

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 17/07/2027.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP
Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas - Campus de São José do
Rio Preto

Jefferson Gomes Lima

**Taxonomia e Biogeografia de *Coleocephalocereus* Backeb. (Cactaceae),
um gênero endêmico do Brasil**

São José do Rio Preto, SP

2026



Jefferson Gomes Lima

**Taxonomia e Biogeografia de *Coleocephalocereus* Backeb. (Cactaceae),
um gênero endêmico do Brasil**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto, para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade.

Orientador: Prof. Dr. Jefferson Prado

Coorientadora: Profa. Dra. Daniela Zappi

São José do Rio Preto, SP

2026

L732t	Lima, Jefferson Gomes Taxonomia e Biogeografia de <i>Coleocephalocereus</i> Backeb. (Cactaceae), um gênero endêmico do Brasil / Jefferson Gomes Lima. -- São José do Rio Preto, 2026 136 p. : il., tabs., fotos, mapas Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto Orientador: Jefferson Prado Coorientadora: Daniela Cristina Zappi 1. Taxonomia vegetal. 2. Filogenia. 3. Biogeografia. I. Título.
-------	---

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

IMPACTO POTENCIAL DESTA PESQUISA

O impacto social mais amplo deste estudo filogenético reside na sua capacidade de estabelecer a estrutura taxonômica robusta necessária para a proteção legal da biodiversidade da Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica brasileira. Como demonstra a pesquisa, o estabelecimento de prioridades de conservação é complexo, pois muitas espécies de *Coleocephalocereus* não apresentam autapomorfias claras (características diagnósticas únicas) e exibem variação morfológica contínua, o que dificulta sua distinção apenas pela aparência. Consequentemente, o impacto na proteção do material genético deve ser estimado pela divergência genética precisa observada entre essas linhagens, e não apenas pela morfologia. Isso é particularmente relevante para espécies como *C. pluricostatus* e *C. buxbaumianus*, que, embora morfológicamente distintas, correspondem a linhagens geneticamente próximas e, portanto, demandam atenção especial. Atualmente, as espécies do gênero enfrentam rápida perda de hábitat, e seis das treze espécies reconhecidas neste estudo já estão classificadas como ameaçadas de extinção pela International Union for Conservation of Nature (IUCN). Esta dissertação contribui para o Objetivo de Desenvolvimento Sustentável 15 da Organização das Nações Unidas, voltado à proteção, restauração e uso sustentável dos ecossistemas terrestres.

POTENTIAL IMPACT OF THIS RESEARCH

The broader social impact of this phylogenetic study lies in its ability to establish the robust taxonomic framework necessary for the legal protection of biodiversity in the Caatinga, Cerrado, and Brazilian Atlantic Forest. As the research demonstrates, establishing conservation priorities is complex because many *Coleocephalocereus* species do not exhibit clear autapomorphies (unique diagnostic characteristics) and display continuous morphological variation, making them difficult to distinguish by appearance alone. Consequently, the impact on genetic material protection should be assessed based on the precise genetic divergence found among these lineages, rather than morphology alone. This is particularly relevant for species such as *C. pluricostatus* and *C. buxbaumianus*, which, although morphologically distinct, correspond to genetically close lineages and therefore require special attention. Currently, species in this genus face rapid habitat loss, and six of the thirteen species recognized in this study are already classified as threatened with extinction by the International Union for Conservation of Nature (IUCN). This dissertation contributes to the United Nations Sustainable Development Goal 15, which focuses on the protection, restoration, and sustainable use of terrestrial ecosystems.

Jefferson Gomes Lima

**Taxonomia e Biogeografia de *Coleocephalocereus* Backeb. (Cactaceae),
um gênero endêmico do Brasil**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto, SP, para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade.

Data da defesa: 17/07/2026

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Jefferson Prado
UNESP - Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas - Campus de São José do Rio Preto, SP.

Profa. Dra. Lidyanne Yuriko Saleme Aona Pinheiro
UFRB - Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, BA.

Dra. Milena Cardoso Telhe
UFSCar - Centro de Ciências Humanas e Biológicas - Campus Sorocaba, SP.

Prof. Dr. José Rubens Pirani
USP - Instituto de Biociências - Campus Butantã, SP.

Profa. Dra. Daniela Sampaio
UNESP - Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas - Campus de São José do Rio Preto, SP.

Dedico este trabalho a José Bezerra Lima
(*in memoriam*)

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao meu orientador, Prof. Dr. Jefferson Prado, por aceitar me orientar em Cactaceae, um tema espinhoso, especialmente quando se consideram as dificuldades inerentes à orientação fora de sua linha principal de pesquisa. Poucos orientadores se dispõem a enfrentar esse desafio. Agradeço imensamente por todo o apoio e orientação oferecidos; tenho certeza de que, mesmo em um período relativamente curto, pude aprender muito sobre sistemática, nomenclatura e, sobretudo, sobre a dinâmica do trabalho científico.

Um agradecimento especial à minha coorientadora, Dra. Daniela Zappi, e ao seu marido, Dr. Nigel Paul Taylor; por aceitarem (co)orientar este trabalho. O universo das cactáceas é muito vasto, portanto, é um grande privilégio poder aprender um pouco mais sobre essas plantas tão singulares com vocês. Sem vocês esse trabalho não seria possível.

Gostaria de agradecer ao Sr. Gerardus Hubertus Olsthoorn por todo o auxílio prestado, incluindo o envio de raízes para sequenciamento, informações sobre pontos de ocorrência para coleta e análises de distribuição, além de me receber, apresentar sua coleção *ex situ* e compartilhar valiosas orientações sobre cultivo. Foi uma grande oportunidade e um privilégio poder trabalhar com o senhor.

