



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

APARECIDA BARBOSA DE PAIVA

EFEITO DA VARIABILIDADE AMBIENTAL NA HISTÓRIA EVOLUTIVA DAS
ANGIOSPERMAS DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

FORTALEZA

2025

APARECIDA BARBOSA DE PAIVA

EFEITO DA VARIABILIDADE AMBIENTAL NA HISTÓRIA EVOLUTIVA DAS
ANGIOSPERMAS DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

Tese de Doutorado apresentada ao curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia terrestre.

Orientadora: Prof. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal.

Coorientador: Dr. Thiago Gonçalves Souza.

FORTALEZA

2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Sistema de Bibliotecas
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- P166 Paiva, Aparecida Barbosa.
Efeito da variabilidade ambiental na história evolutiva das angiospermas do semiárido brasileiro /
Aparecida Barbosa Paiva. – 2025.
74 f. : il. color.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2025.
Orientação: Prof. Dr. Maria Jesus Nogueira Rodal.
Coorientação: Prof. Dr. Thiago Gonçalves Souza .
1. Diversidade Filogenética . 2. Substratos Geológicos . 3. Caatinga . 4. Mudanças Climáticas . 5. Solo.
I. Título.

CDD 577

APARECIDA BARBOSA DE PAIVA

EFEITO DA VARIABILIDADE AMBIENTAL NA HISTÓRIA EVOLUTIVA DAS
ANGIOSPERMAS DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO

Tese de Doutorado apresentada ao curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Ceará como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia terrestre.

Aprovada em 24/02/2025

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal (Orientadora)
Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE)

Prof. Dr. Bruno Sousa de Menezes (Examinador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Profa. Dra. Júlia Caram Sfair (Examinadora)
Universidade Estadual do Ceará (UECE)

Profa. Dra. Maria Amanda Menezes Silva (Examinadora)
Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Ceará (IFCE)

Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes (Examinador)
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, meu amparo e minha força em toda essa trajetória. A Ti, toda honra e glória!

Aos meus pais, Noeme e Manoel, por todo suporte, proteção e incentivo. Mesmo sem terem tido a oportunidade de estudar, sempre compreenderam e me ensinaram que a educação seria o único caminho para transformar minha vida. Amo vocês mais que tudo!

À Universidade Federal do Ceará (UFC) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN), pela oportunidade de cursar o doutorado.

Aos professores do programa, pela dedicação e pelos conhecimentos compartilhados, e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo apoio financeiro por meio da bolsa de doutorado.

Sou imensamente grata a todos os professores e professoras que, ao longo da minha vida, foram fonte de inspiração. Em cada realidade que enfrentei, sempre encontrei incentivo para seguir estudando. Vocês são exemplos que carrego com carinho e eterna gratidão. Em especial, agradeço ao professor Fabrício Bonfim Sudério, que me incentivou desde a Licenciatura em Ciências Biológicas a seguir adiante com minha formação acadêmica.

À minha orientadora, Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal, por ter me acolhido e acompanhado em todas as etapas do desenvolvimento da tese. Sou grata por sua paciência, dedicação e por nunca desistir de mim, tornando este momento possível.

Ao meu coorientador, Thiago Gonçalves Souza, por sua contribuição essencial desde a concepção das ideias até as análises estatísticas, além de me acolher em seu laboratório, que foi minha segunda casa por dois anos. Agradeço por sua paciência e por me mostrar que ciência e humanidade podem caminhar juntas.

Aos membros da banca, Prof. Dr. Bruno Sousa de Menezes, Profa. Dra. Júlia Caram Sfair, Profa. Dra. Maria Amanda Menezes Silva e Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes, pela disponibilidade e pelas suas valiosas contribuições.

Ao Laboratório de Análises e Síntese Ecológica (ECOFUN), que me recebeu com tanto carinho e me mostrou que um ambiente de trabalho pode ser enriquecedor tanto em conhecimento quanto em aprendizado sobre as relações humanas na pesquisa. Levo comigo lindas lembranças e grandes lições.

Aos amigos de laboratório, Anibal Cantalice, Victor Leandro Silva, Gabriela Galvão e Joyce Karina, pela amizade e companheirismo. Vocês foram fundamentais nessa jornada, e de cada um guardo uma lembrança, um aprendizado e muitas boas risadas.

Em especial, agradeço ao amigo de laboratório e da vida, Gabriel Boldorini Xavier. Sua generosidade ao me ajudar na parte analítica, revisar meus materiais e, principalmente, tornar os dias mais leves, fez toda a diferença. Você é incrível, amigo!

À Fabiano, meu pilar em todo esse processo. Seu apoio incondicional e sua crença em mim me impulsionaram a alcançar esse sonho. Você tornou essa conquista ainda mais especial, amo-te!

“No pares nunca de soñar”

RBD, 2008

RESUMO

A formação das comunidades biológicas resulta da interação dinâmica entre fatores como especiação, dispersão, extinção, interações ecológicas e filtragem ambiental. Entretanto, muitos estudos abordam esses processos de forma isolada, focando apenas em mecanismos ecológicos ou históricos. Nesta tese, avançamos nessa compreensão por meio de dois capítulos que investigam os padrões de diversidade taxonômica e filogenética das espécies lenhosas da Caatinga, considerando a influência de variáveis ambientais. No primeiro capítulo, exploramos os preditores climáticos e edáficos que determinam a diversidade de espécies lenhosas e herbáceas nos três principais substratos geológicos da Caatinga (cristalino, cárstico e sedimentar). Também examinamos a relação entre esses padrões e as áreas limítrofes do Cerrado e da Mata Atlântica, enfatizando o papel das paisagens geomorfológicas na diversificação. Ao calcularmos os padrões de diversidade alfa filogenética e beta, constatamos que a temperatura foi o único fator a influenciar significativamente a diversidade alfa das herbáceas, enquanto o pH, a capacidade de troca de cátions, a temperatura e a precipitação afetaram a diversidade beta de herbáceas e lenhosas. Além disso, a diversidade observada nos substratos da Caatinga revelou-se mais homogênea entre si do que em comparação com as áreas adjacentes do Cerrado e da Mata Atlântica, ressaltando a singularidade ecológica do bioma. No segundo capítulo, adotamos uma abordagem de endemismo filogenético para investigar como os padrões de diversidade se relacionam com o clima atual e os cenários climáticos de curto prazo. Identificamos que tanto o clima presente quanto as projeções de curto prazo exercem influência positiva sobre o endemismo filogenético. Verificamos, ainda, que os centros de neoendemismo estão associados a condições mais amenas—como temperaturas mais baixas e menor sazonalidade da precipitação—enquanto os centros de paleoendemismo correspondem a ambientes mais quentes e sazonais, sugerindo que eventos históricos e variações climáticas de longo prazo foram determinantes na formação desses centros. Em suma, os resultados desta tese ressaltam a importância de integrar aspectos históricos e ecológicos para compreender os mecanismos que moldam a biodiversidade da Caatinga. Ademais, demonstram o potencial da diversidade filogenética como ferramenta para identificar áreas ecologicamente relevantes e orientar estratégias de conservação.

Palavras-chave: Caatinga; diversidade filogenética e taxonômica; endemismo filogenético; filtragem ambiental; lenhosas; mudanças climáticas.

ABSTRACT

The structuring of biological communities results from the dynamic interaction of multiple factors, such as speciation, dispersal, extinction, ecological interactions, and environmental filtering. However, most studies on these processes adopt isolated approaches, emphasizing either ecological mechanisms or historical processes. Integrating these perspectives remains a crucial challenge for understanding the factors shaping biodiversity. In this thesis, we aim to advance this understanding through two chapters that investigate the taxonomic and phylogenetic diversity patterns of woody species in the Caatinga, analyzing how environmental variables, such as climate and soil, along with biogeographic processes, influence the structuring of these communities. In the first chapter, we explore the climatic and edaphic predictors that determine the diversity of woody species in the three main geological substrates of the Caatinga (crystalline, karstic, and sedimentary). We also examine the connections between these diversity patterns and adjacent areas of the Cerrado and Atlantic Forest, investigating the role of geomorphological landscapes in the diversification of the Caatinga's woody flora. We calculated phylogenetic alpha diversity and taxonomic and phylogenetic beta diversity patterns for both woody and herbaceous species, considering the influence of climatic and edaphic variables. The results indicated that among the factors analyzed, only temperature significantly influenced the phylogenetic alpha diversity of herbaceous species. In contrast, taxonomic and phylogenetic beta diversity were influenced by variables such as pH, cation exchange capacity, temperature, and precipitation. Furthermore, our findings revealed that diversity in the crystalline, karstic, and sedimentary substrates of the Caatinga is more similar among them than to adjacent areas of the Cerrado and Atlantic Forest, highlighting the ecological uniqueness of the biome. In the second chapter, we adopted a phylogenetic approach to investigate how diversity patterns relate to present and future projected climate conditions. Using different phylogenetic metrics, we identified that both current and short-term future climate scenarios positively influence phylogenetic endemism. Additionally, we found that centers of neoendemism are associated with milder conditions, such as lower temperatures and reduced precipitation seasonality, while centers of paleoendemism are linked to hotter and more seasonal conditions. These patterns suggest that historical events and long-term climatic variations have played a central role in the formation of these areas of endemism. The findings of this thesis emphasize the importance of integrating historical and ecological aspects to understand the mechanisms shaping the biodiversity of the Caatinga. Furthermore, they reinforce the potential of phylogenetic

diversity as a tool for identifying ecologically significant areas and guiding conservation strategies, highlighting the need to preserve key regions for maintaining the biome's biodiversity.

Keywords: Caatinga; climate change; environmental filtering; phylogenetic and taxonomic diversity; phylogenetic endemism; woody species.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	13
2	Capítulo 1: Climate and soil modulate the diversity on geological substrates of Caatinga with different effects for woody and herbaceous plants	16
2.1	INTRODUCTION	18
2.2	MATERIALS AND METHODS.....	21
2.2.1	Study area and species sampling	21
2.2.2	Environmental and spatial variables	21
2.2.3	Alpha and beta taxonomic and phylogenetic diversity	22
2.2.4	Data analysis	23
2.3	RESULTS	23
2.4	DISCUSSION	28
2.5	CONCLUSIONS	33
2.6	Supporting Information	35
3	Capítulo 2: Padrões de endemismo filogenético na flora lenhosa da caatinga e suas características climáticas.....	48
3.1	INTRODUÇÃO	50
3.2	MATERIAL E MÉTODOS	54
3.2.1	Área de estudo.....	54
3.2.2	Métricas de diversidade filogenética.....	54
3.2.3	Variáveis climáticas.....	54
3.2.4	Análise estatística.....	55
3.2.5	Definição das regiões com neo e paleoendemismo.....	55
3.3	RESULTADOS.....	57
3.4	DISCUSSÃO.....	62
3.5	CONCLUSÃO	68
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS DA TESE.....	69
	REFERÊNCIAS	70

1 INTRODUÇÃO GERAL

Identificar os mecanismos que estruturam as comunidades continua sendo um dos principais desafios da ecologia e da biogeografia (Myers et al., 2000; Gaston, 2000; Vellend, 2016). Essa questão é particularmente complexa, uma vez que diferentes mecanismos operam em escalas espaciais e temporais distintas, modulando os padrões de composição e diversidade das comunidades (Chase, 2003). De modo geral, as hipóteses que explicam a ocorrência e distribuição das espécies podem ser agrupadas em duas grandes categorias. A primeira envolve processos de larga escala, como eventos históricos e biogeográficos — especiação, extinção e dispersão (Vellend, 2016). A segunda abrange processos em escalas menores, nos quais fatores como seleção e filtros abióticos e bióticos desempenham um papel determinante na persistência das espécies em diferentes ambientes. Compreender a interação entre esses processos é fundamental para elucidar os padrões locais de biodiversidade. Além disso, a integração entre ecologia e biogeografia, aliada a abordagens filogenéticas e ecológicas, proporciona uma visão mais ampla e aprofundada dos padrões de diversidade em diferentes comunidades (Wiens e Donoghue, 2004).

Historicamente, os estudos sobre padrões de diversidade na ecologia de comunidades estavam limitados a abordagens taxonômicas (Swenson, 2013). Embora essenciais, essas abordagens capturam apenas uma dimensão da diversidade. Avanços metodológicos, especialmente aqueles baseados em filogenia (Swenson, 2013), possibilitaram a reconstrução da história evolutiva e biogeográfica de diversos táxons, proporcionando uma compreensão mais aprofundada do papel dos processos geomorfológicos e das mudanças climáticas na distribuição das espécies ao longo do tempo (Fernandes et al., 2022). A inclusão de abordagens filogenéticas nos estudos ecológicos é particularmente relevante, pois, ao incorporar as relações evolutivas entre as espécies, permite uma interpretação mais refinada dos padrões de coexistência — algo difícil de alcançar exclusivamente por meio da abordagem taxonômica (Diaz e Cabido, 2001; Rosauer et al., 2009). Além disso, a perspectiva filogenética viabiliza comparações entre comunidades historicamente distintas, ajudando a identificar os processos responsáveis por sua formação e a determinar se a colonização ocorreu predominantemente por dispersão de áreas adjacentes ou por diversificação *in situ* (Mishler et al., 2014; Sandel et al., 2020). Nesse contexto, eventos geológicos e mudanças climáticas desempenham um papel central, influenciando tanto a extinção quanto a especiação e moldando os padrões de diversidade ao longo da história evolutiva (Blois et al., 2013; Antonelli et al., 2018).

A teoria de metacomunidades propõe que a estrutura das comunidades locais resulta da interação entre processos baseados em nicho e dispersão (Leibold et al., 2004). A complexidade da dinâmica das metacomunidades torna-se ainda mais evidente ao considerar que os padrões de coocorrência das espécies podem ser influenciados por processos históricos e biogeográficos (Leibold et al., 2010; Fernandes et al., 2022). Eventos passados moldam a distribuição das espécies, gerando padrões espaciais associados a fatores históricos (Cavender-Bares et al., 2009). Assim, a coexistência das espécies pode ser analisada tanto sob a ótica dos processos ecológicos de nicho quanto por meio de uma abordagem filogenética, que evidencia a influência de processos alopátricos na estruturação das comunidades (Wiens e Donoghue, 2004).

Nesse contexto, situa-se a Caatinga, foco deste estudo. Esse bioma destaca-se como um epicentro da diversidade das florestas tropicais sazonalmente secas (STDFs) (Fernandes et al., 2020), compartilhando características ecológicas como regimes pluviométricos reduzidos, elevados índices de evapotranspiração (Medeiros et al., 2018) e longos períodos de estiagem (Veloso et al., 1999). A complexa interação entre clima, topografia e solos sustenta uma flora altamente adaptada às condições de semiaridez da Caatinga (Silva e Souza, 2018). No entanto, a grande variabilidade ambiental ao longo de sua extensão tem fomentado debates sobre os processos que moldaram sua evolução ao longo do tempo (Araújo et al., 2022; Silva e Souza, 2022; Fernandes et al., 2022; Lima et al., 2023). Dentre esses fatores, a composição geológica dos solos emerge como um elemento determinante na delimitação e diversidade da vegetação, influenciando a formação de conjuntos florísticos adaptados a condições edáficas únicas (Moro et al., 2016; Queiroz et al., 2017).

O entendimento histórico-filogenético da Caatinga é fundamental para desvendar os processos que moldaram sua flora ao longo do tempo. A paisagem desse bioma passou por transformações significativas desde o Cenozóico, período marcado por uma considerável perda de solos de terrenos sedimentares, resultando na formação das Superfícies de Depressão Sertaneja (Auler et al., 2004; Japsen et al., 2012). No Pleistoceno, eventos geológicos como o soerguimento da Chapada do Araripe provocaram alterações no curso do Rio São Francisco, estabelecendo barreiras naturais que influenciaram a dispersão e o fluxo gênico das espécies na região (Werneck et al., 2015). Esse mesmo período foi caracterizado por intensas trocas bióticas entre a Caatinga e biomas vizinhos, como o Cerrado e a Mata Atlântica, contribuindo para a atual composição florística da região (Cassia-Silva et al., 2020; Araújo et al., 2022; Lima et al., 2023) e

deixando marcas evidentes nos padrões filogenéticos de sua flora (Fernandes et al., 2022).

Dessa forma, compreender a história evolutiva e filogenética da Caatinga é essencial para elucidar as origens e os processos que estruturaram sua vegetação. Esse tema orientou o Capítulo 1 desta tese, no qual analisamos os padrões de diversidade filogenética e taxonômica da flora lenhosa e herbácea para investigar como os preditores climáticos e edáficos influenciam a diversidade vegetal da Caatinga, além de suas possíveis conexões com áreas limítrofes, como o Cerrado e a Mata Atlântica. O capítulo, intitulado "Climate and soil modulate the diversity on geological substrates of Caatinga with different effects for woody and herbaceous plants", reflete essa abordagem integrada.

As métricas de diversidade filogenética têm sido fundamentais para investigar os processos que moldam o endemismo filogenético, um conceito que descreve a singularidade evolutiva de espécies com distribuições restritas. Nesse contexto, o Endemismo Filogenético (PE) emerge como uma métrica inovadora, permitindo mapear a exclusividade evolutiva das espécies e explorar os mecanismos subjacentes ao endemismo (Rosauer et al., 2009). Análises filogenéticas têm avançado significativamente na compreensão dos fatores que impulsionam o PE. Uma metodologia inovadora para diferenciar centros de neoendemismo (associados a ramos curtos) e paleoendemismo (associados a ramos longos) é a Análise Categórica de Neo e Paleoendemismo (CANAPE) (Mishler et al., 2014), que considera clados em vez de espécies. Essa abordagem avalia a raridade geográfica de ramos filogenéticos curtos, indicativos de neoendemismo, e ramos longos, característicos do paleoendemismo, em uma árvore filogenética regional (Mishler et al., 2014).

Dado que a história biogeográfica da Caatinga está intrinsecamente ligada a mudanças climáticas e eventos que promoveram elevada heterogeneidade ambiental e geológica nessa região (Fernandes et al., 2022; Moro et al., 2024), é plausível que o PE, assim como a distribuição de centros de neoendemismo e paleoendemismo, varie substancialmente entre regiões com diferentes trajetórias evolutivas e influências climáticas. Essa questão foi explorada no Capítulo 2 desta tese, que utilizou o PE das espécies lenhosas da Caatinga, bem como a identificação de centros de neoendemismo e paleoendemismo e sua relação com o clima presente e com as mudanças climáticas, como modelos de estudo. O capítulo, intitulado "Padrões de endemismo filogenético na flora lenhosa da Caatinga e suas características climáticas", reflete essa abordagem.

