morrone, J.J. and Villaseñor, J.L. 2021. Areas of endemism of two biogeographic provinces in central Mexico based on their endemic Asteraceae: a conservation proposal. *Revista mexicana de biodiversidad* 92: 1–17. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.3470>.
- Fattorini, S. 2017. Endemism in historical biogeography and conservation biology: concepts and implications. *Biogeographia – The Journal of Integrative Biogeography* 32: 47–75. <https://doi.org/10.21426/B632136433>.
- Fernandes, M.F., Cardoso, D. and Queiroz L.P. 2020. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. *Journal of Arid Environments* 174: 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.104079>.
- Fernandes, M.F, Cardoso, D. and Pennington, R.T. 2022. The Origins and Historical Assembly of the Brazilian Caatinga Seasonally Dry Tropical Forests. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10: 1–13. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.723286>.
- Fernandes, M.F. and Queiroz, L.P. 2018. Vegetação e Flora da Caatinga. *Ciência e Cultura* 70(4): 51–56. <http://dx.doi.org/10.21800/2317-66602018000400014>.
- Fjeldså, J. and Lovett, J.C. 1997. Geographical patterns of old and young species in African forest biota: The significance of specific montane areas as evolutionary centres. *Biodiversity & Conservation* 6: 325–346. <https://doi.org/10.1023/A:1018356506390>.

- Flora e Funga do Brasil 2022. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 03 apr. 2022
- Frota, A., Morrone, J.J. and Graça, W.J. 2023. Evolutionary biogeography of Cnesterodontini (Teleostei: Poeciliidae): area relationships and priority ranking for conservation. *Aquatic Sciences* 85: 1–17. <https://doi.org/10.1007/s00027-023-00947-x>.
- García-Navarrete, P.G., Escalante, T., Espinosa, D. and Morrone, J.J. 2023. Evolutionary biogeography of the Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Journal of Natural History* 57: 685–709. 023. <https://doi.org/10.1080/00222933.2023.2203337>.
- Gaston, K. 1998. Rarity as double jeopardy. *Nature* 394: 229–230. <https://doi.org/10.1038/28288>.
- Goerck, J.M. 1999. Distribution of birds along an elevational gradient in the Atlantic forest of Brazil: implications for the conservation of endemic and endangered species. *Bird Conservation International* 9: 235–253. <https://doi.org/10.1017/S0959270900003439>.
- Grant, V. 2003. Incongruence between cladistic and taxonomic systems. *American Journal of Botany* 90 (9): 1263-1270.
- Groom, M.J, Meffe, G.K. and Carroll, C.R. 2006. *Principles of Conservation Biology*. Massachusetts: Sinauer Associates, 816 p.
- Harold, A.S. and Mooi, R.D. 1994. Areas of Endemism: Definition and Recognition criteria. *Systematic Biology* 43(2): 261–266.
- Harrison, S. and Noss R. 2017. Endemism hotspots are linked to stable climatic refugia. *Annals of Botany*, 119(2), 207-214. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw248>.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2019. Mapa de biomas do Brasil. Escala 1:250.000. IBGE, Rio de Janeiro. Acessado em 04 de maio de 2023, em <https://www.ibge.gov.br/geociencias/cartas-e-mapas/informacoes-ambientais/15842-biomas.html>.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. Mapa de biomas do Brasil. Escala 1:5.000. IBGE, Rio de Janeiro. Acessado em 04 de maio de 2023, em <http://www.terrabrasilis.org.br/ecotecadigital/index.php/estantes/mapas/563-mapa-de-biomas-do-brasil>.
- Leitão, R.P, Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S.E., Baraloto, C., Fortunel, C., Mendonça, F.P. and Mouillot, D. 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283(1828): 20160084. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.0084>.

- Lima, R.A.F., S  nches-T  pia, A., Mortara, S.R., Steege, H. and Siqueira, M.F.. plantR: An R package and workflow for managing species records from biological collections. *Methods in Ecology and Evolution* 14: 332–339. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13779>.
- Lima, R.D., Fernandes, M.F., Vasconcelos, M.F., Cardoso, D. and Queiroz, L.P. Disparate biomes within the Caatinga region are not part of the same evolutionary community: A reply to Araujo et al. (2022). *Journal of Arid Environments* 209: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2022.104901>.
- Lima, R.D. 2021. Birds of the Caatinga revisited: The problem of enclaves within, but not of, the Caatinga. *Journal of Arid Environments* 191: 3–11. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2021.104537>.
- Magdalena, U.R., Silva, L.A.E., Lima, R.O., Bellon, E., Ribeiro, R., Oliveira, F.A., Siqueira, M.F. and Forzza, R.C. 2018. A new methodology for the retrieval and evaluation of geographic coordinates within databases of scientific plant collections. *Applied Geography* 96: 11–15. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2018.05.002>.
- Moro, M.F., Amorim, V.O., Queiroz, L.P., Costa, L.R.F., Maia, R.P., Taylor, N.P. and Zappi, D.C. 2024. Biogeographical Districts of the Caatinga Dominion: A Proposal Based on Geomorphology and Endemism. *The Botanical Review* 90: 376–429. <https://doi.org/10.1007/s12229-024-09304-5>.
- Morrone, J.J. and Ebach, M.C. 2022. Toward a terrestrial biogeographical regionalisation of the world: historical notes, characterisation and area nomenclature. *Australian Systematic Botany* 35(3): 187–224. <https://doi.org/10.1071/SB22002>.
- Morrone, J.J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51 (1): 467–494.
- Morrone, J.J. 2009. *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. Columbia University Press, New York.
- Morrone, J.J. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782 (1): 1–110. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>.
- Morrone, J.J. 2014a. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782 (1): 001–110. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>.
- Morrone, J.J. 2014b. Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics* 30: 202–214. <https://doi.org/10.1111/cla.12039>.

- Morrone, J.J. 2018. The spectre of biogeographical regionalization. *Journal of Biogeography* 45(2): 1-7. <https://doi.org/10.1111/jbi.13135>.
- Moura, C.O., Melo, P.H.A, Amorim, E.T., Marcusso, G.M. and Carvalho-Silva, M. 2022. *Peperomia* (Piperaceae) endemic to Brazil: Distribution, richness, and conservation status. *Flora* 297: e152170. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152170>.
- Moura-Fé, M.M. 2017. Planalto, cuesta, glint: a Geomorfologia da Ibiapaba Setentrional (região Noroeste do Ceará, Brasil). *Revista Brasileira de Geografia Física* 10(6): 1846-1858.
- Narváez-Gomez, J.P., Szumik, C.A., Goloboff, P.A. and Lohmann, L.G., 2022. Unravelling distribution patterns of neotropical lianas: an analysis of endemism of tribe Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 199, 470–495. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab066>.
- Nascimento, J.P.B. and Meiado, M.V. 2016. In situ or ex situ seed conservation: which is the more effective way to maintain seed longevity of an endangered cactus?. *Plant Species Biology* 32(2):115-120. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12131>.
- Neves, D.M., Dexter, K.G., Pennington, R.T., Bueno, M.L. and Oliveira-Filho, A.T. 2015. Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. *Journal of Biogeography* 42: 1566-1576. <https://doi.org/10.1111/jbi.12529>.
- Oliveira, U., Breskovit, A.D. and Santos AJ. 2015. Delimiting Areas of Endemism through Kernel Interpolation. *PlosOne* 10(1): e0116673. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116673>
- Oliveira, U., Vasconcelos, M. and Santos AJ. 2017. Biogeography of Amazon birds: rivers limit species composition, but not areas of endemism. *Scientific Reports* 7 (2292): 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03098-w>.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. and Kassem, K.R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. *Bioscience* 51(11): 933-938.
- Pacheco, C.S.G.R. and Oliveira, N.M.G.A. 2016. Caracterização histórico-ambiental da APA dunas e veredas do baixo-médio São Francisco (BA). 7(2): 29-44. <http://doi.org/10.6008/SPC2179-6858.2016.002.0003>.

- Parra, R., Pereira, R.G.F.A. and Purificação, C.G.C. 2023. Caves, Karst Features and Speleological Heritage in Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Revista Brasileira de Geomorfologia* 24(4): 1-16. <http://dx.doi.org/10.20502/rbg.v24i4.2402>.
- Prado, D. 2003. As Caatingas da América do Sul. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC (eds) *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária da UFPE, Recife, pp 3-73.
- Queiroz, L.P., Cardoso, D., Fernandes, M., Moro, M.F. 2017. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In: Silva, J.M.C., Leal, I.R. and Tabarelli, M. *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. Springer: Swtzerland, pp. 23–63.
- Queiroz, L.P. 2006. The Brazilian Caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. In: Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA (eds) *Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation*. CRC Press, London, pp 121–158.
- Reid, W.V. 1998. Biodiversity hotspots. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 275-280.
- Richardson DM, Whittaker RJ. 2010. Conservation biogeography – foundations, concepts and challenges. *Diversity and Distributions*, 16: 313-320. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00660.x>.
- Rizzini, C.T. 1963. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica (florístico-sociológica) do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia* 25(1): 3–64.
- Schmeller, D.S., Gruber, B., Budrys, E., Framsted, S., Lengyel, K. 2008. National responsibilities in European species conservation: a methodological review. *Conservation Biology*, 22: 593-601.
- Silva, J.L. and Vaz-de-Melo, F. 2020. Areas of endemism in the Brazilian Atlantic Forest based on the distribution of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Iheringia serie Zoologia* 110: 1-10. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2020003>.
- Silva, J.M.C. and Barbosa, L.C.F. 2017. Impact of Human Activities on the Caatinga. In: Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M. (Eds.). *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. Pp 359-368.
- Silva, J.M.C., Tabarelli, M., Fonseca, M.T., Lins, L.V. (orgs). 2004. Biodiversidade da caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Soares, G. and Loeuille, B. 2024. An overview of Asteraceae in the Brazilian Caatinga: species diversity, distribution, collection history and endemic species conservation. *Acta Botanica Brasilica* 38: e20230212. <https://doi.org/10.1590/1677-941X-ABB-2023-0212>.

- Soares, G., Roque, N., Alves, F.V.S., Amorim, V.O., Barbosa, M.L., Guterres, A.V.F., Alves, M. and Loeuille, B. 2022. Using an Asteraceae checklist to understand collection history, species density and conservation implications: a case study in the state of Alagoas, Northeastern Brazil. *Phytotaxa* 571(1): 21-38. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.571.1.2>.
- Szumik, C.A., Golobof, P.A. 2004. Areas of Endemism: An improved Optimality Criterion. *Systematic Biology* 53(6): 968–977 <https://doi.org/10.1080/10635150490888859>.
- Teixeira, M.G., Venticinque, E.M., Lion, M.B. and Pinto, M.P. 2021. The Brazilian Caatinga protected areas: an extremely unbalanced conservation system. *Environmental Conservation* 48(4): 287-294. <https://doi.org/10.1017/S0376892921000308>.
- Veloso, A.L. and Sampaio, E.V.S.B., Parayn FGC (Orgs). 2002. Ecorregiões propostas para o Bioma Caatinga: resultados do Seminário de Planejamento Ecorregional da Caatinga / Aldeia-PE. Recife: Associação Plantas do Nordeste; Instituto de Conservação Ambiental The Nature Conservancy do Brasil. 72pp.
- Veloso, H.P. 1964. Os grandes climaxes do Brasil: IV - considerações gerais sobre a vegetação da região nordeste. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 62: 203-223.
- Venter, O., Fuller, R.A., Segan, D.B., Carwardine, J., Brooks, T., Butchart, S.H.M., et al. (2014) Targeting Global Protected Area Expansion for Imperiled Biodiversity. *PLoS Biol* 12(6): e1001891. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001891>.
- Versieux, L.M., Dávila, N., Delgado, G.C., de Sousa V.F., de Moura, E.O., Filgueiras, T., Alves, M.V., Carvalho E., Piotto, D., Forzza, R.C., Calvente, A., and Jardim, J.G. Integrative research identifies 71 new plant species records in the state of Rio Grande do Norte (Brazil) and enhances a small herbarium collection during a funding shortage. *PhytoKeys* 18(86): 43-74. doi: 10.3897/phytokeys.86.13775.
- Zanella, F.C.V. 2010. Evolução da biota da diagonal seca de formações abertas da América do Sul. In: Carvalho, C.J.B., Almeida, A.B. (Orgs.). *Biogeografia da América do Sul*. São Paulo: Roca, p. 198-220.

Figuras e legendas

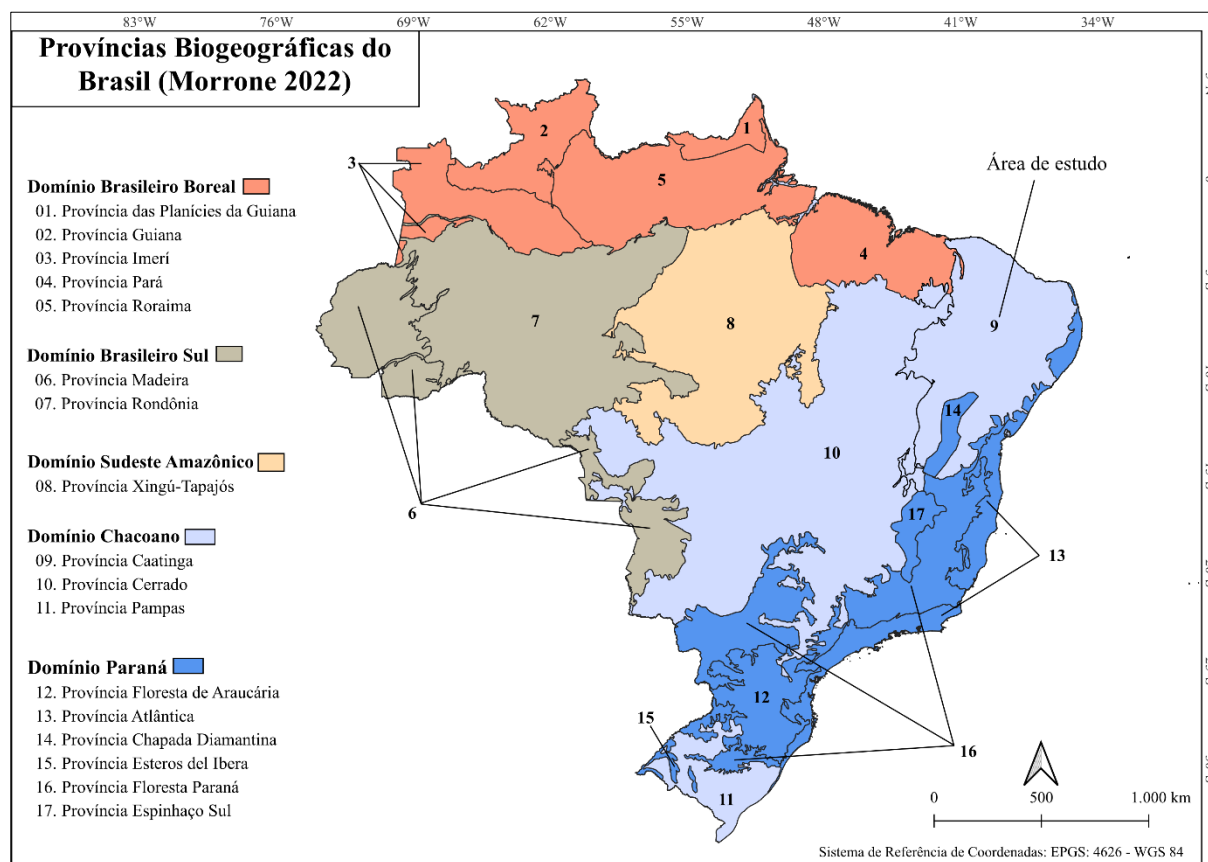


Figura 1. Distribuição das Províncias Biogeográficas propostas em Morrone (2014a) e mapeadas em Morrone (2022) no território brasileiro.

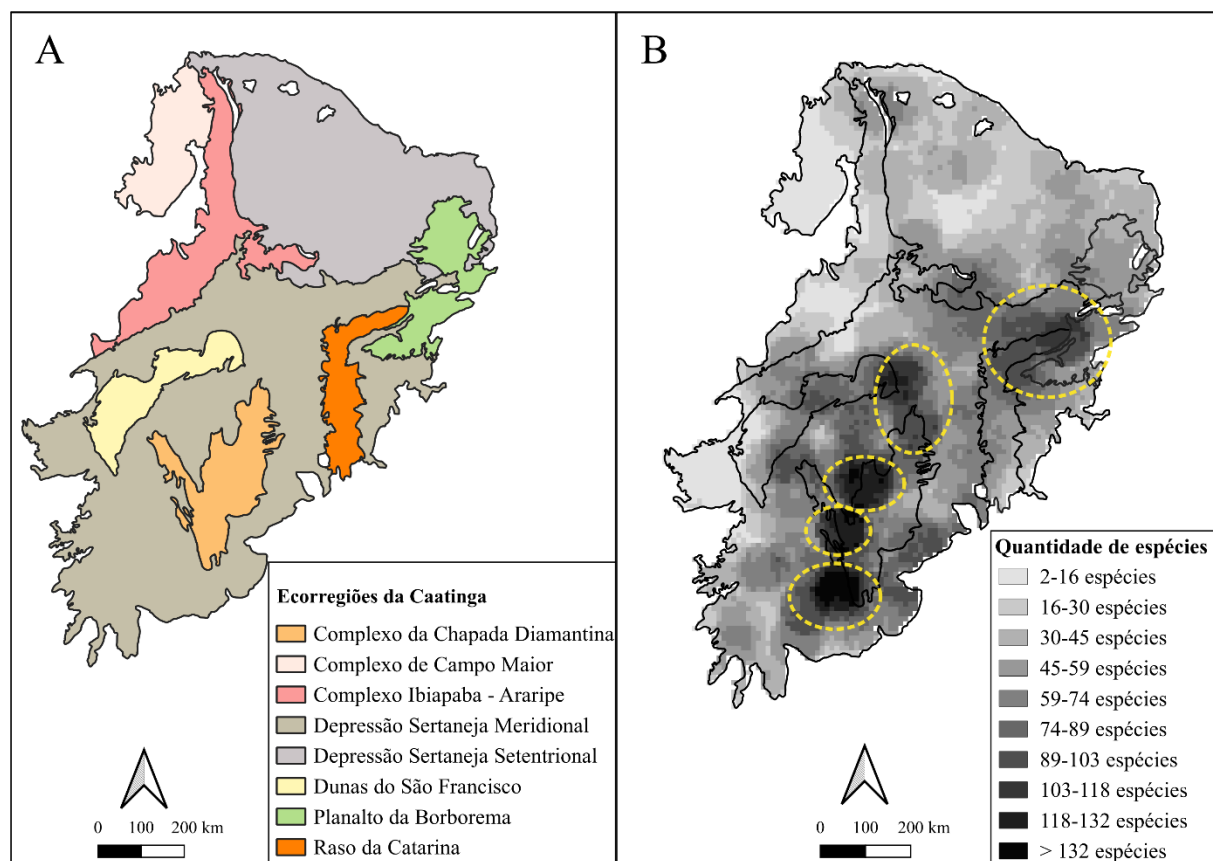


Fig. 2. Resultado da análise de riqueza de espécies evidenciando os cinco núcleos de riqueza de espécies endêmicas da área sobrepostas ao sistema de ecorregiões proposto por Veloso et al (2002). **A.** Ecorregiões propostas para a Caatinga. **B.** Riqueza de espécies endêmicas.

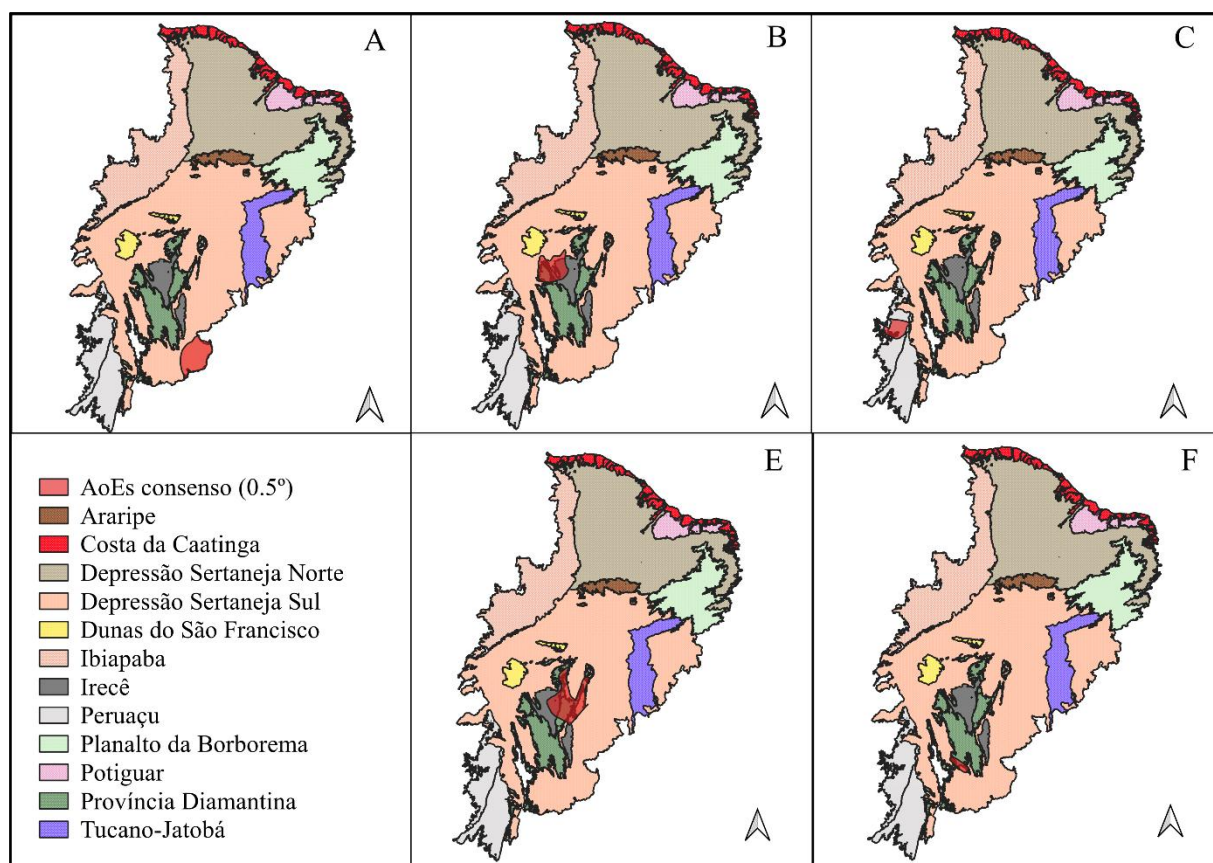


Fig. 3. Resultados da Análise de Endemicidade com tamanho de grid fixado em 0.5°, sobrepostos ao sistema de regionalização em Distritos Biogeográficos propostos em Moro et al. (2024). **A.** AoE 0: Boa Nova. **B.** AoE 1: Diamantino Norte setor Oeste. **C.** AoE 2: Peruaçu Norte. **E.** AoE 3: Diamantino Norte setor Leste. **F.** AoE 4: Rio de Contas.

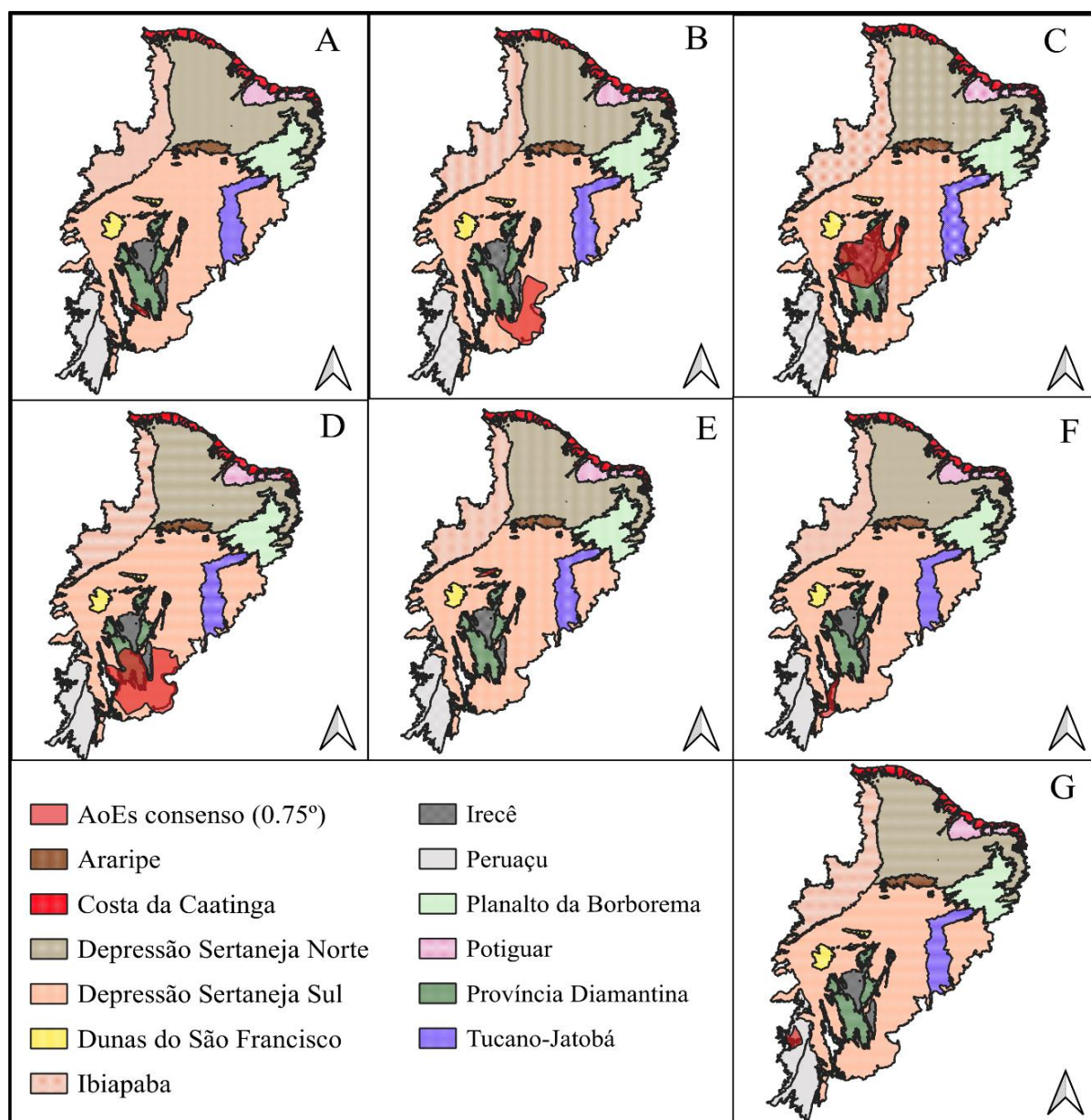


Fig. 4. Resultados da Análise de Endemicidade com tamanho de *grid* fixado em 0.75° , sobrepostas ao sistema de regionalização em Distritos Biogeográficos propostos em Moro et al. (2024). **A.** AoE 0: Rio de Contas. **B.** AoE 1: Depressão Sul **C.** Diamantino-Norte **D.** Sul da Depressão Sertaneja Sul **E.** Dunas do São Francisco Norte **F.** Caatinga Rupestre. **G** Peruaçu Norte.

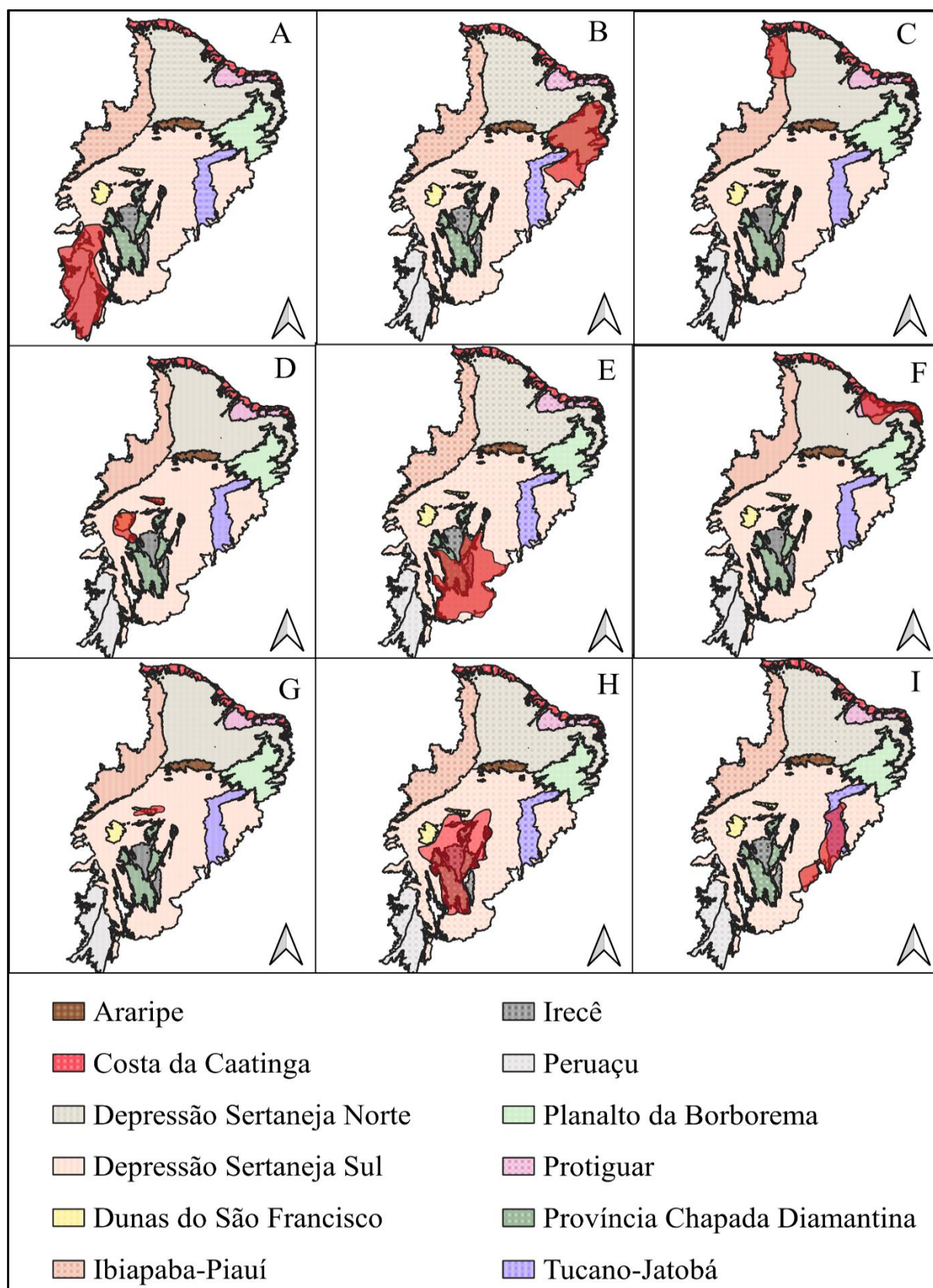


Fig. 5. Áreas de Endemismo consenso obtidas com tamanho de *grid* fixado em 1.0°, sobrepostas ao sistema de regionalização em Distritos Biogeográficos propostos por Moro *et al.* (2024). **A.** AoE 1: Peruaçu. **B.** AoE 2: Planalto da Borborema. **C.** AoE 3: Ibiapaba Norte. **D.** AoE 4: Dunas do São Francisco. **E.** AoE 5: Sul da Depressão Sertaneja Sul. **F.** AoE 6: Portuguar. **G.** AoE 7: Dunas do São Francisco Norte. **H.** AoE 8: Diamantina. **I.** AoE 9: Tucano-Jatoba Sul.