Agradeço muito ao Dr. Luciano Delmondes de Alencar pelo incentivo para continuar trabalhando com *Coleocephalocereus*. Nosso contato, apesar de não muito frequente, foi muito decisivo para essa dissertação, oferecendo pontos de ocorrência e anotações preciosas sobre a natureza de *C. pluricostatus*! Espero ainda ter a oportunidade de conhecê-lo pessoalmente!

Agradeço aos professores Dr. Fernando de Faria Franco e Dr. Evandro Marsola de Moraes por me receberem tão bem em Sorocaba, acolhendo-me em suas casas durante todo o período em que realizei os treinamentos com os protocolos de extração e de análise de dados genômicos. Sem o apoio de vocês, este projeto não teria saído do papel!

Um agradecimento especial ao Gabriel de Carvalho Lopes Romano, bolsista de treinamento técnico do LaGEvol, que me ensinou e auxiliou no processo de extração e quantificação das minhas amostras. Foi muito gratificante ter conhecido você durante a realização desse projeto, sempre lembrarei de você com carinho!

Agradeço ao Prof. Dr. José Rubens Pirani, que inicialmente me aceitou como aluno ouvinte na disciplina de Biogeografia de Plantas Vasculares e, posteriormente, me auxiliou na realização da matrícula fora do prazo regular. Essa disciplina foi de fundamental importância para o amadurecimento da discussão teórica desta dissertação, e, sem o seu apoio, este trabalho não teria alcançado o escopo proposto.

Agradeço ao meu grande amigo Renato Albuquerque Magri, que me acolheu inicialmente na USP não apenas como um colega “órfão”, que partilha o mesmo orientador, mas também como um irmão. É muito bom ter alguém com quem dividir uma cerveja e devanear sobre biogeografia. Sua amizade tornou a realização desta pesquisa muito mais divertida.

Agradeço à Dra. Mariana Ramos Fantinati por enxergar potencial em mim, por me acolher como aluno e por me ensinar a escrever, ainda que, muitas vezes, isso tenha significado desconstruir completamente a minha escrita. Graças à dedicação e ao rigor que você empregou na minha formação, hoje consigo organizar muito melhor minhas ideias e expressá-las com clareza. A elaboração deste manuscrito só foi possível porque tive o privilégio de ter sido seu aluno no passado.

Agradeço ao Dr. Diego Rafael Gonzaga pelo apoio e incentivo no estudo das cactáceas. Sempre me lembrarei do 73º Congresso Nacional de Botânica, quando nos conhecemos pessoalmente e conversamos sobre o meu, ainda que modesto, banner. Tive o privilégio de estar cercado por pessoas gentis no meio acadêmico, algo que, infelizmente, ainda não é tão comum. Nesse sentido, nossa breve interação foi suficiente para que eu decidisse me aventurar em mais uma etapa da vida acadêmica.

Agradeço à Profa. Dra. Daniela Sampaio por me acolher no Herbário SJRP, integrar-me às atividades do laboratório e confiar na minha autonomia durante a realização do PAADES. Ao longo de todo o período em que estive em São José do Rio Preto, tive a oportunidade de aprender e revisar uma parte fundamental das bases da Sistemática de Angiospermas. Tenho plena convicção de que serei um professor muito melhor graças às habilidades e à formação que pude desenvolver sob sua supervisão, especialmente durante as aulas práticas.

Agradeço também à Regiane Peres Andreoli, técnica do Herbário SJRP e grande amiga, daquelas que sempre mandam mensagem quando eu “fujo” do trabalho presencial sem dar muitas notícias. Uma amizade leve e animada, que puxa as festividades do laboratório e generosamente oferece sua casa para sediar encontros

que vão desde uma noite de pizza até uma feijoada de almoço em pleno feriado municipal. Você é uma pessoa muito querida, com quem nós, alunos do herbário, sempre podemos contar.

Agradeço ao Dr. João Victor Longhi Monzoli, grande amigo e veterano, que, além de me ajudar na mudança de Assis para Rio Preto, me acolheu em sua casa durante o período anterior ao ingresso no mestrado e me acompanhou nas viagens de campo. Sem a sua ajuda e generosidade, chegar até aqui teria sido muito mais difícil.

Aos meus companheiros do herbário, em especial à Jaqueline Alves Vieira, à Lisandra Assunção Teixeira e ao André Vitor Suzuki: vocês são pessoas fantásticas que já me apoiavam muito antes de eu ingressar no mestrado, seja me acolhendo nos encontros em eventos científicos, seja celebrando comigo a aprovação no programa. Fico imensamente feliz por ter me tornado mais próximo de vocês ao longo desses últimos anos.

Agradeço ao meu queridíssimo amigo Dr. Lucas Henrique de Almeida, que, além de me oferecer total apoio teórico em sistemática e genética durante a elaboração e a execução do projeto, sempre esteve disponível para me auxiliar em trâmites burocráticos, inclusive sendo meu fiador. Você quebrou muitos galhos por mim, e sou imensamente grato por ter um amigo tão leal e confiável como você.

Agradeço aos meus “irmãos”, da graduação para a vida, Felipe “Ney” Ribeiro Pereira Sarmento e Getulio “GG” Henrique Ferreira Pereira. Ter vocês por perto é garantia de diversão, seja na elaboração de comidas e bebidas duvidosas (e como são duvidosas!), como a vez em que o GG colocou pimenta-da-jamaica em absolutamente toda comida da casa e o polêmico *Basil Smash*; seja em episódios memoráveis, como o dia em que o Ney bateu o carro alugado em Viçosa. É sempre reconfortante saber que, seja em Santos ou em São Paulo, serei recebido como parte da família.