2. Capítulo 1: Climate and soil modulate the diversity on geological substrates of Caatinga with different effects for woody and herbaceous plants

(Manuscrito a ser submetido para a revista “Perspective in Ecology and Conservation”)

Aparecida Barbosa de PAIVA^{1*}, Gabriel Xavier Boldorino ARIERO², Thiago Gonçalves SOUZA³, Maria Jesus Nogueira RODAL^{1,4}

¹ Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal do Ceará, Brazil

² Programa de Pós-graduação em Etnobiologia e Conservação da Natureza, Brazil

³ University of Michigan, USA

⁴ Universidade Federal Rural de Pernambuco, Brazil

*Corresponding author:
aparecida.paiva@alu.ufc.br

Abstract

Although the geological substrates of the Caatinga exhibit variations in soil type and evolutionary influences on diversity patterns, the impact of soil and climate on these patterns remains underexplored. We analyzed the effects of precipitation, temperature, cation exchange capacity, and soil pH on the taxonomic and phylogenetic diversity of woody and herbaceous plants across different geological substrates, as well as their similarities with bordering areas of the Cerrado and Atlantic Forest. Diversity metrics and their relationships with predictor variables were assessed using multidimensional analyses, accounting for spatial influence. We observed that the alpha phylogenetic diversity of herbaceous plants was not influenced by climate and soil, whereas woody plants exhibited increased diversity with rising temperatures, revealing a clustering pattern. Regarding the beta diversity dimension, woody plants showed lower taxonomic and phylogenetic diversity in warmer, more humid environments with alkaline soils, while herbaceous plants demonstrated greater tolerance and higher diversity patterns. The responses were similar across different geological substrates, with greater similarity between the communities of these substrates than with the bordering Cerrado and Atlantic Forest areas. We conclude that: (1) climate and soil affect different dimensions of diversity, with distinct intensities between woody and herbaceous plants, but the effects across geological substrates are similar, showing no specific trends; (2) woody plants are more negatively impacted than herbaceous plants; and (3) there is greater taxonomic and phylogenetic similarity among the geological substrates than with neighboring biomes. Our results suggest that, despite climatic and edaphic differences among substrates, these variations are not reflected in diversity patterns, raising questions about the separation

of substrates based solely on geological characteristics and the presence of specific groups.

Key words: Climate, soil, geological substrates, woody plants, and herbaceous plants, diversit.

2.1 INTRODUCTION

One of the most remarkable features of the Caatinga forest is its semiarid climate, with low precipitation rates and uneven rain regime (Ab'Sáber, 1974), which imposes specific environmental restrictions on organisms living there. The climate is one of the main drivers that shape plant species diversity on the Caatinga (Queiroz, 2006; Araújo et al., 2022), favoring species lineages that evolved in situ and adapted to areas of long drought conditions (Queiroz et al., 2017; Fernandes et al., 2022). However, the presence of more humid enclaves allows for establishing higher habitat diversity, besides emerging discussions of Caatinga's biogeographic origins (Fernandes et al., 2022). The heterogeneity of the Caatinga is recognized not only in climatic components but also in geological components, with three main identified environmental: crystalline, sedimentary, and karstic landscapes (Moro et al. 2016). The evidence indicates that local drivers of these geologic substrates (i.e., crystalline, sedimentary, and karstic), as of soil type and evolutive process in deep temporal scales, could perform a crucial role in the formation of diversity patterns of these environments (Fernandes et al., 2022. Moro et al., 2024), with imprinted influences on the diversity patterns of these geological substrates (Moro et al., 2016). However, it is still unknown how soil and climate specificity influence the different diversity dimensions of these geological substrates.

The division of Caatinga into eight ecoregions proposed by Velloso et al. (2002) highlights that the distribution of species in the Caatinga is not uniform. Certain species are associated with specific geological landscapes, such as sedimentary basins, plateaus, and crystalline plains (Moro et al. 2016), highlighting that these formations influence the organization and composition of biologic communities. The difference in characteristics of each substrate of the Caatinga has a historical origin, linked to prior climate events that perform a crucial role in biological diversification through time (Fernandes et al. 2022), shaping current biodiversity patterns and species adaptation. New proposals for the Caatinga subdivision were developed based on Velloso et al. (2002), incorporating geomorphological data to explain the region's distinct diversity patterns (Santos et al., 2012; Moro et al., 2016; Queiroz et al., 2017). Three main types of substrates were recognized: (1) crystalline soils, from pre-Cambrian origin, mainly compounded by metamorphic rocks and associated with stone soils with low hydric capacity (Silva et al., 2022), which sustain deciduous and thorny plant formations (Pennington et al., 2009; Queiroz et al., 2017); (2) sedimentary soils, related to low fertility and sandy soils; (3) karstic soils, derived from the erosion of limestone sedimentary rocks (Queiroz, 2006; Araújo et al., 2011; Moro et al., 2016; Queiroz et al.,

2017). Therefore, the Caatinga forest is an ecosystem where the diversification of crystalline, sedimentary, and karstic substrates offers an opportunity to investigate how these geological formations affect the composition and biological diversity patterns in the region (Santos et al., 2012; Moro et al., 2016; Queiroz et al., 2017).

However, despite environmental distinctions between substrates, the studies that investigate how environmental variation affects diversity are mainly conducted on local scales. For example, one research that considers the geological substrates of Caatinga on diversity patterns of woody and herbaceous plants pointed out that the influence of edaphic component and hydric restriction as drivers of low phylogenetic diversity (Moro et al., 2015), but did not consider the effect of specific characteristics (e.g. soil fertility) of these substrates on diversity patterns. Furthermore, the distinct characteristics and unique floristic elements of each geological substrate of Caatinga suggest a congruent evolution lineage with the Seasonally Dry Tropical Forests, which are results of different evolutionary stories, influenced by the influx of extratropical lineages (Ramírez et al., 2019). The Caatinga is known for its position as a big semiarid enclave, surrounded by humid areas, such as bordering zones of the Atlantic Forest and seasonal Cerrado (IBGE, 2019; Moro et al., 2016), which could facilitate biotic exchanges between the biomes (i.e., Caatinga, Atlantic Forest, and Cerrado) during climate fluctuations occurred on Pleistoceno, creating a dynamic of expansion and retraction of species and habitats (Auler et al., 2004). Nevertheless, some evidence suggests that the similarity in diversity patterns do not is derived only from these “biotic exchanges”, but from the presence of fragments of neighboring biomes that influence the floristic composition (Cassia-Silva et al., 2020; Araújo et al., 2022; Lima et al., 2023). The interaction between geology, climate, and surrounding biomes suggests that the adaptation to semiarid climate could be as important as external influences, highlighting the need for more in-depth macroecological studies.

Species with common evolutionary stories are more likely to share similar ecological requirements (Queiroz, 2006; Queiroz et al., 2017). Considering ancient and recent diversity patterns jointly with current environmental characteristics could enhance our understanding of the community composition of Caatinga, including its shared ancestry with surrounding areas, such as Cerrado and Atlantic Forest (Silva; Souza, 2018). The analysis of taxonomic and phylogenetic diversity on the geological substrates of Caatinga, considering the interaction between climate and soil drivers, could unveil ecological processes that shape this diversity.

Here, we aim to understand the influence of climate and soil on the composition,

structure, and diversity of plant communities on the geological substrates of Caatinga. Our two main questions are: (1) How do the climate and soil influence the taxonomic and phylogenetic diversity of the geological substrates of Caatinga? We hypothesize that the geological substrates have distinct environmental filters, shaping the flora evolution and generating unique evolutionary stories on each type of substrate. We expect to find a higher diversity of geological substrates with more favorable environmental conditions, such as less harsh climate and soil. More specifically, we predict that the crystalline substrates will have lower diversity due to drier climate, whereas sedimentary and karstic substrates will have lower diversity due to stressors related to soil fertility, such as pH and cation exchange capacity; (2) The taxonomic and phylogenetic composition varies between the geological substrates of Caatinga and on comparison with bordering areas of Cerrado and Atlantic Forest? We hypothesize that the geological substrates of Caatinga that share more similar environmental characteristics with bordering areas of Cerrado and Atlantic Forest also have taxonomic and phylogenetic similarity patterns. Therefore, we predict that the sedimentary and karstic substrates will have a higher similarity of taxonomic and phylogenetic diversity with these neighboring areas.

2.2 MATERIALS AND METHODS

2.2.1 Study area and species sampling

The study was performed on the Caatinga biome, located in the Northeast of Brazil. We considered all the localities with plant occurrence data of Seasonally Dry Tropical Forest, which were compiled using the Latin American Seasonally Dry Tropical Forest Floristic Network (Dryflor; www.dryflor.info) (Dryflor et al., 2016). The species occurrences of woody and herbaceous substrates were rasterized to cell grids with a resolution of 0.5° degrees, recording the species presence and absence. The species assembly on each grid cell was defined based on the distribution inside each grid cell. All records were evaluated and selected considering the geographic coordinates, errors of point deduplication (e.g., maintaining specimens/points that occurred only one time per grid), and the exclusion of points with coordinates outside of the study area.

We verified the nomenclature of woody and herbaceous species using the Angiosperm Phylogeny Group (APG III) classification system, following the database of Flora Brasil (2022). We classified the woody and herbaceous strata into three distinct floristic communities based on geological information of the Caatinga obtained from the database geological service of Brazil (GEOSGB; <https://geosgb.cprm.gov.br>) and studies of Queiroz et al. (2017) and Fernandes et al. (2022). Specifically, we used the classification that recognizes geological, climate, and floristic differences of Caatinga on three geological environments (i.e., crystalline, sedimentary, and karstic).

2.2.2 Environmental and spatial variables

We used the mean annual temperature (i.e., Bio 1) and annual precipitation (i.e., Bio 12) as climate variables obtained from WorldClim with a resolution of 2.5 minutes (Fick & Hijmans., 2005). To evaluate the soil fertility, we considered the pH and cation exchange capacity (CTC) obtained from the Soilgrids database (<https://soilgrids.org/>).

We used the autovetorial mapping of Moran (MEMs) to analyze the spatial variation and structure of β taxonomic and phylogenetic diversity of woody and herbaceous plant communities associated with the climate and soil variables. We used the species occurrence points (i.e., coordinates) to create a set of spatial variables using a Spatial Weighting Matrix (i.e., SWMs, Bauman et al., 2018). Then, we used the functions `listw.candidates()` and `listw.select()` from the 'adespatial' package (Dray et al., 2021) to select the best SWM, generating different spatial filters and choosing the SWM that presents higher

values of adjusted R^2 . We select spatial eigenvectors using the “FWD” approach, which chooses the best spatial predictors based on stop criteria (Blanchet et al., 2008).

2.2.3 Alpha and beta taxonomic and phylogenetic diversity

We used the Net Relatedness Index (NRI) (Webb et al., 2002) to analyze the alpha phylogenetic diversity once it takes account of the deeper phylogenetic relations. We calculated the NRI metric based on null models and interpreted the metric based on positive and negative values, which indicate higher phylogenetic clustering or phylogenetic overdispersion, respectively. We used the COMDIST and COMDISTNT phylogenetic diversity metrics to quantify the beta phylogenetic diversity. The COMDIST metric calculates the mean phylogenetic distance between species of distinct communities, taking accounts for the most basal branches, whereas the COMDISTNT captures the variation in the mean distance between each species and its nearest neighbor on a different site, capturing the most terminal branches (Swenson, 2011).

To better understand the taxonomic beta diversity patterns in the woody and herbaceous plant communities, we used the metric proposed by Schmera, Podani, and Legendre (2020), which addresses three distinct dimensions of beta diversity. This approach allows decomposing the taxonomic beta diversity-related and not related to the nested component, known as SET structure. This approach is based on set theory and helps to quantify the overlap between nested components and understand the extension of the effect of this phenomenon on beta diversity. The remaining component not related to the nested, represents the portion not explained to the species overlap between communities. Finally, we used the Mantel test (Graham & Fine, 2008) to examine the independence between these metric.

2.2.4 Data analysis

We conducted all analyses in R environmental (R Core Team, 2022). We performed a Partial Redundancy Analysis (i.e., RDAP) to evaluate the influence of climate, soil, and space (important considering spatial autocorrelation) on the woody and herbaceous plant community composition of the Caatinga. We used Generalized Least Square models (GLS) to investigate the effect of climate and soil variables on the alpha phylogenetic diversity (NRI). This approach was performed considering the spatial autocorrelation in the alpha phylogenetic diversity values (NRI) between sites. It is possible to estimate the spatial autocorrelation using this model. Furthermore, the model selection was performed using Akaike's Information Criteria (AIC) and the normality of residuals.

We quantified the taxonomic and phylogenetic beta diversity on the geological core of Caatinga using the CONDIST and COMDISTNT metrics. To investigate the patterns of taxonomic, phylogenetic, and environmental connectivity between the crystalline, sedimentary, and karstic substrates of the Caatinga, related to boundary areas of Cerrado and Atlantic Forest, we used the Distance-based Redundancy Analysis (db-RDA, Legendre & Anderson, 1999). We selected soil and climate variables using the `forward.sel` function from the 'adespatial' r package (Dray et al., 2017) to determine the variables set that better explained the patterns on the phylogenetic dissimilarity matrix. Furthermore, the selected predictors were regressed with the taxonomic and phylogenetic matrix, resulting in the db-RDA final models.

2.3 RESULTS

2.3.1 Phylogenetic alpha diversity

The standardized effect size pattern of alpha phylogenetic diversity (SES.MPD), summarized by the Net Relatedness Index (NRI), shows that the level of relatedness between woody species, considering terminal branches, increased on drier areas of the crystalline and karstic substrates. On the other hand, temperature increase drives a smooth reduction in relatedness on sedimentary substrates (Table S1). These results also indicate that the structure of herbaceous lineages is not influenced by climate and soil predictors. Taken together, these results partially validate the phylogenetic clustering hypothesis for the woody plant communities in drier environments but contrast with the predicted individual effects on each geological substrate (Figure 1).

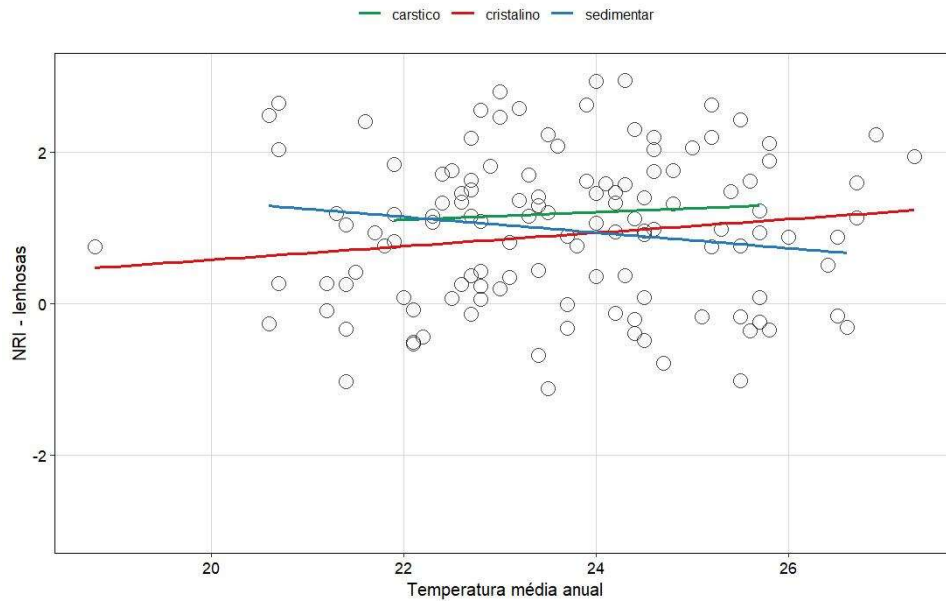


Fig.1: The increase in annual temperature promoted phylogenetic clustering (NRI) within woody plant communities on crystalline (yellow line), sedimentary (blue line), and karstic soils (red line). It is important to note that NRI values greater than zero indicate clustered communities, while values less than zero represent phylogenetically overdispersed communities.

2.3.2 Patterns of taxonomic and phylogenetic beta diversity for woody plants

Climate and edaphic variables, such as temperature, precipitation, cation exchange capacity, and soil pH (Table S2), explained 15% of the observed variance of the spatial distribution patterns of taxonomic beta diversity for woody plants. This pattern varied between the different geological substrates. On the crystalline and sedimentary substrates, lower diversity in drier environments was observed, suggesting that stressful climate conditions limit species coexistence. On the karstic substrate, the inverse patterns were observed, with higher diversity (Figure S2.c). The increase in soil pH was associated with a reduction of taxonomic beta diversity on all substrates, indicating that alkaline conditions could limit the woody species diversity, possibly due to changes in the availability of essential nutrients.

Better conditions of soil fertility, such as higher cation exchange capacity and pH, explained 24% of the variance of the nestedness structure of taxonomic beta diversity on communities of crystalline and karstic substrates. The increase in temperature on these substrates was associated with the nestedness increase (Figure S2.d). The pattern of species replacement was more pronounced on sedimentary and karstic substrates, where the climate conditions were warmer and more humid (i.e., higher temperature and precipitation), suggesting that these environments promote higher species replacement due to higher

ecological niche availability (Figure S2.e).

On the other hand, the temperature and cation exchange capability limit the species replacement at crystalline substrates, suggesting that these drivers constrain the species diversity in some environments. The temperature, precipitation, cation exchange capacity, and soil pH explained better a higher portion of the observed variation of the pattern of phylogenetic diversity of more basal branches (COMDIST), while with low explanatory power (0.4% of explained variation, Table S2). The phylogenetic similarity of woody plant basal branches shows a decreasing trend on crystalline and sedimentary substrates, associated with positive effects of temperature, soil pH, and cation exchange capacity. However, the diversity increased as precipitation increased on these substrates, suggesting that the environmental humidity could facilitate the phylogenetic diversification (Figure S2.a).

Similarly, the climate and edaphic variations influenced the patterns of phylogenetic diversity of terminal branches, measured as beta phylogenetic COMDISTNT (19% of explained variance). The precipitation was positively associated with the length increase of shared branches at both substrates. However, the soil pH has a negative effect, decreasing the diversity at both geological substrates, and variation in cation exchange capacity resulted in a similar response at crystalline and karstic substrates. On the other hand, the sedimentary substrate showed a higher diversity in response to the drivers tested. The temperature increase drove a low diversity of shared branches at both geological substrates, indicating that the drought imposes a restriction to woody species occurrences, independently of substrates (Figure S2.b).

2.3.3 Patterns of taxonomic and phylogenetic beta diversity for herbaceous plants

Climate and edaphic variables, such as temperature, precipitation, cations exchange capacity, and soil pH, explained 15% of the observed variance of the taxonomic beta diversity of herbaceous plants (Table S3). On the crystalline substrates, the increase of edaphic predictors, such as cation exchange capacity and soil pH, decreased the taxonomic beta diversity, suggesting that these soil conditions could promote higher similarity between species of the crystalline substrate. However, on the karstic substrates, the increase of precipitation decreases taxonomic beta diversity (Figure S3), indicating that climate factors (e.g., precipitation) exert a higher influence on herbaceous plant community composition in

this environment.

