



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM SISTEMÁTICA, USO E CONSERVAÇÃO**  
**DA BIODIVERSIDADE**

**IZAÍRA VASCONCELOS NEPOMUCENO**

**ANÁLISE FLORÍSTICA E BIOGEOGRÁFICA DAS SAVANAS DA CAATINGA**

**FORTALEZA**

**2021**

IZAÍRA VASCONCELOS NEPOMUCENO

ANÁLISE FLORÍSTICA E BIOGEOGRÁFICA DAS SAVANAS DA CAATINGA

Dissertação submetida à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade da Universidade Federal do Ceará, como requisito para a obtenção do título de Mestre em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade.

Linha de Pesquisa: Taxonomia, Sistemática e Evolução Biológica.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Freire Moro

Co-orientador: Prof. Dr. Elnatan Bezerra de Souza

FORTALEZA

2021

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

N362a Nepomuceno, Izáira Vasconcelos.

Análise florística e biogeográfica das savanas da caatinga / Izáira Vasconcelos Nepomuceno. – 2021.  
99 f. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade, Fortaleza, 2021.

Orientação: Prof. Dr. Marcelo Freire Moro.

Coorientação: Prof. Dr. Elnatan Bezerra de Souza.

1. Domínio Fitogeográfico da Caatinga. 2. Encraves de savana. 3. Cerrado. 4. Análises multivariadas.  
5. Florística. I. Título.

CDD 578.7

IZAÍRA VASCONCELOS NEPOMUCENO

ANÁLISE FLORÍSTICA E BIOGEOGRÁFICA DAS SAVANAS DA CAATINGA

Dissertação submetida à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade da Universidade Federal do Ceará, como requisito para a obtenção do título de Mestre em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade.

Aprovada em: \_\_\_/\_\_\_/\_\_\_\_\_

BANCA EXAMINADORA:

---

Prof. Dr. Marcelo Freire Moro (Orientador)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dra. Giselda Durigan  
Instituto Florestal do Estado de São Paulo (IF)

---

Prof. Dra. Natália Macedo Ivanauskas  
Instituto Florestal do Estado de São Paulo (IF)

---

Prof. Dra. Cássia Rodrigues Munhoz  
Universidade de Brasília (UnB)

Aos meus pais, que não mediram esforços para eu tivesse o que eles não puderam ter.

## AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo discernimento e paciência em todas as etapas da minha vida que me fizeram chegar até aqui. A Ele também por ter colocado em meu caminho todas as pessoas que listarei abaixo e que tiveram participação especial nessa jornada.

Ao meu grande orientador Marcelo Freire Moro, pela oportunidade de evoluir profissionalmente com seus ensinamentos. Queria eu que todos tivessem a oportunidade de trabalhar ao lado de pessoas tão iluminadas quanto você, professor! Deixo aqui meu muito obrigada! Ao meu co-orientador Elnatan Bezerra de Souza, que me acompanha desde a graduação e quem eu devo a minha iniciação nos caminhos da botânica e que sempre se faz disposto a ajudar, seu altruísmo é um exemplo para mim. À Daniela Zappi, que sempre foi uma referência para mim e no decorrer do mestrado se tornou uma grande parceira e amiga, agradeço por todos ensinamentos e conversas, levarei sempre comigo.

Às professoras integrantes da banca Giselda Durigan, Natália Ivanauskas e Cássia Munhoz, pelo tempo disponibilizado e pelas valiosas considerações em nosso trabalho. Para mim é uma honra ter uma banca composta por mulheres referências em estudos no Cerrado.

Ao Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade (PPGSIS) e à sua coordenação pelo suporte e bom ambiente de trabalho durante o mestrado. Ao secretário Jessé Teixeira por sua boa vontade e disponibilidade em resolver nossas pendências.

À Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pelo apoio financeiro com a bolsa de mestrado.

Aos meus pais, Rita de Cácia e Isaías, meu espelho de determinação e força de vontade, que sempre estiveram ao meu lado e me deram, na medida do possível, o suporte para que eu alcançasse meus objetivos. Sou grata por todo esforço que fizeram por mim a vida toda. Obrigada por serem o alicerce mais forte que eu poderia ter. Amo vocês!

Às meninas do apartamento 206, ou carinhosamente chamado de República das Iracemas, Francimeire Costa, Silvilene Leite, Tatiana Feitosa e Soraya Macêdo, por todos os dias de convívio, que sempre resultaram em boas risadas, quer fosse compartilhando nossas angústias ou durante nossas noites de jogos. Muito obrigada pela amizade e companheirismo!

Aos meus colegas de turma no PPGSIS, em especial a Renata Cândido, Kamila Medeiros, Heberon Menezes, Yan Torres, Giovanna Rodrigues, Bruno Araújo e Lucas Barros, meus preciosos amigos, obrigada por todos os momentos “terça quase sexta”, pelos

cafés e conservas, que sempre tornaram os momentos difíceis mais leves. Levarei vocês para sempre comigo!

Aos meus companheiros do Laboratório de Biogeografia e Estudos da Vegetação (Bioveg), pelo conhecimento compartilhado durante o tempo de convívio.

Aos meus amigos da vida, Marcela Moreira, Larisse Sales e João Silva, pela amizade e incentivo, que sempre me deram mais forças para continuar.

## RESUMO

A vegetação savânica do Cerrado é dominante no Brasil central. Mas encraves de cerrado também podem ser localizados em meio ao Domínio da Caatinga, ao longo da região costeira e em altitudes elevadas como a Chapada Diamantina (Bahia) e Chapada do Araripe (Ceará) ou em áreas menores nos estados da Bahia, Ceará, Piauí, Paraíba e Rio Grande do Norte. A flora das savanas era considerada empobrecida em relação ao cerrado central e há a presença de espécies não típicas de cerrado, oriundas da vegetação circundante. Esse estudo investiga qual a influência da flora da vegetação de caatinga nessas savanas e o quão próximo floristicamente elas são do cerrado típico do Brasil central. Realizamos estudos florísticos em savanas da caatinga no Ceará. Também organizamos uma base de dados com listas florísticas de áreas com vegetação de cerrados centrais, savanas da caatinga, caatingas típicas, savanas amazônicas e campos rupestres e avaliamos as relações florísticas dessas savanas com os demais tipos de vegetação por meio de análises multivariadas. Nós registramos no banco de dados 6.666 espécies e mostramos que os encraves de savana da Caatinga têm uma proporção maior de terófitas que de hemicriptófitas e fanerófitas, que são as formas de vida predominantes nos cerrados centrais. Na flora dessas savanas da caatinga encontramos espécies oriundas tanto da vegetação de caatinga *sensu stricto*, como *Combretum leprosum* e *Anandeanthera columbrina*, quanto do cerrado *sensu stricto*, como *Qualea grandiflora* e *Curatella americana*. As análises multivariadas mostraram que há pelo menos três grupos florísticos de savanas da caatinga: Savanas localizadas sobre altitudes elevadas, como Chapada do Araripe e Chapada Diamantina, são floristicamente mais próximas aos cerrados *sensu stricto* do Brasil central, enquanto aquelas em áreas mais secas, que estão em maior contato com a caatinga, possuem relações mais fortes com ela, há também as áreas de savanas com fitofisionomia de cerradão que formaram um outro grupo com as demais áreas de cerradão, mesmo geograficamente distantes. Nossa pesquisa mostrou que não parece haver uniformidade florística entre as savanas e formações brasileiras como um todo e que as savanas localizadas em diferentes domínios fitogeográficos são floristicamente muito diferentes entre si, embora partilhem algumas espécies de ampla dispersão típicas dos cerrados *sensu stricto*.

**Palavras-chave:** Domínio Fitogeográfico da Caatinga. Encraves de savana. Cerrado. Análise multivariada. Florística.

## ABSTRACT

The savanic vegetation of the Cerrado is dominant in central Brazil. But we also find enclaves of savannas within the Caatinga Domain along the coast of Caatinga and in highlands like the Chapada Diamantina and Chapada do Araripe or in smaller patches in Bahia, Ceará, Piauí, Paraíba and Rio Grande do Norte states. The flora of these patches of savannas in Caatinga was considered impoverished in relation to cerrado areas of central Brazil and have species from both typical cerrado and species from the surrounding Caatinga vegetation. This study investigates the influence of the Caatinga flora in these savanna enclaves and how floristically similar they are to the cerrados of central Brazil. We made floristic studies in savanna enclaves within the Caatinga in Ceará. We also organized a database with floristic lists of sites from Cerrados of central Brazil, savanna enclaves in Caatinga, caatinga *stricto sensu*, Amazonian savannas and campos rupestres to compare the floristic relationship of these caating savannas with other vegetation types using multivariate analyses. We recorded in database 6.666 species. We show that savanna enclaves in Caatinga have a larger proportion of terophytes than hemicryptophytes and phanerophytes, which are most frequent the life-forms in the central cerrados. The flora in these Caatinga savannas is composed by species from both the caatinga *sensu stricto* vegetation, like *Combretum leprosum* and *Anadenathera columbrina*, and species from the cerrado *sensu stricto*, such as *Qualea grandiflora* and *Curatella americana*. The multivariate analyses showed that there are at least three floristic groups of Caatinga savannas: those located on higher altitudes, like Chapada do Araripe and Chapada Diamantina, are floristically closer to the cerrados *sensu stricto* of central Brazil; while those in drier sites, that are in greater contact with the Caatinga, have stronger relationships with the caatinga vegetation. Sites with cerradão phytophysiognomies formed a group with other sites with the same phytophysiognomie, even when geographically distant. We conclude that savannas located in different Phytogeographical Domains do not constitute a cohesive floristic group, and are different in species composition, even considering that they share a number of widespread species typical of the cerrado *sensu stricto* of central Brazil.

**Keywords:** Phytogeographical Domain of Caatinga. Enclaves of savanna. Cerrado. Multivariate analyses. Floristic.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Location of the study areas in the municipalities of Granja and Martinópolis in Northern Ceará, Brazil. Source of satellite images: Google Earth .....	33
Figura 2 - Landscapes of the study areas in Granja (A, B, C) and Martinópolis (D) in Northern Ceará. Granja, CE A) S1 B) S2 C) S3, Martinópolis D) S4. Photographs: A-B) E.B. Souza, C-D) I.V. Nepomuceno .....	35
Figura 3 - Some species collected in the caatinga savanna studied. A-D) Species in common with the Cerrado, E-H) Species in common with the Caatinga. A) <i>Bowdichia virgilioides Kunth.</i> , B) <i>Byrsonima coccolobifolia Kunth.</i> , C) <i>Curatella americana L.</i> , D) <i>Hirtella ciliata Mart. &amp; Zucc.</i> , E) <i>Copernicia prunifera (Mill.) H.E. Moore</i> , F) <i>Combretum leprosum Mart.</i> , G) <i>Encholirium spectabile Mart. ex Schult. &amp; Schult.f.</i> , H) <i>Pilosocereus gounellei (F.A.C. Weber) Byles &amp; Rowley</i> . Photographs: A) E.B. Souza, B-H) I.V. Nepomuceno .....	46
Figura 4 - Spectrum of habit of the species recorded in each study area in Northern Ceará .....	48
Figura 5 - Dendrogram obtained in grouping analysis UPGMA with Bray-Curtis distance for woody component (cofenetic correlation coefficient = 0.910).	49
Figura 6 - Dendrogram obtained in grouping analysis UPGMA with Bray-Curtis distance for non-woody component (cofenetic correlation coefficient = 0.920) .....	50
Figura 7 - Venn diagram showed the number species per area. A) Venn diagram for woody component. B) Venn diagram for non-woody component .....	51
Figura 8 - Spectrum of life-forms of the 246 species from the study area in Northern Ceará .....	52
Figura 9 - Non-metric multidimensional scaling (NMS) of caatinga savannas, Caatinga and Cerrado (stress = 0.128) .....	53
Figura 1 - Distribuição geográfica das áreas compiladas na base de dados .....	74
Figura 2 - Representação gráfica da NMDS com distância de Bray-Curtis (Sørensen). Cer – cerrado, SCa – savannas da caatinga, Sam – savannas amazônicas, CSd – caatinga do sedimentar, CCr – caatinga do cristalino, CmR Esp –	

	campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, CmR Ama – campos rupestres amazônicos .....	78
Figura 3 -	Dendrograma resultante da UPGMA com distância de Bray-Curtis (Sørensen) mostrando as relações florísticas entre áreas de caatinga, cerrado, campos rupestres e savanas. SCA – Savanas da Caatinga, SAm – Savanas Amazônicas, CmR – Campos rupestres, Sed – Caatinga do sedimentar, Cry – Caatinga so cristalino, Cer – Cerrado .....	80
Figura 4 -	Dendrograma resultante do método Ward com distância de Bray-Curtis (Sørensen) mostrando as relações florísticas entre áreas de caatinga, cerrado, campos rupestres e savanas. SCA – Savanas da Caatinga, SAm – Savanas Amazônicas, CmR – Campos rupestres, Sed – Caatinga do sedimentar, Cry – Caatinga so cristalino, Cer – Cerrado .....	81

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Síntese de definições das fitofisionomias encontradas no Cerrado. Adaptado de Walter et al. 2015 .....	18
Tabela 1 - Location, acronyms, vegetation type and geographical coordinates of the study areas .....	33
Tabela 2 - Lists the species recorded in the caatinga savannas in the Caatinga of Northern Ceará. Th - Therophytes, Cr - Cryptophytes, He - Hemicryptophytes, Ch - Chamephytes, Ph - Phanerophytes, PN - Popular Name, END - Endemism, BR - Endemic from Brazil, NE - Endemic from Northeastern Brazil, S1, S2 and S3 - Areas situated in the municipality of Martinópolis-CE. Collectors: EBS - Elnatan Bezerra de Souza, FAAN - Francisco Álvaro Almeida Nepomuceno, IVN - Izaíra Vasconcelos Nepomuceno .....	37
Tabela 1 - Número de áreas, registros e espécies por tipo de vegetação na base de dados .....	74
Tabela 2 - Espécies mais frequentes em cada um dos tipos de vegetação utilizados neste estudo .....	76
Tabela 3 - Espécies encontradas em todas as áreas utilizadas neste estudo .....	77

## SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL .....	15
2	REFERENCIAL TEÓRICO .....	16
2.1	As savanas neotropicais .....	16
2.2	O cerrado brasileiro .....	17
3	<b>CAPÍTULO 1 - SAVANNAS OF THE BRAZILIAN SEMIARID REGION: WHAT DO WE LEARN FROM FLORISTICS?</b> .....	26
3.1	Introduction .....	29
3.2	Material and Methods .....	32
3.2.1	<i>Study area</i> .....	32
3.2.2	<i>Floristic survey</i> .....	34
3.2.3	<i>Biogeographical analyses</i> .....	36
3.3	Results .....	36
3.4	Discussion .....	54
3.5	Conclusion .....	58
3.6	Supplementary data .....	58
3.7	Acknowledgements .....	59
4	<b>CAPÍTULO 2 - RELAÇÕES FLORÍSTICAS ENTRE AS VEGETAÇÕES SAZONAIS CAMPESTRES, SAVÂNICAS E CAATINGA DO BRASIL</b> .....	66
4.1	Introdução .....	68
4.2	Material e Métodos .....	71
4.2.1	<i>Base de dados</i> .....	71
4.2.2	<i>Análises biogeográficas</i> .....	72
4.2.3	<i>Categorias de vegetação utilizadas neste estudo</i> .....	73
4.3	Resultados .....	73
4.3.1	<i>Base de dados</i> .....	73
4.3.2	<i>Análises biogeográficas</i> .....	75
4.4	Discussão .....	78
4.4.1	<i>As relações biogeográficas entre as savanas</i> .....	79
4.4.2	<i>As savanas e os campos rupestres</i> .....	84
4.5	Conclusão .....	84
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	89

<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>90</b>
<b>APÊNDICE A - DESCRIÇÃO DAS ÁREAS UTILIZADAS NAS ANÁLISES DESSE ESTUDO .....</b>	<b>99</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

A América do Sul abriga uma gama muito diversificada de tipos de vegetação diferentes, desde desertos e florestas secas até campos subtropicais e florestas tropicais úmidas. Entre esses tipos, uma das vegetações com mais ampla distribuição são as savanas neotropicais (OLSON et al., 2001; PENNINGTON; LEWIS; RATTER, 2006). Essas savanas estão distribuídas de forma contínua sobre a Venezuela e Colômbia, com o Llanos, e no Brasil, com o Cerrado. Existem também áreas disjuntas na Guiana, Bolívia, Paraguai e Amazônia brasileira (PENNINGTON; LEWIS; RATTER, 2006). Tais ambientes apresentam fisionomias abertas, com um estrato herbáceo bastante evidente e contínuo, e árvores e arbustos dispersos na paisagem (EITEN, 1982; PENNINGTON; LEWIS; RATTER, 2006).

O Domínio do Cerrado possui a maior extensão de savanas Neotropicais, ocupando 23% do território brasileiro, e se estendendo desde o Mato Grosso do Sul até o Piauí, com manchas disjuntas no Paraná, no Sul do Brasil (FERRI, 1983; RATTER; DARGIE, 1992; RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997). Sua área contínua é bastante expressiva, no entanto, existem encraves de savana que chamam atenção por supostamente representarem encraves de “cerrado” dentro de outros domínios fitogeográficos ou biomas brasileiros, como as áreas de savana da Caatinga e da Amazônia (RATTER et al. 2003; MORO et al. 2016; DEVECCHI et al. 2020). Esses encraves de savana na Amazônia são referidos na literatura como ‘savanas amazônicas’ (RATTER et al. 2003; DEVECCHI et al. 2020), uma vez que apresentam fisionomia muito semelhante à do cerrado *sensu stricto*, mas sua flora está mais relacionada à de outros ambientes abertos do Domínio Amazônico que ao cerrado *sensu stricto* do Brasil central (DEVECCHI et al., 2020). Na Caatinga, alguns estudos de flora já publicados mostraram que encraves de savanas dentro do Domínio da Caatinga compartilham muitas espécies com o cerrado e com a própria caatinga circunvizinha (CASTRO, 1994; COSTA; ARAÚJO; LIMA-VERDE, 2004; MORO; CASTRO; ARAÚJO, 2011; OLIVEIRA et al., 2012; SILVA et al., 2015). Mais recentemente Nepomuceno et al., (2021, *no prelo*) em um estudo mais abrangente, mostraram que parte desses encraves compartilham mais espécies com a vegetação de caatinga do que com a vegetação de cerrado. Diante disso, os autores adotaram o termo ‘savanas da caatinga’, em vez de ‘cerrados’, muito embora algumas dessas áreas localizadas em meio ao Domínio da Caatinga, sejam de fato floristicamente mais próximas do cerrado do Brasil central que da caatinga circundante.

O quão floristicamente próximos são esses encraves de savana da Caatinga dos cerrados do Brasil central ainda é um ponto em aberto. Acreditávamos que esses locais

possuíam uma flora mista, com espécies típicas do cerrado misturadas com outras típicas da caatinga. Mas como a influência da caatinga refletia na composição de espécies e nas formas de vida destas áreas ainda era um conhecimento vago. A partir destes questionamentos, objetivamos documentar a flora de encaves de savanas da Caatinga ocorrentes no Ceará, elaborar uma base de dados com diversos tipos de vegetação e avaliar as relações florísticas desses encaves com outras fisionomias abertas dos domínios do Cerrado, da Caatinga e de demais formações campestres e savânicas tropicais do Brasil.

## **2 REFERENCIAL TEÓRICO**

### **2.1 As savanas neotropicais**

As savanas são um tipo de vegetação caracterizado por apresentar vegetação aberta, rica em espécies herbáceas, geralmente com presença marcante de gramíneas C4, que formam uma cobertura herbácea perene sobre o solo, com elementos lenhosos espaçados na paisagem e localizadas sobre solos pobres (EITEN, 1982; PENNINGTON; LEWIS; RATTER, 2006; WALTER; CARVALHO; RIBEIRO, 2008). Essas formações estão presentes ao longo dos trópicos na Oceania, Ásia, África e América Central e América do Sul (HUNTLEY; WALKER, 1982; TOWNSEND; BEGON; HARPER, 2010; WALTER; CARVALHO; RIBEIRO, 2008).

As formações savânicas neotropicais, distribuídas na América Central e América do Sul, estão condicionadas a ambientes com sazonalidade climática, onde ocorrem florestas estacionais, savanas e campos tropicais (FURLEY, 1999; PENNINGTON; LEWIS; RATTER, 2006). Tais formações também mantêm contato com as vegetações vizinhas, como florestas perenifólias, assim como florestas decíduas (FURLEY, 1999). As maiores áreas de savanas neotropicais contínuas são representadas pelas savanas do Domínio do Cerrado, no Brasil, e os Llanos, na Colômbia e Venezuela, além de áreas disjuntas localizadas no Amazônia brasileira, na Guiana e na Bolívia (EITEN, 1982; FURLEY, 1999; PENNINGTON; LEWIS; RATTER, 2006). Não existe modelo geral que explique a formação das savanas no Neotrópico, no entanto, acredita-se que esses ambientes tenham se originado a partir de (1) expansões e retrações sucessivas das savanas no continente durante as oscilações climáticas do Pleistoceno e (2) subsequentes períodos de conectividade e isolamento de áreas atualmente separadas (FURLEY, 1999).

No Brasil, além das savanas do Domínio do Cerrado, essas formações também ocorrem na Amazônia e na Caatinga, e são chamadas de savanas amazônicas e savanas da caatinga, respectivamente. As savanas amazônicas se estendem ao longo da bacia amazônica dentro da Floresta Úmida, sua flora é caracterizada pela presença de espécies distribuídas em ambientes abertos e espécies típicas de cerrado, onde indivíduos arbóreos estão dispersos ao longo do estrato herbáceo geralmente perene (MIRANDA; ABSY, 2000; MAGNUSSON et al., 2008; DEVECCHI et al. 2020). No Domínio da Caatinga, as savanas também apresentam fisionomias abertas, no entanto, sua flora é marcada pela mistura de espécie típicas de caatinga e cerrado (CASTRO 1994; COSTA et al. 2004; MORO et al., 2011; NEPOMUCENO et al. 2021, *no prelo*). Nesses ambientes, o estrato arbóreo é semidecíduo enquanto na caatinga é caducifólio, e o estrato herbáceo é contínuo e na caatinga é anual.

## 2.2 O cerrado brasileiro

O Domínio do Cerrado ocupa cerca de 23% do território brasileiro, ficando atrás apenas do Domínio da Amazônia em extensão (FERRI, 1983; RATTER; DARGIE, 1992; RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997). Ele se estende desde o Paraguai até o norte dos estados brasileiros Maranhão e Piauí, (EITEN, 1972; FERRI, 1983; GOODLAND, 1971; RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997). O cerrado é a maior área de savana neotropical da América do Sul, (EITEN, 1982; FERRI, 1983; FURLEY, 1999; PENNINGTON; LEWIS; RATTER, 2006). No entanto, seus tipos vegetacionais são muito diversificados, variando desde fisionomias campestres, savânicas até florestais, a depender de variáveis ambientais, como regime de fogo e tipos de solos ( EITEN, 1972; GIBBS; FREITAS; AO, 1983; CASTRO, 1994; RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997).

Dentro das fisionomias campestres são encontrados os campos sujos, campos limpos e campos rupestres (Tabela 1). Este último difere dos demais campos por ocorrer em áreas de afloramento rochoso, enquanto no campo limpo há predominância de espécies herbáceas e no campo sujo, além de ervas, há presença de indivíduos arbóreos menos desenvolvidos. Importante ressaltar que os campos rupestres não são restritos ao Cerrado. Embora o IBGE (2019) classifique as maiores áreas de ocorrência deles como Cerrado, os campos rupestres também ocorrem dentro de outros biomas brasileiros, principalmente em áreas montanhosas (SILVEIRA et al., 2016). Já existem estudos que mostram a diferença florística entre os campos rupestres da Serra dos Carajás, na Floresta Amazônica, e dos campos rupestres da

Cadeia do Espinhaço, que abrange os biomas Floresta Atlântica, Cerrado e Caatinga (ZAPPI et al., 2019, 2017).

As fisionomias savânicas do Cerrado são divididas em vereda, palmeiral, parque de cerrado e cerrado (Tabela 1). Principalmente na vereda e no palmeiral, existe a presença marcante de areáceas, principalmente buritis na vereda. A vegetação mais característica do Cerrado é o cerrado *sensu stricto* (aqui chamado de cerrado *s.s.*), formado principalmente por uma savana, áreas de vegetação aberta, com rico estrato herbáceo e árvores e arbustos espaçados na paisagem (EITEN, 1982; FERRI, 1983; PENNINGTON; LEWIS; RATTER, 2006).

Entre as fisionomias florestais são encontradas as matas ciliares, matas de galeria, matas secas e o cerradão (Tabela 1). Este último é uma floresta estacional, mas com fortes vínculos florísticos com o cerrado, muito embora possua menos diversidade de plantas herbáceas e maior riqueza de espécies arbóreas (WALTER et al. 2015).

**Tabela 1** - Síntese de definições das fitofisionomias encontradas no Cerrado. Adaptado de Walter et al. 2015.

Fisionomias	Tipos De Vegetação	Definição
Florestas	Mata Ciliar	Floresta perene ou semidecídua ao longo das margens de rios de médio a grande porte.
	Mata de Galeria	Floresta perenifólia encontrada às margens de rios de pequeno porte e córregos formando dossel fechado.
	Mata Seca	Floresta marcada por condições diferentes de caducifolia durante a estação seca, encontradas nos interflúvios, onde ocorrem solos mais ricos.
	Cerradão	Floresta caracterizada pela presença de espécies do Cerrado <i>sensu stricto</i> com espécies generalistas de Mata Seca e Galeria, entretanto é floristicamente mais próximo ao Cerrado <i>sensu stricto</i> .
Savanas	Cerrado <i>sensu stricto</i>	Vegetação característica do Cerrado, apresenta árvores baixas, tortuosas e suberosas, distribuídas esparsamente entre si.
	Parque de Cerrado	Formação onde as árvores ocorrem concentradas em pequenos locais, geralmente estão associadas à elevações do terreno
	Palmeiral	Tipo de vegetação onde existe dominância de alguma espécie de palmeira, geralmente babaçu, buriti, guerobal e macaubal.
	Vereda	Fisionomia savânica sobre solos hidromórficos, geralmente com espécimes de buriti.
Campos	Campo Sujo	Formação composta por arbustos e ervas, onde arbustos e subarbustos estão dispostos aleatoriamente. É característica a presença de espécimes arbóreas menores do que no Cerrado <i>sensu stricto</i> .

Fisionomias	Tipos De Vegetação	Definição
	Campo Limpo	Predominantemente herbáceo, possui poucas espécies arbustivas e nenhuma arbórea.
	Campo Rupestre	Ocupa extensões de afloramentos rochosos com vegetação arbustiva-herbácea e eventuais árvores de até 2m de altura.

A flora do Cerrado engloba uma diversidade de espécies que se dividem entre um componente lenhoso e um componente herbáceo. O componente lenhoso é formado por espécies arbóreas e arbustivas, fanerófitos, enquanto o componente herbáceo é rico em espécies herbáceas e subarbustivas, com predominância de hemicriptófitos (CASTRO et al., 1999; BATALHA; MARTINS, 2004). Rizzini (1963, 1971) estimava cerca de 600 espécies e pouco mais de 200 gêneros para o componente lenhoso do Cerrado, Heringer et al. (1977) citava 193 espécies e 150 gêneros entre árvores e arbustos. Trabalhos com floras locais em áreas de cerrado mostram que a riqueza de espécies herbáceas é geralmente maior do que a de plantas lenhosas (MANTOVANI; MARTINS, 1993; BATALHA; ARAGAKI; MANTOVANI, 1997; BATALHA; MANTOVANI, 2001; WEISER; GODOY, 2005; NERI et al., 2007; ISHARA et al., 2009; FRANCENER et al., 2012; VON LINSINGEN et al., 2014; CHACON et al., 2014). Apesar disso, estudos sobre o componente herbáceo do cerrado ss. são bem mais raros na literatura, realidade que vem mudando ao longo dos anos, com o aumento no número de trabalhos com floras completas. Em um dos primeiros estudos sobre a componente herbáceo, Mantovani (1983) encontrou uma variação no número de espécies herbáceas de acordo com a fisionomia (e.g. 165 espécies em Serra Dourada, Goiás, e 640 em Lagoa Santa, Minas Gerais). Atualmente estima-se que a flora do Domínio do Cerrado seja composta por aproximadamente 12.438 espécies, 1.670 gêneros e 188 famílias (BFG 2015; Flora do Brasil, 2020) considerando todas as suas formações, desde os campos até as florestas, e os componentes lenhosos e herbáceos.

As famílias de angiospermas que comumente registram as maiores riquezas de espécies no Domínio do Cerrado são Fabaceae, Malpighiaceae, Myrtaceae, Asteraceae, Melastomataceae, Poaceae e Rubiaceae (MARTINS, 1993; MUNHOZ; PROENÇA, 1998; SCHIAVINI, 2006; NERI et al., 2007; MELLO-SILVA, 2008; FRANCENER et al., 2012; CHACON et al., 2014; MANTOVANI; SASAKI; SIQUEIRA; ARAÚJO; TEIXEIRA et al., 2017), no entanto, em algumas áreas, espécies de Vochysiaceae podem dominar estruturalmente a vegetação devido ao número de indivíduos (RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997). Entre as espécies mais frequentes em floras de cerrado estão *Qualea grandiflora* Mart., *Q. parviflora* Mart., *Bowdichia virgilioides* Kunth., *Hymenaea*

*stigonocarpa* Mart. ex Hayne, *Connarus suberosus* Planch., *Kielmeyera coriacea* Mart. & Zucc., *Byrsonima coccolobifolia* Kunth., *B. crassifolia* L. Kunth, *Curatella americana* L., *Anacardium occidentale* L., e outras (e.g. RATTER; BRIDGEWATER; RIBEIRO, 2003).

A área central (*core*) do Domínio do Cerrado está localizada no Planalto Central do Brasil, no Distrito Federal e nos estados de Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Tocantins, Maranhão, Piauí e Bahia, com áreas periféricas também no Paraná, São Paulo e Rondônia (EITEN, 1982; FERRI, 1983; RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997; (IBGE, 2019). A vegetação de cerrado também é encontrada em áreas disjuntas nas regiões Nordeste, Sudeste e Sul do Brasil (RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997; CASTRO; MARTINS, 1999; RATTER; BRIDGEWATER; RIBEIRO, 2003).

Essas áreas disjuntas no Nordeste são chamadas na literatura de encaves de cerrado, podendo ser encontradas em diversos tipos de ambiente e variar fisionomicamente de áreas de savana típica a cerradões. Ao longo da região costeira do Domínio da Caatinga, por exemplo, são encontrados encaves de ‘cerrado’ sobre a Formação Barreiras (CASTRO, 1994; CASTRO; MARTINS, 1999; MORO; CASTRO; ARAÚJO, 2011; OLIVEIRA et al., 2012). Também em planaltos dentro do Domínio da Caatinga em áreas com altitudes mais elevadas, como as áreas sobre a Chapada Diamantina (Bahia) e a Chapada do Araripe (Ceará) (COSTA; ARAÚJO; LIMA-VERDE, 2004; JUNCÁ; FUNCH; ROCHA, 2005; RIBEIRO-SILVA et al., 2012) há encaves de savana em meio ao semiárido. Além disso, há diversas áreas menores, difíceis de mapear, nos estados da Bahia, Ceará, Piauí, Paraíba e Rio Grande do Norte, cercadas por áreas de caatinga *sensu stricto* (FIGUEIREDO; FERNANDES, 1987; FIGUEIREDO, 1998; MORO et al., 2015, 2016; QUEIROZ et al., 2017, NEPOMUCENO et al., 2021 *no prelo*).