Agradeço a Rafaella “Fals” Munhoz, minha fiel companhia de viagem, sempre disposta a aceitar uma cerveja em dias e horários inusitados. Foi muito especial voltar a conviver com você, agora no Herbário SJRP. Sua amizade é extremamente valiosa para mim, e a sua presença tornou meus dias muito mais leves e agradáveis.

Agradeço à Roberta Leite Andrade, minha melhor amiga e confidente, que me acompanha há quase dez anos. Nossa amizade sobrevive e se fortalece a cada

ano, apesar da distância. Você foi quem mais me apoiou desde o momento em que decidi sair da minha zona de conforto e me aventurar pelo mundo. Sem você, eu não teria chegado até aqui.

O presente trabalho foi realizado com apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão de bolsa de pesquisa (Processo 132467/2024-0).

“As nopáleas e cactos, nativas em toda a parte, entram na categoria das fontes vegetais, de Auguste Saint-Hilaire. Tipos clássicos da flora desértica, mais resistentes que os demais, quando decaem a seu lado, fulminadas, as árvores todas, persistem inalteráveis ou mais vívidos talvez. Afeiçoaram-se aos regimes bárbaros; repelem os climas benignos em que estiolam e definham. Ao passo que o ambiente em fogo dos desertos parece estimular melhor a circulação da seiva entre os seus cladódios túmidos.”
(Euclides da Cunha, 1902, p. 25).

RESUMO

Este trabalho está organizado em uma introdução geral e duas seções: a introdução geral, que contextualiza o estado da arte do gênero *Coleocephalocereus* e apresenta informações complementares que subsidiam as demais seções; (1) constituído por um artigo filogenético associado a uma sinopse taxonômica, que elucida as relações evolutivas dentro de *Coleocephalocereus*, contribuindo para a melhor compreensão e a correta delimitação de linhagens de cactos rupícolas endêmicos do Brasil; (2) constituído por um artigo de biogeografia que discute com base em modelos de biogeografia história a provável área ancestral do gênero, bem como os eventos relacionados aos processos evolutivos que explicam a atual distribuição do grupo. Nesta dissertação, são reconhecidas 13 espécies: *C. aureus*, *C. buxbaumianus*, *C. decumbens*, *C. diersianus*, *C. dolichospermaticus*, *C. estevesii*, *C. fluminensis*, *C. goebelianus*, *C. insigniflorus*, *C. pluricostatus*, *C. purpureus*, *C. superbus* e *C. uebelmanniorum*. Cerca de metade dessas espécies apresentam distribuição restrita e seis espécies já se encontram ameaçadas de extinção na lista oficial da IUCN. Ao final, há um anexo com um artigo de nomenclatura, no qual foi alterado o nome de uma das espécies aceitas (i.e., *C. insigniflorus*).

Palavras-chave: Cactaceae591, carstes, inferência coalescente, *Inselbergs*, Target sequence

ABSTRACT

This work is organized into a general introduction and two sections: a general introduction, which contextualizes the state of the art of the genus *Coleocephalocereus* and presents complementary information that supports the other statements; (1) consists of a phylogenetic study coupled with a taxonomic synopsis, which clarifies the evolutionary relationships within *Coleocephalocereus*, contributing to a better understanding and more accurate delimitation of lineages of rupicolous cacti endemic to Brazil; (2) consists of a biogeographical study that, based on historical biogeography models, discusses the likely ancestral area of the genus, as well as the events associated with the evolutionary processes that explain the current distribution of the group.. In this study, 13 species are recognized: *C. aureus*, *C. buxbaumianus*, *C. decumbens*, *C. diersianus*, *C. dolichospermaticus*, *C. estevesii*, *C. fluminensis*, *C. goebelianus*, *C. insigniflorus*, *C. pluricostatus*, *C. purpureus*, *C. superbus*, and *C. uebelmanniorum*. Approximately half of these species have restricted distributions, and six are listed as threatened with extinction on the official IUCN Red List. Finally, there is an appendix with a nomenclature article, in which the name of one of the accepted species has been changed (i.e., *C. insigniflorus*).

Keywords: Cactaceae591, coalescent inference, karsts, Inselbergs, Target sequence

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Species of <i>Coleocephalocereus</i> .	69
Figura 2 – Phylogenetic tree reconstruction of coalescent-based inference.	70
Figura 3 – Comparison between <i>C. buxbaumianus</i> and <i>C. pluricostatus</i> .	71
Figura 4 – Distribution map of <i>Coleocephalocereus</i> and representative populations.	113
Figura 5 – Restricted biogeographical analysis.	114
Figura 6 – Tree with the nodes numbered.	116
Figura 7 – Map of the species <i>Coleocephalocereus insigniflorus</i> (black triangle), <i>C. dolichospermaticus</i> (white triangle), and <i>C. goebelianus</i> (black circle).	123
Figura 8 – Map of the species <i>Coleocephalocereus aureus</i> (black square), <i>C. purpureus</i> (white square), and <i>C. superbus</i> (white rhombus).	123
Figura 9 – Map of the species <i>Coleocephalocereus decumbens</i> (white star), <i>C. diersianus</i> (black star), <i>C. fluminensis</i> (black hexagon), and <i>C. uebelmanniorum</i> (white hexagon).	124
Figura 10 – Map of the species <i>Coleocephalocereus buxbaumianus</i> (black asterisk), <i>C. estevesii</i> (white asterisk), and <i>C. pluricostatus</i> (white cross).	124