The soil characteristics, especially cation exchange capacity and soil pH, explained 23% of the variance (Table S3) of the nestedness dimension of taxonomic beta diversity of the herbaceous plant community composition, showing that these soil characteristics promote species nestedness on all geological substrates (Figure S3.d). The species replacement dimension, which explained 24% of the variance, was more associated with climate and edaphic drivers. On the crystalline substrate, the temperature was positively associated with higher species replacement, whereas on the sedimentary and karstic substrates, the same climate conditions were associated with lower species replacement, suggesting different responses to the temperature at these environments (Figure S3.e).

The temperature, precipitation, and cation exchange capacity explained 2% of the total variation of beta phylogenetic diversity, measured by the COMDIST metric for herbaceous plant lineages with basal nodes (Table S3). Climate variables positively affected the herbaceous phylogenetic diversity at crystalline and sedimentary substrates. On karstic substrates, the increase in temperature, cation exchange capacity, and soil pH decrease phylogenetic diversity and increase the similarity between communities, suggesting higher environmental filtering at these substrates (Figure S3). The increase in precipitation also explained 18% of the variance of more terminal lineages (COMDISTNT), showing a decrease in phylogenetic diversity at crystalline and karstic substrates.

2.3.4 Taxonomic and phylogenetic relationship of woody and herbaceous plants with surrounding biomes

Woody plants from the geological substrates of the Caatinga are taxonomically and phylogenetically more similar to each other than they are to woody plants from the edge areas of the Cerrado and the Atlantic Forest. The analysis of more basal branches, using the COMDIST metric, revealed a stronger connection between the geological substrates of the Caatinga and to some extent, the Cerrado (Figure S4). However, variations in the temperature, precipitation, and cations exchange capacity influenced the patterns of phylogenetic beta diversity on more basal lineages of woody communities ($R^2 = 0.018$; Table S4). The basal lineages demonstrated a higher phylogenetic similarity between the geological substrates of Caatinga, but they were different from the Atlantic Forest lineages (Figure S4.b). For terminal nodes (COMDISTNT), the drivers responsible for variation patterns were the cation exchange

capacity, temperature, and precipitation ($R^2 = 0.46$; Figure S4.b; Table S4), also reflecting on the taxonomic beta diversity between these regions (Figure S4.c). The cation exchange capacity and temperature positively affected the taxonomic beta diversity, whereas the precipitation exerted a negative effect on the taxonomic beta diversity ($R^2 = 0.28$; Figure S5.c; Table S4). More specifically, the cation exchange capacity positively affected the nestedness dimension, whereas the temperature and precipitation negatively affected the nestedness dimension ($R^2 = 0.21$; Figure S4.d). The temperature and cation exchange capacity positively affected the no nestedness dimension, whereas the precipitation negatively affected the no nestedness dimension ($R^2 = 0.36$, Figure S5.e; Table S4).

Regarding herbaceous plants, the phylogenetic and taxonomic beta composition patterns revealed distinct associations between the geological substrates of the Caatinga and the bordering areas of the Cerrado and Atlantic Forest. Considering the dissimilarity phylogenetic matrix (COMDIST), the geological substrates showed more phylogenetically distant lineages if compared with the surrounding biomes (i.e., Cerrado and Atlantic Forest; Figure S5.a). The analysis of phylogenetic beta diversity (COMDIST) showed that the first two axes of db-RDA highlight the importance of precipitation and cation exchange capacity on the observed patterns ($R^2 = 0.03$; Table S5).

However, the phylogenetic dissimilarity matrix (COMDISTNT) of the geological substrates reveals a shared evolutionary story, suggesting a similar adaptation to the environment and indicating some level of sharing of lineages with the Cerrado (Figure S5.b). The precipitation and cation exchange capacity variables influenced the results of COMDISTNT metric ($R^2 = 0.29$), playing a significant role in the explanation of taxonomic beta diversity ($R^2 = 0.19$; Table S5), both on nestedness ($R^2 = 0.24$) and no nestedness dimensions ($R^2 = 0.35$; Table S5).

2.4 DISCUSSION

Our results support the hypothesis that precipitation, temperature, and soil fertility (i.e., cation exchange capacity and pH) shape the taxonomic and phylogenetic diversity of the different geologies of Caatinga. More humid, warmer, and alkaline environments decrease diversity, creating species communities with lower taxonomic and phylogenetic alpha and beta diversity.

The similarity between taxonomic and phylogenetic diversity is higher on the geological substrates of Caatinga than compared to the bordering areas of Cerrado and Atlantic Forest. Although the Caatinga presents a higher geological heterogeneity (Moro et al., 2016; Moro et al., 2024), our results suggest that the diversity patterns between the geological substrates are not sufficiently distinct to justify the separation between them, based only on geological aspects and on the presence of some floristic elements for ecological purposes.

2.4.1 Soil and climate influenced the diversity on the geological substrates with distinct effects between woody and herbaceous plant

There is an intense debate about the formation of Caatinga by units of landscapes with contrasting characteristics of soil and climate derived from different geological formations, such as crystalline, sedimentary, and karstic landscapes (Moro et al., 2016; Queiroz et al., 2017; Moro et al., 2024). These propositions consider specific characteristics of the substrates: the crystalline, mainly associated with lower precipitation regimes; the sedimentary, with low-fertility soils; and the karstic, linked to richer-nutrient soil, as a determinant filter on this landscape (Moro et al., 2024). However, contrary to our hypothesis, these factors were not determinants for the diversity patterns of plant communities on the geological substrates of Caatinga. Our study highlights that, on communities of woody plant species of geological substrates of Caatinga, the species are more evolutionarily similar than expected by chance, formatting an aggregation pattern influenced by temperature increase. This probably occurs because warmer conditions act as more restrictive environmental filters, favoring the species' coexistence with similar evolutionary stories, supporting the dominance-stress hypothesis (Weiher & Keddy, 1995; Graham et al., 2009; Coyle et al., 2014). This hypothesis proposes that in harsher environments, natural selection favors species with convergent adaptations, allowing them to survive in harsh conditions (Ricklefs, 1987; Webb et al., 2002). However, the observed aggregation patterns in communities of Caatinga can be related to the niche conservatism hypothesis, where the species tend to maintain the climate

niche of their ancestors (Ackerly, 2003; Webb et al., 2002).

Our results pointed out that only the temperature influenced the local aggregation pattern of woody plants on the geological substrates. Furthermore, climate and soil did not influence the phylogenetic alpha diversity of herbaceous plants. These findings contrast with previous research (Moro et al., 2015), which suggests that a lower phylogenetic alpha diversity of woody plants was more affected by variations on edaphic filters, whereas the herbaceous plants were more sensitive to temperature and precipitation variations.

Although the study of Moro et al. (2015) makes a relevant contribution to the discussion on the plant diversity of Caatinga, it is important to consider some limitations related to your representativity and to the assignments related to soil. The research covers a limited sampling on ecological and geographical terms, whereas the Caatinga is an extremely heterogeneous biome in terms of landscapes, soils, and climate conditions. Therefore, generalizing the results of this study to the entire extension of the Caatinga could be problematic. Furthermore, the assignments made by Moro et al. (2015) related to the soil were categorical, without considering continuous nuances related to the soil fertility and structure of each geological substrate and its implications on the diversity patterns. Studying phylogenetic diversity patterns on geological substrates without estimating the edaphic and climate heterogeneity could lead to a misinterpretation of the diversity structuring factors of these sites.

Our study indicates that, contrary to what Moro et al. (2024) proposed, the geomorphology of crystalline, sedimentary, and karstic substrates is not the main driver of the diversity patterns of Caatinga. In summary, we observed that an increase in temperature, cation exchange capacity, and pH led to a lower beta diversity of woody plants on crystalline substrates, whereas the herbaceous plants showed higher diversity on these substrates. The taxonomic and phylogenetic diversity was higher between woody plants on sedimentary substrates. These results reveal the complexity of environmental influences on the different plant strata. Previous studies, such as Moro et al. (2016) and Souza et al. (2023), also showed a higher diversity of herbaceous plants on crystalline substrates and a higher diversity of woody plants on sedimentary substrates of Caatinga. However, the decrease in the diversity of woody plants on fertile soils and with high temperatures, accompanied by the increase in the diversity of herbaceous plants, converges with previous studies (Araújo et al., 2023).

Araújo et al. (2023) observed that in wetter areas, diversity patterns of woody plants fit better, while herbaceous plant species are negatively impacted by increased precipitation. This divergence can be attributed to differences in the soils of the substrates: the

crystalline substrates are shallow and stony, while the sedimentary substrates have deeper soils (Queiroz, 2006; Marques et al., 2014). The predominance of the herbaceous stratum in restrictive conditions can be explained by the short life cycle of these species, which have greater speciation and genetic divergence than woody species (Smith & Beaulieu, 2009; Zanne et al., 2014). Many complete their cycle in one season, while others remain dormant during the drought, protecting their gems in the soil (Raunkiaer, 1934).

Recent studies indicate that in Seasonally Dry Tropical Forests such as the Caatinga, the intensification of climate filters decreased the species diversity of woody plants, favoring drought-adapted lineages and resulting in more homogeneous communities (Moura et al., 2023). This process is also observed in other groups, such as birds, where competition and functional convergence limit species to specific habitats (Hao et al., 2019; Xu et al., 2023). Drought, as a stressor, induces adaptations in regional species (Esquivel-Muelbert et al., 2017; Queiroz et al., 2017), but biotic interactions can overcome environmental filters (Tylianakis et al., 2008), which justifies the low explanatory power of climate and soil filters in older lineages. This limitation can also be attributed to the scale of our study, which did not consider factors other than soil fertility.

Increases in soil pH and cation exchange capacity reduced the taxonomic and phylogenetic diversity of woody and herbaceous plants, probably due to changes in the solubility and absorption of nutrients in more alkaline environments (Viani et al., 2014; Janowski & Leski, 2022). Although these factors influence beta diversity, our results show that seasonal drought imposes an even greater stress on plant communities (Choat et al., 2012). The pattern of phylogenetic clustering in extreme climate environments is due to the presence of species lineages with more recent diversification (Wiens & Donoghue, 2004; Gerhold et al., 2015). This dynamic can be attributed to historical fragmentation and climatic instability, resulting in the gradual loss of woody lineages, mainly due to the contraction of the Caatinga biome (Queiroz et al., 2017; Fernandes et al., 2022).

2.4.2 The geological substrates of the Caatinga have intertwined relationships between their diversity patterns and the environment

Our study also points to higher similarity in taxonomic and phylogenetic diversity patterns between the geological substrates of the Caatinga than with neighboring areas of Cerrado and Atlantic Forest. The connectivity in beta diversity patterns between geological substrates indicates similar environmental constraints filtering these species within the regional pool, suggesting that they may belong to clades that have experienced similar

environmental filters (Fernandes et al., 2022). Furthermore, our results suggest that although edaphic (Moro et al., 2016; Moro et al., 2024) and climatic factors may influence the structuring of geological substrates, they are not sufficient to completely distinguish the patterns of taxonomic and phylogenetic diversity of plant communities.

The spatial pattern of the geological substrates, with sediments in patches surrounded by crystalline (Cunha et al., 2012), facilitates dispersal between communities, influencing species diversity and ecosystem stability (Howeth & Leibold, 2010). In line with another study (Londe et al., 2023), we observed that the Caatinga has high beta diversity and high species turnover, which suggests frequent exchanges between geological substrates and explains their similarities, although differences in their constitution and formation are pointed out (Moro et al., 2024).

Although the substrates of the Caatinga show similar diversity patterns, we identified phylogenetic relationships between ancestral lineages of woody plants in karstic areas and adjacent regions of the Cerrado. This can be explained by debates in the Biogeography discipline: the geographical proximity between biomes, which facilitates the recruitment of lineages with the capacity to adapt and expand ecological niches (Donoghue & Edwards, 2014; Queiroz et al., 2017; Fernandes et al., 2020). This finding corroborates previous studies highlighting the connections between the Caatinga, Cerrado, and Atlantic Forest (Silvestre et al., 2019; Cassia-Silva et al., 2020; Ferraz et al., 2020), reinforcing the idea that tolerant species of the extreme conditions of the Caatinga originate in neighboring biomes (Rizzini, 1979; Andrade-Lima, 1982).

Many of these exchanges occurred throughout the Pleistocene, when forest expansion during periods of climatic instability favored the dispersal of lineages between biomes, creating opportunities for the formation of dynamic floristic assemblages (Auler et al., 2004; Arruda et al., 2017; Fernandes et al., 2022). In the Cerrado, the climatic conditions of this period resulted in patches of vegetation that are today preserved by edaphic factors and surrounded by Caatinga vegetation (Bueno et al., 2017). Some of these patches have been colonized by local species and have become more similar to the Caatinga, while others maintain a flora closer to the Cerrado, intensifying the debate on the biogeographical origins of the Caatinga (Nepomuceno et al., 2021). In addition, enclaves of humid forests in the Caatinga, attributed to the Atlantic Forest, suggest that, during periods of drought, these forests were restricted to humid areas maintained by orographic rains, isolating populations of species typical of humid forests (Andrade-Lima et al., 2024). Comparative studies of amphibian fauna also confirm this biogeographic influence, highlighting that many species

between the Caatinga and the Atlantic Forest biomes are shared (Castro et al., 2019).

The interactions between the Caatinga and adjacent biomes are widely debated from ecological and evolutionary perspectives. Although these studies have advanced understanding of the biogeographic origin of the Caatinga and the climatic processes that have shaped the biome, they may overestimate or underestimate specific evidence, such as the taxonomic and phylogenetic similarities between groups shared with neighboring biomes (Araújo et al., 2022) or the presence of distinct floristic elements that would form enclaves of separate biomes in the Caatinga (Lima et al., 2023). In addition, these analyses often focus on specific vegetative groups or a single dimension of diversity, such as taxonomic diversity, and neglect the influence of edaphic filters specific to geological substrates (Fernandes et al., 2022).

Therefore, we agree in part with Moro et al. (2024) that from a biogeographical perspective, there is no binary division between biotas. In other words, considering enclaves of vegetation or the presence of faunal elements is not sufficient to isolate these areas as belonging to other domains or making statements about their biogeographic links. But we disagree with the separation of the Caatinga into geological substrates based only on specific soil characteristics and the presence of some floristic elements, without considering broader comparisons that reveal environmental differences capable of generating a clear distinction in diversity patterns between these crystalline, karst and sedimentary landscapes. Therefore, there is a need for studies that test and compare other environmental and evolutionary elements to make such findings. There is also a need to standardize methods for quantifying the similarity between flora and fauna elements in adjacent domains. Metrics such as 'taxonomic differences only' may overlook important evolutionary issues and marks to elucidate this complex history. In addition, we believe that the interaction of diversity metrics with climate and soil variables can give us new insights into evolutionary dynamics that are important for the arrival and permanence of these elements.

2.5 CONCLUSIONS

Here, we show that precipitation, temperature, cation exchange capacity and soil pH influence the patterns of taxonomic and phylogenetic diversity of woody and herbaceous plants, with no significant differences between the geological substrates of the Caatinga. The similarity in the phylogenetic compositions of these plants in the sedimentary, crystalline and karstic substrates suggests an interconnected evolutionary history, despite variations in soil and climate. This pattern highlights the uniqueness of the Caatinga in relation to neighbouring biomes such as the Cerrado and the Atlantic Forest, possibly due to the high degree of specialization of local species. We conclude that, despite the climatic and edaphic differences between the substrates, these variations are not reflected in the diversity patterns, questioning the need to separate them based exclusively on geological characteristics and the presence of specific groups. Finally, our results and the previous literature highlight the importance of integrated studies with genetic and phylogenetic data to deepen the understanding of biogeographic processes and better elucidate these relationships.

BIOSKETCH

Aparecida B. Paiva is interested in biogeography and community ecology, with a focus on woody plant species from the Caatinga. This work represents part of her PhD research at the Federal University of Ceará, Brazil, on the diversity patterns of woody species in the Caatinga.

Author contributions: ABP, TGS and MJNR conceptualized the ideas; TGS guided the data analysis; ABP and GXBA created the figures; ABP collected the data and led the writing process with assistance from GXBA, TGS, and MJNR.