A flora desses encaves era descrita como sendo empobrecida em relação ao cerrado *core* e complementada por elementos florísticos da vegetação circundante (EITEN, 1972; CASTRO et al., 1999; CASTRO; MARTINS, 1999). Hoje, com a literatura disponível sobre a flora desses locais, temos registros seguros de que a composição florística desses encaves possui espécies que são características do cerrado *sensu stricto*, como *Bowdichia virgilioides* Kunth., *Curatella americana* L., *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth., *Hancornia speciosa* Gomes, *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne, *Qualea grandiflora* Mart., *Q. parviflora* Mart., *Salvertia convallariodora* A.St.-Hil. e *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke., e espécies comuns na vegetação de caatinga, como *Alternanthera brasiliana* (L.) Kuntze, *Centrosema brasilianum* (L.) Benth., *Chamaecrista flexuosa* (L.) Greene, *Cochlospermum*

*vitifolium* (Willd) Spreng e *Pityrocarpa moniliformis* (Benth) Luckow & R.W. Jobson (CASTRO, 1994; COSTA; ARAÚJO; LIMA-VERDE, 2004; MORO; CASTRO; ARAÚJO, 2011; OLIVEIRA et al., 2012; NEPOMUCENO et al., 2021, *no prelo*).

O volume de estudos sobre esses encraves de cerrado no Nordeste não é extenso e ainda carece de mais levantamentos em algumas áreas de lacuna, mas caracteriza bem a flora desses ambientes. Figueiredo e Fernandes (1987) foram precursores do estudo desse tipo de vegetação no estado do Ceará, e identificaram ‘encraves de cerrado’ na região centro sul do estado. Já Costa, Araújo e Lima-Verde (2004), Ribeiro-Silva et al. (2012) e Silva et al. (2015) catalogaram a flora de encraves na Chapada do Araripe (Ceará), Moro, Castro e Araújo (2011) realizaram o levantamento florístico de uma área na região costeira e Nepomuceno et al. (2021, *no prelo*) registraram a flora de encraves de cerrado cercados por caatinga *sensu stricto* no noroeste do estado. Nos demais estados da região Nordeste, pesquisas foram realizados por Castro (1994), no Piauí, que realizou o primeiro estudo sobre as relações florísticas de um cerrado periférico no Piauí com outra área também periférica em São Paulo, bem como por Oliveira et al. (2012), na região costeira do Rio Grande do Norte, e por Harley et al. (2005) e na Chapada Diamantina (Bahia). Com esse esforço de publicação, abre-se agora a oportunidade de compilar todos os dados disponíveis e analisar de modo geral a flora e os padrões biogeográficos dessas savanas da Caatinga, do mesmo modo que foram recentemente estudadas as savanas da Amazônia (Devecchi et al. 2020), o que pretendemos fazer nesse estudo.

## REFERÊNCIAS

- BATALHA, M. A.; ARAGAKI, S.; MANTOVANI, W. Florística do Cerrado em Emas (Pirassununga, SP). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v. 16, p. 49–64, 1997.
- BATALHA, M. A.; MANTOVANI, W. Floristic Composition of the Cerrado in the Pé-De-Gigante Reserve (Santa Rita Do Passa Quatro, Southeastern Brazil). **Acta Botanica Brasilica**, v. 15, n. 3, p. 289–304, 2001.
- BATALHA, M. A.; MARTINS, F. R. Floristic, frequency and vegetation life-form of a Cerrado site. **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, n. 2, p. 203–209, 2004.
- CASTRO, A. A. J. F. **Comparação florística-geográfica (Brasil) e Fitossociológica (Piauí-São Paulo) de amostras de cerrado**. [s.l.] Universidade Estadual de Campinas, 1994.
- CASTRO, A. A. J. F. et al. How Rich is the Flora of Brazilian Cerrados? **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 86, n. 1, p. 192–224, 1999.

- CASTRO, A. A. J. F.; MARTINS, F. R. Cerrados do Brasil e do Nordeste: caracterização, área de ocupação e considerações sobre a sua fitodiversidade. **Pesquisa em Foco**, v. 7, n. 9, p. 147–178, 1999.
- CHACON, R. G. et al. Flora da estação ecológica do jardim botânico de Brasília, Distrito Federal. **Heringian**, v. 8, n. 2, p. 131–201, 2014.
- COSTA, I. R. DA; ARAÚJO, F. S. DE; LIMA-VERDE, L. W. Flora e aspectos auto-ecológicos de um enclave de cerrado na chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, n. 4, p. 759–770, 2004.
- DEVECCHI, M. et al. Beyond forests in the Amazon: biogeography and floristic relationships of the Amazonian savannas. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 20, p. 1–26, 2020.
- EITEN, G. The Cerrado Vegetation of Brazil. **The Botanical Review**, v. 38, p. 201–241, 1972.
- EITEN, G. Brazilian " Savannas ". In: **Ecology of Tropical Savannas**. [s.l: s.n.]. p. 26–47.
- FERRI, M. G. Os cerrados, um grupo de formas de vegetação semelhantes às savanas. **Revista do Serviço Público**, v. 40, n. 4, p. 57–62, 1983.
- FIGUEIREDO, M. A. A cobertura vegetal do Ceará (Unidades Fitoecológicas). In: **Atlas do Ceará 1997**. Fortaleza: Governo do Estado do Ceará; IPLANCE, 1998. p. 65.
- FIGUEIREDO, M. A.; FERNANDES, A. Enclaves de cerrado no interior do Ceará. **Ciência Agrônoma**, v. 18, n. 2, p. 103–106, 1987.
- FRANCENER, A. et al. Flora fanerogâmica da Floresta Nacional de Silvânia, Goiás, Brasil. **Enciclopédia Biosfera**, v. 8, n. 14, p. 1263, 2012.
- FURLEY, P. A. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. **Global Ecology and Biogeography**, v. 8, n. 3–4, p. 223–241, 1999.
- GIBBS, P. E.; FREITAS, H. D. E.; AO, L. Floristic Composition and Community Structure in an Area of Cerra do in SE Brazil. **Flora**, v. 173, p. 433–449, 1983.
- GOODLAND, R. A Physiognomic Analysis of the “Cerrado” Vegetation of Central Brasil. **Journal of Ecology**, v. 59, n. 2, p. 411–419, 1971.
- HARLEY, R. et al. Cerrado. In: JUNCÁ, F. A.; FUNCH, L.; ROCHA, W. (Eds.). . **Biodiversidade e Conservação da Chapada Diamantina**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p. 121–152.
- IBGE. **Mapas dos Biomas do Brasil**. Disponível em:  
<[https://geoftp.ibge.gov.br/informacoes\\_ambientais/estudos\\_ambientais/biomas/mapas/biomas\\_5000mil.pdf](https://geoftp.ibge.gov.br/informacoes_ambientais/estudos_ambientais/biomas/mapas/biomas_5000mil.pdf)>.
- ISHARA, K. L. et al. Composição florística de remanescente de cerrado sensu stricto em Botucatu, SP. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, n. 4, p. 575–586, 2009.

JUNCA, F. A.; FUNCH, L.; ROCHA, W. **Biodiversidade e Conservação da Chapada Diamantina**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005.

MANTOVANI, W. **Composição e similaridade florística fenologia e espectro biológico da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu - mestrado - MANTOVANI 1983.pdf**. [s.l.] Universidade Estadual de Campinas, 1983.

MANTOVANI, W.; MARTINS, F. R. Florística do Cerrado na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. **Acta Botanica Brasilica**, v. 7, n. 1, p. 33–60, 1993.

MORO, M. F. et al. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguesia**, v. 66, n. 3, p. 717–743, 2015.

MORO, M. F. et al. A Phylogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. **Botanical Review**, v. 82, n. 2, p. 91–148, 2016.

MORO, M. F.; CASTRO, A. S. F.; ARAÚJO, F. S. DE. Composição florística e estrutura de um fragmento de vegetação savânica sobre os tabuleiros pré-litorâneos na zona urbana de Fortaleza, Ceará. **Rodriguesia**, v. 62, n. 2, p. 407–423, 2011.

MUNHOZ, C. B. R.; PROENÇA, C. E. B. Composição florística do município de Alto Paraíso de Goiás na Chapada dos Veadeiros. **Bol. Herb. Ezechias Paulo Heringer**, v. 3, p. 102–150, 1998.

NEPOMUCENO, I. et al. Floristic identify of savannas within the Caatinga: species and life-forms. **Acta Botanica Brasilica**, [s.d.].

NERI, A. V. et al. Composição florística de uma área de cerrado sensu stricto no município de Senador Modestino Gonçalves, Vale do Jequitinhonha (MG) e análise de similaridade florística de algumas áreas de cerrado em Minas Gerais. **Revista Árvore**, v. 31, n. 6, p. 1109–1119, 2007.

OLIVEIRA, A. C. P. DE et al. Composição florística de uma comunidade savânica no Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 3, p. 559–569, 2012.

OLSON, D. M. et al. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. **BioScience**, v. 51, n. 11, p. 933–938, 2001.

PENNINGTON, R. T.; LEWIS, G. P.; RATTER, J. A. An Overview of the Plant Diversity, Biogeography and Conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. In: PENNINGTON, R. T.; LEWIS, G. P.; RATTER, J. A. (Eds.). . **Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests**. [s.l.] CRC Press, 2006. p. 1–24.

QUEIROZ, L. P. et al. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (Eds.). . **Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America**. [s.l.] Springer, 2017. p. 482.

RATTER, J. A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J. F. Analysis of the Floristic Composition of the Brazilian Cerrado Vegetation Iii: Comparison of the Woody Vegetation of 376 Areas. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 60, n. 01, p. 57–109, 2003.

RATTER, J. A.; DARGIE, T. C. D. An analysis of the floristic composition of 26 Cerrado

areas in Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 49, n. 2, p. 235–250, 1992.

RATTER, J. A.; RIBEIRO, J. F.; BRIDGEWATER, S. The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. **Annals of Botany**, v. 80, n. 0305–7364, p. 223–230, 1997.

RIBEIRO-SILVA, S. et al. Angiosperms from the Araripe National Forest, Ceará, Brazil. **Check List**, v. 8, n. 4, p. 744–751, 2012.

SASAKI, D.; MELLO-SILVA, R. DE. Levantamento florístico no cerrado de Pedregulho, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, n. 1, p. 187–202, 2008.

SILVA, M. A. M. S. et al. Composição florística e características ecológicas de um cerrado em Nova Olinda, Ce. **Caderno de Cultura e Ciência**, v. 14, n. 1, p. 70–85, 2015.

SILVEIRA, F. A. O. et al. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. **Plant and Soil**, v. 403, n. 1–2, p. 129–152, 2016.

SIQUEIRA, A. DE S.; ARAÚJO, G. M. DE; SCHIAVINI, I. Caracterização florística da Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Fazenda Carneiro, Lagamar, MG, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 6, n. 3, 2006.

TEIXEIRA, A. M. C. et al. Angiosperm species of “Cerrado” sensu stricto in Terra Ronca State Park, Brazil: floristics, phytogeography and conservation. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 40, n. 1, p. 225–234, 2017.

VON LINSINGEN, L. et al. Composição florística do Parque Estadual do Cerrado de Jaguariaíva, Paraná, Brasil. **Acta Biológica Paranaense**, v. 35, p. 197–232, 2014.

WALTER, B. M. T.; CARVALHO, A. M.; RIBEIRO, J. F. Conceito de Savana e de seu Componente Cerrado. In: RIBEIRO, J. F.; ALMEIDA, S. P.; SANO, S. M. (Eds.). . **Cerrado: ecologia e flora**. [s.l.] Embrapa, 2008. p. 21–45.

WEISER, V. DE L.; GODOY, S. A. P. DE. Florística em um hectare de cerrado stricto sensu na ARIE - cerrado Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. **Acta Botanica Brasilica**, v. 15, n. 2, p. 201–212, 2005.

ZAPPI, C. et al. Plotting a future for Amazonian canga vegetation in a campo rupestre context. **PLoS ONE**, v. 14, n. 8, p. 1–19, 2019.

ZAPPI, D. C. et al. Plant Biodiversity Drivers in Brazilian Campos Rupestres: Insights from Phylogenetic Structure. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, n. December, p. 1–15, 2017.



3

**CAPÍTULO 1**

---

**SAVANNAS OF THE BRAZILIAN SEMIARID REGION: WHAT DO WE LEARN  
FROM FLORISTICS?**

Izaíra Vasconcelos Nepomuceno, Elnatan Bezerra de Souza, Daniela Cristina Zappi, Marcela Cruz Moreira, Francisco Álvaro Almeida Nepomuceno, Marcelo Freire Moro

---

1 **Original Article**

2 **Savannas of the Brazilian semiarid region: what do we learn from floristics?**

3 Izaíra Vasconcelos Nepomuceno (Orcid ID: 0000-0003-2735-8435)<sup>1,7\*</sup>, Elnatan Bezerra de  
4 Souza (Orcid ID: 0000-0002-5222-4378)<sup>2,5</sup>, Daniela Cristina Zappi (Orcid ID: 0000-0001-  
5 6755-2238)<sup>3,4</sup>, Marcela Cruz Moreira (Orcid ID: 0000-0002-9302-5068)<sup>5</sup>, Francisco Álvaro  
6 Almeida Nepomuceno (Orcid ID: 0000-0002-4643-8177)<sup>6</sup>, Marcelo Freire Moro (Orcid ID:  
7 0000-0003-4527-346X)<sup>7</sup>

8

9 <sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade,  
10 Universidade Federal do Ceará, 60455-760, Fortaleza, CE, Brazil.

11 <sup>2</sup>Centro de Ciências Agrárias e Biológicas, Universidade Estadual Vale do Acaraú, 62040-  
12 370, Sobral, CE, Brazil.

13 <sup>3</sup>Programa de Pós-Graduação em Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de  
14 Brasília, Caixa Postal 04457, Brasília, Distrito Federal, 70910-970, Brazil.

15 <sup>4</sup> Universidade Federal Rural da Amazônia/Museu Paraense Emílio Goeldi, Programa de Pós-  
16 Graduação em Ciências Biológicas - Botânica Tropic, Avenida Perimetral 1901, Terra  
17 Firme, 66077-830, Belém, Pará, Brazil.

18 <sup>5</sup>Herbário Professor Francisco José de Abreu Matos – HUVA, Universidade Estadual Vale do  
19 Acaraú, 62040-370, Sobral, CE, Brazil.

20 <sup>6</sup>Laboratório de Sistemática e Genética de Plantas, Universidade Federal do Espírito Santo,  
21 29932-540, São Mateus, ES, Brazil.

22 <sup>7</sup>Laboratório de Biogeografia e Estudos da Vegetação, Instituto de Ciências do Mar –  
23 Labomar, Universidade Federal do Ceará, 60165-081, Fortaleza, CE, Brazil.

24 \*Corresponding author: nepomucenoiv@gmail.com

1

2 **Abstract** - The Cerrado represents the largest extension of savanna in South America. It  
3 occupies large stretches of central Brazil, being fragmented towards the Northeast, Southeast,  
4 and South of the country. Examples of disjunct patches of vegetation with savanna  
5 physiognomy within the Caatinga are found in the Chapada Diamantina, in the Chapada do  
6 Araripe, in small areas of southern Ceará, and also in the coastal plains. This study recorded  
7 the floristic composition of four caatinga savannas in northern Ceará and evaluated the  
8 floristic relationship of these caatinga savannas with other savannas, cerrado and caatinga  
9 sites. We made periodic floristic collections and recorded 247 species distributed in 162  
10 genera and 55 families. The herbaceous and sub-shrubby habits represent 57% of the recorded  
11 species, and the therophytic life-form represents the majority of the flora. The biogeographic  
12 analyses showed that our study sites differ from the typical Cerrado in flora and life-form  
13 spectra, showing closer floristic relationships with the caatinga vegetation. The presence of  
14 floristic elements from the cerrado together with species from the Caatinga in our study areas  
15 allow us to conclude that the savanna caatinga enclaves of northern Ceará are composed of a  
16 mixed flora with typical elements of these two Brazilian biomes.

17 **Key Words:** Cerrado, Caatinga, floristic, savanna, Ceará.

18 **Resumo** - O Domínio Fitogeográfico do Cerrado abrange as maiores áreas de savanas da  
19 América do Sul. Ocupa grandes extensões do Brasil central e porções disjuntas no Nordeste,  
20 Sudeste e Sul do país. Em meio ao Domínio da Caatinga, é possível encontrar manchas  
21 disjuntas de vegetação que possuem fisionomia de savana que ocorrem especialmente sobre a  
22 Chapada Diamantina, Chapada do Araripe, em pequenas porções ao sul do Ceará e ao longo  
23 dos tabuleiros costeiros. Este estudo registrou a composição florística de quatro savanas da  
24 caatinga localizados na Caatinga, no norte do estado do Ceará e suas relações com outras

1 áreas de savana, cerrado e caatinga. Através de coletas florísticas periódicas, registramos 247  
2 espécies distribuídas em 162 gêneros e 55 famílias. Os hábitos herbáceo e subarborescente detêm  
3 57,1% das espécies registradas e espécies com forma de vida terofítica constituíram a maioria  
4 da flora. As análises biogeográficas mostraram que as savanas da caatinga são um grupo  
5 distinto do Cerrado, com relações florísticas mais próximas à Caatinga. A presença de  
6 elementos florísticos típicos tanto do Domínio do Cerrado quanto da Caatinga nas áreas  
7 estudadas nos levou a concluir que tais áreas são compostas por uma flora mista entre  
8 espécies típicas dos dois Domínios Fitogeográficos brasileiros.

9 **Palavras-chave:** Encaves de Cerrado, Caatinga, florística, savana, Ceará.

### 10 **3.1 Introduction**

11 Savannas are a group of phytophysionomies dominated by open habitats, where trees  
12 and shrubs are found sparsely distributed in the landscape and the ground is covered by a  
13 continuous herbaceous layer (Eiten 1982; Pennington et al. 2006; Walter et al. 2008;  
14 Townsend et al. 2010). This vegetation typically occurs under seasonal climate where rainfall  
15 is more regular and the dry season is less strong than in deciduous Seasonally Dry Forests  
16 (Pennington et al. 2006). In South America there are large expanses of savannas: the central  
17 Brazilian Cerrado, the Llanos between Venezuela and Colombia, the Gran Sabana in  
18 Venezuela, and the savannas of Northern Brazil and Southern Guiana. The second largest  
19 biome in Brazil, the Cerrado, is represented by savannas with large number of endemic plant  
20 taxa (Eiten 1982; Ratter et al. 1997; Pennington et al. 2006; BFG 2015). The families with the  
21 largest number of species in the Cerrado flora are Fabaceae, Malpighiaceae, Myrtaceae,  
22 Melastomataceae, Poaceae and Rubiaceae. Nevertheless, in some localities, the vegetation can  
23 be dominated by species of Vochysiaceae (Ratter et al. 1997). The Brazil Flora Group current  
24 data (BFG 2018) listed 33.099 angiosperm species for the whole of Brazil and, of these,

1 12.113 were recorded for the Cerrado biome, with 7,800 species listed for the cerrado *s.s.*  
2 vegetation (Souza et al. 2018).

3         The Brazilian Cerrado occupies a large area of central Brazil, also extending to Bolivia  
4 and Paraguay. It has very diversified and dynamic vegetation types and, according to the fire  
5 regime and substrate in each locality, physiognomies can vary from open grasslands (*campos*  
6 *limpos*, *campos sujos*, *campos brejosos*) to forests known as *cerradão* and gallery forests  
7 (Eiten 1972; Gibbs et al. 1983; Ratter et al. 1997; Harley et al. 2005; Coutinho 2016). The  
8 most characteristic vegetation of the Cerrado domain is the cerrado *sensu stricto* (referred to  
9 as cerrado *s.s.* from here onwards), represented by a savanna with spaced shrubs and trees  
10 usually between 2-8 m height, displaying twisted and stocky, corky trunks, while the soil is  
11 covered by an herbaceous layer with a predominance of Poaceae and Cyperaceae and  
12 dicotyledoneous shrubs often with stocky rootstocks (Eiten 1982; Gibbs et al. 1983; Ratter et  
13 al. 1997).

14         Apart from the ‘core’ area, savannas with species typical of the cerrado *s.s.* vegetation  
15 also occur in disjunct patches in other biomes in the Northeastern, Northern, Southeastern and  
16 Southern regions of Brazil (Eiten 1997; Ratter et al. 2003). Along the coastal regions of  
17 Brazil, the coastal savannas (Castro 1994; Castro & Martins 1999; Moro et al. 2011) appear to  
18 be associated with the tablelands of the *Formação Barreiras*, a flat coastal geomorphological  
19 unit found from Amapá to Rio de Janeiro states (Arai 2006; Balsamo et al. 2010) that  
20 sometimes is referred to as the *tabuleiros costeiros* (Castro 1994).

21         The best studied disjunct patches of savanna are those embedded within the  
22 Amazonian Rainforest biome (Devecchi et al. 2020). Biogeographical studies have shown  
23 that, although these sites have a typical savanna physiognomy and share very characteristic  
24 species with the cerrado vegetation of Central Brazil (like species of *Byrsonima*, *Qualea*,  
25 *Salvertia* and other genera), these patches of open habitats within the rainforest differ

1 floristically from core cerrado sites, with a predominance of widespread and amazon species  
2 and a high species turnover from site to site (Devecchi et al. 2020).

3       Less studies are available for the savanna enclaves found within the semiarid Caatinga  
4 biome (caatinga savannas hereafter). In Northeastern Brazil, savannas are found in the  
5 Chapada Diamantina (Bahia State), Chapada do Araripe (Ceará State) and in other areas of  
6 Bahia, Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte and Paraíba states (Figueiredo 1989; Costa et al.  
7 2004; Juncá et al. 2005; Oliveira et al. 2012; Moro et al. 2015, 2016; Queiroz et al. 2017).  
8 While these caatinga savannas appear to have floristic ties with the Cerrado of central Brazil,  
9 they also have species typical of the semiarid Caatinga (Castro 1994; Castro & Martins 1999).

10       Despite sharing the same macroclimate of the Caatinga, where the mean annual  
11 precipitation is less than 1000 mm with a longer and more dramatic dry season than the  
12 Cerrado core area, the caatinga savannas found in Northeastern Brazil develop on poor and  
13 acidic soils and are subject to wild fires (Moro et al. 2016; Queiroz et al. 2017). For example,  
14 the Chapada Diamantina and the Chapada do Araripe present a variety of substrates that  
15 support diverse plant physiognomies. In the Chapada Diamantina, the areas of cerrado occur  
16 on clay soils while in the Chapada do Araripe the *cerradão* forests are found on oxisols, a  
17 class of soil constituted from mineral material that range from imperfectly to heavily drained,  
18 that are naturally acidic and variable in depth (Costa et al. 2004; Rocha et al. 2005; Ribeiro-  
19 Silva et al. 2012; Santos et al. 2018).

20       Among the characteristic species commonly found between the typical cerrado and  
21 these caatinga savanna sites are *Bowdichia virgilioides* Kunth., *Curatella americana* L.,  
22 *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth., *Hancornia speciosa* Gomes, *Hymenaea stigonocarpa*  
23 Mart. ex Hayne, *Salvertia convallariodora* A.St.-Hil. and *Vatairea macrocarpa* (Benth.)  
24 Ducke (Costa et al. 2004; Moro et al. 2011; Oliveira et al. 2012; Moro et al. 2015; Silva-  
25 Moraes et al. 2018). All of these were listed as very widespread Cerrado species by Ratter &

1 Dargie (1992) and Ratter et al. (2003). On the other hand, these Northeastern cerrados are also  
2 home to species that are commonly found in the Caatinga, such as *Centrosema brasilianum*  
3 (L.) Benth., *Chamaecrista flexuosa* (L.) Greene, *Cochlospermum vitifolium* (Willd) Spreng  
4 and *Pityrocarpa moniliformis* (Benth) Luckow & R.W. Jobson (Castro 1994; Moro et al.  
5 2011; Oliveira et al. 2012; Moro et al. 2014).

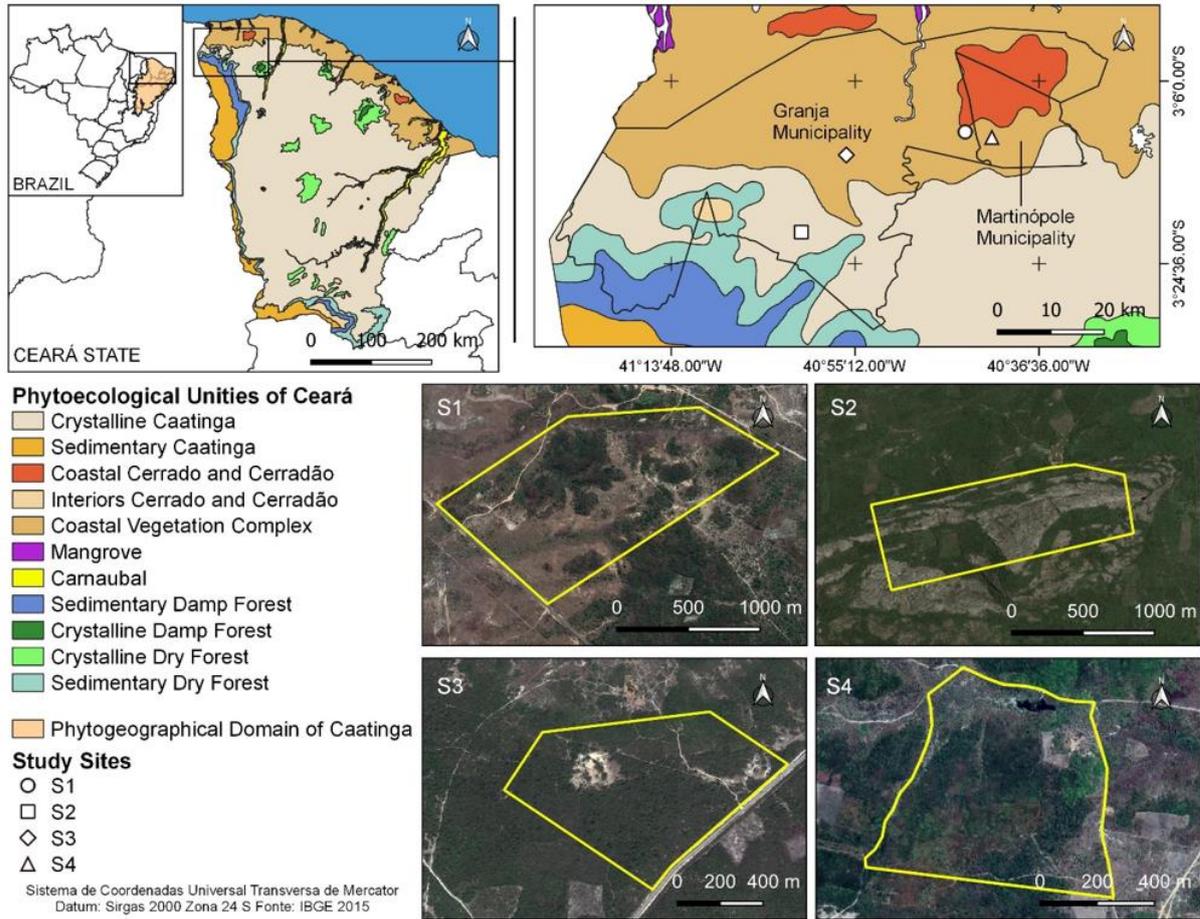
6 Mentions to Cerrado enclaves in Northeastern Brazil were made by several authors  
7 (Eiten 1982; Castro 1994; Castro & Martins 1999; Ratter & Dargie 1992; Ratter et al. 2003),  
8 together with putative floristic elements that might characterize them. Castro (1994)  
9 attempted to establish a relationship between such ‘Cerrado areas’ in Northeastern Brazil with  
10 the core Cerrado biome and showed floristics and phytosociological differences between  
11 cerrado areas from Piauí and São Paulo. While analysing the Cerrado as a whole, Ratter et al.  
12 (2003) have shown that the Northeastern Brazilian areas formed a cohesive group, however  
13 the relationship between the caatinga vegetation with caatinga savannas and the cerrado  
14 vegetation was not investigated further. The present work aims to document the flora of four  
15 caatinga savanna enclaves and increase our understanding of the biogeographical links of  
16 these caatinga savannas with typical cerrado and caatinga sites, evaluating their  
17 biogeographical relationships.

## 18 **3.2 Material and Methods**

### 19 *3.2.1 Study Area*

20 The caatinga savannas sampled by this study are located in the northeastern region of  
21 Ceará state, in the municipalities of Granja and Martinópolis (Fig. 1). The coordinates of the  
22 localities studied are listed in Table 1. The predominant climate in the municipalities is hot  
23 tropical mild semiarid, varying to hot tropical sub-humid at the limits of Granja with the  
24 Ibiapaba highlands, and hot tropical semiarid in Martinópolis, close to the central Ceará

- 1 lowlands (IPECE 2007). The average annual temperature is around 27°C with an average  
 2 annual precipitation of 1.115 mm in Granja and 1.009 in Martinópolis (FUNCEME 2019).



3  
 4 **Figure 1.** Location of the study areas in the municipalities of Granja and Martinópolis in  
 5 Northern Ceará, Brazil. Source of satellite images: Google Earth.

6 **Table 1.** Location, acronyms, vegetation type and geographical coordinates of the four study  
 7 areas in northern Ceará state, Brazil.

Municipality	Location	Acronym	Vegetation	Area (ha)	Coordinates
Granja	Papagaios	S1	Open savanna	366	03°11'11"S, 40°44'35"W
	São Miguel	S2	Ecotone between a savanna and typical caatinga vegetation	64.2	03°21'32"S, 41°01'24"W
	Vereda dos Tomás	S3	Savanna (both open and arboreal)	55.9	03°13'33"S, 40°55'49"W
Martinópolis	Bom Princípio	S4	Tall savanna (similar to arboreal cerrado, the <i>cerradão</i> )	20	03°11'51"S, 40°41'04"W

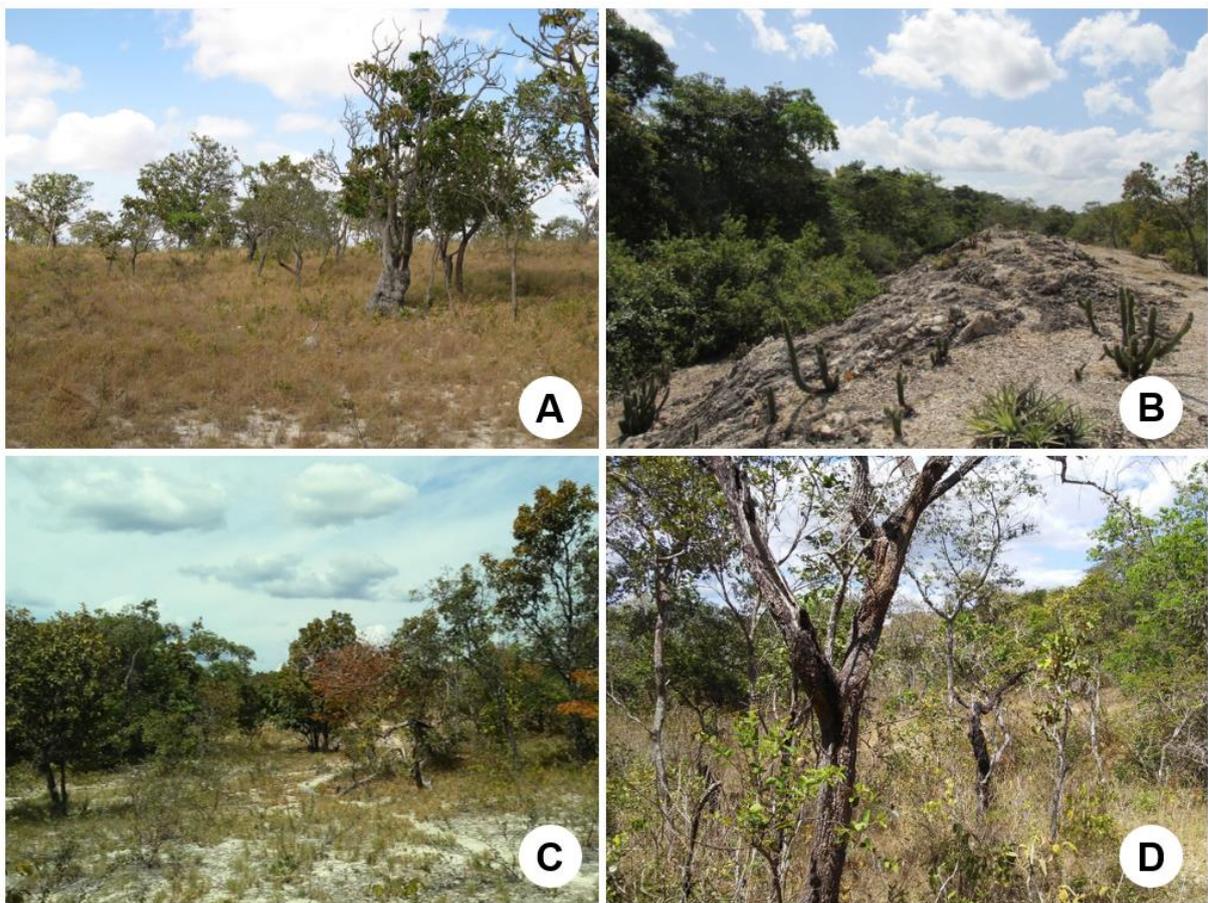
1           The localities studied in Granja (S1, S2 and S3) (Figs. 2A-C), comprise sandy, clay  
2 and stony soils. The vegetation physiognomies of these localities vary from open savannas  
3 similar to the cerrado *sensu stricto* (cerrado *s.s.*), according to the classification of Walter et  
4 al. (2015), varying from transition zones between Caatinga-Cerrado to forested  
5 physiognomies similar to *cerradão*. S1 has soils ranging from sandy to clay, the herbaceous  
6 layer is well developed and the trees and shrubs are sparsely distributed throughout the  
7 landscape. S2 is located over a quartzitic rock outcrop and it is a principal area of Caatinga-  
8 Cerrado ecotone studied. S3 is characterised by sandy and stony, lateritic soil with rocks  
9 formed in a process of intense weathering from the mother-rock, and rich in Fe and Al (Costa  
10 1991). The study area in Martinópolis (S4) (Fig. 2D) has predominantly sandy soils that are  
11 stony in some sections, and support arboreal vegetation resembling a *cerradão*.