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Comparison of alternative biogeographical models implemented in BioGeoBEARS.	113
Tabela 2 – Node ages in millions of years (Ma).	116
Tabela 3 – Ancestral areas of the BayArea model.	117

SUMÁRIO

1. ORGANIZAÇÃO DO MANUSCRITO	17
2. INTRODUÇÃO GERAL.....	18
3. PHYLOGENY AND TAXONOMIC SYNOPSIS OF <i>COLEOCEPHALOCEREUS</i> BACKEB. (CACTACEAE), A GENUS ENDEMIC TO BRAZIL	23
4. HISTORICAL BIOGEOGRAPHY OF <i>COLEOCEPHALOCEREUS</i> BACKEB. (CACTACEAE), A GENUS ENDEMIC TO EASTERN BRAZIL	73
5. CONCLUSÃO	125
REFERÊNCIAS	126
APÊNDICE A - MAPAS DE DISTRIBUIÇÃO.....	130
ANEXO I – Artigo publicado (DOI: 10.25223/brad.n44.2026.a12).....	132

2. INTRODUÇÃO GERAL

Cactaceae Juss. está inserida na ordem Caryophyllales Juss. ex Bercht. & J.Presl (APG IV, 2016) e é uma família endêmica dos Neotrópicos (com exceção de *Rhipsalis baccifera* (J.S.Muell.) Stearn, que ocorre na Ásia, África-Madagascar), incluindo cerca de 1.851 espécies em 150 gêneros (Korotkova *et al.*, 2021), com centros de diversidade no México, sudoeste dos Estados Unidos, na região central da cordilheira dos Andes e no leste do Brasil (Mutke *et al.*, 2015). No Brasil, a família apresenta dois centros de diversidade, os centros da Caatinga e Mata Atlântica (Mutke *et al.*, 2015), sendo estimado um total de 43 gêneros, 318 espécies e 102 subespécies para o país; dos quais 12 gêneros, 230 espécies e 86 subespécies são considerados endêmicos (Taylor & Zappi, 2018; Flora e Funga do Brasil, 2026), além de uma alta porcentagem de espécies ameaçadas de extinção (Goettsch *et al.*, 2015; Goettsch *et al.*, 2019).

Os caracteres morfológicos e moleculares que caracterizam a família Cactaceae e sustentam o seu monofiletismo são: (1) presença de meristemas axilares diferenciados (aréolas), produzindo espinhos, tricomas, flores, frutos e ramos novos; (2) meristema apical organizado em quatro zonas distintas; (3) flores com ovário ínfero envolvido por um pericarpelo, uma estrutura composta pela parte inferior do ramo especializado ou receptáculo, no interior do qual o ovário encontra-se imerso (Barthlott & Hunt, 1993; Nyffeler, 2002; Wallace & Gibson, 2002); e (4) inversão de 6.000 pares de base na região LSC (*large single copy region*) em comparação com o sequenciamento referência do DNA de cloroplasto de *Nicotiana tabacum* L. (Wallace, 1995).

No século XXI, estudos taxonômicos reconheceram quatro subfamílias dentro do grupo: Pereskioideae K.Schum., Maihuenioideae P.Fearn, Opuntioideae K.Schum. e Cactoideae Eaton (Anderson, 2001; Edwards & Donoghue, 2006; Hunt *et al.*, 2006; Nyffeler & Eggli, 2010; Hernández-Hernández *et al.*, 2011; Guerrero *et al.*, 2019). Esta última se destaca como a maior em número de espécies e diversidade de hábitos (Hernández-Hernández *et al.*, 2011), e seu monofiletismo é sustentado por caracteres morfológicos, com representantes com folhas ausentes e presença de muitos indivíduos costelados (Taylor & Zappi, 2004); além do caráter molecular como a deleção do íntron *rpoC1* no genoma do cloroplasto (Wallace & Cota, 1996; Nyffeler, 2002).

Embora Cactaceae seja uma família comprovadamente reconhecida (Barthlott & Hunt, 1993), há muitas controvérsias quanto à sua taxonomia infrafamiliar e Cactoideae apresenta grandes problemas na delimitação e circunscrição de algumas de suas tribos dada sua grande diversidade (Guerrero *et al.*, 2019; Korotkova *et al.*, 2021; Romeiro-Brito *et al.*, 2023; De Vos *et al.*, 2025). A subfamília é tradicionalmente subdividida em nove tribos (Anderson, 2001; Hunt *et al.*, 2006), porém, à luz de análises filogenéticas recentes (Romeiro-Brito *et al.*, 2023), foram reconhecidas seis tribos – Aylosterinae N.P.Taylor, Cereinae Britton & Rose, Gymnocalyciinae N.P.Taylor, Rebutiinae Donald, Trichocereinae Buxb. e Uebelmanniinae N.P.Taylor. Dentre as tribos, Cereeae é a que compreende os cactos colunares e globosos que ocorrem do México até a América do Sul (Romeiro-Brito *et al.*, 2023; De Vos *et al.*, 2025), sendo dividida em sete subtribos – Aylosterinae N.P.Taylor, Cereinae Britton & Rose, Gymnocalyciinae N.P.Taylor, Rebutiinae Donald, Reicheocactinae Eggli, Nyffeler & J.M.de Vos, Trichocereinae Buxb. e Uebelmanniinae N.P.Taylor (De Vos *et al.*, 2025).