2.6 Supporting Information

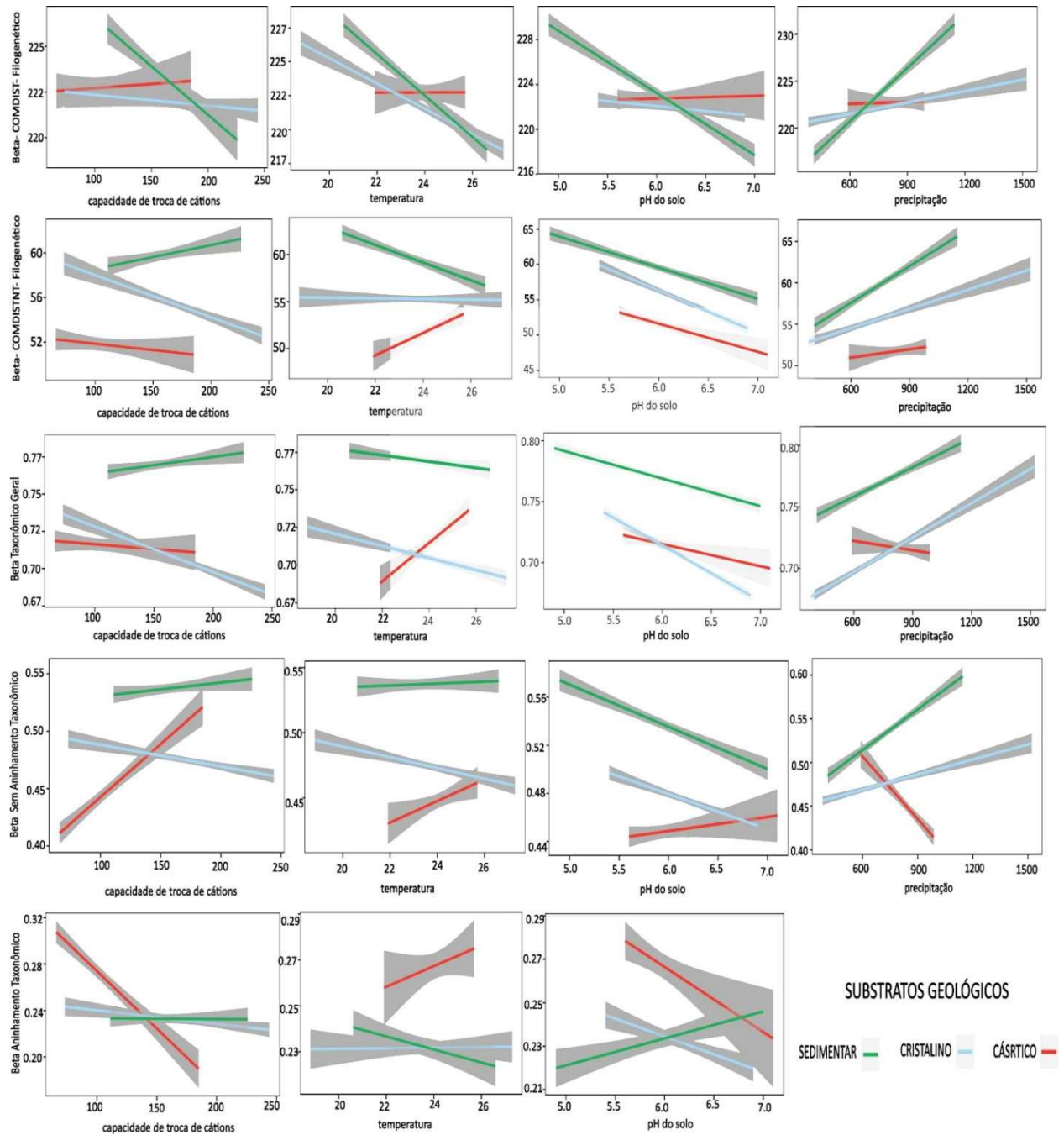
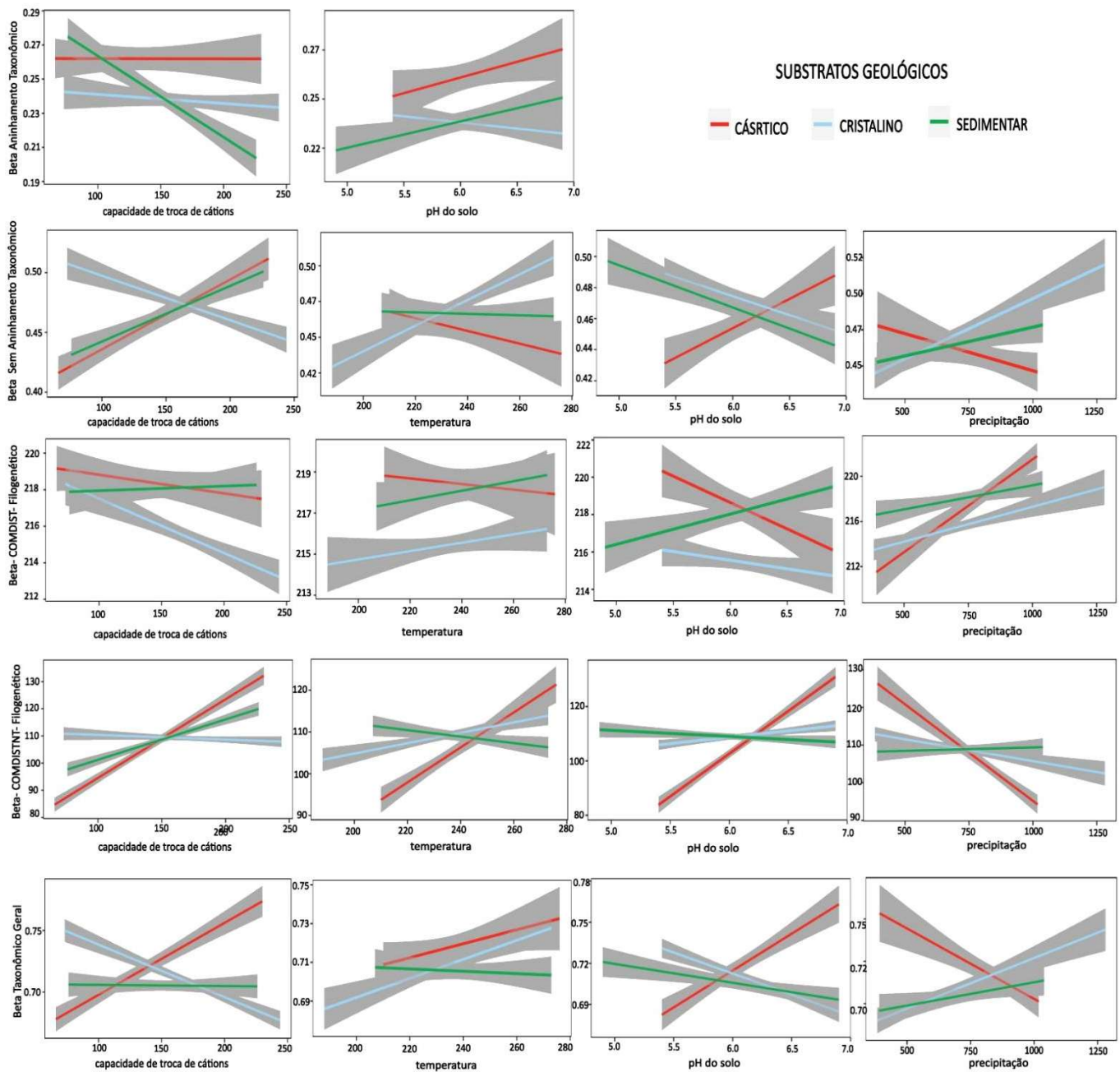


Fig.2: Influence of climatic and edaphic predictors on the beta diversity of woody species from crystalline, sedimentary, and karstic geological cores in the Caatinga, considering: (A) basal branches (COMDIST); (B) terminal branches (COMDISTNT); (C) taxonomic beta diversity; (D) taxonomic beta diversity accounting for nestedness; and (E) taxonomic beta diversity excluding nestedness. Include units on the axes.



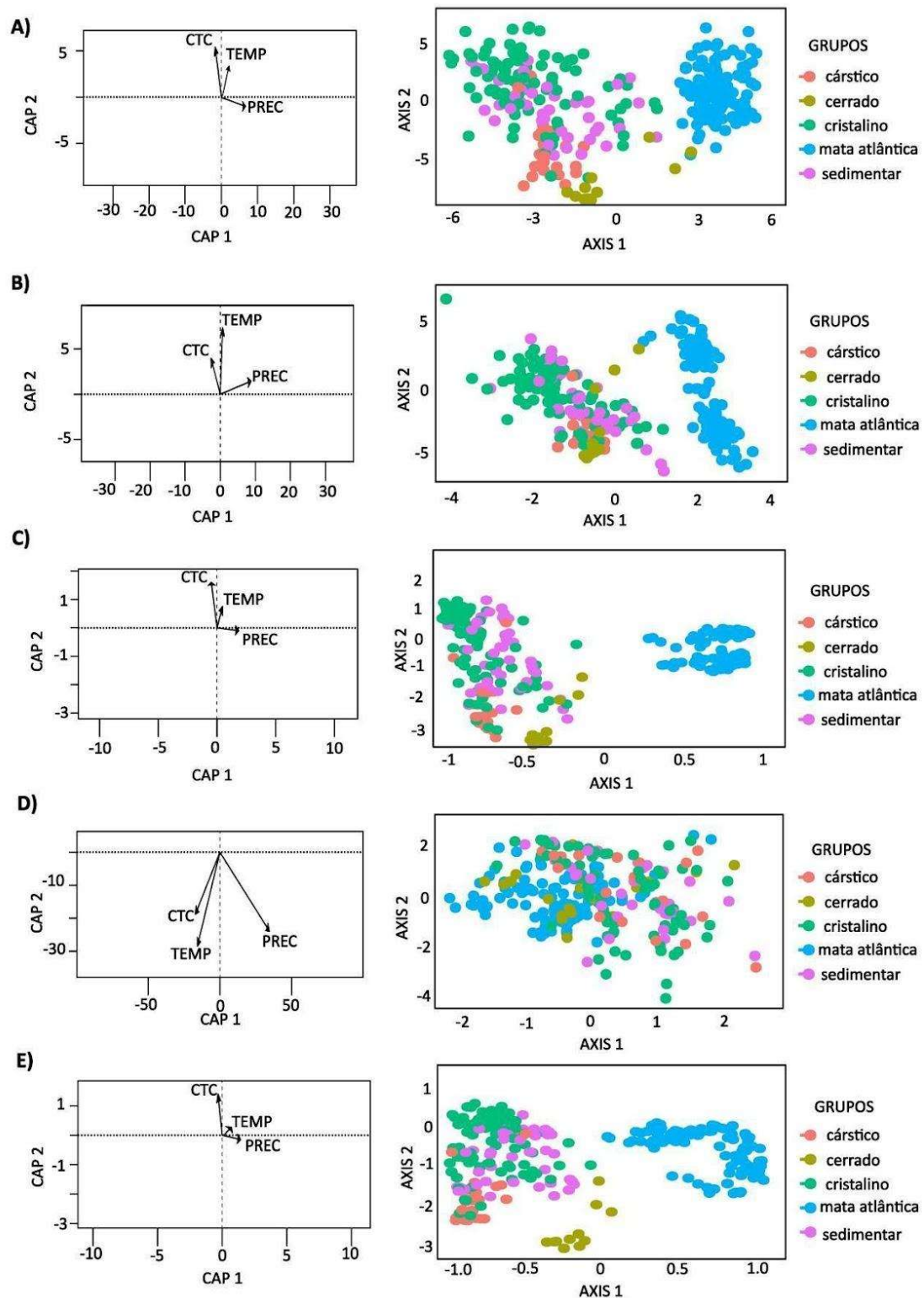


Fig.4: Distance-based redundancy analysis (db-RDA) showing the ordination of phylogenetic beta diversity COMDIST (A), COMDISTNT (B), taxonomic beta diversity (C), taxonomic nestedness dimension (D), and turnover dimension (E) for woody plant communities from karstic, crystalline, and sedimentary cores of the Caatinga, Cerrado, and Atlantic Forest in relation to environmental predictors (temperature, precipitation, cation exchange capacity, organic carbon, and soil pH). On the right, non-metric multidimensional scaling (NMDS) results are presented, illustrating the taxonomic and phylogenetic dissimilarity of communities from crystalline, karstic, sedimentary cores, Cerrado, and Atlantic Forest.

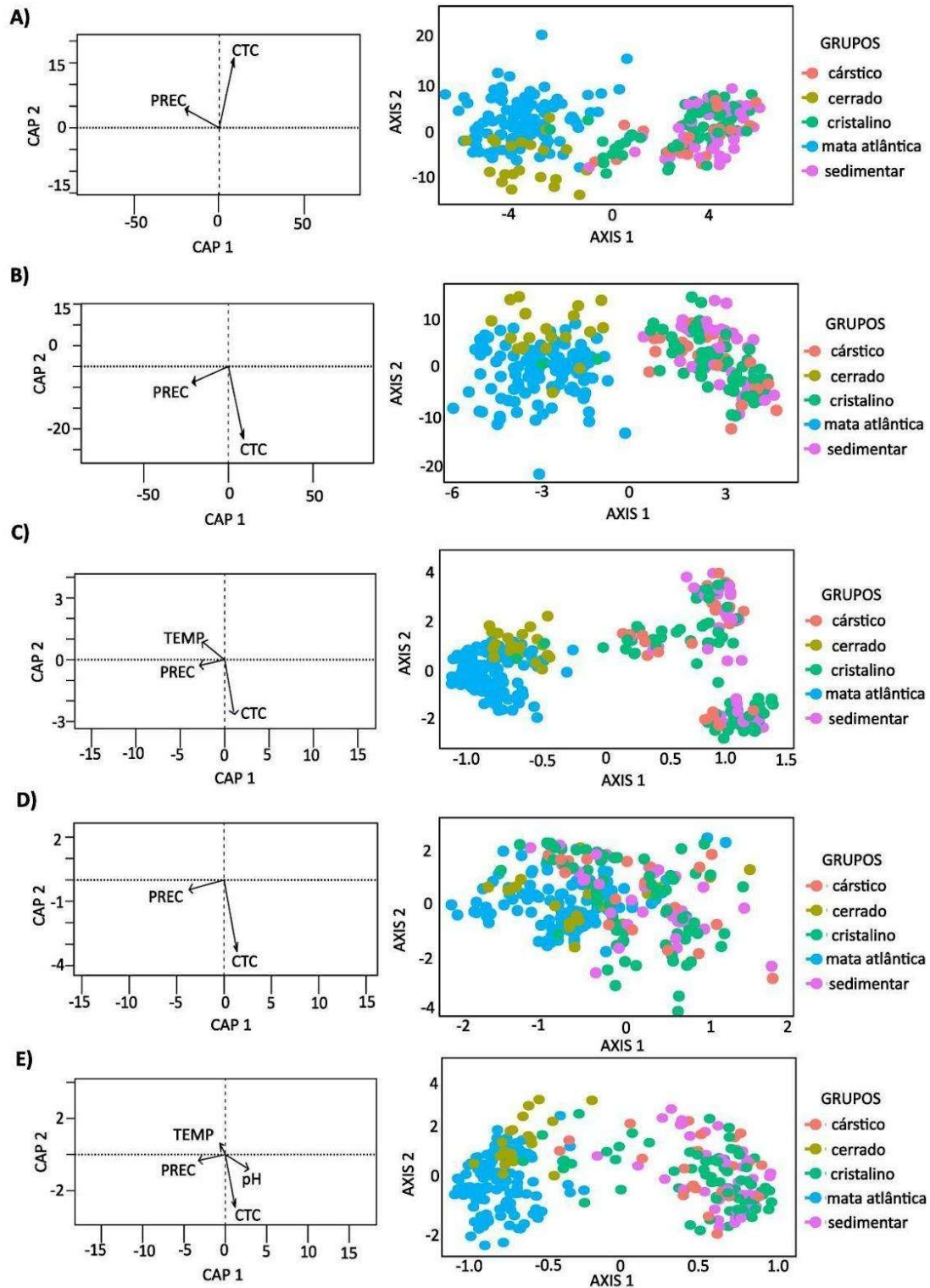


Fig.5: Distance-based redundancy analysis (db-RDA) showing the ordination of phylogenetic beta diversity COMDIST (A), COMDISTNT (B), taxonomic beta diversity (C), taxonomic nestedness dimension (D), and turnover dimension (E) for herbaceous plant communities from karstic, crystalline, and sedimentary cores of the Caatinga, Cerrado, and Atlantic Forest in relation to environmental predictors (temperature, precipitation, cation exchange capacity, organic carbon, and soil pH). On the right, the non-metric multidimensional scaling (NMDS) results are presented, illustrating the taxonomic and phylogenetic dissimilarity of communities from crystalline, karstic, and sedimentary cores, Cerrado, and Atlantic Forest.

Table 1: Representation of the best GLS model for the influence of the environment on the standardized effect size of the phylogenetic distance between Caatinga communities.

Predictors	Woody plants		
	T	P	R ²
Temperature	2.3543	0.0197*	0.12
Precipitation	-1.8055	0.0729	
Cation exchange capacity	-1.5418	0.1251	
Soil pH	1.1895	0.2360	

Table 2: Selection of significant environmental variables based on db-RDA for phylogenetic beta diversity (COMDIST, COMDISTNT), taxonomic beta diversity, and the equivalent dimensions of Nestedness and Turnover for woody plants in the Caatinga.

Dependent variable	Environmetal Models		
	Independent variavle	P	R ²
<i>COMDIST</i>	Temperature	0.001*	0.004
	Precipitation	0.038*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.001*	
<i>COMDISTNT</i>	Temperature	0.001*	0.19
	Precipitation	0.003*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.001*	
Taxonomic beta diversity	Temperature	0.001*	0.15
	Precipitation	0.001*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.001*	
Taxonomic beta-Nestedness	Temperature	0.005*	0.24
	Precipitation	0.064	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.001*	
Taxonomic beta-Turnover	Temperature	0.001*	0.13
	Precipitation	0.017*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.001*	

Table 3: Results of the selection of significant environmental variables based on db-RDA for phylogenetic beta diversity (COMDIST, COMDISTNT), taxonomic beta diversity, and the equivalent dimensions of Nestedness and Turnover for herbaceous plants in the Caatinga.

Dependent variable	Environmental Models		
	Independent variable	P	R ²
<i>COMDIST</i>	Temperature	0.005*	0.024
	Precipitation	0.015*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.027*	
<i>COMDISTNT</i>	Temperature	0.002*	0.18
	Precipitation	0.001*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.008*	
Taxonomic beta diversity	Temperature	0.001*	0.15
	Precipitation	0.005*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.001*	
Taxonomic beta-Nestedness	Temperature	0.237	0.23
	Precipitation	0.655	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.001*	
Taxonomic beta-Turnover	Temperature	0.002*	0.24
	Precipitation	0.006*	
	Cation exchange capacity	0.002*	
	Soil pH	0.001*	

Table 4: Results of the selection of significant environmental variables based on db-RDA for phylogenetic beta diversity (COMDIST, COMDISTNT), taxonomic beta diversity, and the equivalent dimensions of Nestedness and Turnover for woody plants from geological cores of the Caatinga, Cerrado, and Atlantic Forest.

Dependent variable	Environmental Models		
	Independent variable	P	R ²
<i>COMDIST</i>	Temperature	0.003*	0.018
	Precipitation	0.001*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	-	
<i>COMDISTNT</i>	Temperature	0.001*	0.46
	Precipitation	0.001*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	-	
Taxonomic beta diversity	Temperature	0.001*	0.28
	Precipitation	0.001*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	-	
Taxonomic beta-Nestedness	Temperature	0.001*	0.21
	Precipitation	0.001*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	-	
Taxonomic beta-Turnover	Temperature	0.001*	0.36
	Precipitation	0.001*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	-	

Table 5: Selection of significant environmental variables based on db-RDA for phylogenetic beta diversity (COMDIST, COMDISTNT), taxonomic beta diversity, and the equivalent dimensions of Nestedness and Turnover for herbaceous plants from geological cores of the Caatinga, Cerrado, and Atlantic Forest.