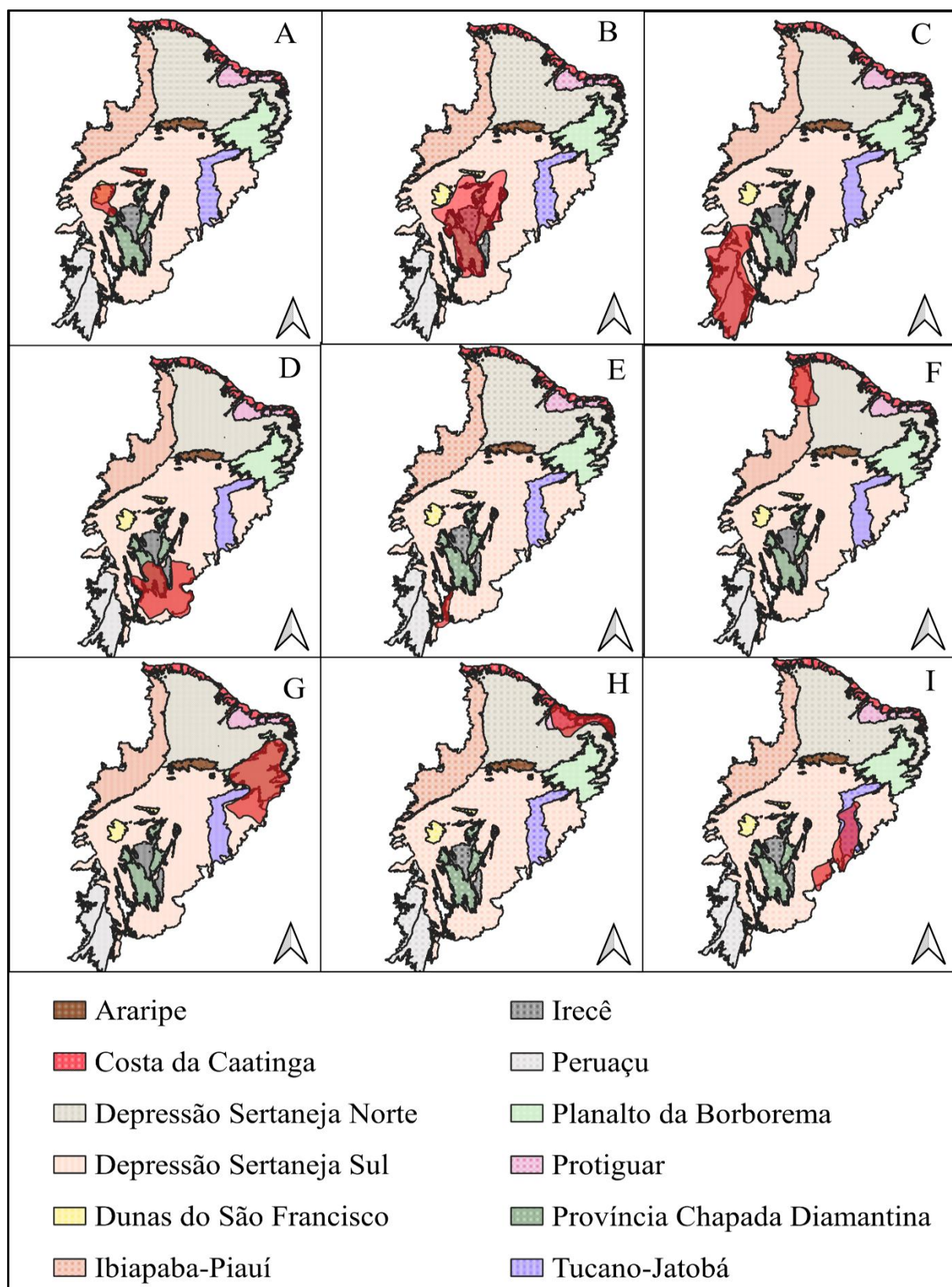


Fig. 6. Áreas de Endemismo gerais e generalizadas compostas detectadas para a Província Caatinga sobrepostos aos Distritos Biogeográficos propostos em Moro *et al.* (2024). **A.** Complexo Dunas do São Francisco. **B.** Complexo Diamantina. **C.** Complexo Peruaçu. **D.** Complexo Sul da Depressão Sertaneja Sul. **E.** Caatinga Rupestre. **F.** Ibiapaba Norte. **G.** Planalto da Borborema. **H.** Potiguar. **I.** Tucano-Jatobá Sul.

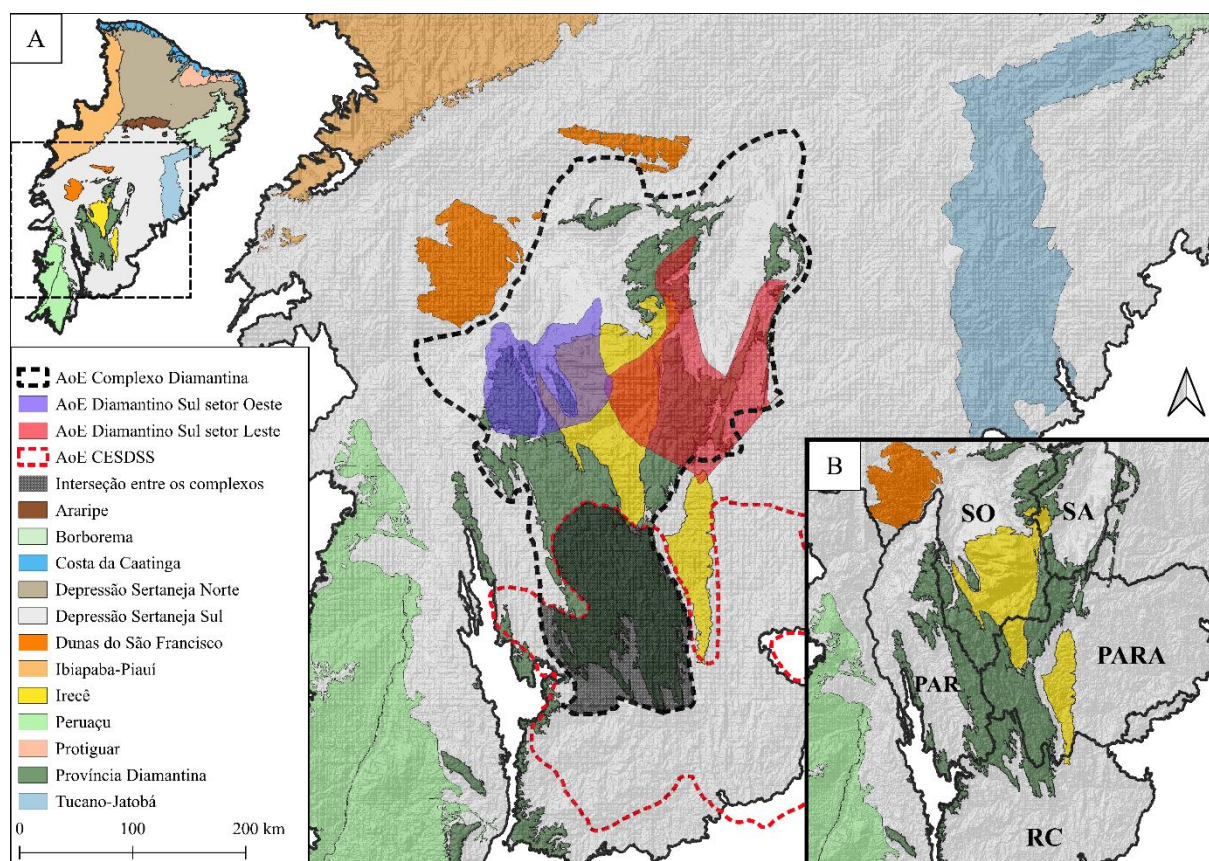


Fig. 7. A. Representação esquemática das AoEs que representam os complexos Endêmico Diamantina (CED) e Sul da Depressão Sertaneja Sul (CSDSS), evidenciando a subdivisão do CED nos setores Norte (delimitado por duas AoEs – diamantino Leste e Diamantino Oeste) e Sul (delimitado por uma zona de transição com o CSDSS). B. Distribuição das bacias hidrográficas na região de estudo. Abreviações: PARA: Paraguaçu. RC: Rio de Contas. PAR: Paramirim. SO: Sobradinho. SA: Salitre.

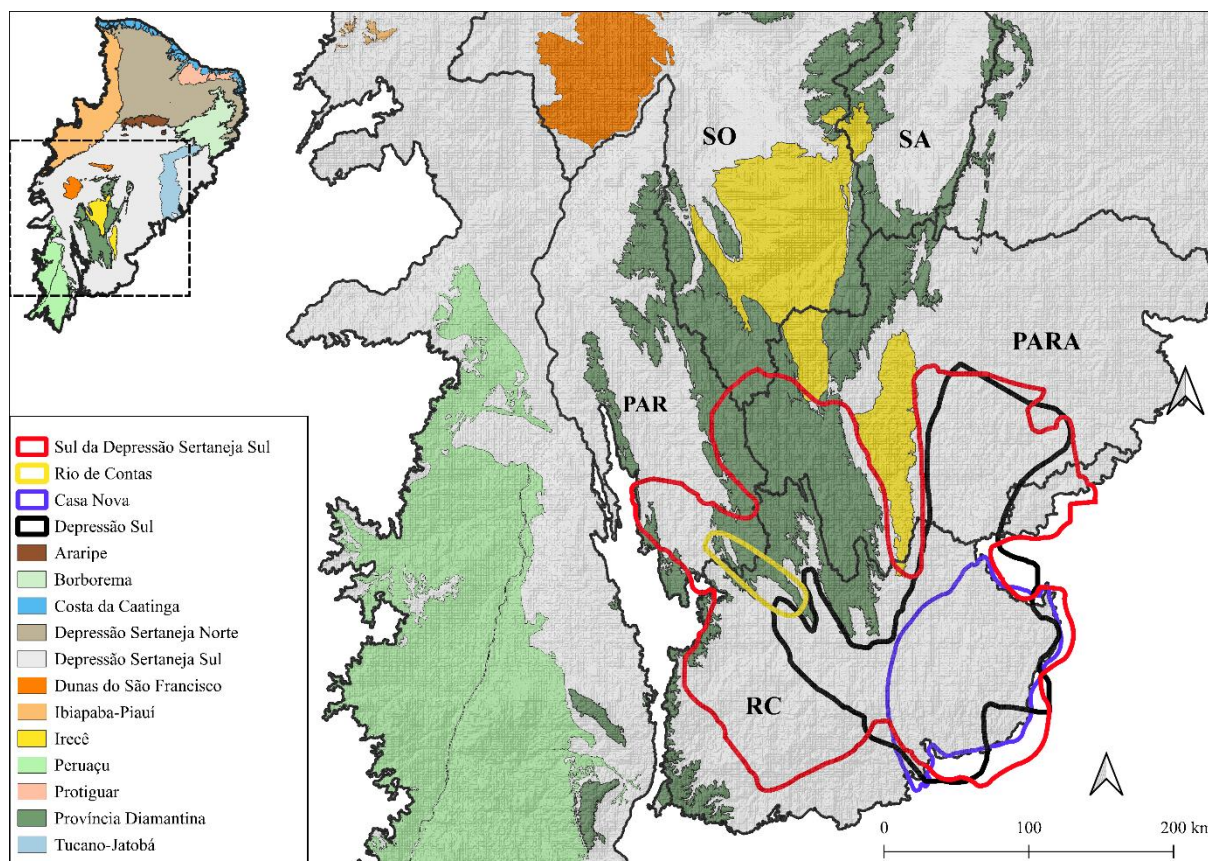


Fig. 8. Representação esquemática das AoEs que compõem a AoE Sul da Depressão Sertaneja Sul (SDSS) na área de estudo e sobrepostas às bacias hidrográficas da região. Abreviações das bacias hidrográficas: Para: Paraguaçu. RC: Rio de Contas. PAR: Paramirim. SO: Sobradinho. SA: Salitre.

Tabela 1. Percentuais de Cobertura das Unidades de Conservação da Caatinga nos cinco grandes núcleos de riqueza de espécies endêmicas obtidos. Abreviações: APA: Área de Proteção Ambiental; EE: Estação Ecológica; MN: Monumento Natural; RVS: Refúgio de Vida Silvestre; RB: Reserva Biológica; ARIE: Área de Relevante Interesse Biológico; RPPN: Reserva Particular do Patrimônio Natural.

Núcleos de Riqueza	Área total (Km²)	Percentual de cobertura	UC's incluídas no núcleo	Tipo de Proteção
Núcleo 1	42290,01	4%	APA Serra Branca	Uso Sustentável
			EE Raso da Catarina	Proteção Integral
			EE Serra da Canoa	Proteção Integral
			MN do Rio São Francisco	Proteção Integral
			Parque Nacional do Catimbau	Proteção Integral
			RVS dos Morros do Caraunã	Proteção Integral
			RB de Serra Negra	Proteção Integral
Núcleo 2	23946,52	11%	APA do Boqueirão da onça	Uso Sustentável
			APA Lago do Sobradinho	Uso Sustentável
			Parque estadual Serra do Areal	Proteção Integral
			Parque Nacional do Boqueirão da Onça	Proteção Integral
			RVS Riacho do Pontal	Proteção Integral
Núcleo 3	17744, 06	3.77%	APA Gruta dos Brejões	Uso Sustentável
			MN Cachoeira do Ferro Doido	Proteção Integral
			Parque Estadual das Sete Passagens	Proteção Integral
			Parque Estadual do Morro do Chapéu	Proteção Integral
Núcleo 4	12372,69	16%	APA Marimbus/Iraquara	Uso Sustentável
			Parque Nacional da Chapada Diamantina	Proteção Integral
Núcleo 5		3.90%	APA Serra do Barbado	Uso Sustentável
			ARIE Nascente do Rio de Contas	Uso Sustentável
			RPPN Ave Natura	Uso Sustentável

RPPN Itamarandiba	Uso Sustentável
RPPN Natura Mater	Uso Sustentável
RPPN Natura Serrada	Uso Sustentável
RPPN Serra das Almas de Rio de Contas	Uso Sustentável
RPPN Volta do Rio	Uso Sustentável

Tabela 2. Resultados da cobertura das AoEs consenso obtidas para a Província Caatinga.

AoE consenso	Espécies da AoE	Espécies cobertas	Registros cobertos
AoE 0 (0.5°)	4	1	5.26%
AoE 1 (0.5°)	5	2	27%
AoE 2 (0.5°)	3	0	0%
AoE 3 (0.5°)	7	4	16%
AoE 4 (0.5°)	2	0	0%
AoE 0 (0.75°)	2	0	0%
AoE 1 (0.75°)	9	2	5.08%
AoE 2 (0.75°)	12	4	14%
AoE 3 (0.75°)	15	4	6.30%
AoE 4 (0.75°)	3	3	85%
AoE 5 (0.75°)	3	0	0%
AoE 6 (0.75°)	4	0	0%
AoE 0 (1.0°)	9	1	6%
AoE 1 (1.0°)	10	6	16%
AoE 2 (1.0°)	4	3	20%
AoE 3 (1.0°)	7	3	16.60%
AoE 4 (1.0°)	25	11	6.80%
AoE 5 (1.0°)	3	2	5%
AoE 6 (1.0°)	3	3	60%
AoE 7 (1.0°)			31%
AoE 8 (1.0°)	4	2	5.08%

Material Suplementar

Tabela Suplementar S1. Áreas de Endemismo Consenso recuperadas para Angiospermas endêmicas da Província Caatinga baseadas em Análise de Endemicidade

Grid size	AoE	AoE size	IE variation	Species and E value
0.5° x 0.5°	0	7	2.14286–2.64286	<i>Aechmea ovaldoana</i> (0.000–0.750), <i>Diplopterys sepium</i> (0.500–0.800), <i>Distimake igneus</i> (0.700–0.750), <i>Sparattosperma caatingae</i> (0.438 – 0.643).
	1	8	2.12500–2.87500	<i>Cnidoscolus rupestris</i> (0.375–0.571), <i>Duguetia dicholepdota</i> (0.000–0.750), <i>Manihot alterniflora</i> (0.000 – 0.750), <i>Melocactus azureus</i> (0.750 – 1.000), <i>Varronia maoy</i> (0.000–0.750).
	2	4	2.37500–2.62500	<i>Facheiroa cephaliomelana</i> (0.750), <i>Jatropha paganuccii</i> (0.875), <i>Pseudobombax calcicola</i> (0.750).
	3	8	2.50000–4.25000	<i>Centrocema sericiflorum</i> (0.625–1.000), <i>Hohenbergia lativaginata</i> (0.000 – 0.625), <i>Luetzelburgia neurocarpa</i> (0.625–1.000), <i>Manihot diamantinensis</i> (0.500 – 1.000), <i>Melocactus glauscescens</i> (0.000–0.500), <i>M. pachyacanthus</i> (0.000 – 0.500), <i>Moldenhawera brasiliensis</i> (0.000–0.458).
	4	2	2.00000–2.25000	<i>Aeschynomene soniae</i> (1.000), <i>Stigmaphyllon caatingola</i> (1.000).
0.75° x 0.75°	0	2	2.00000–2.25000	<i>Aeschynomene soniae</i> (1.000), <i>Stigmaphyllon caatingola</i> (1.000).
	1	7	2.33333–3.83333	<i>Monteverdia truncata</i> (0.000–0.235), <i>Jatropha palmatipartida</i> (0.000–0.500), <i>Hibiscus paterianus</i> (0.000–0.571), <i>Luetzelburgia harleyi</i> (0.000–0.500), <i>Solanum evolvuloides</i> (0.000–0.500), <i>Aechmea avaldoana</i> (0.000–0.800) <i>Sparattosperma catingae</i> (0.333–1.000), <i>Diplopterys sepium</i> (0.000–1.000), <i>Distimake igneus</i> (0.000–1.000).
	2	9	2.25000–6.12222	<i>Centrosema sericiflorum</i> (0.000–0.833), <i>Cnidoscolus rupestris</i> (0.000–1.000), <i>Facheiroa ulei</i> (0.000–0.400), <i>Hohenbergia lativaginata</i> (0.000–0.700), <i>Luetzelburgia neurocarpa</i> (0.000–1.000), <i>Mandevilla hatschbachii</i> (0.000–0.333), <i>Manihot alterniflora</i> (0.000–1.000), <i>M. diamantinensis</i> (0.000–1.000), <i>Melocactus azureus</i>

			(0.000–1.000), <i>M. glauscescens</i> (0.500–1.000), <i>M. pachyacanthus</i> (0.000–1.000), <i>Moldenhawera brasiliensis</i> (0.000–0.571).
3	10	2.33333–7.36844	<i>Aeschynomene sonie</i> (0.000–0.611), <i>Diplopteris bahiana</i> (0.333–1.000), <i>Eleocharis obpyriformis</i> (0.000–0.500), <i>Eugenia laxa</i> (0.611–1.000) <i>Gaya macrantha</i> (0.000–0.538), <i>Holoregmia viscida</i> (0.000–0.421), <i>Jatropha palmatipartida</i> (0.000–0.500), <i>Luetzelburgia harleyi</i> (0.000–0.500), <i>Mandevilla hatschbachii</i> (0.000–0.300), <i>Mansoa ivanii</i> (0.000–0.500), <i>Monteverdia truncata</i> (0.000–0.342), <i>Pavonia erythrolema</i> (0.000–0.577), <i>Peixotoa adenopoda</i> (0.000–0.500), <i>Senegalia ricoae</i> (0.611–1.000), <i>Stigmaphyllon caatingola</i> (0.000–0.611).
4	4	2.37500–2.62500	<i>Calliandra macrocalyx</i> (0.750), <i>Rhynchosia franciscana</i> (0.750), <i>Zornia ulei</i> (0.875).
5	6	2.04168–2.29167	<i>Chresta harleyi</i> (0.625), <i>Coursetia viscioides</i> (0.667), <i>Esenbeckia decidua</i> (0.750).
6	4	2.87500–3.12500	<i>Facheiroa cephaliomelana</i> (0.750), <i>Jatropha paganuccii</i> (0.875), <i>Micranthocereus dolichospermaticus</i> (0.500), <i>Pseudobombax calcicola</i> (0.750).
1° x 1°	0	2.00000–2.75000	<i>Allamanda calcicola</i> (0.000 – 1.000), <i>Coleocephalocereus goebelianus</i> (0.000–0.364), <i>Jatropha paganuccii</i> (0.000–1.000), <i>Micranthocereus dolichospermaticus</i> (0.000–0.500), <i>Coursetia vicioides</i> (0.000–0.700), <i>Pilosocereus densiaerolatus</i> (0.000–0.650), <i>Esenbeckia decidua</i> (0.000–800), <i>Dahlstedtia castaneifolia</i> (0.000–0.333), <i>Facheiroa cephaliomelana</i> (0.000 – 1.000).
1	15	2.26667–3.26667	<i>Mandevilla dardanoi</i> (0.000–1.000), <i>Ameroglossum manoel-felixii</i> (0.000–0.563), <i>Lippia pedunculosa</i> (0.000–0.833), <i>Dioscorea mucronata</i> (0.000 – 0.500), <i>Mesosphaerum caatingense</i> (0.000 – 0.750), <i>Myriopus andradelimae</i> (0.000 – 0.667), <i>Ameroglossum pernambucense</i> (0.000 – 0.583), <i>Tillandsia catimbauensis</i> (0.000–0.563), <i>Callianthe andrade-limae</i> (0.000 – 0.813), <i>Griffinia angustifolia</i> (0.000 – 0.667), <i>Calliandra angustifolia</i> (0.000–0.667).
2	7	2.00000–2.75000	<i>Encholirium erectiflorum</i> (0.625–1.000), <i>Mitracarpus fernandesii</i> (0.500–0.750), <i>Piqueriella brasiliensis</i> (0.000–0.563), <i>Fridericia pliciflora</i> (0.500–0.750).
3	4	2.750000–3.00000	<i>Macropsychnanthus marginatus</i> (0.667), <i>Mimosa xiquexiquensis</i> (0.583), <i>Pterocarpus monophyllus</i> (0.750), <i>Varronia mayoi</i> (0.750).

4	8	3.08333–14.33631	<i>Aeschynomene soniae</i> (0.625–1.000), <i>Alseis sertaneja</i> (0.000–0.464), <i>Cardiospermum bahianum</i> (0.000–0.417), <i>Chresta harleyi</i> (0.000–0.417), <i>Coleocephalocereus goebelianus</i> (0.000–0.393), <i>Diplopterys bahiana</i> (0.333–0.571), <i>Eugenia laxa</i> (0.000–0.700), <i>E. rosea</i> (0.000–0.611), <i>E. zigzag</i> (0.000–0.500), <i>Gaya macranta</i> (0.000–0.500), <i>Holoregmia viscida</i> (0.000–0.625), <i>Jacquemontia staplesii</i> (0.000–0.500), <i>Jatropha palmatipartida</i> (0.000–0.643), <i>Luetzelburgia harleyi</i> (0.000–0.714), <i>L. purpurea</i> (0.000–0.375), <i>Manihot pohliana</i> (0.000–0.643), <i>Mansoa ivanii</i> (0.000–0.800), <i>Monteverdia truncata</i> (0.000–0.667), <i>Orthophytum lemei</i> (0.000–0.458), <i>Pavonia erythrolema</i> (0.250–1.000), <i>Peixotoa adenopoda</i> (0.500–1.000), <i>Piptadenia irwinii</i> (0.000–0.700), <i>Senegalia ricoae</i> (0.000–0.700), <i>Senna harleyi</i> (0.000–0.500), <i>Solanum evolvuloides</i> (0.000–0.714), <i>Sparattosperma catingae</i> (0.000–0.714), <i>Stigmaphyllon caatingicola</i> (0.625–1.000).
5	11	2.31818–2.56818	<i>Borreria apodiensis</i> (0.636), <i>Mimosa leptantha</i> (0.773), <i>Tephrosia egregia</i> (0.909).
6	3	2.00000–2.25000	<i>Mitracarpus albomarginatus</i> (0.000–0.500), <i>Rhynchosia franciscana</i> (0.833–1.000), <i>Zornia ulei</i> (0.833–1.000).
7	7	4.83333–5.26941	<i>Abarema diamantina</i> (0.000–0.409), <i>Cnidoscoulous rupestris</i> (0.500–1.000), <i>Facheiroa ulei</i> (0.000–0.714), <i>Gaya manosperma</i> (0.000–0.0786), <i>Hohenbergia lativaginata</i> (0.643–1.000), <i>Macropsychanthus marginatus</i> (0.000–0.346), <i>Manihot alterniflora</i> (0.643–1.000), <i>Melocactus azureus</i> (0.500–1.000), <i>M. glauscescens</i> (0.643–0.1000), <i>M. pachyacanthus</i> (0.333–0.556), <i>Mimosa nothopteris</i> (0.000–0.500), <i>M. stuligera</i> (0.000–0.333), <i>Moldenhewera brasiliensis</i> (0.500), <i>Varronia harleyi</i> (0.000–0.385).
8	7	2.30769–2.55769	<i>Acalypha arciana</i> (0.346), <i>Hybanthopsis bahiensis</i> (0.462), <i>Manihot quinquefolia</i> (0.500), <i>Zornia echinocarpa</i> (1.000).

4 ARTIGO 2

Using an Asteraceae checklist to understand collection history, species density and conservation implications: a case study in the state of Alagoas, Northeastern Brazil

Gleison Soares, Nádia Roque, Fábio Vitalino dos Santos Alves, Vivian Oliveira Amorim, Maria Liris Barbosa, Ariana Vasque Frota Guterres, Maria Alves e Benoît Loeuille

ARTIGO PUBLICADO

Revista: Phytotaxa

Qualis Capes: A4

Fator JCR: 1.0

Data de publicação: 01/11/2022

Link de acesso: [acesse o artigo aqui](#)

Using an Asteraceae checklist to understand collection history, species density and conservation implications: a case study in the state of Alagoas, Northeastern Brazil

GLEISON SOARES^{1,7*}, NÁDIA ROQUE^{2,8}, FÁBIO VITALINO SANTOS ALVES^{1,9}, VIVIAN OLIVEIRA AMORIM^{3,10}, MARIA LIRIS BARBOSA^{4,11}, ARYANA VASQUE FROTA GUTERRES^{4,12}, MARIA ALVES^{6,13} & BENOÎT LOEUILLE^{5,14}

¹ Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, CEP 50670-901, Recife-PE, Brazil.

² Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Rua Barão de Jeremoabo s.n., campus Universitário de Ondina, 40171-970, Salvador-BA, Brazil.

³ Universidade Federal do Cariri, Instituto de Formação de Educadores, Rua Olegário Emídio de Araújo, Aldeota, CEP 63260-000, Brejo Santos-CE, Brazil.

⁴ Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Av. Transnordestina s/n, 44036-900, Feira de Santana-BA, Brazil.

⁵ Colégio da Polícia Militar João Florêncio Gomes, Secretaria de Educação do Estado da Bahia, Av. Beira Mar, 481, Ribeira, CEP 40420-340, Salvador-BA, Brazil.

⁶ Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB, United Kingdom.

⁷  gleison-ufcg@hotmail.com;  <https://orcid.org/0000-0003-0403-5407>

⁸  nadiaroque@gmail.com;  <https://orcid.org/0000-0002-2103-917X>

⁹  fabio.vitalino@ufpe.br;  <https://orcid.org/0000-0002-2404-2526>

¹⁰  vivian.amorim@ufca.edu.br;  <https://orcid.org/0000-0002-5068-0206>

¹¹  barbosaaliris@gmail.com;  <https://orcid.org/0000-0002-7864-1700>

¹²  aryanavasque2008@hotmail.com;  <https://orcid.org/0000-0003-0004-7514>

¹³  maria.alves1987@hotmail.com;  <https://orcid.org/0000-0003-0852-7504>

¹⁴  b.loeuille@kew.org;  <https://orcid.org/0000-0001-6898-7858>

*Corresponding author

Abstract

Alagoas is a Brazilian state contained in the area of two large and important phytogeographic domains: Atlantic Forest and Caatinga. Although the presence of these domains possibly indicates a considerable biodiversity, floristic studies in the state are still scarce, especially for the family Asteraceae. In this sense, we developed a combined GIS and floristic study approach to highlight aspects associated with the diversity, distribution and conservation of Asteraceae in Alagoas. Thus, the aims of this paper are to: (1) present a checklist of Asteraceae in the state of Alagoas, (2) provide an overview of areas with highest species richness and collection density, and (3) verify the representativeness of the group in conservation units within the state. Asteraceae is represented in Alagoas by 112 species, 35 genera and 12 tribes. Among them, 51 species are new state records, with *Lepidaploa* (Cassini) Cassini and *Mikania* Willdenow having the highest number of new occurrences. Our results indicate that collection density and species richness within the state are strongly correlated and concentrated mainly in the Atlantic Forest domain. On the other hand, the least sampled areas correspond to the Steppic Savanna (caatinga vegetation) and the Dense Ombrophilous Forest, which we indicate as in need of increased Asteraceae collection efforts. 42% of the species do not have records included in Protected Areas, and of the 58% that do, most correspond to taxa widely distributed in Brazil or that are considered ruderal, leaving out rarer species with restricted habitats or evaluated as being at risk.