A subtribo Cereinae compreende 13 gêneros – *Arrojadoa* Britton & Rose, *Cereus* Mill., *Cipocereus* F.Ritter, *Coleocephalocereus* Backeb., *Discocactus* Pfeiff., *Facheiroa* Britton & Rose, *Melocactus* Link & Otto, *Micranthocereus* Backeb., *Pilosocereus* Byles & G.D.Rowley, *Praecereus* Buxb., *Espostoopsis* Buxb., *Stetsonia* Britton & Rose e *Xiquexique* Lavor, Calvente & Versieux (Romeiro-Brito *et al.*, 2023). Este grupo abrange espécies terrestres e rupícolas, de hábito colunar a globoso, caules costelados, às vezes tuberculados, e tubo floral sem aréolas ou com aréolas apresentando poucos espinhos e tricomas, grande parte dessas espécies restritas ao nordeste brasileiro (Romeiro-Brito *et al.*, 2023; De Vos *et al.*, 2025).

Coleocephalocereus é um gênero endêmico do Brasil, com espécies ocorrendo em todos os estados do Sudeste, na Bahia, Goiás e Tocantins (ver Apêndice A – Mapas de distribuição; Romeiro-Brito *et al.*, 2023; Flora e Funga do Brasil, 2026), caracterizado pelo hábito colunar arbustivo a subarbustivo, formando touceiras por ramificação apenas na base, ramos costelados, cefálio lateral aprofundado – região reprodutiva especializada – (Albuquerque-Lima *et al.*, 2023) onde as flores se desenvolvem. Atualmente, são reconhecidas na Flora e Funga Do Brasil (2026) onze espécies e duas subespécies – *C. aureus* F.Ritter, *C. braunii* Diers & Esteves, *C. buxbaumianus* Buining (subsp. *buxbaumianus*, subsp. *flavisetus* (F.Ritter) N.P.Taylor & Zappi), *C. decumbens* F.Ritter, *C. dolichospermaticus* (Buin. & Brederoo) N.P.Taylor, *C. fluminensis* (Miq.) Backeb., *C. goebelianus* (Vaup.) Buining, *C. neoestesvii* N.P.Taylor, *C. pluricostatus* Buining & Brederoo, *C. purpureus* (Buin. & Brederoo) F.Ritter e *C. superbus* N.P.Taylor & Olstrhoorn.

A grande maioria das espécies de *Coleocephalocereus* ocorre associada a afloramentos rochosos, especialmente aos *inselbergs* – afloramentos de gnaiss e granito – e aos de *karsts* – afloramentos de calcário (Taylor & Zappi, 2004; Romeiro-Brito *et al.*, 2023). Essas espécies desempenham importantes interações ecológicas, provendo recursos alimentares para animais (néctar e frutos), também compondo a flora desses ecossistemas rochosos, um tipo de vegetação com alto nível de endemismo (Couto *et al.*, 2017; De Paula *et al.*, 2017) e grande porcentagem de espécies restritas ao tipo de rocha (Azevedo *et al.*, 2024). Alguns de seus representantes possuem distribuição geográfica aparentemente fragmentada e, devido à sua especificidade pelo substrato, vários encontram-se ameaçados de extinção principalmente pela mineração e, em alguns casos, pela coleta indiscriminada de sementes (Ribeiro-Silva *et al.*, 2011; Martinelli & Moraes, 2013; Azevedo *et al.*, 2024).

Goettsch *et al.* (2015) realizaram uma avaliação global das espécies de cactos, na qual sete dos 11 táxons listados, e atualmente incluídos em *Coleocephalocereus*, foram classificados com algum grau de ameaça de extinção. Alguns desses táxons, inclusive, encontram-se protegidos por legislação específica, constando na Lista Nacional de Espécies Ameaçadas de Extinção, estabelecida pela Portaria MMA nº 148/2022 (Brasil, 2022). Segundo os critérios da *International Union for Conservation of Nature* – IUCN, as cactáceas são o quinto maior grupo taxonômico que mais sofre ameaça de extinção (Goettsch *et al.*, 2015) e um dos principais motivos é o pequeno número de Unidades de Conservação nos locais onde há um grande número de espécies para a família (Goettsch *et al.*, 2019).

O estudo de Romeiro-Brito *et al.* (2023) apresentou uma reconstrução filogenética para a tribo Cereeae, na qual também é apresentada uma perspectiva inédita para o gênero, com *Coleocephalocereus* surgindo em um clado denominado “clado *Melocactus*” que agrupa *Discocactus*, *Melocactus* e *Micranthocereus* subg. *Siccobaccatus* P.J.Braun & Esteves. *Micranthocereus* subg. *Siccobaccatus*, com duas espécies, também foi recuperado nesse clado como um subgênero de *Coleocephalocereus*. Apesar de várias características em comum com este último, como o cefálio lateral aprofundado, o hábito de crescimento colunar e a sua associação com afloramentos rochosos, as duas espécies anteriormente pertencentes a *Micranthocereus* diferem por possuírem frutos secos, indeiscentes, e ocorrerem exclusivamente em afloramentos de calcário. Devido a essas características, *M.* subg. *Siccobaccatus* foi combinado em *Coleocephalocereus*, como um novo subgênero (Romeiro-Brito *et al.*, 2023).

O estudo de Romeiro-Brito *et al.* (2023) apresentou uma perspectiva inédita para o gênero *Coleocephalocereus*. Porém, ainda existem lacunas no conhecimento sobre a evolução das linhagens na subtribo Cereinae, uma vez que ainda não existem hipóteses sobre as pressões seletivas e as características, como sinapomorfias e plesiomorfias que expliquem o surgimento do grupo. Essas lacunas comprometem a capacidade de descrever e compreender a biodiversidade, algo que Hortal *et al.* (2015) enquadraria como um déficit de conhecimento (déficit Darwiniano).