Dependent variable	Environmental Models		
	Independent variable	P	R ²
<i>COMDIST</i>	Temperature	0.101	0.030
	Precipitation	0.001*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.101	
<i>COMDISTNT</i>	Temperature	0.064	0.29
	Precipitation	0.001*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.054	
Taxonomic beta diversity	Temperature	0.014*	0.19
	Precipitation	0.001*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.156	
Taxonomic beta- Nestedness	Temperature	0.196	0.20
	Precipitation	0.001*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.466	
Taxonomic beta- Turnover	Temperature	0.044*	0.34
	Precipitation	0.001*	
	Cation exchange capacity	0.001*	
	Soil pH	0.001*	

REFERENCES

- AB'SABER, Aziz Nacib. O domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras. **Geomorfologia**, n. 43, p. 1-39, 1974.
- ANDRADE LIMA, José Henrique; NOVO, Marco Jacinto Katzenberger Baptista; SIMÕES, Pedro Ivo. Advertisement call variation is related to environmental and geographic distances in two anuran species inhabiting highland forests in northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 56, n. 4, p. e13329, 2024.
- ANDRADE-LIMA, D. de. Present-day forest refuges in northeastern Brazil. **Biological diversification in the tropics**, v. 245, p. 251, 1982.
- ARAÚJO, Francisca Soares de et al. Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. **Rodriguésia**, v. 62, n. 2, p. 341-366, 2011.
- ARAÚJO, Magno Daniel Oliveira Gonçalves et al. Dark diversity reinforces the importance of climate, soil and disturbance for Caatinga plant diversity. 2023.
- ARRUDA, Daniel M. et al. Vegetation cover of Brazil in the last 21 ka: New insights into the Amazonian refugia and Pleistocenic arc hypotheses. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 1, p. 47-56, 2018.
- AULER, Augusto S. et al. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. **Journal of Quaternary Science**, v. 19, n. 7, p. 693-701, 2004.
- BAUMAN, David et al. Optimizing the choice of a spatial weighting matrix in eigenvector-based methods. **Ecology**, v. 99, n. 10, p. 2159-2166, 2018.
- BLANCHET, F. Guillaume; LEGENDRE, Pierre; BORCARD, Daniel. Forward selection of explanatory variables. **Ecology**, v. 89, n. 9, p. 2623-2632, 2008.
- CASSIA-SILVA, Cibele et al. Among cradles and museums: seasonally dry forest promotes lineage exchanges between rain forest and savanna. **Plant Ecology & Diversity**, v. 13, n. 1, p. 1-13, 2020.
- CHOAT, Brendan et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. **Nature**, v. 491, n. 7426, p. 752-755, 2012.
- COYLE, Jessica R. et al. Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress-dominance hypothesis in eastern North American tree communities. **Ecography**, v. 37, n. 9, p. 814-826, 2014.
- COYLE, Jessica R. et al. Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress-dominance hypothesis in eastern North American tree communities. **Ecography**, v. 37, n. 9, p. 814-826, 2014.
- DE ARAUJO, Helder FP et al. The Caatinga region is a system and not an aggregate. **Journal of Arid Environments**, v. 203, p. 104778, 2022.

DE CASTRO, Deborah Praciano et al. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga VI: the Ubajara National Park, Ceará, Brazil. **Herpetology Notes**, v. 12, p. 727-742, 2019.

DE LIMA, Flávia Jorge et al. Late quaternary geomorphological evolutionary dynamics of the Araripe sedimentary plateau, northeast of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 124, p. 104244, 2023.

DE QUEIROZ, Luciano Paganucci et al. Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga domain. **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**, p. 23-63, 2017.

DE QUEIROZ, Luciano Paganucci. The Brazilian Caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. In: **Neotropical savannas and seasonally dry forests**. CRC Press, 2006. p. 121-157.

DONOGHUE, Michael J.; EDWARDS, Erika J. Biome shifts and niche evolution in plants. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 45, n. 1, p. 547-572, 2014.

DRAY, Stéphane. Moran's Eigenvector Maps and related methods for the spatial multiscale analysis of ecological data. **R Tutorial (Multivar Multiscale Spat Anal)**, v. 1, n. 97, p. 56, 2020.

DRAY, Stéphane. Moran's Eigenvector Maps and related methods for the spatial multiscale analysis of ecological data. **R Tutorial (Multivar Multiscale Spat Anal)**, v. 1, n. 97, p. 56, 2020.

ESQUIVEL-MUELBERT, Adriane et al. Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. **Ecography**, v. 40, n. 5, p. 618-629, 2017.

FERNANDES, Moabe F. et al. The origins and historical assembly of the Brazilian Caatinga seasonally dry tropical forests. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 10, p. 723286, 2022.

FERRAZ, Tiago M. et al. Cerrado physiognomies in Chapada das Mesas National Park (Maranhão, Brazil) revealed by patterns of floristic similarity and relationships in a transition zone. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 92, p. e20181109, 2020.

FICK, Stephen E.; HIJMANS, Robert J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International journal of climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302-4315, 2017.

GRAHAM, Catherine H. et al. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. supplement_2, p. 19673-19678, 2009.

GRAHAM, Catherine H.; FINE, Paul VA. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology letters**, v. 11, n. 12, p. 1265-1277, 2008.

- HAO, Yan et al. Comparative transcriptomics of 3 high-altitude passerine birds and their low-altitude relatives. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 24, p. 11851-11856, 2019.
- HOWETH, Jennifer G.; LEIBOLD, Mathew A. Species dispersal rates alter diversity and ecosystem stability in pond metacommunities. **Ecology**, v. 91, n. 9, p. 2727-2741, 2010.
- JANOWSKI, Daniel; LESKI, Tomasz. Factors in the distribution of mycorrhizal and soil fungi. **Diversity**, v. 14, n. 12, p. 1122, 2022.
- LEGENDRE, Pierre; ANDERSON, Marti J. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. **Ecological monographs**, v. 69, n. 1, p. 1-24, 1999.
- LIMA, Rafael Dantas et al. Disparate biomes within the Caatinga region are not part of the same evolutionary community: A reply to Araujo et al.(2022). **Journal of Arid Environments**, v. 209, p. 104901, 2023.
- LONDE, Vinícius; GOMES, Paulo Weslem Portal; MARTINS, Fernando Roberto. The role of edaphic differentiation on life zones, vegetation types, β -diversity, and indicator species in tropical dry forests. **Plant and Soil**, v. 493, n. 1, p. 573-588, 2023.
- MORO, Marcelo Freire et al. A phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. **The Botanical Review**, v. 82, p. 91-148, 2016.
- MORO, Marcelo Freire et al. Biogeographical districts of the Caatinga dominion: a proposal based on geomorphology and endemism. **The Botanical Review**, v. 90, n. 4, p. 376-429, 2024.
- MORO, Marcelo Freire et al. The role of edaphic environment and climate in structuring phylogenetic pattern in seasonally dry tropical plant communities. **PLoS One**, v. 10, n. 3, p. e0119166, 2015.
- MOURA, Mario R. et al. Pervasive impacts of climate change on the woodiness and ecological generalism of dry forest plant assemblages. **Journal of Ecology**, v. 111, n. 8, p. 1762-1776, 2023.
- RAMÍREZ, Sebastián et al. The influence of historical dispersal on the phylogenetic structure of tree communities in the tropical Andes. **Biotropica**, v. 51, n. 4, p. 500-508, 2019.
- RAUNKIAER, Christen. **The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiær**. 1934.
- RICKLEFS, Robert E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, v. 235, n. 4785, p. 167-171, 1987.
- RIZZINI, Carlos Toledo. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. Editora de Humanismo, Ciência e Tecnologia, 1976.
- SANTOS, Rubens M. et al. Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other

floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. **Ecology and Evolution**, v. 2, n. 2, p. 409-428, 2012.

SCHMERA, Dénes; PODANI, János; LEGENDRE, Pierre. What do beta diversity components reveal from presence-absence community data? Let us connect every indicator to an indicandum!. **Ecological Indicators**, v. 117, p. 106540, 2020.

SILVA, Augusto C.; SOUZA, Alexandre F. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. **PLoS One**, v. 13, n. 4, p. e0196130, 2018.

SILVA, Augusto C.; SOUZA, Alexandre F. Spatial structure of the Caatinga woody flora: abundance patterns have environmental, Pleistocene, and indigenous drivers. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 94, n. suppl 3, p. e20211019, 2022.

SILVESTRE, L. C. et al. Richness and similarity of ferns and lycophytes in the Atlantic Forest of Northeastern Brazil. **Oecologia Australis**, v. 23, n. 03, p. 480-495, 2019.

SMITH, Stephen A.; BEAULIEU, Jeremy M. Life history influences rates of climatic niche evolution in flowering plants. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1677, p. 4345-4352, 2009.

SOUZA, Elnatan Bezerra de et al. Flora and physiognomy of Caatinga vegetation over crystalline bedrock in the northern Caatinga domain, Brazil. **Rodriguésia**, v. 73, p. e01252021, 2022.

SWENSON, Nathan G. Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. **PloS one**, v. 6, n. 6, p. e21264, 2011.

TYLIANAKIS, Jason M. et al. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. **Ecology letters**, v. 11, n. 12, p. 1351-1363, 2008.

VELLOSO, Agnes L. **Ecorregioes propostos para o bioma da caatinga**. Instituto de Conservacao Ambiental The Nature Conservancy do Brasil; Recife; associacao Plantas do Nordeste., 2002.

VIANI, Ricardo AG et al. Soil pH accounts for differences in species distribution and leaf nutrient concentrations of Brazilian woodland savannah and seasonally dry forest species. **Perspectives in plant ecology, evolution and systematics**, v. 16, n. 2, p. 64-74, 2014.

WEBB, Campbell O. et al. Phylogenies and community ecology. **Annual review of ecology and systematics**, v. 33, n. 1, p. 475-505, 2002.

WEIHER, Evan; KEDDY, Paul A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos**, p. 159-164, 1995.

WIENS, John J.; DONOGHUE, Michael J. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in ecology & evolution**, v. 19, n. 12, p. 639-644, 2004.

XU, Wu-Bing et al. Global beta-diversity of angiosperm trees is shaped by Quaternary climate change. **Science advances**, v. 9, n. 14, p. eadd8553, 2023.

ZANNE, Amy E. et al. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. **Nature**, v. 506, n. 7486, p. 89-92, 2014.

3. Capítulo 2: Padrões de endemismo filogenético na flora lenhosa da caatinga e suas características climáticas

Aparecida Barbosa de Paiva^{1*}, Thiago Gonçalves Souza² e Maria Jesus Nogueira Rodal^{1,3}

¹ Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal do Ceará, Brazil

² University of Michigan, USA

³ Universidade Federal Rural de Pernambuco, Brazil

*Autor correspondente: aparecida.paiva@alu.ufc.br

RESUMO

Avaliar a distribuição de linhagens geograficamente restritas e evolutivamente únicas, bem como os fatores climáticos que as influenciam, é fundamental para compreender os processos biogeográficos e prever os impactos das mudanças climáticas na biodiversidade. Nesse contexto, nosso estudo quantificou a distribuição geográfica e os determinantes climáticos atuais e futuros do endemismo filogenético de 1.484 plantas lenhosas na Caatinga, identificando centros de endemismo e preditores climáticos tanto para o endemismo evolutivamente jovem (neoendemismo) quanto para linhagens de ramos evolutivamente antigos (paleoendemismo). Os resultados parcialmente confirmaram nossa primeira hipótese de que o clima atual exerceria uma influência positiva sobre o endemismo filogenético (PE), enquanto cenários de mudanças climáticas futuras causariam uma diminuição do PE devido ao aquecimento. No entanto, nossos achados indicaram que o PE das comunidades de plantas lenhosas da Caatinga foi positivamente influenciado pela precipitação média anual, pela sazonalidade da temperatura e da precipitação, tanto no período atual quanto nas projeções climáticas até 2040, explicando 24% da variância. Por outro lado, não observamos uma influência significativa dos cenários projetados para períodos mais longos, como 2060 e 2080. Em relação à associação entre os centros de neo e paleoendemismo e as condições de aridez, encontramos uma maior associação dos centros de neoendemismo com condições de menor aridez, e dos centros de paleoendemismo com condições de maior aridez, contrariando nossa hipótese inicial. Regiões como os terrenos sedimentares, as Superfícies Sertanejas Norte e Sul, a Chapada Diamantina e o Planalto da Borborema foram identificadas como importantes centros de neo e paleoendemismo, refletindo tanto a diversificação nessas áreas quanto a persistência de longo prazo de suas linhagens. Destaca-se especialmente as Superfícies Sertanejas como um centro significativo de paleoendemismo, onde predomina a Caatinga *stricto sensu*, evidenciando a importância dessa região na preservação de linhagens antigas. Nosso estudo fornece informações valiosas sobre os fatores climáticos que moldam os

padrões de endemismo filogenético em linhagens lenhosas na Caatinga, além de destacar

áreas com elevada singularidade evolutiva, essenciais para estratégias de conservação.

Palavras-Chave: endemismo filogenético; filtragem ambiental; mudanças climáticas; neoendemismo; paleoendemismo.

3.1 INTRODUÇÃO

O bioma Caatinga, situado no nordeste do Brasil e caracterizado por seu clima semiárido e regime de chuvas irregular (Ab'Sáber, 1974), passou por períodos de maior umidade durante o final do Pleistoceno e o Holoceno (Werneck et al., 2015). Esses períodos resultaram em alterações significativas na composição de sua flora (Auler et al., 2004), como posteriormente confirmado por Queiroz et al. (2017), Fernandes et al. (2020) e Moro et al. (2024), que concluíram que a flora da Caatinga possui origens distintas e complexas. Embora estudos apontem que os padrões de diversidade taxonômica na Caatinga estão profundamente conectados às variações climáticas (Santos et al., 2014; Queiroz et al., 2017), a análise da diversidade filogenética oferece uma perspectiva única sobre os processos que moldaram a origem da vegetação e sua relação com o clima e a história evolutiva da região (Rosauer et al., 2009; Mishler et al., 2014; Scherson et al., 2017). Métodos como a Análise Categórica de Neo e Paleoendemismo (CANAPE; Mishler et al., 2014) permitem distinguir entre centros de neoendemismo e paleoendemismo, fornecendo insights valiosos sobre os fatores climáticos e eventos geológicos passados que influenciam as comunidades. Além disso, há uma lacuna de estudos que investiguem como o endemismo filogenético (PE) das linhagens de lenhosas da Caatinga é impactado por fatores climáticos atuais e futuros. Essas análises são fundamentais para aprimorar o entendimento dos padrões e processos que moldam a composição e evolução dessa flora.

Tradicionalmente, os centros de neoendemismo e paleoendemismo eram identificados com base em registros fósseis (Wu et al., 2007), dados filogenéticos (Feng et al., 2016) ou pela combinação de ambos (López-Pujol et al., 2011). No entanto, métodos baseados exclusivamente em fósseis frequentemente apresentam limitações, como a incompletude dos dados, o que pode dificultar identificações mais precisas. Nesse contexto, análises filogenéticas trouxeram avanços significativos para a compreensão dos mecanismos que regem o endemismo filogenético. Uma abordagem inovadora para identificar centros de neoendemismo e paleoendemismo é a Análise Categórica de Neo e Paleoendemismo (CANAPE) (Mishler et al., 2014), que utiliza clados como base de análise, em vez de espécies. Essa metodologia permite avaliar a raridade geográfica de ramos curtos (neoendemismo) e ramos longos (paleoendemismo) dentro de uma árvore filogenética de uma determinada região (Mishler et al., 2014).

Métricas como o endemismo filogenético (PE) oferecem uma abordagem inovadora para mapear a singularidade evolutiva de espécies com distribuições restritas,

permitindo uma compreensão mais profunda dos processos subjacentes ao endemismo (Rosauer et al., 2009). Esse tema é central na biogeografia, ecologia e biologia da conservação (Crisp et al., 2001). Enquanto a biogeografia busca explicar as causas e dinâmicas dos centros de endemismo (Lomolino & Channell, 1998), a ecologia frequentemente utiliza esse conhecimento para fundamentar estratégias de conservação (Myers et al., 2000). Os centros de neo e paleoendemismo são o resultado de milhões de anos de evolução (Crisp et al., 2001) e refletem a interação entre processos biogeográficos e ecológicos que moldam a diversificação e a persistência das espécies. Assim, compreender o padrão espacial do PE, seus fatores estruturadores climáticos e a formação dos centros de neo e paleoendemismo pode ser crucial para desvendar os mecanismos subjacentes aos padrões biogeográficos (Crisp et al., 2001; Mishler et al., 2014).

Os principais fatores que impulsionam os padrões de PE podem ser agrupados em três categorias. A primeira é o clima, geralmente representado por variáveis como temperatura, precipitação e sazonalidade (Hawkins et al., 2003). Cai et al. (2023) destacam que regiões com climas quentes, úmidos e sazonais tendem a apresentar valores mais elevados de PE. A segunda categoria envolve características ambientais, como a maior heterogeneidade do ambiente e a menor prevalência de barreiras geográficas ao isolamento, que também contribuem para o aumento dos valores de PE (Stein et al., 2014). No entanto, esse efeito é contextual, pois a heterogeneidade ambiental pode favorecer a diversidade de espécies ao promover a coexistência e a persistência, mesmo em condições desfavoráveis, o que, por sua vez, pode impulsionar a especiação (Stein & Kreft, 2015). Por fim, condições climáticas históricas, como a estabilidade do clima ao longo do tempo, também exercem influência sobre os valores de PE (Sandel et al., 2019).

As mudanças climáticas alteram a dinâmica das comunidades, afetando sua distribuição, persistência e diversidade, o que, por sua vez, pode modificar as interações bióticas (Souza-Silva et al., 2018). A Caatinga, ao longo do tempo, passou por transformações climáticas significativas, impactando diretamente a formação de seus conjuntos vegetacionais (Fernandes et al., 2022). No entanto, os resultados de modelagens paleoclimáticas divergem quanto à sua distribuição no passado. Werneck et al. (2011) sugerem que, durante o Último Máximo Glacial (LGM), a Caatinga manteve uma distribuição relativamente estável, com uma expansão para o sul. Collevatti et al. (2013) acrescentam que, nesse período, as florestas estacionais secas (SDTF) cobriam uma área mais ampla, porém deslocada para o sudoeste, expandindo-se para o Cerrado e a Amazônia, enquanto a vegetação da Caatinga recuava.

Outros estudos, como os de Auler et al. (2004), apontam que períodos de maior umidade, que teriam reduzido a área ocupada pela Caatinga, ocorreram de forma recorrente ao longo do tempo. As condições áridas que atualmente caracterizam o bioma teriam se consolidado entre o início e o meio do Holoceno (Behling et al., 2000).

Essa variação climática histórica contribuiu para a configuração atual da diversidade e distribuição da vegetação da Caatinga. A instabilidade climática do passado ajudou a formar uma região com uma vegetação altamente adaptada e heterogênea, mas também mais vulnerável a mudanças futuras. Projeções para as espécies vegetais endêmicas da Caatinga indicam que, mesmo em cenários conservadores de mudanças climáticas, esse grupo pode enfrentar perdas significativas de seus nichos climáticos (Souza-Silva et al., 2018). Consequentemente, habitats adequados para essas espécies podem ser reduzidos e concentrados, principalmente na porção nordeste da Caatinga, que é menos árida por estar mais próxima da costa (Prado et al., 2003; Andrade et al., 2017).

