



**Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade
& Evolução
Universidade Federal da Bahia**

**Evolução de nicho e evidências ecológicas e foliares em
um gênero de bambus pigmeus (*Piresia* Swallen,
Poaceae)**

Carolina Santos Pinho



**Salvador
2024**

Carolina Santos Pinho

Evolução de nicho e evidências ecológicas e foliares em um gênero de bambus pigmeus (*Piresia* Swallen, Poaceae)

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia para a obtenção do Título de Mestre em Biodiversidade e Evolução pelo Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Maria Luiza Silveira de Carvalho

Coorientador: Prof. Dr. Bruno Vilela de Moraes e Silva

Salvador

2024

Ficha catalográfica

	Pinho, Carolina Santos Evolução de nicho e evidências ecológicas e foliares em um gênero de bambus pigmeus (<i>Piresia</i> Swallen, Poaceae) 100 páginas Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução. 1. Neotrópicos 2. Gramíneas 3. Nicho ecológico. I. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução.	
--	--	--

Comissão julgadora

Evolução de nicho e evidências ecológicas e foliares em um gênero de bambus pigmeus (*Piresia* Swallen, Poaceae)

Discente: Carolina Santos Pinho

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Maria Luiza Silveira de Carvalho

Coorientador: Prof. Dr. Bruno Vilela de Moraes e Silva

Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução da Universidade Federal da Bahia como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre na área de Biodiversidade e Evolução.

Aprovada por:

Em: 30 de agosto de 2024

Dr. João Paulo Silva Vieira

Dr^a. Iasmin Laiane de Castro Oliveira

Orientadora:

Coorientador:



Dedicatória

*À minha mãe e ao meu pai,
cujas pegadas me
acompanharam, na luz e na
sombra, até aqui.*

Epígrafe



*“Há uma rachadura em tudo.
É assim que a luz entra.”
(Leonard Cohen, Anthem)*



Agradecimentos

Começo agradecendo à Universidade Federal da Bahia e ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução pelo acolhimento e espaço para a realização deste trabalho. Ao apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, a quem agradeço pela bolsa de mestrado que me permitiu exercer essa atividade em regime de dedicação exclusiva.

À Dr^a. Maria Luiza Silveira de Carvalho (Tutti), por seu investimento e dedicação à minha formação desde a graduação, por seu cuidado e escuta sempre atenta e preocupada, por ter me ensinado gentileza e por ter aguçado minha curiosidade a respeito do mundo da botânica e dos bambus herbáceos. Ao Dr. Bruno Vilela de Moraes e Silva, por sua receptividade em me coorientar e ensinar um pouco mais sobre modelagem e infinitos códigos de R. À Dr^a. Lorena Nunes, por toda paciência e pronta disposição para compartilhar seu conhecimento sobre análises morfométricas e o mundo estatístico. Ao MSc. Rilquer Mascarenhas da Silva, pelas incansáveis horas de reuniões de tutoria e conversas sobre evolução, modelagem, linhas de código e expectativas acadêmicas. Ao Dr. Pavel Dodonov por sua generosidade e alegria em ajudar sempre em que eu estava “errando muito no R”. Ao Dr. Rafael Pereira pelas ajudas de sempre com minhas repetitivas dúvidas de geoprocessamento.

Aos colegas de grupo de pesquisa, “o povo do lúdico”, com quem compartilhei conhecimentos, angústias, risadas, ideias mirabolantes e cafezinhos com botânica: Ariane Leite, Dr. Daniel Santana, Giovana Santana, Ma. Izabela Dias, Lana Lima, Marina Barretto, Natalia Matos e Victor Miranda. Aos laboratórios de Genética e Evolução Vegetal (LAGEV) e de Cultura de Tecidos Vegetais (LCTV), por terem sido ninho formativo no início da minha trajetória acadêmica. Ao Laboratório de Diversidade, Biogeografia e Sistemática (DBOS) pelo acolhimento pós-pandemia e ao Laboratório de Botânica (LABOT), ou simplesmente (LAR)BOT, por ser um verdadeiro lar, há muito tempo sonhado, construído a várias mãos.

Também sou grata aos meus alunos, que me ensinam todo dia, me contagiam de alegria e me estimulam a ser e buscar o melhor sempre. Agradeço muito também aos amigos que deram graça e leveza a esse caminhar: Jéssica Leão, por sua cumplicidade desde o início dessa jornada. Nunca esquecerei nossa amizade e infinitas aventuras. À Ygor Reis, por dar sopros de alegria à minha vida, até nos momentos ruins. Aos meus amigos da vida toda, que me apoiam em todos os momentos: Analy Andrade, Maiara França, Zindizi Pimentel, Rian

Neves e Anderson Moreira: obrigada por me recordarem tudo o que eu sou e o que eu desejo ser, nossa amizade é um espelho lindo. E às suas famílias, que se tornaram a minha também, em especial à Ana Cláudia Bispo, Marinalva França e Monique Gomes. Amo todos vocês!

Agradeço à minha família, pilar mais importante: meus pais, Marilene Cardoso dos Santos e Felipe Santana Pinho Junior, por acreditarem em mim quando nem eu mesma fui capaz. Vocês construíram esses degraus antes mesmo que eu pudesse sonhar com eles. Meu eterno amor e gratidão. À minha irmã Danielle Pinho, meu sobrinho Belmar Junior e meu irmão Samuel Davi, por sempre colorirem e darem aconchego aos meus dias. E à Espiritualidade, que jamais me desamparou até aqui, e a Quem continuarei buscando em tudo.