Hortal *et al.* (2015) classificaram sistematicamente as lacunas no conhecimento da biodiversidade em sete categorias de déficits: (1) o Linneano, que contempla todo o desconhecimento taxonômico das espécies do planeta - vivas e extintas - e é integrado por todos os outros déficits; (2) Wallaceano, representando pelo desconhecimento da distribuição geográfica; (3) Prestoniano, representando pelo desconhecimento sobre a dinâmica populacional da espécie; (4) Darwiniano, representando pelo desconhecimento sobre a árvore da vida; (5) Raunkiaeriano, representado pelo desconhecimento das funções ecológicas; (6) Hutchinsoniano, representando pelo desconhecimento da tolerância abiótica e (7) o Eltoniano, representado pelo desconhecimento das interações ecológicas do organismo. Estas sete lacunas se influenciam, diretamente e indiretamente, algumas em escala maior - como os Wallaceanos, Prestoniano e Darwiniano -, e por conta das limitações humanas esses déficits são lacunas que nunca serão completamente elucidadas, mas que devem ser identificadas e enfrentadas para melhor compreender a biodiversidade.

Até o momento, nenhuma hipótese biogeográfica baseada em dados de sequências gênicas foi proposta para *Coleocephalocereus*, porém as análises filogenéticas do “clado *Melocactus*”, ao qual *Coleocephalocereus* pertence, são potencialmente um grupo muito jovem, originado entre o final do Plioceno e o início do Pleistoceno (Majure *et al.*, 2022; Telhe *et al.*, 2025). Esse período é condizente com a hipótese das mudanças climáticas do Quaternário, uma das quatro hipóteses biogeográficas mais utilizadas para explicar a distribuição e diversificação das espécies em Cactaceae (Franco *et al.*, 2022). Nesta hipótese é especulado que a influência das oscilações climáticas, envolvendo os ciclos glaciais, tenha promovido eventos de expansão e fragmentação de populações de diferentes gêneros (Franco *et al.*, 2022).

5. CONCLUSÃO

Esta dissertação de mestrado contribui para o avanço do conhecimento sistemático e evolutivo dos cactos brasileiros e teve como objetivo investigar a sistemática e a biogeografia de *Coleocephalocereus*. Para isso, o trabalho foi estruturado em duas seções, que abordam diferentes aspectos da história evolutiva e biogeográfica do gênero.

A primeira seção apresentou a primeira filogenia abrangente para o gênero, utilizando centenas de marcadores moleculares, e investigou a evolução de caracteres morfológicos relevantes para a taxonomia do grupo, permitindo reconhecer diferentes padrões de evolução entre os clados. A amostragem taxonômica contemplou 100% das espécies reconhecidas pela Flora e Funga do Brasil, além de incluir táxons de status taxonômico incerto e representantes de diferentes regiões geográficas. A amostragem molecular compreendeu 591 marcadores, em sua maioria nucleares, representando um importante avanço para a compreensão da sistemática do grupo. A filogenia apresentou valores elevados de suporte ($> 0,95$ de probabilidade posterior local), com exceção de um único nó, que agrupou *Coleocephalocereus pluriscostatus* e *C. buxbaumianus*, incluindo seu sinônimo *C. braunii*, e apresentou baixo suporte (0,34 de probabilidade posterior). O gênero foi recuperado como composto por quatro clados principais, correspondentes aos subgêneros atualmente reconhecidos. Características morfológicas tradicionalmente utilizadas para o reconhecimento de linhagens e/ou espécies mostraram-se homoplásticas, evidenciando limitações para sua utilização isolada na delimitação dos grupos. Como forma de facilitar a aplicação correta dos nomes e a identificação das espécies, foi apresentada uma breve sinopse taxonômica, contendo cabeçalhos taxonômicos completos e uma compilação de informações sobre a distribuição geográfica e as principais características diagnósticas de cada espécie.

A segunda seção investigou a história biogeográfica de *Coleocephalocereus*, buscando compreender os processos temporais e espaciais que contribuíram para a diversificação e a distribuição atual do gênero, endêmico do leste do Brasil e predominantemente associado a afloramentos rochosos. Para isso, foi utilizada uma filogenia datada, baseada em dados nucleares em escala genômica, associada a análises biogeográficas para reconstruir as áreas ancestrais do grupo. Dessa forma, as seguintes questões nortearam esta seção: (1) qual era a distribuição geográfica

dos ancestrais de *Coleocephalocereus* e (2) quais processos históricos contribuíram para a configuração atual da distribuição de suas espécies? Foi hipotetizado que a distribuição atual do gênero poderia ser resultado da fragmentação de áreas ancestrais mais amplas, associada às mudanças na cobertura vegetal e às oscilações climáticas ocorridas durante o Neógeno e o Quaternário. A reconstrução das áreas ancestrais indicou que o ancestral comum mais recente do gênero provavelmente apresentava uma distribuição relativamente ampla, abrangendo as províncias da Mata Atlântica, do Cerrado e da Floresta do Paraná durante a transição entre o Plioceno e o Pleistoceno. A história posterior do gênero foi marcada principalmente por eventos de contração de distribuição, com a maioria dos nós internos associada às províncias da Mata Atlântica e da Floresta do Paraná, enquanto eventos de expansão foram menos frequentes e restritos a poucas linhagens. Esse padrão é consistente com a hipótese de que a fragmentação de distribuições anteriormente mais amplas, possivelmente relacionada à savanização do leste do Brasil durante o Neógeno e às oscilações climáticas do Quaternário, contribuiu para a configuração atual da distribuição do gênero. As flutuações climáticas do Pleistoceno podem ainda ter favorecido eventos de extinção local, especialmente entre linhagens associadas a ambientes mais úmidos. Além disso, os resultados indicam que pequenos ajustes nos limites atualmente reconhecidos para a província do Cerrado podem ser necessários.