### 12 3.2.2 Floristic survey

13           Fertile plant specimens were collected in the four caatinga savannas in expeditions  
14 carried out between May 2016 and August 2019. Appropriate herborization techniques were  
15 followed (Mori et al. 1989) and the herbarium samples were deposited in the Herbarium  
16 Professor Francisco José de Abreu Matos (HUVA) of the Vale do Acaraú State University  
17 (UVA). Duplicates, when available, were sent to the herbaria EAC and HUEFS (herbaria  
18 acronyms according to Thiers 2019, continuously updated).

19           We consulted the relevant literature, such as the monographs of the Flora of Ceará  
20 (Menezes et al. 2013; Soares-Neto et al. 2014; Lima et al. 2018; Nepomuceno et al. 2018) and  
21 specialised taxonomical databases - Flora of Brazil 2020 (Jardim Botânico do Rio de Janeiro,  
22 2019) and CRIA (2019), to identify the specimens. Plant specialists in the families  
23 Asteraceae, Bignoniaceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Poaceae and Rubiaceae were  
24 consulted. The family circumscription follows the classification proposed by APG IV (2016),  
25 except for the family Turneraceae, which was recognised as distinct from Passifloraceae.

1 Species names, their respective authors, geographic distribution and endemism are in  
 2 accordance with BFG (2018). In addition, we classified each species into Raunkiaer life-  
 3 forms to obtain the biological spectrum of the areas (Martins & Batalha 2011). The  
 4 classification of Raunkier's life-forms follow the classification of Martins & Batalha (2011)  
 5 and were observed in the field. When the life-form could not be defined *in situ*, data from the  
 6 literature was consulted to determine the appropriate life-form.



7

8 **Figure 2.** Landscapes of the study areas in Granja (A, B, C) and Martinópolis (D) in Northern  
 9 Ceará. Granja, CE A) S1 B) S2 C) S3, Martinópolis D) S4. *Photographs: A-B) E.B. Souza, C-*  
 10 *D) I.V. Nepomuceno*

11

12

To compare the life-form spectra of our sites with other vegetation types, we used an ordination analyses (NMS – non-metric multidimensional scaling using Eucliden distances) to

1 contrast the spectra we compiled in our study sites with the spectra of other biomes, as  
2 compiled by Costa et al. (2016) (Supplementary data 1).

### 3 3.2.3 Biogeographical analyses

4 We built a database with floristic lists of sites harbouring caatinga savannas, typical  
5 caatinga and typical cerrado vegetation (Supplementary data 2). We only selected from the  
6 literature studies that included both woody (trees and shrubs) and non-woody (herbs and  
7 subshrubs) plant species. We then performed grouping (UPGMA - unweighted arithmetic  
8 average) analyses using Bray-Curtis distance (Gotelli & Ellison 2011, Legendre & Legendre  
9 2012) to compare the general floristic resemblance between sites.

10 We made the UPGMA analyses for the woody component and also for the non-woody  
11 component in order to evaluate whether each vegetation layer has or not different floristic  
12 affinities (Supplementary data 2). Lianas were removed from the analyses because it was not  
13 possible to differentiate between woody and non-woody climbers using the Flora do Brasil  
14 2020 database. We also compared the flora of caatinga savannas, caatinga and cerrado sites  
15 using Venn diagrams for the woody and non woody components using Venny 2.1  
16 (<https://bioinfogp.cnb.csic.es/tools/venny/>).

17

## 18 3.3 Results

19 We recorded of 246 species in the four sites, divided into 162 genera and 55 families  
20 (Tab. 2, Fig. 3). The family Fabaceae (49 spp.), Rubiaceae (19 spp.), Convolvulaceae (17  
21 spp.), Poaceae (11 spp.), Cyperaceae (10 spp.), Asteraceae (9 spp.), Lamiaceae (9 spp.) and  
22 Malvaceae (8 spp.) were the richest families, and represented 53.4% of the flora. The genera  
23 *Ipomoea* L. and *Mimosa* L., each with seven species, stood out as the most diverse, followed  
24 by *Borreria* G. Mey., with six species and *Chamaecrista* Moench and *Combretum* L with five

- 1 **Table 2.** Lists the species registered in the caatinga savannas in the Caatinga of Northern Ceará. Th – Therophytes, Cr – Cryptophytes, He –
- 2 Hemicryptophytes, Ch – Chamephytes, Ph – Phanerophytes, PN - Popular Name, END – Endemism, BR – Endemic from Brazil, NE – Endemic
- 3 from Northeastern Brazil, S1, S2 and S3 – Areas situated in the municipality of Martinópolis-CE. Collectors: EBS – Elnatan Bezerra de Souza,
- 4 FAAN – Francisco Álvaro Almeida Nepomuceno, IVN – Izaíra Vasconcelos Nepomuceno.

Family	Species	Habit	Life-forms	PN	End	Occurrence				Voucher
						S1	S2	S3	S4	
Acanthaceae	<i>Elytraria imbricata</i> (Vahl.) Pers.	Herb	Th	-	-				X	EBS 5819
	<i>Ruellia paniculata</i> L.	Shrub	Th	melosa-roxa	-			X	X	EBS 5799, 4728
Amaranthaceae	<i>Gomphrena gardneri</i> Moq.	Herb	He	-	BR				X	EBS 5144
Amaryllidaceae	<i>Habranthus sylvaticus</i> Herb.	Herb	Cr	cebola-de-calango	BR	X				EBS 3754
Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i> L.	Tree	Ph	cajú	-		X	X		EBS 3159, 5790
	<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott.	Tree	Ph	-	-				X	EBS 5818
Annonaceae	<i>Ephedranthus pisocarpus</i> R.E.Fr.	Tree	Ph	conduru	BR				X	EBS 4715
Apocynaceae	<i>Allamanda blanchetii</i> A.DC.	Tree	Ch	alamanda-roxa	BR	X				EBS 5044
	<i>Aspidosperma multiflorum</i> A.DC.	Tree	Ph	-	BR		X			EBS 5439
	<i>Himatanthus drasticus</i> (Mart.) Plumel.	Tree	Ph	janaguba	BR				X	EBS 3741
	<i>Mandevilla tenuifolia</i> (J.C. Mikan) Woodson	Subshrub	Th	jalapa-do-campo	-		X			EBS 3400
	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A.DC.	Tree	Ph	leiteiro	-		X			EBS 4471
Araceae	<i>Philodendron acutatum</i> Schott.	Herb	Ep	imbis	-		X			EBS 5758
	<i>Taccarum ulei</i> Engl. & K. Krause	Herb	Th	milho-de-cobra	BR				X	EBS 5163
Arecaceae	<i>Bactris major</i> Jacq.	Tree	Ph	tucum	-		X			EBS 5761
	<i>Copernicia prunifera</i> (Mill.) H.E.Moore	Tree	Ph	carnaúba	BR	X			X	IVN 99, EBS 5839
Asteraceae	<i>Aspilia bonplandiana</i> (Gardner) S.F.Blake	Herb	Th	margarida	BR		X	X		EBS 5752, 3621
	<i>Bidens pilosa</i> L.	Herb	Th	picão-preto	-		X			EBS 3398
	<i>Elephantopus hirtiflorus</i> DC.	Herb	He	língua-de-vaca	BR	X	X	X		EBS 3588, 5753, 3622
	<i>Lepidaploa</i> sp.	Herb	Th	-			X			EBS 4145
	<i>Pectis brevipedunculata</i> (Gardner) Sch.Bip.	Herb	Th	chá-de-moça	BR		X			EBS 3379
	<i>Praxelis diffusa</i> (Rich.) Pruski	Herb	Th	cambará	-		X			EBS 4103

Family	Species	Habit	Life-forms	PN	End	Occurrence				Voucher
						S1	S2	S3	S4	
	<i>Stilpnopappus cearensis</i> Huber	Herb	Th	-	NE	X				EBS 3605
	<i>Stilpnopappus pratensis</i> Mart. ex DC.	Herb	Th	-	BR	X		X	X	EBS 3485, 3487, 4730
	<i>Stilpnopappus trichospiroides</i> Mart. ex. DC.	Herb	Th	-	BR			X		EBS 3629
Bignoniaceae	<i>Adenocalymma subsessilifolium</i> DC.	Shrub	Ph	-	BR			X		EBS 3628
	<i>Adenocalymma validum</i> L.G. Lohmann	Climber	Ph	-	-				X	EBS 4713
	<i>Fridericia dispar</i> (Bureau ex K.Schum) L.G. Lohmann	Shrub	Ch	cipó-de-boi	BR		X			EBS 4126
	<i>Fridericia limae</i> (A.H. Gentry) L.G.Lohmann	Climber	Ch	cipó-de-bola	NE		X	X	X	EBS 5742, 5769, 5828
	<i>Fridericia platyphylla</i> (Cham.) L.G.Lohmann	Climber	Ch	cipó-una	-		X			EBS 3382
	<i>Fridericia subverticillata</i> (Bureau & K. Schum.) L.G. Lohmann	Climber	Ch	-	BR				X	EBS 4714
	<i>Fridericia triplinervia</i> (Mart. ex. DC.) L.G.Lohmann	Climber	Ch	-	-			X		EBS 3643
	<i>Neojobertia candolleana</i> (Mart. ex. DC.) Bureau & K. Schum.	Climber	Ph	-	BR			X		EBS 3635
Bixaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd) Spreng	Tree	Ph	pacotê	-		X		X	FAAN 43, EBS 5809
Boraginaceae	<i>Cordia rufescens</i> A.DC.	Shrub	Ph	grão-de-galo	-	X				EBS 4926
Bromeliaceae	<i>Bromelia laciniosa</i> Mart. ex Schult. f.	Herb	He	macambira	BR		X			EBS 5762
	<i>Encholirium spectabile</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	Herb	He	macambira-de-flecha	BR		X			EBS 3158
Cactaceae	<i>Cereus jamacaru</i> DC.	Tree	Ph	mandacaru	BR				X	EBS 5840
	<i>Pilosocereus catingicola</i> (Gürke) Byles & Rowley	Shrub	Ph	facheiro	BR				X	EBS 5841
	<i>Pilosocereus gounellei</i> (F.A.C.Weber) Byles & Rowley	Shrub	Ph	xique-xique	BR		X			EBS 5720
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella ciliata</i> Mart. & Zucc	Tree	Ph	-	-	X			X	EBS 3164, 5836
Combretaceae	<i>Buchenavia tetraphylla</i> (Aubl.) R.A.Howard	Tree	Ph	periquiteira	-		X			EBS 4158
	<i>Combretum glaucocarpum</i> Mart.	Shrub	Ph	sipaúba, vaqueta	-		X			EBS 3385
	<i>Combretum hilarianum</i> D. Dietr.	Shrub	Ph	imbirdiba	-	X				EBS 3464
	<i>Combretum laxum</i> Jacq.	Shrub	Ph	cipó-de-bugio	-	X	X	X	X	EBS 4184, 5440, 5768, 4725
	<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Shrub	Ph	mufumbo	-		X		X	EBS 4147, 5821
	<i>Combretum mellifluum</i> Eichler	Shrub	Ph	sipaúba	-		X			FAAN 37
Convolvulaceae	<i>Cuscuta racemosa</i> Mart.	Herb	He	cipó-chumbo	-	X		X		EBS 5222, 3466
	<i>Distimake cissoides</i> (Lam.) A.R. Simões & Staples	Climber	Th	-	-			X		EBS 3632
	<i>Evolvulus ericifolius</i> Mart. ex. Schrank.	Herb	Th	-	BR	X		X		EBS 5051, 3748
	<i>Evolvulus glomeratus</i> Ness. & Mart.	Subshrub	Th	azulzinha	-	X				EBS 5052

Family	Species	Habit	Life-forms	PN	End	Occurrence				Voucher
						S1	S2	S3	S4	
	<i>Evolvulus gypsophiloides</i> Moric.	Herb	Th	-	BR	X				EBS 4186
	<i>Evolvulus ovatus</i> Fernald	Herb	Th	azulzinha	-	X	X	X		EBS 5684, 4112, 3499
	<i>Ipomoea asarifolia</i> (Ders.) Roem. & Schult.	Climber	Th	salsa	-			X	X	EBS 3496, 5810
	<i>Ipomoea bahiensis</i> Willd ex. Roem. & Schult.	Climber	Th	jetirana	BR		X			EBS 4107
	<i>Ipomoea bignonioides</i> Sims	Climber	Th	-	-				X	EBS 5164
	<i>Ipomoea calyptrata</i> Dammer	Climber	Th	-	BR			X	X	EBS 5058, 5162
	<i>Ipomoea eriocalyx</i> (Mart. ex. Choisy) Meisn.	Climber	Th	-	BR	X	X	X	X	EBS 5246, 4138, 3618, 5812
	<i>Ipomoea piurensis</i> O'Donnell	Climber	Th	-	-			X		EBS 3497
	<i>Ipomoea subincana</i> (Choisy) Meisn.	Climber	Ph	-	BR	X		X		EBS 3423, 3620
	<i>Jacquemontia gracillima</i> Choisy	Herb	Th	jetirana	BR	X	X			EBS 3471, 4162
	<i>Jacquemontia gracilis</i> Choisy	Herb	Th	-	BR	X				EBS 3579
	<i>Jacquemontia tamnifolia</i> (L.) Griseb.	Herb	Th	-	-		X			EBS 4106
	<i>Operculina hamiltonii</i> (G. Don.) D.F.Austin & Stalpes	Climber	Cr	batatão	-			X		EBS 3498
Cyperaceae	<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) C.B. Clarke	Herb	He	-	-				X	EBS 5155
	<i>Bulbostylis conifera</i> (Kunth) C.B. Clarke	Herb	He	-	-	X				EBS 4930
	<i>Bulbostylis junciformis</i> (Kunth) C.B. Clarke	Herb	He	-	-	X				EBS 5041
	<i>Cyperus amabilis</i> Vahl.	Herb	Th	-	-				X	EBS 5134
	<i>Cyperus sesquiflorus</i> (Torr.) Mattf. & Kük.	Herb	He	junquinho	-				X	EBS 5137
	<i>Cyperus schomburgkianus</i> Ness.	Herb	He	tiririca	-	X	X	X	X	EBS 3477, 5348, 3492, 5145
	<i>Fimbristylis dichotoma</i> (L.) Vahl	Herb	He	-	BR	X			X	EBS 5239, 5169
	<i>Rhynchospora holoschoenoides</i> (Rich.) Herter	Herb	He	-	-	X				EBS 3476
	<i>Rhynchospora nervosa</i> (Vahl) Boeckeler	Herb	Cr	capim-estrela	BR	X				EBS 4916
	<i>Scleria hirtella</i> Sw.	Herb	Cr	-	-	X				EBS 5248
Dilleniaceae	<i>Curatella americana</i> L.	Tree	Ph	lixreira	-	X	X	X	X	IVN 100, EBS 5434, 5770, 4718
	<i>Davilla cearensis</i> L.	Climber	Ch	-	BR		X			EBS 3160
Droseraceae	<i>Drosera sessilifolia</i> A.St.-Hil.	Herb	Th	-	-		X			EBS 5355
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus lamarckii</i> Kunth.	Herb	Th	-	-		X			EBS 4141
	<i>Paepalanthus cf. tortilis</i> (Bong.) Mart.	Herb	Th	-	BR		X			EBS 5345
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum laetevirens</i> O.E. Schulz.	Shrub	Ch	-	BR			X		EBS 5061
Euphorbiaceae	<i>Croton anisodontus</i> Müll.Arg.	Shrub	Ch	-	NE	X	X	X		EBS 5047, 4464,

Family	Species	Habit	Life-forms	PN	End	Occurrence				Voucher
						S1	S2	S3	S4	
										5795
	<i>Croton glandulosus</i> L.	Herb	Th	carvão-branco	-				X	EBS 5156
	<i>Dalechampia scandens</i> L.	Climber	Th	-	-			X		EBS 3640
	<i>Euphorbia bahiensis</i> (Klotzsch & Garke) Boiss.	Herb	Th	-	-		X			EBS 3394
	<i>Microstachys corniculata</i> (Vahl.) Griseb.	Herb	Th	-	-	X				EBS 4483
	<i>Microstachys hispida</i> (Mart. & Zucc.) Govaerts	Herb	Th	-	-	X				EBS 3417
Fabaceae	<i>Aeschynomene benthamii</i> (Rudd.) Afr.Fern.	Subshurb	Th	-	BR	X				EBS 3592
	<i>Aeschynomene filosa</i> Mart.	Subshurb	He	-	-	X				EBS 5243
	<i>Aeschynomene histryx</i> Poir.	Herb	Th	-	-	X	X	X		EBS 3457, 3374, 3615
	<i>Aeschynomene mollicula</i> Kunth.	Subshurb	Th	-	-	X				EBS 5242
	<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C. Sm.	Tree	Ph	cumaru	-		X			EBS 5354
	<i>Andira cordata</i> Arroyo ex R.T. Penn. & H.C. Lima	Tree	Ph	-	BR				X	EBS 5830
	<i>Arachis dardani</i> Kaprov. & W.C. Greg.	Herb	Th	amendoim-de-carcará	BR	X				EBS 3375
	<i>Arachis pusilla</i> Benth.	Herb	Th	-	BR		X			EBS 4458
	<i>Bauhinia acuruana</i> Moric.	Shrub	Ch	-	BR		X			EBS 5357
	<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.	Shrub	Ch	-	-		X			EBS 5366
	<i>Bauhinia unguolata</i> L.	Shrub	Ph	pata-de-vaca	-	X	X	X	X	EBS 3155, 5743, 5775, 4721
	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth.	Tree	Ph	sucupira	-	X				EBS 3152
	<i>Calopogonium mucunoides</i> Desv.	Climber	Th	-	-	X				EBS 5321
	<i>Centrosema brasilianum</i> (L.) Benth.	Climber	Th	centrosema	-	X	X			EBS 3601, 5749
	<i>Centrosema pascuorum</i> Mart. ex. Benth.	Climber	Th	centrosema, jetirana	-	X		X		EBS 5335, 3490
	<i>Chamaecrista diphylla</i> (L.) Greene	Herb	Th	-	-	X				EBS 3369
	<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene	Subshrub	He	-	-	X	X	X		EBS 5228, 3373, 5801
	<i>Chamaecrista linearis</i> (H.S. Irwin & Barneby) Afr.Fern. & E.P. Nunes	Subshrub	Te	-	-	X				EBS 5319
	<i>Chamaecrista rotundifolia</i> (Pers.) Greene	Herb	Th	-	-	X	X			EBS 5240, 4457
	<i>Chamaecrista supplex</i> (Benth.) Britton & Ross ex Britton & Killip.	Herb	Th	-	-		X			EBS 4117
	<i>Chloroleucon foliolosum</i> (Benth.) G.P.Lewis	Tree	Ph	arapiraca	-		X			EBS 5721
	<i>Copaifera martii</i> Hayne	Tree	Ph	pau-d'óleo	-				X	EBS 5820
	<i>Dalbergia cearensis</i> Ducke.	Shrub	Ph	jacarandá-violeta	BR				X	EBS 5148

Family	Species	Habit	Life-forms	PN	End	Occurrence				Voucher
						S1	S2	S3	S4	
	<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	Tree	Ph	fava-danta	-			X		EBS 5779
	<i>Galactia jussiaeana</i> Kunth	Subshrub	He	-	-	X	X	X		EBS 4488, 4462, 3624
	<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	Tree	Ph	jatobá-do-cerrado	-				X	EBS 5714
	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel.	Tree	Ph	jacarandá-do-campo	-				X	EBS 5817
	<i>Macroptilium lathyroides</i> (L.) Urb.	Climber	Ch	feijão-de-rola	-	X				EBS 5241
	<i>Mimosa camporum</i> Benth.	Subshrub	Th	-	-	X				EBS 4487
	<i>Mimosa hirsutissima</i> Mart.	Subshrub	Th	-	-	X			X	EBS 5229, 5153
	<i>Mimosa misera</i> Benth.	Subshrub	Th	-	BR	X				EBS 3467
	<i>Mimosa modesta</i> Mart.	Subshrub	Ch	-	BR	X				EBS 3450
	<i>Mimosa pigra</i> L.	Subshrub	Th	calumbi-d'água	-				X	EBS 5158
	<i>Mimosa somnians</i> Humb. & Bonpl. ex. Willd.	Subshrub	Ch	malícia	-	X				EBS 4484
	<i>Mimosa ulbrichiana</i> Harms	Subshrub	Th	-	NE	X		X		EBS 3463, 3489
	<i>Peltogyne confertiflora</i> (Mart. ex Hayne) Benth.	Tree	Ph	jatobá-de-brinco	-		X			EBS 5437
	<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	Tree	Ph	jurema-branca	BR		X			EBS 5347
	<i>Pityrocarpa moniliformis</i> (Benth) Luckow & R.W.Jobson	Tree	Ph	angico-de-bezerro	BR	X	X	X		EBS 4914, 4467, 5763
	<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	Tree	Ph	candeia	-	X			X	EBS 5236, 5827
	<i>Senna alata</i> (L.) Roxb.	Shrub	Ch	fedegoso-gigante, matapastão	-		X			EBS 5721
	<i>Senna gardneri</i> (Benth.) H.S.Irwin & Barneby	Subshrub	Ch	-	-	X				EBS 3608
	<i>Senna splendida</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	Shrub	Ch	-	-			X		EBS 5787
	<i>Senna trachypus</i> (Benth.) H.S.Irwin & Barneby	Shrub	Ch	besouro	BR	X	X	X		EBS 5245, 4120, 3634
	<i>Stryphnodendron coriaceum</i> Benth.	Tree	Ph	barbatimão-do-cerrado	BR				X	EBS 5824
	<i>Stylosanthes angustifolia</i> Vogel	Herb	Th	-	-	X	X			EBS 3448, 4120
	<i>Stylosanthes scabra</i> Vogel	Herb	Th	-	-			X		EBS 3627
	<i>Tephrosia purpurea</i> (L.) Pers.	Herb	He	-	-			X		EBS 3500
	<i>Vatairea sericea</i> (Ducke)	Tree	Ph	angelim-amargoso	-				X	EBS 5815
	<i>Zornia reticulata</i> Sm.	Herb	He	-	-	X				EBS 4922
Gentianaceae	<i>Chelonanthus purpurascens</i> (Aubl.) Struwe, S.Nilsson & V.A.Albert	Herb	Th	-	-	X				EBS 4181
	<i>Schultesia angustifolia</i> Griseb	Herb	Th	-	NE	X				EBS 5225

Family	Species	Habit	Life-forms	PN	End	Occurrence				Voucher
						S1	S2	S3	S4	
	<i>Schultesia guianensis</i> (Aubl.) Malme	Herb	Th	mata-zombando	-	X				EBS 5223
Iridaceae	<i>Cipura paludosa</i> Aubl.	Herb	Cr	alho-do-mato	-	X				EBS 5033
	<i>Trimezia martinicensis</i> (Jacq.) Herb.	Herb	Cr	íris-amarela	-	X			X	EBS 5034, 5131
Krameriaceae	<i>Krameria tomentosa</i> A.St.-Hill.	Subshrub	Ch	carrapicho-de-cavalo	-	X	X		X	EBS 5036, 4463 5146
Lamiaceae	<i>Amasonia campestris</i> (Aubl.) Moldenke	Subshrub	Ch	flor-de-urubu	-	X			X	EBS 4485, 5143
	<i>Cyanocephalus rugosus</i> (Benth.) Harley & J.F.B.Pastore	Subshrub	Ch	-	-	X				EBS 4177
	<i>Eriope macrostachya</i> Mart. ex. Benth.	Herb	He	-	-			X		EBS 3633
	<i>Hypenia salzmännii</i> (Benth.) Harley	Subshrub	He	canela-de-urubu	-	X				EBS 5336
	<i>Hyptis atrorubens</i> Poit.	Subshrub	He	mentinha	-	X	X		X	EBS 5331, 5757, 5833
	<i>Hyptis lanceolata</i> Poir.	Subshrub	He	-	-	X				EBS 5233
	<i>Marsypianthes montana</i> Benth.	Herb	He	alfavaca-de-cheiro	BR	X	X		X	EBS 3475, 4459, 5140
	<i>Rhaphiodon echinus</i> Schauer	Herb	Th	betônica, falsa-menta	BR	X	X	X		EBS 3447, 4176, 3638
	<i>Vitex polygama</i> Cham.	Tree	Ph	tarumã	BR				X	EBS 5838
Lythraceae	<i>Ammannia auriculata</i> Willd.	Herb	Th	-	-	X				EBS 5317
	<i>Cuphea campestris</i> Koehne	Herb	Th	-	-	X	X		X	EBS 4475, 3406, 5138
	<i>Cuphea impatientifolia</i> A.St.-Hill	Herb	Th	-	BR	X			X	EBS 4477, 5154
Malpighiaceae	<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth.	Subshrub	Ph	murici-rosa	-		X	X		EBS 5744, 5805
	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth.	Tree	Ph	murici-da-praia	-	X		X	X	EBS 4929, 3750, 5268
	<i>Janusia</i> sp.	Shrub	Ph	-			X			EBS 4128
	<i>Peixotoa</i> sp.	Climber	Ch	-			X			EBS 4146
	<i>Stigmaphyllon paralias</i> A.Juss.	Shrub	Ph	-	BR		X	X		EBS 5358, 5063
Malvaceae	<i>Helicteres heptandra</i> L.B.Sm.	Shrub	Ch	saca-rolha	-	X				EBS 5318
	<i>Pavonia cancellata</i> (L.) Cav.	Herb	He	-	-			X	X	EBS 3639, 5808
	<i>Sida ciliaris</i> L.	Herb	Th	-	-	X	X	X		EBS 3442, 4156, 3495
	<i>Sida cordifolia</i> L.	Subshrub	Th	-	-	X	X			EBS 4169, 4123
	<i>Sida linifolia</i> Cav.	Subshrub	Th	-	-			X	X	EBS 5796, 5834
	<i>Sterculia striata</i> A.St.-Hill & Naudin	Tree	Th	chichá	BR		X			EBS 3156

Family	Species	Habit	Life-forms	PN	End	Occurrence				Voucher
						S1	S2	S3	S4	
	<i>Waltheria indica</i> L.	Subshrub	He	douradinha	-	X	X	X		EBS 3611, FAAN 40, EBS 3641
	<i>Waltheria operculata</i> Rose	Herb	Th	-	-	X	X	X		EBS 3472, 3381, 3493
Melastomataceae	<i>Comolia villosa</i> (Aubl.) Triana	Herb	He	-	-		X			EBS 4461
	<i>Pterolepis perpusilla</i> (Naudin) Cogn.	Herb	Th	-	BR	X	X			EBS 5322,5751
Myrtaceae	<i>Campomanesia aromatica</i> (Aubl.) Griseb	Shrub	Ph	guabiraba	-			X		EBS 5057
	<i>Campomanesia dichotoma</i> (O. Berg.) Mattos	Shrub	Ph	guabiraba	BR	X				EBS 4918
	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	Shrub	Ph	araçazinho	-	X			X	EBS 3755, 4726
	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	Shrub	Ph	guamirim-miúdo	BR		X	X	X	EBS 5435, 5804, 5829
Moraceae	<i>Ficus</i> sp.	Tree	Ph	-			X			EBS 4470
Ochnaceae	<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl.	Tree	Ph	farinha-seca	-				X	IVN 89
	<i>Ouratea cuspidata</i> (A. St.-Hil.) Engl	Tree	Ph	-	BR				X	IVN 77
	<i>Ouratea fieldingiana</i> (Garnder) Engl.	Tree	Ph	batiputá	-				X	IVN 81
	<i>Ouratea glaucescens</i> (A.St.-Hil.) Engl.	Tree	Ph	flor-de-ouro	BR			X	X	EBS 3749, 3735
Olacaceae	<i>Ximenia americana</i> L.	Tree	Ph	ameixa	-		X	X	X	EBS 5729, 5786, 3740
Orchidaceae	<i>Habernaria</i> sp.	Herb	Th	-				X		EBS 5054
	<i>Trichocentrum cepula</i> (Hoffmanns.) J.M.H.Shaw	Herb	Ep	dama-dançante	-		X			EBS 5759
Orobanchaceae	<i>Agalinis hispidula</i> (Mart.) D'Arcy	Herb	Th	-	-	X	X			EBS 5329, 4132
	<i>Buchnera rosea</i> Kunth	Herb	Th	-	-	X		X		EBS 5325, 3491
Oxalidaceae	<i>Oxalis divaricata</i> Mart. ex Zucc.	Herb	Th	azedinha	BR		X			EBS 4104
	<i>Oxalis psoraleoides</i> Kunth	Herb	Th	trevo	-	X	X			EBS 3670, 4460
Passifloraceae	<i>Passiflora foetida</i> L.	Climber	Th	maracujá-de-cheiro	-	X				EBS 4923
Phytolacaceae	<i>Microtea paniculata</i> Moq.	Herb	Th	-	-		X			EBS 3392
Plantaginaceae	<i>Bacopa angulata</i> (Benth.) Edwall	Herb	Th	-	BR	X	X			EBS 5237, 5360
	<i>Bacopa sessiliflora</i> (Benth.) Edwall	Herb	Th	-	-		X			EBS 5748
	<i>Tetraulacium veroniciforme</i> Turcz.	Herb	Th	-	BR	X	X			EBS 3441, 5756
Poaceae	<i>Andropogon angustatus</i> (J. Presl). Steud	Herb	He	-	-		X			EBS 4122
	<i>Aristida longifolia</i> Trin.	Herb	He	-	-	X				EBS 5320
	<i>Axonopus marginatus</i> (Trin.) Chase	Herb	He	capim-mimoso	-				X	EBS 5157
	<i>Isachne</i> sp.	Herb	Th	-			X			EBS 4152