Por fim, gostaria de contar uma pequena história que me marcou muito durante essa jornada. No final de 2023, passando por diversas questões pessoais e de saúde mental, tive o privilégio de participar do 73º Congresso Nacional de Botânica, em Belém do Pará, onde apresentei os resultados do meu mestrado, ao lado das minhas colegas de laboratório. Na ida, assisti a um filme que há muito tempo queria ver, mas nunca tinha encontrado oportunidade. Esse filme mexeu comigo, falava sobre infância, medos, sonhos e crescimento. Era “Onde vivem os monstros”, que narra a jornada de Max, um garoto que fugiu de casa para uma ilha, onde passou a viver com seus monstros internos personificados, como um rei de si mesmo. Mas ele, eventualmente, retorna para casa, ao aconchego e colo de sua mãe. Nessa trajetória, Max conhece, dentre os vários de seus monstros, o monstro Carol, uma criatura enorme e peluda, oscilante entre impulsos turbulentos de raiva, vulnerabilidade e amor profundo, que se refletem numa busca constante por entendimento e conexão. Não me identifico apenas com Max fugindo, encontrando e brincando com seus monstros, me identifico, sobretudo, com Carol (ironicamente).

Esta é uma história sobre onde vivem os bambus pigmeus, mas poderia, à sua maneira, ser facilmente também sobre onde vivem os monstros, os sonhos, as sombras e a luz, coisas que também fizeram esse caminho comigo.

Obrigada, Carol.



Índice de figuras e tabelas

Introdução geral

Figura 1. Linhagens de <i>Piresia</i> atualmente reconhecidas e sua respectiva distribuição geográfica.....	4
Figura 2. Linhagens de <i>Piresia</i> propostas por ecorregiões de ocorrência na Mata Atlântica do Nordeste brasileiro.....	5

Capítulo único

Tabela 1. Variáveis utilizadas nas Análises de Sobreposição de Nicho Ecológico.....	33
Tabela 2. Descrição dos marcos e semi-marcos anatômicos utilizados nas análises de Morfometria geométrica foliar para caracterização das folhas de <i>Piresia</i>	34
Tabela 3. Valores da métrica D de Schoener representando sobreposição de nicho ecológico no espaço ambiental.....	35
Tabela 4. Teste de similaridade para calcular a sobreposição de nicho ecológico esperada aleatoriamente no espaço ambiental.....	36
Tabela 5. Teste de similaridade para calcular a sobreposição da forma foliar basal esperada aleatoriamente.....	37
Tabela 6. One-way ANOVA para calcular grupos distintos de acordo com o tamanho foliar basal (associada ao Teste de Tukey: Q/P como métricas equivalentes).....	38
Tabela 7. Teste de similaridade para calcular a sobreposição da forma foliar mediana esperada aleatoriamente.....	39
Tabela 8. One-way ANOVA para calcular grupos distintos de acordo com o tamanho foliar mediano (associada ao Teste de Tukey: Q/P como métricas equivalentes).....	40
Figura 1. Unidades Taxonômicas Operacionais (OTUs) ou linhagens adotadas nas análises deste estudo.....	42
Figura 2. Mapas de ocorrências conhecidas para as linhagens de <i>Piresia</i>	43
Figura 3. Ilustração da folha basal de um representante de <i>Piresia</i> e os marcos e semi-marcos anatômicos adotados nas análises morfométricas.....	44
Figura 4. Sobreposição dos nichos ecológicos de <i>Piresia</i> no espaço ambiental.....	45

Índice

Introdução geral	1
Objetivos	7
Capítulo Único. Where do these pygmy bamboos live? Ecological niche and leaf morphology of <i>Piresia</i> Swallen (Poaceae, Bambusoideae).....	8
Resumo.....	10
1. Introdução.....	11
2. Material e Métodos.....	13
2.1. Seleção dos dados e Amostragem.....	13
2.2. Análise de Sobreposição de Nicho Ecológico (NE).....	14
2.3. Morfometria Geométrica Foliar (MG).....	15
2.4. Correlação de Matrizes de distância.....	17
3. Resultados.....	17
3.1. Nicho ecológico (NE) das linhagens.....	17
3.2. Morfometria geométrica (MG) foliar das linhagens.....	18
3.3. Correlação entre nicho ecológico (NE) e morfometria geométrica (MG) foliar das linhagens de <i>Piresia</i>	19
4. Discussão.....	19
4.1. Padrões espaciais e morfológicos foliares em <i>Piresia</i>	19
4.2. Evolução de nicho em <i>Piresia</i>	21
4.3. Diversificação ecológica em <i>Piresia</i> ?.....	23
5. Conclusões.....	24
Agradecimentos.....	25
Referências.....	25
Tabelas.....	33
Legendas das figuras.....	41
Referências bibliográficas	46
Apêndices	
Material suplementar do capítulo único.....	51
Códigos utilizados.....	61
Anexos	
Normas da revista.....	74



Introdução Geral

Assim como espécie pode ser considerada a unidade fundamental em menor nível de organização da biologia (Mayr 1982, De Queiroz 2005) - ou linhagem (De Queiroz 2007), sua distribuição geográfica constitui a unidade básica da biogeografia (Brown et al. 1996). Olhar para esse padrão é enxergar uma complexa representação da história evolutiva e ecológica de um organismo (Brown et al. 1996, Gaston 2003), uma vez que isso envolve limites e necessidades intrínsecos a ele, bem como seu contexto de condições abióticas (como as climáticas) e bióticas (interações com outros seres vivos) (Soberón & Peterson 2005, Peterson & Soberón 2012). Em conjunto, essas condições compõem o nicho ecológico de uma linhagem, ou seja, um espaço multidimensional com condições que permitem sua ocorrência em dado local e recursos para a sua sobrevivência (Colwell & Rangel 2009).