Apesar das evidências de períodos mais úmidos, a compreensão sobre os impactos deixados nas marcas de diversidade da vegetação da Caatinga ainda é limitada, especialmente em termos filogenéticos e biogeográficos. Os registros de condições climáticas mais úmidas no passado são, na maioria das vezes, de curta duração, intercalados com longos períodos de clima semiárido (Jennerjahn et al., 2004; Auler et al., 2004). Assim, a identificação de centros de neoendemismo e paleoendemismo, associados a diferentes condições climáticas, pode fornecer informações cruciais sobre as transformações nos padrões de diversidade da vegetação da Caatinga, revelando como as variações climáticas passadas influenciaram a distribuição e a adaptação das espécies ao longo do tempo.

A influência do clima e das disjunções geográficas, que podem ter provocado o isolamento, varia de acordo com a dinâmica específica de cada tipo de centro. Os centros de neoendemismo, conhecidos como "berços de diversidade", são caracterizados por ramos filogenéticos curtos, geralmente surgindo a partir do isolamento reprodutivo ou geográfico, o que favorece a diversificação e especiação local (López-Pujol et al., 2011; Mishler et al., 2014; Sandel et al., 2020). Em contraste, os centros de paleoendemismo, frequentemente chamados de "museus de diversidade", são dominados pela persistência de linhagens ancestrais com ramos filogenéticos mais longos. Esses centros estão frequentemente associados a refúgios climáticos estáveis, que desempenham um papel crucial na redução do risco de extinção ao longo do tempo (Sandel et al., 2020; Enquist et al., 2020).

A instabilidade climática, associada às variações na topografia, temperatura e precipitação, desempenha um papel fundamental na formação dos centros de endemismo (Molina-Venegas et al., 2017; Sandel et al., 2019). Entre esses fatores, a temperatura, a precipitação e a sazonalidade são determinantes-chave na distribuição das espécies (Austin & Niel, 2011), especialmente em ambientes semiáridos, como a Caatinga. Compreender como essas variáveis influenciam a formação de centros de neoendemismo e paleoendemismo é essencial não apenas para avaliar os impactos do clima e das mudanças climáticas, mas também para o desenvolvimento de estratégias de conservação mais eficazes, priorizando áreas-chave para a preservação da biodiversidade.

Nossa investigação buscou compreender como os padrões de endemismo filogenético (PE) de linhagens lenhosas da Caatinga respondem tanto ao clima atual quanto às mudanças climáticas projetadas. Para isso, abordamos duas questões centrais: (1) de que forma o clima atual e as mudanças climáticas influenciam a distribuição geográfica do PE das linhagens lenhosas da Caatinga e (2) quais são os principais centros de neoendemismo e paleoendemismo dessas linhagens. Consideramos que a Caatinga, devido à sua suscetibilidade às mudanças climáticas ao longo do tempo e à alta heterogeneidade ambiental (Fernandes et al., 2022), apresenta barreiras naturais que podem favorecer a diferenciação e o aumento do endemismo filogenético. Com base nisso, formulamos três hipóteses principais. Primeiro, altos valores de PE devem estar positivamente associados à cenários climáticos presentes, enquanto em cenários climáticos futuros haveria uma diminuição do PE, refletindo a influência de condições climáticas na retenção de linhagens evolutivamente distintas. Segundo, os centros de paleoendemismo devem estar associados a regiões climaticamente estáveis ao longo do tempo, enquanto os centros de neoendemismo devem ocorrer em áreas que experimentaram maior instabilidade climática.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

Utilizamos registros de ocorrência de angiospermas lenhosas da Caatinga compilados por Moura et al. (2023) que, por sua vez, combinou quatro banco de dados disponíveis livremente: (i) Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2022), (ii) SpeciesLink (Canhos et al., 2022), (iii) Brazilian Biodiversity Information Facility Repository (SiBBr, 2022) e (iv) Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio, 2022) e de complementações de registros de cerca de 332 fontes da literatura. Para o uso destes dados compilados por Moura et al. (2023), realizamos um processo de depuração, onde removemos registros com ocorrência imprecisa, suspeita de identidade taxonômica incorreta e espécies sem identificação correta. Todas as ocorrências de espécies passaram pela validação de nomenclatura seguindo Flora do Brasil (2022), com sinonímias e nomes inválidos retirados do banco de dados.

3.2.2 Métricas de diversidade filogenética

Para o cálculo da métrica de endemismo filogenético, utilizamos uma megafilogenia de plantas calibrada no tempo em nível de espécie, conforme Smith e Brown (2018). Calculamos o endemismo filogenético (PE) para o nosso conjunto de dados. Para isso, empregamos o pacote `pez` no R (Pearse et al., 2015). O PE mede o comprimento total dos ramos filogenéticos cobertos pelos táxons presentes em uma determinada área, ajustando o comprimento de cada ramo com base no tamanho da distribuição global de seu clado descendente (Rosauer et al., 2009; Sandel et al., 2020). Assim, o PE reflete o grau de restrição espacial dos ramos filogenéticos encontrados em uma região, em comparação com outras áreas. Isso permite que o PE seja utilizado para identificar regiões que abrigam uma diversidade filogenética relativamente única, destacando linhagens de "ramos longos" com distribuição geograficamente restrita.

3.2.3 Variáveis climáticas

Para identificar os possíveis fatores determinantes do endemismo filogenético das espécies lenhosas da Caatinga, reunimos variáveis climáticas amplamente utilizadas em estudos que investigam a influência do clima nos padrões de diversidade da região. Incluímos assim, quatro preditores climáticos mais comumente utilizados: temperatura média anual, precipitação média anual, sazonalidade da temperatura e sazonalidade da precipitação

(Hawkins et al., 2003). As variáveis climáticas foram obtidas do banco de dados do WorldClim (<http://www.worldclim.org/>) (Fick e Hijmans, 2017) com uma resolução espacial de 2,5. As variáveis para projeções climáticas futuras foram baseadas no quinto relatório de avaliação do IPCC, do qual selecionamos o modelo climático global MIROC5 e a via de concentração mais representativa (RCP8.5) para os anos de 2040, 2060 e 2080, considerados o pior cenário futuro.

3.2.4 Análise estatísticas

Para avaliar a importância relativa dos preditores climáticos presentes e futuros (2040, 2060 e 2080) na variação do endemismo filogenético das linhagens lenhosas da Caatinga, utilizamos modelos autorregressivos espaciais simultâneos (SAR) do tipo lag (Kissling & Carl, 2008; Hoef et al., 2018). O modelo SAR do tipo lag foi escolhido devido ao seu desempenho superior em comparação com outros tipos de modelos SAR (Kissling & Carl, 2008). Esse modelo incorpora uma matriz de pesos espaciais na regressão para considerar a autocorrelação espacial na variável resposta (Kissling e Carl, 2008). A análise envolveu a determinação dos coeficientes de regressão padronizados das variáveis explicativas e do coeficiente de determinação (R^2) das regressões. Os testes SAR e de Moran foram realizados com os pacotes *spdep* e *spatialreg* (Bivand et al., 2018, 2022).

3.2.5 Definição das regiões com neo e paleoendemismo

A análise categórica de neo- e paleoendemismo (CANAPE) no Rstudio foi desenvolvida por Nitta et al. (2023) a partir da proposta original de Misher et al. (2014). Essa abordagem avalia a significância estatística do endemismo filogenético (PE) e do endemismo filogenético relativo (RPE). O RPE representa a proporção de endemismo filogenético medido na árvore filogenética original, dividida pelo PE obtido em uma árvore de referência que preserva a topologia original, mas com ramos de mesmo comprimento. Foi então conduzido um processo em duas etapas para identificar os centros de endemismo filogenético. Primeiramente, foram identificadas as regiões com valores de PE significativamente altos, testando se o PE medido na árvore real (numerador do RPE), o PE medido na árvore de comparação com ramos de comprimento uniforme (denominador do RPE) ou ambos apresentavam valores significativamente superiores ao esperado. Em seguida, as regiões com endemismo elevado foram classificadas em duas categorias de centros de endemismo: neoendemismo e paleoendemismo. Regiões onde o RPE apresentou valores

significativamente altos ou baixos (teste bicaudal, $\alpha = 0,05$) foram definidas como centros de paleoendemismo ou neoendemismo, respectivamente.

Para avaliar a estrutura filogenética do conjunto de dados, realizamos testes de aleatorização que nos permitiram testar se os dados contêm informações filogeneticamente não aleatórias (Archie, 1989). Foram realizados 999 ensaios para as métricas de endemismo filogenético original (PEOrig), endemismo filogenético teórico (PEtheor) e endemismo filogenético relativo (RPE), utilizando um modelo nulo para identificar centros de endemismo significativos. Neste modelo, os táxons terminais foram reatribuídos aleatoriamente na árvore filogenética, gerando uma distribuição nula para PEOrig, PEtheor e RPE em cada centro. Aplicamos um teste bicaudal para cada métrica, permitindo que os valores observados de PEOrig, PEtheor e RPE pudessem ser significativamente maiores ou menores que os valores esperados pelo acaso. Valores significativamente altos de PEOrig ou PEtheor indicam que os centros possuem endemismo filogenético acima do esperado, representando uma superdispersão de ramos raros nessas áreas. Os testes de randomização foram realizados com a função `cpr_rand_test` do pacote `canaper` (Mishler et al., 2014).

Para avaliar a correlação entre os padrões de neoendemismo e paleoendemismo identificados neste estudo e o clima, analisamos as variações nos preditores climáticos (temperatura média anual, precipitação anual média, sazonalidade da precipitação e sazonalidade da temperatura) entre as categorias de neoendemismo e paleoendemismo. Para isso, aplicamos um teste não paramétrico de Kruskal-Wallis, adequado para comparações múltiplas (Okoye & Hosseini, 2024). Exploramos a distribuição de precipitação, temperatura, sazonalidade da temperatura e sazonalidade da precipitação entre as categorias, e realizamos comparações pareadas pelo teste de Wilcoxon caso o teste de Kruskal-Wallis indicasse diferenças significativas ($P < 0,05$). Todas as análises foram realizadas no RStudio.

3.3 RESULTADOS

Analizamos a distribuição do endemismo filogenético de 1484 espécies lenhosas na Caatinga em cenários atuais e sob mudanças climáticas. Nossos resultados indicam que as variáveis climáticas, como precipitação, sazonalidade da temperatura e sazonalidade da precipitação, desempenham um papel significativo na determinação do endemismo filogenético nos cenários presente e futuro até 2040. No entanto, essa influência não foi observada nos cenários projetados para os anos de 2060 e 2080. Além disso, identificamos 398 centros de endemismo filogenético significativo na Caatinga, sendo 128 associados ao neoendemismo e 270 ao paleoendemismo no tempo presente.

3.3.1 Efeitos do clima e da mudança climática sobre o endemismo filogenético

Os preditores climáticos atuais e futuros apresentaram diferenças nas variáveis que se mostraram significativas para o endemismo filogenético (PE). Considerando a autocorrelação espacial, os modelos autoregressivos simultâneos (SARs) explicaram 24% da variação do endemismo filogenético (PE) tanto no cenário atual quanto no futuro projetado para 2040, mas sem significância para os cenários futuros de 2060 e 2080. No modelo que representa o cenário presente, a variável de sazonalidade da precipitação foi um fator dominante, com o efeito padronizado mais forte sobre o endemismo filogenético (0,2471), as variáveis sazonalidade da temperatura e precipitação anual tiveram impactos totais menores, de 0,0413 e 0,0102, respectivamente (Figura 1), sugerindo que desempenham papéis secundários na explicação da variação do PE em cenário presente.

Com relação às variáveis para o cenário de 2040, a sazonalidade da precipitação manteve-se como a variável com maior impacto positivo (0,1935), destacando sua importância contínua na estruturação dos padrões de endemismo, enquanto a precipitação anual, mostrou impacto total de 0,0082, sugerindo novamente uma influência menor (Figura 1). Ambas as variáveis do modelo presente e futuro tiveram impacto positivo com o PE das lenhosas da Caatinga.

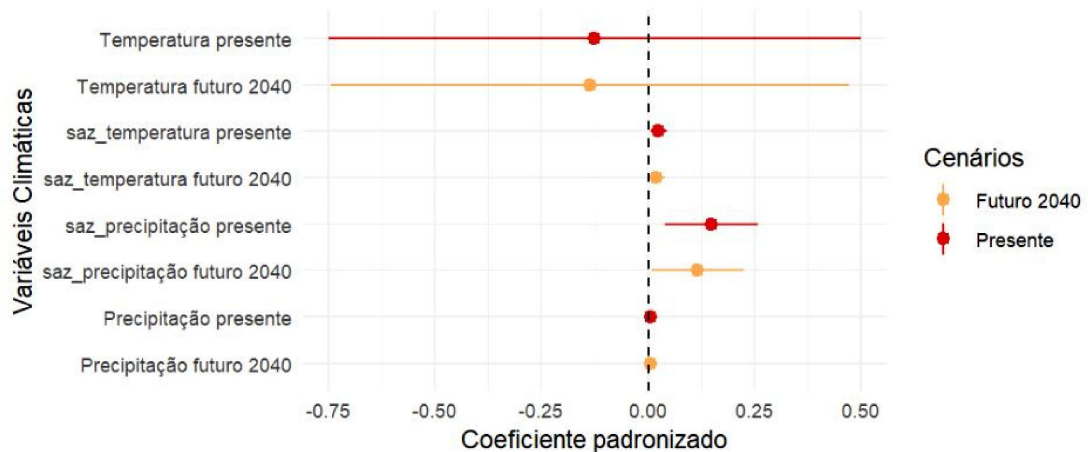


Figura 1: Coeficientes de regressão padronizados de modelos presente e futuro (2040) autorregressivos simultâneos para endemismo filogenético de linhagens lenhosas da Caatinga. As barras ao redor de cada ponto mostram o erro padrão da estimativa do coeficiente. Variáveis climáticas significativas são indicadas em vermelho (cenário presente) e laranja (cenário futuro 2040) e que não toquem a linha de tendência central.

3.3.2 Análise categórica do neo e paleoendemismo (CANAPE) de angiospermas lenhosas na Caatinga

A análise da diversidade filogenética relativa (RPE) revelou uma divisão clara da área de estudo da Caatinga em dois grandes centros, com concentrações distintas de pontos de neoendemismo e paleoendemismo (Figura 2). A análise CANAPE identificou 398 centros de endemismo filogenético, sendo 128 classificados como centros de neoendemismo e 270 como centros de paleoendemismo (Tabela 1).

Os centros de neoendemismo apresentaram maior concentração na Chapada Diamantina e Espinhaço (63 centros), seguidos pela Superfície Sertaneja Sul (24 centros), Superfícies Sedimentares Baixas (15 centros) e Superfície Sertaneja Norte (7 centros). Regiões com menor concentração incluíram a Superfície Sertaneja Pré-Costal (2 centros), Planalto Sedimentar Alto (2 centros), Maciços Cristalinos (2 centros), Dunas e Paleodunas (1 centro) e Planalto da Borborema (1 centro). Em contraste, os centros de paleoendemismo foram mais frequentes na Superfície Sertaneja Sul (85 centros), Chapada Diamantina e Espinhaço (57 centros), Superfície Sertaneja Norte (42 centros) e Superfícies Sedimentares Baixas (33 centros). Outras áreas com menor concentração incluíram o Planalto da Borborema (10 centros), Planalto Sedimentar Alto (9 centros), Maciços Cristalinos (8 centros) e Planícies Aluviais, Tabuleiros Costeiros e Superfície Sertaneja Pré-Costal, cada uma com 2 centros (Figura 2).

Tabela 1: Distribuição dos centros de neoendemismo e paleoendemismo das linhagens lenhosas da Caatinga com base nas regiões geomorfológicas.

Regiões Geomorfológicas	Centros de Neoendemismo	Centros de Paleoendemismo
Altos da Borborema	1	10
Chapada Diamantina e os Altos do Espinhaço	63	57
Planícies Aluviais	0	2
Planaltos Costeiros	0	2
Maciços Cristalinos	2	8
Dunas e Paleodunas	1	0
Superfícies Sedimentares Baixas	15	33
Planalto Sedimentar Alto	2	9
Superfície Sertaneja Norte	7	42
Superfície Sertaneja Pré-Costal	2	2
Superfície Sertaneja Sul	24	85

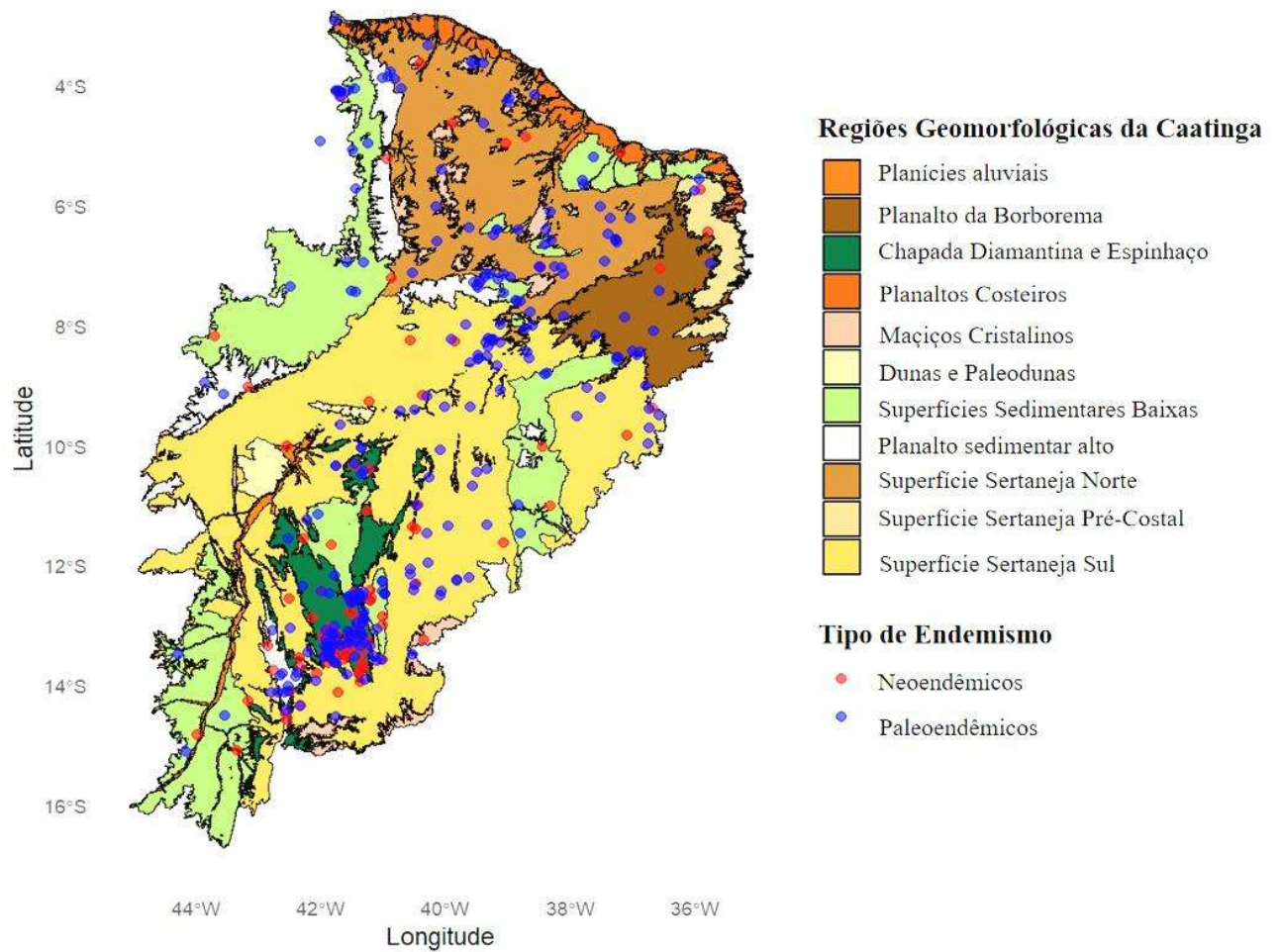


Figura 2: Mapa dos centros de neoendemismo e paleoendemismo das espécies lenhosas da Caatinga, elaborado com base no mapa de regiões geomorfológicas proposto por Silva et al. (1993) e Velloso et al. (2002), e no Shapefile desenvolvido por Moro et al. (2024). As células da grade destacadas em azul indicam centros de paleoendemismo, onde o endemismo filogenético é significativamente maior do que o esperado ao acaso. Já as células em vermelho representam centros de neoendemismo, evidenciando áreas de diversificação recente.