Family	Species	Habit	Life-forms	PN	End	Occurrence				Voucher
						S1	S2	S3	S4	
	<i>Mesosetum annuum</i> Swallen	Herb	Th	-	-	X			X	EBS 5038, 5152
	<i>Paspalum maculosum</i> Trin.	Herb	He	canafístula	-	X				EBS 5037
	<i>Paspalum</i> sp.1	Herb	Th	-					X	EBS 5135
	<i>Paspalum</i> sp.2	Herb	Th	-					X	EBS 5147
	<i>Paspalum</i> sp.3	Herb	Th	-					X	EBS 5150
	<i>Streptostachys asperifolia</i> Desv.	Herb	Th	-	-			X	X	EBS 5055, 5159
	<i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze	Herb	He	-	-	X				EBS 5050
Polygalaceae	<i>Asemeia</i> cf. <i>monticola</i> (Kunth.) J.F.B. Pastore & J.R. Abbott.	Herb	Th	-	-			X		EBS 5060
	<i>Bredemeyera floribunda</i> Willd.	Tree	Th	botica-inteira	-				X	EBS 4723
	<i>Polygala boliviensis</i> A.W.Benn.	Herb	Th	-	-	X	X			EBS 3488, 3363
	<i>Polygala glochidata</i> Kunth	Herb	Th	-	BR	X				EBS 3407
	<i>Polygala longicaulis</i> Kunth	Herb	Th	-	BR	X				EBS 5049
	<i>Polygala trichosperma</i> Jacq.	Herb	Th	-	-		X		X	EBS 4115, 5167
Rhamnaceae	<i>Gouania colurnifolia</i> Reissek	Climber	Ph	-	-		X			EBS 5350
Rubiaceae	<i>Borreria latifolia</i> (Aubl.) K.Schum.	Herb	Th	-	-		X			EBS 4153
	<i>Borreria scabiosoides</i> Cham. & Schltldl.	Herb	He	-	-	X				EBS 5343
	<i>Borreria spinosa</i> Cham. et Schltldl.	Herb	He	vassourinha-de-botão	-	X		X		EBS -, 3503
	<i>Borreria verticillata</i> (L.) G. Mey.	Subshrub	He	falsa-poaia	-	X			X	EBS 4479, 4724
	<i>Borreria tenella</i> (Kunth) Cham. & Schltldl.	Herb	Th	-	-		X	X		EBS 4150, 3612
	<i>Borreria</i> sp.nov.	Subshrub	He	-	-	X				EBS 5341
	<i>Cordia myrciifolia</i> (K. Schum.) C. Press. & Deplrete	Shrub	Ph	-	-				X	EBS 3737
	<i>Cordia rigida</i> (K. Schum.) Kuntze	Shrub	Ph	-	BR				X	EBS 3733
	<i>Guettarda viburnoides</i> Cham. & Schltldl.	Shrub	Ph	angislica	-			X	X	EBS 5783, 5161
	<i>Hexasepalum apiculatum</i> (Willd.) Delprete & J.H. Kirkbr.	Herb	Th	-	-	X		X		EBS 3478, 3614
	<i>Hexasepalum gardneri</i> (K. Schum.) J.H. Kirkbr.	Subshrub	Th	-	NE		X	X	X	EBS 4119, 3619, 4720
	<i>Hexasepalum teres</i> (Walter) J.H. Kikbr.	Herb	Th	-	-		X			EBS 4143
	<i>Mitracarpus fernandesii</i> E.L. Cabral, Sobrado & E.B. Souza	Herb	Th	-	NE	X	X	X		EBS 5323, 5356, 3646
	<i>Oldenlandia filicaulis</i> K.Schum.	Herb	Th	-	-		X			EBS 5351
	<i>Richardia grandiflora</i> (Cham & Schltldl.) Steud	Herb	Th	-	-		X			MCPT 14
	<i>Richardia scabra</i> L.	Herb	Th	-	-			X		EBS 3630
	<i>Rosenbergiodendron longiflorum</i> (Ruiz & Pav.) Fagerl.	Shrub	Ch	estrela-do-norte	-	X				EBS 5332

Family	Species	Habit	Life-forms	PN	End	Occurrence				Voucher
						S1	S2	S3	S4	
	<i>Staelia virgata</i> (Link ex. Roem. & Schult.) K.Schum.	Herb	Th	-	-	X	X	X		EBS 3598, 4116, 3623
	<i>Tocoyena sellowiana</i> (Cham. & Schltld.) K.Schum.	Shrub	Th	jeniparana	BR		X		X	EBS 4468. 4719
Santalaceae	<i>Phoradendron</i> sp.	Herb	Th	erva-de-passarinho				X		EBS 3752
Simaroubaceae	<i>Homalolepis cedron</i> (Planch.) Devecchi & Pirani	Shrub	Ph	-	-			X		EBS 5789
	<i>Simarouba versicolor</i> A. St.-Hil.	Tree	Ph	mata-cachorro	-				X	EBS 5816
Solanaceae	<i>Brunfelsia uniflora</i> (Pohl.) D.Don.	Shrub	Ch	manacá-de-jardim	-			X		EBS 5056
	<i>Schwenckia americana</i> Rooyen ex L.	Herb	Th	-	-		X			EBS 5731
	<i>Solanum crinitum</i> L.	Shrub	Ph	-	-		X			EBS 5740
	<i>Solanum paniculatum</i> L.	Shrub	Ph	jurubeba	-		X			EBS 5734
Turneraceae	<i>Turnera coerulea</i> DC.	Herb	Th	-	-	X	X			EBS 5231, 4455
	<i>Piriqueta</i> sp.	Herb	Th	-		X				EBS 5235
Urticaceae	<i>Cecropia concolor</i> Willd.	Tree	Ph	embaúba	BR		X			EBS 5738
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> L.	Shrub	Ph	camará-chumbinho	-	X				EBS 4925
	<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Riech.) Vahl.	Herb	He	gervão-azul	-	X				EBS 3456
	<i>Stachytarpheta coccinea</i> Schauer	Herb	He	-	BR	X				EBS 3482
Violaceae	<i>Hybanthus albus</i> (A. St.-Hill) Baill	Herb	Th	-	BR	X				EBS 3410
	<i>Pombalia calceolaria</i> (L.) Paula-Souza	Herb	Th	ipeca-da-praia	-				X	EBS 5161
Vochysiaceae	<i>Callisthene minor</i> Mart.	Tree	Ph	pau-de-pilão	BR		X		X	EBS 5738, 5822
	<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Tree	Ph	pau-terra-de-folha-larga			X	X		EBS 5723, 5778
	<i>Qualea parviflora</i> Mart.	Tree	Ph	pau-terra	-	X	X	X	X	EBS 5417, 5438, 3751, 3738
	<i>Salvertia convallariodora</i> A.St.-Hill.	Tree	Ph	pau-de-colher	-	X			X	EBS 5415, 3746
Xyridaceae	<i>Xyris cf. paradisiaca</i> Wand	Herb	Cr	-	BR		X			EBS 5353



1

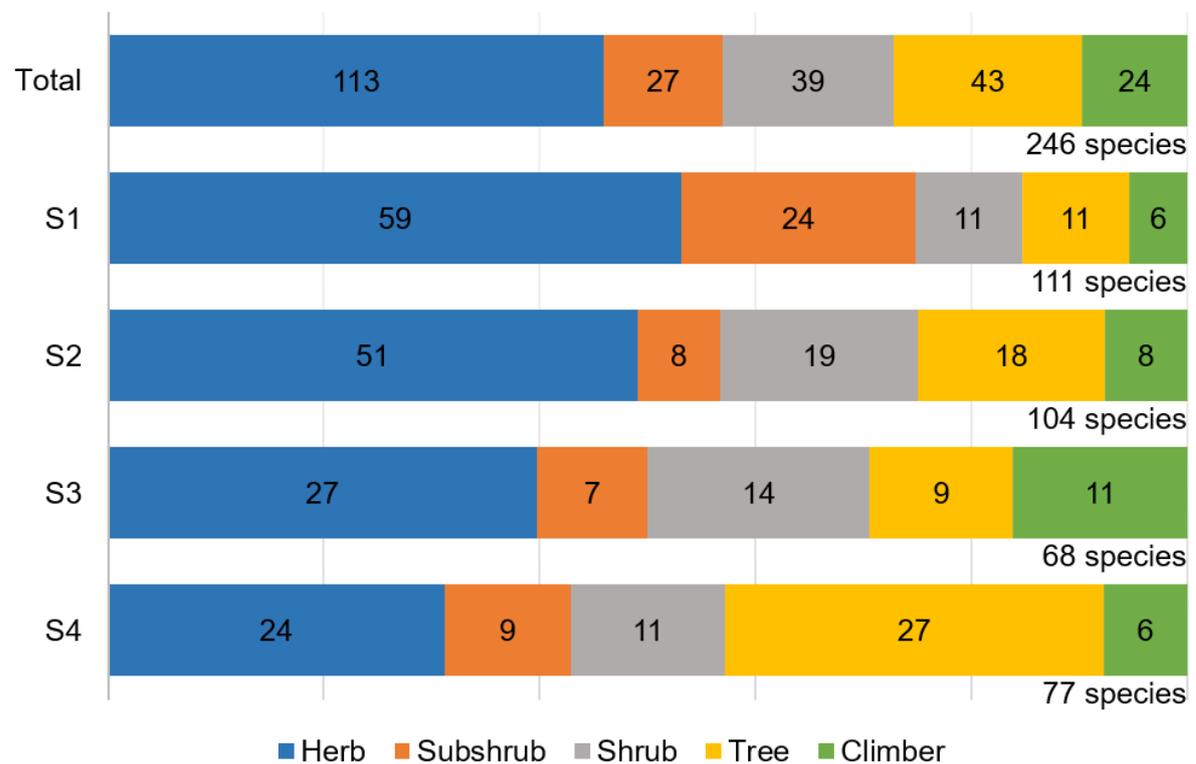
2 **Figura 3.** Some species collected in the caatinga savanna studied. A-D) Species in common  
 3 with the Cerrado, E-H) Species in common with the Caatinga. A) *Bowdichia virgilioides*  
 4 Kunth., B) *Byrsonima coccolobifolia* Kunth., C) *Curatella americana* L., D) *Hirtella ciliata*  
 5 Mart. & Zucc, E) *Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore, F) *Combretum leprosum* Mart.,

1 G) *Encholirium spectabile* Mart. ex Schult. & Schult.f., H) *Pilosocereus gounellei* (F.A.C.  
 2 Weber) Byles & Rowley. *Photographs: A) E.B. Souza, B-H) I.V. Nepomuceno*  
 3 species each. Within the general flora, we found *Borreria* sp.nov., a new species yet to be  
 4 described and 76 species endemic to Brazil, of which six are recorded only for Northeastern  
 5 Brazil: *Stilpnopappus cearensis* Huber, *Croton anisodontus* Müll. Arg., *Mimosa ulbrichiana*  
 6 Harms, *Schultesia angustifolia* Griseb, *Hexasepalum gardneri* (K. Schum.) J.H. Kirkbr. and  
 7 *Mitracarpus fernandesii* E.L. Cabral, Sobrado & E.B. Souza (BFG 2018).

8 Only six species were recorded in all four study areas: *Combretum laxum* Jacq,  
 9 *Ipomoea eriocalyx* (Mart. ex. Choisy) Meisn., *Cyperus schomburgkianus* Ness., *Curatella*  
 10 *americana* L., *Bauhinia unguolata* L. and *Qualea parviflora* Mart. In contrast with the small  
 11 number of species occurring in the four areas, 158 species were collected only in one  
 12 individual locality, 53 exclusive to S1, 52 of S2, 20 of S3 and 33 of S4.

13 The non-woody component represented 56.9% of the total flora, with 113 herbaceous  
 14 species and 27 sub-shrubby species (Fig. 4). The woody component, with trees and shrubs, is  
 15 constituted by 82 species. The shrubs vary between 1-6 m in height and mostly belong to the  
 16 Fabaceae (6 spp.), Combretaceae (5 spp.) and Rubiaceae (5 spp.), while the trees, ranging in  
 17 size from 2-12 m height, belonged to the Fabaceae (15 spp.), Ochnaceae (4 spp.) and  
 18 Vochysiaceae (4 spp.). Significant numbers of vines were recorded in our sites, 24 species in  
 19 total, mainly Bignoniaceae (9 spp.) and Convolvulaceae (7 spp.).

20 Analysing the composition of the vegetation of each area separately, we observed the  
 21 high richness of herbaceous species in the open habitats S1, S2, and S3, where herbs and  
 22 subshrubs represent the majority of the flora (Fig. 4). Only in S4 it is possible to observe a  
 23 similar number of herbaceous and tree species, 33 and 38 species, respectively, because this  
 24 site has more closed vegetation. The climbers are divided between woody (9 spp.) and  
 25 herbaceous climbers (15 spp.) and were recorded in higher numbers in S3.



1

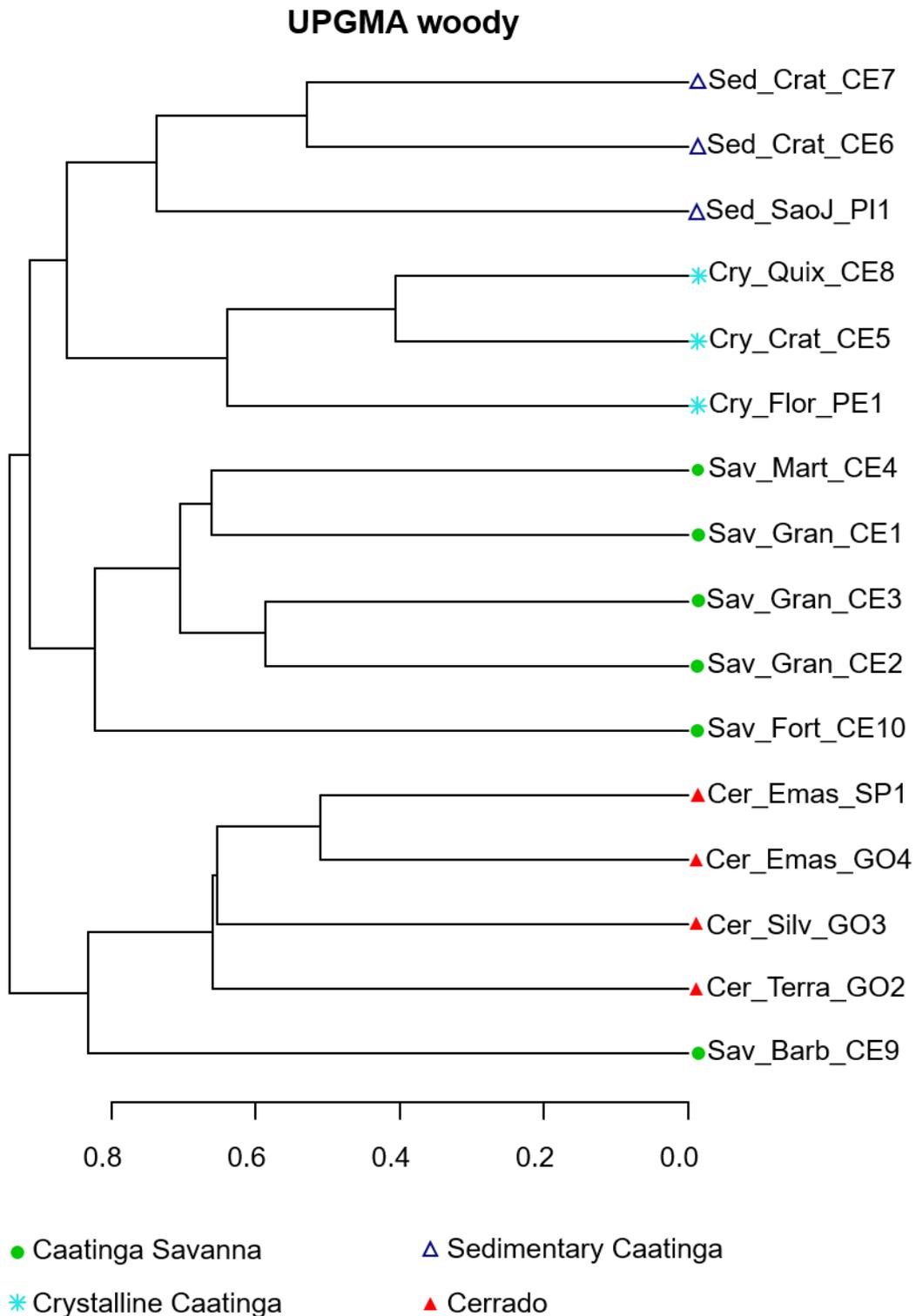
2 **Figure 4.** Spectrum of habit of the species recorded in each study area in Northern Ceará

3

4 The UPGMA analyses of separate life-forms has demonstrated that the flora of the  
 5 savannas in the Caatinga are more closely related to the Caatinga biome than to the Cerrado  
 6 biome. The grouping analysis of the woody component showed that all these caatinga  
 7 savannas formed a group, and that this group was closer to the caatinga vegetation than to the  
 8 cerrado vegetation. An exception was the caatinga savanna of the Chapada do Araripe, where  
 9 the woody flora shares more species with the Cerrado (Fig. 5). The non-woody species  
 10 displayed a similar pattern, with the caatinga savannas being closer to the caatinga vegetation  
 11 than to the cerrado vegetation, despite sharing some species with the cerrado (Fig. 6).

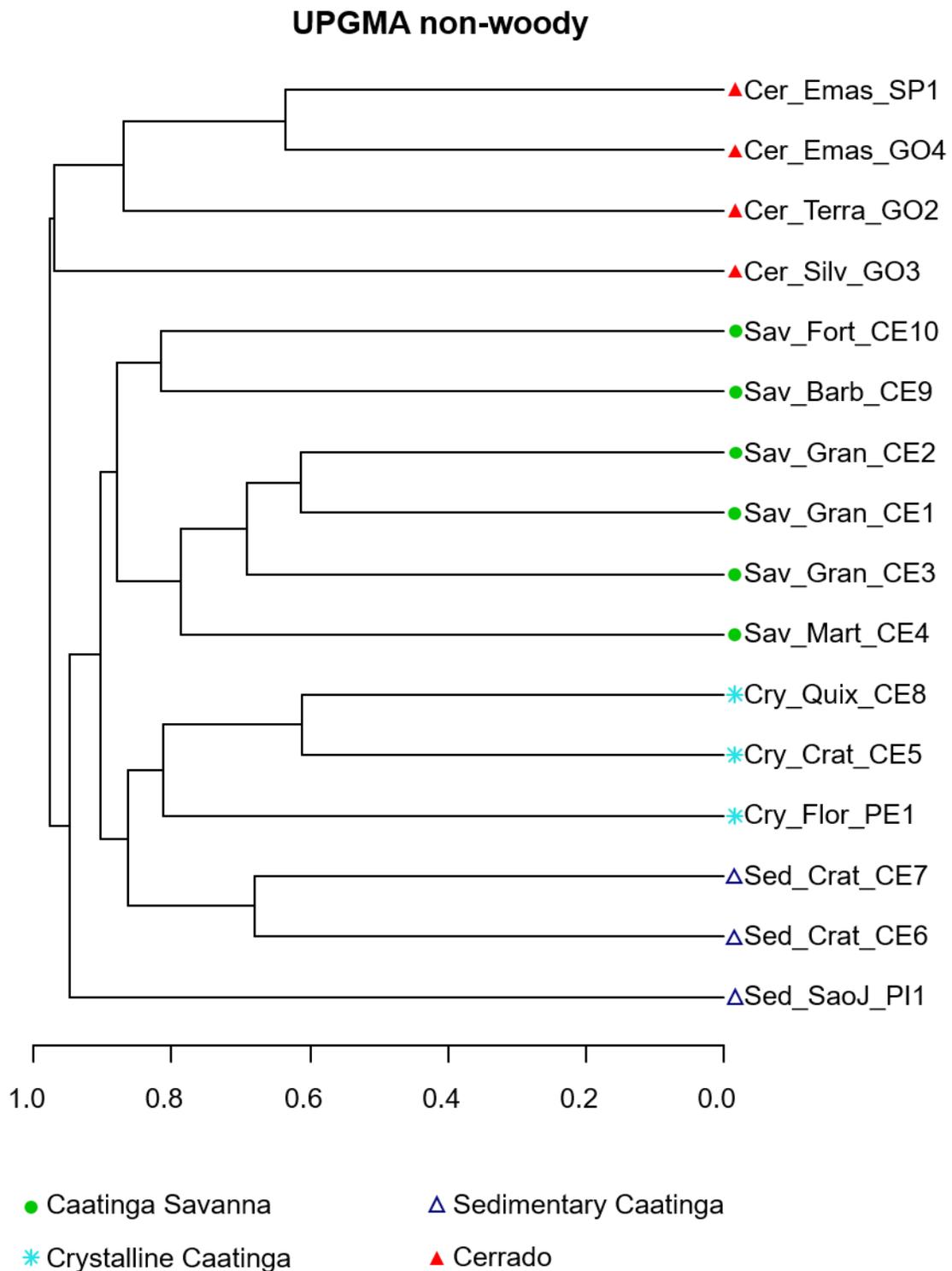
11

12 The Venn diagram shows that the savannas in the Caatinga have more species in  
 13 common with the caatinga vegetation than with the cerrado (Fig. 7). In the database used here  
 14 the caatinga savannas shared 39 woody species with the cerrado vegetation, while 60 species  
 are exclusive of these areas and 38 are shared with the caatinga vegetation (either on



1

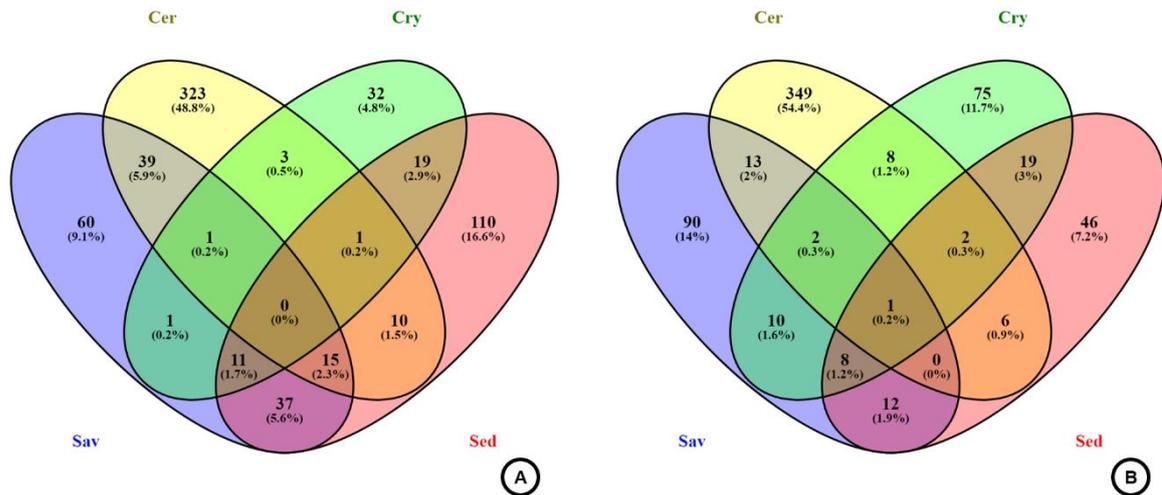
2 **Figure 5.** Dendrogram obtained in grouping analysis UPGMA with Bray-Curtis distance for  
 3 woody component (cofenetic correlation coefficient = 0.910).



1

2 **Figure 6.** Dendrogram obtained in grouping analysis UPGMA with Bray-Curtis distance for  
 3 non-woody component (cofenetic correlation coefficient = 0.920).

1 crystalline or sedimentary substrate) (Fig. 7A). In the Venn diagram for non-woody species,  
 2 only 13 species from the caatinga savannas are shared with the cerrado, while 22 species were  
 3 shared with the caatinga and 90 were exclusive (Fig. 7B).

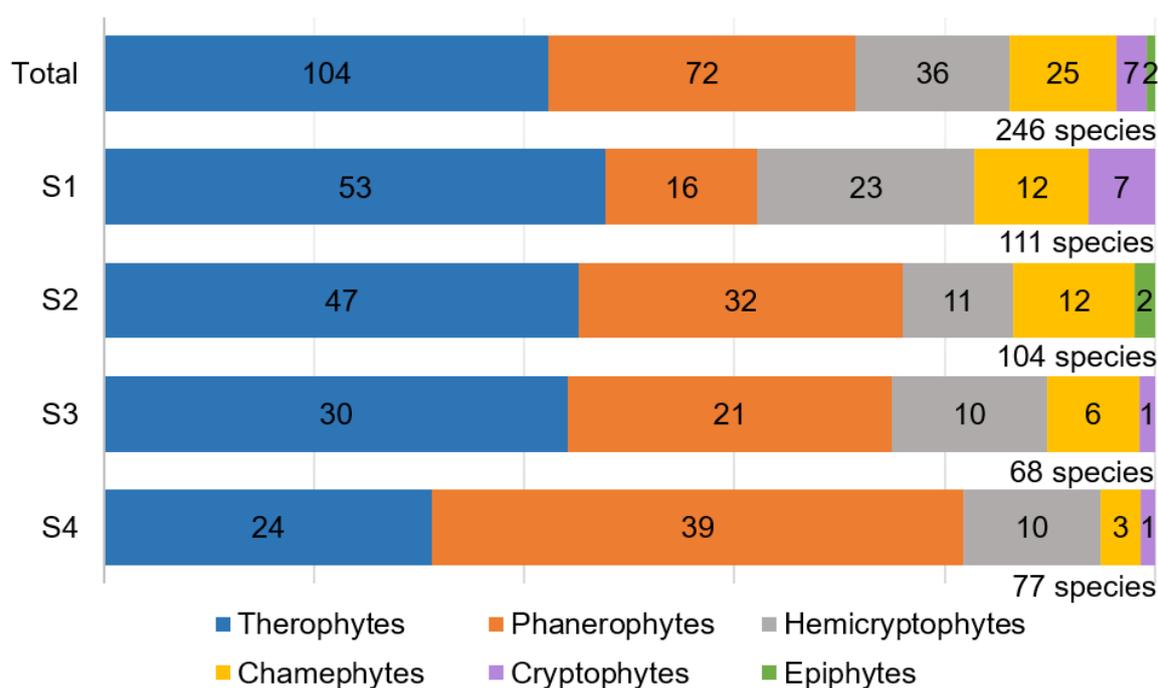


4

5 **Figure 7.** Venn diagram showed the number of species per area. **A)** Venn diagram for the  
 6 woody component. **B)** Venn diagram for the non-woody component. Cer – Cerrado, Cry –  
 7 Caatinga do Cristalino, Sav – Savana da Caatinga, Sed – Caatinga do Sedimentar.

8 In order to document the structure of these sites, we recorded the Raunkier life-forms  
 9 and observed that the therophytes, plants that protect their buds in the form of a seed during  
 10 the dry period (Martins & Batalha 2011), represent the majority of the local flora (42.2%),  
 11 with 104 species (Fig. 8). The phanerophytes, species with buds exposed over 50 cm above  
 12 the ground (Martins & Batalha 2011) represented the second largest group of species: 72 in  
 13 total (29.3%). Hemicryptophytes, plants that protect their buds at ground level had 36 records  
 14 totalling 14.6%. A total of 25 species were classified as camephytes, individuals with buds  
 15 that are protected between 50 cm and just above ground level (Martins & Batalha 2011),  
 16 representing 10.2% of the total.

1           When we compared the Raunkiaerian life-form spectra of our four sites with the  
 2 spectra of other Brazilian biomes (Costa et al. 2016), we noted that these caatinga savannas  
 3 had spectra similar to the crystalline caatinga (Fig. 9), with a predominance of therophytes  
 4 over other life-forms for most areas (Fig. 8). Therophytic species dominate in all areas, with  
 5 the exception of S4, where we found predominance of phanerophytes (39 spp.). Therophytes,  
 6 phanerophytes, hemicryptophytes and camephytes are present in all the areas as the main life-  
 7 forms, however other types are also found in smaller numbers. Cryptophytes, species that  
 8 possess underground storage structures (Martins & Batalha 2011) were recorded in S1, S3 and  
 9 S4. Only in S2 we found the presence of epiphytic species, *Philodendron acutatum* and  
 10 *Trichocentrum cepula* (Table 2).

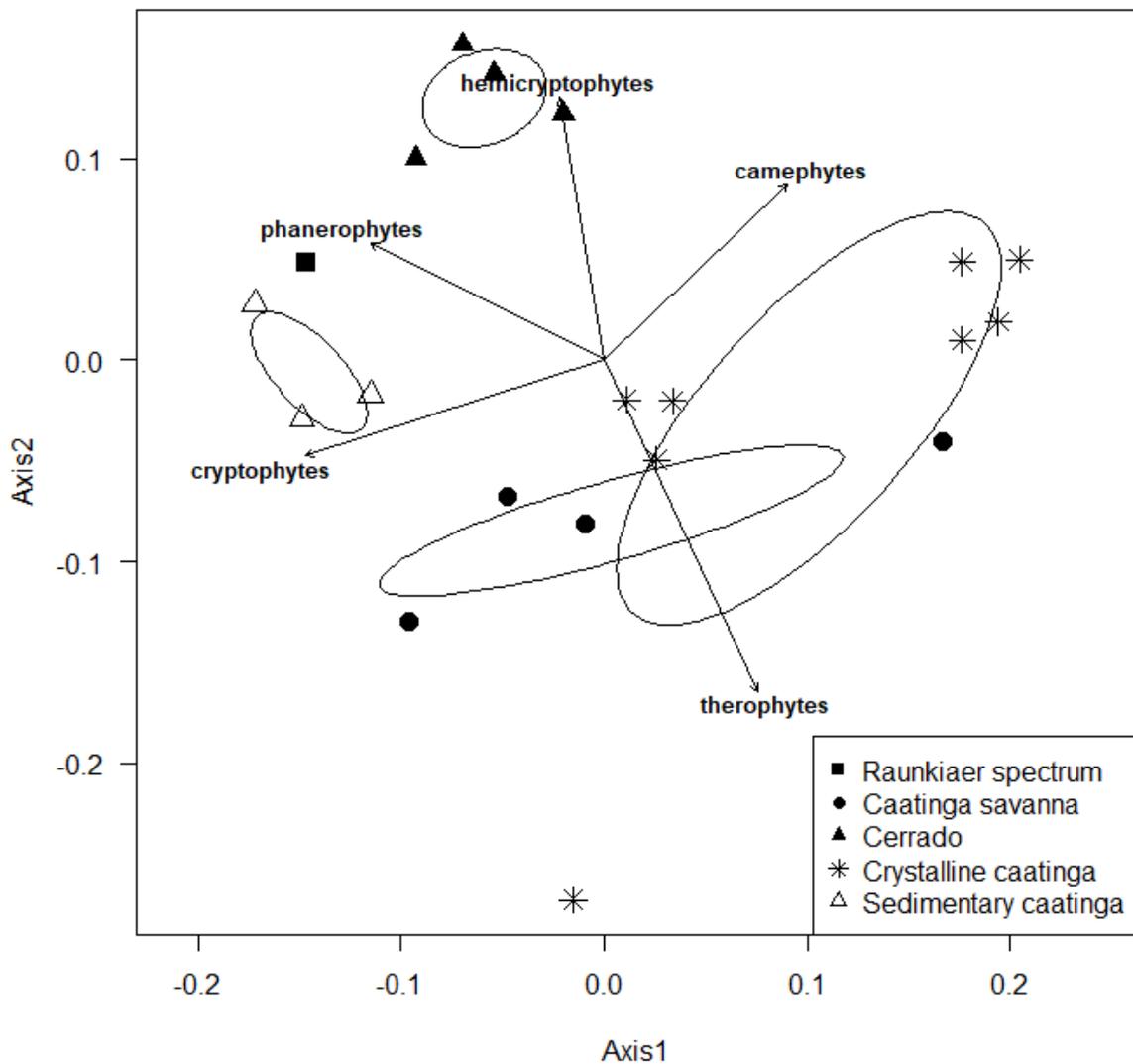


11

12 **Figure 8.** Spectrum of life-forms of the 246 species from our study area in four caatinga  
 13 savannas in Northern Ceará.