Esse conjunto de combinações se apresenta em uma matriz geográfica que é dinâmica e demarcada por paisagens espacial e temporalmente heterogêneas (Risser 1987, Jackson & Overpeck 2000, Pulliam 2002, Wiens & Donoghue 2004). Com efeito, nesses diferentes cenários, um organismo pode responder de diversas formas ao ambiente e, no caso das plantas, exibir variações fenotípicas e distribuições sensíveis à disponibilidade de recursos (Dong et al. 2017). Por vezes, pode ser difícil diferenciar, dentre essas variações, o que é plasticidade fenotípica (aclimatação) e o que é adaptação genética (Dong et al. 2017). Entretanto, no caso das gramíneas (Poaceae), seus padrões de distribuição geográfica parecem refletir, não por acaso, seus mecanismos de fotossíntese, em uma relação direta com a forma e o tamanho da folha (Gallagher et al. 2019). Gramíneas C₄, por exemplo, costumam dominar áreas abertas com maior intensidade de luz e temperatura, enquanto que gramíneas C₃ parecem ocupar os sub-bosques de florestas tropicais (Bremond & Favier 2012).

A ideia de que o habitat, o clima e a via fotossintética impactaram na evolução das gramíneas (diretamente no fenótipo foliar e na distribuição das espécies) foi recentemente apresentada por Gallagher e colaboradores (2019). Segundo esses autores, táxons com folhas menores seriam mais comuns em áreas abertas, mais secas e com alta intensidade luminosa, enquanto que táxons com folhas maiores estariam mais restritas ao sub-bosque das florestas (Gallagher et al. 2019). Essa hipótese sugere, portanto, uma marcante diferenciação e correlação entre distribuição, nicho e tamanho foliar entre as diferentes linhagens de gramíneas C₃ e C₄, demarcando o domínio e diversificação dessas plantas em pastagens as quais teriam contribuído, temporalmente, em substanciais mudanças bioclimáticas na Terra (Gallagher et al. 2019, 2022).

Ainda segundo esses autores, o habitat ancestral provável das gramíneas teria sido o sub-bosque e as margens de florestas, com gramíneas assumindo forma foliar intermediária (Gallaher et al. 2019, 2022). Nesse cenário, a única linhagem (com exceção das gramíneas basais) a se diversificar dentro das florestas teria sido a dos bambus (Bambusoideae) (Clark et al. 2015). Esta hoje abriga mais de 1.698 espécies, em 136 gêneros e 3 tribos: a dos lenhosos temperados (Arundinarieae), a dos lenhosos tropicais (Bambuseae) e a dos herbáceos (Olyreae) (BPG 2012, Clark et al. 2015, Soreng et al. 2015, 2017, 2022). Os bambus parecem exercer importante função estrutural e ecológica nos locais em que habitam (Calderón & Soderstrom 1980), uma vez que são responsáveis pela produção de aproximadamente 25% da biomassa total das áreas tropicais, o que demarca sua importância enquanto recurso florestal disponível (Bansal & Zoolagud 2002).

Seus representantes encontram-se amplamente distribuídos nas regiões tropicais e temperadas de todos os continentes, exceto Europa e Antártica (Soderstrom & Calderón 1979, Judziewicz et al. 1999, Ohrnberger 1999, BPG 2012, Soreng et al. 2015, 2017, 2022). Porém, são os padrões de distribuição disjunta que têm atraído a atenção de pesquisadores, em táxons como Arundinarieae e Olyreae, especialmente (Soderstrom & Calderón 1974, Soderstrom 1982, Judziewicz et al. 1999, Triplett & Clark 2010, Ferreira et al. 2019, Carvalho et al. 2020). Esses padrões são marcados por grandes desconexões geográficas entre táxons relacionados (Thorne 1972) e que podem estar relacionados à histórias biogeográficas intrigantes.

Em Olyreae, esse padrão pode ser observado em alguns gêneros, como *Cryptochloa* Swallen, *Lithachne* P. Beauv., *Olyra* L., entre outros (Judziewicz et al. 1999). No entanto, uma disjunção interessante pode ser observada em *Piresia* Swallen um gênero que atualmente apresenta seis espécies descritas: *Piresia goeldii* Swallen, *P. leptophylla* Soderstr., *P. macrophylla* Soderstr., *P. palmula* M.L.S.Carvalho & R.P.Oliveira, *P. sympodica* (Döll) Swallen e *P. tenella* M.L.S. Carvalho & R.P. Oliveira (Swallen 1964, Soderstrom 1982, Carvalho et al. 2012, 2020). Estas se distribuem de maneira não coespecífica na América do Sul, entre florestas ombrófilas abertas à densas e restingas, na Amazônia e na Mata Atlântica do Nordeste brasileiro (Soderstrom & Calderón 1974, Soderstrom 1982, Judziewicz et al. 1999, Carvalho et al. 2012, 2020, 2021), padrão que coincide com as duas linhagens encontradas para o gênero nesses dois biomas (Carvalho et al. 2021) (Fig. 1A, B).