3.3.3 Características ambientais dos centros de endemismo

Dentre as variáveis climáticas avaliadas (temperatura, precipitação, sazonalidade da temperatura e sazonalidade da precipitação), apenas a temperatura, sazonalidade da temperatura e sazonalidade da precipitação diferiram significativamente entre as categorias de neoendemismo e paleoendemismo definidas pelo CANAPE (teste de Kruskal-Wallis, $P < 0,05$; Figura 3). As áreas ocupadas por centros de paleoendemismo apresentam valores de temperatura significativamente maiores do que as áreas de neoendemismo (teste de Wilcoxon, $p = 0,0339$), além de valores de sazonalidade da precipitação e sazonalidade da temperatura significativamente maiores em comparação com as áreas de neoendemismo (teste de Wilcoxon, $p = 0,0282$), indicando uma maior variação sazonal na precipitação e temperatura.

No geral, os centros de paleoendemismo apresentam maior temperatura (Figura 3) e um padrão mais instável, verificada pela maior sazonalidade da precipitação e sazonalidade da temperatura (Figura 3). Em contrapartida, os centros de neoendemismo estão situados em áreas com menores valores de temperatura e uma menor sazonalidade, sugerindo que espécies neoendêmicas podem ter se estabelecido em regiões com clima mais estável. Esses padrões ressaltam como diferentes categorias de endemismo das linhagens lenhosas da Caatinga estão associadas a variações climáticas específicas.

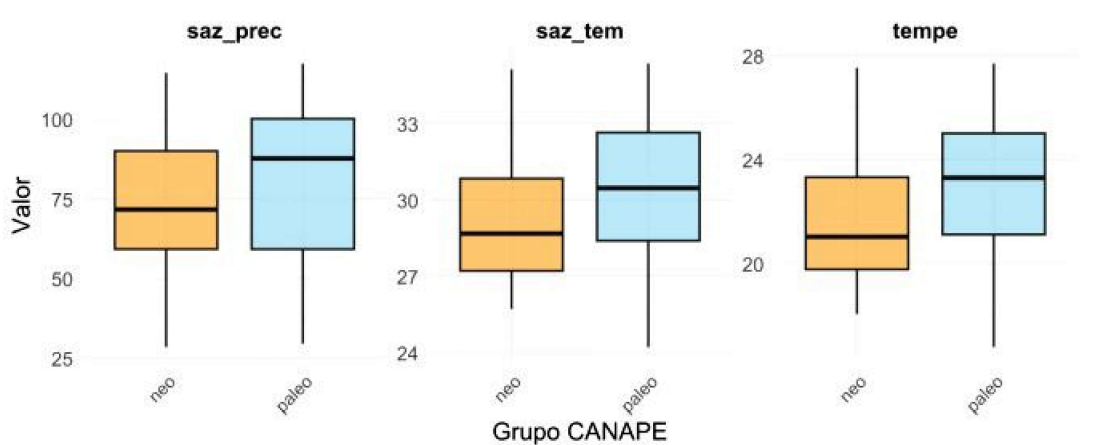


Figura 3: Distribuição das variáveis climáticas em função das categorias de endemismo definidas por CANAPE. As variáveis de sazonalidade da precipitação (saz_prec), sazonalidade da temperatura (saz_tem) e temperatura (tempe) para as categorias de neoendemismo e paleoendemismo.

3.4 DISCUSSÃO

Com o objetivo de compreender os preditores climáticos que influenciam o PE das linhagens lenhosas da Caatinga, analisamos sua relação com o clima atual e as projeções de mudanças climáticas futuras. Além disso, avaliamos as diferenças nos fatores climáticos atuais que influenciam os centros de neoendemismo e paleoendemismo. Nossos resultados indicam que o aumento do endemismo filogenético está associado a climas quentes, úmidos e com maior sazonalidade, especialmente nos cenários atuais e nas projeções de mudanças climáticas de curto prazo, até 2040. Identificamos, ainda, que os centros de neoendemismo estão relacionados à temperaturas mais amenas e menor sazonalidade da precipitação e da temperatura, enquanto os centros de paleoendemismo estão mais relacionados a condições climáticas mais quentes e com maior sazonalidade. A distribuição desses padrões evidencia a complexidade dos processos ecológicos e evolutivos que promovem e mantêm linhagens restritas a determinadas áreas.

3.4.1 O endemismo filogenético de lenhosas na Caatinga é influenciado pelo clima atual e futuro próximo

Nossos resultados indicam que o clima atual desempenha um papel significativo nos padrões de endemismo filogenético (PE) das linhagens lenhosas da Caatinga, com alta precipitação e elevada sazonalidade de temperatura e precipitação favorecendo o endemismo. No entanto, contrariamente à nossa hipótese de que as mudanças climáticas futuras teriam um impacto negativo sobre o PE, nossos achados sugerem que, em projeções de curto prazo, o PE continua sendo positivamente influenciado por esses mesmos fatores. Esses resultados corroboram estudos que apontam que as espécies endêmicas da Caatinga possuem adaptações-chave para prosperar em condições áridas (Fernandes et al., 2022) e estão alinhados com projeções anteriores que preveem alto PE em regiões com clima quente e sazonal (Feng et al., 2019; Cai et al., 2023).

Regiões com climas quentes e sazonais tendem a apresentar altos índices de endemismo filogenético (PE), pois essas condições favorecem o isolamento, limitam a troca biótica e promovem o surgimento de linhagens endêmicas (Carnaval et al., 2014; Sandel et al., 2020). Estudos em desertos como o de Sonora, na Califórnia (Thornhill et al., 2017), e o de Chihuahuan, no México (Sosa et al., 2020), indicam que a aridez está associada a elevados níveis de PE, além da formação de centros de neoendemismo e paleoendemismo. De maneira

semelhante, nossos resultados sugerem que o isolamento geográfico, aliado à adaptação a condições áridas, não apenas impulsiona a diversificação recente, mas também contribui para a persistência de linhagens ancestrais nessas regiões.

Outros fatores, como a heterogeneidade ambiental, também são reconhecidos como importantes para a geração de altos valores de PE (Sandel et al., 2020). Na Caatinga, essa característica é particularmente marcante, evidenciada pelos gradientes heterogêneos de topografia, geologia e clima, que sustentam uma grande diversidade de conjuntos florísticos (Silva & Souza, 2018). Segundo Stein & Craft (2015), regiões com alta heterogeneidade ambiental favorecem a coexistência e persistência das espécies durante períodos de condições desfavoráveis, o que, por sua vez, impulsiona a especiação *in situ*. Fernandes et al. (2022) corroboram essa ideia, ao apontar que os padrões de parentesco filogenético das linhagens endêmicas da Caatinga indicam que grande parte da diversidade moderna resultou de especiação *in situ*, provavelmente impulsionada pela heterogeneidade ambiental durante períodos como o Pleistoceno.

A ausência de uma relação significativa entre as mudanças climáticas e o endemismo filogenético nos períodos de 2060 e 2080, observada em nosso estudo, contrasta com as conclusões de pesquisas anteriores, que indicam ameaças consideráveis à biodiversidade da Caatinga, especialmente às espécies endêmicas, com base em projeções de nicho ecológico e diversidade taxonômica (Oliveira et al., 2012; Souza e Silva et al., 2019; Simões et al., 2020). Essa divergência pode ser explicada pela necessidade de escalas temporais mais amplas para que mudanças na diversidade filogenética se tornem evidentes (Wiens, 2004; Smith et al., 2014). Tais mudanças dependem não apenas de fatores climáticos, mas também da capacidade de adaptação ecológica das espécies, além de processos bióticos e abióticos, como competição, dispersão, especiação e extinção local, que operam em escalas mais longas e moldam os padrões de endemismo filogenético (Cai et al., 2023). Nesse sentido, Carnaval et al. (2014) destacam a importância de uma abordagem integrada nos estudos sobre endemismo filogenético, considerando não apenas variáveis climáticas, mas também as interações entre espaço, tempo e topografia.

Embora a temperatura e a precipitação sejam amplamente reconhecidas como os principais fatores que direcionam a diversificação das linhagens vegetais na Caatinga, outros elementos, como a rugosidade topográfica (*sensu* Carnaval et al., 2014), também estão associados aos padrões de endemismo filogenético em diversas regiões da América do Sul (Guerrero et al., 2011; Paz et al., 2021). A complexidade do relevo pode gerar microhabitats

únicos, criando condições de isolamento que favorecem o alto PE (Sandel et al., 2020). Além disso, características do solo, como pH, salinidade e textura, desempenham um papel crucial na definição dos padrões de diversidade filogenética (Buire et al., 2021). Por exemplo, em grupos como as cactáceas, a textura do solo, particularmente em afloramentos rochosos, tem sido essencial para a persistência e diversificação dessas plantas em ambientes áridos (Ruedas et al., 2006; Bárcenas-Argüello et al., 2010). Nesse contexto, Buire et al. (2021) e Lehtonen et al. (2021) sugerem que fatores edáficos atuam como filtros ecológicos, limitando a distribuição das espécies e, ao mesmo tempo, promovendo a especiação local e a manutenção de linhagens evolutivamente distintas.

3.4.2 Delimitação de centros de endemismo da flora lenhosa com a integração de dados climáticos e de distribuição geográfica

Nossos resultados sobre a associação entre os centros de neo e paleoendemismo e as condições ambientais não confirmam nossa hipótese inicial. Esperávamos que os centros de neoendemismo estivessem mais relacionados a ambientes instáveis, caracterizados por temperaturas mais elevadas e maior sazonalidade, enquanto os centros de paleoendemismo estariam associados a regiões mais estáveis e úmidas. No entanto, observamos um padrão oposto: os centros de neoendemismo estão vinculados a temperaturas mais amenas e menor sazonalidade na precipitação e temperatura. Esse achado contrasta com estudos como o de Thornhill et al. (2016), que associam o neoendemismo a ambientes mais quentes e sazonais. Essa divergência pode refletir a complexidade dos processos de diversificação, sugerindo que a adaptação a diferentes nichos ao longo das flutuações climáticas de longo prazo desempenha um papel fundamental (Thornhill et al., 2016).

Por outro lado, os centros de paleoendemismo foram associados a condições climáticas mais quentes e sazonais, desafiando a visão predominante de que a estabilidade climática é o principal fator para o estabelecimento de linhagens relictuais (Enquist et al., 2020; Sandel et al., 2020). Contrariando as expectativas de Silva & Souza (2018) e Fernandes et al. (2022), nossos resultados indicam que a maioria dos centros de paleoendemismo ocorreu em regiões historicamente instáveis dentro do bioma, como as Superfícies Sertanejas. Esse achado ressalta a resiliência dessas linhagens diante das mudanças ambientais ao longo do tempo, destacando a necessidade de reavaliar os fatores que determinam a distribuição das linhagens relictuais.

Os centros de neoendemismo na Caatinga estão concentrados principalmente na Chapada Diamantina e no Espinhaço, com menor ocorrência nas Superfícies Sertanejas Sul e Norte e nas Superfícies Sedimentares Baixas. A formação desses centros é influenciada por fatores históricos complexos, que envolvem interações entre clima, geomorfologia e outros processos ambientais ao longo do tempo (Molina-Venegas et al., 2016). Sabe-se que os centros de neoendemismo estão frequentemente associados a condições climáticas severas e a uma maior heterogeneidade topográfica (Cacho & Strauss, 2014; Molina-Venegas et al., 2016), fatores que favorecem o isolamento – um processo essencial para a especiação e a formação dessas áreas de endemismo (Cai et al., 2023). Nesse contexto, a diversidade de formações geomorfológicas, caracterizadas por relevos, texturas e fertilidade contrastantes, provavelmente desempenhou um papel significativo na diversificação da vegetação da Caatinga (Fernandes et al., 2022).

Na Chapada Diamantina, observa-se um maior acúmulo de centros de neoendemismo, provavelmente relacionados a barreiras físicas naturais, como vales e paredes íngremes, que funcionaram como barreira geográfica, condição que leva a formação de centros neoendemicos, moldaram os padrões de diversidade ao reduzir o fluxo gênico e intensificar a especiação *in situ* (Antonelli et al., 2015). Além disso, a região é caracterizada por um clima instável, o que, combinado com o isolamento geográfico, favoreceu o surgimento de espécies restritas. Esse conjunto de característica consolidou a Chapada Diamantina também como um importante centro de endemismo taxonômico (Velloso et al., 2002; Manhães et al., 2016).

Os centros de neoendemismo identificados em nosso estudo estão presentes em menor número nas porções Sul e Norte das Superfícies Sertanejas, regiões que abrangem grande parte da Caatinga (Moro et al., 2024) e abrigam a flora característica da Caatinga *stricto sensu* (Queiroz, 2006). A literatura indica que essas áreas apresentam altos índices de aridez (Silva & Souza, 2018), um fator que pode ter impulsionado a rápida diversificação de espécies neoendêmicas (Molina-Venegas et al., 2016). Além disso, os padrões de diversidade filogenética observados nessas regiões são agrupados (Moro et al., 2015). Esse achado, aliado aos nossos resultados sobre neoendemismo, reforça que a filtragem ambiental e/ou a especiação *in situ* de linhagens xéricas adaptadas à seca desempenharam um papel fundamental na formação da biodiversidade local.

Vale destacar que os mecanismos que levam à formação de centros de neoendemismo podem variar entre diferentes grupos taxonômicos, por exemplo nos Andes meridionais, mamíferos e répteis se diversificaram principalmente por meio de radiações

locais recentes, enquanto nas aves, as montanhas exerceram um papel central na especiação (Esquerré et al., 2019; Fjeldså et al., 2012).

Em nosso estudo, observamos que os centros de paleoendemismo, reconhecidos por funcionarem como verdadeiros “museus” de biodiversidade ao abrigarem linhagens antigas (Rahbek et al., 2019; Sonne et al., 2022), estão predominantemente localizados na Superfície Sertaneja Sul e Norte, no Planalto da Borborema e na Chapada Diamantina. Essas regiões concentram ramos evolutivos longos, cujas distribuições podem ter sido influenciadas por eventos geológicos, mudanças climáticas e até mesmo pela competição entre linhagens intimamente relacionadas durante períodos passados de condições favoráveis (Mishler et al., 2014). Evidências sugerem que processos desse tipo ocorreram no Pleistoceno, conforme apontado por Werneck et al. (2015). A constatação da predominância de centros de paleoendemismo nas Superfícies Sertanejas, uma área dominada pela Caatinga *stricto sensu* destaca a importância dessa região, que, até então, não era considerada um foco principal para a preservação de linhagens antigas. Esse achado reforça a relevância da Caatinga *stricto sensu* na manutenção da biodiversidade evolutiva, oferecendo um novo entendimento sobre a dinâmica de conservação no bioma.

A literatura relata que os centros de paleoendemismo estão principalmente associados a períodos de mudanças climáticas, em que regiões com climas mais estáveis por longos períodos podem ter funcionado como refúgios para espécies em busca de condições adequadas à sua sobrevivência (Enquist et al., 2019). Após esses períodos de condições climáticas desfavoráveis, nem todas as espécies conseguem retornar aos seus locais de origem, fenômeno conhecido como relictualização (Crisp et al., 2001). Um exemplo clássico desse processo são as linhagens de *Pilosocereus* (cactáceas), que se associam a radiações evolutivas ocorridas no final do Pleistoceno na Caatinga (Menezes et al., 2016). Esse período foi caracterizado por flutuações climáticas e intervalos de maior umidade (Ledo & Colli, 2017), condições que favoreceram a persistência de linhagens relictuais, típicas de outras regiões. Durante essas expansões climáticas, *Pilosocereus* pode ter permanecido isolado na Caatinga, onde as condições ambientais favoreciam sua sobrevivência, enquanto populações em áreas adjacentes foram extintas. Além disso, outras linhagens relictuais na Caatinga incluem espécies de répteis, como *Leposoma baturitensis*, *Placosoma limaverdorum* e *Atractus ronnie*, cujos parentes mais próximos são encontrados na Amazônia e na Mata Atlântica mas que, devido às mudanças climáticas em períodos passados, permaneceram na Caatinga (Bezerra et al., 2024).

A congruência entre os centros de endemismo filogenético (PE) das espécies de

plantas lenhosas da Caatinga e de outros grupos de organismos destaca o papel central das plantas na estruturação dos ecossistemas, ao criar e manter habitats adequados para diversas espécies (Pan et al., 2011; Tedersoo et al., 2016). Além disso, a presença de linhagens geograficamente raras e evolutivamente insubstituíveis sugere uma alta probabilidade de que esses grupos possuam atributos funcionais únicos, tornando-os essenciais para a biodiversidade em múltiplas dimensões (taxonômica, funcional e filogenética) e para a manutenção dos serviços ecossistêmicos. Assim, a preservação desses centros de endemismo torna-se crucial, especialmente diante das crescentes ameaças ambientais e climáticas (Rosauer et al., 2009; Guo et al., 2023).