14           For the NMS analyses performed with the Raunkiaer life-form spectra (Fig. 9) we  
 15 observed that, while the standard biological spectrum of Raunkiaer is dominated by the

1 phanerophytes, the caatinga savanna and the caatinga in crystalline terrains are both  
 2 composed by a majority of therophytes. The cerrado areas had a predominance of  
 3 hemicryptophytes, as previously reported by other studies (Batalha & Martins 2002; Martins  
 4 & Batalha 2011).



5

6 **Figure 9.** Non-metric multidimensional scaling (NMS) of caatinga savanas, Caatinga and  
 7 Cerrado (stress = 0.128).

8

### 1 3.4 Discussion

2 The woody species richness in typical cerrado areas is variable, with a relatively low  
3 alpha diversity (number of species) while, in few cases, is possible to encounter more than  
4 100 woody species occurring in a determined area (Felfili et al. 1992; Ratter & Dargie 1992;  
5 Ratter et al. 2003). When considering the four study areas we found an expressive number of  
6 82 species in the woody component, even though with low alpha diversity per area, with 22  
7 species in S1, 35 in S2, 23 in S3 and 38 in S4. These numbers are in accordance with the  
8 average species per area that Ratter et al. (2003) obtained on the compilation of data from 376  
9 localities with Cerrado vegetation in Brazil.

10 The Vochysiaceae family is probably one of the more characteristic families of  
11 cerrado vegetation (Goodland & Ferri 1979). Six genera of this family occur in Brazil, with  
12 *Callisthene* Mart., *Qualea* Aubl. and *Vochysia* Aubl. being strongly associated with the  
13 cerrado and occurring in the surrounding biomes, whilst *Salvertia* A.St.-Hil. is typical of  
14 cerrado vegetation (Goodland & Ferri 1979; BFG 2018), but although our sites are many  
15 kilometres distant from the core Cerrado domain, we recorded *Callisthene minor*, *Qualea*  
16 *grandiflora* and *Salvertia convallariodora* in our caatinga savannas. *Qualea grandiflora*,  
17 *Qualea parviflora* and *Salvertia convallariodora* are commonly cited as a widely distributed  
18 species in the Cerrado domain (Goodland & Ferri 1979; Felfili et al. 1992; Ratter & Dargie  
19 1992; Ratter et al. 2003; Castro et al. 2007). These same species are also recorded in the  
20 Amazonian savannas (Miranda et al. 2006; Magnusson et al. 2008). Other examples of very  
21 common species in typical cerrado sites that were recorded in the studied caatinga savannas  
22 were *Bouwdichia virgilioides*, *Byrsononima coccolobifolia*, *Curatella americana* and *Hirtella*  
23 *ciliata* (Table 2, Fig. 3), but typical caatinga species like *Cereus jamacaru*, *Encholirium*  
24 *spectabile*, *Copernicia prunifera* and *Combretum leprosum* were also found in our sites,

1 making them a mixture of floristic elements from both the Cerrado and Caatinga biomes  
2 (Moro et al. 2011).

3 The woody (shrubs + trees) component of our study sites is composed by many  
4 species common in cerrado vegetation of the core Cerrado biome. We recorded in our study  
5 sites *Astronium fraxinifolium*, *Bowdichia virgilioides*, *Byrsonima coccolobifolia*, *Byrsonima*  
6 *crassifolia*, *Curatella americana*, *Dimorphandra mollis*, *Hymenaea stigonocarpa*,  
7 *Machaerium acutifolium*, *Plathymenia reticulata*, *Qualea grandiflora*, *Q. parviflora* and  
8 *Salvertia convallariodora*, that are widely distributed in the core Cerrado areas, as compiled  
9 as common species by Ratter & Dargie (1992) and Ratter et al. (2003) and recorded in Souza  
10 et al. (2018) species list. Other species also common in the cerrado, such as *Anacardium*  
11 *occidentale*, *Copaifera martii*, *Hirtella ciliata* and *Ouratea castaneifolia*, were also recorded.

12 In the herbaceous layer we found recurrent occurrence of species that are commonly  
13 listed in Cerrado floras, such the Asteraceae *Elephantopus hirtiflorus*, the Cyperaceae  
14 *Bulbostylis junciforme*, *Rynchospora nervosa*, *Scleria hirtella*, the Fabaceae *Chamaecrista*  
15 *diphylla*, *C. flexuosa*, *Zornia reticulata* and the Poaceae *Aristida longifolia*, *Axonopus*  
16 *marginatus* and *Trachypogon spicatus* (Batalha et al. 1997; Mantovani & Martins 1993; Costa  
17 et al. 2004; Tannus & Assis 2004; Magnusson et al. 2008; Moro et al. 2011; Oliveira et al.  
18 2012; Ribeiro-Silva et al. 2012; Souza et al. 2018). We also flag here the occurrence of  
19 species typical of the Cerrado as abundant in the areas studied, with *Trachypogon spicatus*  
20 being widely recorded in the floristic lists of Brazilian Cerrado (Mantovani & Martins 1993;  
21 Oliveira et al. 2012; Souza et al. 2018) and in Ceará (Costa et al. 2004; Moro et al. 2011;  
22 Ribeiro-Silva et al. 2012).

23 In S1, the area with the highest richness of herbaceous plants, we observed trees and  
24 shrubs distributed sparsely in the environment with an herbaceous layer dominating the  
25 landscape (Fig. 2A). This configuration resembles the cerrado *s.s.* of central Brazil (Walter et

1 al. 2015). In S2, we note a transition area between Caatinga and Cerrado, with shared species  
2 typical of both biomes, such as *Amburana cearensis*, *Combretum leprosum*, *Encholirium*  
3 *spectabile*, *Pilosocereus gounellei* and *Ruellia paniculata*, common in the Caatinga (Araújo et  
4 al. 2011; Moro et al. 2014), and *Anacardium occidentale*, *Curatella americana*, *Byrsonima*  
5 *coccolobifolia*, *Qualea grandiflora* and *Q. parviflora* (Ratter & Dargie 1992; Ratter et al.  
6 2003; Moro et al. 2011) common in the Cerrado (Fig. 2B). S3 presents a woody vegetation  
7 with trees reaching approximately 10 m in height, such as *Campomanesia aromatica*,  
8 *Curatella americana*, *Dimorphandra mollis*, *Qualea grandiflora* and *Q. parviflora*. In this  
9 sense it is similar to the *cerradão*, the forest facies of the Cerrado (Walter et al. 2015).  
10 However, in other stretches of the same study area, we found an open area, with dispersed  
11 trees and shrubs, such as *Anacardium occidentale*, *Byrsonima coccolobifolia* and *Myrcia*  
12 *splendens*, and a more continuous herbaceous layer, composed principally by the species  
13 *Elephantopus hirtiflorus*, *Cyperus schomburgkianus*, *Galactia jussiaeana* and *Streptostachys*  
14 *asperifolia*, a physiognomy which resembles that of cerrado s.s. (Fig. 2C) (Walter et al. 2015).  
15 S4 also presents a physiognomy similar to that of the *cerradão* at some sites and dense  
16 cerrado s.s. in others, (Fig. 2D), with many trees, namely *Andira cordata*, *Astronium*  
17 *fraxinifolium*, *Curatella americana*, *Himatanthus drasticus*, *Hirtella ciliata*, *Hymenaea*  
18 *stigonocarpa*, *Salvertia convallariodora* and *Stryphnodendron coriaceum* composing the  
19 landscape. Herbaceous species like the Poaceae *Axonopus marginatus*, *Mesosetum annum* e  
20 *Streptostachys asperifolia* and the Cyperaceae *Bulbostylis capilaris*, *Cyperus*  
21 *schomburgkianus* and *Fimbristylis dichotoma* are common in the herbaceous component of  
22 S4.

23         Despite sharing woody and non-woody species with the core Cerrado biome the total  
24 flora of caatinga savanas is more similar to the surrounding caatinga *sensu stricto* vegetation.  
25 The typical savanna physiognomy that can be observed in these caatinga savannas did not

1 mean that typical caatinga species were excluded from these areas. We found here that most  
2 caatinga savanna sites were floristically closer to the caatinga than to the cerrado. A  
3 remarkable exception was the woody community in the Chapada do Araripe savanna enclave,  
4 that presented a woody flora that is more similar to geographically distant cerrado areas of  
5 Goiás and São Paulo than to the surrounding Caatinga. It is possible that the deep, acidic soils  
6 from this region, together with higher rainfall and altitude may be the cause for this similarity  
7 (Costa et al. 2004; Ribeiro-Silva et al. 2012; Santos et al. 2018).

8         Batalha & Martins (2002) e Batalha & Martins (2004) compiled data from Raunkiaer  
9 life-forms in seven areas of Cerrado in Brazil and observed the predominance of  
10 hemicryptophytes, followed by phanerophytes and camephytes (Costa et al. 2004; Martins &  
11 Batalha (2011), recording the largest occurrence of phanerophytes and hemicryptophytes in the  
12 Chapada do Araripe (CE) and in Itirapina (SP), respectively, and Tannus & Assis (2004) who  
13 established that hemicryptophytes were dominant in an area with open grassland. In our study  
14 areas, phanerophytes (29.3%) and hemicryptophytes (15%) have significant  
15 representativeness, although they are less rich than the therophytic life-form, which  
16 represented 42.3% of the plant species. Therophytes are predominant in desertic areas  
17 according to the Raunkiaer spectrum (Martins & Batalha 2011), whilst in Brazilian biomes  
18 they are more representative of the caatinga vegetation (Pennington et al. 2000; Costa et al.  
19 2016), as seen in studies by Araújo et al. (2011) and Queiroz et al. (2015).

20         Despite being classified as physiologically similar to the cerrado vegetation, our  
21 study areas had biological spectra different from other cerrado areas in Brazil and closer to the  
22 caatinga, with a high number of therophytic species. This fact could be related to the  
23 environmental conditions of the Caatinga biome, where these sites are located, with high  
24 temperatures and erratic rain regime and distribution, what favour therophytes, which have  
25 short life-cycles that are adapted to water restriction and short or unpredictable growing

1 season (Martins & Batalha 2011). Thus, the flora of the four studied caatinga savannas is  
2 more similar to the caatinga vegetation than to the cerrado. Of the 246 species recorded in our  
3 areas, 150 are listed as occurring in the Caatinga biome as compiled by Moro et al. (2014).  
4 Also, we found that therophytic life-form predominate, a similar situation with what is  
5 recorded to the caatinga vegetation (Araújo et al. 2011; Costa et al. 2016; Queiroz et al.  
6 2015).

7         The fact that caatinga savannas have such a large number of therophytes is very likely  
8 connected to the semiarid climate of the region with lower, less predictable precipitation in  
9 these savannas than in cerrados of central Brazil. Nevertheless, these caatinga savannas share  
10 a relevant number of typical cerrado species not present in typical caatinga sites.

### 11 **3.5 Conclusion**

12         The caatinga savanna enclaves studied here are not fragments of typical cerrado  
13 vegetation, although possessing savanna physiognomy. The proximity with caatinga  
14 vegetation, which surrounds the patches, and the influence of the semiarid climate explains  
15 the larger number of therophytic species in relation to the phanerophytes and  
16 hemicryptophytes, since therophytes is the dominant life-form in the caatinga. Many species  
17 typical of the cerrado vegetation were found in our study areas. Apart from presenting a  
18 physiognomy similar to the cerrado *s.s.* and the taller and more closed *cerradão*, these areas  
19 have various typical species that occur in the ‘core’ Cerrado domain. Nevertheless, the local  
20 flora as a whole is closer to the caatinga vegetation than to the cerrado, with the exception of  
21 the Araripe savanna enclave. The flora of these enclaves is therefore characterised by a  
22 mixture of species typical of the Brazilian cerrado, widespread species and species typical  
23 from the caatinga vegetation.

### 24 **3.6 Supplementary data**

1           The supplementary data is available in <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.12755876>  
2 (available for review at: <https://figshare.com/s/5fc51cb61569e635125b>).

### 3 **3.7 Acknowledgements**

4           We would like to thank the specialists Nádia Roque, Regina Célia, Daniela Carneiro-  
5 Torres, Cassio van den Berg and Rubens Queiroz for their identification of the species of  
6 Asteraceae, Poaceae and Cyperaceae, Euphorbiaceae, Orchidaceae and Fabaceae. E.B. Souza  
7 and I.V. Nepomuceno thank the Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico  
8 e Tecnológico for financing the Projeto Inventário Florístico do Noroeste do Estado do Ceará:  
9 Diversidade e Potencialidades do Bioma Caatinga (processo: BP2-0107-00081.01.02/16.) and  
10 the MSC grant for IVN. DCZ is a holder of a CNPq productivity grant.

### 11 **References**

- 12 Arai M. 2006. A grande elevação eustática do Mioceno e sua influência na origem do Grupo  
13 Barreiras. Geol. USP. Série Científica 6: 01–06.
- 14 Araújo FS, Costa RC, Lima JR, *et al.* 2011. Floristics and life-forms along a topographic  
15 gradient, central-western Ceará, Brazil. Rodriguissia 62: 341–366.
- 16 Balsamo F, Storti F, Salvini F, Silva AT, Lima CC. 2010. Structural and petrophysical  
17 evolution of extensional fault zones in low-porosity, poorly lithified sandstones of the  
18 Barreiras Formation, NE Brazil. J. Struct. Geol. 32: 1806–1826.
- 19 Batalha MA, Aragaki S, Mantovani W. 1997. Florística do Cerrado em Emas (Pirassununga,  
20 SP). Bol. Botânica da Univ. São Paulo 16: 49–64.
- 21 Batalha MA, Martins FR. 2002. Life-form spectra of Brazilian cerrado sites. Flora 197: 452–  
22 460.
- 23 Batalha MA, Martins FR. 2004. Floristic, frequency and vegetation life-form of a Cerrado  
24 site. Brazilian J. Biol. 64: 203–209.

- 1 BFG [The Brazil Flora Group]. 2015. Growing knowledge: An overview of Seed Plant  
2 diversity in Brazil. *Rodriguissia* 66: 1085–1113.
- 3 BFG [The Brazil Flora Group]. 2018. Brazilian flora 2020: Innovation and collaboration to  
4 meet target 1 of the global strategy for plant conservation (GSPC). *Rodriguissia* 69: 1513–  
5 1527.
- 6 Buril MT, Alves M. 2011. Flora da Usina São José, Igarassu, Pernambuco: Convolvulaceae.  
7 *Rodriguissia* 62: 93–105.
- 8 Castro AAJF. 1994. Comparação florística-geográfica (Brasil) e Fitossociológica (Piauí-São  
9 Paulo) de amostras de cerrado. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas,  
10 Campinas.
- 11 Castro AAJF, Castro NMCF, Costa JM, *et al.* 2007. Cerrados Marginais do Nordeste e  
12 Ecótonos Associados. *Rev. Bras. Biociências* 5: 273–275. Castro AAJF, Martins FR 1999.  
13 Cerrados do Brasil e do Nordeste: caracterização, área de ocupação e considerações sobre a  
14 sua fitodiversidade. *Pesquisa em Foco* 7: 147–178.
- 15 Costa ACM, Moro MF, Martins FR 2016. Raunkiaerian life-forms in the Atlantic forest and  
16 comparisons of life-form spectra among Brazilian main biomes. *Brazilian Journal of*  
17 *Botany* 39: 833–844.
- 18 Costa IR, Araújo FS, Lima-Verde LW. 2004. Flora e aspectos auto-ecológicos de um enclave  
19 de cerrado na chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 18: 759–770.
- 20 Costa ML. 1991. Aspectos geológicos dos lateritos da Amazônia. *Rev. Bras. Geociências* 21:  
21 146–160.
- 22 Coutinho LM. 2016. *Biomias brasileiros*. São Paulo, Oficina de Textos.
- 23 CRIA. Centro de Referência e Informação Ambiental. 2019. SpeciesLink.  
24 <http://www.splink.org.br>.

- 1 Delgado-Júnior GC, Buril MT, Alves M. 2014. Convolvulaceae do Parque Nacional do  
2 Catimbau, Pernambuco, Brasil. *Rodriguissia* 65: 425–442.
- 3 Devecchi M, Lovo J, Moro M, *et al.*. 2020. Beyond forests in the Amazon: biogeography and  
4 floristic relationships of the Amazonian savannas. *Bot. J. Linn. Soc.* 20: 1–26.
- 5 Eiten G. 1972. The Cerrado Vegetation of Brazil. *Bot. Review* 38: 201–241.
- 6 Eiten, G. 1982. Brazilian “Savannas”. In: Huntley HJ *et al.* (eds.) *Ecology of Tropical*  
7 *Savannas*. Heidelberg, Springer-Verlag Berlin. p. 25-47.
- 8 Ferri MG. 1983. Os cerrados, um grupo de formas de vegetação semelhantes às savannas.  
9 *Rev. do Serviço Público* 40: 57–62.
- 10 Felfili JM, Silva-Júnior MC, Rezende AV, *et al.* 1992. Análise comparativa da florística e  
11 fitossociologia da vegetação arbórea do Cerrado sensu stricto na Chapada Pratinha, DF-  
12 Brasil. *Acta Botânica Bras.* 6: 27–46.
- 13 Figueiredo MA. 1989. Nordeste do Brasil: relíquias vegetacionais no semi-árido cearense  
14 (cerrado). *Coleção Mossoroense. Série B.* 646:3-13.
- 15 Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2019.  
16 <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>.
- 17 FUNCEME. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos. 2019. Dados  
18 Históricos.  
19 [http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Download\\_de\\_series\\_historicas/Download](http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Download_de_series_historicas/Download)  
20 [ChuvasPublico.php](http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Download_de_series_historicas/Download).
- 21 Gibbs PE, Leitão-Filho HF, Sheperd G. 1983. Floristic Composition and Community  
22 Structure in an Area of Cerra do in SE Brazil. *Flora* 173: 433–449.
- 23 Goodland RJA, Ferri MG. 1979. *Ecologia do Cerrado*. São Paulo, Editora Itatiaia.
- 24 Gotelli NJ, Ellison AM. 2011. *Princípios de Estatística em Ecologia*. Porto Alegre, Artmed.

- 1 Harley RM, Giuliatti AM, Grilo AS, *et al.* 2005. Cerrado. In: Juncá F, Funch L, Rocha W  
2 (orgs.) Biodiversidade e Conservação da Chapada Diamantina. Brasília, Ministério do  
3 Meio Ambiente. p. 121-152.
- 4 Heringer EP, Barroso GM, Rizzo JA, Rizzini CT. 1977. A Flora do Cerrado. In: Ferri MG  
5 (ed.) IV Simpósio sobre o Cerrado. São Paulo, Brasil: Editora Universidade de São Paulo,  
6 p. 211–232.
- 7 IPECE. Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará. 2007.  
8 <http://www2.ipece.ce.gov.br/atlas/lista/index.htm>
- 9 Juncá FA, Funch L, Rocha W. 2005. Biodiversidade e conservação da Chapada Diamantina.  
10 Brasília, Ministério do Meio Ambiente.
- 11 Klink CA, Machado RB. 2005. A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade* 1(4):  
12 147–155.
- 13 Legendre P, Legendre L. 2012. *Numeral Ecology*. 3 ed. Oxford, Elsevier.
- 14 Lima IG, Albuquerque AML, Dias ACA, Loiola MIB. 2018. Flora do Ceará, Brasil:  
15 Polygalaceae. *Rodriguissia* 69: 673–692.
- 16 Magnusson WE, Lima AP, Albernaz ALKM, Sanaiotti TM, Guillaumet JL. 2008.  
17 Composição florística e cobertura vegetal das savannas na região de Alter do Chão,  
18 Santarém - PA. *Rev. Bras. Botânica* 31: 165–177.
- 19 Mantovani W, Martins FR. 1993. Florística do Cerrado na Reserva Biológica de Moji Guaçu,  
20 SP. *Acta Bot. Brasilica* 7: 33–60.
- 21 Martins FR, Batalha MA. 2011. Formas de vida, espectro biológico de Raunkiaer e  
22 fisionomia da vegetação. In: Felfili JM, *et al.* (orgs.) *Fitossociologia no Brasil – Métodos e*  
23 *estudos de caso*. Editora UFV. p. 44-85.
- 24 Menezes MOT, Taylor NP, Loiola MIB. 2013. Flora do Ceará, Brasil: Cactaceae. *Rodriguésia*  
25 64: 757–774.

- 1 Miranda IS, Almeida SS, Dantas PJ. 2006. Florística e estrutura de comunidades Shróreas em  
2 cerrados de Rondônia, Brasil. *Acta Amazonica* 36: 419–430.
- 3 Mori SA, Silva LAM, Lisboa G, Coradin L. 1989. Manual de manejo do herbário  
4 fanerogâmico. 2nd. edn. Ilhéus, Bahia, CEPLAC.
- 5 Moro MF, Castro ASF, Araújo FS. 2011. Composição florística e estrutura de um fragmento  
6 de vegetação savânica sobre os tabuleiros pré-litorâneos na zona urbana de Fortaleza,  
7 Ceará. *Rodriguésia* 62: 407–423. Moro MF, Macedo MB, Moura-Fé MM, Castro ASF,  
8 Costa RC. 2015. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado  
9 do Ceará. *Rodriguésia* 66: 717–743.
- 10 Moro MF, Lughadha EN, Araújo FS, Martins FR. 2016. A Phytogeographical Metaanalysis  
11 of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. *The Botanical Review* 82: 91-148
- 12 Moro MF, Lughadha, EN, Filer DL, Araújo FS, Martins FR. 2014. A catalogue of the  
13 vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and  
14 phytosociological surveys. *Phytotaxa* 160: 1-118.
- 15 Nepomuceno FAA, Souza EB, Nepomuceno IV, Miguel LM, Cabral EL, Loiola M.I.B. 2018.  
16 The genus *Borreria* (Spermacoceae, Rubiaceae) in the state of Ceará, Brazil. *Rodriguésia*  
17 69: 715–731.
- 18 Oliveira ACP, Penha AS, Souza RF, Loiola MIB. 2012. Composição florística de uma  
19 comunidade savânica no Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 26:  
20 559–569.
- 21 Pennington RT, Prado DE, Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and  
22 Quaternary vegetation changes. *J. Biogeogr.* 27: 261–273.
- 23 Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA. 2006. An Overview of the Plant Diversity,  
24 Biogeography and Conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. In:

- 1 Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA (eds) Neotropical Savannas and Seasonally Dry  
2 Forests. CRC Press. p. 1–24.
- 3 Queiroz RT, Moro MF, Loiola MIB. 2015. Evaluating the relative importance of woody  
4 versus non-woody plants for alpha-diversity in a semiarid ecosystem in Brazil. *Plant Ecol.*  
5 *Evol.* 148: 361–376.
- 6 Queiroz LP, Cardoso D, Fernandes MF, Moro MF. 2017. Diversity and Evolution of  
7 Flowering Plants of the Caatinga Domain. In: Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M (eds)  
8 Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America. Springer. p. 23-63.
- 9 Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF. 2003. Analysis of the Floristic Composition of the  
10 Brazilian Cerrado Vegetation III: Comparison of the Woody Vegetation of 376 Areas.  
11 *Edinburgh J. Bot.* 60: 57–109.
- 12 Ratter JA, Dargie TCD. 1992. An analysis of the floristic composition of 26 Cerrado areas in  
13 Brazil. *Edinburgh J. Bot.* 49: 235–250.
- 14 Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S. 1997. The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to  
15 its Biodiversity. *Ann. Bot.* 80: 223–230.
- 16 Ribeiro-Silva S, Medeiros MB, Gomes BM, Naiana E. 2012. Angiosperms from the Araripe  
17 National Forest, Ceará, Brazil. *Check List* 8: 744–751.
- 18 Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S. 1997. The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to  
19 its Biodiversity. *Ann. Bot.* 80: 223–230.
- 20 Rizzini CT. 1963. A Flora do Cerrado. Análise Florística dos Savannas Centrais. In: Ferri MG  
21 (ed) *Simpósio sobre o Cerrado*. São Paulo, Brasil: Editora Universidade de São Paulo. p.  
22 127–177.
- 23 Rocha WJSF, Chaves JM, Rocha CC, Funch L, Juncá FA. 2005. Avaliação ecológica rápida  
24 da Chapada Diamantina. In: Juncá F, Funch L, Rocha W (orgs) *Biodiversidade e*  
25 *Conservação da Chapada Diamantina*. Brasília, Ministério do Meio Ambiente. p. 29-45.

- 1 Santos HG, Jacomine PKT, Anjos LHC, *et al.* 2018. Sistema brasileiro de classificação de  
2 solos. 5nd. ed. Brasília, DF, Embrapa Solos.
- 3 Silva-Moraes HG, Cordeiro I, Figueiredo N. 2019. Flora and floristic affinities of the  
4 Cerrados of Maranhão state, Brazil. *Edinburgh J. Bot.* 76:1–21.
- 5 Soares-Neto RL, Cordeiro LS, Loiola MIB. 2014. Flora do Ceará, Brasil: Combretaceae.  
6 *Rodriguésia* 65: 685–700.
- 7 Souza VC, Flores TB, Colletta GD, Coelho RL. 2018. Guia das Plantas do Cerrado.  
8 Piracicaba, Taxon Brasil.
- 9 Tannus JLS, Assis MA. 2004. Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo  
10 úmido em área de cerrado, Itirapina - SP, Brasil. *Rev. Bras. Botânica* 27: 489–506.
- 11 Townsend CR, Begon M, Harper JL. 2009. Fundamentos em Ecologia. Porto Alegre, Artmed.
- 12 The Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group  
13 classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of*  
14 *the Linnean Society* 181: 1-20.
- 15 Thiers B. [continuously updated]. 2019. Index Herbariorum: A global directory of public  
16 herbaria and associated staff. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>
- 17 Walter BMT, Carvalho AM, Ribeiro JF. 2008. Conceito de Savanna e de seu Componente  
18 Cerrado. In: Ribeiro JF, Almeida SP, Sano SM (eds) *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa.  
19 p.21–45.
- 20 Walter BMT, Durigan G, Munhoz CBR, Ribeiro JF. 2015. Fitofisionomias do Cerrado:  
21 classificação, métodos e amostragens fitossociológicas. In: Eisenlohr PV, Felfili JM, Melo  
22 MMRF, Andrade LA, Neto JAAM (eds) *Fitossociologia no Brasil: mistodos e estudos de*  
23 *casos*. Editora UFV. p.183-212.

4

**CAPÍTULO 2**

---

**RELAÇÕES FLORÍSTICAS ENTRE AS VEGETAÇÕES SAZONAIS CAMPESTRES,  
SAVÂNICAS E CAATINGA DO BRASIL**

Izaíra Vasconcelos Nepomuceno, Daniela Cristina Zappi, Elnatan Bezerra de Souza, Marcelo  
Freire Moro

---

## 1 **Relações florísticas entre vegetações sazonais campestres, savânicas e caatinga do Brasil**

2

3 Izaíra Vasconcelos Nepomuceno<sup>1</sup>, Daniela Cristina Zappi<sup>2</sup>, Elnatan Bezerra de Souza<sup>3</sup>,  
4 Marcelo Freire Moro<sup>4</sup>

5

6 <sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade,  
7 Universidade Federal do Ceará, 60455-760, Fortaleza, CE, Brasil.

8 <sup>2</sup>Programa de Pós-Graduação em Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de  
9 Brasília, Caixa Postal 04457, Brasília, Distrito Federal, 70910-970, Brasil.

10 <sup>3</sup>Centro de Ciências Agrárias e Biológicas, Universidade Estadual Vale do Acaraú, 62040-  
11 370, Sobral, CE, Brasil.

12 <sup>4</sup>Laboratório de Biogeografia e Estudos da Vegetação, Instituto de Ciências do Mar –  
13 Labomar, Universidade Federal do Ceará, 60165-081, Fortaleza, CE, Brasil.

14

15 **Resumo:** Savanas, campos tropicais e florestas tropicais secas ocupam cerca de um terço do  
16 território brasileiro, correspondendo aos domínios fitogeográficos do Cerrado e da Caatinga.  
17 Esses ambientes abrigam grande diversidade florística dentro de suas diversas fitofisionomias,  
18 bem como na forma de encaves de savana e campos rupestres em meio a outros tipos de  
19 vegetação. Isso levanta as seguintes questões quanto às relações florísticas entre estes tipos de  
20 vegetação: Os encaves de savana na Caatinga são ligados floristicamente à caatinga ou ao  
21 cerrado? Os campos rupestres são floristicamente mais próximos ao cerrado ou a outro  
22 bioma? Visando responder essas questões, realizamos análises biogeográficas comparando a  
23 flora do cerrado *sensu stricto* do Brasil central com a flora dos encaves de savanas e campos  
24 rupestres tropicais em outros domínios fitogeográficos do Brasil. Elaboramos uma base de  
25 dados com artigos publicados reportando a flora geral de diferentes biomas, incluímos dados  
26 de cerrado, caatinga, campos rupestres e de encaves de savana em meio aos domínios da  
27 Caatinga e Amazônia. Após isso, realizamos análises multivariadas com uma matriz de  
28 presença e ausência a partir da base de dados. Compilamos 89 áreas resultando em 21.048  
29 registros e 6.666 espécies, das quais 6.540 eram nativas. Não encontramos um padrão  
30 biogeográfico único para as paisagens savânicas e campestres, implicando que esses  
31 ambientes não correspondem a único grupo floristicamente ligado ao cerrado *s.s.* do Brasil  
32 central. Portanto, cada grupo guarda suas características próprias, com algumas savanas da  
33 Caatinga se associando com os cerrados do Brasil central, ao passo que outras são

1 floristicamente mais próximas da caatinga do entorno e savanas e campos rupestres da  
2 Amazônia formaram um grupo florístico separado.

3 **Palavras-chave:** Savanas, cerrado, caatinga, análises multivariadas, composição florística.

4 **Abstract:** Savannas, tropical grasslands and tropicais dry forests occupy about one third of  
5 Brazilian territory, corresponding to the Cerrado and Caatinga Phytogeographical domains.  
6 These environments harbour a large floristic diversity among their many phytophisionomies,  
7 as well as enclaves of savannas and *campos rupestres* within other vegetation types. This  
8 raises a number of questions about the floristic relationship between these vegetation type,  
9 such as: enclaves of savanna in the Caatinga are floristically more related to the caatinga  
10 vegetation surrounding them or to the far apart cerrados of central Brazil? Are the *campos*  
11 *rupestres* floristically more similar to the cerrado or to other biome? To investigate these  
12 questions, we made biogeographical analyses comparing the flora of cerrado sensu stricto of  
13 central Brazil and enclaves of tropical savannas and campos rupestres across other Brazilian  
14 phytogeographical domains. We elaborate a database with publications reporting the general  
15 flora of cerrado sensu stricto, caatinga sensu stricto and enclaves of savannas and grasslands  
16 across different biomes. We used multivariate analyses to analyse our matrix showing the  
17 presence and absence of the species across sites. We compiled 89 sites with 21.048 record and  
18 6.666 species, of which 6.540 were native. We did not find a unique biogeographical pattern  
19 to all savannas and campos rupestres, implying that enclaves of savannas within other biomas  
20 are not always related to the cerrado of central Brazil. Some savanna enclaves in the Caatinga  
21 Domain were indeed more related to central cerrados, while are more similar to the  
22 surrounding caatinga vegetation. Savannas and campos rupestres in the Amazon Domain also  
23 formed a separate group.

24 **Key-words:** Savannas, Cerrado, Caatinga, multivariate analyses, floristic composition.