Keywords: Biodiversity, Brazilian Flora, Compositae, Conservation, Richness and Collection density

Introduction

The Brazilian Caatinga and Atlantic Forest phytogeographic domains correspond to two extremely contrasting areas. The first consists of a mosaic of Seasonally Dry Tropical Forest and Woodland containing species characterized by their xerophytic specialization, covering most of the central portion of the Northeast region, in semiarid climate (Prado *et al.*

2003, Queiroz *et al.* 2017, Fernandes *et al.* 2019). On the other hand, Atlantic Forest areas generally comprise humid tropical forests with high annual rainfall, covering a large extension of the eastern coastal region of South America, from Brazil to northern Argentina and western Paraguay (Campanili & Schaffer 2010, Marques *et al.* 2021).

Caatinga and Atlantic Forest harbor high levels of diversity and endemism (Funga e Flora do Brasil 2022). However, they suffer high environmental deterioration and fragmentation (Sampaio 2010, Antongiovanni *et al.* 2019, Grelle *et al.* 2021) with low conservation rates (Teixeira *et al.* 2021). In many areas within these domains, especially in the Caatinga, knowledge of the biota is still considered deficient (Fernandes *et al.* 2019). In this context, floristic surveys and taxonomic studies are an important tool to understand the species composition of a certain area. They provide basic knowledge and high-quality data needed to advance the understanding of biodiversity (Wheeler 2004, Funk *et al.* 2006, Borkent 2020), thus being crucial for the development of public policies and to assist in ecosystem maintenance and in the correct use of local natural resources (Gorneau *et al.* 2021).

Alagoas is a Brazilian state located in the Northeast region that includes areas of the Caatinga and Atlantic Forest domains (IBGE 2012). According to Monteiro & Guimarães (2020), studies on the flora of Alagoas began to gain momentum in the late 1960s and early 1980s, through the studies by Tavares *et al.* (1967, 1968) and Paula *et al.* (1980), with the first general floristic inventory focusing on the arboreal stratum. However, after that, significant floristics and phytosociology studies in the state only resumed in the 2000s (e.g., Oliveira *et al.* (2004), Costa *et al.* (2007), Lyra-Lemos *et al.* (2010), Machado *et al.* (2012), Rosa-Neto *et al.* (2013), Almeida *et al.* (2016)), mainly in Atlantic Forest areas. At the same time, taxonomic studies focusing on specific families were also published (Boraginaceae (Melo & Lyra-Lemos 2008), Oxalidaceae (Oliveira & Abreu 2020), Piperaceae (Monteiro & Guimarães 2020), Turneraceae (Rocha *et al.* 2017)).

Asteraceae is one of the largest families of Angiosperms, represented in Brazil by more than 2,200 species (62% endemic) distributed in 326 genera (Roque *et al.* 2020, Siniscalchi *et al.* 2021). Although the family constitutes an important element in the composition of the Caatinga and Atlantic Forest domains (Fernandes *et al.* 2019, Roque *et al.* 2020), no study focused on the group has been carried out so far in Alagoas. In the most comprehensive study of Angiosperms carried out in the state (Lyra-Lemos *et al.* 2010), 63 species and 46 genera of Asteraceae were recorded. These numbers were recently updated to 69 species and 53 genera in Flora of Brazil (Roque *et al.* 2020). However, due to the low number of studies focused on Asteraceae, the herbaria from Alagoas have accumulated unidentified or misidentified specimens. This, combined with results from other plant groups that showed increased diversity (Melo & Lyra-Lemos 2008, Nepomuceno & Alves 2018, Monteiro & Guimarães 2020), makes us believe that the diversity of Asteraceae is likely underestimated in the state.

Here, we propose a combined study of floristics with data analysis in a Geographical Information System (GIS) environment, providing an overview of the diversity and spatial distribution of Asteraceae, aiming to: (1) update the Asteraceae checklist for the state of Alagoas, (2) provide an overview of species richness and collection density, and (3) verify the representativeness of the group in Protected Areas (PAs) in the state.

Methods

Study area:—Alagoas is one of the 27 federative units that make up the Brazilian territory. Located in the Northeast region, the state has an area of ca. 28,000 km², between the coordinates 8°48'12"S and 10°29'12"S, 35°9'36"W and 38°13'54"W, bordering the states of Pernambuco to the north, Sergipe to the south and Bahia to the west-southwest (IBGE 2021a). According to the Köppen classification (Köppen 1936, Alvares *et al.* 2013), Alagoas is included in two climatic zones: Tropical (Am – monsoon and As – dry summers) and Dry (Bsh – low latitude and longitude semiarid), with average annual rainfall between 1,500 and 2,000 mm in the tropical zone and 600 to 900 mm in the semiarid areas. There are no major fluctuations in mean temperature across the state, ranging between 23°C and 28°C on the coast and between 17°C and 33°C in the semiarid region. (IBGE 2021a). Its native vegetation falls under two major phytogeographic domains: Caatinga and Atlantic Forest, covering approximately 10% and 15% of the entire Brazilian territory, respectively (IBGE 2012). For the most part, Caatinga areas have steppic savanna vegetation (= caatinga vegetation) over a crystalline basement. The Atlantic Forest comprises pioneer formations (mangroves and *restingas*), Dense Ombrophilous Forest, Open Ombrophilous Forest, Semideciduous Seasonal Forests, and *brejos de altitude*¹. A wide Ecological Transition Zone is found between the Caatinga and Atlantic Forest domains (IBGE 2012) (Fig.1).

¹ Enclaves of humid forest on slopes and plateaus above 600 and 800 m, located in the semiarid region and surrounded by caatinga vegetation (Andrade-Lima 1982).

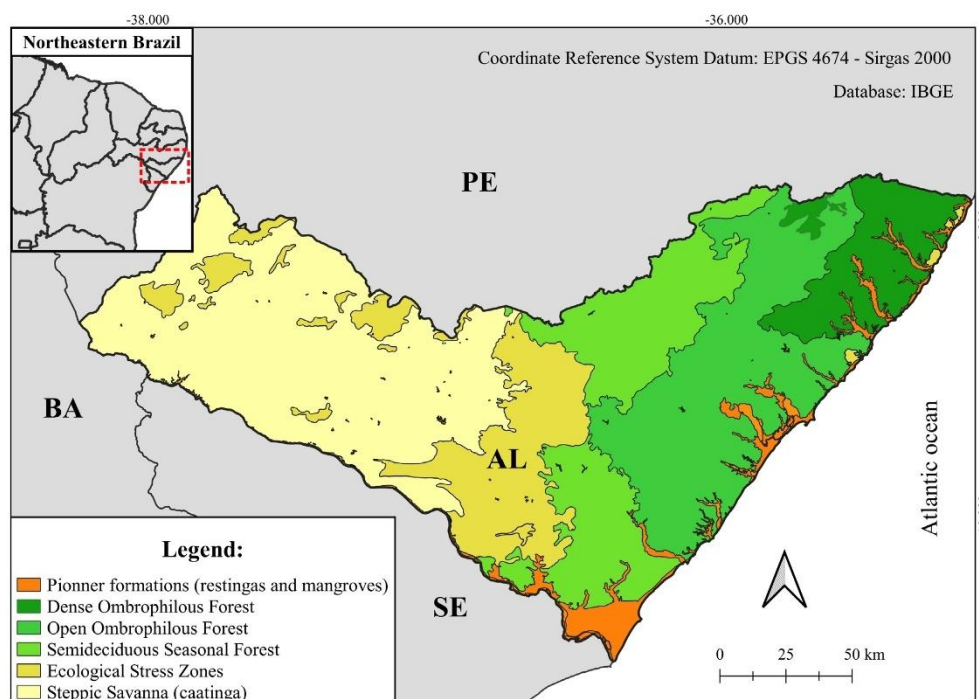


FIGURE 1. Geographic location of Alagoas and vegetation types included in its limits.

Checklist and data preparation:—The checklist of species of Asteraceae from Alagoas was compiled with the study of collections from the ALCB, IPA, MAC and UFP herbaria (abbreviations according to Thiers, continually updated) by eight Asteraceae experts (authors of this paper), who identified all specimens from the study area. High-resolution images of specimens from other herbaria available at SpeciesLink (<http://www.splink.org.br/>) and Reflora (<http://reflora.cria.org.br/>) were consulted to complete the checklist. A dataset of all analyzed specimens, containing information about their name, habit and geographical distribution was prepared. The original coordinates provided in the specimens were curated, checking for inconsistencies (e.g., incorrect coordinates, incomplete location, and incorrect municipalities), and when necessary, corrected using the GeoLoc tool (<https://splink.cria.org.br/geoloc>) and Google Maps (<https://www.google.com.br/maps>). Species authorship abbreviations followed the International Plant Name Index (<https://www.ipni.org/>). Information about habit was collected directly from the specimens and voucher labels and complemented following Roque *et al.* (2020).

Species richness, collection density and correlation analyses:—These analyses reveal the regions with highest species concentration and collection effort. They were performed with the software DivaGis, version 7.5.0 (<https://www.diva-gis.org/>) using the occurrence dataset presented above as input data. Typically, these analyses are performed using cell grids, but grid-based spatial analyses have several limitations (e.g. a point that is on a border between grid cells is arbitrarily assigned to one of those cells; the value of a point that falls within a grid cell is assigned to that cell only, regardless of proximity to other cells), which often distort and/or complicate result interpretation (Hijmans *et al.* 2012, Oliveira *et al.* 2015). Therefore, we chose to perform Neighborhood Circular Interpolation, in which calculations are performed from the radius of a circle, where the occurrence point of the specimen is the centroid (Hijmans *et al.* 2012). For species richness, we used the Number of Different Classes parameter in DivaGis and to verify collection density, we used the Number of Observations. For both analyses, the circle size was 0.01° ($\sim 10 \text{ km}^2$).

To understand whether the observed species richness is being influenced by collection activity, we verified the correlation between the two variables. For this, we initially submitted the data to the Shapiro-Wilk normality test, which revealed a non-normal data distribution (more detail in Results), therefore we applied non-parametric methods. The Spearman correlation test was performed to verify the correlation between variables. Once correlation was

confirmed, we generated nonlinear exponential asymptotic regression models with two and three parameters; we used an analysis of variance (ANOVA) to determine the most suitable exponential regression model. All statistical analyses were performed in the R Studio, version 4.1.1 (R core team 2021).

Gap conservation analysis:—The gap conservation analysis aims to identify gaps in the species distribution in relation to PAs and/or anthropized areas. The results indicate the percentage of non-anthropized areas and PA extension within the occurrence area limits, thus showing the percentage of the species distribution and the number of specimens effectively found within PAs. For this analysis, we used QGIS, version 3.16.14 (<https://qgis.org/en/site/>), with two previously delimited shapefiles for the state of Alagoas: Protection Areas, delimited by the Brazilian Ministry of Environment (Ministério do Meio Ambiente) (<http://dados.mma.gov.br/dataset/unidadesdeconservacao>), and anthropized areas, obtained from the Brazilian Institute of Geography and Statistics environmental information database (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) (<https://bdiaweb.ibge.gov.br/#/consulta/vegetacao>). From the anthropized area layer, we extracted natural areas without anthropogenic influences and then performed an intersection between the two layers to obtain protected areas effectively without anthropogenic influence. Thus, we calculated the percentage of collections and species distribution included in PAs and PAs effectively without anthropogenic influence. Finally, we also cross-checked the occurrence record datapoints with the protected areas to verify which species are present or absent in these areas.

Results

Checklist:—Our data show that Asteraceae is represented in Alagoas by 112 species distributed in 78 genera and 15 tribes, 76% of which are widely distributed in Brazil or found in anthropized areas (Roque *et al.* 2020). The richer genera are *Mikania* Willdenow (1803: 1481) with 10 species, *Lepidaploa* (Cassini 1817: 66) Cassini (1825: 20) with nine, *Bidens* Linnaeus (1753: 831) with four, and *Baccharis* Linnaeus (1753: 860) and *Conyza* Lessing (1832: 203) with three species each. The tribes with the highest species numbers were Vernoniae (26), Eupatorieae (21), and Heliantheae (19). From the species total, 35 only occur in Brazil, 17 (eight endemic) in the Atlantic Forest and 15 (six endemic) in the Caatinga domains (Roque *et al.* 2020). Astonishingly, 51 new species records were confirmed for the state, highlighting the genera *Lepidaploa* and *Mikania*, with nine and seven new occurrences, respectively. The tribes Gochnatieae, Inuleae, Nassauvieae and Neurolaeneae are also recorded for the first time in the state. The complete checklist is summarized in Table 1.

TABLE 1. Checklist of Asteraceae species that occur in Alagoas. Symbols: * New occurrences for the state, † species absent in PAs, ○ ruderal or non-native species (according to Roque *et al.* 2020).

Species	Habit	Tribe	Voucher
<i>Acanthospermum australe</i> (Loefl.) Kuntze (†○)	Herb	Millerieae	Lyra-Lemos 7648, MAC
<i>Acanthospermum hispidum</i> DC. (○)	Herb	Millerieae	Lyra-Lemos 4553, MAC
<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC. (*)	Herb	Gnaphalieae	Silva <i>et al.</i> 1093, MAC
<i>Acmella uliginosa</i> (Sw.) Cass.	Herb	Heliantheae	Chagas-Mota <i>et al.</i> 2535, MAC
<i>Ageratum conyzoides</i> L. (○)	Herb/subshrub	Eupatorieae	Lyra-Lemos 200, MAC
<i>Albertinia brasiliensis</i> Spreng. (*†)	Shrub	Vernoniae	Gomes <i>et al.</i> s.n., MAC 38516
<i>Ambrosia microcephala</i> DC. (†○)	Shrub	Heliantheae	Chagas-Mota 5293, MAC
<i>Artemisia vulgaris</i> L. (†)	Herb	Anthemideae	Lyra-Lemos 2652, MAC
<i>Austroeupatorium inulaefolium</i> (Kunth) R.M.King & H.Rob.	Shrub	Eupatorieae	Lyra-Lemos <i>et al.</i> 6309, MAC
<i>Baccharis cinerea</i> DC.	Shrub	Astereae	Chagas-Mota 141, MAC
<i>Baccharis serrulata</i> (Lam.) Pers. (○)	Shrub/Subshrub	Astereae	Chagas-Mota 3321, MAC
<i>Baccharis trinervis</i> Pers. (○)	Climbing	Astereae	Bayma 504, MAC
<i>Baltimora geminata</i> (Brandegge) Stuessy (†○)	Herb	Heliantheae	Staviski & Pinheiro 1102, MAC
<i>Bidens bipinnata</i> L. (†○)	Herb	Coreopsidaeae	França <i>et al.</i> 3835, MAC
<i>Bidens pilosa</i> L. (○)	Herb	Coreopsidaeae	Pinheiro <i>et al.</i> 385, MAC
<i>Bidens riparia</i> Kunth (*○)	Herb	Coreopsidaeae	Caetano & Fernandes 95, MAC
<i>Bidens subalternans</i> DC. (*○)	Herb	Coreopsidaeae	Chagas-Mota <i>et al.</i> 4500, MAC

.....continued on the next page

TABLE 1. (Continued)

Species	Habit	Tribe	Voucher
<i>Blainvillea acmella</i> (L.) Philipson (○)	Herb	Heliantheae	Lyra-Lemos 5124, MAC
<i>Blanchetia heterotricha</i> DC. (†)	Shrub	Vernoniaeae	Staviski 588, MAC
<i>Calea angusta</i> S.F.Blake (*†)	Subshrub	Neurolaeneae	Lyra-Lemos <i>et al.</i> 1569, MAC
<i>Centratherum punctatum</i> Cass. (†○)	Herb	Vernoniaeae	Chagas-Mota 7371, MAC
<i>Chaptalia integerrima</i> (Vell.) Burkart (†○)	Herb	Mutisieae	Nusbaumer & Ammann 4059, MAC
<i>Chaptalia nutans</i> (L.) Pol. (†○)	Herb	Mutisieae	Chagas-Mota 3332, MAC
<i>Chresta martii</i> (DC.) H.Rob. (†)	Herb	Vernoniaeae	Assis 560, MAC
<i>Chresta pacourinoides</i> (Mart. ex. DC.) Siniscalchi & Loeuille (†)	Herb	Vernoniaeae	Lyra-Lemos 5032, MAC
<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M.King & H.Rob. (○)	Subshrub	Eupatorieae	Staviski 1820, MAC
<i>Chrysanthellum indicum</i> DC. (†○)	Herb	Coreopsidaeae	Chagas-Mota <i>et al.</i> 4279, MAC
<i>Conocliniopsis prastifolia</i> R.M.King & H.Rob. (○)	Herb/subshrub	Eupatorieae	Barbosa & Siqueira 37, MAC
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist (○)	Herb	Astereae	Fernandes & Caetano 154, MAC
<i>Conyza primulifolia</i> (Lam.) Quatrec. & Lourteig. (*†)	Herb	Astereae	Chagas-Mota <i>et al.</i> 2580, MAC
<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) E. Walker (○)	Herb	Astereae	Chagas-Mota 3939, MAC
<i>Cosmos caudatus</i> Kunth (†○)	Herb	Coreopsidaeae	Chagas-Mota 5044, MAC
<i>Cosmos sulphureus</i> Cav. (†○)	Herb	Coreopsidaeae	Campelo 1832, MAC
<i>Cyanthillium cinereum</i> (L.) H.Rob. (*†○)	Herb	Vernoniaeae	Lyra-Lemos & Rocha 4657, MAC
<i>Cyrtocymura scorpioides</i> (Lam.) H.Rob. (○)	Shrub	Vernoniaeae	Lyra <i>et al.</i> 321, MAC
<i>Delilia biflora</i> (L.) Kuntze (†○)	Herb	Heliantheae	Barbosa & Siqueira 47, MAC
<i>Diacranthera crenata</i> (Schltdl. ex Mart.) R.M.King & H.Rob. (*†)	Shrub	Eupatorieae	Lyra-Lemos <i>et al.</i> 13425, MAC
<i>Dissothrix imbricata</i> (Gardner) B.L.Rob. (*†)	Herb	Eupatorieae	Chagas-Mota 5700, MAC
<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L. (○)	Herb	Heliantheae	Mota <i>et al.</i> 12579, MAC
<i>Egletes viscosa</i> (L.) Less. (†○)	Herb	Astereae	Silva & Silva 23, MAC.
<i>Elephantopus angustifolius</i> Sw. (†○)	Herb	Vernoniaeae	Alves <i>et al.</i> 317, MAC
<i>Elephantopus hirtiflorus</i> DC. (†○)	Herb	Vernoniaeae	Lyra-Lemos <i>et al.</i> 9871, MAC
<i>Elephantopus mollis</i> Kunth (○)	Herb	Vernoniaeae	Bayma 1497, MAC
<i>Eleutheranthera ruderalis</i> (Sw.) Sch.Bip. (†○)	Herb	Heliantheae	Chagas-Mota & Bastos 7803, MAC.
<i>Emilia fosbergii</i> Nicolson (○)	Herb	Senecioneae	Barbosa & Siqueira 49, MAC
<i>Emilia sonchifolia</i> (L.) DC. (○)	Herb	Senecioneae	Oliveira & Grillo 745, MAC
<i>Enydra radicans</i> (Willd.) Lack (*†)	Herb	Neurolaeneae	Lyra-Lemos 8009, MAC
<i>Epaltes brasiliensis</i> DC. (*○)	Shrub	Inulaceae	Araújo 195, MAC
<i>Erechtites hieracifolius</i> (L.) Raf. ex DC. (*○)	Herb	Senecioneae	Barros <i>et al.</i> 29, MAC
<i>Erechtites valerianifolius</i> (Link ex Spreng) DC. (†○)	Shrub	Senecioneae	Mota <i>et al.</i> 12327, MAC
<i>Fleischmannia microstemon</i> (Cass.) R.M.King & H.Rob.	Herb/subshrub	Eupatorieae	Pinheiro <i>et al.</i> 503, MAC
<i>Gamochaeta americana</i> (Mill.) Wedd. (○)	Herb	Gnaphalaceae	Chagas-Mota 877, MAC
<i>Gnaphalium polycaulon</i> Pers. (*†○)	Herb	Gnaphalaceae	Chagas-Mota 4693, MAC
<i>Gymnanthemum amygdalinum</i> (Delile) Sch.Bip. ex Walp. (*†○)	Treelet/Shrub	Vernoniaeae	Santos s.n., MAC 13500
<i>Helianthus annuus</i> L. (†○)	Herb/Shrub	Heliantheae	Barros 141, MAC
<i>Lactuca sativa</i> L. (†○)	Herb	Cichoreae	Lyra-Lemos, 9946, MAC
<i>Lepidaploa acutangula</i> (Gardner) H.Rob. (*)	Shrub	Vernoniaeae	Chagas-Mota 5606, MAC
<i>Lepidaploa araripensis</i> (Gardner) H.Rob. (*†)	Herb/Subshrub	Vernoniaeae	Rodrigues & Caju 2493, MAC
<i>Lepidaploa aurea</i> (Mart. ex DC.) H.Rob. (*†)	Shrub/Subshrub	Vernoniaeae	Chagas-Mota <i>et al.</i> 10989, MAC.
<i>Lepidaploa bahiana</i> H.Rob. (*)	Shrubs	Vernoniaeae	Lyra-Lemos <i>et al.</i> 13819, MAC
<i>Lepidaploa chalybaea</i> (Mart. ex DC.) H.Rob. (*†)	Shrub/Subshrub	Vernoniaeae	Chagas-Mota 7380, MAC
<i>Lepidaploa cotoneaster</i> (Willd. ex Spreng.) H.Rob. (†)	Shrub/Subshrub	Vernoniaeae	Barbosa & Siqueira 51, MAC
<i>Lepidaploa mucronifolia</i> (DC.) H.Rob. (*†)	Shrub	Vernoniaeae	Rocha 78, MAC
<i>Lepidaploa remotiflora</i> (Rich.) H.Rob. (*)	Shrub	Vernoniaeae	Silva & Santos 76, MAC

.....continued on the next page

TABLE 1. (Continued)

Species	Habit	Tribe	Voucher
<i>Lepidaploa restingae</i> G.Souares & Loeuille (*†)	Shrub/Subshrub	Vernonieae	Rocha 406, MAC
<i>Lessingianthus morii</i> (H.Rob.) H.Rob. (*†)	Herb	Vernonieae	Chagas-Mota 8177, MAC
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam. (*† [○])	Herb	Anthemideae	Lyra-Lemos 9960, MAC
<i>Litothamnus nitidus</i> (DC.) W.C.Holmes (†)	Shrub	Eupatorieae	Lyra-Lemos 9845, MAC
<i>Melampodium divaricatum</i> (Rich.) DC. (* [○])	Herb	Millerieae	Silva 356, MAC
<i>Melanthera latifolia</i> (Gardner) Cabrera	Shrub	Heliantheae	Mota <i>et al.</i> 12011, MAC
<i>Mikania biformis</i> DC. (*)	Climbing	Eupatorieae	Mota <i>et al.</i> 11462, MAC
<i>Mikania cf. trinervis</i> Hook. & Arn. (*)	Climbing	Eupatorieae	Rodrigues <i>et al.</i> 2659, MAC
<i>Mikania congesta</i> DC.	Climbing	Eupatorieae	Bayma 209, MAC
<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd (○)	Climbing	Eupatorieae	Lyra-Lemos 4981, MAC
<i>Mikania firmula</i> Baker (*)	Climbing	Eupatorieae	Lemos <i>et al.</i> 6310, MAC
<i>Mikania hirsutissima</i> DC.	Climbing	Eupatorieae	Lyra-Lemos 1473, MAC
<i>Mikania myriocephala</i> DC. (*)	Climbing	Eupatorieae	Chagas-Mota 10635, MAC
<i>Mikania obovata</i> DC.	Climbing	Eupatorieae	Staviski 110, MAC
<i>Mikania psilostachya</i> DC. (*)	Climbing	Eupatorieae	Duarte 7, MAC
<i>Mikania salzmannifolia</i> DC. (*)	Climbing	Eupatorieae	Lyra-Lemos <i>et al.</i> 11167, MAC
<i>Moquiinastrum oligocephalum</i> (Gardner) G. Sancho (*)	Tree	Gochnatieae	Chagas-Mota 4117, MAC
<i>Paralychnophora reflexoauriculata</i> (G.M.Barroso) MacLeish (†)	Treelet	Vernonieae	Chagas-Mota 8545, MAC
<i>Parthenium hysterophorus</i> L. († [○])	Shrub	Heliantheae	Chagas-Mota 6527, MAC
<i>Pectis linifolia</i> L. (*†)	Herb	Tageteae	Lyra-Lemos 4859, MAC.
<i>Pectis oligocephala</i> (Gardner) Sch.Bip. (*†)	Herb	Tageteae	Chagas-Mota <i>et al.</i> 11068, MAC
<i>Piptocarpha oblonga</i> (Gardner) Baker (*)	Climbing	Vernonieae	Cavalcante & Mota 384, MAC.
<i>Platypodanthera melissifolia</i> (DC.) R.M.King & H.Rob. (○)	Herb	Eupatorieae	Chagas-Mota 4806, MAC
<i>Pluchea sagittalis</i> (Lam.) Cabrera (*† [○])	Herb	Inuleae	Esteves <i>et al.</i> 429, MAC
<i>Porophyllum ruderae</i> (Jacq.) Cass. (○)	Herb	Tageteae	Alves <i>et al.</i> 333, MAC
<i>Praxelis clematidea</i> (Griseb.) R.M.King & H.Rob. (○)	Herb/subshrub	Eupatorieae	Chagas-Mota 8103, MAC
<i>Praxelis diffusa</i> (Rich.) Pruski (* [○])	Herb	Eupatorieae	Chagas-Mota 8086, MAC.
<i>Pseudogynoxys cabreriae</i> H.Rob. & Cuatrec. (*)	Shrub	Senecioneae	Chagas-Mota 1589, MAC
<i>Pterocaulon alopecuroides</i> (Lam.) DC. (* [○])	Herb	Inuleae	Esteves <i>et al.</i> 429, MAC
<i>Rolandra fruticosa</i> (L.) Kuntze (*†)	Herb	Vernonieae	Lyra-Lemos <i>et al.</i> 12128, MAC
<i>Simsia dombeyana</i> DC. (†)	Shrub	Heliantheae	Mota & Chagas 12570, MAC
<i>Solidago chilensis</i> Meyen (*† [○])	Herb	Astereae	Silva & Silva 92, MAC
<i>Sonchus oleraceus</i> L. (* [○])	Herb	Cichoreae	Esteves <i>et al.</i> 464, MAC
<i>Sphagneticola trilobata</i> (L.) Pruski (○)	Herb	Heliantheae	Rodrigues <i>et al.</i> 2458, MAC
<i>Strachium sparganophorum</i> (L.) Kuntze (*)	Herb	Vernonieae	Chagas-Mota 8944, MAC
<i>Synedrella nodiflora</i> (L.) Gaertn. (○)	Herb/Shrub	Heliantheae	Araújo 72, MAC
<i>Tagetes erecta</i> L. (*† [○])	Herb	Tageteae	Staviski 318, MAC
<i>Tanacetum vulgare</i> L. (*† [○])	Shrub	Anthemideae	Kivia, s.n., MAC 34762.
<i>Tilesia baccata</i> (L.) Pruski (○)	Shrub	Heliantheae	Siqueira <i>et al.</i> 18, MAC
<i>Tithonia diversifolia</i> (Hemsl.) A.Gray (*† [○])	Shrub	Heliantheae	Sousa-Novais 18, MAC
<i>Trichogonia salviifolia</i> Gardner (*†)	Shrub/subshrub	Eupatorieae	Silva 1522, MAC
<i>Trichogoniopsis adenantha</i> (DC.) R.M.King & H.Rob. (*)	Subshrub	Eupatorieae	Correia <i>et al.</i> 124, MAC
<i>Tridax procumbens</i> L. (○)	Herb	Millerieae	Lyra-Lemos <i>et al.</i> 12086, MAC
<i>Trixis antimenorrhoea</i> (Schrank) Kuntze subsp. <i>antimenorrhoea</i> (*)	Shrub	Nassauvieae	Lyra-Lemos 9335, MAC
<i>Verbesina macrophylla</i> (Cass) S.F.Blake (○)	Subshrub	Heliantheae	Chagas-Mota 5635, MAC
<i>Vernonanthura brasiliensis</i> (L.) H.Rob. (○)	Treelet/Shrubs	Vernonieae	Silva <i>et al.</i> 1108, MAC
<i>Wedelia goyazensis</i> Gardner	Shrub	Heliantheae	Silva & Costa 1207, MAC
<i>Zinnia elegans</i> Jacq. (○)	Shrub	Heliantheae	Esteves 485, MAC

Among habits, most Asteraceae are herbs, followed by subshrubs and shrubs. Trees are represented only by *Moquiniastrum oligocephalum* (Gardner 1847: 457) Sancho (in Sancho *et al.* 2013: 31), and climbing vines are *Baccharis trinervis* Persoon (1807: 423), *Piptocarpha oblonga* (Gardner 1846: 211) Baker (1873: 121) and species of *Mikania*. Analyzing the ratio between habit type and vegetation (Fig. 2), we verify that although herbs are predominant in all types of vegetation, there is variation in habit dominance between vegetation types. Trees occur only in Ecological Transition Zones and Open Ombrophilous Forest. The Open Ombrophilous Forest is the only vegetation that has a higher proportion of trees, shrubs, subshrubs, and climbers combined than herbs.

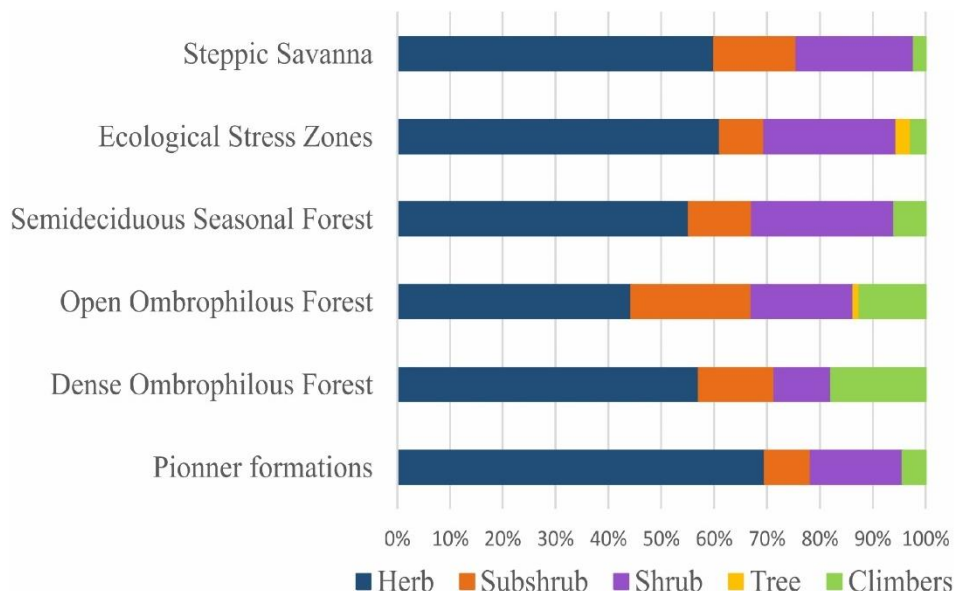


FIGURE 2. Habit proportion by vegetation type in the state of Alagoas, Brazil

Species richness, collection density and correlation analyses:—The comparative analysis between species richness and collection density (Fig. 3) for Asteraceae in Alagoas shows equivalence and correspondence between localities with the highest and lowest collection density in most of the state. Most collection records, as well as areas with higher species richness, are from areas belonging to the Atlantic Forest domain, especially in the central portion in the study area, where two vegetation types are present: Semideciduous Seasonal Forest and Open Ombrophilous Forest. The Dense Ombrophilous Forest and the Steppic Savanna had the lowest sampling effort density in the state (Fig. 3). The species number per vegetation type (Fig. 4) shows that areas with the lowest number of species correspond to Dense Ombrophilous Forest (21 spp.). For the Steppic Savanna areas, 34 species were recorded.