Além disso, a notável prevalência de centros de neoendemismo e paleoendemismo em regiões como a Chapada Diamantina, o Alto do Espinhaço e as Superfícies Sertanejas Norte e Sul reforça a importância de ambientes estáveis ao longo do tempo, tanto na preservação de linhagens ancestrais quanto na diversificação de novas linhagens (Vasconcelos et al., 2022; Cai et al., 2023). Padrões semelhantes de altos valores de PE relacionados ao neo e paleoendemismo foram observados em áreas com elevada heterogeneidade ambiental, como no Chile e na Tasmânia. No Chile, a diversidade de habitats e a presença de cadeias montanhosas contribuíram para níveis expressivos de PE (Scherson et al., 2017). De forma semelhante, na Tasmânia, a complexa variação topográfica e o clima relativamente estável, especialmente no final do Cenozóico, favoreceram tanto a evolução de novas linhagens quanto a persistência de linhagens relictuais (Cai et al., 2023).

Nossas observações representam um passo inicial na compreensão de como o clima influencia o endemismo filogenético e a formação de centros de neo e paleoendemismo na Caatinga, além de fornecer insights sobre as regiões que devem ser priorizadas para ações de conservação. No entanto, acreditamos que estudos integrativos, que considerem fatores como geologia, clima e eventos históricos passados, são essenciais para aprofundar o entendimento sobre os processos que impulsionam a formação desses centros e como as conexões históricas se estabeleceram ao longo do tempo. Centros áridos e semiáridos de endemismo filogenético, frequentemente negligenciados devido à menor diversidade taxonômica observada, podem se beneficiar da abordagem CANAPE e da análise de PE. Essas metodologias oferecem uma visão mais abrangente, destacando a importância das linhagens exclusivas na história evolutiva dessas áreas (Rosauer et al., 2009; Mishler et al., 2014).

3.5 CONCLUSÕES

Com base em um conjunto abrangente de dados sobre a flora lenhosa da Caatinga, nosso estudo revelou que o clima atual e os cenários futuros até 2040, considerando variáveis como precipitação, sazonalidade da precipitação e sazonalidade da temperatura, desempenham um papel essencial no endemismo filogenético das espécies dessa região. A integração dessas variáveis permitiu a identificação precisa dos centros de neoendemismo e paleoendemismo, destacando as Superfícies Sertanejas Norte e Sul, as áreas sedimentares e a Chapada Diamantina como principais focos de endemismo. Em particular, a concentração de centros de paleoendemismo nas Superfícies Sertanejas, onde predomina a Caatinga *stricto sensu*, surge como um achado significativo, evidenciando a importância dessa região na preservação de linhagens antigas. A distinção entre os centros de neo e paleoendemismo reflete influências climáticas contrastantes: enquanto os centros de neoendemismo estão associados a climas mais amenos e menos sazonais, os centros de paleoendemismo se relacionam com temperaturas mais elevadas e maior sazonalidade. A trajetória climática e geológica única da Caatinga moldou processos ecológicos e evolutivos fundamentais para a formação de sua biodiversidade. Dessa forma, enfatizamos a importância de considerar tanto os centros de neoendemismo quanto os de paleoendemismo como prioridades estratégicas para a conservação da história evolutiva dessa flora singular, reconhecendo também a influência de outros fatores que determinam a estruturação desses centros.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS DA TESE

Esta tese teve como objetivo aprofundar a compreensão dos processos que moldaram os padrões atuais de diversidade taxonômica e filogenética na Caatinga, bem como identificar os principais preditores climáticos e edáficos que influenciam tais padrões. No Capítulo 1, investigamos como o clima e o solo impactam a diversidade de plantas lenhosas e herbáceas, avaliando se esses efeitos variam entre os diferentes substratos geológicos da Caatinga (cristalino, sedimentar e cárstico). Os resultados demonstraram que a precipitação, a temperatura, a capacidade de troca catiônica e o pH do solo influenciam os padrões de diversidade independentemente do substrato. A semelhança na composição filogenética entre os diferentes substratos sugere uma história evolutiva interconectada, mesmo diante das variações climáticas e edáficas. Ademais, nossos achados não revelaram conexões significativas entre os substratos geológicos da Caatinga e os biomas vizinhos, como o Cerrado e a Mata Atlântica, possivelmente em razão do elevado grau de especialização das espécies locais, moldado pelas condições únicas de clima e solo da região.

No Capítulo 2, exploramos a relação entre as métricas de endemismo filogenético—incluindo a identificação de centros de neo e paleoendemismo—e o clima atual e projetado para o futuro, com o intuito de detectar os processos que moldaram a estruturação das linhagens lenhosas na Caatinga. Constatamos que os padrões de elevado endemismo filogenético foram influenciados tanto pelo clima presente quanto por cenários futuros (até 2040). Destacaram-se a temperatura, sua sazonalidade e a precipitação como fatores determinantes na formação dos centros de neo e paleoendemismo. Enquanto os centros de neoendemismo estiveram associados a condições menos áridas—com temperaturas mais baixas e menor sazonalidade—os centros de paleoendemismo emergiram em regiões com temperaturas mais elevadas e maior sazonalidade. Esses padrões refletem não apenas a história biogeográfica da Caatinga, mas também os processos de diversificação das linhagens lenhosas ao longo do tempo. Além disso, a distribuição espacial desses centros concentrou-se principalmente em terrenos sedimentares, na Chapada Diamantina, no Espinhaço e nas Superfícies Sertanejas Norte e Sul, ressaltando a trajetória climática e geológica singular do bioma. Esses fatores foram determinantes para os processos ecológicos e evolutivos que originaram os centros de endemismo, evidenciando as consequências diretas das mudanças climáticas sobre a estrutura das comunidades, especialmente diante da heterogeneidade ambiental e topográfica da Caatinga.

REFERÊNCIAS

- AB'SABER, Aziz Nacib. O domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras. **Geomorfologia**, n. 43, p. 1-39, 1974.
- ANTONELLI, Alexandre et al. An engine for global plant diversity: highest evolutionary turnover and emigration in the American tropics. **Frontiers in Genetics**, v. 6, p. 130, 2015.
- ANTONELLI, Alexandre et al. Geological and climatic influences on mountain biodiversity. **Nature geoscience**, v. 11, n. 10, p. 718-725, 2018.
- ARCHIE, James W. A randomization test for phylogenetic information in systematic data. **Systematic Zoology**, v. 38, n. 3, p. 239-252, 1989.
- AULER, Augusto S. et al. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. **Journal of Quaternary Science**, v. 19, n. 7, p. 693-701, 2004.
- AUSTIN, Mike P.; VAN NIEL, Kimberly P. Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. **Journal of biogeography**, v. 38, n. 1, p. 1-8, 2011.
- BÁRCENAS-ARGÜELLO, María Luisa et al. Rock–soil preferences of three *Cephalocereus* (Cactaceae) species of tropical dry forests. **Soil Science Society of America Journal**, v. 74, n. 4, p. 1374-1382, 2010.
- BEZERRA, Castiele Holanda et al. Biogeographical Origins of Caatinga Squamata Fauna. **Journal of Biogeography**, v. 52, n. 3, p. 521-531, 2025.
- BIVAND, Roger S.; WONG, David WS. Comparing implementations of global and local indicators of spatial association. **Test**, v. 27, n. 3, p. 716-748, 2018.
- BIVAND, Roger. R packages for analyzing spatial data: A comparative case study with areal data. **Geographical Analysis**, v. 54, n. 3, p. 488-518, 2022.
- BLOIS, Jessica L. et al. Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. **Science**, v. 341, n. 6145, p. 499-504, 2013.
- BUIRA, Antoni et al. The contribution of the edaphic factor as a driver of recent plant diversification in a Mediterranean biodiversity hotspot. **Journal of Ecology**, v. 109, n. 2, p. 987-999, 2021.
- CACHO, N. Ivalú; STRAUSS, Sharon Y. Occupation of bare habitats, an evolutionary precursor to soil specialization in plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 42, p. 15132-15137, 2014.
- CAI, Lirong et al. Climatic stability and geological history shape global centers of neo-and paleoendemism in seed plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 120, n. 30, p. e2300981120, 2023.

- CANHOS, Dora Ann Lange et al. species Link: rich data and novel tools for digital assessments of biodiversity. **Biota Neotropica**, v. 22, n. spe, p. e20221394, 2022.
- CARNAVAL, Ana Carolina et al. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1792, p. 20141461, 2014.
- CASSIA-SILVA, Cibele et al. Among cradles and museums: seasonally dry forest promotes lineage exchanges between rain forest and savanna. **Plant Ecology & Diversity**, v. 13, n. 1, p. 1-13, 2020.
- CAVENDER-BARES, Jeannine et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology letters**, v. 12, n. 7, p. 693-715, 2009.
- CHASE, Jonathan M. Community assembly: when should history matter?. **Oecologia**, v. 136, p. 489-498, 2003.
- CRISP, MICHAEL D. et al. Endemism in the Australian flora. **Journal of Biogeography**, v. 28, n. 2, p. 183-198, 2001.
- DE ARAUJO, Helder FP et al. The Caatinga region is a system and not an aggregate. **Journal of Arid Environments**, v. 203, p. 104778, 2022.
- DE OLIVEIRA, Guilherme et al. Conserving the Brazilian semiarid (Caatinga) biome under climate change. **Biodiversity and Conservation**, v. 21, p. 2913-2926, 2012.
- DE QUEIROZ, Luciano Paganucci et al. Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga domain. **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**, p. 23-63, 2017.
- DÍAZ, Sandra; CABIDO, Marcelo. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in ecology & evolution**, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.
- ENQUIST, Brian J. et al. The commonness of rarity: Global and future distribution of rarity across land plants. **Science advances**, v. 5, n. 11, p. eaaz0414, 2019.
- ESQUERRÉ, Damien et al. How mountains shape biodiversity: The role of the Andes in biogeography, diversification, and reproductive biology in South America's most species-rich lizard radiation (Squamata: Liolaemidae). **Evolution**, v. 73, n. 2, p. 214-230, 2019.
- FENG, Gang et al. High plant endemism in China is partially linked to reduced glacial-interglacial climate change. **Journal of Biogeography**, v. 43, n. 1, p. 145-154, 2016.
- FENG, Gang et al. Species and phylogenetic endemism in angiosperm trees across the Northern Hemisphere are jointly shaped by modern climate and glacial-interglacial climate change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 28, n. 10, p. 1393-1402, 2019.
- FERNANDES, Moabe F. et al. The origins and historical assembly of the Brazilian Caatinga seasonally dry tropical forests. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 10, p. 723286, 2022.

FERNANDES, Moabe F.; CARDOSO, Domingos; DE QUEIROZ, Luciano P. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. **Journal of Arid environments**, v. 174, p. 104079, 2020.

FICK, Stephen E.; HIJMANS, Robert J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International journal of climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302-4315, 2017.

FJELDSÅ, Jon; BOWIE, Rauri CK; RAHBK, Carsten. The role of mountain ranges in the diversification of birds. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 43, n. 1, p. 249-265, 2012.

GASTON, Kevin J. Global patterns in biodiversity. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 220-227, 2000. GBIF. Global Biodiversity Information Facility. Free and open access to biodiversity data. 2017.

GUERRERO, P. C.; DURÁN, A. P.; WALTER, H. E. Latitudinal and altitudinal patterns of the endemic cacti from the Atacama Desert to Mediterranean Chile. **Journal of Arid Environments**, v. 75, n. 11, p. 991-997, 2011.

HAWKINS, Bradford A. et al. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. **Ecology**, v. 84, n. 12, p. 3105-3117, 2003.

JAPSEN, Peter et al. Episodic burial and exhumation in NE Brazil after opening of the South Atlantic. **Bulletin**, v. 124, n. 5-6, p. 800-816, 2012.

KISSLING, W. Daniel; CARL, Gudrun. Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. **Global Ecology and Biogeography**, v. 17, n. 1, p. 59-71, 2008.

LEDO, Roger Maia Dias; COLLI, Guarino Rinaldi. The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. **Journal of biogeography**, v. 44, n. 11, p. 2551-2563, 2017.

LEHTONEN, Samuli et al. Edaphic heterogeneity and the evolutionary trajectory of Amazonian plant communities. **Ecology and Evolution**, v. 11, n. 24, p. 17672-17685, 2021.

LEIBOLD, Mathew A. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology letters**, v. 7, n. 7, p. 601-613, 2004.

LEIBOLD, Mathew A.; ECONOMO, Evan P.; PERES-NETO, Pedro. Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography. **Ecology letters**, v. 13, n. 10, p. 1290-1299, 2010.

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

LOMOLINO, Mark V.; CHANNELL, Rob. Range collapse, re-introductions, and

biogeographic guidelines for conservation. **Conservation Biology**, v. 12, n. 2, p. 481-484, 1998.

LÓPEZ-PUJOL, Jordi et al. Centres of plant endemism in China: places for survival or for speciation?. **Journal of Biogeography**, v. 38, n. 7, p. 1267-1280, 2011.

MANHÃES, Adriana Pellegrini et al. Spatial associations of ecosystem services and biodiversity as a baseline for systematic conservation planning. **Diversity and Distributions**, v. 22, n. 9, p. 932-943, 2016.

MENEZES, Marcelo OT et al. Pleistocene radiation of coastal species of *Pilosocereus* (Cactaceae) in eastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 135, p. 22-32, 2016.

MISHLER, Brent D. et al. Phylogenetic measures of biodiversity and neo-and paleo-endemism in Australian *Acacia*. **Nature Communications**, v. 5, n. 1, p. 4473, 2014.

MOLINA-VENEGAS, Rafael et al. Climatic and topographical correlates of plant palaeo-and neoendemism in a Mediterranean biodiversity hotspot. **Annals of Botany**, v. 119, n. 2, p. 229-238, 2017.

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

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

MOURA, Mario R. et al. Pervasive impacts of climate change on the woodiness and ecological generalism of dry forest plant assemblages. **Journal of Ecology**, v. 111, n. 8, p. 1762-1776, 2023.

MYERS, Norman et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

NITTA, Joel H. et al. canaper: categorical analysis of neo-and paleo-endemism in R. **Ecography**, v. 2023, n. 9, p. e06638, 2023.

OKOYE, Kingsley; HOSSEINI, Samira. **R Programming: Statistical Data Analysis in Research**. Springer Nature, 2024.

PAZ, Andrea et al. Environmental correlates of taxonomic and phylogenetic diversity in the Atlantic Forest. **Journal of Biogeography**, v. 48, n. 6, p. 1377-1391, 2021.

PEARSE, William D. et al. Pez: Phylogenetics for the environmental sciences. **Bioinformatics**, v. 31, n. 17, p. 2888-2890, 2015.

RAHBEEK, Carsten et al. Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. **Science**, v. 365, n. 6458, p. 1114-1119, 2019.

ROSAUER, D. A. N. et al. Phylogenetic endemism: a new approach for identifying

geographical concentrations of evolutionary history. **Molecular ecology**, v. 18, n. 19, p. 4061-4072, 2009.

RUEDAS, Marcela; VALVERDE, Teresa; ZAVALA-HURTADO, José Alejandro. Analysis of the factors that affect the distribution and abundance of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) that differ in their degree of rarity. **Acta oecologica**, v. 29, n. 2, p. 155-164, 2006.

SANDEL, Brody et al. Current climate, isolation and history drive global patterns of tree phylogenetic endemism. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 1, p. 4-15, 2020.

SANTOS, Rubens M. et al. Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. **Ecology and Evolution**, v. 2, n. 2, p. 409-428, 2012.

SCHERSON, Rosa A. et al. Spatial phylogenetics of the vascular flora of Chile. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 112, p. 88-95, 2017.

SILVA, Augusto C.; SOUZA, Alexandre F. Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the largest tropical dry forest and woodland block in South America. **PLoS One**, v. 13, n. 4, p. e0196130, 2018.

SILVA, Jéssica Luiza Souza e et al. Climate change will reduce suitable Caatinga dry forest habitat for endemic plants with disproportionate impacts on specialized reproductive strategies. **PloS one**, v. 14, n. 5, p. e0217028, 2019.

SIMOES, Silvana dos Santos et al. Spatial niche modelling of five endemic cacti from the Brazilian Caatinga: Past, present and future. **Austral Ecology**, v. 45, n. 1, p. 35-47, 2020.

SMITH, Brian Tilston et al. The drivers of tropical speciation. **Nature**, v. 515, n. 7527, p. 406-409, 2014.

SMITH, Stephen A.; BROWN, Joseph W. Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. **American journal of botany**, v. 105, n. 3, p. 302-314, 2018.

SONNE, Jesper et al. Biodiversity cradles and museums segregating within hotspots of endemism. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 289, n. 1981, p. 20221102, 2022.

SOSA, Victoria; VÁSQUEZ-CRUZ, Marilyn; VILLARREAL-QUINTANILLA, José Angel. Influence of climate stability on endemism of the vascular plants of the Chihuahuan Desert. **Journal of Arid Environments**, v. 177, p. 104139, 2020.

STEIN, Anke; GERSTNER, Katharina; KREFT, Holger. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology letters**, v. 17, n. 7, p. 866-880, 2014.

STEIN, Anke; KREFT, Holger. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. **Biological Reviews**, v. 90, n. 3, p. 815-836, 2015.

SWENSON, Nathan G. The assembly of tropical tree communities—the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. **Ecography**, v. 36, n. 3, p. 264-

276, 2013.

THORNHILL, Andrew H. et al. Spatial phylogenetics of the native California flora. **BMC biology**, v. 15, p. 1-18, 2017.

THORNHILL, Andrew H. et al. Spatial phylogenetics of the native California flora. **BMC biology**, v. 15, p. 1-18, 2017.

VELLEND, Mark. The theory of ecological communities (MPB-57). In: **The theory of ecological communities (MPB-57)**. Princeton University Press, 2016.

VELLOSO, Agnes L. **Ecorregioes propostos para o bioma da caatinga**. Instituto de Conservacao Ambiental The Nature Conservancy do Brasil; Recife; associacao Plantas do Nordeste., 2002.

VER HOEF, Jay M. et al. Spatial autoregressive models for statistical inference from ecological data. **Ecological Monographs**, v. 88, n. 1, p. 36-59, 2018.

WERNECK, Fernanda P. et al. Biogeographic history and cryptic diversity of saxicolous Tropiduridae lizards endemic to the semiarid Caatinga. **BMC Evolutionary Biology**, v. 15, p. 1-24, 2015.

WIENS, John J.; DONOGHUE, Michael J. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in ecology & evolution**, v. 19, n. 12, p. 639-644, 2004.

WU, Zhengyi et al. Origin and differentiation of endemism in the flora of China. **Frontiers of Biology in China**, v. 2, p. 125-143, 2007.