25

## 26 **4.1 Introdução**

27 A América do Sul abriga uma diversidade de diferentes paisagens e vegetações e  
28 corresponde à maior parte da Região Neotropical (OLSON et al. 2001). Os tipos de vegetação  
29 da América do Sul variam amplamente, desde as estepes e bosques temperados da Patagônia  
30 até desertos, Florestas Tropicais Úmidas, Florestas Tropicais Sazonalmente Secas e savanas,  
31 além paisagens predominantemente campestres (OLSON et al. 2001; PENNINGTON et al.  
32 2006).

1 O Brasil é o maior país da América do Sul e possui pelo menos três conjuntos  
2 vegetacionais típicos: Florestas Tropicais e Subtropicais Úmidas, Florestas Tropicais Secas,  
3 Savanas e campos tropicais (AB’SÁBER, 2003; IBGE, 2012). Entre as savanas, há trechos  
4 com fisionomias campestres. Essas fácies campestres podem ser mantidas em locais onde o  
5 clima permitiria fisionomias mais fechadas, seja por efeito de incêndios frequentes  
6 (pirobioma) ou por ocuparem ambientes rupestres ou montanhosos (oropedobiomas) (IBGE,  
7 2012; COUTINHO, 2016). As formações mais sazonais do Brasil abrigam uma diversidade  
8 de dezenas de milhares de espécies. Florestas Secas e Savanas ocupam aproximadamente um  
9 terço do território brasileiro e incluem diversos tipos de vegetação (PENNINGTON et al.  
10 2000, 2006; IBGE, 2019).

11 O Cerrado é a maior savana neotropical (EITEN, 1982; PENNINGTON et al. 2006),  
12 ocupando aproximadamente 2 milhões de km<sup>2</sup> e possui cerca de 12.500 espécies de  
13 angiospermas distribuídas entre suas fisionomias campestres, savânicas e florestais (RATTER  
14 et al. 1997, 2003; FLORA DO BRASIL, 2020). As fisionomias campestres são classificadas  
15 campo limpo e campo sujo e suas paisagens são dominadas por espécies herbáceas, com  
16 poucos indivíduos arbustivos ou arbóreos entremeados entre a camada de herbáceas no campo  
17 sujo (WALTER et al. 2015). Além disso, os campos rupestres dominam os terrenos mais  
18 elevados tipicamente acima de 900 m, sendo um ecossistemaa muitodiverso e extremamente  
19 rico em espécies endêmicas (ZAPPI et al., 2017; COLLI-SILVA et al., 2019). Nas  
20 fisionomias savânicas dentro do Domínio do Cerrado estão a vereda, o palmeiral, o campo de  
21 cerrado e o cerrado, esta última é aqui chamada de cerrado *s.s.* e é a vegetação dominante no  
22 Domínio Fitogeográfico do Cerrado (WALTER et al. 2015). As fisionomias florestais do  
23 cerrado são mata ciliar, mata de galeria, mata seca e cerradão, que é a fisionomia  
24 floristicamente mais semelhante ao cerrado *s.s.* porém possui fisionomia floresta, com porte  
25 arbóreo (WALTER et al. 2015).

26 Ademais, há encraves de savanas em meio aos biomas que circundam o Cerrado, a  
27 exemplo as savanas amazônicas (MIRANDA; ABSY, 2000; MAGNUSSON et al. 2008;  
28 ARAÚJO et al. 2017; DEVECCHI et al. 2020) e dos ‘encraves de cerrado da Caatinga’  
29 (COSTA et al. 2004; MORO et al. 2011; OLIVEIRA et al. 2012; NEPOMUCENO et al. 2021  
30 *no prelo*). As Florestas Secas ocupam principalmente a região Nordeste do Brasil (Caatinga),  
31 e são ambientes marcados pela sazonalidade e escassez hídrica e altas temperaturas. As  
32 formações típicas do Domínio da Caatinga abrigam pelo menos 3.347 espécies vegetais  
33 (FERNANDES et al. 2019; FLORA DO BRASIL, 2020).

1 Os encraves de cerrado na Amazônia são classificados atualmente como savanas  
2 amazônicas. Isso porque tais ambientes, embora tenham uma fisionomia savânica e espécies  
3 partilhadas com o cerrado *s.s.* do Brasil central, têm uma flora que difere daquela presente no  
4 Domínio do Cerrado, tendo mais semelhança com outras áreas abertas da Amazônia do que  
5 com os cerrados centrais (MIRANDA; ABSY, 2000; MAGNUSSON et al. 2008;  
6 DEVECCHI et al. 2020). Já os encraves de savana da Caatinga compartilham muitas espécies  
7 típicas de cerrado com espécies típicas da caatinga (COSTA et al. 2004; MORO et al. 2011;  
8 OLIVEIRA et al. 2012; NEPOMUCENO et al. 2021 *no prelo*). São ambientes que ainda  
9 necessitam de maiores estudos sobre as relações florísticas entre os dois biomas em questão,  
10 como o apresentamos aqui e que também foi feito por Nepomuceno et al. (2021, *no prelo*).

11 Há também um tipo de vegetação em particular que é bastante diverso. São os campos  
12 rupestres, presentes nos topos de montanha em meio aos domínios da Caatinga, do Cerrado,  
13 da Floresta Atlântica e da Amazônia. Eles se desenvolvem sobre substrato rochoso em  
14 altitudes normalmente acima de 900 m (SILVEIRA et al. 2016; COLLI-SILVA et al. 2019).  
15 Podem crescer sobre substratos quartzítico, arenítico, calcário ou de canga e contribuem com  
16 altos índices de biodiversidade e endemismo (SILVEIRA et al. 2016; COLLI-SILVA et al.  
17 2019), onde 5.270 espécies possuem ocorrência registrada, com pelo menos 1.748 espécies  
18 endêmicas (COLLI-SILVA et al. 2019; FLORA DO BRASIL 2020). Tal vegetação  
19 normalmente está associada aos ambientes de topo de montanhas tropicais do Brasil, como as  
20 da Cadeia do Espinhaço e da serra de Carajás (ZAPPI et al. 2017, MOTA et al. 2018; ZAPPI  
21 et al. 2019; DEVECCHI et al. 2020).

22 Atualmente é possível distinguir duas biorregiões de campo rupestres na Cadeia do  
23 Espinhaço com base em endemismos da flora: a província da Chapada Diamantina e a  
24 província Sul do Espinhaço (COLLI-SILVA et al. 2019). Devido à sua fisionomia campestre,  
25 alguns autores sugerem a inclusão dos campos rupestres no Domínio do Cerrado. Mas campos  
26 rupestres também ocorrem dentro dos domínios fitogeográficos da Caatinga, Mata Atlântica e  
27 Amazônia. Isso levanta a questão sobre se os encraves de savana e os campos rupestres  
28 espalhados pelo Brasil são floristicamente associados à flora típica do Domínio do Cerrado,  
29 ou se teriam diferentes afinidades florísticas. Estariam os campos rupestres floristicamente  
30 mais próximos da vegetação de cerrado que de outros biomas? E seriam os encraves de  
31 savana em meio ao Domínio da Caatinga mais ligados floristicamente a áreas distantes de  
32 vegetação de cerrado do que à vegetação de caatinga circundante? Ou savanas e campos  
33 rupestres localizados em diferentes regiões e climas formam grupos florísticos heterogêneos e

1 diferenciáveis do ponto da composição de espécies? Para responder a essa questão, realizamos  
2 uma análise biogeográfica comparando a composição florística dos encaves de savanas e  
3 campos rupestres tropicais ao longo de grande parte da extensão tropical do Brasil com a  
4 florística dos principais biomas tropicais no Brasil.

5

## 6 **4.2 Material e Métodos**

### 7 *4.2.1 Base de dados*

8 Para comparar a composição florística entre diferentes biomas, compilamos  
9 levantamentos florísticos publicados que registraram a flora geral (plantas lenhosas e não  
10 lenhosas) em cada local. Para isso, realizamos uma busca direcionada nos bancos de dados  
11 online (Web of Science, Google Scholar e Scielo) por artigos com levantamentos florísticos  
12 de áreas de vegetação de savanas e campos rupestres localizados no Domínio do Cerrado,  
13 bem como encaves de savana em meio ao Domínio da Caatinga e da Amazônia. Excluímos  
14 da seleção os estudos que registraram apenas plantas de determinado hábito (estudos que  
15 registraram só plantas lenhosas ou só plantas não lenhosas, ou só trepadeiras). Os  
16 levantamentos compilados foram inseridos em uma base de dados no software Brahms  
17 (BRAHMS, 2020). Após isso, unimos os dados com registros de flora de áreas com vegetação  
18 de caatinga do banco de dados gerado por Moro et al. (2016), e também com o banco de  
19 dados de vegetações abertas da Amazônia (savanas e campos rupestres da Amazônia)  
20 (DEVECCHI et al. 2020). Também adicionamos aos dados a base de dados dos campos  
21 rupestres Cadeia do Espinhaço e da Chapada Diamantina elaborado por Zappi et al. (2017).  
22 Com isso, produzimos uma base de dados representativa de uma parte significativa das  
23 formações abertas tropicais do Brasil para comparações biogeográficas.

24 Tomamos alguns cuidados para que a base de dados não apresentasse erros ou  
25 inconsistências. Todos os registros classificados somente ao nível de gênero (e.g. *Croton* sp.,  
26 *Mimosa* sp., etc), foram retirados das análises. Nomes classificados como *aff.* ou *cf.* foram  
27 registrados como se pertencessem à espécie indicada (e.g. *Cordia* cf. *alliodora* foi  
28 considerado *Cordia alliodora*). Não foram consideradas categorias infra-específicas, tratando  
29 todos os táxons que apresentavam subespécies ou variedades ao nível de espécie.

30 A circunscrição dos clados maiores de angiospermas seguiu o proposto por APG  
31 (2016), exceto por Turneraceae, que foi considerada uma família separada de Passifloraceae,  
32 seguindo Souza e Lorenzi (2019). Atualizamos os nomes científicos de todas as espécies de  
33 nossa base de dados para a nomenclatura mais atual seguindo a Flora do Brasil 2020 por meio

1 do algoritmo PlantMiner (OLIVEIRA et al. 2010), que faz uma consulta automatizada à Flora  
2 do Brasil, para identificar sinônimos e indicar o nome aceito para cada espécie, bem como  
3 localizar erros de grafia, nomes de aplicação incorreta ou ilegítimos. Em seguida, atualizamos  
4 todos os nomes das espécies e seus respectivos autores segundo a Flora do Brasil 2020 (BFG  
5 2015). Por fim, buscamos também na Flora do Brasil 2020 (BFG 2015) os dados de origem de  
6 cada espécie, se nativa ou exótica para o Brasil. Espécies exóticas para o Brasil e plantas  
7 cultivadas foram excluídas das análises biogeográficas.

8 Na base de dados, cada sítio recebeu um código único para diferenciar as áreas. O  
9 código incluiu a sigla do tipo de vegetação, a sigla do estado (unidade da federação) e um  
10 número romano, este último em ordem crescente de acordo com a quantidade de áreas por  
11 estado.

12

#### 13 *4.2.2 Análises biogeográficas*

14 Dentro de nossa base de dados, selecionamos apenas as espécies nativas e construímos  
15 uma matriz de presença e ausência. A partir da matriz, realizamos análises de ordenação  
16 usando nMDS (nonmetric multidimensional scaling - escalonamento multidimensional não-  
17 métrico) e de agrupamento com UPGMA (unweighted arithmetic average - método de grupos  
18 de pares não ponderados usando média aritméticas) e Ward (método de variância mínima),  
19 todas com distância de Bray-Curtis (Sørensen) (GOTELLI; ELLISON, 2011; LEGENDRE;  
20 LEGENDRE, 2012). Para testar a significância dos grupos formados, utilizamos o algoritmo  
21 ANOSIM (análise de similaridade), que verifica se a variância dentro das categorias propostas  
22 para agrupamento é menor que entre diferentes categorias (CLARKE, 1993). Todas as  
23 análises foram realizadas utilizando o pacote Vegan do R (OKSANEN et al. 2019; R CORE  
24 TEAM 2019).

25

#### 26 *4.2.3 Categorias de vegetação utilizadas neste estudo*

27 Nosso estudo abordou diversos tipos de vegetação do Brasil tropical. Classificamos as áreas  
28 segundo as seguintes categorias:

29 1. Caatinga do cristalino: vegetação mais típica dentro do Domínio Fitogeográfico da  
30 Caatinga, caracterizada pela presença de espécies caducifólias e espinhosas. É encontrada  
31 sobre amplas áreas do embasamento cristalino do semiárido brasileiro (MORO et al. 2016)  
32 (Fig. 1).

- 1 2. Caatinga do sedimentar: também chamada de caatinga de areia, é a vegetação encontrada  
2 em terrenos arenosos das bacias sedimentares e dunas da Bahia dentro do Domínio  
3 Fitogeográfico da Caatinga (MORO et al. 2016) (Fig. 1).
- 4 3. Campos rupestres: caracterizados por apresentarem vegetação aberta, são encontrados em  
5 áreas montanhosas no Brasil. Aqui utilizamos dados de dois grupos de Campos Rupestres: os  
6 do leste do Brasil, representados pelas montanhas da Cadeia do Espinhaço e da Chapada  
7 Diamantina, em Minas Gerais e Bahia; além dos campos rupestres sobre cangas da Amazônia  
8 nas Serras dos Carajás, no Pará (ZAPPI et al. 2019) (Fig. 1).
- 9 4. Cerrado *s.s.*: áreas de savanas que ocorrem no Domínio do Cerrado que abrangem cerca de  
10 23% do território brasileiro e apresentam fisionomias campestres, savânicas e florestais  
11 (EITEN, 1972; RATTER et al. 1997), das quais usamos áreas de savana e florestais em nossa  
12 comparação (Fig. 1).
- 13 5. Savanas amazônicas: áreas dentro da Floresta Amazônica que apresentam fisionomias  
14 savânicas e possuem espécies em comum com os cerrados do Brasil central (MIRANDA;  
15 ABSY, 2000; MAGNUSSON et al. 2008) (Fig. 1).
- 16 6. Savanas da caatinga: dentro do Domínio Fitogeográfico da Caatinga são encontrados  
17 encaves de cerrado que comumente apresentam fisionomias savânicas e compartilham  
18 espécies em comum com a vegetação de cerrado e também de caatinga (CASTRO;  
19 MARTINS, 1999; MORO et al. 2016; NEPOMUCENO et al. *no prelo*) (Fig. 1).

20

## 21 **4.3 Resultados**

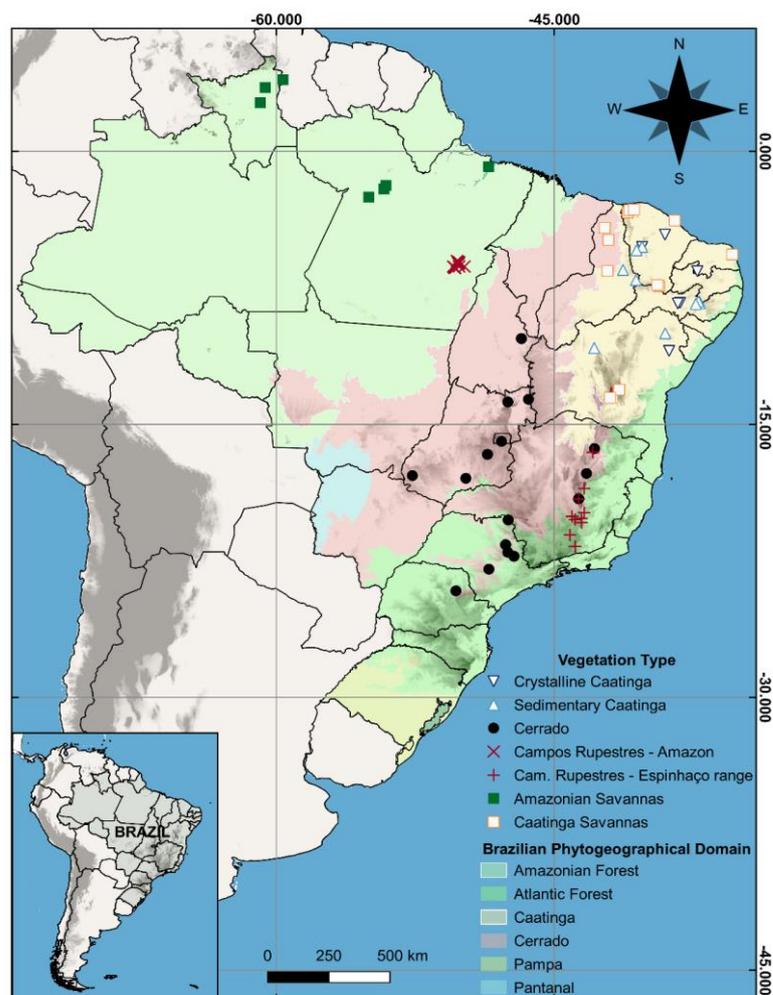
### 22 *4.3.1 Base de dados*

23         Compilamos 89 áreas para comparações biogeográficas na base de dados desse estudo  
24 (Apêndice A), gerando um total de 21.048 registros de 6.666 espécies e 174 famílias, onde  
25 6.540 espécies são nativas do Brasil e foram utilizadas nas análises biogeográficas. Os  
26 campos rupestres da Amazônia (14 sítios) e campos rupestres do Espinhaço (13 sítios),  
27 apresentaram a maior quantidade de levantamentos, com 27 áreas, seguido pelo cerrado *sensu*  
28 *stricto* (20 sítios), savanas da caatinga (14), caatinga do sedimentar (11), savanas amazônicas  
29 (7) e caatinga do cristalino (6) (Tabela 1). Os campos rupestres apresentaram a maior riqueza  
30 em nossa base de dados, com 4.587 espécies, seguido pelo cerrado *sensu stricto* (2.250),  
31 savanas da caatinga (854), savanas amazônicas (714), caatinga do cristalino (736) e caatinga  
32 do sedimentar (696).

33

1 Tabela 1 – Número de áreas, registros e espécies por tipo de vegetação na base de dados.

Tipo de vegetação	Número de áreas	Registros	Total de espécies	Espécies nativas
Caatinga do Cristalino	6	1066	736	687
Caatinga do Sedimentar	11	1.347	696	685
Campos Rupestres	29	10.648	4.587	4.553
Cerrado	20	4.949	2.250	2.201
Savanas amazônicas	7	1.060	714	697
Savanas da Caatinga	14	1.449	854	845



2

3 Figura 1 – Distribuição geográfica das áreas compiladas na base de dados.

1 Identificamos também as espécies mais frequentes em cada tipo de vegetação (Tabela  
2 2). Para o cerrado, *Qualea grandiflora* foi a espécie mais frequente entre as áreas estudadas,  
3 *Qualea parviflora* nas savanas da caatinga, *Galactia jussiaeana* nas savanas da Amazônia,  
4 *Aspidosperma pyriformium* na caatinga do cristalino, *Annona leptopetala* na caatinga do  
5 sedimentar e *Periandra mediterranea* nos campos rupestres. Encontramos ainda 19 espécies  
6 que estão presentes em todas as áreas de estudo (Tabela 3).

#### 7 4.3.2 Análises biogeográficas

8 As análises multivariadas mostraram que os encraves de savanas e de campos  
9 rupestres em meio aos domínios fitogeográficos da Caatinga e da Amazônia não  
10 correspondem a um único grupo florístico ligado aos cerrados *sensu stricto* do Brasil central.  
11 É possível observar que existem pelo menos três subgrupos de savanas: o cerrado *sensu*  
12 *stricto* do Brasil central, as savanas amazônicas e as savanas da caatinga. Entretanto, há  
13 vínculos florísticos entre as áreas de savanas da caatinga e os cerrados *sensu stricto*,  
14 mostrados pela presença de algumas espécies compartilhadas e pelo fato de que alguns dos  
15 encraves de savanas da Caatinga foram de fato mais próximos do cerrado *sensu stricto* que da  
16 caatinga do entorno. Observamos isso nas savanas localizadas sobre a Chapada Diamantina e  
17 na Chapada do Araripe, cuja flora como um todo é mais próxima ao cerrado central. As outras  
18 savanas da caatinga, por sua vez, estão mais ligadas à caatinga de areia (caatinga do  
19 sedimentar). Os campos rupestres formaram dois grupos, um unindo os sítios da Cadeia do  
20 Espinhaço e outro com os sítios de campos rupestres da Amazônia (e.g. ZAPPI et al. 2019;  
21 DEVECCHI et al. 2020). O campos rupestres da Cadeia do Espinhaço e Chapada Diamantina  
22 são mais relacionados ao cerrado, enquanto os campos rupestres da Amazônia são  
23 floristicamente mais próximos às savanas amazônicas. Assim, três grandes grupos foram ser  
24 identificados com base no tipo de vegetação predominante nas análises, 1) Caatinga, que  
25 inclui caatinga do cristalino, caatinga do sedimentar e parte das savanas da caatinga, 2)  
26 Amazônia, abrangendo as savanas amazônicas e os campos rupestres da Amazônia e 3)  
27 Cerrado, que é formado majoritariamente por cerrado *s.s.*, cerradão e campos rupestres do  
28 espinhaço. Em Ward, o grupo Caatinga se divide em caatingas (cristalino e sedimentar) e  
29 savanas (amazônicas e caatinga). O algoritmo da Anosim resultou no valor 0.82, indicando  
30 que a variância entre os grupos formados é maior do que dentro dos grupos.

1 Tabela 2 - Espécies mais frequentes em cada um dos tipos de vegetação utilizados neste estudo.

<b>Caatinga do Cristalino</b>	<b>Caatinga do Sedimentar</b>	<b>Campos rupestres</b>	<b>Cerrado</b>	<b>Savanas amazônicas</b>	<b>Savanas da Caatinga</b>
<i>Aspidosperma pyrifolium</i>	<i>Annona leptopetala</i>	<i>Periandra mediterranea</i>	<i>Qualea grandiflora</i>	<i>Galactia jussiaeana</i>	<i>Qualea parviflora</i>
<i>Commiphora leptophloeos</i>	<i>Byrsonima gardneriana</i>	<i>Mandevilla tenuifolia</i>	<i>Miconia albicans</i>	<i>Bulbostylis junciformis</i>	<i>Myrcia splendens</i>
<i>Mimosa tenuiflora</i>	<i>Waltheria ferruginea</i>	<i>Myrcia splendens</i>	<i>Palicourea rigida</i>	<i>Byrsonima crassifolia</i>	<i>Anacardium occidentale</i>
<i>Alternanthera tenella</i>	<i>Trischidium molle</i>	<i>Utricularia subulata</i>	<i>Qualea parviflora</i>	<i>Chamaecrista flexuosa</i>	<i>Annona coriacea</i>
<i>Anadenanthera colubrina</i>	<i>Banisteriopsis stellaris</i>	<i>Banisteriopsis malifolia</i>	<i>Handroanthus ochraceus</i>	<i>Chamaecrista hispidula</i>	<i>Chamaecrista flexuosa</i>
<i>Bauhinia cheilantha</i>	<i>Bauhinia acuruana</i>	<i>Chamaecrista desvauxii</i>	<i>Aspidosperma tomentosum</i>	<i>Curatella americana</i>	<i>Curatella americana</i>
<i>Cereus jamacaru</i>	<i>Cereus jamacaru</i>	<i>Cyperus haspan</i>	<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	<i>Trachypogon spicatus</i>	<i>Hirtella ciliata</i>
<i>Croton heliotropiifolius</i>	<i>Cnidocolus vitifolius</i>	<i>Banisteriopsis stellaris</i>	<i>Caryocar brasiliense</i>	<i>Aeschynomene paniculata</i>	<i>Trachypogon spicatus</i>
<i>Jatropha mollissima</i>	<i>Cratylia mollis</i>	<i>Brasilianthus carajensis</i>	<i>Diospyros lasiocalyx</i>	<i>Bowdichia virgilioides</i>	<i>Ximena americana</i>
<i>Panicum trichoides</i>	<i>Eugenia stictopetala</i>	<i>Mitracarpus carajasensis</i>	<i>Tocoyena formosa</i>	<i>Cassytha filiformis</i>	<i>Amasonia campestris</i>
<i>Piptadenia stipulacea</i>	<i>Euphorbia comosa</i>	<i>Perama carajensis</i>	<i>Duguetia furfuracea</i>	<i>Chamaecrista diphylla</i>	<i>Borreria verticillata</i>
<i>Allamanda blanchetii</i>	<i>Allamanda blanchetii</i>	<i>Rhynchospora barbata</i>	<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	<i>Cissampelos ovalifolia</i>	<i>Bowdichia virgilioides</i>
<i>Alternanthera brasiliana</i>	<i>Commiphora leptophloeos</i>	<i>Riencourtia pedunculosa</i>	<i>Roupala montana</i>	<i>Eriosema crinitum</i>	<i>Byrsonima coccolobifolia</i>
<i>Bernardia sidoides</i>	<i>Cordia rufescens</i>	<i>Utricularia neottioides</i>	<i>Rourea induta</i>	<i>Eugenia puniceifolia</i>	<i>Byrsonima crassifolia</i>
<i>Callisia filiformis</i>	<i>Croton grewioides</i>	<i>Vellozia glauca</i>	<i>Brosimum gaudichaudii</i>	<i>Mesosetum loliiforme</i>	<i>Byrsonima sericea</i>
<i>Cardiospermum corindum</i>	<i>Croton heliotropiifolius</i>	<i>Borreria elaiosulcata</i>	<i>Erythroxylum campestre</i>	<i>Palicourea rigida</i>	<i>Eugenia puniceifolia</i>
<i>Cynophalla flexuosa</i>	<i>Eugenia puniceifolia</i>	<i>Borreria paraensis</i>	<i>Leptolobium dasycarpum</i>	<i>Rhynchospora barbata</i>	<i>Guettarda viburnoides</i>
<i>Cyperus uncinulatus</i>	<i>Piptadenia stipulacea</i>	<i>Bulbostylis conifera</i>	<i>Qualea multiflora</i>	<i>Roupala montana</i>	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>
<i>Delilia biflora</i>	<i>Pityrocarpa moniliformis</i>	<i>Burmannia flava</i>	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	<i>Andropogon fastigiatus</i>	<i>Plathymenia reticulata</i>
<i>Euphorbia hyssopifolia</i>	<i>Senna macranthera</i>	<i>Cuphea carajasensis</i>	<i>Banisteriopsis stellaris</i>	<i>Andropogon selloanus</i>	<i>Qualea grandiflora</i>

Tabela 3 – Espécies encontradas em todas as áreas utilizadas neste estudo.

<i>Alternanthera brasiliana</i>	<i>Mesosphaerum suaveolens</i>
<i>Anacardium occidentale</i>	<i>Microstachys corniculata</i>
<i>Bowdichia virgilioides</i>	<i>Passiflora foetida</i>
<i>Chamaecrista flexuosa</i>	<i>Periandra mediterranea</i>
<i>Chamaecrista nictitans</i>	<i>Polygala longicaulis</i>
<i>Eugenia puniceifolia</i>	<i>Sida cordifolia</i>
<i>Euphorbia hyssopifolia</i>	<i>Tocoyena formosa</i>
<i>Galactia jussiaeana</i>	<i>Waltheria indica</i>
<i>Jacquemontia evolvuloides</i>	<i>Zornia reticulata</i>
<i>Krameria tomentosa</i>	

Na nMDS é possível observar a diferenciação espacial dos tipos de vegetação (Fig. 2). As savanas da caatinga estão situadas em uma área intermediária entre cerrado, savanas amazônicas e caatingas, com algumas áreas no limite da elipse desses grupos na análise. Apesar das diferenças florísticas entre caatinga do sedimentar e caatinga do cristalino, elas apresentam sobreposição no intervalo de confiança na formação dos grupos, indicando que compartilham muitos elementos em comum. Os campos rupestres apresentam a diferença mais clara formando dois grupos distintos, um grupo Amazônico e outro do Espinhaço (Fig. 2).

As análises de agrupamento diferem quanto à configuração dos grupos. Na UPGMA existem três grupos que incluem as savanas da caatinga (Fig. 3). O primeiro inclui savanas costeiras da caatinga, que estão sobre as planícies costeiras da formação Barreiras e as savanas localizadas no Piauí. O segundo grupo relaciona as savanas da caatinga localizadas na Chapada Diamantina (BA) e Chapada do Araripe (CE) com áreas de cerrado central (GO e DF) e periférico (MG, SP e PR). Já o terceiro grupo engloba a área de savana da caatinga com fisionomia de cerradão da Chapada do Araripe e todas as demais áreas de cerradão de Minas Gerais e Goiás utilizadas nas análises (Fig. 1 e 3). Já no gráfico de agrupamento usando algoritmo de Ward, a divisão entre o cerrado *sensu stricto* e as savanas é mais explícita, onde as savanas da caatinga e savanas amazônicas compõem um único a parte do cerrado. Áreas da Chapada Diamantina e Chapada do Araripe mantiveram o mesmo padrão da UPGMA.

As formações amazônicas se dividiram em dois grupos, as savanas amazônicas e os campos rupestres de Carajás, este último o grupo mais coeso das análises (Fig. 3 e 4). Os campos rupestres amazônicos e os campos rupestres do Espinhaço foram claramente distintos

(e.g. ZAPPI et al. 2019, 2017). Os campos rupestres do Espinhaço, incluídos nos clusters em um grupo mais

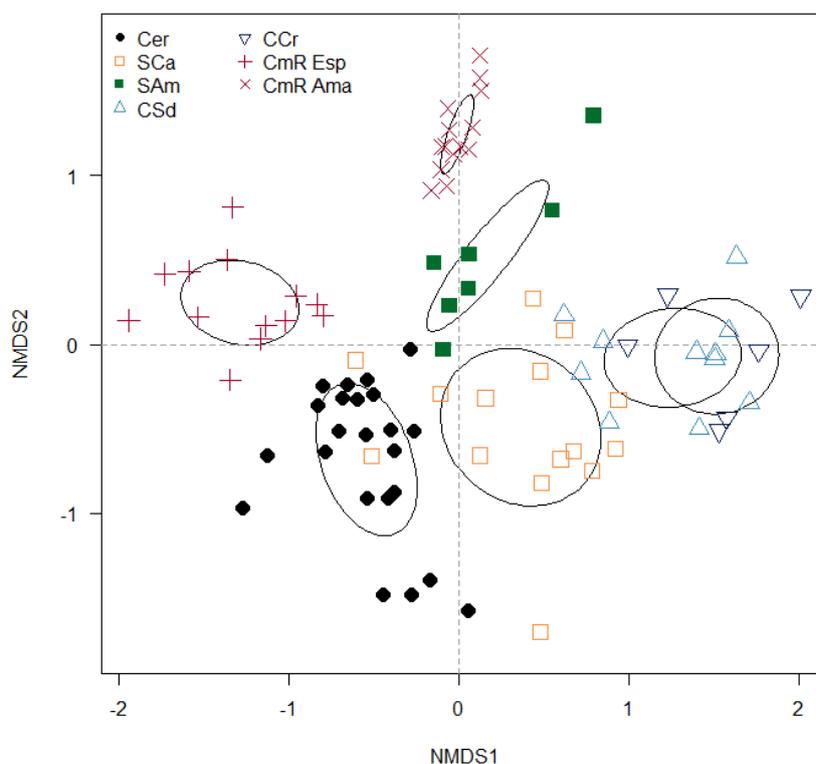


Figura 2 – Representação gráfica da NMDS com distância de Bray-Curtis (Sørensen). Cer – cerrado, SCA – savanas da caatinga, SAM – savanas amazônicas, CSd – caatinga do sedimentar, CCr – caatinga do cristalino, CmR Esp – campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, CmR Ama – campos rupestres amazônicos.

abrangente com o cerrado, ainda se dividiram em campos rupestres norte e sul, indo de encontro aos setores da Chapada Diamantina e do Espinhaço Sul, respectivamente (e.g. COLLI-SILVA et al. 2019) (Fig. 2-4). Os levantamentos em cerrado *sensu stricto*, incluindo os centrais (Goiás, Distrito Federal e Minas Gerais) e os periféricos (São Paulo e Paraná), formaram um único grupo, com um outlier identificado junto às savanas da caatinga em Ward (Fig. 3). As caatingas (sedimentar e cristalina) são grupos florísticos distintos que estão divididos devido ao embasamento geológico (MORO et al. 2016).