Os objetivos inicialmente propostos nesta dissertação de mestrado foram alcançados. Além disso, os resultados aqui apresentados poderão subsidiar o desenvolvimento de futuros estudos envolvendo *Coleocephalocereus*. Por fim, este trabalho contribuiu para ampliar o conhecimento sobre a evolução de um grupo de cactos endêmicos do Brasil e estreitamente associados a afloramentos rochosos, fornecendo também subsídios para o planejamento de estratégias de conservação tanto dessas espécies quanto dos ambientes rochosos dos quais dependem.

REFERÊNCIAS

ALBUQUERQUE-LIMA, S.; ZAPPI, D. C.; TAYLOR, N. P.; LOWRY, M.; WINBERG, M.; MACHADO, I. C. North by northwest: Are unilateral cephalium-bearing cacti bio-compasses? *Ecology*, v. 104, p. 1-6, 2023.

ANDERSON, E. F. *The cactus family*. Portland: Timber Press, 2001.

- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 181, p. 1-20, 2016.
- AZEVEDO, L.; ZAPPI, D. C.; DE OLIVEIRA, D. M. G.; MEYER, L.; NIC LUGHADHA, E.; CLEGG, R.; MEILERES, L. D.; DE MELO, P. H. A.; PENNINGTON, R. T.; NEVES, D. M. On the rocks: Biogeography and floristic identity of rocky ecosystems in eastern South America. *Journal of Systematics and Evolution*, v. 62, p. 305-320, 2023.
- BARTHLOTT, W.; HUNT, D. R. Cactaceae. In: KUBITZKI, K. et al. *The families and genera of vascular plants: flowering plants: dicotyledons*. Berlin; Heidelberg: Springer, 1993. v. 2, p. 161-197.
- BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Portaria nº 148, de 7 de junho de 2022. Atualiza a Lista Nacional Oficial de Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção. *Diário Oficial da União*, Brasília, DF, 8 jun. 2022. Seção 1. Disponível em: <https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/centros-de-pesquisa/aves-silvestres/arquivos/portaria-148-2022.pdf>. Acesso em: 3 fev. 2026.
- COUTO, D. R.; FRANCISCO, T. M.; DA CUNHA MANHÃES, V.; MACHADO, H. D.; PEREIRA, M. C. A. Floristic composition of a Neotropical inselberg from Espírito Santo state, Brazil: an important area for conservation. *Check List*, v. 13, p. 2043, 2017.
- DE PAULA, L. F. A.; MOTA, N. F.; VIANA, P. L.; STEHMANN, J. R. Floristic and ecological characterization of habitat types on an inselberg in Minas Gerais, southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 31, p. 199-211, 2017.
- DE VOS, J. M.; EGGLI, U.; NYFFELER, R.; LARRIDON, I.; MCGINNIE, C.; EPITAWALAGE, N.; MAURIN, O.; FOREST, F.; BAKER, W. J. Phylogenomics and classification of Cactaceae based on hundreds of nuclear genes. *Plant Systematics and Evolution*, v. 311, p. 28, 2025.
- EDWARDS, E. J.; DONOGHUE, M. J. Pereskia and the origin of the cactus life-form. *The American Naturalist*, v. 167, p. 777-793, 2006.
- FLORA E FUNGA DO BRASIL. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Flora e Funga do Brasil. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2026. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acesso em: 3 fev. 2026.
- FRANCO, F. F.; AMARAL, D. T.; BONATELLI, I. A.; ROMEIRO-BRITO, M.; TELHE, M. C.; MORAES, E. M. Evolutionary genetics of cacti: research biases, advances and prospects. *Genes*, v. 13, p. 452, 2022.
- GOETTSCHE, B.; HILTON-TAYLOR, C.; CRUZ-PIÑÓN, G.; DUFFY, J. P.; FRANCES, A.; HERNÁNDEZ, H. M.; INGER, R.; POLLOCK, C.; SCHIPPER, J.; SUPERINA, M.; TAYLOR, N. P.; TOGNELLI, M.; ABBA, A. M.; ARIAS, S.; ARREOLA-NAVA, H. J.; BAKER, M. A.; BÁRCENAS, R. T.; BARRIOS, D.; BRAUN, P. J.; BUTTERWORTH, C. A.; BÚRQUEZ, A.; CACERES, F.; CHAZARO-BASAÑEZ; CORRAL-DÍAZ, R.; PEREA, M. D.; DEMAIO, P. H.; DE BARROS, W. A. D.; DURÁN, R.; YANCAS, L. F.; FELGER, R. S.; FITZ-MAURICE, B.; FITZ-MAURICE, W. A.; GANN, G.; GÓMEZ-HINOSTROSA, C.; GONZALES-TORRES, L. R.; GRIFFITH, M. P.; GUERRERO, P. C.; HAMMEL, B.; HEIL, K. D.; HERNÁNDEZ-ORIA, J. G.; HOFFMANN, M.; ISHIHARA, M. I.; KIESLING, R.; LAROCCA, J.; LA CRUZ, J. L. L.; LOAIZA, C. R.; LOWRY, M.; MACHADO, M. C.; MAJURE, L. C.; ÁVALOS, J. G. M.; MARTORELL, C.; MASCHINSKI, J.; MÉNDEZ, E.; MITTERMEIER, R. A.; NASSAR, J. M.;