A história biogeográfica do gênero, entretanto, ainda constitui um tema incipiente. Recentemente, Jesus e colaboradores (2021) analisaram o padrão de distribuição e a

diversificação genética da espécie com maior distribuição na Mata Atlântica (*P. leptophylla*) e hipotetizaram que, durante os períodos glaciais, com as retrações marinhas deve ter ocorrido a expansão de habitats florestados para áreas mais secas (como enfatizado por Ramos-Fregonezi et al. 2015 e Fazolato et al. 2017), permitindo a dispersão dessa linhagem a partir do Sul da Bahia e Oeste de Minas Gerais para as restingas nordestinas, sob condições mais adequadas (Jesus 2021).

Entretanto, durante períodos de resfriamento global pode ter ocorrido a redução de áreas adequadas a essas plantas, pressão essa que deve ter levado à diversificação e origem de linhagens mais recentes e mais dependentes de habitats úmidos que podem ter passado por gargalos populacionais, através de refúgios florestais (Jesus 2021) (Fig. 2). Como a distribuição de bambus, geralmente em regiões tropicais e subtropicais, é sabidamente dependente de fatores como tipo de solo, precipitação, temperatura e altitude (Ahmad et al. 2021), é possível que diferentes linhagens ocupem habitats com diferenças ambientais bem marcadas, havendo assim uma possível habitat-dependência dessas plantas (Judziewicz et al. 1999).

Assim, modificações em elementos da paisagem podem levar ao isolamento de populações e resultar em especiação (Smith et al. 2014). No entanto, diferenças genéticas acentuadas e variações fenotípicas podem não se alinhar, o que dificulta a compreensão da diversidade e a delimitação e descrição de táxons em alguns grupos (Smith et al. 2014). Este é exatamente o caso de *Piresia* que, há mais de uma década tem sido estudado a partir de uma abordagem biossistemática, com o uso de diferentes fontes de evidências tanto morfológicas, quanto moleculares (Carvalho et al. 2012, 2020, 2021, Jesus 2021).

Já a relação entre a morfologia e o ambiente circundante, há pouco tempo começou a ser explorada como ferramenta auxiliar na delimitação interespecífica no grupo (Carvalho et al. 2020, Pinho et al. 2020), muito em função da frequente sobreposição de caracteres, especialmente em morfotipos da Mata Atlântica, que ainda apresentam muitos possíveis novos táxons (Carvalho 2013, Oliveira et al. 2014, Carvalho et al. 2021).

Figura 1. Linhagens de *Piresia* atualmente reconhecidas e sua respectiva distribuição geográfica. Linhagens encontradas para o gênero (A) e sua respectiva distribuição geográfica (B) (Carvalho et al. 2021, adaptado). Legenda (filogenia): azul claro – espécies ocorrentes na Amazônia; azul escuro - espécies e potenciais novas espécies ocorrentes na Mata Atlântica do Nordeste brasileiro.