#### 4.4 Discussão

Trazemos neste estudo uma análise biogeográfica geral das formações savânicas e campestres tropicais do Brasil, analisando os vínculos florísticos desses ambientes com a flora do Domínio do Cerrado, a maior área de savanas do continente sul-americano.

Historicamente, os estudos florísticos voltados ao registro das espécies lenhosas se iniciaram bem antes, tanto que Rizzini (1963, 1971) já trazia estimativas da riqueza de espécies lenhosas para o cerrado. Os estudos sobre a flora herbácea eram bem raros (MANTOVANI; MARTINS, 1993), fato que mudou ao longo dos anos com os estudos mais abrangentes que passaram a registrar tanto as plantas lenhosas quanto herbáceas no cerrado (MANTOVANI; MARTINS, 1993; BATALHA et al. 1997; BATALHA; MANTOVANI, 2001; WEISER; GODOY, 2005; NERI et al. 2007; ISHARA et al. 2009; FRANCENER et al. 2012; VON LINSINGEN et al. 2014; CHACON et al. 2014). Assim, unimos os dados disponíveis de artigos publicados sobre a flora lenhosa e herbácea em análises que mostram que esses encaves sofrem variação florística de acordo com Domínio Fitogeográfico onde estão inseridos e a fisionomia de cada sítio.

#### 4.4.1 *As relações biogeográficas entre as savanas*

As análises biogeográficas mostraram que as savanas da caatinga formam subgrupos florísticos distintos. Aquelas que estão localizadas em baixas altitudes são mais relacionadas floristicamente à caatinga de áreas arenosas (caatinga do sedimentar), enquanto aquelas localizadas em altitudes mais elevadas, como aquelas sobre a Chapada do Araripe e a Chapada Diamantina, estão mais próximas do cerrado *sensu stricto* do Brasil central. Além disso, as áreas que possuíam fisionomia de cerradão, em Goiás, Minas Gerais e Ceará, são mais próximas entre si, com relações florísticas fortes, uma vez que o grupo formado por essas áreas está presente na em todas as análises.

As savanas da caatinga normalmente apresentam uma flora que mistura espécies típicas do cerrado com espécies típicas da própria caatinga. Isso pode estar ligado às mudanças de limites entre os diferentes biomas ao longo das flutuações climáticas do Pleistoceno e Holoceno, quando o clima em diferentes locais foi alterado mais de uma vez entre climas mais secos e mais úmidos do que o atual, levando a eventos de retração das florestas sazonalmente secas e avanço das savanas no último máximo glacial (21 mil anos atrás) na América do Sul. Existem modelos que sugerem que houve momentos onde a vegetação de cerrado expandiu sua distribuição para áreas hoje ocupadas pela caatinga, ao passo que houve também momentos onde as florestas úmidas ocuparam parte do que hoje é caatinga (COSTA et al. 2017). Por fim, com climas progressivamente mais secos ao longo do Holoceno, savanas e florestas úmidas recuaram e houve expansão da caatinga, ocupando seus sítios atuais, mas deixando encaves de savana e matas úmidas cercados por caatinga. No

Brasil, a retração das florestas secas parece ter permitido o avanço ora das savanas, ora das matas úmidas, sobre o território hoje ocupado pela caatinga.

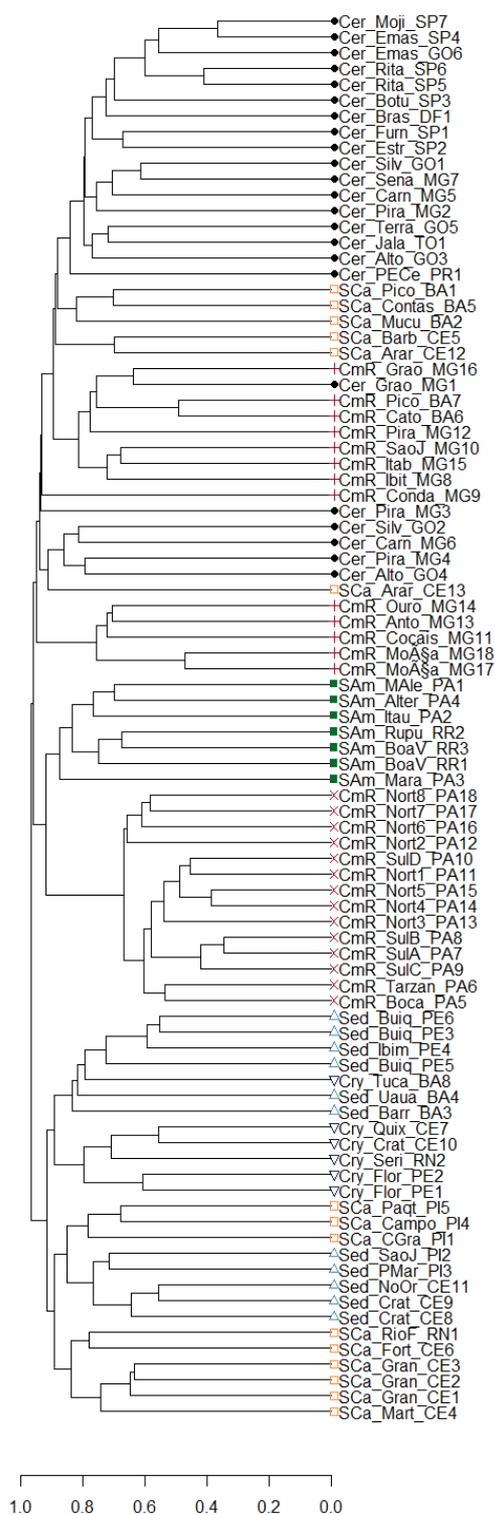


Figura 3 – Dendrograma resultante da UPGMA com distância de Bray-Curtis (Sørensen) mostrando as relações florísticas entre áreas de caatinga, cerrado, campos rupestres e savanas. SCa – Savanas da Caatinga, SAm – Savanas Amazônicas, CmR – Campos rupestres, Sed – Caatinga do sedimentar, Cry – Caatinga so cristalino, Cer – Cerrado.

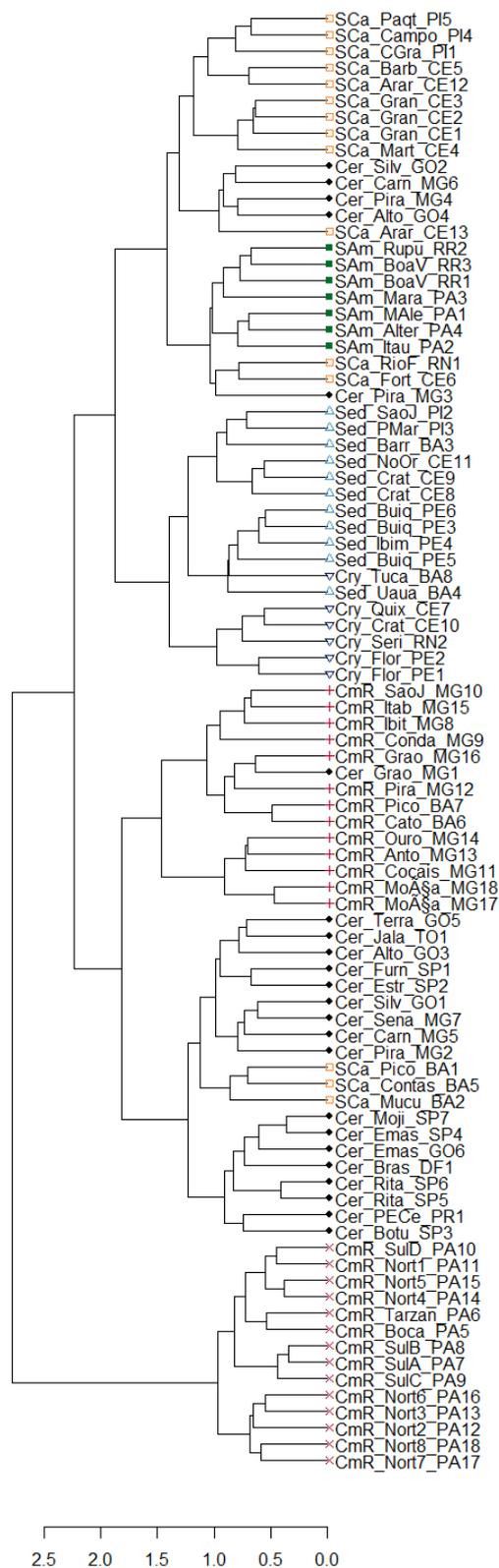


Figura 4 - Dendrograma resultante do método Ward com distância de Bray-Curtis (Sørensen) mostrando as relações florísticas entre áreas de caatinga, cerrado, campos rupestres e savanas. SCA – Savanas da Caatinga, SAM – Savanas Amazônicas, CmR – Campos rupestres, Sed – Caatinga do sedimentar, Cry – Caatinga so cristalino, Cer – Cerrado.

Além disso, estudos com modelagem de nicho climático sugerem que algumas áreas de cerrado parecem ter se mantido estáveis ao longo das flutuações climáticas, enquanto outras foram ocupadas por outros tipos de vegetação (BUENO et al. 2017; COSTA et al. 2017). Modelos também indicam a ampla distribuição de espécies arbóreas do cerrado durante o Quaternário, no Último Interglacial (BUENO et al. 2017). Essas espécies se expandiram ao máximo, chegando ao sul e leste da bacia amazônica, a costa atlântica do sudoeste e nordeste do Brasil, essas áreas correspondem hoje aos encaves de cerrado na Amazônia, Floresta Atlântica e Caatinga (BUENO et al. 2017).

As savanas da caatinga variam floristicamente de acordo com o ambiente onde estão inseridas. Se estão sobre altitudes mais elevadas, com maiores médias de chuva e solos mais profundos, como ocorre na Chapada Diamantina e Chapada do Araripe, tais savanas mantêm relações mais próximas com o cerrado. No entanto, se ocorrem sobre as mesmas condições climáticas que os demais ambientes de caatinga, escassez de chuvas, solos relativamente férteis, essas savanas da caatinga se assemelham floristicamente às caatingas de arenosas (caatinga do sedimentar), embora fisionalmente exista uma presença marcante de indivíduos típicos do cerrado *s.s.* Vale destacar que em estudos fitossociológicos dessas áreas, as espécies de cerrado são dominantes na estrutura da comunidade (ver MORO et al. 2011). Mais estudos fitossociológicos são necessários para comparar a estrutura das comunidades vegetais desses ambientes, não somente a composição de espécies.

A vegetação de caatinga tem maior influência nas savanas de baixa altitude, visto que todas as savanas incluídas nessas condições apresentaram relações florísticas com a caatinga, principalmente a caatinga do sedimentar. A similaridade das savanas da caatinga com a caatinga do sedimentar está ligada a dois elementos geomorfológicos importantes dentro do Domínio Fitogeográfico da Caatinga: o Planalto da Ibiapaba e a Formação Barreiras na região costeira. As savanas do Ceará (exceto Chapada do Araripe) e do Rio Grande do Norte estão localizadas sobre a Formação Barreiras, que comumente possui índices de precipitação maiores do que os da depressão sertaneja. As savanas do Piauí, que estão localizadas sobre o ecótono de Campo Maior, são mais similares às áreas sedimentares próximas ao Planalto da Ibiapaba. A Formação Barreiras também explica a relação com as savanas amazônicas que pode ser observada em Ward (Fig. 4), e assim, temos o que Castro (1994) chamou de cerrados do litoral.

As áreas chamadas na literatura de encaves de cerrado da Caatinga, que aqui classificamos como savanas da caatinga, já apresentavam diferenças florísticas com o cerrado

central e periféricos apesar de possuírem espécies em comum (CASTRO 1994; RATTER; DARGIE, 1992; CASTRO; MARTINS, 1999; RATTER et al. 2003). A flora desses encaves apresenta menor riqueza de espécies quando comparada à flora do cerrado *sensu stricto* core. Além disso, há presença marcante de táxons da vegetação do entorno, por isso, sua flora é mais similar à caatinga.

As savanas amazônicas sempre apareceram em nossas análises como grupos coesos, dividindo espaço no cluster de UPGMA com os campos rupestres amazônicos. Tais áreas possuem um elenco florístico de espécies que as distinguiram do cerrado e das savanas da caatinga, assim, classificando-a como um tipo de vegetação único (ver DEVECCHI et al. 2020).

A relação das savanas da caatinga com as savanas amazônicas é ainda incerta, o que podemos inferir a partir dos clusters é que a vegetação do entorno tem influência sobre a flora de ambas savanas, porém, existem espécies em comuns entre elas que dão suporte a sua similaridade em Ward (ver Fig. 4). As relações das savanas amazônicas com o cerrado já possuem estudos mais completos que envolvem genética de populações e que apontam uma história evolutiva isolada das savanas amazônicas do cerrado e a perda de espécies, o que implica em diferenças de composição de espécies entre savanas amazônicas e cerrado (RESENDE-MOREIRA et al. 2018). Durante o Quaternário a flora arbórea do cerrado atingiu o máximo de sua distribuição, chegando até o leste da bacia amazônica, no entanto, houve retração das savanas no Último Interglacial (LIG), então essas áreas antes ocupadas pelas savanas na Amazônia hoje são fragmentos dentro da floresta úmida e correspondem às savanas amazônicas (BUENO et al. 2017; RESENDE-MOREIRA et al. 2018).

O cerrado *sensu stricto* core compartilha muitas semelhanças quanto ao elenco florístico dessa região. Embora apresentem relações com outros tipos de vegetação, como campos rupestres do Espinhaço e savanas da caatinga, as ligações mais coesas ocorrem entre áreas de cerrado *s.s.* Dentro do contexto do grupo Caatinga, caatinga do cristalino e caatinga do sedimentar formam subgrupos com base na litologia (MORO et al. 2016), além disso, as savanas da caatinga mostram relações mais próximas com a caatinga do sedimentar.

As semelhanças florísticas entre cerrado e savanas da caatinga estão ligadas ao passado dos biomas. O avanço e a retração das savanas e das florestas secas durante o período Quaternário devem ter provocado alterações nos limites entre Caatinga e Cerrado (ver MAYLE, 2006). Prado e Gibbs (1993) e Pennington et al. (2000) interpretam a atual distribuição fragmentada das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (STDF) como evidência

de uma distribuição contínua originada em períodos secos do Último Máximo Glacial (LGM) e denominada de arco Pleistoceno. O avanço das savanas no LIG, seguido de sua retração no LGM e a ampla distribuição das STDF nesse mesmo período explicam a existência de encaves de cerrado isolados dentro caatinga.

#### 4.4.2 As savanas e os campos rupestres

Relações florísticas entre savanas e campos rupestres podem ser inferidas pela existência de espécies em comum, a exemplo de *Bulbostylis junciformis*, *Cissampelos ovalifolia* e *Periandra mediterranea*, mas esses dois ambientes possuem menor grau de similaridade em si do que se poderia supor. Os campos rupestres da Amazônia e as savanas amazônicas formam dois subgrupos que, juntos, constituem um grupo maior dentro de um contexto Amazônico. Apesar das diferenças florísticas claras entre eles, os dois subgrupos amazônicos foram um grupo maior que poderia ser chamado de “ambientes aberto da Amazônia”. Essa clara diferença, no entanto, não é notada quando observamos os campos rupestres do espinhaço e o cerrado *s.s.* Aparentemente, ambos compartilham espécies, e devido a isso, podem ser enquadrados dentro de um cerrado *sensu latu* (Fig. 3), porém, a similaridade entre diferentes áreas de campos rupestres do Espinhaço é mais forte entre si, como um grupo coeso, do que com o cerrado *s.s.*, mesmo considerando campos rupestres distantes entre si (Fig. 4).

### 4.5 Conclusão

As floras das fisionomias savânicas e campestres tropicais do Brasil não podem ser agrupadas em um único grupo. Savanas e campos rupestres guardam particularidades próprias de cada ambiente onde habitam. As savanas da caatinga, savanas amazônicas e cerrado *s.s.* compartilham várias espécies entre si, mas não o suficiente para que possam ser classificadas com uma savana geral brasileira. É cada vez mais evidente que houveram conexões entre e o cerrado e as savanas mais isoladas na caatinga, que evidenciam, por exemplo, a maior proximidade da Chapada do Araripe e Chapada Diamantina com o cerrado, no entanto, apesar das várias espécies em comum com o cerrado, várias savanas da caatinga já apresentam muitas diferenças florísticas próprias, que caracterizaram-as como um grupo nas análises.

Savanas e campos rupestres, apesar de dividirem espaço dentro dos biomas Floresta Amazônica e Cerrado, podem ser tratados como dois tipos diferentes de vegetação do ponto de vista florístico. Essa divisão fica clara no grupo amazônico (ver ZAPPI et al. 2017, DEVECCHI et al. 2020), mas as relações entre campo rupestre e cerrado ainda estão sendo

investigadas e carecem de estudos mais detalhados sobre a história evolutiva e composição de espécies, para definir os limites entre ambos.

## Referências

- AB'SABER. 2003. Os domínios de natureza do Brasil: potencialidades paisagísticas. Ateliê Editorial, São Paulo.
- APG, The Angiosperm Phylogeny. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.* 181(11):1–20, 2016.
- ARAÚJO, M.A.; ROCHA, A.E.; MIRANDA, I.; BARBOSA, R. Hydro-edaphic conditions defining richness and species composition in savanna areas of the northern Brazilian Amazonia. *Biodivers.* 2017.
- BATALHA, M.A.; ARAGAKI, S.; MANTOVANI, W. Florística do Cerrado em Emas (Pirassununga, SP). *Bol. Botânica da Univ. São Paulo* 1649–64, 1997.
- BATALHA, M.A.; MANTOVANI, W. Floristic Composition of the Cerrado in the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita Do Passa Quatro, Southeastern Brazil). *Acta Bot. Brasilica* 15(3):289–304, 2001.
- BFG [THE BRAZIL FLORA GROUP]. Growing knowledge: An overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguesia* 66(4):1085–1113, 2015.
- BUENO, M.L.; PENNINGTON, R.T.; DEXTER, K.G.; KAMINO, L.H.Y.; PONTARA, V.; NEVES, D.M.; RATTER, J.A.; OLIVEIRA-FILHO, A.T. Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. *Ecography (Cop.)*. 40(3):403–414, 2017.
- CASTRO, A.A.J.F. Comparação florística-geográfica (Brasil) e Fitossociológica (Piauí-São Paulo) de amostras de cerrado. 1994. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1994.
- CASTRO, A.A.J.F.; MARTINS, F.R. Cerrados do Brasil e do Nordeste: caracterização, área de ocupação e considerações sobre a sua fitodiversidade. *Pesquisa em Foco* 7(9):147–178, 1999..
- CHACON, R.G.; OLIVEIRA, M. de S.; PAIVA, V.F.; HERMETO, T.V.G.; SILVA, M.C. Flora da estação ecológica do jardim botânico de Brasília, Distrito Federal. *Heringian* 8(2):131–201, 2014.
- CLARKE, K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18(1):117–143, 1993.
- 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. *J. Biogeogr.* 46(8):1723–1733, 2019.
- COSTA, G.C.; LEDRU, M.-P.; SHEPARD, D.B.; HAMPE, A.; WERNECK, F.P.; MARTINEZ, P.A.; MORITZ, C.; MAZZOCHINI, G.G.; CARNAVAL, A.C. Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27(3):285–297, 2017.
- COSTA, I.R.; ARAÚJO, F.S.; LIMA-VERDE, L.W. Flora e aspectos auto-ecológicos de um

- encrave de cerrado na chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 18(4):759–770, 2004.
- COUTINHO, Leopoldo Magno. *Biomias brasileiros*. 1 ed. Oficina de Textos, São Paulo. 2016.
- DEVECCHI, M.; LOVO, J.; MORO, M.; ANDRINO, C.; BARBOSA-SILVA, R.; VIANA, P.; GIULIETTI, A.; GUILHERME, A.; WATANABE, M.; ZAPPI, D. Beyond forests in the Amazon: biogeography and floristic relationships of the Amazonian savannas. *Bot. J. Linn. Soc.* 201–26, 2020.
- EITEN, G. The Cerrado Vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* 38201–241, 1972.
- EITEN, G. Brazilian " Savannas ". In *Ecology of Tropical Savannas* p.26–47, 1982.
- FRANCENER, A.; HALL, C.F.; PORFÍRIO-JÚNIOR, É.D.; ARAÚJO, W.S. Flora fanerogâmica da Floresta Nacional de Silvânia, Goiás, Brasil. *Enciclopédia Biosf.* 8(14):1263, 2012.
- FERNANDES, M.F.; CARDOSO, D.; DE QUEIROZ, L.P. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. *J. Arid Environ.* 174(October):104079, 2019.
- GOTELLI, N.J.; ELLISON, A.M. *Princípios de Estatística em Ecologia*. Artmed, Porto Alegre. 2011.
- IBGE. 2012. *Manual técnico da vegetação brasileira*. 2 ed. Rio de Janeiro.
- IBGE. 2019. *Mapas dos Biomas do Brasil*. Inst. Bras. Geogr. e Estatística - IBGE.
- ISHARA, K.L.; DÉSTRO, G.F.G.; MAIMONI-RODELLA, R.C.S.; YANAGIZAWA, Y.A.N.P. Composição florística de remanescente de cerrado sensu stricto em Botucatu, SP. *Rev. Bras. Botânica* 31(4):575–586, 2009.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. *Numeral Ecology*. 3 ed. Elsevier, Oxford. 2012.
- VON LINSINGEN, L.; SONEHARA, J.D.S.; UHLMANN, A.; CERVI, A. Composição florística do Parque Estadual do Cerrado de Jaguariaíva, Paraná, Brasil. *Acta Biológica Parana.* 35197–232, 2014.
- MAGNUSSON, W.E.; LIMA, A.P.; ALBERNAZ, A.L.K.M.; SANAIOTTI, T.M.; GUILLAUMET, J.-L. Composição florística e cobertura vegetal das savanas na região de Alter do Chão, Santarém - PA. *Rev. Bras. Botânica* 31(1):165–177, 2008.
- MANTOVANI, W.; MARTINS, F.R. Florística do Cerrado na Reserva Biológica de Moji Guaçu, SP. *Acta Bot. Brasilica* 7(1):33–60, 1993.
- MIRANDA, I.S.; ABSY, M.L. Fisionomia das savanas de Roraima, Brasil. *Acta Amaz.* 30(3):423–423, 2000.
- MORO, M.F.; CASTRO, A.S.F.; ARAÚJO, F.S. Composição florística e estrutura de um fragmento de vegetação savânica sobre os tabuleiros pré-litorâneos na zona urbana de Fortaleza, Ceará. *Rodriguésia* 62(2):407–423, 2011.
- MORO, M.F.; NIC LUGHADHA, E.; ARAÚJO, F.S.; MARTINS, F.R. A Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. *Bot. Rev.* 82(2):91–148, 2016.
- NEPOMUCENO, I., SOUZA, E., ZAPPI, D., MOREIRA, M., NEPOMUCENO, F.Á. & MORO, M.F. Savannas of the Brazilian semiarid region: what do we learn from floristics? *Acta Bot. Brasilica. no prelo.*

- NERI, A.V.; SAPORETTI JUNIOR, A.W.; MARTINS, S.V.; MEIRA NETO, J.A.A.; SILVA, A.F. Composição florística de uma área de cerrado sensu stricto no município de Senador Modestino Gonçalves, Vale do Jequitinhonha (MG) e análise de similaridade florística de algumas áreas de cerrado em Minas Gerais. *Rev. Árvore* 31(6):1109–1119, 2007.
- OKSANEN, J.; BLANCHET, F.G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; MINCHIN, P.R.; O'HARA, R.B.; SIMPSON, G.L.; SOLYMOS, P.; HENRY, M.; STEVENS, H.; SZOECES, E.; MAINTAINER, H.W. Community Ecology Package: ordination, diversity and dissimilarities. *Community Ecol. Packag.* 2(9):1–297, 2019.
- OLIVEIRA, A.C.P.; PENHA, A.S.; SOUZA, R.F.; LOIOLA, M.I.B. Composição florística de uma comunidade savânica no Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 26(3):559–569, 2012.
- OLIVEIRA MOTA, N.F.; WATANABE, M.T.C.; ZAPPI, D.C.; HIURA, A.L.; PALLOS, J.; VIVEROS, R.S.; GIULIETTI, A.M.; VIANA, P.L. Amazon canga: The unique vegetation of Carajás revealed by the list of seed plants. *Rodriguesia* 69(3):1435–1488, 2018.
- 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.; KASSEM, K.R. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. *Bioscience* 51(11):933–938, 2001.
- PENNINGTON, R.T.; LEWIS, G.P.; RATTER, J.A. An Overview of the Plant Diversity, Biogeography and Conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. In *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests* (R. T. Pennington, G. P. Lewis, & J. A. Ratter, eds) CRC Press, p.1–24. 2006.
- PRADO, D.E.; GIBBS, P.E. Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forests of South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80(4):902, 1993.
- PENNINGTON, R.T.; PRADO, D.E.; PENDRY, C.A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J. Biogeogr.* 27(2):261–273, 2000.
- RATTER, J.A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J.F. Analysis of the Floristic Composition of the Brazilian Cerrado Vegetation Iii: Comparison of the Woody Vegetation of 376 Areas. *Edinburgh J. Bot.* 60(01):57–109, 2003.
- RATTER, J.A.; DARGIE, T.C.D. An analysis of the floristic composition of 26 Cerrado areas in Brazil. *Edinburgh J. Bot.* 49(2):235–250, 1992.
- RATTER, J.A.; RIBEIRO, J.F.; BRIDGEWATER, S. The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. *Ann. Bot.* 80(0305–7364):223–230, 1997.
- RESENDE-MOREIRA, L.C.; KNOWLES, L.L.; THOMAZ, A.T.; PRADO, J.R.; SOUTO, A.P.; LEMOS-FILHO, J.P.; LOVATO, M.B. Evolving in isolation: Genetic tests reject recent connections of Amazonian savannas with the central Cerrado. *J. Biogeogr.* 46(1):196–211, 2018.
- SILVEIRA, F.A.O. et al. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil* 403(1–2):129–152, 2016.
- SOUZA, V.C.; LORENZI, H. *Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas do Brasil, baseado em APG IV.* 4 ed. Jardim

- Botânico Plantarum, Nova Odessa, SP. 2019.
- WALTER, B.M.T; DURIGAN, G.; MUNHOZ, C.B.R; RIBEIRO, J.F. Fitofisionomias do Cerrado: classificação, métodos e amostragens fitossociológicas. In: Eisenlohr PV, Felfili JM, Melo MMRF, Andrade LA, Neto JAAM (eds) Fitossociologia no Brasil: mistodos e estudos de casos. Editora UFV. p.183-212, 2015.
- WEISER, V.L.; GODOY, S.A.P. Florística em um hectare de cerrado stricto sensu na ARIE - cerrado Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. Acta Bot. Brasilica 15(2):201–212, 2005.
- ZAPPI, C.; MORO, M.F.; WALKER, B.; MEAGHER, T.; VIANA, P.L.; MOTA, N.F.O.; WATANABE, M.T.C.; LUGHADHA, E.N. Plotting a future for Amazonian canga vegetation in a campo rupestre context. PLoS One 14(8):1–19, 2019.
- ZAPPI, D.C.; MORO, M.F.; MEAGHER, T.R.; NIC LUGHADHA, E. Plant Biodiversity Drivers in Brazilian Campos Rupestres: Insights from Phylogenetic Structure. Front. Plant Sci. 8(December):1–15, 2017.

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apresentamos aqui dados florísticos e análises estatísticas sobre as savanas da caatinga. As áreas com esse tipo de vegetação foram consideradas historicamente como encaves de cerrado no Nordeste e nossos estudos apontaram que há divergências florísticas para classificá-las unicamente como encaves de vegetação de cerrado.

Apesar da fisionomia savânica, encontramos no capítulo 1 que a flora das savanas da caatinga é formada por uma mistura de espécies típicas da flora do cerrado e da flora da caatinga. Além disso, nessas savanas exist maior riqueza de espécies terófitas em detrimento a espécies hemicriptófitas e fanerófitas, que são as formas de vidas mais comuns no cerrado.

No capítulo 2, com as análises biogeográficas realizadas, observamos que não é possível classificar as paisagens campestres e savânicas como um grupo só. As savanas brasileiras, aqui inclusas savanas amazônicas, savanas da caatinga e cerrado, divergem floristicamente, embora compartilhem alguns táxons e a fisionomia. Os campos rupestres também divergiram, os campos rupestres amazônicos são um grupo florístico distinto dos campos rupestres do Espinhaço. O primeiro está mais relacionado às savanas amazônicas, enquanto o segundo parece se agrupar com o cerrado. Assim, as vegetações savânicas e campestres guardam particularidades de cada ambiente em sua flora e que inviabilizam classificá-las como um único grupo vegetacional.

Diante disso, esperamos ter elucidado a questão florística dessas áreas, com a base de dados criada e com as análises realizadas. Ressaltamos, no entanto, que estudos de caráter estrutural são necessários para melhor caracterização da da vegetação, dando assim mais embasamento na classificação dessas áreas.

## REFERÊNCIAS

- AB'SABER. 2003. **Os domínios de natureza do Brasil**: potencialidades paisagísticas. Ateliê Editorial, São Paulo.
- APG, The Angiosperm Phylogeny. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, Oxford, [S.l.], v. 181, n. 11, p.1–20, 2016.
- ARAI, M. 2006. A grande elevação eustática do Mioceno e sua influência na origem do Grupo Barreiras. Geol. USP. **Série Científica**, São Paulo, v. 6, p. 01–06.
- ARAÚJO, F.S.; COSTA, R.C.; LIMA, J.R.; VASCONCELOS, S.F.; GIRÃO, L.C.; SOBRINHO, M.S.; BRUNO, M.M.A.; SOUZA, S.S.G.; NUNES, E.P.; FIGUREIREDO, M.A.; LIMA-VERDE, L.W.; LOIOLA, M.I.B. Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 62, p. 341–366, 2011.
- ARAÚJO, M.A.; ROCHA, A.E.; MIRANDA, I.; BARBOSA, R. Hydro-edaphic conditions defining richness and species composition in savanna areas of the northern Brazilian Amazonia. **Biodiversity Data Journal**, [S.l.], v. 5, p. 1-19, 2017.
- BALSAMO, F.; STORTI, F.; SALVINI, F.; SILVA, A.T.; LIMA, C.C. Structural and petrophysical evolution of extensional fault zones in low-porosity, poorly lithified sandstones of the Barreiras Formation, NE Brazil. **J. Journal of Structural Geology**, [S.l.], v. 32, p. 1806–1826, 2010.
- BATALHA M.A.; MARTINS F.R. Life-form spectra of Brazilian cerrado sites. **Flora**, [S.l.], v. 197, p. 452–460, 2002.
- BATALHA, M. A.; ARAGAKI, S.; MANTOVANI, W. Florística do Cerrado em Emas (Pirassununga, SP). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 16, p. 49–64, 1997.
- BATALHA, M. A.; MARTINS, F. R. Floristic, frequency and vegetation life-form of a Cerrado site. **Brazilian Journal of Biology**, São Paulo, v. 64, n. 2, p. 203–209, 2004.
- BATALHA, M.A.; ARAGAKI, S; MANTOVANI, W. Florística do Cerrado em Emas (Pirassununga, SP). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 16, p. 46–64, 1997.
- BATALHA, M.A.; MANTOVANI, W. Floristic Composition of the Cerrado in the Pé-De-Gigante Reserve (Santa Rita Do Passa Quatro, Southeastern Brazil). **Acta Botanica Brasilica**, Brasília, v. 15, n. 3, p. 289–304, 2001.
- BFG [THE BRAZIL FLORA GROUP]. Brazilian flora 2020: Innovation and collaboration to meet target 1 of the global strategy for plant conservation (GSPC). **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 69, p. 1513–1527, 2018.
- BFG [THE BRAZIL FLORA GROUP]. Growing knowledge: An overview of Seed Plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 66, n. 4, p. 1085–1113, 2015.