The histograms (Fig. 3c) of collection density and species richness indicate that both variables have a non-normal distribution, further confirmed by the Shapiro-Wilk test, with $p = 6.358^{-13}$ for collection density and $p = 2.2^{-16}$ for species richness. The Spearman correlation test showed a high positive correlation between these variables, with $p = 0.984$ and $p < 2.2^{-16}$ values. The analysis of variance (ANOVA) between exponential regression models (with two and three parameters) with best responses had $p < 2.2^{-16}$. Therefore, we concluded that the non-linear asymptotic exponential regression with three parameters was the most adequate (Stevens 1951), which explained, with high significance (96.72%), the variation in species richness as a function of number of collections (Crawley 2015).

Gap conservation analysis:—The gap analysis results are summarized in Table 2. The areas with native vegetation unaffected by anthropogenic actions correspond to 11.12% of the total area of the state of Alagoas, and from these, the percentage of effective PAs is 22.37%, being decreased to 2.49% when compared to the total state area. The most important protected areas in relation to collection record number are the environmental protection area of Murici (78 records), Reserva Biológica de Pedra Talhada (61 records), Santa Rita (11 records), Catolé and Fernão Velho (8 records each), Marituba do Peixe (7 records). 58% of the recorded Asteraceae species occur in PAs; *Baccharis serrulata* Persoon (1807: 423) (nine records), *Tilesia baccata* (Linnaeus 1775: 14) Pruski (1996: 414) (nine records),

and *Verbesina macrophylla* (Cassini 1818: 59) Blake (1924: 430) (12 records) are the taxa with the highest number of records in effective PAs.

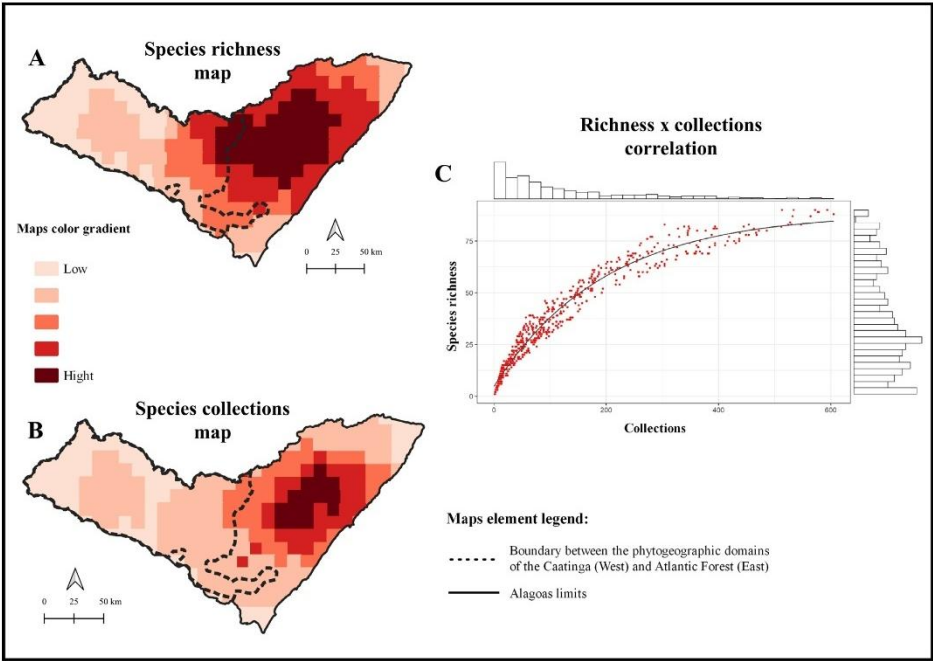


FIGURE 3. Results of the species richness (a) and collection density (b) analyses, and correlation between these two variables (c).

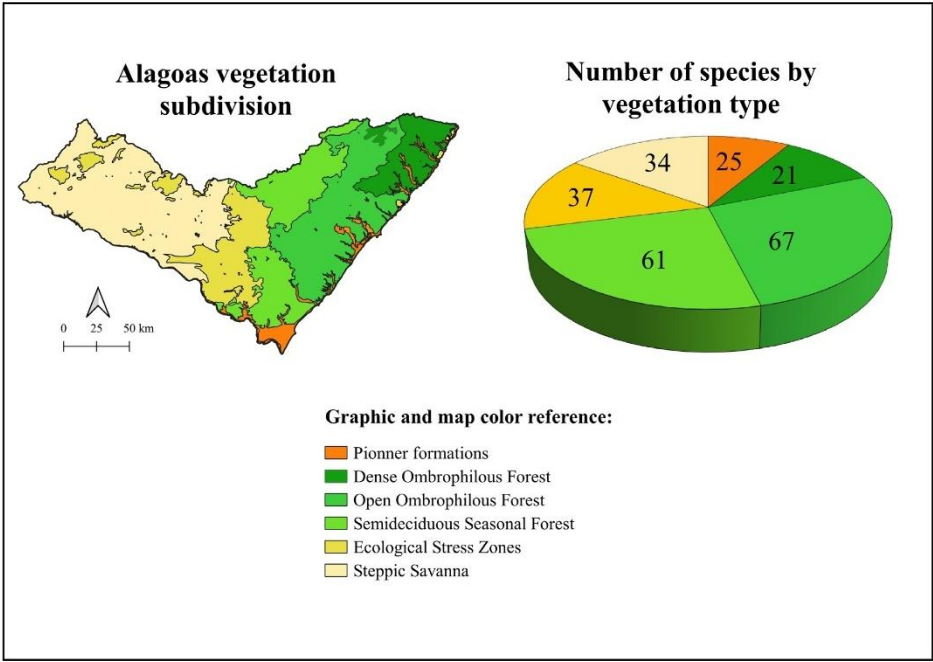


FIGURE 4. Distribution of Asteraceae species by vegetation type in Alagoas.

TABLE 2. Gap analysis results.

Alagoas area	Non anthropized area	PAs area	Effective PAs area	Asteraceae records in PAs	Asteraceae species in PAs
27758.222 km ²	3087.952 km ² (11.12%)	690.662 km ² (2.48%)	154. 501 hm ² (22.37%)	175 (15.61%)	65 (58%)

Discussion

Checklist:—In terms of number of genera and species, ours is currently the largest survey of Asteraceae ever carried out in Alagoas, and in the eastern portion of the oriental Northeast region of Brazil (*sensu* Melo & Alves 2021, Alcantara & Alves 2021), increasing in almost 100% the number of species recorded in the state and confirming our hypothesis that the numbers previously reported in Lyra-Lemos *et al.* (2010) and Roque *et al.* (2020) were underestimated. This is a similar trend shown in studies of other Angiosperm families in the Northeast region of Brazil (e.g., Amorim & Alves 2012, Versieux *et al.* 2017, Brito *et al.* 2018, Nepomuceno & Alves 2018, Costa *et al.* 2019, Sousa & Versieux 2020, Mamede *et al.* 2020, Bazante & Alves 2021, Soares *et al.* 2021). This highlights the importance of traditional floristic studies in discovering new species and new records, expanding the scientific knowledge of the local flora.

Despite the surprising number of new occurrences, we should look at this result with caution. Most of the new records belong to species with more restricted distribution, such as *Lepidaploa acutangula* (Gardner 1946: 225) Robinson (1990a: 481), *L. bahiana* Robinson (1995: 392), *Mikania firmula* Baker (1876: 266) and *M. myriocephala* Candolle (1836: 191). However, some of these new records, such as *Bidens subalternans* Candolle (1836: 600), *B. riparia* Kunth (1818: 185) and *Cyanthillium cinereum* (Linnaeus 1753: 862) Robinson (1990b: 252) are species widely distributed in Brazil that are also found in other northeastern states with similar vegetation and geographically close to Alagoas (Roque *et al.* 2020).

We believe that most new occurrences found here were not included in previous checklists due to the low number of studies focused on Asteraceae, which may be a result of the lack of experts in the state, allied to the morphological complexity observed in the family. *Lepidaploa* and *Mikania*, for example, stood out as the genera with the highest number of new occurrences. *Lepidaploa* has a wide distribution in Brazil, and is morphologically complex, with many species that can be easily confused with other genera of Vernoniaceae, especially *Lessingianthus* Robinson (1988a: 939) and *Chrysolaena* Robinson (1988b: 956) (Robinson 1990, Marques *et al.* 2020). Additionally, the correct identification of the genus depends on the observation of microcharacters that require further preparation of the plant material (Pruski 2017, Marques *et al.* 2018, Soares & Loeuille 2021).

Mikania, despite being easily recognized at the generic level when compared to *Lepidaploa*, is one of the largest and most complicated genera of the tribe Eupatorieae, with approximately 450 species (ca. 200 in Brazil) (King & Robinson 1987, Funk *et al.* 2009, Ritter *et al.* 2020), and with few studies focusing on its infrageneric taxonomy. In addition, comprehensive studies of *Mikania* in Northeast Brazil are still very recent (Honório *et al.* 2019, Gandara & Roque 2020). For *Lepidaploa* and *Mikania*, as well as for most of the genera listed here, species identification becomes a task conditioned to trained specialist observation, which may have contributed to the accumulation of undetermined material in the consulted herbaria and, consequently, of new occurrences.

Historically, the diversity of Asteraceae in Caatinga and Atlantic Forest vegetation is poorly studied. Although the Atlantic Forest is considered the phytogeographical domain with the second highest number of Asteraceae species (Roque *et al.* 2020, Siniscalchi *et al.* 2021), most studies on Asteraceae in this domain are concentrated in the high elevation vegetation known as *campos de altitude*², which is present in southeastern and southern Brazil.

Similarly, within the physiognomies that make up the Caatinga domain, even with recent approaches showing the considerable representativeness of Asteraceae in these places (e.g., Amorim & Bautista 2016, Fernandes *et al.* 2019, Soares *et al.* 2021), most studies and sampling effort are concentrated in the *campos rupestres*³ vegetation in the state of Bahia (e.g., Campos *et al.* 2019, Alves & Loeuille 2021). It is worth noting that despite *campos rupestres* being included in the Caatinga domain, several studies have shown and assumed that these localities constitute a set of evolutionarily independent formations, with biotic, pedologic and climatic composition markedly different from the surrounding caatinga vegetation (Fernandes 2016, Schaefer *et al.* 2016, Silveira *et al.* 2016, Coli-Silva *et al.* 2019).

² Areas with elevations above 1,500 m, resulting from uplifts during the Tertiary, where igneous rocks predominate (Vasconcelos 2011).

³ Areas with elevation above 900 m of Precambrian origin associated with sandstone, quartzite and iron ore outcrops (Vasconcelos 2011).

Regarding species distribution by tribe, the dominance of Vernonieae and Eupatorieae reflects a richness pattern commonly observed in similar areas in the Northeast region (e.g., Amorim & Bautista 2016, Fernandes *et al.* 2019, Roque *et al.* 2020, Soares & Loeuille 2021, Bazante *et al.* in press), as well as in other Brazilian vegetation types (Borges *et al.* 2010). On the other hand, the inclusion of Heliantheae, a group richer in areas of the Cerrado domain and *campos rupestres* (Borges *et al.* 2010), as the third most diverse tribe is explained by the large number of species with ruderal behavior or non-natives, such as *Blainvillea acmella* (Linnaeus 1753: 901) Philipson (in Koster & Philipson 1950: 350), *Eleutheranthera ruderalis* (Swartz 1806: 1372) Schultz-Bipontinus (1866: 239), *Tithonia diversifolia* (Hemsley 1881: 168) Gray (1883: 5) and *Zinnia elegans* Jacquin (1789: 152), which can be an indication of the high habitat fragmentation and anthropogenic influence found in Alagoas.

Regarding plant habit, the dominance of herbaceous and shrubby plants was expected, as they comprise ca. 80% of the Brazilian Asteraceae species (Roque *et al.* 2020). The high number of climbing species we found is likely due to the presence of Atlantic Forest vegetation, as mentioned in Siniscalchi *et al.* (2021), which is where all the climbing species are found in the state. This may be related to natural environmental factors or to vegetation degradation, as growth forms can be influenced by ecological factors (Rowe & Speck 2005). In this sense, the Atlantic Forest vegetation is composed, for the most part, by humid tropical forests, which have been shown to favor the development of the climbing habit (Gentry 1991).

Species richness, collection density and correlation analyses:—It is known that the sampling effort in an area is a key element and the main starting point for the knowledge of a biota. The documentation of a species depends on the collection of at least one specimen, thus showing a direct correlation between these two parameters. Although this relationship is not always evident or proportional, the strong positive correlation observed in our study (Fig. 3c) indicates another case in which high collection intensity corresponds to high species concentration, corroborating with other studies (e.g., Echternacht *et al.* 2011, Bitencourt & Rapini 2013, Alves & Loeuille 2021, Soares & Loeuille *in prep.*).

Alternatively, these results also suggest that areas with few collection records may harbor many species not yet recorded or expand the knowledge of the distribution of those already known to occur, therefore indicating areas where higher collection effort is needed. Considering our results (Fig. 3b), we indicate the areas in the extreme North and South of the Atlantic Forest and the entirety of the Steppic Savanna as locations requiring higher sampling effort in Alagoas. It is important to point out that, as previously shown, the percentage of native vegetation areas in Alagoas is very low. In addition, historical data provided by IBGE (2021b) indicate a scenario of increased human activity in the Northeast region of Brazil, which could very rapidly lead to loss of the existing native vegetation as a result of human activities. The documentation of biodiversity in these locations is therefore a matter of urgency, especially in under-sampled areas of the state.

Most of the collection records and the higher species richness of Asteraceae in Alagoas are found in Atlantic Forest areas. However, this relationship may be further favored by the presence of PAs. Our results show (Fig. 3a and 3b) that locations with the highest PA concentration (Fig. 5), have higher sampling efforts and species density than areas where PAs are absent. This can be explained by the fact that to create of PA in Brazil, several criteria need to be fulfilled in previous technical studies (Oliveira & Barbosa 2010), directly resulting in greater sampling efforts in these areas. Additionally, PAs facilitate research across different biological groups, naturally becoming places with higher scientific activity.

Although the number of species recorded in Steppic Savanna areas is relatively low, especially when compared to those observed in Atlantic Forest areas and in other Brazilian vegetation types, we emphasize that this value represents ca. 25% of the total species recorded in this vegetation type (Fernandes *et al.* 2019, Soares & Loeuille *in prep.*). The smaller number of species observed within areas corresponding to Dense Ombrophilous Forest is likely associated with biotic factors, in addition to low number of collections (Fig. 3b). This vegetation type is a humid forest with high tree strata and closed canopy (IBGE 2012), differing from the open habitats commonly preferred by Asteraceae.

Gap conservation analysis and conservation considerations:—According to the MMA (2007) two factors need to be overcome to preserve biodiversity in Brazil: (1) including the biota in regional, quality of life and development plans, and (2) creating an efficient regional system of PAs. Currently, the main strategies for biodiversity conservation are linked to the creation of PAs in priority areas, especially those with a high number of native and/or endemic species. In Brazil, initiatives to create these PAs come mainly from the public spheres: federal, state, or municipal. To a lesser extent, the private sphere also participates through the creation of Private Natural Heritage Reserves (Reservas Particulares do Patrimônio Natural – RPPN). According to data from Instituto do Meio Ambiente do Estado de Alagoas (<http://www.ima.al.gov.br/unidades-de-conservacao/>), there are 33 environmental protection areas in Alagoas (Fig. 5), with the most comprehensive units being under public administration.

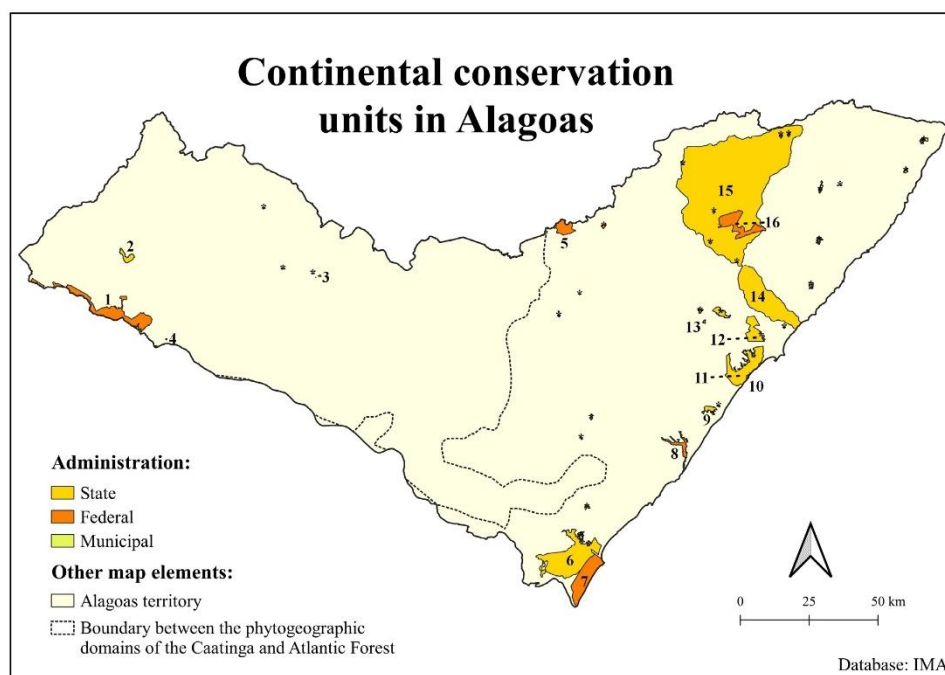


FIGURE 5. Continental Protected Areas in the state of Alagoas. 1. Natural Monument of the São Francisco. 2. Wildlife Refuge of Morros do Craunã and Padre. 3. Ecological Station Curral do Meio. 4. Ecological Park Pedra do Sino. 5. Biological Reserve Pedra Talhada. 6. Environmental Protection Area Marituba do Peixe. 7. Environmental Protection Area of Piaçabuçu. 8. Extractive Reserve Jequiá. 9. Ecological Mangrove Reserve of Lagoa do Roteiro. 10. Ecological Reserve Saco da Pedra. 11. Environmental Protection Area of Santa Rita. 12. Environmental Protection Area of Catolê e Fernão Velho. 13. Municipal Park of Maceió. 14. Environmental Protection Area Patangy. 15. Environmental Protection Area of Murici. 16. Ecological Station of Murici. *RPPN

Our results indicate that most PAs implemented in Alagoas are under anthropogenic effects (Table 2), which may negatively reflect the efficiency of these PAs in covering priority areas and species. Although the percentage of coverage for Asteraceae species (58%) is considered encouraging (Table 1 and Table 2), we emphasize the need for cautious interpretation, as the most representative records (34 species) belong to species that are not threatened, or that have a wide distribution and are often classified as ruderal (Table 1, Roque *et al.* 2020), while many species with greater habitat restriction and classified in some risk criterion, such as *Calea angusta* Blake (1930: 258), *Piptocarpha oblonga* and *Lepidaploa restingae* Soares & Loeuille (2021: 196), occur in areas without any type of legal protection.

The low proportion of effective PAs (Table 2) in Alagoas is due to legally authorized human activity in some PA categories, like Sustainable Use Protected Areas. The objective of this PA type is to promote conservation of biological diversity, protection of water resources, management of natural resources, development of scientific research, ecotourism activities, education, and maintenance of climatic and ecological balance, as well as the preservation of scenic beauty and historical environments (Brasil 1996, Brasil 2006). Most protected areas in Alagoas correspond to the Environmental Protection Area and RPPNs (Fig. 5), which belong to this category.

Although this protection category authorizes human activities within its limits, anthropogenic activities are one of the main agents contributing to biotic homogenization through environmental disturbances, such as habitat fragmentation and edge effect (Lingner *et al.* 2020). Habitat fragmentation generates many negative effects (e.g., decreased genetic diversity) on species communities and directly affects the ecological cycle of several groups. Decrease in pollinators is one of the main impacts resulting from habitat segmentation and can lead to a decrease in species richness and reproductive fitness, increasing extinction risk over time (Xiao *et al.* 2016). Therefore, the habitat fragmentation observed in the Gap Analysis may contribute to future decrease in Asteraceae species richness in Alagoas.

Only three areas of integral biota protection are found in the state: Ecological Station Curral do Meio, Ecological Station of Murici and Wildlife Refuge of Morros do Craunã and Padre, according to the Brazilian Open Data Portal (<https://dados.gov.br/dataset/unidadesdeconservacao>). In these areas with strict legislation over human activities, only three species of Asteraceae, among those considered ruderal, are found: *Cyrtocymura scorpioides* (Lamarck 1786: 88) Robinson (1987: 852), *Trixis antimenorrhoea* (Schrunk 1820: 51) Kuntze (1884: 385) subsp. *antimenorrhoea* and *Verbesina macrophylla*, indicating effectiveness in containing anthropogenic effects.

Finally, it should be noted that, unfortunately, Caatinga and Atlantic Forest are under constant environmental pressure from anthropogenic disturbances, causing a decline in habitat and biodiversity (Antongiovanni *et al.* 2020, Lingner *et al.* 2020). The most favorable areas for species establishment identified by the Gap Analysis are in the western and southwestern border of the Caatinga region, coinciding with areas with the lowest collection effort and lower demographic density (IBGE, <https://mapasinterativos.ibge.gov.br/densidade/>), making them important for future research and highlighting the potential for discovery of new species. Therefore, we encourage the creation of integral PAs in these places to promote greater effectiveness in containing the anthropogenic effects in Alagoas and, consequently, obtain greater effectiveness in the protection of native species in the state.

Conclusion

The increase in the number of Asteraceae species identified in Alagoas shows the possibility of even further increase, especially in underexplored areas. The importance of having Asteraceae specialists contributing in floristic surveys is highlighted, as many taxa have complex delimitations. Thus, increasing field collection efforts, especially in Caatinga areas, may help not only to identify new taxa, but contribute to a better understanding of the species richness of Alagoas.

Encouraging field collection activities in the present reduces the risk of compromised floristic research in the future due to accelerated habitat loss. Furthermore, carrying out research in less sampled areas and in a more balanced way across the state minimizes possible biases in species richness resulting from sectorization. Therefore, the integration of collection activities, species identification and spatial data analyses makes it possible to efficiently and substantially increase the knowledge of the Asteraceae flora in Alagoas, minimizing the loss of information due to environmental impacts.

Thus, the elaboration of an accurate checklist proves to be an efficient tool to understand the state of conservation of an area, and in the case of this study, of a geopolitical region. Through the species listed here, we recognize the collection bias influencing richness data, which in turn is associated with the existence of protected areas. Studies like ours are only possible in shorter terms in a collaborative way, including qualified experts. Even though classical taxonomy is commonly undervalued, we show here that it is the basis for relevant botanical studies to propose efficient conservation policies.

Acknowledgements

We thank the curators and staff of the consulted herbaria, especially MAC, for lending the specimens. MLB and NR are grateful to CNPQ for their granted fellowships (133498/2019-0) and (PQ-307272/2019-2). GS and BL thank the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) for their financial support – Finance Code 001.

References

- Alcantara, C. & Alves, M. (2021) La Tribu Justicieae (Acanthaceae) en la región oriental del Nordeste de Brasil. *Caldasia* 44 (2): 274–316.
<https://doi.org/10.15446/caldasia.v44n2.89236>
- Almeida Jr., E.B., Machado, M.A., Medeiros, D.P.W., Pinheiro, T.S. & Zickel, C.S. (2016) Florística de uma área de vegetação de influência marinha no litoral sul de Alagoas, Brasil. *Revista Brasileira de Geografia Física* 9: 1400–1409.
<https://doi.org/10.5935/1984-2295.20160096>

- Alves, F.V. & Loeuille, B. (2021) Geographic distribution patterns of species of the subtribe Lychnophorinae (Asteraceae: Vernonieae). *Rodriguésia* 72: e02072019.
<https://dx.doi.org/10.1590/2175-7860202172072>
- Amorim, B.S. & Alves, M. (2012) Myrtaceae from lowland Atlantic Forest areas in the State of Pernambuco, Northeastern Brazil. *Phytotaxa* 40: 33–54.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.40.1.6>
- Amorim, V.O. & Bautista, H. (2016) Asteraceae da Ecorregião Raso da Catarina, Bahia, Brasil. *Rodriguésia* 67 (3): 785–794.
<https://doi.org/10.1590/2175-7860201667317>
- Andrade-Lima, D. (1982) Present day forest refuges in Northeastern Brazil. In: Prance, G.T. (ed.) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York. pp. 245–254.
- Anguiano-Constante, M.A., Dean, E., Starbuck, T., Rodriguez, A. & Munguia-Lino, G. (2021) Diversity, species richness distribution and centers of endemism of Lycianthes (Capsiceae, Solanaceae) in Mexico. *Phytotaxa* 524: 1–10.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.514.1.3>
- Antongiovanni, M., Venticini, E.M. & Fonseca, C.R. (2018) Fragmentation patterns of the Caatinga drylands. *Landscape Ecology* 33: 1353–1367.
<https://doi.org/10.1007/s10980-018-0672-6>
- Antongiovanni, M., Venticini, E.M., Matsumoto, M. & Fonseca, C.R. (2020) Chronic anthropogenic disturbance on Caatinga dry forest fragments. *Journal of Applied Ecology* 57: 2064–2074.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13686>
- Baker, J.G. (1873) Compositae I. Eupatoriaceae. In: Martius†, C.F.P. von & Eichler, A.W. (Eds.) *Flora brasiliensis*, 6 (2). Fried. Fleischer München, Vienna, Leipzig, pp. 181–398.
- Baker, J.G. (1873) Compositae I. Vernoniaceae. In: Martius†, C.F.P. von & Eichler, A.W. (Eds.) *Flora brasiliensis*, 6 (2). Fried. Fleischer München, Vienna, Leipzig, pp. 5–180.
- Baker, J.G. (1884) Compositae IV. Helianthoideae, Helenioideae, Anthemideae, Senecioideae, Cynaroideae, Ligulatae, Mutisiaceae. In: Martius†, C.F.P. von & Eichler, A.W. (Eds.) *Flora brasiliensis*, 6 (3). Fried. Fleischer, München, Vienna, Leipzig, pp. 137–442.
- Barbosa, E.R. & Rios, P.A.F. (2006) Cobertura original, cobertura atual e unidades de conservação da Mata Atlântica alagoana. In: Moura, F.B.P. (org.) *A Mata Atlântica em Alagoas*. EDUFAL, Maceió, pp. 29–34.
- Bazante, M.L., Soares, G. & Loeuille (in press) *Flora da Usina São José, Igarassu, Estado de Pernambuco, Brasil: Asteraceae*.
<https://doi.org/10.1590/2236-8906-15/2021>
- Bazante, M. & Alves, M. (2021) New records of Annonaceae in the Northeast Brazil. *Acta Brasiliensis* 5 (1): 25–34.
<https://dx.doi.org/10.22571/2526-4338449>
- Bitencourt, C. & Rapini, A. (2013) Centres of endemism in the Espinhaço Range: identifying cradles and museums of Asclepiadoideae (Apocynaceae). *Systematics and Biodiversity* 11: 525–536.
<https://dx.doi.org/10.1080/14772000.2013.865681>
- Blake, S.F. (1924) New South American Verbesinas. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 51: 421–442.
<https://doi.org/10.2307/2480147>
- Blake, S.F. (1930) Notes on certain type specimens of American Asteraceae in European herbaria. *Contributions from the United States National Herbarium* 26 (5): 227–263.
- Borges, R.A.X., Saavedra, M.M., Nakagima, J.N. & Forzza, R.C. (2010) The Asteraceae flora of the Serra do Ibitipoca: analyses of its diversity and distribution compared with selected areas in Brazilian mountain ranges. *Systematics and Biodiversity* 8 (4): 471–479.
<https://doi.org/10.1080/14772000.2010.517573>
- Borkent, A. (2020) Shrinking biodiversity, dwindling taxonomy and building a broader science. *Megataxa* 1 (1): 53–58.
<https://doi.org/10.11646/megataxa.1.1.11>
- Brasil (1996) Decreto Nº 1.922, de 5 de junho de 1996. Dispõe sobre o reconhecimento das Reservas Particulares do Patrimônio Natural, e dá outras providências. *Diário Oficial da República Federativa do Brasil*. Brasília.
- Brasil (2006) Decreto Nº 5.746, de 5 de abril de 2006. Regulamenta o art. 21 da Lei no 9.985, de 18 de julho de 2000, que dispõe sobre o Sistema Nacional de Unidades de Conservação da Natureza. *Diário Oficial da República Federativa do Brasil*. Brasília. Brito, N.I.J., Costa, S.L., Cordeiro, J.M.P., Lohmann, L. & Melo, J.I.M. (2018) New records of the Tabebuia Alliance (Bignoniaceae) for the state of Paraíba, northeastern Brazil. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 625–630.
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.3.2297>
- Campanili, M. & Schaffer, W.B. (2010) *Mata Atlântica: manual de adequação ambiental*. MMA/SBF, Brasília, 96 pp.
- Campos, L., Moro, M.F., Funk, V.A. & Roque, N. (2019) Biogeographical Review of Asteraceae in the Espinhaço Mountain Range, Brazil. *The Botanical Review* 85: 293–336.
<https://doi.org/10.1007/s12229-019-09216-9>