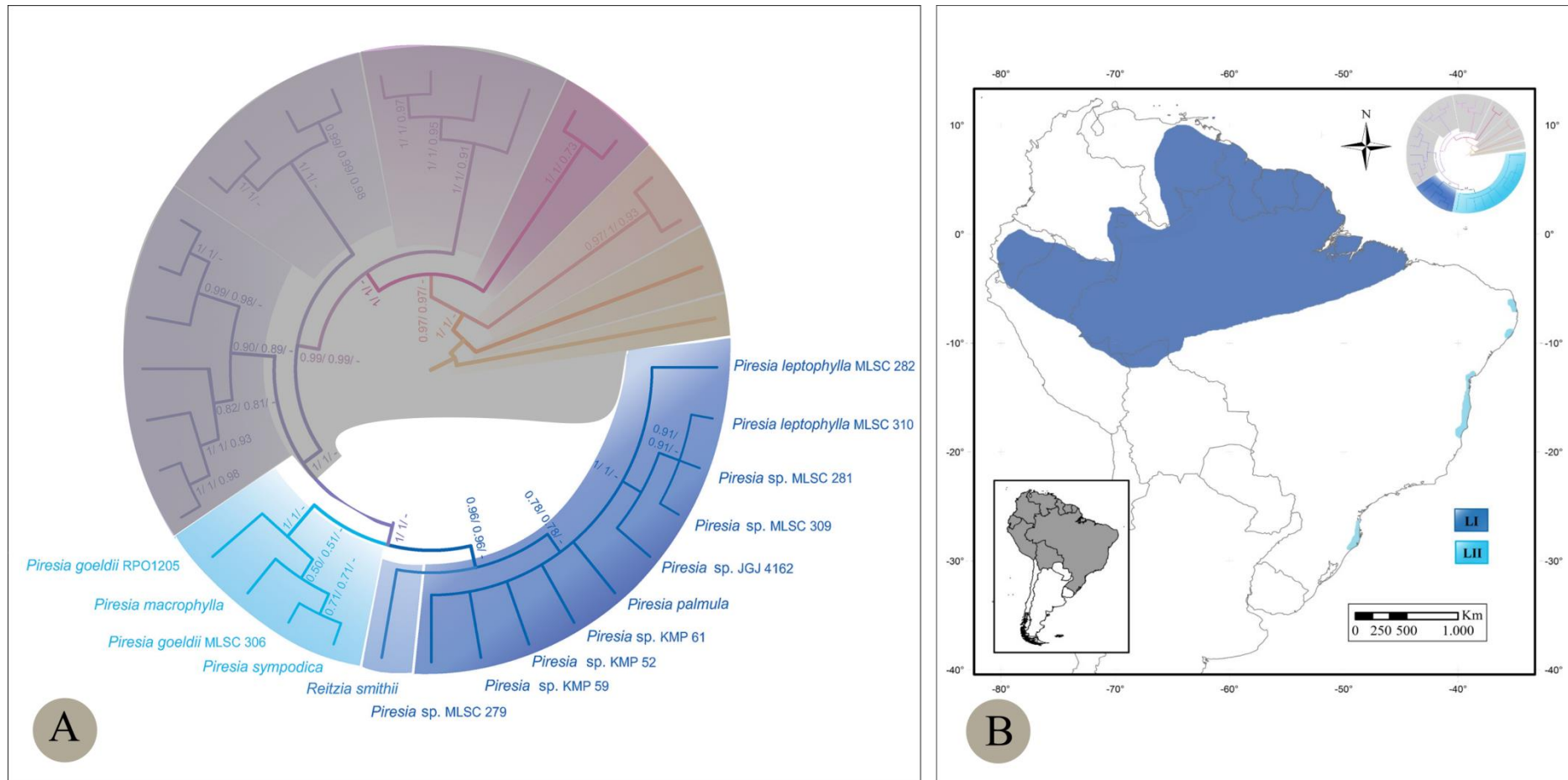
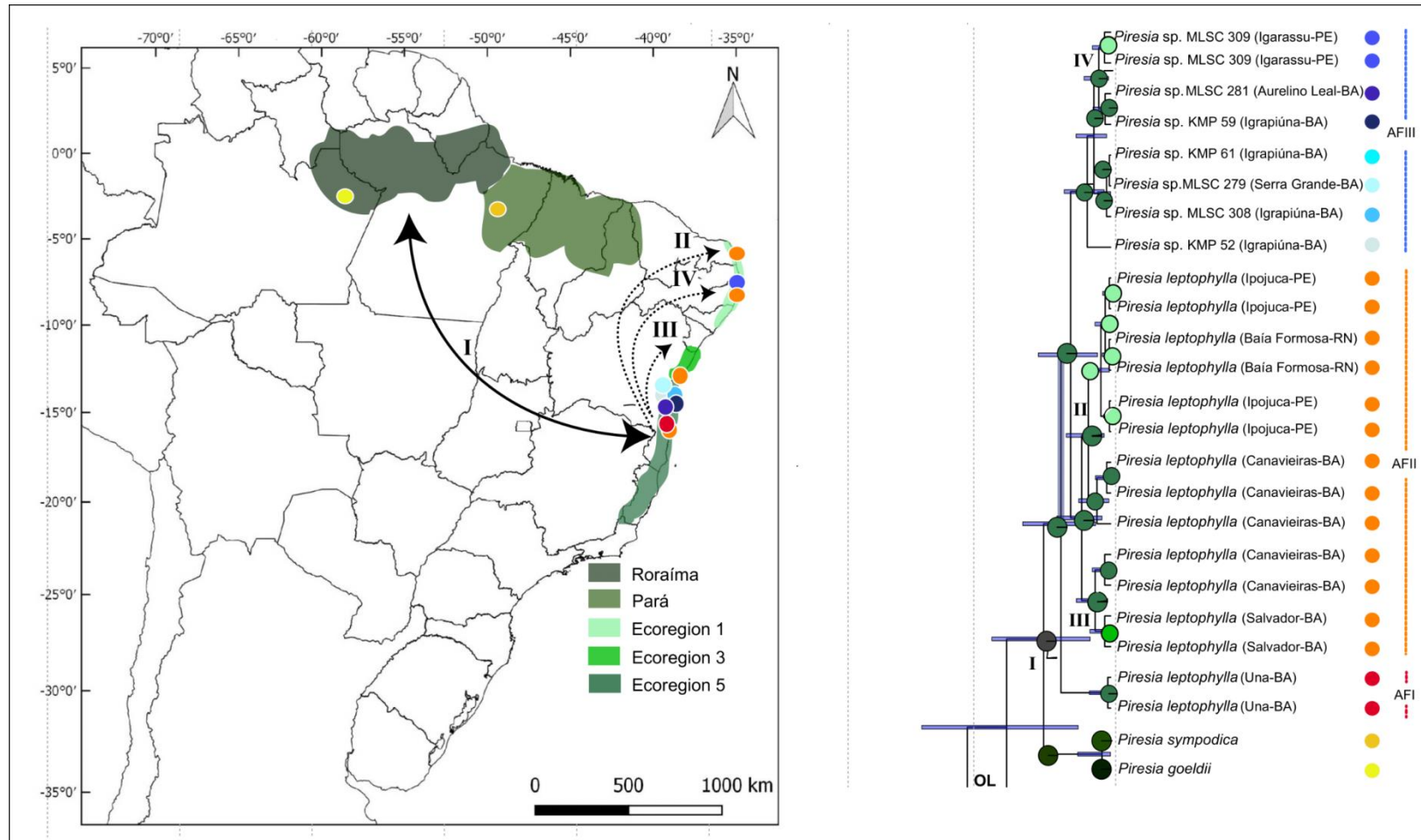


Figura 2. Linhagens de *Piresia* propostas por ecorregiões de ocorrência na Mata Atlântica do Nordeste brasileiro. (Jesus no prelo., adaptado).