BUENO, M.L.; PENNINGTON, R.T.; DEXTER, K.G., KAMINO, L.H.Y.; PONTARA, V.; NEVES, D.M; RATTER, J.A.; OLIVEIRA-FILHO, A.T. Effects of Quaternary climatic fluctuations on the distribution of Neotropical savanna tree species. **Ecography**, [S.l.], v. 40, n. 3, p. 403–414, 2017.

BURIL, M.T.; ALVES, M. Flora da Usina São José, Igarassu, Pernambuco: Convolvulaceae. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 62, p. 93–105. 2011.

CASTRO, A. A. J. F. **Comparação florística-geográfica (Brasil) e Fitossociológica (Piauí-São Paulo) de amostras de cerrado**. Universidade Estadual de campinas, 1994.

CASTRO, A. A. J. F. et al. How Rich is the Flora of Brazilian Cerrados? **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Missouri, v. 86, n. 1, p. 192–224, 1999.

CASTRO, A. A. J. F.; MARTINS, F. R. Cerrados do Brasil e do Nordeste: caracterização, área de ocupação e considerações sobre a sua fitodiversidade. **Pesquisa em Foco**, São Luís, v. 7, n. 9, p. 147–178, 1999.

CASTRO, A.A.J.F. **Comparação florística-geográfica (Brasil) e Fitossociológica (Piauí-São Paulo) de amostras de cerrado**. 1994. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1994.

CASTRO, A.A.J.F.; CASTRO, N.M.C.F.; COSTA, J.M.; et al. 2007. Cerrados Marginais do Nordeste e Ecótonos Associados. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v 5, p. 273–275.

CHACON, R. G. et al. Flora da estação ecológica do jardim botânico de Brasília, Distrito Federal. **Heringiana**, Brasília, v. 8, n. 2, p. 131–201, 2014.

CLARKE, K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. **Australian Journal of Ecology**, [S.l.], v. 18, n. 1, p. 117–143, 1993.

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**, [S.l.], v. 46, n. 8, p. 1723–1733, 2019.

COSTA, A.C.M.; MORO, M.F.; MARTINS, F.R. Raunkiaerian life-forms in the Atlantic forest and comparisons of life-form spectra among Brazilian main biomes. **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo, v. 39, p. 833–844, 2016.

COSTA, G.C.; LEDRU, M.-P.; SHEPARD, D.B.; HAMPE, A.; WERNECK, F.P.; MARTINEZ, P.A.; MORITZ, C.; MAZZOCHINI, G.G.; CARNAVAL, A.C. Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. **Global Ecology and Biogeography**, [S.l.], v. 27, n. 3, p. 285–297, 2017.

COSTA, I. R. DA; ARAÚJO, F. S. DE; LIMA-VERDE, L. W. Flora e aspectos auto-ecológicos de um enclave de cerrado na chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Brasília, v. 18, n. 4, p. 759–770, 2004.

COSTA, I.R.; ARAÚJO, F.S.; LIMA-VERDE, L.W. Flora e aspectos auto-ecológicos de um enclave de cerrado na chapada do Araripe, Nordeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Brasília, v. 18, p. 759–770, 2004.

COSTA, ML. Aspectos geológicos dos lateritos da Amazônia. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 21, p. 146–160, 1991.

COUTINHO, Leopoldo Magno. **Biomias brasileiros**. 1 ed. Oficina de Textos, São Paulo. 2016.

CRIA. **Centro de Referência e Informação Ambiental**. 2019. SpeciesLink. Disponível em: <http://www.splink.org.br>. Acesso em: 25 setembro 2019.

DELGADO-JÚNIOR, G.C.; BURIL, M.T.; ALVES, M. Convolvulaceae do Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 65, p. 425–442, 2014.

DEVECCHI, M.; LOVO, J.; MORO, M.; ANDRINO, C.; BARBOSA-SILVA, R.; VIANA, P.; GIULIETTI, A.; GUILHERME, A.; WATANABE, M.; ZAPPI, D. Beyond forests in the Amazon: biogeography and floristic relationships of the Amazonian savannas. **Botanical Journal of the Linnean Society**, Oxford, v. 20, p. 201–26, 2020.

EITEN, G. Brazilian “Savannas”. In: HUNTLEY, HJ; et al. (eds.) **Ecology of Tropical Savannas**. Heidelberg, Springer-Verlag Berlin, 1982. p. 25-47,

EITEN, G. The Cerrado Vegetation of Brazil. **Botanical Review**, Nova Iorque, v. 38, p. 201–241, 1972.

FELFILI, J.M.; SILVA-JÚNIOR, M.C.; REZENDE, A.V.; MACHADO, J.W.B.; WALTER, B.M.T.; SILVA, P.E.N.; HAY, J.D. Análise comparativa da florística e fitossociologia da vegetação arbórea do Cerrado sensu stricto na Chapada Pratinha, DF-Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Brasília, v. 6, p. 27–46, 1992.

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 Arid Environments**, [S.l.], v. 174, n. October, p. 0140-1963, 2019.

FERRI, M. G. Os cerrados, um grupo de formas de vegetação semelhantes às savanas. **Revista do Serviço Público**, Brasília, v. 40, n. 4, p. 57–62, 1983.

FIGUEIREDO, M. A. A cobertura vegetal do Ceará (Unidades Fitoecológicas). In: **Atlas do Ceará**. Fortaleza: Governo do Estado do Ceará; IPLANCE, 1998. p. 65.

FIGUEIREDO, M. A.; FERNANDES, A. Encraves de cerrado no interior do Ceará. **Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 18, n. 2, p. 103–106, 1987.

FIGUEIREDO, M.A. Nordeste do Brasil: relíquias vegetacionais no semi-árido cearense (cerrado). **Coleção Mossoroense. Série B.**, Mossoró, v. 646, p. 3-13, 1989.

Flora do Brasil 2020 em construção. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. 2019. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acesso em: 19 dezembro 2020.

FRANCENER, A.; HALL, C.F.; PORFÍRIO-JÚNIOR, É.D.; ARAÚJO, W.S. Flora fanerogâmica da Floresta Nacional de Silvânia, Goiás, Brasil. **Enciclopédia Biosfera**, Goiânia, v. 8, n. 14, p. 1263, 2012.

FUNCEME. **Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos**. Dados Históricos. Ceará, 2019. Disponível em: [http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Download\\_de\\_series\\_historicas/DownloadChuvasPublico.php](http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Download_de_series_historicas/DownloadChuvasPublico.php). Acesso em: 12 abril 2019.

FURLEY, P. A. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. **Global Ecology and Biogeography**, [S.l.], v. 8, n. 3–4, p. 223–241, 1999.

GIBBS, P. E.; FREITAS, H. D. E.; AO, L. Floristic Composition and Community Structure in an Area of Cerra do in SE Brazil. **Flora**, [S.l.], v. 173, p. 433–449, 1983.

GOODLAND, R. A Physiognomic Analysis of the “Cerrado” Vegetation of Central Brasil. **Journal of Ecology**, Londres, v. 59, n. 2, p. 411–419, 1971.

GOODLAND, R.J.A.; FERRI, M.G. **Ecologia do Cerrado**. São Paulo, Editora Itatiaia. 1979.

GOTELLI, N.J.; ELLISON, A.M. **Princípios de Estatística em Ecologia**. Artmed, Porto Alegre. 2011.

HARLEY, R.M.; GIULIETTI, A.M.; GRILO, A.S.; et al. 2005. Cerrado. *In*: JUNCÁ, F.; FUNCH, L.; ROCHA, W. (orgs.) **Biodiversidade e Conservação da Chapada Diamantina**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 2005. p. 121-152.

HERINGER, E.P.; BARROSO, G.M.; RIZZO, J.A.; RIZZINI, C.T. A Flora do Cerrado. *In*: FERRI, M.G. (ed.) **IV Simpósio sobre o Cerrado**. São Paulo, Brasil: Editora Universidade de São Paulo, 1977. p. 211–232.

IBGE. 2012. Manual técnico da vegetação brasileira. 2 ed. Rio de Janeiro.

IBGE. 2019. Mapas dos Biomas do Brasil. Inst. Bras. Geogr. e Estatística - IBGE.

IBGE. **Mapas dos Biomas do Brasil**. Disponível em: [https://geofp.ibge.gov.br/informacoes\\_ambientais/estudos\\_ambientais/biomas/mapas/biomas\\_5000mil.pdf](https://geofp.ibge.gov.br/informacoes_ambientais/estudos_ambientais/biomas/mapas/biomas_5000mil.pdf). Acesso em 24 outubro 2020.

IPECE. **Instituto de Pesquisa e Estratígia Econômica do Ceará**. Ceará, 2007. Disponível em: <http://www2.ipece.ce.gov.br/atlas/lista/index.htm>. Acesso em 18 março 2019.

ISHARA, K.L.; DÉSTRO, G.F.G.; MAIMONI-RODELLA, R.C.S.; YANAGIZAWA, Y.A.N.P. Composição florística de remanescente de cerrado sensu stricto em Botucatu, SP. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 31, n. 4, p. 575–586, 2009.

JUNCÁ, F.A.; FUNCH, L.; ROCHA, W. **Biodiversidade e conservação da Chapada Diamantina**. Brasília, Ministerio do Meio Ambiente. 2005.

KLINK, C.A.; MACHADO, R.B. A conservação do Cerrado brasileiro. **Megadiversidade**, Bleo Horizonte, v. 1, n. 4, p. 147–155, 2005.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 3 ed. Elsevier, Oxford. 2012.

LIMA, I.G.; ALBUQUERQUE, A.M.L.; DIAS, A.C.A.; LOIOLA, M.I.B. Flora do Ceará, Brasil: Polygalaceae. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 69, p. 673–692, 2018.

MAGNUSSON, W.E.; LIMA, A.P.; ALBERNAZ, A.L.K.M.; SANAIOTTI, T.M.; GUILLAUMET, J.-L. Composição florística e cobertura vegetal das savanas na região de Alter do Chão, Santarém - PA. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 31, (1):165–177, 2008.

MANTOVANI, W. **Composição e similaridade florística fenologia e espectro biológico da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu**. 1983. Dissertação (Mestrado em Biologia) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1983.

MANTOVANI, W.; MARTINS, F. R. Florística do Cerrado na Reserva Biológica de Mogi Guaçu, SP. **Acta Botanica Brasilica**, Brasília, v. 7, n. 1, p. 33–60, 1993.

MARTINS, F.R.; BATALHA, M.A. Formas de vida, espectro biológico de Raunkiaer e fisionomia da vegetação. In: FELFILI, J.M.; et al. (orgs.) **Fitossociologia no Brasil – Métodos e estudos de caso**. Editora UFV, 2011. p. 44-85.

MENEZES, M.O.T.; TAYLOR, N.P.; LOIOLA, M.I.B. Flora do Ceará, Brasil: Cactaceae. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 64, p. 757–774, 2013.

MIRANDA, I.S.; ABSY, M.L. Fisionomia das savanas de Roraima, Brasil. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 30, n. 3, p. 423–423, 2000.

MIRANDA, I.S.; ALMEIDA, S.S.; DANTAS, P.J. Florística e estrutura de comunidades Shróreas em cerrados de Rondônia, Brasil. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 36, p. 419–430, 2006.

MORI, S.A.; SILVA, L.A.M.; LISBOA, G.; CORADIN, L. **Manual de manejo do herbário fanerogâmico**. 2nd. ed. Ilhéus, Bahia, CEPLAC. 1989.

MORO, M. F.; CASTRO, A. S. F.; ARAÚJO, F. S. Composição florística e estrutura de um fragmento de vegetação savânica sobre os tabuleiros pré-litorâneos na zona urbana de Fortaleza, Ceará. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 62, n. 2, p. 407–423, 2011.

MORO, M.F.; LUGHADHA, E.N.; FILER, D.L.; ARAÚJO, F.S.; MARTINS, F.R. A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: a synthesis of floristic and phytosociological surveys. **Phytotaxa**, Nova Zelândia, v. 160, p. 1-118, 2014.

MORO, M.F.; MACEDO, M.B.; MOURA-FÉ, M.M.; CASTRO, A.S.F.; COSTA, R.C. Vegetação, unidades fitoecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 66, n. 3, p. 717–743, 2015.

MORO, M.F.; NIC LUGHADHA, E.; ARAÚJO, F.S.; MARTINS, F.R. A Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. **Botanical Review**, Nova Iorque, v. 82, n. 2, p. 91–148, 2016.

MUNHOZ, C. B. R.; PROENÇA, C. E. B. Composição florística do município de Alto Paraíso de Goiás na Chapada dos Veadeiros. **Bol. Herb. Ezechias Paulo Heringer**, Brasília, v. 3, p. 102–150, 1998.

NEPOMUCENO, F.A.A.; SOUZA, E.B.; NEPOMUCENO, I.V.; MIGUEL, L.M.; CABRAL, E.L.; LOIOLA, M.I.B. The genus Borreria (Spermacoaceae, Rubiaceae) in the state of Ceará, Brazil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 69, p. 715–731, 2018.

NEPOMUCENO, I.; SOUZA, E.; ZAPPI, D.; MOREIRA, M.; NEPOMUCENO, F.A.; MORO, M.F. Savannas of the Brazilian semiarid region: what do we learn from floristics? **Acta Botanica Brasilica**, Brasília, *no prelo*.

NERI, A.V.; SAPORETTI JUNIOR, A.W.; MARTINS, S.V.; MEIRA NETO, J.A.A.; SILVA, A.F. Composição florística de uma área de cerrado sensu stricto no município de Senador Modestino Gonçalves, Vale do Jequitinhonha (MG) e análise de similaridade florística de algumas áreas de cerrado em Minas Gerais. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 31, n. 6, p. 1109–1119, 2007.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F.G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; MINCHIN, P.R.; O'HARA, R.B.; SIMPSON, G.L.; SOLYMOS, P.; HENRY, M.; STEVENS, H.; SZOECS, E.; MAINTAINER, H.W. Community Ecology Package: ordination, diversity and dissimilarities. **Community Ecol. Packag.**, [S.l.], v. 2, n. 9, p. 1–297, 2019.

OLIVEIRA MOTA, N.F.; WATANABE, M.T.C.; ZAPPI, D.C.; HIURA, A.L.; PALLOS, J.; VIVEROS, R.S.; GIULIETTI, A.M.; VIANA, P.L. Amazon canga: The unique vegetation of Carajás revealed by the list of seed plants. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 69, n. 3, p. 1435–1488, 2018.

OLIVEIRA, A.C.P.; PENHA, A.S.; SOUZA, R.F.; LOIOLA, M.I.B. Composição florística de uma comunidade savânica no Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Brasília, v. 26, n. 3, p. 559–569, 2012.

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.; KASSEM, K.R. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. **BioScience**, [S.l.], v. 51, n. 11, p. 933–938, 2001.

PENNINGTON, R.T.; LEWIS, G.P.; RATTER, J.A. An Overview of the Plant Diversity, Biogeography and Conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. *In*: PENNINGTON, R. T.; LEWIS, G. P.; RATTER, J. A. (Eds.). **Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests**. CRC Press, 2006. p. 1–24.

PENNINGTON, R.T.; PRADO, D.E.; PENDRY, C.A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, [S.l.], v. 27, n. 2, p. 261–273, 2000.

PRADO, D.E.; GIBBS, P.E. Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forests of South America. **Ann. Missouri Bot. Gard.**, Missouri, v. 80, n. 4, p. 902, 1993.

QUEIROZ, L. P. et al. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (Eds.). **Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America**. Springer, 2017. p. 482. 2017.

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

QUEIROZ, R.T.; MORO, M.F.; LOIOLA, M.I.B. Evaluating the relative importance of woody versus non-woody plants for alpha-diversity in a semiarid ecosystem in Brazil. **Plant Ecol. Evol.**, [S.l.], v. 148, p. 361–376, 2015.

RATTER, J. A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J. F. Analysis of the Floristic Composition of the Brazilian Cerrado Vegetation III: Comparison of the Woody Vegetation of 376 Areas. **Edinburgh Journal of Botany**, Cambridge, v. 60, n. 01, p. 57–109, 2003.

RATTER, J. A.; DARGIE, T. C. D. An analysis of the floristic composition of 26 Cerrado areas in Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, Cambridge, v. 49, n. 2, p. 235–250, 1992.

RATTER, J. A.; RIBEIRO, J. F.; BRIDGEWATER, S. The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. **Annals of Botany**, [S.l.], v. 80, n. 0305–7364, p. 223–230, 1997.

RESENDE-MOREIRA, L.C.; KNOWLES, L.L.; THOMAZ, A.T.; PRADO, J.R.; SOUTO, A.P.; LEMOS-FILHO, J.P.; LOVATO, M.B. Evolving in isolation: Genetic tests reject recent connections of Amazonian savannas with the central Cerrado. **Journal of Biogeography**, [S.l.], v. 46, n. 1, p.196–211, 2018.

RIBEIRO-SILVA, S.; MEDEIROS, M.B.; GOMES, B.M.; NAIANA, E. Angiosperms from the Araripe National Forest, Ceará, Brazil. **Check List**, [S.l.], v. 8, n. 4, p. 744–751, 2012.

RIZZINI, C.T. A Flora do Cerrado: Análise Florística dos Savannas Centrais. In: FERRI, M.G. (ed) **Simpósio sobre o Cerrado**. São Paulo, Brasil: Editora Universidade de São Paulo. p. 127–177. 1963.

ROCHA, W.J.S.F.; CHAVES, J.M.; ROCHA, C.C.; FUNCH, L.; JUNCÁ, F.A. Avaliação ecológica rápida da Chapada Diamantina. In: JUNCÁ, F.; FUNCH, L.; ROCHA, W. (orgs) **Biodiversidade e Conservação da Chapada Diamantina**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente. p. 29-45. 2005.

SANTOS, H.G.; JACOMINE, P.K.T.; ANJOS, L.H.C.; et al. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 5nd. ed. Brasília, DF, Embrapa Solos. 2018.

SASAKI, D.; MELLO-SILVA, R. Levantamento florístico no cerrado de Pedregulho, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Brasília, v. 22, n. 1, p. 187–202, 2008.

SILVA, M. A. M. S. et al. Composição florística e características ecológicas de um cerrado em Nova Olinda, CE. **Caderno de Cultura e Ciência**, Crato, v. 14, n. 1, p. 70–85, 2015.

SILVA-MORAES, H.G.; CORDEIRO, I.; FIGUEIREDO, N. Flora and floristic affinities of the Cerrados of Maranhão state, Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, Cambridge, v. 76, p. 1–21, 2019.

SILVEIRA, F. A. O. et al. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. **Plant and Soil**, [S.l.], v. 403, n. 1–2, p. 129–152, 2016.

SIQUEIRA, A.S.; ARAÚJO, G. M. DE; SCHIAVINI, I. Caracterização florística da Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Fazenda Carneiro, Lagamar, MG, Brasil. **Biota Neotropica**, São Paulo, v. 6, n. 3, 2006.

SOARES-NETO, R.L.; CORDEIRO, L.S.; LOIOLA, M.I.B. Flora do Ceará, Brasil: Combretaceae. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 65, p. 685–700, 2014.

SOUZA, V.C.; FLORES, T.B.; COLLETTA, G.D.; COELHO, R.L. **Guia das Plantas do Cerrado**. Piracicaba, Taxon Brasil. 2018.

SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica Sistemática**: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas do Brasil, baseado em APG IV. 4 ed. Jardim Botânico Plantarum, Nova Odessa, SP. 2019.

TANNUS, J.L.S.; ASSIS, M.A. Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de cerrado, Itirapina - SP, Brasil. **Rev. Bras. Botânica**, São Paulo, v. 27, p. 489–506, 2004.

TEIXEIRA, A. M. C. et al. Angiosperm species of “Cerrado” sensu stricto in Terra Ronca State Park, Brazil: floristics, phytogeography and conservation. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 40, n. 1, p. 225–234, 2017.

THIERS, B. [continuously updated]. 2019. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>

TOWNSEND, C.R.; BEGON, M.; HARPER, J.L. **Fundamentos em Ecologia**. Porto Alegre, Artmed. 2009.

VON LINSINGEN, L.; SONEHARA, J.D.S.; UHLMANN, A.; CERVI, A. Composição florística do Parque Estadual do Cerrado de Jaguariaíva, Paraná, Brasil. **Acta Biológica Paranaense**, Curitiba, v. 35, p. 197–232, 2014.

WALTER, B. M. T.; CARVALHO, A. M.; RIBEIRO, J. F. Conceito de Savana e de seu Componente Cerrado. In: RIBEIRO, J. F.; ALMEIDA, S. P.; SANO, S. M. (Eds.). **Cerrado**: ecologia e flora. Embrapa, 2008. p. 21–45.

WALTER, B.M.T; DURIGAN, G.; MUNHOZ, C.B.R; RIBEIRO, J.F. Fitofisionomias do Cerrado: classificação, métodos e amostragens fitossociológicas. *In*: EISENLOHR, P.V.; FELFILI JM, M.M.R.F.; ANDRADE, L.A.; NETO, J.A.A.M. (eds) **Fitossociologia no Brasil**: mistodos e estudos de casos. Editora UFV. p.183-212, 2015.

WEISER, V. DE L.; GODOY, S. A. P. Florística em um hectare de cerrado stricto sensu na ARIE - cerrado Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. **Acta Botanica Brasilica**, Brasília, v. 15, n. 2, p. 201–212, 2005.

ZAPPI, C.; MORO, M.F.; WALKER, B.; MEAGHER, T.; VIANA, P.L.; MOTA, N.F.O.; WATANABE, M.T.C.; LUGHADHA, E.N. Plotting a future for Amazonian canga vegetation in a campo rupestre context. **PLoS ONE**, [S.l.], v. 14, n. 8, p. 1–19, 2019.

ZAPPI, D.C.; MORO, M.F.; MEAGHER, T.R.; NIC LUGHADHA, E. Plant Biodiversity Drivers in Brazilian Campos Rupestres: Insights from Phylogenetic Structure. *Frontiers in Plant Science*, [S.l.], v. 8, n. December, p. 1–15, 2017.

**APÊNDICE A - DESCRIÇÃO DAS ÁREAS UTILIZADAS NAS ANÁLISES DESSE ESTUDO**

DESCRIÇÃO DAS ÁREAS UTILIZADAS NAS ANÁLISES DESSE ESTUDO  
CONTENDO LOCALIZAÇÃO, CÓDIGO DA ÁREA, NÚMERO DE ESPÉCIES NATIVAS  
E A RESPECTIVA REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA.

<b>Vegetation type Area (municipality/state)</b>	<b>Area code</b>	<b>N° species</b>	<b>Reference</b>
<b>Caatinga Savanna</b>			
Granja, Ceará	SCa_Gran_CE1	109	NEPOMUCENO et al. 2020
Granja, Ceará	SCa_Gran_CE2	98	NEPOMUCENO et al. 2020
Granja, Ceará	SCa_Gran_CE3	66	NEPOMUCENO et al. 2020
Martinópole, Ceará	SCa_Mart_CE4	74	NEPOMUCENO et al. 2020
Barbalha, Ceará	SCa_Barb_CE5	94	COSTA; ARAÚJO; LIMA-VERDE, 2004
Fortaleza, Ceará	SCa_Fort_CE6	119	MORO; CASTRO; ARAÚJO, 2011
Rio do Fogo, Rio Grande do Norte	SCa_RioF_RN1	90	OLIVEIRA et al. 2012
Chapada Grande, Piauí	SCa_CGra_PI1	67	CASTRO, 1994
Pico das Almas, Bahia	SCa_Pico_BA1	254	STANNARD, 1995
Floresta Nacional do Araripe, Ceará	SCa_Arar_CE12	65	RIBEIRO-SILVA et al. 2012
Floresta Nacional do Araripe, Ceará	SCa_Arar_CE13	21	RIBEIRO-SILVA et al. 2012
Campo Maior, Piauí	SCa_Campo_PI4	110	FARIAS, 2003
Mucugê, Bahia	SCa_Mucu_BA2	89	HARLEY et al. 2005
Rio de Contas, Bahia	SCa_Contas_BA5	97	HARLEY et al. 2005
Parque Ambiental Paquetá, Piauí	SCa_Paqt_PI5	84	OLIVEIRA et al. 2007
<b>Amazonian Savanna</b>			
Monte Alegre, Pará	Sam_Male_PA1	326	DEVECCHI et al. 2020
Serra do Itauajuri, Pará	SAm_Itau_PA2	113	DEVECCHI et al. 2020
Marajó, Pará	SAm_Mara_PA3	38	LISBOA et al. 2012
Boa Vista, Roraima	SAm_BoaV_RR1	64	TAKEUCHI, 1960
Alter do Chão, Pará	SAm_Alter_PA4	115	MAGNUSSON et al. 2008
Rio Rupununi, Roraima	SAm_Rupu_RR2	286	MIRANDA; ABSY, 2000
Boa Vista, Roraima	SAm_BoaV_RR3	98	ARAÚJO et al. 2017
<b>Cerrado</b>			
Grão-Mogol, Minas Gerais	Cer_Grao_MG1	342	PIRANI et al. 2009
Parque Estadual Furnas do Bom Jesus, São Paulo	Cer_Furn_SP1	320	SASAKI; MELLO-SILVA, 2008
Distrito de Estreito, São Paulo	Cer_Estr_SP2	162	SASAKI; MELLO-SILVA, 2008
Brasília, Distrito Federal	Cer_Bras_DF1	602	CHACON et al. 2014
Santana do Pirapama, Minas Gerais	Cer_Pira_MG2	199	ZAPPI et al. 2014
Santana do Pirapama, Minas Gerais	Cer_Pira_MG3	70	ZAPPI et al. 2014
Santana do Pirapama, Minas Gerais	Cer_Pira_MG4	34	ZAPPI et al. 2014
Senador Modestino Gonçalves, Minas Gerais	Cer_Sena_MG7	79	NERI et al. 2007
Emas, São Paulo	Cer_Emas_SP4	327	BATALHA; ARAGAKI; MANTOVANI, 1997
Floresta Nacional de Silvânia,	Cer_Silv_GO1	128	FRANCENER et al. 2012

Goiás			
Floresta Nacional de Silvânia, Goiás	Cer_Silv_GO2	36	FRANCENER et al. 2012
Alto do Paraíso, Goiás	Cer_Alto_GO3	305	MUNHOZ et al. 1998
Alto do Paraíso, Goiás	Cer_Alto_GO4	54	MUNHOZ et al. 1998
Parque Estadual de Terra do Ronca, Goiás	Cer_Terra_GO5	211	TEIXEIRA, 2015
Parque Nacional das Emas	Cer_Emas_GO6	536	BATALHA; MARTINS, 2002
Parque Estadual do Cerrado, Paraná	Cer_PECe_PR1	206	VON LINSINGEN et al. 2014
Fazenda Carneiro, Minas Gerais	Cer_Carn_MG5	136	SIQUEIRA; ARAÚJO; SCHIAVANI, 2006
Fazenda Carneiro, Minas Gerais	Cer_Carn_MG6	29	SIQUEIRA; ARAÚJO; SCHIAVANI, 2006
Botucatu, São Paulo	Cer_Botu_SP3	163	ISHARA et al. 2009
Jalapão, Tocantins	Cer_Jala_TO1	524	ANTAR; SANO, 2019
<i>Crystalline Caatinga</i>			
Quixadá, Ceará	CCr_Quix_CE7	97	COSTA; ARAÚJO; LIMA- VERDE, 2009
Floresta, Pernambuco	CCr_Flor_PE1	84	COSTA; LIMA; FERNANDES, 2009
Crateús, Ceará	CCr_Crat_CE10	116	ARAÚJO et al. 2011
Floresta, Pernambuco	CCr_Flor_PE2	44	SANTOS et al. 2009
<i>Sedimentary Caatinga</i>			
São José do Piauí, Piauí	CSd_SaoJ_PI2	112	MENDES; CASTRO, 2010
Crateús, Ceará	CSd_Crat_CE8	122	ARAÚJO et al. 2011
Crateús, Ceará	CSd_Crat_CE9	212	ARAÚJO et al. 2011
Buíque, Pernambuco	CSd_Buiq_PE5	143	ANDRADE et al. 2004
Novo Oriente, Ceará	CSd_NoOr_CE11	150	ARAÚJO et al. 1998
Buíque, Pernambuco	CSd_Buiq_PE6	106	FIGUEIREDO; RODAL; MELO, 2000
Buíque, Pernambuco	CSd_Buiq_PE3	143	GOMES; RODAL; MELO, 2006
Padre Marcos, Piauí	CSd_PMar_PI3	64	OLIVEIRA et al. 1997
Barra, Bahia	CSd_Barr_BA3	78	ROCHA; QUEIROZ; PIRANI, 2004
Ibimirim, Pernambuco	CSd_Ibim_PE4	122	RODAL; NASCIMENTO; MELO, 1999
Uauá, Bahia	CSd_Uaua_BA4	79	GUEDES, 1985
<i>Amazonian Campos Rupestres</i>			
Serra da Bocaína, Pará	CmR_Boca_PA5	214	MOTA et al. 2018
Serra do Tarzan	CmR_Tarzan_PA6	208	MOTA et al. 2018
Carajás, Serra Sul A, Pará	CmR_SulA_PA7	227	MOTA et al. 2018
Carajás, Serra Sul B, Pará	CmR_SulB_PA8	198	MOTA et al. 2018
Carajás, Serra Sul C, Pará	CmR_SulC_PA9	178	MOTA et al. 2018
Carajás, Serra Sul D, Pará	CmR_SulD_PA10	410	MOTA et al. 2018
Carajás, Serra Norte 1, Pará	CmR_Nort1_PA11	378	MOTA et al. 2018
Carajás, Serra Norte 2, Pará	CmR_Nort2_PA12	121	MOTA et al. 2018
Carajás, Serra Norte 3, Pará	CmR_Nort3_PA13	214	MOTA et al. 2018
Carajás, Serra Norte 4, Pará	CmR_Nort4_PA14	303	MOTA et al. 2018
Carajás, Serra Norte 5, Pará	CmR_Nort5_PA15	285	MOTA et al. 2018
Carajás, Serra Norte 6, Pará	CmR_Nort6_PA16	97	MOTA et al. 2018
Carajás, Serra Norte 7, Pará	CmR_Nort7_PA17	108	MOTA et al. 2018
Carajás, Serra Norte 8, Pará	CmR_Nort8_PA18	99	MOTA et al. 2018
<i>Espinhaço Campos Rupestres</i>			
Serra do Ibitipoca, Minas Gerais	CmR_Ibit_MG8	1008	FORZZA et al. 2013
Catolés, Bahia	CmR_Cato_BA6	1416	ZAPPI et al. 2003
Serra do Condado, Minas Gerais	CmR_Conda_MG9	375	PIFANO et al. 2010
Serra de São José, Minas Gerais	CmR_SaoJ_MG10	786	ALVES; KOLBECK, 2009
Pico das Almas, Bahia	CmR_Pico_BA7	867	STANNARD, 1995
Barão de Cocais, Minas Gerais	CmR_Cocais_MG11	109	MOURÃO; STEHMANN, 2007

Santana do Pirapama, Minas Gerais	CmR_Pira_MG12	860	ZAPPI et al. 2014
Serra de Santo Antônio Pereira, Minas Gerais	CmR_Anto_MG13	187	MESSIAS et al. 2012
Universidade Federal de Ouro Preto, Minas Gerais	CmR_Ouro_MG14	118	SCALON et al. 2012
Pico do Itabirito, Minas Gerais	CmR_Itab_MG15	657	MESSIAS et al. 2013
Grão-Mogol, Minas Gerais	CmR_Grao_MG16	926	PIRANI et al. 2009
Serra do Rola Moça, Minas Gerais	CmR_Moça_MG17	116	MOTA et al. 2018
Serra do Rola Moça, Minas Gerais	CmR_Moça_MG18	112	MOTA et al. 2018

---