- Candolle, A.P. de (1836) *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, vol. 5. Treuttel & Würtz, Paris, 706 pp.
- Cassini, H. (1817) Aperçu des genres nouveaux formés par M. Henri Cassini dans la famille des Synanthérès. *Quatrième fascicule. Bulletin des Sciences, par la Société Philomatique de Paris* 1817: 66–70.
- Cassini, H. (1825) *Oliganthe*. In: Cuvier, F.G. (Ed.) *Dictionnaire des Sciences Naturelles dans lequel on traite méthodiquement des différents êtres de la nature*, 2nd ed., vol. 36. Levrault, Strasbourg & Le Normant, pp. 18–20.
- Colli-Silva, M., Vasconcelos, T.N.C. & Pirani, J.R. (2019) Outstanding plant endemism levels strongly support the recognition of campo rupestre provinces in mountaintops of eastern South America. *Journal of Biogeography* 46: 1723–1733.
<https://doi.org/10.1111/jbi.13585>
- Correia, J.S., Lyra-Lemos, R.P., Ribeiro, R.T.M. & Loiola, M.I.B. (2021) Diversidade Florística dos Afloramentos Rochosos da Reserva Biológica de Pedra Talhada, Quebrangulo, Alagoas. *Revista Brasileira de Geografia Física* 14 (2): 743–757.
<https://doi.org/10.26848/rbgf.v14.2.p743-757>
- Costa, A.S., Rios, P.A.F., Salgado, S.S., Lemos, R.P.L. & Moura, F.B.P. (2007) Estrutura de um fragmento florestal na região metropolitana de Maceió. *Revista Brasileira de Biociências* 5: 340–342.
- Costa, S.L., Brito, J.J.N., Lohmann, L.G. & Melo, J.I.M. (2019) New records of tribe Bignoniaceae (Bignoniaceae) for Paraíba, northeastern Brazil. *Acta Brasiliensis* 3 (3): 89–96.
<https://doi.org/10.22571/2526-4338251>
- Crawley, M.J. (2015) *Statistics: an introduction using R*. 2nd. ed. Imperial College London, Wiley. pp. 114–149.
- Echternacht, L., Sano, P.T. & Dubuisson, J.Y. (2015) Taxonomic study of *Comanthera* subg. *Thysanoccephalus* (Eriocaulaceae). *Systematic Botany* 40: 136–150.
<https://doi.org/10.1600/036364415X686431>
- Fernandes, G.W. (Ed.) (2016) *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, New York, 561 pp.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5>
- Fernandes, M.F., Cardoso, D. & Queiroz, L.P. (2019) An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. *Journal of Arid Environments* 174: 1–8.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.104079>
- Flora e Funga do Brasil (2022) Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> (Accessed 22 August 2021).
- Funk, V. (2006) Floras: A Model for Biodiversity Studies or a Thing of the Past?. *Taxon* 55 (3): 581–588.
<https://doi.org/10.2307/25065635>
- Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Robinson, H. (2009) Classification of Compositae. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Bayer, R.J. (eds.) *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. International Association for Plant Taxonomy, Institute of Botany, University of Vienna, pp. 171–191.
- Gandara, A. & Roque, N. (2020) *Mikania* (Asteraceae, Eupatorieae) no estado da Bahia, Brasil. *Rodriguésia* 71: e02882017.
<https://dx.doi.org/10.1590/2175-7860202071022>
- Gardner, G. (1846) Contributions towards a Flora of Brazil, being the distinctive characters of some new species of Compositae, belonging to the tribe Vernoniaceae. *The London Journal of Botany* 5: 209–242.
- Gardner, G. (1847) Contribution towards a Flora of Brazil, being the characters of several new species of Compositae, belonging to the tribes Mutisiaceae and Nassauvieae. *The London Journal of Botany* 6: 449–463.
- Gentry, A.H. (1991) The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz, F.E. & Mooney, H.A. (eds.) *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 149–156.
- Gray, A. (1883) Contributions to North American botany. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 19: 1–96.
<https://doi.org/10.2307/25138721>
- Grelle, C.E.V., Rajão, H. & Marques, M.C.M. (2021) The Future of the Brazilian Atlantic Forest. In: Marques, M.C.M. & Grelle, C.E.V. (Eds.) *The Atlantic Forest: History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest*. Springer Nature Switzerland, Switzerland. pp. 487–503.
<https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7>
- Hemsley, W.B. (1881) Enumeration of the Gamopetalae, with description of new species. *Biologia Centrali-Americana* 2: 1–576.
<https://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.730>
- Hijmans, R.J., Guarino, L. & Mathur, P. (2012) *Manual of DIVA-GIS version 7.5*. Available from: https://www.diva-gis.org/docs/DIVA-GIS_manual_7.pdf (Accessed 12 December 2021).
- Honório, A.C., Quaresma, A.S., Oliveira, C.T.O. & Loiola, M.I.B. (2019) Flora do Ceará, Brasil: *Mikania* (Asteraceae: Eupatorieae). *Rodriguésia* 70: e02952017.
<https://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201970003>

- IBGE—Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2012) *Manual técnico da vegetação brasileira*. Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais: Rio de Janeiro. 272 pp.
- IBGE—Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2021a) *Cidades e Estados: Alagoas*. Available from: <https://www.ibge.gov.br/cidades-e-estados/al.html> (Accessed 12 December 2021).
- IBGE—Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2021b) *Senso demográfico: series históricas, Alagoas*. Available from: <https://www.ibge.gov.br/estatisticas/sociais/populacao/9662-censo-demografico-2010.html?=&t=series-historicas> (Accessed 22 August 2021).
- Jacquin, N.J. von (1789) *Collectanea*. Ex Officina Wappleriana, Vindobonae [Wien], 374 pp.
- Jeffrey, C. (2007) Compositae: Introduction with key to tribes. In: Kadereit, J.W. & Jeffrey, C. (eds.) *The Families and Genera of Vascular Plant: v. VIII: Flowering Plants Eudicots: Asterales*. Berlin: Springer-Verlag. pp. 61–588.
- King, R.M. & Robinson, H. (1987) *The Genera of the Eupatorieae (Asteraceae)*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 22. Allen Press, Lawrence. pp. 124–416.
- Koster, J.T. & Philipson, W.R. (1950) Nomenclatural changes in *Spilanthes* and *Blainvillea* with remarks and a key to the species of *Spilanthes* in the Malay Archipelago. *Blumea* 6: 347–354.
- Kunth, K.S. (1818) *Nova Genera et Species Plantarum* (folio ed.), vol. 4. N. Maze, Paris, 412 pp.
- Lamarck, J.B.A.P.M. de (1786) *Encyclopédie Méthodique. Botanique*, vol. 2. Panckoucke. Plomteux, Liège, Paris, 774 pp.
- Lessing, C.F. (1832) *Synopsis generum Compositarum earumque dispositionis novae tentamen monographiis multarum Capensium interjectis*. Duncker & Humblot, Berlin, xi + 473 pp.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.51470>
- Lingner, D.V., Rodrigues, A.V., Oliveira, L.Z., Gasper, A.L. & Vibrans, A.C. (2020) Modelling changes in forest attributes driven by human activities at different spatial scales in the subtropical Atlantic Forest. *Biodiversity Conservation* 29: 1283–1299.
<https://doi.org/10.1007/s10531-020-01935-5>
- Linnaeus, C. (1753) *Species Plantarum*. Laurentii Salvii, Stockholm, 1200 pp.
<https://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.669>
- Lyra-Lemos RP, Mota MCS, Chagas ECO & Silva FC. (orgs.) (2010) *Checklist - Flora de Alagoas: angiospermas*. Instituto do Meio Ambiente de Alagoas, Herbário MAC, Maceió. 141 pp.
- Machado, M.A.B.L., de Chaves, L.F.C., Neto, J.L.R. & Lemos, R.P.L. (2012) Florística do estrato arbóreo de fragmentos da mata atlântica do nordeste oriental, município de Coruripe, Alagoas, Brasil. *Revista Ouricuri* 2: 55–72.
- Mamede, M.L., Pedro-Silva, L. & Melo, J.I.M. (2020) New Records of Rauvolfioideae (Apocynaceae, Gentianales) for Paraíba State, Brazil. *Harvard Papers in Botany* 25 (1): 95–97.
<https://doi.org/10.3100/hpib.v25iss1.2020.n12>
- Marques, D., Farco, G.E., Nakajima, J.N. & Dematteis, M. (2018) The genus *Lepidaploa* (Vernonieae, Asteraceae) in southern South America. *Phytotaxa* 362 (2): 115–142.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.362.2.1>
- Marques, D., Castro, M.S., Rivera, V.L. & Dematteis, M. (2020) *Lepidaploa*. In: *Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB16164> (Accessed 30 December 2021).
- Marques, M.C.M., Trindade, W., Bohn, A. & Grelle, C.E.V. (2021) The Atlantic Forest: An introduction to the Megadiverse flora of South America. In: Marques, M.C.M. & Grelle, C.E.V. (Eds.) *The Atlantic Forest: History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest*. Springer Nature Switzerland, Switzerland. pp. 3–24.
<https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7>
- Melo, A. & Alves, M. (2021) *Piper* (Piperaceae) in eastern Northeast Brazil. *Phytotaxa* 505: 1–38.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.505.1.1>
- Melo, J.I.M. & Lyra-Lemos, R.P. (2008) Sinopse taxonômica de Boraginaceae sensu lato A. Juss. no Estado de Alagoas, Brasil. *Acta Botânica Brasilica* 22 (3): 701–710.
<https://doi.org/10.1590/S0102-33062008000300008>
- Monteiro, D. & Guimarães, E.F. (2020) Piperaceae do nordeste brasileiro II: estado de Alagoas. *Rodriguésia* 71: e03122018.
<https://dx.doi.org/10.1590/2175-7860202071104>
- Moro, M.F., Lughadha, E.N., Filler, D.L., Araújo, F.S. & Martins, F.R. (2014) A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. *Phytotaxa* 160 (1): 1–180.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.160.1.1>
- Nepomuceno, A. & Alves, M. (2018) New occurrences of Salicaceae from the Atlantic Forest and Caatinga (Brazil). *Checklist* 14 (2): 431–437.
<https://doi.org/10.15560/14.2.431>
- Oliveira, J.C.C. & Barbosa, J.H.C. (2010) *Roteiro para criação de Unidades de Conservação municipais*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília. 68 pp.

- Oliveira, L.S., Canuto, R.S.O. & Canuto, D.M.F.O. (2017) Levantamento Fitossociológico de Plantas Daninhas na Cultura do Feijão-Caupi no Agreste Alagoano. *Enciclopédia Biosfera* 14 (25): 861–868.
- Oliveira, M., Tabarelli, M. & Grillo, A. (2004) *Caracterização da flora dos remanescentes da Usina Serra Grande, Alagoas*. Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (Relatório Técnico), Recife. 33 pp.
- Oliveira, U., Brescovit, A.D. & Santos, A.J. (2015) Delimiting Areas of Endemism through Kernel Interpolation. *PLoS One* 10 (1): 1–18.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116673>.
- Oliveira, Y.R. & Abreu, M.C. (2020) Sinopse Taxonômica de Oxalidaceae no Estado de Alagoas, Brasil. *Hoehnea* 47: e842019.
<https://dx.doi.org/10.1590/2236-8906-84/2019>
- Paula, J.E., Mariz, G., Lima, R.A. & Esteves, G.L. (1980) Contribuição para o conhecimento da flora do Estado de Alagoas. *Brasil Florestal* 41: 15–27.
- Person, C.H. (1807) *Synopsis Plantarum: seu Enchiridium botanicum, complectens enumerationem systematicam specierum hucusque cognitarum*. Parisiis Lutetiorum, Paris, 656 pp.
- Prado, D.E. (2003) As Caatingas da América do Sul. In: Leal, I., Tabarelli, M. & Silva, J.M.C. (eds.) *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Ed. Universitária da UFPE, Recife. pp. 3–74.
- Pruski, J.F. (1996) Compositae of the Guayana Highland–XI. *Tuberculocharis* gen. nov. and Some Other Ecliptinae (Heliantheae). *Novon* 6 (4): 404–4018. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 51: 421–442.
- Pruski, J.F. (2017) Compositae of Central America – VIII. The genus *Lepidaploa* (Vernonieae). *Phytoneuron* 50: 1–39.
- Püttker, T., Crouzeilles, R., Almeida-Gomes, M., Schmoeller, M., Maurenza, D., Alves-Pinto, H., Pardini, R., Vieira, M.V., Banks-Leite, C., Fonseca, C.R., Metzger, J.P., Accacio, G.M., Alexandrino, E.R., Barros, C.S., Bogoni, J.A., Boscolo, D., Brancalion, P.H.S., Bueno, A.A., Cambui, E.C.B., Canale, G.R., Cerqueira, R., Cesar, R.G., Colletta, G.D., Delciellos, A.C., Dixo, M., Estavillo, C., Esteves, C.F., Falcão, F., Farah, F.T., Faria, D., Ferraz, K.M.P.M.B., Ferraz, S.F.B., Ferreira, P.A., Graipel, M.E., Grelle, C.E.V., Hernández, M.I.M., Ivanauskas, N., Laps, R.R., Leal, I.R., Lima, M.M., Lion, M.B., Magioli, M., Magnago, L.F.S., Mangueira, J.R.A.S., Marciano-Jr, E., Mariano-Neto, E., Marques, M.C.M., Martins, S.v., Matos, M.A., Matos, F.A.R., Miachir, J.I., Morante-Filho, J.M., Olifiers, N., Oliveira-Santos, L.G.R., Paciencia, M.L.B., Paglia, A.P., Passamani, M., Peres, C.A., Pinto Leite, C.M., Porto, T.J., Querido, L.C.A., Reis, L.C., Rezende, A.A., Rigueira, D.M.G., Rocha, P.L.B., Rocha-Santos, L., Rodrigues, R.R., Santos, R.A.S., Santos, J.S., Silveira, M.S., Simonelli, M., Tabarelli, M., Vasconcelos, R.N., Viana, B.F., Vieira, E.M. & Prevedello, J.A. (2020) Indirect effects of habitat loss via habitat fragmentation: A cross-taxa analysis of forest-dependent species. *Biological Conservation* 241: 108368.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108368>
- Queiroz, L.P., Cardoso, D., Fernandes, M.F. & Moro, M.F. (2017) Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga Domain. In: Silva, J.M.C., Leal, I.R.L. & Tabarelli, M. (Eds.) *Caatinga: the Largest Tropical Dry Forest Region in South America*, Springer International Publishing, New York. pp. 23–63.
<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004193>
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from: <http://www.r-project.org/index.html>. (Accessed 12 December 2021).
- Ritter, M.R., Gandara, A., Simão-Bianchini, R., Souza-Buturi, F.O. & Abreu, V.H.R. (2020) *Mikania*. In: *Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB5344> (Accessed 30 December 2021).
- Robinson, H. (1987) Studies in the *Lepidaploa* complex (Vernonieae: Asteraceae), III. Two new genera, *Cyrtocymura* e *Eirmocephala*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 100 (4): 844–855.
- Robinson, H. (1988a) Studies in the *Lepidaploa* complex (Vernonieae: Asteraceae), IV. The new genus *Lessingianthus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101: 929–951.
- Robinson, H. (1988b) Studies in *Lepidaploa* complex (Vernonieae: Asteraceae): The genus *Chrysolaena*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101 (4): 952–958.
- Robinson, H. (1990a) Studies in the *Lepidaploa* Complex (Vernonieae: Asteraceae), VII. The genus *Lepidaploa*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103: 952–958.
- Robinson, H. (1990b) Six new combinations in *Baccharoides* Moench and *Cyanthillium* Blume (Vernonieae, Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103 (1): 248–253.
- Robinson, H. (1995) New combinations and new species in American Vernonieae (Asteraceae). *Phytologia* 78 (5): 384–399.
<https://doi.org/10.5962/bhl.part.10065>
- Rocha, L., Camacho, R.G.V., Sales, M.F. & Melo, J.I.M. (2017) Flora da Região de Xingó, Alagoas e Sergipe (Brasil): Turneraceae. *Rodriguésia* 68 (2): 569–579.
<https://doi.org/10.1590/2175-7860201768219>

- Roque, N., Nakajima, J., Heiden, G., Monge, M., Ritter, M.R., Loeuille, B.F.P., Christ, A.L., Rebouças, N.C., Castro, M.S., Saavedra, M.M., Teles, A.M., Gandara, A., Marques, D., Bringel Jr., J.B.A., Angulo, M.B., Santos, J.U.M.D., Souza-Buturi, F.O., Alves, M., Sancho, G., Reis-Silva, G.A., Volet, D.P., Hattori, E.K.O., Plos, A., Simão-Bianchini, R., Rivera, V.L., Magenta, M.A.G., Silva, G.H.L., Abreu, V.H.R., Grossi, M.A., Amorim, V.O., Schneider, A.A., Carneiro, C.R., Borges, R.A.X., Siniscalchi, C.M., Bucno, V.R., Via do Pico, G.M., Almeida, G.S.S., Freitas, F.S., Deble, L.P.; Moreira, G.L.; Contro, F.L., Gutiérrez, D.G., Souza-Souza, R.M.B., Viera Barreto, J.N., Soares, P.N., Quaresma, A.S., Picanço, W.L., Fernandes, F., Mondin, C.A., Salgado, V.G., Kilipper, J.T., Farco, G.E., Ribeiro, R.N., Walter, B.M.T., Lorencini, T.S., Fernandes, A.C., Silva, L.N., Barcelos, L.B., Barbosa, M.L., Bautista, H.P., Casas, J.C., Dematteis, M., Ferreira, S.C., Hiriart, F.D., Moraes, M.D. & Semir, J. (in memoriam) (2020) *Asteraceae in Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB55> (Accessed 27 December 2021).
- Rosa Neto, J.L., Lopes, U.G.C. & Moura, F.B.P. (2013) Effects of soil, altitude, rainfall, and distance on the floristic similarity of Atlantic Forest fragments in the east-Northeast. *Biotemas* 26: 91–98.
<https://doi.org/10.5007/2175-7925.2013v26n3p91>
- Rowe, N.P. & Speck, T. (2005) Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytologist* 166: 61–72.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01309.x>
- Sampaio, E.V.S.B. (2010) Caracterização do bioma caatinga. In: Gariglio, M.A., Sampaio, E.V.S.B., Cestario, L.A., Kageyama, P.Y. (Eds.) *Uso Sustentável e Conservação dos Recursos Florestais da Caatinga*. Ministério do Meio Ambiente, Serviço Florestal Brasileiro, Brasília 2ª ed. pp. 27–48.
- Sancho, G., Funk, V. & Roque, N. (2013) *Moquiniastrium* (Gochnatieae, Asteraceae): disentangling the paraphyletic *Gochnatia*. *Phytotaxa* 147: 26–34.
<https://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.147.1.3>
- Schaefer, C.E.G.R., Corrêa, G.R., Candido, H.G., Arruda, D.M., Nunes, J.A., Araujo, R.W., Rodrigues, P.M.S., Fernandes Filho, E.I., Pereira, A.F.S., Brandão, P.C. & Neri, A.V. (2016) The physical environment of rupestrian grasslands (*campos rupestres*) in Brazil: geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. In: Fernandes, G.W. (ed.) *Ecology and conservation of mountaintop grasslands in Brazil*. Springer International Publishing, New York. pp. 15–53.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_2
- Schultz-Bipontinus, C.H. (1886) Über die Gattung *Eleutheranthera* Poiteau (*Kegelia* Sz.Bip). *Botanische Zeitung* 24: 239.
- Schrank, F.v.P.v. (1820) *Plantae Rariores Horti Academici Monacensis* 2: tt. 51–60.
<https://doi.org/10.53875/capitulum.01.1.06>
- Siniscalchi, C.M., Loeuille, B. & Roque, N. (2021) Asteraceae in a megadiverse flora: results from the Flora do Brasil 2020. *Capitulum* 1: 54–60.
- Soares, G. & Loeuille, B. (2021) *Lepidaploa restingae*, a new species from Northeastern Brazil. *Phytotaxa* 520 (2): 195–202.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.520.2.6>
- Sousa, V.F. & Versieux, L.M. (2020) Levantamento florístico na restinga da APA Bonfim-Guarairas, RN, Brasil. *PlantNow* 1: 12–26.
- Stevens, W.L. (1951) Asymptotic regression. *Biometrics* 7 (3): 247–267.
<https://doi.org/10.2307/3001809>
- Swartz, O. (1806) *Flora Indiae Occidentalis, Tomus III*. J. Palmius, Erlangen, pp. 1233–2018.
- Tavares, S., Paiva, F.A.F., Tavares, E.J.S., Neves, M.A. & Lima, J.L.S. (1968) Inventário florestal de Alagoas I: estudo preliminar da Mata das Carobas, Município de Marechal Deodoro. *Boletim Técnico da Secretaria de Obras e Serviços Públicos* 88/89: 17–30.
- Tavares, S., Paiva, F.A.F., Tavares, E.J.S. & Machado, O.F. (1967) Primeira contribuição para a identificação das madeiras de Alagoas. *Boletim Técnico da Secretaria de Viação e Obras Públicas* 87: 24–29.
- Teixeira, L.P., Lughadha, E.M., Silva, M.V.C. & Moro, M.F. (2021) How much of the Caatinga is legally protected? An analysis of temporal and geographical coverage of protected areas in the Brazilian semiarid. *Acta Botanica Brasílica*.
<https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0492>
- Thiers, B. (2021 [continuously updated]) *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed on 18 August 2021).
- Vasconcelos, M.F. (2011) O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do leste do Brasil?. *The Brazilian Journal of Botany* 34: 241–246.
<https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000200012>
- Versieux, L.M., Dávila, N., Delgado, G.C., Sousa, V.F., Moura, E.O., Filgueira, T., Alves, M., Carvalho, E., Piotto, D., Forzza, D., Calvente, A. & Jardim, J.G. (2017) Integrative research identifies 71 new plant species records in the state of Rio Grande do Norte (Brazil) and enhances a small herbarium collection during a funding shortage. *PhytoKeys* 86: 43–74.
<https://doi.org/10.3897/phytokeys.86.13775>
- Wheeler, Q.D. (2004) Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological*

Sciences 359: 571–583.

<https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1452>.

Willdenow, C.L. (1803) *Species Plantarum*. Editio quarta, vol. 3 (3). G.C. Nauk, Berlin, pp. 1477–2409.

Xiao, Y., Li, X., Cao, Y. & Dong, M. (2016) The diverse effects of habitat fragmentation on plant–pollinator interactions. *Plant Ecology* 217: 857–868.

<https://doi.org/10.1007/s11258-016-0608-7>

5 ARTIGO III***Lepidaploa restingae* (Asteraceae: Vernonieae), a new species from Northeastern Brazil**

Gleison Soares e Benoît Loeuille

ARTIGO PUBLICADO

Revista: Phytotaxa

Qualis Capes: A4

Fator JCR: 1.0

Data de publicação: 15/09/2021

Link de acesso: [acesse o artigo aqui](#)

Lepidaploa restingae (Asteraceae: Vernonieae), a new species from Northeastern Brazil

GLEISON SOARES^{1,3*} & BENOÎT LOEUILLE^{2,4}

¹ Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, CEP 50670-901, Recife-PE, Brazil.

² Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, CEP 50670-901, Recife-PE, Brazil.

³ ✉ gleison-ufcg@hotmail.com; <https://orcid.org/0000-0003-0405-5407>

⁴ ✉ benoit.loeuille@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0001-6898-7858>

* Author for correspondence: gleison-ufcg@hotmail.com

Abstract

Lepidaploa restingae, a new species from the restinga vegetation in Northeastern Brazil, is described and illustrated. This new species differs from morphologically related species by the branch indument, leaf morphology, number of phyllary series and corolla lobe indument. Taxonomic comments, a distribution map and a preliminary conservation status for the new species are provided.

Keywords: Atlantic Forest, *Lepidaploinae*, Taxonomy

Introduction

Vernonieae is one of the most diverse tribes of Asteraceae, with ca. 135 genera and approximately 1,500 species distributed in the New and Old World (Keeley *et al.* 2021). Its representatives are easily recognized by their homogamous capitula with tubular florets, predominantly purplish corollas and recurved style branches with acute apices (Keeley & Robinson 2009, Siniscalchi *et al.* 2019, Keeley *et al.* 2021). Its taxonomy is historically complex and most of its species were originally included within *Vernonia* Schreber (1791: 541) in several infrageneric classifications (e.g., Jones 1979, 1981, Jeffrey 1988).

Lepidaploa (Cassini 1817: 66) Cassini (1825: 20) was initially described by Cassini (1817) as a subgenus of *Vernonia*, and later elevated to generic status (Cassini 1825). Nonetheless, this proposal was not followed by subsequent authors (Lessing 1832, Candolle 1836, Baker 1873, Bentham 1873, Hoffmann 1890) and most of its species were considered as belonging to several sections in *Vernonia* subg. *Vernonia* (Pruski 2017). This view was changed with the studies of the *Lepidaploa* complex by Robinson (1990). With an integrative perspective of morphology, chromosome number and palynological data, *Lepidaploa* was reestablished as a genus, and this proposal was subsequently followed by Bremer (1994), Keeley & Robinson (2009) and Pruski & Robinson (2018), among others.

In its current circumscription, *Lepidaploa* is hard to recognize because it lacks a unique morphological synapomorphy, being easily confused with other Vernonieae representatives, especially *Lessingianthus* Robinson (1988a: 939) and *Chrysolaena* Robinson (1988b: 956) (Robinson 1990). Its recognition is based on a combination of morphological and palynological characters: *Vernonia* pollen types C, D and G (*sensu* Keeley & Jones 1979), capitula usually sessile, non-glandular anther appendages, style with basal node, and fruit pericarp with quadratic, rectangular or prismatic crystals (Jones 1979, Keeley & Jones 1979, Robinson 1990, Pruski 2017, Marques *et al.* 2018).

It is one of the largest genera in Vernonieae, with 120 to 150 species, occurring only in the Americas, especially from Mexico to Argentina (Keeley & Robinson 2009, Pruski & Robinson 2018). Brazil is one of its major centers of diversity and endemism, with 58 species (44 endemic), predominantly distributed in the Cerrado and Atlantic Forest phytogeographic domains (Marques *et al.* 2018, 2020, Antar *et al.* 2021).

The Atlantic Forest is one of the largest biodiversity hotspots in the Neotropics, with an original area of 1,296,446 km², occupying most of the eastern South American coast, from the state of Rio Grande do Norte, Brazil, to extreme northeastern Argentina and a small portion in eastern Paraguay (Campanili & Schaffer 2010, Marques *et al.* 2021).

It comprehends a diversity of forest formations, among which the restinga vegetation stands out as part of a system of pioneer vegetation types, occupying areas close to seashore with high temperature, salinity, high exposure to light, fast-draining soil, and a gradient of phytophysiognomies (Veloso *et al.* 1991, Menezes 2002).

According to Thomas & Barbosa (2008), two types of restingas are found in northeastern Brazil: open restinga and restinga forest. The first, open restinga, consists of sparse small trees and shrubs with the predominance of herbs. Restinga forest has a tree layer at least 5 m tall, whose vegetation is derived from the adjacent humid forests. During taxonomic work on herbarium collections focusing on completing a treatment of Asteraceae for the Flora of Alagoas (Alves *et al.* in prep.), a new species of *Lepidaploa* was found in open restinga in the states of Alagoas and Sergipe, northeastern Brazil, and is described here.

Methods

A 10 × 23 Zeiss Stemi 305 stereomicroscope was used to study morphological features of the specimens. Morphological measurements and characteristics were obtained from Marques *et al.* (2020), protologues, digital images of types accessed on JSTOR Plants (<https://plants.jstor.org/>), and specimens deposited at ASE, IPA and MAC (acronyms according to Thiers (2021, continuously updated)). ASE and IPA materials were consulted digitally on SpeciesLink (<http://www.splink.org.br/>). The terminology used for general morphology is based on Harris & Harris (2001), except for leaves and capitulescence, which follows Hickey (1973) and Endress (2010), respectively.

As the presence of raphides in the cypselae is fundamental to differentiate *Lepidaploa* from related genera, we performed micromorphological analysis of the fruit pericarp of the new species to confirm its generic placement. We hydrated cypselae in boiling distilled water for about 3 minutes and placed them in a 50% sodium hypochlorite solution for about 12 hours. The material was then dissected in stereomicroscope and analyzed in a Novel BM2100 microscope with a digital camera attached. We followed Marques *et al.* (2018) for crystal morphology terminology.

The distribution map was prepared using the QGIS software (https://qgis.org/pt_BR/site/) version 3.10.3. Geographic coordinates were obtained from herbarium specimens, and those who did not have coordinates had their location georeferenced through the GeoLoc tool (<https://splink.cria.org.br/geoloc>). The preliminary assessment of conservation status was based on IUCN criterion B (2012, 2019). The area of occupation (AOO) and extent of occurrence (EOO) values were calculated with the GeoCat tool with a cell size of 2 km² (Bachman *et al.* 2011).

Taxonomic treatment

Lepidaploa restingae G.Souares & Loeuille, *sp. nov.* Type:—BRAZIL. Alagoas: Piaçabuçu, próximo à Fazenda Tatu, 17 March 2003, R. Rocha 509 (holotype: MAC002727!) (Fig. 1).

Species *Lepidaploae mucronifoliae* similis, sed ramis setulosis (non hirsutis), foliis oblongis, raro oblanceolatis (non ovatis), basi longe cuneata (non rotundata vel cordata), apice sine mucrone (non mucronato) et indumento furfuraceo (non tomentososo) differt.

Subshrub or shrub, 30–80 cm tall, erect, moderately branched; stems ± terete, ribbed, setulose, old stems becoming glabrous to glabrescent, 2–2.4 cm in diam. at base. Leaves spirally-alternate, simple, sessile; blade 1.0–2.0 × 0.3–0.5 cm, dark-green, concolorous, subcoriaceous, oblong, rarely oblanceolate, base long cuneate, apex obtuse or acute, margin entire, flat; venation eucamptodromous, midrib prominent abaxially, slightly prominent in the middle of blade, plane or slightly impressed adaxially, abaxial surface densely scurfy, densely covered with dark sessile glands and minute scale-like trichomes, adaxial surface scurfy, ± glabrescent, with scale-like trichomes. Capitulescence laxly seriate-cymose, with 6–13 capitula, flowering branches densely setulose, with yellowish trichomes and few dark sessile glands, inflorescence bracts foliaceous 1.0–1.8 × 0.4–0.6 cm, sessile. Capitula homogamous, discoid, subsessile, peduncle 0.3–0.6 mm long; involucre campanulate, 6.2–9.2 × 4.5–8.5 mm, 4–5-seriate; phyllaries weakly imbricate, apex long acuminate, outer involucral bracts lanceolate to ovate, 2.0–4.0 × 0.8–1.3 mm, stramineous to greenish, externally glabrescent with small yellowish glandular sessile trichomes, internally glabrous, margins ciliate, upper part greenish, rarely vinaceous, inner phyllaries narrow lanceolate to lanceolate, rarely elliptic, 5.2–7.3 × 1.0–1.8 mm, greenish to golden brown, apex and base sericeous, with simple trichomes and yellowish glandular sessile trichomes,

internally glabrous, lustrous, fringed, apex vinaceous; receptacle flat, glabrous or slightly fimbriate. Florets (13–)15–20, bisexual, fertile; corolla actinomorphic, 5-lobed, purple, corolla tube 5–6 × 0.5–0.7 mm, with small sessile or short-stipitate glandular trichomes mostly near apex; corolla lobes (0.8–) 2–3 × 0.3–0.5 mm, glabrous, apex acute with yellowish glandular sessile trichomes; anthers calcarate 2.8–3.2 mm long, whitish, apical anther appendages acute, purple, anther base shortly sagittate, acute, non-glandular; style shaft 6–6.5 mm long, light brown, glabrous throughout except for pubescent upper 0.5 mm beneath style-arms, style base with basal node, glabrous, style arms 1.2–2.0 mm long, purple, apex acute, sericeous outside, trichomes acute. Cypsela dark brown, obconical, 2.5–3.0 × 0.8–1.1 mm, 10-ribbed, densely sericeous, with sessile hyaline glands near base; carpopodium annular, cream-colored; pappus biseriate, unequal, whitish, serrulate, persistent, outer series paleaceous, 1.5–2.2 mm long, inner series setose, 7.5–8.2 mm long.