Nesse contexto, a modelagem de nicho ecológico/análise de sobreposição de nicho ecológico permite a compreensão da ocupação do espaço ambiental como resposta do organismo ao nicho em que está inserido, inferindo requisitos de nicho para ocupação de uma dada paisagem e riscos associados às mudanças ambientais (Guisan & Thuiller 2005, Peterson 2011, Peterson & Soberón 2012). Nas análises são incorporados preditores ambientais e/ou climáticos e de registros de ocorrência georreferenciados (Kass et al. 2017), avaliando-se a dinâmica dos nichos e determinando os preditores ambientais/climáticos mais influentes nos modelos gerados (Guisan & Zimmermann 2000, Wiens & Graham 2005, Pearman et al. 2008).

Em contrapartida, o uso da Morfometria Geométrica nunca foi testada em *Piresia*. Esta, no entanto, consiste em uma ferramenta robusta, capaz de fornecer evidências sobre a variação da forma em relação a fatores causais (Bookstein 1991), quantificando formas biológicas e permitindo inferências sobre suas diferenciações (Monteiro & Reis 1999, Fornel & Cordeiro-Estrela 2012), sendo interessante para se tentar compreender o impacto relativo do habitat sobre o fenótipo. A mesma se preocupa em representar a forma quantitativamente, através de pontos de referência e/ou contornos para comparar as feições morfológicas (Chuanromanee et al. 2019). Os pontos, denominados marcos e semi-marcos anatômicos (*landmarks*), são baseados em coordenadas cartesianas sobre a forma (Rohlf 1990, Rohlf & Marcus 1993, Monteiro & Reis 1999), em um conjunto de métodos que preserva a informação geométrica na íntegra (Slice 2005). Dessa maneira, esta abordagem pode recuperar informações relacionadas à forma, associado a um alto rigor estatístico (Rohlf & Marcus 1993, Fornel & Cordeiro-Estrela 2012).

A junção dessas duas ferramentas pode ser oportuna para entender se há uma relação direta entre evolução, nicho e tamanho e forma foliar, sendo esses, os impulsionadores da diversificação de *Piresia*. Tal conhecimento pode produzir novos *insights* a respeito da biogeografia e do papel ecológico dos bambus herbáceos, como um todo, que normalmente habitam locais vulnerabilizados por progressiva ameaça ambiental (Giulietti et al. 2005, Silva et al. 2019), ajudando a diminuir a lacuna de conhecimento sobre esse grupo de plantas.

Assim, o trabalho aqui apresentado é composto por um capítulo único, em forma de artigo, no qual tentamos responder às seguintes perguntas: **(i)** Como as linhagens de *Piresia* estão potencialmente dispersas no espaço ambiental? **(ii)** Há diferenças fenotípicas foliares discretas entre as linhagens? **(iii)** Essas diferenças influenciam a evolução e diversificação do gênero?

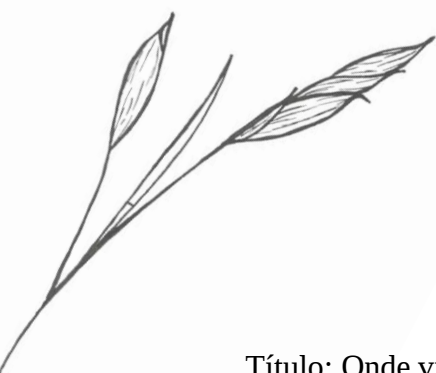


Objetivos

O objetivo desse trabalho consiste em compreender se a evolução de *Piresia* no espaço ambiental e na forma foliar se correlacionam, a fim de detectar possíveis padrões e causas de evolução e diversificação no grupo. Para isso, propomos, especificamente:

- (a) Estimar os nichos ecológicos das linhagens de *Piresia*, a fim de entender como elas estão potencialmente dispersas no espaço ambiental (objetivo relacionado à pergunta i da Introdução);
- (b) Entender os padrões morfológico-foliares de cada linhagem, a fim de identificar diferenças entre estas, principalmente entre linhagens complexas da Mata Atlântica (pergunta ii);
- (c) Verificar se existe correlação entre os padrões morfológicos e ecológicos encontrados, visando compreender as causas de evolução e diversificação no grupo (pergunta iii).

Capítulo único



Título: Onde vivem os bambus pigmeus? Nicho ecológico e morfologia foliar de *Piresia Swallen* (Poaceae, Bambusoideae)

Artigo a ser traduzido e formatado para submissão ao periódico Journal of Biogeography (ISSN: ISSN:1365-2699).