NEGRÓN-ORTIZ, V.; OAKLEY, L. J.; ORTEGA-BAES, P.; FERREIRA, A. B. P.; PINKAVA, D. J.; PORTER, J. M.; PUENTE-MARTÍNEZ, R.; GAMARRA, J. R.; PÉREZ, P. S.; MARTÍNEZ, E. S.; SMITH, M.; DEL C. J. M. S. M.; STUART, S. N.; MUNÓZ, J. L. T.; TERRAZAS, T.; TERRY, M.; TREVISSON, M.; VALVERDE, T.; VAN DEVENDER, T. R.; VÉLIZ-PÉREZ, M. E.; WALTER, H. E.; WYATT, S. A.; ZAPPI, D. C.; ZAVALA-HURTADO, J. A.; GASTON, K. J. High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants*, v. 1, p. 1-7, 2015.

GOETTSCHE, B.; DURÁN, A. P.; GASTON, K. J. Global gap analysis of cactus species and priority sites for their conservation. *Conservation Biology*, v. 33, p. 369-376, 2019.

GUERRERO, P. C.; MAJURE, L. C.; CORNEJO-ROMERO, A.; HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T. Phylogenetic relationships and evolutionary trends in the Cactus Family. *Journal of Heredity*, v. 110, p. 4-21, 2019.

HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T.; HERNÁNDEZ, H. M.; DE-NOVA, J. A.; PUENTE, R.; EGUIARTE, L. E.; MAGALLÓN, S. Phylogenetic relationship and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany*, v. 98, p. 44-61, 2011.

HORTAL, J.; DE BELLO, F.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; LEWINSON, T. M.; LOBO, J. M.; LADLE, R. J. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 46, p. 523-549, 2015.

HUNT, D. R.; TAYLOR, N. P.; CHARLES, G. *The new cactus lexicon*. Milborne Port: DH Books, 2006.

KOROTKOVA, N.; AQUINO, D.; ARIAS, S.; EGGLI, U.; FRANCK, A.; GÓMEZ-HINOSTROSA, C.; GUERRERO, P. C.; HERNÁNDEZ, H. M.; KOHLBECKER, A.; KÖHLER, M.; LUTHER, K.; MAJURE, L. C.; MÜLLER, A.; METZING, D.; NYFFELER, R.; SÁNCHEZ, D.; SCHLUMPBERGER, B.; BERENDSON, W. G. Cactaceae at Caryophyllales.org – a dynamic online species-level taxonomic backbone for the family. *Willdenowia*, v. 51, n. 2, p. 251-270, 2021.

MAJURE, L. C.; BARRIOS, D. C.; DÍAZ, E.; BACCI, L. F.; PIÑEYRO, Y. E. Phylogenomics of the Caribbean melocacti: cryptic species and multiple invasions. *Taxon*, v. 71, p. 993-1012, 2022.

MARTINELLI, G.; MORAES, M. A. *Livro vermelho da flora do Brasil*. 1. ed. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2013.

MUTKE, J.; BURSTEDDE, K.; GEFFERT, J. L.; MIEBACH, A.; RAFIQPOOR, M. D.; STEIN, A.; BARTHLOTT, W. Patterns of diversity and endemism. *Schumannia*, v. 7, p. 37-67, 2015.

NYFFELER, R. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. *American Journal of Botany*, v. 89, p. 312-326, 2002.

NYFFELER, R.; EGGLI, U. A farewell to dated ideas and concepts — molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. *Schumannia*, v. 6, p. 109-149, 2010.

RIBEIRO-SILVA, S.; ZAPPI, D. C.; TAYLOR, N. P.; MACHADO, M. *Plano de ação nacional*

para conservação das Cactáceas. Brasília, DF: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, 2011.

ROMEIRO-BRITO, M.; TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C.; TELHE, M. C.; FRANCO, F. F.; MORAES, E. M. Unravelling phylogenetic relationships of tribe Cereeae using target enrichment sequencing. *Annals of Botany*, v. 132, p. 989-1005, 2023.

TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C. *Cacti of Eastern Brazil*. Richmond: Royal Botanic Gardens, Kew, 2004.

TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C. Additions and corrections to 'Cacti of Eastern Brazil'. *Bradleya*, v. 36, p. 2-21, 2018.

TELHE, M. C.; TAYLOR, N. P.; ROMEIRO-BRITO, M.; ZAPPI, D. C.; OLSTHOORN, G.; FRANCO, F. F.; MORAES, E. M. Phylogenomic and ecological systematics of *Melocactus* (Cactaceae). *Systematic Botany*, v. 50, p. 13-39, 2025.

WALLACE, R. S. Molecular systematic study of the Cactaceae: using chloroplast DNA variation to elucidate cactus phylogeny. *Bradleya*, v. 13, p. 1-12, 1995.

WALLACE, R. S.; COTA, J. H. An intron loss in the chloroplast gene *rpoC1* supports a monophyletic origin for the subfamily Cactoideae of the Cactaceae. *Current Genetics*, v. 29, p. 275-281, 1996.

WALLACE, R. S.; GIBSON, A. C. Evolution and systematics. In: NOBEL, P. S. (ed.). *Cacti: biology and uses*. Los Angeles: University of California Press, 2002. p. 1-21.