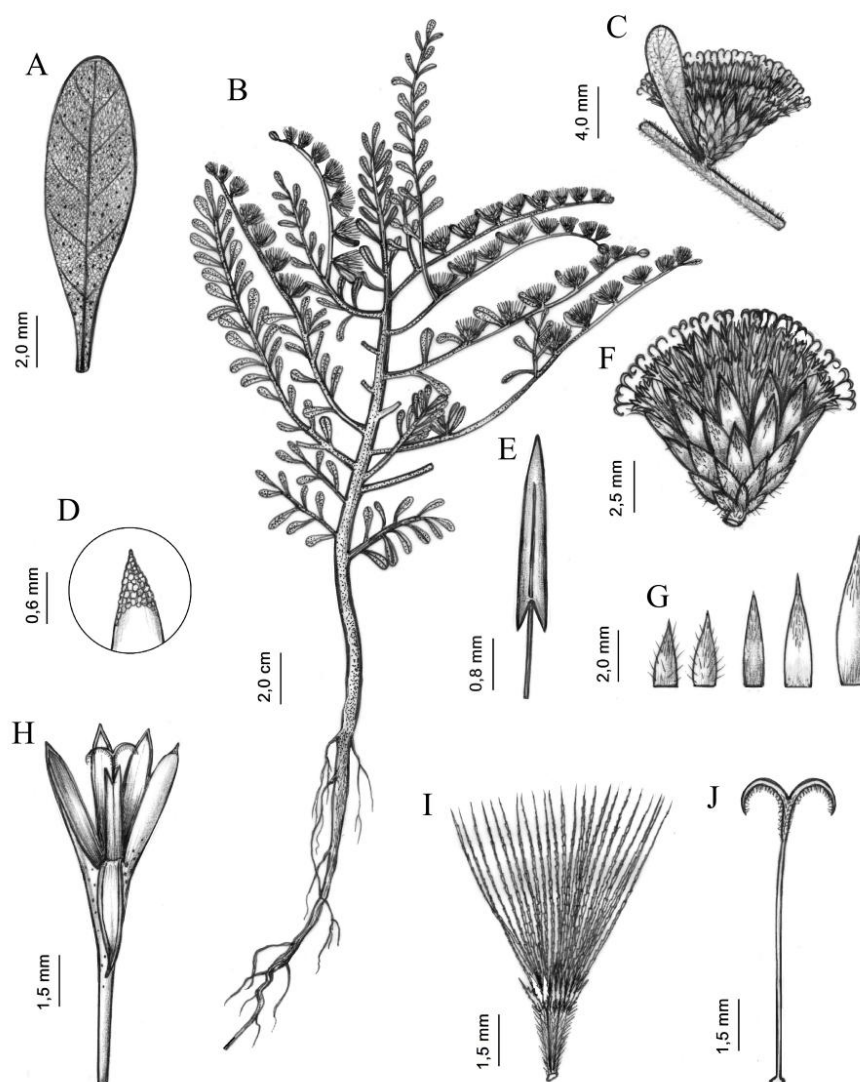


FIGURE 1. *Lepidaploa restingae*. **A.** Leaf, abaxial surface. **B.** Habit. **C.** Capitulum with subinvolucral bract. **D.** Corolla lobe detail. **E.** Anther. **F.** Capitulum. **G.** Phyllaries. **H.** Corolla, androecium and upper part of style. **I.** Cypsela. **J.** Style. A–J illustrated from *R. Rocha 509* by Regina Carvalho.

Distribution and habitat:—*Lepidaploa restingae* is found in the municipalities of Coruripe and Piaçabuçu in the state of Alagoas, and in Ilha das Flores and Pacatuba in the state of Sergipe (Brazil) (Fig. 2). It mostly occurs in open restinga and less frequently in areas of secondary forests with heavily drained soil.

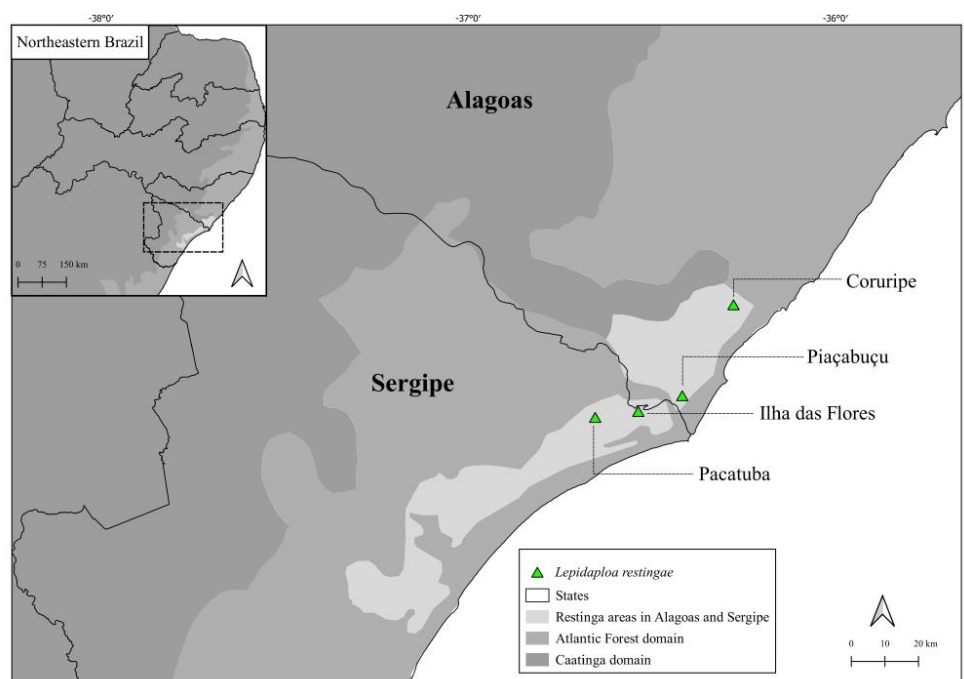


FIGURE 2. Geographic distribution of *Lepidaploa restingae*.

Preliminary conservation status:—Based on the AOO (299.085 km²) and EOO (16 km²) values and according to the criteria proposed by IUCN (2019), *Lepidaploa restingae* should be considered Endangered EN B2ab(ii, iii). Other factors grounding this assessment are the low number of known populations, the species habitat specificity and the fact that restinga areas suffer from strong instability and anthropogenic influence caused by tourism and urban expansion (Rocha *et al.* 2007). Although the municipality where the type locality is included has a protected area (Área de Proteção Ambiental Piaçabuçu), none of the known populations are within its limits. Currently, only five collections are known for this new species.

Etymology:—The epithet refers to the restinga vegetation, where the new species occurs.

Phenology:—Collected with flowers and fruits in February to March, May and August, both during the rainy and dry seasons.

Additional specimen examined (Paratypes):—BRAZIL. Alagoas: Coruripe, Poxim, 18 August 2011, *E.C.O. Chagas et al.* 0925 (MAC). Piaçabuçu, 15 March 2003, *R.P. Lyra-Lemos et al.* 7411 (MAC); pia 406 próximo à fazenda Tatu, 14 February 1984, *R. Rocha* 406 (IPA [digital image], MAC). Sergipe: Ilha das Flores, povoado de Aroeira, entrada da cidade, lado direito, 28 February 2012, *D.A. Campos et al.* 90 (ASE [digital image]); Pacatuba, 01 May 2012, *D.G. Oliveira, et al.* 364 (ASE [digital image]).

Notes:—We have classified this new species in *Lepidaploa* because it possesses the following combination of macro- and microcharacters: inflorescence seriate-cymose with subinvolucral leafy bracts usually present, style with a basal node, non-glandular anther appendages and presence of raphide crystals in the pericarp. Surprisingly, in *L. restingae*, two different shapes of pericarp crystals occur together: rectangular and prismatic (Fig. 3). Both types were previously observed in other species of the genus by Pruski (2017) and Marques *et al.* (2018), however, there were no reports of the two types being present in the same individual, thus reinforcing the novelty of this species.

Regarding its morphology, *Lepidaploa restingae* is easily recognized by the combination of oblong (rarely oblanceolate), subsessile leaves with long cuneate base, abaxial and adaxial leaf surfaces densely scurfy, flowering branches with yellowish setulose indumentum and the presence of yellowish glandular trichomes at the apices and bases of inner phyllaries.

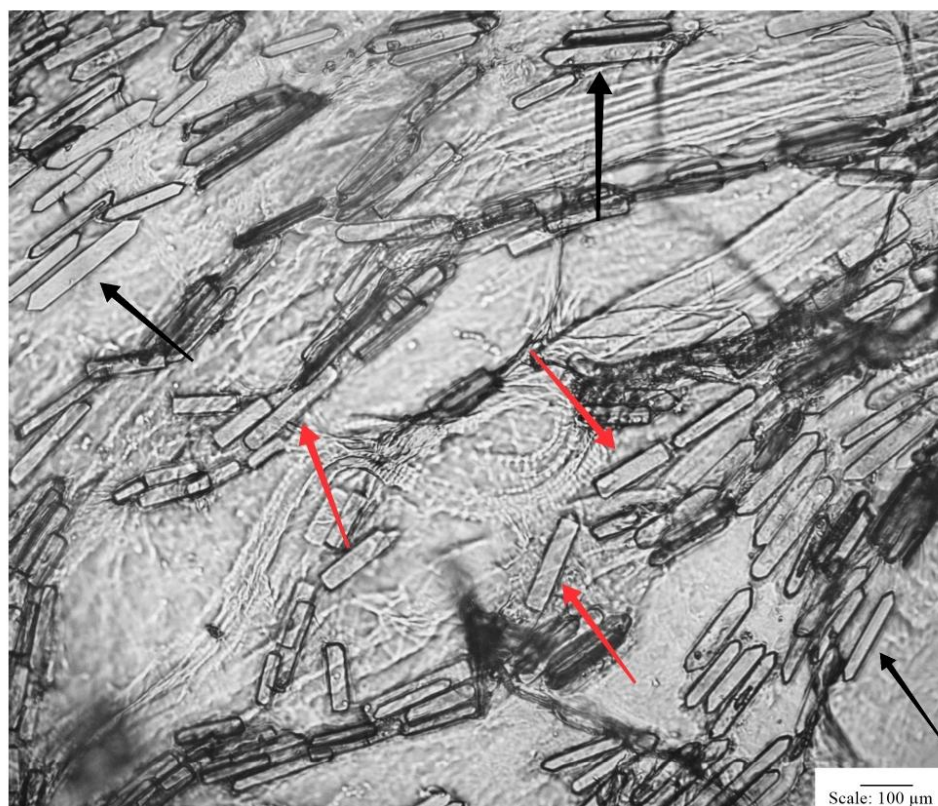


FIGURE 3. Raphide crystals in the pericarp of *Lepidaploa restingae*: prismatic (black arrows) and rectangular (red arrows).

According to Marques *et al.* (2020), among the 58 species of *Lepidaploa* occurring in Brazil, only *L. mucronifolia* (Candolle 1836: 55) Robinson (1990: 490) has occurrence recorded in the restingas of northeastern Brazil. That species is morphologically similar to *L. restingae*, especially due to its spirally-alternate leaves and laxly seriate-cymose capitulescence. However, *L. mucronifolia* has ovate leaves with rounded or cordate base and mucronate apex (vs. non mucronate) and 3–4-seriate involucre (vs. 4–5-seriate). *Lepidaploa mucronifolia* occurs in the states of Bahia, Pernambuco and Sergipe in areas of Caatinga (*sensu stricto*) and restingas (Marques *et al.* 2020, Alves *et al.* in prep). In the states of Alagoas and Sergipe, these two species occur in sympatry in restinga areas.

The new species is also morphologically related to *Lepidaploa araujoa* Robinson (1995: 391). However, *L. araujoa* has linear leaves (vs. oblong, rarely oblanceolate) and sericeous abaxial leaf surface (vs. densely scurfy), congested capitulescence (vs. loose), and corolla lobes with T-shaped trichomes (vs. glandular, without tector trichomes). *Lepidaploa araujoa* is known only from its type collection, in restinga areas in the state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil (Robinson 1995, Marques *et al.* 2020). However, the type of restinga where *L. araujoa* occurs, according to the classification by Villwock *et al.* (2005), is part of the East Coast restingas, which are distinguished from other units due to climatic, geographical characteristics and sea currents. In addition, floristic studies have shown that East Coast restingas are a distinct vegetation type from the restinga communities of the Northeast (Correia *et al.* 2020).

The main morphological differences observed among the new species and its related taxa are shown in Table 1.

TABLE 1. Morphological comparisons between *Lepidaploa restingae* and morphologically similar species.

	<i>L. araujoa</i>	<i>L. restingae</i>	<i>L. mucronifolia</i>
Stem indument	sericeous	setulose	hirsute
Leaf size (length in cm)	2.0–3.5	1.0–2.0	2.0–3.0
Leaf blade	linear	oblong, rarely oblanceolate	ovate
Leaf base	long cuneate	long cuneate	rounded or cordate
Leaf apex	acute, without a mucro	obtuse to acute, without a mucro	obtuse to rounded, mucronate
Leaf abaxial surface	sericeous	scurfy	tomentose
Leaf adaxial surface	sericeous	scurfy	glabrous
Flowering branch trichomes	hyaline	yellowish	hyaline
Capitulescence structure	congested	lax	lax
Number of phyllaries series	3	4–5	3–4
Number of florets per capitulum	18–20	15–20	13–15
Type of corolla lobe trichomes	tector, T-shaped	glandular, tector absent	tector, simple

Acknowledgements

The authors are grateful to MAC curators and technicians for specimen loans; to Regina Carvalho for illustrations; to Marcio Frazão and Alexandre Dantas from LABAN/UFCG for microscope access and technical support to capture raphide crystals; to Carlos Alberto Garcia Santos for providing the material used in the micromorphometric analyses at the Laboratório de Sistemática Vegetal at UFCG; to Carolina Moriani Siniscalchi and Guilherme Antar for the critical review of the manuscript; and to the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) for their financial support – Finance Code 001.

References

- Antar, G.M., Siniscalchi, C.M., Gonella, P.M., Monge, M. & Loeuille, B. (2021) Novelities in *Lepidaploinae* (Asteraceae, Vernoniaceae) from the easternmost campos rupestres of Minas Gerais, Brazil: two new species and a range expansion. *Plant Ecology and Evolution* 154 (1): 121–136.
<https://doi.org/10.5091/pleveo.2021.1792>
- Bachman, S., Moat, J., Hill, A.W., Torre, J. de & Scott, B. (2011) Supporting red list threat assessment with GeoCAT: Geospatial conservation assessment tool. *ZooKeys* 150: 117–126.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.150.2109>
- Baker, J.G. (1873) Compositae I. Vernoniaceae. In: Martius, C.F.P. von & Eichler, A.W. (Eds.) *Flora brasiliensis*, vol. 6 (2). Fried. Fleischer, München, Vienna, Leipzig, pp. 5–180.
- Bentham, G. (1873) Compositae. In: Bentham, G. & Hooker, J.D. (Eds.) *Genera Plantarum*, vol. 2 (1). A. Black, London, pp. 163–533.
- Bremer, K. (1994) *Asteraceae: Cladistics & Classification*. Timber Press, Portland, 752 pp.
- Campanili, M. & Schaffer, W.B. (2010) *Mata Atlântica: manual de adequação ambiental*. MMA/SBF, Brasília.
- Candolle, A.P. de (1836) *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, vol. 5. Treuttel & Würtz, Paris, 706 pp.
- Candolle, A.P. de (1836) Vernoniaceae. In: Candolle, A.P. de (Ed.) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, vol. 5. Treuttel & Würtz, Paris, pp. 9–94.
- Cassini, H. (1817) Aperçu des genres nouveaux formés par M. Henri Cassini dans la famille des Synanthérés. Quatrième fascicule. *Bulletin des Sciences, par la Société Philomatique de Paris* 1817: 66–70.
- Cassini, H. (1825) Oliganthe. In: Cuvier, F.G. (Ed.) *Dictionnaire des Sciences Naturelles dans lequel on traite méthodiquement des différents êtres de la nature*, 2nd ed., vol. 36. Levrault, Strasbourg & Le Normant, Paris, pp. 18–20.
- Correia, B.E.F., Almeida Jr., E.B. & Zanin, M. (2020) Key Points about North and Northern Brazilian *Restinga*: a Review of Geomorphological Characterization, Phytophysiognomies Classification, and Studies' Tendencies. *The Botanical Review* 86: 829–837.

- <https://doi.org/10.1007/s12229-020-09230-2>
- Endress, P.K. (2010) Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. *Journal of Systematics and Evolution* 48 (4): 225–329.
<https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2010.00087.x>
- Harris, J.G. & Harris, M.W. (2001) *Plant identification terminology: an illustrated glossary*. Second edition. Spring Lake Publishing, Spring Lake, USA.
- Hickey, L.J. (1973) Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 60: 17–33.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1973.tb10192.x>
- Hoffmann, O. (1890) Compositae. In: Engler, A. & Prantl, K. (eds.) *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 4 (5). Engelmann, Leipzig, p. 87–387.
- IUCN (2012) *IUCN Red list Categories and Criteria*. Version 3.1. Second edition. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. Available from: <https://portals.iucn.org/library/node/10315> (accessed 14 June 2021)
- IUCN (2019) *Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria, version 14 Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee*. Available from: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf/> (accessed 14 June 2021)
- Jeffrey, C. (1988) The Veronieae of east tropical Africa. Notes on the Compositae: V. *Kew Bulletin* 43: 195–277.
<https://doi.org/10.2307/4113734>
- Jones, S.B. (1979) Synopsis and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Veronieae) in the New World. *Rhodora* 81: 425–447.
- Jones, S.B. (1981) Synoptic classification and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Veronieae) in the Old World. *Rhodora* 83: 59–75.
- Keeley, S.C. & Jones, S.B. (1979) Distribution of the pollen types in *Vernonia* (Veronieae: Asteraceae). *Systematic Botany* 4: 195–202.
<https://doi.org/10.2307/2418418>
- Keeley, S.C. & Robinson, H. (2009) Veronieae. In: Funk, V.A., Suess, T.F. & Bayer, R.J. (eds.) *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*. IAPT, Vienna, pp. 439–470.
- Keeley, S.C., Cantley, J.T. & Gallaher, T.J. (2021) The “evil tribe” spreads across the land: A dated molecular phylogeny provides insight into dispersal, expansion, and biogeographic relationships within one of the largest tribes of the sunflower family (Veronieae: Compositae). *American Journal of Botany* 108 (3): 505–519.
<https://doi.org/10.1002/ajb2.1614>
- Lessing, C.F. (1832) *Synopsis generum Compositarum, earumque dispositionis novae tentamen monographus multarum capensium interjectis*. Duncker & Humblot, Berlin, 473 pp.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.51470>
- Marques, D., Farco, G.E., Nakajima, J.N. & Dematteis, M. (2018) The genus *Lepidaploa* (Veronieae, Asteraceae) in southern South America. *Phytotaxa* 362 (2): 115–142.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.362.2.1>
- Marques, D., Castro, M.S., Rivera, V.L. & Dematteis, M. (2020) *Lepidaploa*. In: *Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível in: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB16164> (Accessed 30 March 2021)
- Marques, M.C.M., Trindade, W., Bohn, A. & Grelle, C.E.V. (2021) In: Marques, M.C.M. & Grelle, C.E.V. (Eds.) *The Atlantic Forest: The Atlantic Forest: an Introduction to the Megadiverse Forest of South Am History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest erica*. Springer Nature Switzerland, Switzerland.
<https://doi.org/10.1007/978-3-030-55322-7>
- Menezes-Silva, S. (2002) *Diagnóstico das Restingas do Brasil*. Relatório técnico. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Pruski, J.F. (2017) Compositae of Central America – VIII. The genus *Lepidaploa* (Veronieae). *Phytoneuron* 50: 1–39.
- Pruski, J.F. & Robinson, H. (2018) Asteraceae. Compositae, nom. alt. In: Davidse, G., Sousa, M.S., Knapp, S. & Chiang, F. (eds.) *Flora Mesoamericana*, vol. 5, part 2. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, pp. 1–608.
- Robinson, H. (1988a) Studies in the *Lepidaploa* complex (Veronieae: Asteraceae), IV. The new genus *Lessingianthus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101: 929–951.
- Robinson, H. (1988b) Studies in *Lepidaploa* complex (Veronieae: Asteraceae): The genus *Chrysolaena*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101 (4): 952–958.
- Robinson, H. (1990) Studies in the *Lepidaploa* Complex (Veronieae: Asteraceae), VII. The genus *Lepidaploa*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103: 952–958.
- Robinson, H. (1995) New combinations and new species in American Veronieae. *Phytologia* 78 (5): 384–399.
<https://doi.org/10.5962/bhl.part.10065>
- Rocha, C.F.D., Bergallo, H.G., Van Sluys, M., Alves, M.A.S. & Jemel, C.E. (2007) The remnants of restinga habitats in the Brazilian Atlantic Forest of Rio de Janeiro state, Brazil: Habitat loss and risk of disappearance. *Brazilian Journal of Biology* 67 (2): 263–273.
<https://doi.org/10.1590/S1519-69842007000200011>

- Schreber, J.C.D. von. (1791) *Genera plantarum*, vol. 2. Varrentrapp & Wenner, Frankfurt am Main, 872 pp.
- Siniscalchi, C.M., Loeuille, B., Funk, V.A., Mandel, J. & Pirani, J.R. (2019) Phylogenomics Yields New Insight Into Relationships Within *Vernonieae* (Asteraceae). *Frontiers in Plant Science* 10: 1224.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01224>
- Thiers, B. (2021 [continuously updated]) Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed on 18 February 2021)
- Thomas, W. & Barbosa, M.R.V. (2008) Natural vegetation types in the Atlantic Coastal Forest of Northeastern Brazil. *In*: Thomas, W. (ed.) *The Atlantic Coastal Forest of Northeastern Brazil*. The New York Botanical Garden Press, New York, pp. 6–20.
- Veloso, H.P., Filho, A.L.R.R. & Lima, J.C.A. (1991) *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.
- Villwock, J.A., Lessa, G.C., Suguio, K., Angulo, R.J. & Dillenburg, S.R. (2005) Geologia e geomorfologia de regiões costeiras. *In*: Souza, C.R.G., Suguio, K., Oliveira, A.M.S. & Oliveira, P.E. (Eds.) *Quaternário do Brasil*. Holos Editora: Riberão Preto, SP, Brasil, pp. 94–113.
- Zickel, C.S., Vicente, A., Almeida Jr., E.B., Cantarelli, J.R. & Sacramento, A.C. (2004) Flora e vegetação das restingas no Nordeste Brasileiro. *In*: Eskinazi-Leça, E., Neumann-Leitão, S. & Costa, M.F. (eds.) *Oceanografia: um cenário tropical*. Bargaço, Recife.

5 ARTIGO IV

Notes in Brazilian Vernonieae (Asteraceae): two new combinations and a range expansion

Gleison Soares e Benoît Loeuille

ARTIGO PUBLICADO

Revista: Phytotaxa

Qualis Capes: A4

Fator JCR: 1.0

Data de publicação: 07/10/2021

Link de acesso: [acesse o artigo aqui](#)

Notes in Brazilian Vernonieae (Asteraceae): two new combinations and a range expansion

GLEISON SOARES^{1*} & BENOÎT LOEUILLE²

¹Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, CEP 50670-901, Recife-PE, Brazil.

✉ gleison-ufcg@hotmail.com; <https://orcid.org/0000-0003-0405-5407>

²Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, CEP 50670-901, Recife-PE, Brazil.

✉ benoit.loeuille@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0001-6898-7858>

*Corresponding author

Abstract

Two new combinations in Brazilian Vernonieae are proposed: *Critoniopsis bradeana* and *Vernonanthura glanduloso-dentata*. Additionally, the name *Vernonia glanduloso-dentata* Hieronymus is lectotypified and the geographical distribution of *Mesanthophora rojasii* is expanded to the Caatinga phytogeographic domain. Descriptions and taxonomic comments are provided for each species.

Key words: Compositae, Nomenclature, Mesanthophorinae, *Vernonia*

Introduction

Asteraceae is one of the largest families of Angiosperms, with 24,000–30,000 species distributed in 1,600–1,700 genera (Funk *et al.* 2009). It is a monophyletic group, and its species have capitula, flowers with synantherous anthers and cypselae usually with a pappus (Jeffrey 2007). The family is currently divided into 16 subfamilies and 50 tribes (Susanna *et al.* 2020). Among its tribes, Vernonieae is one of the most representative with ca. 135 genera and 1,500 species (Siniscalchi *et al.* 2019, Keeley *et al.* 2021).

For almost two centuries, ca. 80% of Vernonieae species were treated as belonging to *Vernonia* Schreber (1791: 541), until cytological (e.g. Jones 1974, 1979, Dematteis 1998, 2002), palynological (e.g. Keeley & Jones 1977, 1979, Jones 1981) and phylogenetic (e.g. Keeley & Turner 1990, Keeley & Jansen 1994) studies demonstrated the polyphyly of the genus. As a consequence, *Vernonia* has been segregated into several new or re-established genera (Keeley & Robinson 2009, Keeley *et al.* 2021).

Currently, *Vernonia* s.s. comprises ca. 12 species mostly restricted to North America (Keeley & Robinson 2009, Robinson, pers. comm.). However, during the preparation of the Asteraceae treatment for Flora do Brasil 2020 (Roque *et al.* 2020) we identified two species still placed in *Vernonia* s.s., *V. bradeana* Barroso (1954: 11) and *V. glanduloso-dentata* Hieronymus (1897: 701), that do not fit the characters of this reduced concept of the genus and were not transferred to one of the segregate genera.

We also noted that the holotype of one of those names, *Vernonia glanduloso-dentata*, deposited at B (acronym according to Thiers 2021, continuously updated) is missing, probably destroyed during the World War II bombings, therefore a lectotype is here designated. Additionally, during revisionary work on Asteraceae of the Caatinga phytogeographical domain, we found one specimen of *Mesanthophora rojasii* (Cabrera 1940: 133) Robinson (1999: 76) collected within this domain. Since its description, *M. rojasii* has only been registered in localities within the Chaco region in Bolivia and Paraguay, and in the Pantanal domain in Brazil (Cabrera 1940; Cabrera & Dematteis 2009, Hind 2011, Roque *et al.* 2018).

The aims of this paper are to: (1) propose two new combinations for names that until now remained in *Vernonia*, (2) carry out the typification of *Vernonia glanduloso-dentata*, and (3) expand the geographical distribution of *Mesanthophora rojasii* to the Caatinga domain.

Methods

This study is based on analyses of representative materials from the herbaria CGMS, COR, MBM, SPF and UEC (all acronyms according to Thiers 2021, continuously updated). Nomenclatural types were studied through high resolution images available online (materials observed online are identified with “e”) in JSTOR Plants (<https://plants.jstor.org/>) or SpeciesLink (<http://www.splink.org.br/>), and protologues. The terminology adopted for descriptions was Harris & Harris (2001) for general morphology, and Small (1919), Hickey (1973) and Endress (2010) for pappus, leaves and capitulescence, respectively.

Geographical distribution maps were built in the software QGIS 3.10.3 (https://qgis.org/pt_BR/site/). Geographic coordinates were obtained directly from analyzed vouchers, specialized literature (Cabrera 1940, Cabrera & Dematteis 2009, Hind 2011), or from georeferencing collection locations using the GeoLoc tool (<https://splink.cria.org.br/geoloc>) or Google Earth (<https://www.google.com.br/intl/pt-BR/earth/>).

Nomenclature

Critoniopsis bradeana (Barroso) G. Soares & Loeuille, **comb. nov.** *Vernonia bradeana* Barroso (1954: 11). Type:—BRAZIL. Minas Gerais: Serra do Caparaó, a 2500 m, 13 September 1941, A.C. Brade 16924 (holotype: RB e! [RB00541935]) (Fig. 1); isotypes: B e! [B100093701], F e! [F1518659], GH e! [GH0013668], K e! [K000802904], MBML e! [MBL038987], S e! [S-R-6375])

Shrub to subshrub, 2–3 m tall, erect; branches cylindrical, lepidote, glabrescent. Leaves alternate, simple, petiolate, petiole 0.3–0.6 cm long; blade elliptic, 1–2.5 × 0.5–0.9 cm, concolorous, chartaceous, adaxially and abaxially with glandular dots, lepidote only above the veins, tomentum of branched, 3- to 5-armed or stellate bladder-like trichomes, margins entire, flat, apex obtuse, base acute. Capitulescence corymbiform, terminal, leaf-like bracts absent. Capitula 28–50, homogamous, discoid, pedunculate; involucre 0.3–0.4 mm tall, cylindrical, 6–7-seriate; phyllaries imbricate, scarious, upper half purplish, pilose and glandular at apex, margins entire, apex acute, outer series ovate, 1–1.5 × 1–1.2 mm, persistent, inner series linear-lanceolate to oblong, 3–4 × 1–1.5 mm, deciduous; receptacle flat, naked. Florets 5, bisexual, fertile; corolla actinomorphic, 5-lobed, purplish, pilose and glandular; corolla tube 4–4.5 mm long., corolla lobes 1.3–2 mm, apex acute; stamens and style not observed. Cypsela obconic to cylindric, 3–4 mm long, 3–5-ribbed, glabrous, brownish, carpodium annular; pappus biseriate, equal, setose, 6–7 mm long, persistent.