Onde vivem os bambus pigmeus? Nicho ecológico e morfologia foliar de *Piresia* Swallen (Poaceae, Bambusoideae)

CAROLINA SANTOS PINHO^{1*}, RILQUER MASCARENHAS DA SILVA², LORENA ANDRADE NUNES^{3,4}, BRUNO VILELA DE MORAES E SILVA⁵ and MARIA LUIZA SILVEIRA DE CARVALHO¹

¹*Laboratório de Botânica (LABOT), Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Jeremoabo 147, Campus de Ondina, Salvador, Bahia, Brasil, 40170-115.*

²*Biology PhD program, Subprogram Ecology, Evolutionary Biology and Behavior, Department of Biology, City College of New York, New York 10031, USA.*

³*Faculdade de Tecnologia e Ciências (FTC), Av. Luiz Viana Filho, 8812, Campus Paralela, Salvador, Bahia, Brasil, 41741-590.*

⁴*Programa de Pós-Graduação em Genética, Biodiversidade e Conservação – PPGGBC, Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Avenida José Moreira Sobrinho s/n, Campus de Jequiezinho, Jequié, Bahia, Brasil, 45.206-190.*

⁵*Laboratório de Ecologia Espacial (ECOSPAT), Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Jeremoabo 147, Campus de Ondina, Salvador, Bahia, Brasil, 40170-115.*

*Author for correspondence:

carolina_pinho@hotmail.com; <https://orcid.org/0000-0001-9422-0335>

RESUMO

Este estudo investiga os nichos ecológicos e os padrões morfométricos foliares das linhagens de *Piresia* Swallen, gênero de bambus herbáceos neotropicais, que apresenta distribuição geográfica disjunta (Amazônia e a Mata Atlântica do nordeste do Brasil) de suas espécies. Dados georreferenciados foram levantados a partir de vouchers depositados, nas principais coleções nacionais e internacionais, juntamente com variáveis edáficas (Soilgrids) e bioclimáticas (WorldClim). As folhas basais e medianas foram medidas em todos os materiais íntegros, passíveis de identificação, a partir de fotografias disponíveis. As análises incluíram sobreposição de nicho ecológico, morfometria geométrica foliar, além da comparação entre os dados a partir do teste de Mantel. Os resultados indicam que não há correlação direta entre o espaço ambiental e a forma e tamanho das folhas. Os nichos ecológicos diferem entre as linhagens de diferentes biomas, e as diferenças morfométricas, apesar de discretas, também refletem a disjunção geográfica e filogenética entre os clados. Variáveis edáficas foram identificadas como fatores significativos na divergência das linhagens, sugerindo que futuras investigações podem incluir análises mais detalhadas dessas variáveis. Ressaltamos ainda a possibilidade de especiação incipiente para algumas linhagens, aparentemente crípticas.

Palavras-chave: Amazônia, especiação incipiente, gramíneas, Mata Atlântica, modelagem de nicho ecológico, morfometria geométrica

1. INTRODUÇÃO

A biodiversidade da região Neotropical é amplamente conhecida pela ciência, mas compreender seus padrões não constitui uma tarefa simples, haja vista que estes não são unifatoriais (Brown 2014). A diversidade de plantas, por exemplo, tende a obedecer a um gradiente latitudinal (Gradiente Latitudinal de Biodiversidade, LBGs), influenciado pelo aumento do calor em direção aos trópicos (Rull & Carnaval 2020). Com efeito, aspectos ecológicos, como a temperatura, podem impactar na evolução das linhagens e, consequentemente, no resultado macroevolutivo da especiação (Wiens & Donoghue 2004, Rundle & Nosil 2005, Cutter & Gray 2016, Hautmann 2019). A atuação de fatores ambientais pode ser percebida sob diversos espaços e escalas, promovendo uma interação ambiental-evolutiva-ecológica, que possui reflexos diretos nos padrões biogeográficos atuais (Rull 2011). Entretanto, como detectar processos e fatores que estejam produzindo determinado resultado?

Essa questão é ainda mais relevante em regiões megadiversas, onde podem ser encontrados, na literatura, diversos estudos sobre diversificação biogeográfica de linhagens, que destacam a importância da alopatria na promoção da especiação (Perret et al. 2007, McCormack et al. 2010, Silva et al. 2014, Smith et al. 2014). No entanto, estudos que associam padrões de distribuição geográfica disjuntos a diferentes nichos ecológicos e variações fenotípicas entre as linhagens ainda não são muito comuns, o que constitui uma lacuna fundamental na compreensão acerca dos principais processos evolutivos que geram a diversidade neotropical (Silva et al. 2014).

Para se determinar o nicho ecológico de linhagens, são frequentemente empregados métodos de Análise de Sobreposição de Nicho Ecológico, ferramenta estatística que possibilita a caracterização do espaço ambiental ocupado pelas linhagens e a estimativa de suas distribuições potenciais (Tingley et al. 2009, McCormack et al. 2010, Silva et al. 2014, Guillory & Brown 2021). Através dessa ferramenta é possível obter, por exemplo, modelos de nicho baseados em variáveis climáticas e/ou ambientais (Peterson & Soberón 2012). Nessa ótica, é possível estimar um espaço multidimensional que engloba condições e recursos nos locais de uma dada linhagem, o que permite investigar se aquelas diferentes ocupam ou poderiam ocupar localidades com condições ecológicas distintas (Colwell & Rangel 2009). Essa abordagem tem sido empregada em diferentes estudos para a comparação dos nichos climáticos de linhagens intimamente relacionadas (Kozak & Wiens 2007, McCormack et al. 2010, Blair et al. 2013, Silva et al. 2014, Carvalho et al. 2020).

Entretanto, embora seja importante entender se existe correlação entre as relações de parentesco e a distribuição de linhagens no espaço, também pode ser interessante combinar outro tipo de informação, como o fenótipo, por exemplo, para que o processo de especiação seja compreendido de uma maneira mais ampla (De Queiroz, 2007). Nesse contexto, o estudo da variação da forma do tamanho de órgãos/estruturas biológicas pode constituir um caminho interessante.