Notes:—This species occurs in the state of Minas Gerais within the Atlantic Forest phytogeographic domain, in *Campos de Altitude* (in elevation of 2,500 m), at Serra do Caparaó (Fig. 2). *Campos de Altitude* are located predominantly in eastern and southern Brazil, in areas with elevations above 1,500 m, resulting from uplifts during the tertiary, where igneous rocks predominate (Vasconcelos 2011), with a high rate of endemic taxa (Vasconcelos 2014, Alves *et al.* 2016, Gonçalves & Santos 2018).

Regarding morphology, *Critoniopsis bradeana* shares the typical combination of characters that defines *Critoniopsis* Schultz-Bipontinus (1863: 430): leaf surface tomentose abaxially, terminal capitulescence, involucre with deciduous inner phyllaries, few florets per head (usually less than ten), corolla lobes pilose, glandular and lacking resin ducts, and glabrous to sparsely pilose cypselae (Robinson 1993, 2007, Pruski 2018).

The other five species of the genus present in Brazil also occur in the Atlantic Forest (Monge *et al.* 2019a, 2019b, Monge & Semir 2020). Although *Critoniopsis* tends to have opposite leaves, some species display alternate phyllotaxy, including three Brazilian species: *C. canaliculata* Monge & Semir in Monge *et al.* (2019a: 442), *C. magdalenae* (Barroso 1954: 7) Robinson (1993: 617) and *C. quinqueflora* (Lessing 1831: 656) Robinson (1993: 621).

Critoniopsis bradeana is morphologically similar to *C. quinqueflora* by its elliptic leaf blades, corymbiform capitulescence with congested capitula, and cylindrical involucre with phyllaries 6–7-seriate. However, they can be easily differentiated by the habit (shrub vs. tree or treelet), leaf blade apex and base (obtuse and acute vs. acute and cuneate or cordate), leaf blade indument (sparsely tomentose and glandular-punctate vs. strigose). Furthermore, *C. quinqueflora* occupies only ombrophilous forest borders (300–800 m of elevation) in the states of Paraná, Rio de Janeiro, Santa Catarina and São Paulo, and is absent from *Campos de Altitude* in Minas Gerais (Monge & Semir 2020).



FIGURE 1. Holotype of *Critoniopsis bradeana* (RB00541935). Image: JSTOR Plants.

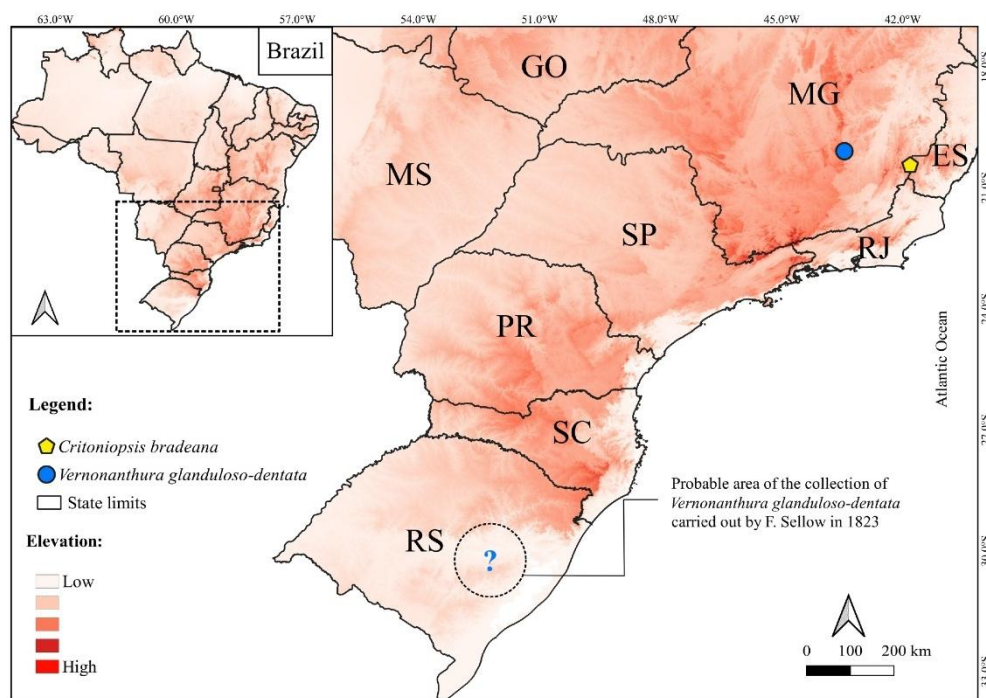


FIGURE 2. Geographic distribution of *Critoniopsis bradeana* and *Vernonanthur glanduloso-dentata*.

Vernonanthur glanduloso-dentata (Hieronymus) G. Soares & Loeuille, **comb. nov.** *Vernonia glanduloso-dentata* Hieronymus (1897: 701). Type:—BRAZIL. Rio Grande do Sul, bei der Estancia de Tabatinyahy am Rio Pardo (Rio Jacuhy), October 1823, F. Sellow 1359 (lectotype: P e! [P00682798], designated here; isolectotype: B¹)

Subshrub or shrub, 1.5 m tall, erect; branches acute-angled, striate, puberulent, minutely glandular. Leaves alternate, simple, petiolate, petiole 0.3–0.5 cm long; blade elliptic, 8–9 × 2–3 cm, concolorous to slightly discolorous, chartaceous, adaxially and abaxially glandular-punctate, glabrous, margins flat, glandular-dentate, apex acute, rarely acuminate; base acute to cuneate. Capitulescence thyrsoid with branches slightly seriate-cymose, terminal or axillary, leaf-like bracts frequent at base. Capitula homogamous, discoid, pedunculate; involucre 0.5–0.7 cm tall, campanulate, 3(–4)-seriate; phyllaries imbricate, scarious, margins entire, apex obtuse or rarely acute, upper half greenish to purplish, glandular-punctate, persistent, outer series ovate, 1–1.3 × 1–1.2 mm, inner series oblong, 5–7 × 1–1.5 mm; receptacle flat, naked. Florets 15–25, bisexual, fertile; corolla actinomorphic, 5-lobed, purplish; corolla tube ca. 6 mm long, corolla lobes ca. 1.5–2 mm, apex acute, minutely glandular; stamens and style not observed. Cypsela obconic, 3–4 mm long, ribbed, puberulent, brownish, carpopodium annular; pappus biseriate, unequal, persistent, outer series shorter than inner series, paleaceous, 0.5–1 mm long, inner series, setose, ca. 6 mm long.

Additional specimen examined:—BRAZIL. Minas Gerais, Serra do Caraça, in locis subhumidis, January 1825, L. Riedel 1431 (1173) (P02710199 e!, P02554207 e!).

Notes:—*Vernonia glanduloso-dentata* was described by Hieronymus (1897) based on the material Sellow 1359, housed at B. However, during our research, we could not locate it and we believe that, like thousands of other specimens, this material was destroyed during the World War II bombings (Hiepko 1987). A duplicate of that collection was found at P (Fig. 3) and is hereby designated a lectotype following the ICN rules (Turland *et al.* 2018).

Due to morphological characteristics like the terminal and axillary thyrsoid capitulescence, campanulate involucre with glabrous and persistent phyllaries, 15–25 florets per head and corolla lobes with glands, without tector trichomes, we propose here the transfer of *Vernonia glanduloso-dentata* to *Vernonanthur* (Robinson 1992a: 66).



FIGURE 3. Lectotype of *Vernonia glanduloso-dentata* (P00682798). Image: JSTOR Plants.

We also noted that many collections¹ from the Serra do Cipó and Diamantina Plateau, in the state of Minas Gerais, were identified as *Vernonia glanduloso-dentata*. However, after carefully analyzing them, we concluded these materials are, in fact, *Vernonanthura lucida* (Lessing 1829: 260) Robinson (1992a: 71). Both species are morphologically similar, but *V. glanduloso-dentata* has 15–25 florets per head (vs. 10–14) and elliptic leaf blades (vs. linear). In addition to these characters, Hieronymus (1897) comments that *V. glanduloso-dentata* has “thicker leaves and more veins” than *V. lucida*. Similar observations were made by Matzenbacher & Mafioletti (1994): “differences in the morphological pattern of leaves and larger heads were noted”. Indeed, many of these materials mentioned for Serra do Cipó and Diamantina plateau have larger leaves and heads than usually observed in the rest of the species range. However, these specimens have 11–13(–14) flowers per heads and predominantly linear leaf blade, never elliptic.

This variation may be linked to the presence of frequent natural fires in the region (Ribeiro & Figueira 2011). Keeley *et al.* (2011) and Simon & Pennington (2012), among others, have shown that species adapted to fire regimes may have several adaptations or eventually phenotypic changes, which include a greater size and a higher growth rate after resprouting, to achieve greater fitness for the species. Therefore, we encourage the use of additional tools, notably molecular ones, to better understand the taxonomic status of these *V. lucida* populations.

Vernonanthura glanduloso-dentata is currently known from only two collections from the first half of the 19th century: one from the state of Minas Gerais, in Serra do Caraça and other from the state of Rio Grande do Sul, on the banks of Jacuí river (fig. 2). Despite the unusual disjunction, both areas provide similar conditions for species establishment. In Rio Grande do Sul, Hieronymus (1897) mentions that the Sellow collection took place on the banks of the Jacuí river, in an area that today may be located in one of three municipalities: El Dourado do Sul, Ilhas das Flores, and Porto Alegre (archipelago islands region) (Moraes & Cunha 2018). Regarding the Minas Gerais collection, Riedel described, in the voucher label, the environment as “a little humid”. Serra do Caraça has high mountains that exceed 2,000 m of elevation, covered with typical *campos rupestres* flora. However, several plant taxa typical of humid areas occur in places with some type of wet or marshy soil (Vasconcelos 2000). Thus, the presence of humidity in these areas seems to be an important factor for the occurrence of this species in areas so far apart.

Given that all collections of this species date back to the 19th century, we believe it may be extinct. Nonetheless, we encourage increasing collection efforts, especially in the state of Rio Grande do Sul, in lesser sampled areas along the Jacuí river, to possibly gather more data on its distribution and ecology.

Range expansion

Mesanthophora rojasii (Cabrera 1940: 133) Robinson (1999:76)

Perennial herbs, erect, 50–60 cm tall; branches cylindrical, glabrous. Leaves alternate, simple, sessile; blade lanceolate, 2–8 × 0.3–1.8 cm, concolorous, membranaceous, adaxially glandular-punctate, abaxially glabrous, margins entire to slightly sinuous, revolute, apex acute, base amplexicaul. Capitulescence seriate-cymose, terminal branches 14–28 cm long, leaf-like bracts sessile, 1.5–7 × 0.8–1.1 cm. Capitula 5–10, homogamous, discoid, short-pedunculate, inserted at the middle of internodes without subtending bracts; involucre 0.5–0.8 mm tall, widely campanulate, 5-seriate; phyllaries weakly imbricate, greenish, outer series ovate, 4–7 × 2–4 mm, inner series linear to lanceolate, 4–8 × 3–5 mm, glabrous, margins entire, apex acuminate or short-caudate; receptacle flat to slightly concave, naked. Florets 45–60, bisexual, fertile; corolla actinomorphic, 5-lobed, lilac, glabrous; corolla tube 2–4 mm long, corolla lobes 1.3–2 mm, papillose, apex acute; anthers brownish, 1.8–2.5 mm long, apical appendages acute, anther base sagittate; style shaft 5–7 mm long, lilac, glabrous throughout except for pubescent upper 0.4–0.6 mm beneath style arms, style arms 1–1.4 mm long, apex acute, pubescent outside, hairs acute, style base glabrous, lacking basal node. Cypsela turbinate to cylindrical, 1.8–2.3 × 0.8–1 mm, 10-ribbed, glabrous, brownish, carpopodium annular; pappus biseriate, unequal, outer series paleaceous, shorter than inner series, 0.9–1.2 mm long, persistent, inner series setose, 2.8–3.4 mm long, deciduous.

Specimen examined:—BRAZIL. Minas Gerais: Jaíba, Turno da Onça, 20 August 1984, M.C.B. Teixeira & Carvalho s.n. (MBM 145914).

1 A.B. Joly & J. Semir CFSC 3662 (UEC); A.M. Giuliatti 5458 (SPF); A.M. Giuliatti *et al.* CFCR 2364 (UEC); A.M. Giuliatti *et al.* CFCR 2368; A.P. Savassi-Coutinho, V.C. Souza & J.G. Rando 965 (CTES, ESA, HUFU); F.L. Contro *et al.* 102 (HUFU); F.L. Contro & D. Marques 24 (HUFU); J. Semir & M. Sazima 4763 (UEC); J. Semir & M. Sazima CFSC 551 (UEC); P.I.K.L. Prado 23809 (UEC).

Additional specimen examined:—BRAZIL. Mato Grosso do Sul: Corumbá, Pantanal, 02 December 1987, *A. Pott et al.* 3630 (CPAP); Fazenda Acurizal, Nabileque, 90 m, 19 December 1987, *A. Pott et al.* 3645 (CPAP, MBM); Fazenda Bodoquena, 18 August 2004, *G.A. Amador et al.* 47 (CGMS); Estação Carandazal, 19° 48' 17" S, 57° 09' 49" W, 102 m, 29 June 2011, *D.S. Matos* 17 (CGMS). Ladário, lote 42, 19 August 2011, *P.P. Oliveira et al.* 24 (COR, SPF).

Illustrations:—Cabrera (1940: 134, Fig. 1), Cabrera & Dematteis (2009: 238, Fig. 91).

Notes:—*Mesanthophora* Robinson (1992b: 172) is a small genus in the subtribe Mesanthophorinae, comprising glabrous perennial herbs associated with limestone soils, with decurrent auriculate leaves and capitula emerging from the middle of internodes (Robinson 2007). Two species are currently known: *Mesanthophora brunneri* Robinson (1992b: 172) and *M. rojasii* (Cabrera & Dematteis 2009, Hind 2011). The former species is easily distinguished from the latter by its leaf shape (oblong-ovate vs. lanceolate) and leaf size ($2\text{--}7 \times 1\text{--}3$ vs. $6\text{--}10 \times 0.5\text{--}2$ cm) (Dematteis & Salgado 2001).

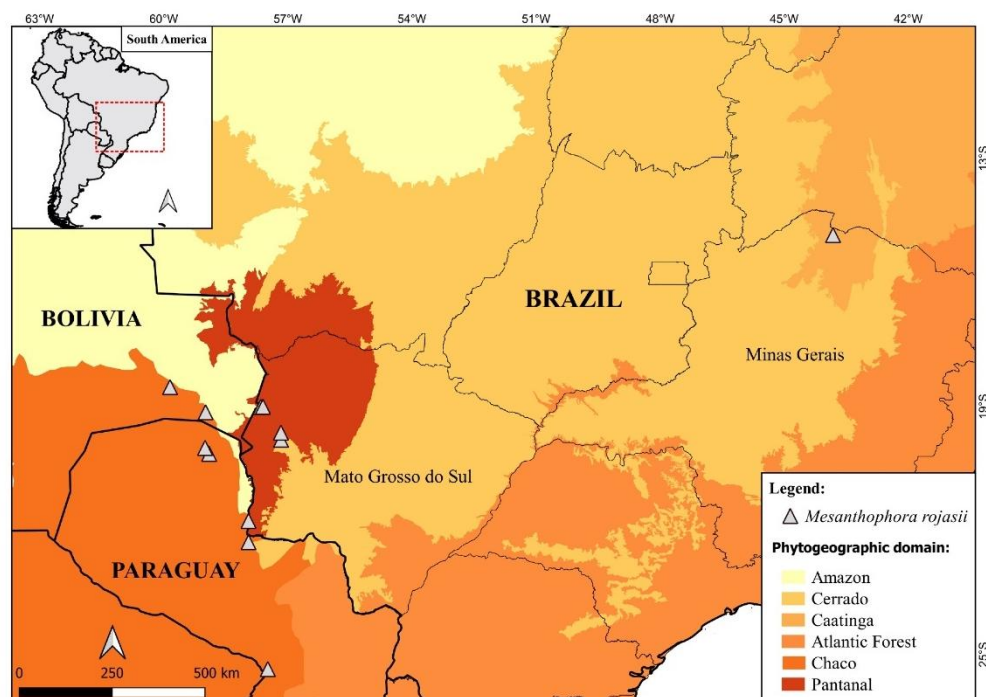


FIGURE 4. Geographic distribution of *Mesanthophora rojasii*, including the new record in the state of Minas Gerais.

Mesanthophora rojasii occurs in the Chaco region in Bolivia (department of Santa Cruz), Paraguay (departments of Alto Paraguay, Concepción and Central), as well as in Brazil, in the Pantanal region of the state of Mato Grosso do Sul and now, for the first time, reported in the Caatinga domain, in northern Minas Gerais (Fig. 4) (Cabrera 1940, Cabrera & Dematteis 2009, Hind 2011, Roque *et al.* 2018). This species occurs over limestone outcrops in xerophytic vegetation (savannah, caatinga) or in *carandazal* (annually flooded vegetation composed of a native palm, *Copernicia alba* Morong in Morong & Britton (1893: 246)), the latter being closely associated with accumulation of sub-superficial carbonaceous concretions (Silva *et al.* 2000). The notable new record in northern Minas Gerais (ca. 1,500 km from Mato Grosso do Sul) might be explained by the presence of similar limestone outcrops (Oliveira *et al.* 2000) with xerophytic vegetation in both regions (Rizzini 1997) and shows its likely adaptation to Seasonally Dry Forests in South America.

During our study of herbarium collections, we came across a single specimen from Minas Gerais, which makes the information provided on the voucher label doubtful, as it is an older collection (dated 1984) from a location with

different environmental characteristics than those preferred by the species. To confirm its validity, we compared this voucher's locality with other collections made by M.C.B. Teixeira & Carvalho on the same date and location. The voucher is one of many collections made by the collectors (especially M.C.B. Teixeira) in the municipality of Jaíba between the years 1982 and 1984. The species identity remained undetermined at the time of collection. Based on this finding, we consider the location stated in the label to be correct and assume that the species was truly collected in Minas Gerais.

This is the third species of Mesanthophorinae recorded in the Caatinga domain, together with *Acilepidopsis echitifolia* (Mart. ex Candolle 1836: 60) Robinson (1989: 291), in the state of Bahia, and *Telmatophila scolymastrum* Mart. ex Baker (1873: 170), endemic to caatinga vegetation in the state of Piauí (Nakajima 2020, Picanço *et al.* 2020). These monotypic genera differ mainly by characteristics of the leaves, capitulescence, position of the capitula and number of florets per capitulum (Baker 1873, Robinson 1989, Robinson 1992b).

Acknowledgements

We thank curators and staff of the following herbaria for making specimens or pictures available: CGMS, COR, CPAP, MBM, SPF and UEC; and Dr. Carolina Moriani Siniscalchi for the English revision. BL thanks Dr. Flávio M. Alves and the project “Coleções Botânicas de Mato Grosso do Sul: Estratégias e diretrizes para ampliação e informatização” (Edital Chamada FUNDECT/SUCITEC /SEMAC Nº 09/2012 – BIOTA-MS), which provided support to visit the Campo Grande and Corumbá herbaria, in the state of Mato Grosso do Sul. We also thank the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) for their financial support – Finance Code 001.

References

- Alves, R.G., Zaú, A.S. & Oliveira, R.R. (2016) Flora dos Campos de Altitude em quatro áreas do Maciço do Itatiaia, nos estados do Rio de Janeiro e Minas Gerais. *Pesquisas, Botânica* 69: 109–140.
- Baker, J.G. (1873) Compositae I. Vernoniaceae. In: Martius¹, C.F.P. von & Eichler, A.W. (Eds.) *Flora brasiliensis*, vol. 6 (2). F. Fleischer, München, Vienna & Leipzig, pp. 5–180.
- Barroso, G.M. (1954) Contribuição ao estudo das Compositae brasileiras. *Archivos (Arquivos) do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 13: 6–20.
- Cabrera, A.L. (1940) Cuatro compuestas nuevas de la América Austral. *Darwiniana* 4: 133–140.
- Cabrera, A.L. & Dematteis, M. (2009) Vernoniaceae. In: Cabrera, A.L., Dematteis, M. & Freire, S.E. (Vol. Orgs). Compositae VI. Ramella, L. & Perret, P. (series eds.), *Flora del Paraguay fasc. 39.*, Conservatoire et Jardin Botanique de la Ville de Genève, Geneva, pp 65–268.
- Candolle, A.P. de (1836) *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, vol. 5. Treutel & Würtz, Paris, 706 pp.
- Dematteis, M. (1998) Chromosome studies of some *Vernonia* species (Asteraceae). *Genetics and Molecular Biology* 21: 381–385.
<https://doi.org/10.1590/S1415-47571998000300016>
- Dematteis, M. (2002) Cytotaxonomic analysis of South American species of *Vernonia* (Vernoniaceae: Asteraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 139: 401–408.
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2002.00074.x>
- Dematteis, M. & Salgado, C.R. (2001) Pollen morphology and chromosome number of *Vernonia rojasii* (Vernoniaceae, Asteraceae). *Compositae Newsletter* 36: 69–75.
- Endress, P.K. (2010) Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. *Journal of Systematics and Evolution* 48: 225–329.
<https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2010.00087.x>
- Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Robinson, H. (2009) Classification of Compositae. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Bayer, R.J. (eds.) *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. International Association for Plant Taxonomy, Institute of Botany, University of Vienna, Vienna, pp. 171–191.
- Gonçalves, M.T.A. & Santos, N.D. (2018) Campos de Altitude do Parque Nacional do Itatiaia: um hotspot de Briófitas. *Diversidade e Gestão* 2: 90–105.
- Harris, J.G. & Harris, M.W. (2001) *Plant identification terminology: an illustrated glossary*. Second edition. Spring Lake Publishing,

- Spring Lake, USA, 216 pp.
- Hickey, L.J. (1973) Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 60: 17–33.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1973.tb10192.x>
- Hiepko, P. (1987) The collections of the Botanical Museum Berlin-Dahlem (B) and their history. *Englera* 7: 219–252.
- Hieronymus, G. (1897) Erster Beitrag zur Kenntnis der Siphonogamenflora der Argentina und der angrenzenden Lander, besonders von Uruguay, Paraguai, Brasilien und Bolivia. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 22 (4–5): 672–798.
- Hind, D.J.N. (2011) *An annotated preliminary checklist of the Compositae of Bolivia. Version 2.*
- Jeffrey, C. (2007) Compositae: Introduction with key to tribes. In: Kadereit, J.W. & Jeffrey, C. (Eds.) *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 8. Springer-Verlag, Berlin, pp. 61–87.
- Jones, S.B. (1974) Vernoneae (Compositae) chromosome numbers. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 101: 31–34.
<https://doi.org/10.2307/2484818>
- Jones, S.B. (1979) Synopsis and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae, Vernoneae) in the New World. *Rhodora* 8: 425–447.
- Jones, S.B. (1981) Synoptic classification and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Vernoneae) in the Old World. *Rhodora* 83: 59–75.
- Keeley, J.E., Pausas, J.G., Rundel, P.W., Bond, W.J. & Bradstock, A. (2011) Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science* 16: 406–411.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002>
- Keeley, S.C. & Jansen, R.K. (1994) Chloroplast DNA restriction site variation in the Vernoneae (Asteraceae), an initial appraisal of the relationship of New and Old-World taxa and the monophyly of *Vernonia*. *Plant Systematics and Evolution* 193: 249–265.
<https://doi.org/10.1007/BF00983554>
- Keeley, S.C. & Jones, S.B. (1977) Taxonomic implications of external pollen morphology to *Vernonia* (Compositae) in the West Indies. *American Journal of Botany* 64: 576–584.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1977.tb11894.x>
- Keeley, S.C. & Jones, S.B. (1979) Distribution of the pollen types in *Vernonia* (Vernoneae: Asteraceae). *Systematic Botany* 4: 195–202.
<https://doi.org/10.2307/2418418>
- Keeley, S.C. & Robinson, H. (2009) Vernoneae. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Bayer, R.J. (eds.) *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*. IAPT, Vienna, pp. 439–470.
- Keeley, S.C. & Turner, B.L. (1990) A preliminary cladistic analysis of the genus *Vernonia* (Vernoneae: Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution, Supplementum* 4: 45–66.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6928-5_3
- Keeley, S.C., Cantley, J.T. & Gallaher, T.J. (2021) The “evil tribe” spreads across the land: A dated molecular phylogeny provides insight into dispersal, expansion, and biogeographic relationships within one of the largest tribes of the sunflower family (Vernoneae: Compositae). *American Journal of Botany* 108: 505–519.
<https://doi.org/10.1002/ajb2.1614>
- Lessing, C.F. (1829) De synanthereis herbarii regii berolinensis dissertatio prima. Vernoneae. *Linnaea* 4: 240–356.
- Lessing, C.F. (1831) De synanthereis dissertatio quarta. *Linnaea* 6: 624–721.
- Matzenbacher, N.I. & Mafioletti, S.I. (1994) Estudo taxonômico do gênero *Vernonia* Schreb. (Asteraceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia – PUCRS* 1: 1–133.
- Monge, M. & Semir, J. (2020) *Critoniopsis*. In: *Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Monge, M., Volet, D.P. & Semir, J. (2019a) Two New Species of Vernoneae (Asteraceae) from Espírito Santo, Southeastern Brazil. *Systematic Botany* 44: 439–445.
<https://doi.org/10.1600/036364419X15562052252144>
- Monge, M., Volet, D.P. & Semir, J. (2019b) *Critoniopsis hermogenesii* (Vernoneae, Asteraceae), a new endemic species from Serra do Mar Mountain Range, São Paulo state, Brazil. *Phytotaxa* 397 (2): 177–185.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.397.2.5>
- Moraes, F.D. & Cunha, L.F. (2018) *Genealogia dos municípios do Rio Grande do Sul*. Secretaria de Planejamento, Governança e Gestão (SPGG), Departamento de Planejamento Governamental, Porto Alegre, 59 pp.
- Morong, T. & Britton, N.L. (1893) An Enumeration of the Plants Collected by Dr. Thomas Morong in Paraguay. *Annals of the New York Academy Science* 7: 45–637.
<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1893.tb55410.x>
- Nakajima, J. (2020) *Telmatophila*. In: *Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB163-44> (accessed 30 March 2021)
- Oliveira, C.V., Ker, J.C., Duarte, M.N., Curi, N. & Fontes, L.E.F. (2000) Atributos micromorfológicos de solos do projeto Jaíba, Norte de

- Minas Gerais. *Revista Brasileira de Ciências do Solo* 24: 117–128.
<https://doi.org/10.1590/S0100-06832000000100014>
- Picanço, W.L., Loeuille, B.F.P., Marques, D., Nakajima, J., Souza-Souza, R.M.B. & Esteves, R.L. (2020) *Acilepidopsis*. In: *Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Pruski, J.F. (2018) *Critoniopsis* Sch. Bip. In: (Eds.) *Flora Mesoamericana*, vol. 5 (2). Missouri Botanical Garden Press, London, pp. 1305–1312.
- Ribeiro, M.C. & Figueira, E.C. (2011) Uma abordagem histórica do fogo no Parque Nacional da Serra do Cipó, Minas Gerais – Brasil. *Biodiversidade Brasileira* 1: 212–227.
- Rizzini, C.T. (1997) *Tratado de Fitogeografia do Brasil. Aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. Ed. 2. Rio de Janeiro, Âmbito Cultural. 747 pp.
- Robinson, H. (1989) *Acilepidopsis*, a new genus of Vernoniaceae from South America (Asteraceae). *Phytologia* 67: 289–292.
- Robinson, H. (1992a) A new genus *Vernonanthura* (Vernoniaceae, Asteraceae). *Phytologia* 73: 65–76.
<https://doi.org/10.5962/bhl.part.16736>
- Robinson, H. (1992b) *Mesanthophora*, a new genus of Vernoniaceae (Asteraceae) from Paraguay. *Novon* 2: 169–172.
<https://doi.org/10.2307/3391681>
- Robinson, H. (1993) A review of the genus *Critoniopsis* in Central and South America (Vernoniaceae: Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 106: 606–627.
- Robinson, H. (1999) Generic and subtribal classification of American Vernoniaceae. *Smithsonian Contributions to Botany* 89: 1–116.
<https://doi.org/10.5479/si.0081024X.89>
- Robinson, H. (2007) Vernoniaceae. In: Kadereit, J. & Jeffrey, C. (eds.) *The families and genera of vascular plants*, vol. 8. Springer, Berlin, Heidelberg & New York, pp. 149–174.
- Roque, N., Teles, A.M., Moura, L., Pacheco, R.A., Silva, G.H.L., Alves, M. & Nakajima, J.N. (2018) Check-list de Asteraceae no estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia série botânica* 73 (supl.): 147–156.
<https://doi.org/10.21826/2446-8231201873s147>
- Roque, N., Nakajima, J., Heiden, G., Monge, M., Ritter, M.R., Loeuille, B.F.P., Christ, A.L., Rebouças, N.C., Castro, M.S., Saavedra, M.M., Teles, A.M., Gandara, A., Marques, D., Bringel Jr., J.B.A., Angulo, M.B., Santos, J.U.M.D., Souza-Buturi, F.O., Alves, M., Sancho, G., Reis-Silva, G.A., Volet, D.P., Hattori, E.K.O., Plos, A., Simão-Bianchini, R., Rivera, V.L., Magenta, M.A.G., Silva, G.H.L., Abreu, V.H.R., Grossi, M.A., Amorim, V.O., Schneider, A.A., Carneiro, C.R., Borges, R.A.X., Siniscalchi, C.M., Bueno, V.R., Via do Pico, G.M., Almeida, G.S.S., Freitas, F.S., Deble, L.P., Moreira, G.L., Contro, F.L., Gutiérrez, D.G., Souza-Souza, R.M.B., Viera Barreto, J.N., Soares, P.N., Quaresma, A.S., Picanço, W.L., Fernandes, F., Mondin, C.A., Salgado, V.G., Kilipper, J.T., Farco, G.E., Ribeiro, R.N., Walter, B.M.T., Lorencini, T.S., Fernandes, A.C., Silva, L.N., Barcelos, L.B., Barbosa, M.L., Bautista, H.P., Casas, J.C., Dematteis, M., Ferreira, S.C., Hiriart, F.D., Moraes, M.D. & Semir, J. (2020) *Asteraceae. Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB55> (accessed 27 May 2021)
- Schreber, J.C.D. von (1791) *Genera plantarum*, vol. 2. Sumptu Varrentrappii et Wenneri, Francofurti ad Moenum [Frankfurt am Main], 872 pp.
- Schultz-Bipontinus, C.H. (1863) *Lychnophora* Martius und einige benachbarte Gattungen. *Pollichia* 20/21: 321–439.
- Silva, M.P. Mauro, R., Mourão, G. & Coutinho, M. (2000) Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 143–152.
<https://doi.org/10.1590/S0100-84042000000200004>
- Simon, M.F. & Pennington, T. (2012) Evidence for adaptation to fire regimes in the tropical savannas of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Plant Science* 173: 711–723.
<https://doi.org/10.1086/665973>
- Siniscalchi, C.M., Loeuille, B., Funk, V.A., Mandel, J. & Pirani, J.R. (2019) Phylogenomics Yields New Insight into Relationships Within Vernoniaceae (Asteraceae). *Frontiers in Plant Science* 10: e1224.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01224>
- Small, J. (1919) *The origin and development of the Compositae*. William Wesley and Son, London, XI + 334 pp. + plates 1–6.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1919.tb07283.x>
- Susanna, A., Baldwin, B.G., Bayer, R.J., Bonifacino, J.M., Garcia-Jacas, N., Keeley, S.C., Mandel, J.R., Ortiz, S., Robinson, H. & Stuessy, T.F. (2020) The Classification of the Compositae: A tribute to Vicki Ann Funk (1947–2019). *Taxon* 69: 807–814.
<https://doi.org/10.1002/tax.12235>
- Thiers, B. (2021 [continuously updated]) *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed 18 February 2021)
- Turland, N.J., Wiersema, J.H., Barrie, F.R., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Kusber, W.H., Li, D.Z., Marhold,

- K., May, T.W., McNeill, J., Monro, A.M., Prado, J., Price, M.J. & Smith, G.F. (Eds.) (2018) *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books.
<https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Vasconcelos, M.F. (2000) Reserva do Caraça: história, vegetação e fauna. *Aves* 1: 3–7.
- Vasconcelos, M.F. (2011) O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do leste do Brasil? *The Brazilian Journal of Botany* 34: 241–246.
<https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000200012>
- Vasconcelos, V.V. (2014) Campos de Altitude, Campos Rupestres e aplicação da Lei da Mata Atlântica: estudo prospectivo para o Estado de Minas Gerais. *Boletim de Geografia* 32: 110–133.
<https://doi.org/10.4025/bolgeogr.v32i2.18624>

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com base no conjunto de resultados apresentados nesta tese, é possível afirmar que os objetivos propostos foram plenamente alcançados e que o trabalho contribui significativamente para o avanço do conhecimento sobre a biodiversidade, a biogeografia e a conservação da flora endêmica da Caatinga; além de contribuir de modo significativo para a compreensão de Asteraceae no nordeste brasileiro. Com relação a este último, a combinação de abordagens florísticas, taxonômicas e geográficas permitiu integrar diferentes níveis de informação, revelando padrões espaciais e taxonômicos antes pouco compreendidos, e destacando a importância de áreas específicas para a preservação da diversidade vegetal.

Na primeira parte da tese, os dados sobre distribuição e endemismo de angiospermas evidenciaram que a flora endêmica da Caatinga não está irregularmente distribuída, mas concentrada em núcleos específicos que coincidem parcialmente com ecorregiões e distritos biogeográficos já propostos. A análise da distribuição das angiospermas endêmicas da Caatinga revela padrões espaciais complexos, moldados por fatores históricos, ambientais e evolutivos que ainda são pouco compreendidos. Ao identificar Áreas de Endemismo (AoEs) e núcleos de riqueza endêmica, esta primeira parte da tese contribui significativamente para o avanço do conhecimento biogeográfico do domínio, reforçando a importância de abordagens multiescalares e integrativas para a compreensão da biodiversidade no semiárido brasileiro.

Os resultados obtidos evidenciam que o endemismo na Caatinga está concentrado em regiões específicas e não aleatórias, estando frequentemente associadas a complexidade topográfica, estabilidade climática e heterogeneidade ambiental. Isso destaca a necessidade urgente de estratégias conservacionistas mais eficazes e direcionadas, especialmente em áreas que, embora reconhecidamente ricas em espécies únicas, ainda carecem de proteção formal. Além de subsidiar a delimitação de regiões prioritárias para conservação, os padrões identificados também fornecem uma base sólida para futuras propostas de regionalização biogeográfica da Caatinga, superando modelos anteriores baseados apenas em composição florística. Ao integrar dados sobre endemismo e distribuição espacial com uma perspectiva histórica, esta pesquisa oferece novas possibilidades para interpretar a organização biológica da província, contribuindo para sua conservação e manejo sustentável em longo prazo.

Na segunda parte foi reforçada a importância dos estudos florísticos e taxonômicos na compreensão da diversidade vegetal e no auxílio de estratégias conservacionistas. O levantamento de Asteraceae para Alagoas demonstrou que a família é subamostrada na caatinga, com esforços de coleta historicamente concentrados na Mata Atlântica. Esse padrão evidencia a urgência de direcionar novas expedições botânicas para ambientes menos

explorados, visando uma visão mais abrangente da distribuição das espécies e sua conservação. A descrição de *Lepidaploa restingae*, uma nova espécie para restingas do Nordeste reforça, registro de *Mesanthophora rojasii* para a Caatinga, e os 51 novos registros de Asteraceae para o estado de Alagoas revelam a importância de investigações florístico-taxonômicas detalhadas para o reconhecimento da diversidade em áreas ainda subestimadas.

REFERÊNCIAS

- AB'SÁBER, A. N. O domínio morfoclimático semi-árido das Caatingas brasileiras. *Geomorfologia* 43: 1-39. 1974.
- AB'SÁBER, Aziz Nacib. **Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas**. Ateliê editorial, 2003.
- ALMEIDA, R.B.P.; MURER, B.M., SANO, P.T. What is being published on floristics? an overview of floristic studies carried out in the Espinhaço Range. **Acta Botanica Brasilica**, v. 37, p. e20220267. 2023. DOI: 10.1590/1677-941X-ABB-2022-0267.
- ALVES F.V.; LOEUILLE, B. Geographic distribution patterns of species of the subtribe *Lychnophorinae* (Asteraceae: Vernonieae). **Rodriguésia**, v. 72, p. e02072019. 2021. DOI: 10.1590/2175-7860202172072.
- ANDRADE-LIMA, D. Present-day Forest refuges in northeastern Brazil. Pp 245-251 in: G. T. Prance (ed.) *Biological diversification in the tropics*. Columbia Univ. Press, New York. 1982.
- ANDRADE-LIMA, D. The Caatingas dominium. **Revista Brasileira de Botânica** 4: 149-163. 1981.
- ANDRADE-LIMA. Estudos fitogeográficos de Pernambuco. **Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agrônômica**, v. 4, p. 243-274, 1952/2007.
- APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 1-20, 1981.
- ARAUJO, H.F.P. et al. The Caatinga region is a system and not an aggregate. **Journal of Arid Environments**, v. 203, p. 104778, 2022.
- ARAUJO, H.F.P.; SILVA, J.M.C. The avifauna of the Caatinga: biogeography, ecology, and conservation. **Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America**, p. 181-210, 2017.
- ATHIÊ-SOUZA *et al.* Phanerogamic flora of the Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 19, n. 1, p. 1-27, 2019.
- AUBREVILLE, A. Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation. **BOIS & Forêts Des Tropiques**, v. 51, p. 23-27, 1957.
- BAKER, J.G. Compositae I. Vernoniaceae. In: MARTIUS†, C.F.P. VON & EICHLER, A.W. (Eds.) **Flora brasiliensis**, 6(2), Fried. Fleischer, München, Vienna, Leipzig, pp. 5–180, 1873.
- BAKER, J.G. Compositae III. Asteroideae et Inuloideae. In: MARTIUS†, C.F.P. VON & EICHLER, A.W. (Eds.) **Flora Brasiliense**, 6(3), Fried. Fleischer, München, Vienna, Leipzig, pp. 1–134, 1882.
- BAKER, J.G. Compositae IV. Helianthoideae, Helenioideae, Anthemideae, Senecioideae, Cynaroideae, Ligulatae, Mutisiaceae. In: MARTIUS†, C.F.P. VON & EICHLER, A.W. (Eds.) **Flora brasiliensis**, 6(3), Fried. Fleischer, München, Vienna, Leipzig, pp. 137–442, 1884.
- BARBOSA, M. R. V. Vegetação e Flora Fanerogâmica da Área do Curimataú, Paraíba. In: Araújo, F.S. *et al.* (Orgs.). **Análise das Variações da Biodiversidade do Bioma caatinga: suporte e Estratégias Regionais de Conservação**. Brasília: MMA, 2005.

BAZANTE, M. L.; SOARES, G.; LOEUILLE, B. Flora da Usina São José, Igarassu, Estado de Pernambuco, Brasil: Asteraceae. **Hoehnea**, v. 48, p. e152021. 2022. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/2236-8906-15/2021>.

BIONDI, M. et al. DBSCAN and GIE, Two Density-Based “Grid-Free” Methods for Finding Areas of Endemism: A Case Study of Flea Beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) in the Afrotropical Region. **Insects**, v. 12, n. 12, p. 1115, 2021.

CABALLERO-VIÑAS, C. *et al.* Dispersal of North American Polymorphidae (Acanthocephala) and aquatic birds (Anatidae and Rallidae) along the Central Migratory Flyway. **Journal of Zoological Systematics Evolutionary Research**, v. 59, p. 561-575. 2021. DOI: 10.1111/jzs.12450.

CABRERA, A. L.; WILLINK, A. Biogeografía de América Latina. Serie de Biología, Monografía 13. Washington, DC. Programa regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, departamento de Asuntos Científicos, Organización de Estados Americanos, Washington, 1973.

CAVALCANTI, L.C.S; RAFAEL, L.M.; SOUZA, B.I. Caatinga: savana-estépica ou floresta seca? um comentário sobre a classificação da vegetação brasileira. **Revista de Geografia**, [S. l.], v. 41, n. 4, p. 173–185, 2024. DOI: 10.51359/2238-6211.2024.264832.

COLLI-SILVA, M.; VASCONCELOS, T.N.C; PIRANI, J.R. Outstanding plant endemism levels strongly support the recognition of campo rupestre provinces in mountaintops of eastern South America. **Journal of Biogeography**, v. 46, n. 8, p. 1723-1733, 2019.

COUTINHO, L.P. O conceito de bioma. **Acta botanica brasílica**, v. 20, p. 13-23, 2006.

CROTHER, B.I.; MURRAY, C.M. Ontology of areas of endemism. **Journal of Biogeography**, v. 38, n. 6, p. 1009-1015, 2011.

DASILVA, M.B; PINTO-DA-ROCHA, R.; DESOUZA, A.M. A protocol for the delimitation of areas of endemism and the historical regionalization of the Brazilian Atlantic Rain Forest using harvestmen distribution data. **Cladistics**, v. 31, n. 6, p. 692-705, 2015.

DELLA, A.P.; PRADO, J. Areas of endemism of Pteridaceae (Polypodiopsida) in Brazil: a first approach. **Cladistics**, v. 40, n. 2, p. 157-180, 2024.

DORIA, T.A.F.; DOBROVOLSKI, R. Improving post-2020 conservation of terrestrial vertebrates in Caatinga. **Biological Conservation**, v. 253, p. 108894, 2021.

DUQUE, J.G., **O Nordeste e as lavouras xerófilas**. Fortaleza: Banco do Nordeste do Brasil, 238 pp., 1964.

EBACH, M.C. et al. International code of area nomenclature. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 7, p. 1153-1157, 2008.

EGLER, W. A. Contribuição ao estudo da caatinga pernambucana. **Revista Brasileira de Geografia** v. 13, p. 577-590. 1951

ELLENBERG, H.; MUELLER-DOMBOIS, D. Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. 1967. 36p.

ENGLER, W.A., Contribuição ao estudo da caatinga pernambucana. **Revista Brasileira de Geografia**, v. 13, n. 4, p. 577-590, 1951.

ENGLER, W.A., Vegetação. In: BEZERRA, L. et al. (Orgs.). Estudos da zona de influência da cachoeira de Paulo Afonso. Rio de Janeiro: Conselho Nacional de Geografia, p. 40-62, 1952.

ESCALANTE, T.; RODRIGUEZ-TAPIA, G.; MORRONE, J.J. Toward a biogeographic regionalization of the Nearctic region: Area nomenclature and digital map. **Zootaxa**, v. 5027, n. 3, p. 351-375, 2021.

FATTORINI, S. Endemism in historical biogeography and conservation biology: concepts and implications. **Biogeographia—The Journal of Integrative Biogeography**, v. 32, n. 1, 2017.

FERNANDES, A. Fitogeografia brasileira: províncias florísticas. **Fortaleza: Realce**, v. 3, 2006.

FERNANDES, M. *et al.* The Origins and Historical Assembly of the Brazilian Caatinga Seasonally Dry Tropical Forests. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 10, p. 1-13. 2022. DOI: 10.3389/fevo.2022.723286.

FERNANDES, M.F.; CARDOSO D.; QUEIROZ, L.P. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. **Journal of Arid Environments** 174: 1-8. 2020. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2019.104079.

FIASCHI, P.; PIRANI, J.R. Review of plant biogeographic studies in Brazil. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 47, n. 5, p. 477-496. DOI: 10.1111/j.1759-6831.2009.00046.x.

FRANGIOTE-PALLONE, S; DE SOUZA, L.A. Pappus and cypsela ontogeny in Asteraceae: structural considerations of the tribal category. **Revista mexicana de biodiversidad**, v. 85, n. 1, p. 62-77, 2014.

FROTA, A.; MORRONE J.J.; GRAÇA, W.J. Evolutionary biogeography of Cnesterodontini (Teleostei: Poeciliidae): area relationships and priority ranking for conservation. **Aquatic Sciences**, v. 85, p. 1-17. 2023. DOI: 10.1007/s00027-023-00947-x.

FROTA, A.; MORRONE, J.J.; DA GRAÇA, W.J. Evolutionary biogeography of Cnesterodontini (Teleostei: Poeciliidae): area relationships and priority ranking for conservation. **Aquatic Sciences**, v. 85, n. 2, p. 50, 2023.

FUNK, V. Floras: a model for biodiversity studies or a thing of the past? **Taxon**, v. 55, n. 3, p. 581-588.

FUNK, V.A. *et al.* Everywhere but Antarctica: using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. **Biologiske Skrifter** v. 55, p. 343–374, 2005.

FUNK, V.A. Floras: a model for biodiversity studies or a thing of the past?. **Taxon**, v. 55, n. 3, p. 581–588, 2006.

GARCÍA-NAVARRETE, P.G. *et al.* Evolutionary biogeography of the Revillagigedo Archipelago, Mexico. **Journal of Natural History**, v. 57, p. 685-709. 2023 DOI: 10.1080/00222933.2023.2203337.

GOERCK, J.M. Distribution of birds along an elevational gradient in the Atlantic forest of Brazil: implications for the conservation of endemic and endangered species. **Bird Conservation International**, v. 9, p. 235-253. 1999. DOI: 10.1017/S0959270900003439.

- GOMES-DA-SILVA, J.; FORZZA, R.F. Two centuries of distribution data: detection of areas of endemism for the Brazilian angiosperms. **Cladistics**, v. 37, n. 4, p. 442-458, 2021.
- GUEDES, THAIS, B.; NOGUEIRA, C.; MARQUES, O.A.V. Diversity, natural history, and geographic distribution of snakes in the Caatinga, Northeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 3863, n. 1, p. 1–93–1–93, 2014.
- HAROLD, A.S.; MOOI, R.D. Areas of endemism: definition and recognition criteria. **Systematic biology**, v. 43, n. 2, p. 261-266, 1994.
- HASUI, Y. Cráton São Francisco. In: HASUI, Y. et al. **Geologia do Brasil**. São Paulo: Beca. 2012b.
- HASUI, Y. Sistema Orogênico da Borborema. In: HASUI, Y. et al. **Geologia do Brasil**. São Paulo: Beca. 2012a.
- IBGE, I. R. Mapa de Biomas do Brasil, primeira aproximação. **IBGE, Rio de Janeiro**, 2004. Disponível em <http://www.terrabrasilis.org.br/ecotecadigital/index.php/estantes/mapas/563-mapa-de-biomas-do-brasil>>, Acesso em: 26/08/2022.
- JAPSEN, P. et al. Episodic burial and exhumation in NE Brazil after opening of the South Atlantic. **Bulletin**, v. 124, n. 5-6, p. 800-816, 2012.
- JEFFREY, C. Compositae: Introduction with key to tribes. In: KADEREIT, J.W.; JEFFREY, C. (Eds.). The Families and Genera of Vascular Plant: v. VIII: **Flowering Plants Eudicots: Asterales**. Berlin: Springer-Verlag. p. 61-588, 2007.
- JEFFREY, C. *et al.* Evolution of Compositae flowers. In: FUNK, V. *et al.* (Eds.) 2009. **Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae**. International Association for Plant Taxonomy, Institute of Botany, University of Vienna, 2009.
- KATINAS, L. *et al.* 2013. Trans-oceanic dispersal and evolution of early composites (Asteraceae). **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 15, n. 5, p. 269-280, 2013.
- KEELEY, S.C. & ROBINSON, H. (2009) Vernoniaeae. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Bayer, R.J. (eds.) **Systematics, evolution, and biogeography of Compositae**. IAPT, Vienna, pp. 439–470.
- KEELEY, S.C., CANTLEY, J.T. & GALLAHER, T.J. (2021) The “evil tribe” spreads across the land: A dated molecular phylogeny provides insight into dispersal, expansion, and biogeographic relationships within one of the largest tribes of the sunflower family (Vernoniaeae: Compositae). **American Journal of Botany** 108: 505–519.
- LEAL, I.R., SILVA, J.M.C, TABARELLI, M., LACHER JR., T.E. 2005. Mudando o curso da conservação da biodiversidade da caatinga do nordeste do Brasil. **Megadiversidade**, v. 1, n.1, p. 139-146, 2005
- LEMOES, J.R. & MEGURO, M. 2010. Florística e fitogeografia da vegetação decidual da estação ecológica de Aiuaba, Ceará, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 8, p. 34-43, 2010.
- LIMA, R.D. Birds of the Caatinga revisited: The problem of enclaves within, but not of, the Caatinga. **Journal of Arid Environments**, v. 191, p. 1-11. 2021. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2021.104537.

LIMA, R.D. Birds of the Caatinga revisited: The problem of enclaves within, but not of, the Caatinga. **Journal of Arid Environments**, v. 191, p. 104537, 2021.

LIMA, R.D. et al. Disparate biomes within the Caatinga region are not part of the same evolutionary community: A reply to Araujo et al. (2022). **Journal of Arid Environments**, v. 209, p. 104901. 2023.

LUETZELBURG, P. VON. 1923. **Estudo Botânico do Nordeste**. Inspectoria Federal de Obras Contra as Secas, Ministerio da Viação e Obras Públicas, Publicação 57, Série I, A, Rio de Janeiro.

LUNDBERG, J. Asteraceae and relationships within Asterales. In: FUNK, V. et al. (Eds.) 2009. **Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae**. International Association for Plant Taxonomy, Institute of Botany, University of Vienna, p. 157-170, 2009.

MANDEL, J.R. et al. A fully resolved backbone phylogeny reveals numerous dispersals and explosive diversifications throughout the history of Asteraceae. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 116(28): 14083–14088, 2019

MANDEL, J.R. et al. A fully resolved backbone phylogeny reveals numerous dispersals and explosive diversifications throughout the history of Asteraceae. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 116(28): 14083–14088, 2019.

MARZINEK, J., DE-PAULA, O. & OLIVEIRA, D.M.T. 2008. Cypsela or achene? Refining terminology by considering anatomical and historical factors. **Revista Brasileira de Botânica** v. 31, n. 3, p. 549-553, 2008.

MONTEIRO, D.; GUIMARÃES, E.F. Piperaceae do nordeste brasileiro II: estado de Alagoas. **Rodriguésia**, v. 71, p. e03122018. 2020. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860202071104>.

MORO, M.F. et al. A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. *Phytotaxa*, v. 160, n. 1, p. 1-118. 2014. DOI: 10.11646/phytotaxa.160.1.1.

MORO, M.F. et al. A phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. **The Botanical Review**, v. 82, p. 91-148, 2016.

MORO, M.F. et al. Biogeographical Districts of the Caatinga Dominion: A Proposal Based on Geomorphology and Endemism. **The Botanical Review**, v. 90, p. 376-429.

MORO, M.F. et al. Biogeographical districts of the Caatinga dominion: a proposal based on geomorphology and endemism. **The Botanical Review**, v. 90, n. 4, p. 376-429, 2024.

MORRONE J.J. **Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies**. Columbia University Press, New York. 2009.

MORRONE, J.J. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. **Zootaxa**, v. 3782, n. 1, p. 1–110-1–110, 2014.

MORRONE, J.J.; EBACH, M.C. Toward a terrestrial biogeographical regionalisation of the world: historical notes, characterisation and area nomenclature. **Australian Systematic Botany**, v. 35, n. 3, p. 187-224, 2022.

MOURA, C.O. et al. *Peperomia* (Piperaceae) endemic to Brazil: Distribution, richness, and conservation status. **Flora**, v. 297, p. e152170. 2022. DOI: 10.1016/j.flora.2022.152170.

NAVARRO, Gonzalo; LUEBERT, Federico; MOLINA, José Antonio. South American terrestrial biomes as geocomplexes: a geobotanical landscape approach. **Vegetation Classification and Survey**, v. 4, p. 75-114, 2023.

NIHEI, S.S.; CARVALHO, C.J.B. Systematics and biogeography of Polietina Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. **Systematic Entomology**, v. 32, n. 3, p. 477-501, 2007.

NIMER, E. Circulação atmosférica do Brasil. **Revista Brasileira de Geografia**. V. 28, p. 232-250, 1966.

NIMER, E. Climatologia da Região Nordeste do Brasil: Introdução à climatologia dinâmica. **Revista Brasileira de Geografia**, v. 34, p.3-51, 1972.

NIXON, K.C.; WHEELER, Q.D. Measures of phylogenetic diversity. **Extinction and phylogeny**, p. 216-234, 1992.

OGASAWARA, H.A.; ROQUE, N. Flora da Bahia: Asteraceae – Subtribo Vernoniinae. **Sitientibus série Ciências Biológicas**, v. 15, p. 1-24. 2015.

OLIVEIRA, L.S.D.O.; SILVIA, E.F. BARROS, F.R.M. Estudo taxonômico da tribo Heliantheae Cass. ocorrente em área de Carrasco no município de Cocal, Estado do Piauí, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n.2, p. 636-638, 2007.

OLIVEIRA, U.; BRESCOVIT, A.D.; SANTOS, A.J. Delimiting areas of endemism through kernel interpolation. **PloS one**, v. 10, n. 1, p. e0116673, 2015.

OLIVEIRA, U.; VASCONCELOS, M.F.; SANTOS, A.J. Biogeography of Amazon birds: rivers limit species composition, but not areas of endemism. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 2992, 2017.

OLSON, D.M. et al. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. **BioScience**, v. 51, n. 11, p. 933-938, 2001.

PAGLIA, A. P. *et al.* Modelos de distribuição de espécies em estratégias para a conservação da biodiversidade e para adaptação baseada em ecossistemas frente a mudanças climáticas. **Natureza & Conservação** v. 10, n. 2, p. 231–234. 2012. DOI: 10.4322/natcon.2012.031.

PANERO, J.L. & CROZIER, B.S. Macroevolutionary dynamics in the early diversification of Asteraceae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 99. p. 116-132, 2017.

PARENTI, L.; EBACH, M. **Comparative biogeography: discovering and classifying biogeographical patterns of a dynamic Earth**. Univ of California Press, 2009.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A.. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, n. 1, p. 437-457, 2009.

PESSOA, R.R.R. 2011. **A família Asteraceae Bercht. & J. Presl em afloramentos rochosos da caatinga paraibana: riqueza, morfologia e distribuição**. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas), Universidade Estadual da Paraíba, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde. Paraíba, Campina Grande, 2011.

PRADO, D.E. As Caatingas da América Do Sul. In: LEAL et al. (Orgs). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife : Ed. Universitária da UFPE, 2003. 822 p.

QUEIROZ L.P., CARDOSO D., FERNANDES M.F., MORO M.F. 2017. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. pp. 23–63. In: SILVA, J.M.C, LEAL, I.R., TABARELLI M. **Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America**. Springer: Swtzerland. 2017.

QUEIROZ, L.P. 2006. The Brazilian Caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. In: PENNINGTON R.T., LEWIS G.P., RATTER J.A. (eds) **Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation**. CRC Press, London, pp 121–158.

QUEIROZ, L.P. *et al.* Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In: Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M. **Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America**. Springer: Swtzerland, p. 23-63. 2017.

RIZZINI, Carlos Toledo. **Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil**. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Conselho Nacional de Geografia, 1963.

RODAL, M.J.N.; ANDRADE, K.V.S.A.; SALES, M.F. & GOMES, A.P.S. Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetacional no município de Buíque, Pernambuco. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, p. 517-526, 1998.

ROQUE *et al.* Asteraceae no Município de Mucugê, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Rodriguésia**, v.67(1), p. 125-202. 2016. DOI: 10.1590/2175-7860201667109

ROQUE, Nádia; TELES, Aristônio Magalhães; NAKAJIMA, Jimi Naoki (Ed.). **A família Asteraceae no Brasil: classificação e diversidade**. SciELO-EDUFBA, 2017.

SAMPAIO, E.V.S.B. Caracterização do bioma caatinga. In: GARGLIO, M.A. *et al.* **Uso Sustentável e Conservação dos Recursos Florestais da Caatinga**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, Serviço Florestal Brasileiro, 2ª ed., 2010, p. 27-48, 2010.

SCLATER, P.L. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 2, n. 7, p. 130-136, 1858.

SILVA, J.M.C., BARBOSA, L.C.F. Impact of Human Activities on the Caatinga. In: Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M. (Eds.). **Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America**. 2017. Pp 359-368.

SILVA, J.M.C.; CARDOSO M.S.; CASTELLETTI, C.H.M. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic Forest, South America. **Global Ecology and Biogeography**, v. 13, n. 1, p. 85-92, 2004.

SINISCALCHI CM, LOEUILLE B, ROQUE N. 2021. Asteraceae in a megadiverse flora: Results from the Flora of Brazil 2020. **Capitulum** 1: 54-60. <https://doi.org/10.53875/capitulum.01.1.06>.

SINISCHALCHI, C.M., LOEUILLE, B. PIRANI. J.R. Two new rupicolous species of *Chresta* (Asteraceae , Vernonieae) from the brasilian caatinga. **Sistematic Botany** 43(4): 1059-1071, 2018.

SOARES, G. *et al.* Using an Asteraceae checklist to understand collection history, species density and conservation implications: a case study in the state of Alagoas, Northeastern Brazil. **Phytotaxa**, v. 571, n. 1. 2022. DOI: 10.11646/phytotaxa.571.1.2.

SOARES, G.; LOEUILLE, B. An overview of Asteraceae in the Brazilian Caatinga: Species diversity, distribution, collection history and endemic species conservation. **Acta Botanica Brasilica**, v. 38, p. e20230212, 2024.

SOARES, G.; SANTOS, C.A.G.S.; LEUILLE, B. Asteraceae na microrregião do Curimataú Ocidental, Estado da Paraíba, Brasil. *Hoehnea*, v. **Hoehnea** 48: e662020. 2021. DOI: <https://doi.org/10.1590/2236-8906-66/2020>.

STUESSY, T.F. & GARVER, D.J. The defensive role of pappus in heads of Compositae. In: Caligari, P.D.S. & Hind, D.J.N. (eds.), **Proceedings of the International Compositae Conference**, Kew, 1994, vol. 2, Compositae: Biology and Utilization. Royal Botanic Gardens, Kew, p. 81-91, 1996.

SZUMIK, C.A. et al. An optimality criterion to determine areas of endemism. **Systematic Biology**, v. 51, n. 5, p. 806-816, 2002.

SZUMIK, C.A.; GOLOBOFF, P.A. Areas of endemism: an improved optimality criterion. **Systematic biology**, v. 53, n. 6, p. 968-977, 2004.

TEIXEIRA, M.G. *et al.* The Brazilian Caatinga protected areas: an extremely unbalanced conservation system. **Environmental Conservation**, v. 48, n. 4, p. 287-294. 2021. DOI: 10.1017/S0376892921000308.

TROCHAIN, W. Fitogeografia brasileira: classificação fisionômico-ecológica da vegetação neotropical. **Salvador, Brasil: RADAM-BRASIL**, 1957.

UNESCO. Vegetation map of South America: explanatory notes. UNESCO: Paris. 1981. 189p. Disponível em: <https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000046932>. acesso em 31 out 2024.

VALADÃO, R.C. Geodinâmica de superfícies de aplanamento, desnudação continental e tectônica ativa como condicionantes da megageomorfologia do Brasil orienta. **Revista Brasileira de Geomorfologia**, v. 10, n. 2, 2009.

VELLOSO, A. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; PAREYN, F. G. C. (Eds.) **Ecorregiões propostas para o bioma Caatinga**. Recife: Associação Plantas do Nordeste. Recife: Instituto de Conservação Ambiental do Brasil, 76 p. 2002.

VELOSO, H. P.; GÓES-FILHO, L. Fitogeografia Brasileira. Classificação Fisionômica-Ecológica da Vegetação Neotropical. **Boletim Técnico, Projeto RADAMBRASIL, Série Vegetação** 1: 1-79. 1982.

VELOSO, H.P.; RANGEL-FILHO, A.L.R.; LIMA, J.C.A. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE, 1991. 124p.

VERSIEUX, L.M. et al. Integrative research identifies 71 new plant species records in the state of Rio Grande do Norte (Brazil) and enhances a small herbarium collection during a funding shortage. **PhytoKeys**, n. 86, p. 43, 2017.

VON MARTIUS, C.F.P. **Die Kartoffel-Epidemie der letzten Jahre oder die Stockfäule und Räude der Kartoffeln, geschildert und in ihren ursachlichen Verhältnissen erörtert**. Verlag d. Königl. Bayer. Akad. der Wiss., 1842.

WHEELER, Q. D. & PLATNICK, N. I. The phylogenetic species concept (sensu Wheeler and Platnick). In **Species concepts and phylogenetic theory: a debate** (ed. Q. D. Wheeler & R. Meier). New York: Columbia University Press, pp. 55–69, 2000.

WHEELER, Q.D. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. **Phil. Trans. R. Soc. Lond.**, v. 359, p. 571–583, 2004.

ANEXO A – Links para as normas das revistas escolhidas para publicação/elaboração dos manuscritos

Link para as normas da revista **Cladistics**:

<https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/10960031/homepage/forauthors.html>

Link para as normas da revista **Phytotaxa**:

<https://phytotaxa.mapress.com/pt/about/submissions>