A Morfometria Geométrica constitui uma ferramenta potente, que permite a quantificação precisa das formas através do uso de pontos de calibração (marcos e semi-marcos anatômicos), que correspondem à coordenadas cartesianas (Rohlf 1990, Rohlf & Marcus 1993, Monteiro & Reis 1999). Esse tipo de abordagem, integrando dados ecológicos e morfológicos para a investigação da diversificação, pode ser utilizada em diversos grupos biológicos, inclusive em grupos complexos (Hemami et al. 2020, Peil & Aranda 2021, Cruz et al. 2023, Mouludi-Saleh et al. 2024).

Entre as plantas, o tamanho e a forma da folha podem ser considerados caracteres bastante variáveis, tanto em função de diversos fatores climáticos e ambientais, quanto ao balanço entre a temperatura e a umidade (Givnish 1984, Wilf et al. 1998, Jacobs 2002, Feild et al. 2005, Peppe et al. 2011, Wright et al. 2017). Plantas com folhas maiores e mais largas, por exemplo, tendem a ocorrer nos trópicos, onde há menores restrições térmicas efetivas (Wright et al. 2017).

Dentre uma infinidade de famílias botânicas influenciadas por esses regimes, as gramíneas (Poaceae) possuem uma marcada distribuição geográfica associada a fatores fisiológicos/ecológicos (Gallaher et al. 2019, 2022). Linhagens de plantas com metabolismo C4 tendem a ocorrer/dominar áreas abertas em latitudes e altitudes mais baixas, pela maior eficiência fotossintética mediante alta intensidade de luz e temperatura (Bremond & Favier 2012, Gallaher et al. 2019, 2022). Já as gramíneas C3 podem se distribuir por diferentes altitudes, dominando os sub-bosques tropicais (Bremond & Favier 2012, Gallaher et al. 2019, 2022). Essas diferenças acabam por demarcar nichos ecológicos totalmente distintos em relação a esses dois grupos de plantas (Bremond & Favier 2012). As mesmas também possuem expressão na forma e no tamanho das folhas que tendem a acompanhar transições entre habitats florestados (folhas maiores) e áreas abertas (folhas menores) (Gallaher et al. 2019, 2022).

Para testar esse tipo de correlação, escolhemos um gênero de bambus herbáceos neotropicais (tribo Olyreae) que habitam florestas da América do Sul. *Piresia* Swallen é um gênero interessante, que possui ampla distribuição geográfica pelo Norte/Nordeste da

América do Sul, com marcada disjunção de suas linhagens entre a Amazônia (AM) e a Mata Atlântica do Nordeste do Brasil (MA) (Soderstrom 1982, Judziewicz et al. 1999, Carvalho et al. 2012, 2020, 2021, Jesus et al. 2021) (Figs. 1A-F, 2A-C).

Atualmente, o gênero atualmente é composto por seis espécies [*P. goeldii* Swallen; *P. leptophylla* Soderstr.; *P. macrophylla* Soderstr.; *P. palmula* MLS Carvalho & RP Oliveira; *P. sympodica* (Döll) Swallen e *P. tenella* MLS Carvalho & RP Oliveira], havendo prováveis espécies novas ainda desconhecidas para a ciência (Swallen 1964, Soderstrom 1982, Carvalho et al. 2012, 2020, 2021). Seus representantes herbáceos possuem dimorfismo de colmos (erectos folhosos e decumbentes afilos, que portam a maioria das inflorescências), que os diferenciam dos demais gêneros de bambus herbáceos (Swallen 1964, Soderstrom 1982, Carvalho et al. 2012, 2020, 2021).

Dentro do gênero, no entanto, espécies podem ser semelhantes entre si, fato provavelmente associado a processos complexos de reticulação [como hibridações, seleção disruptiva, poliploidia e sorteamento incompleto de linhagens (*Incomplete lineage sorting*)], além de especiação recente (Carvalho et al. 2020, 2021). A baixa diferenciação genética, morfológica e ecológica pode levar à ocorrência de espécies crípticas, cujos fenótipos podem assumir morfologia idêntica ou sobreposta, como identificado por Carvalho e colaboradores (2020) ao descreverem *P. tenella*, uma espécie ocorrente na AM, cujo par críptico *P. leptophylla*, ocorrente nas restingas da Mata Atlântica do Nordeste do Brasil. (Fig. 1A-F).

Além de *P. tenella*, outras linhagens de *Piresia* apresentam um arcabouço de dificuldades, tanto na AM (como o parafiletismo de *P. goeldii*) (ver Carvalho et al. 2021), quanto na MA (com mais espécies crípticas em *P. leptophylla* e outras linhagens do Sul da Bahia) (Carvalho et al. 2021, Jesus et al. 2021), que podem estar associadas à especiação incipiente (Pinho et al. 2020). Levando essas questões em consideração, neste estudo, objetivamos correlacionar os padrões ecológicos e morfológicos foliares em *Piresia*, a fim de entender se seus representantes ocupam diferentes ambientes climáticos e ainda quais seriam as variações da forma e tamanho foliar no espaço climático.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Seleção dos dados e Amostragem

Foi realizada uma busca ampliada em diferentes bases de dados de coleções científicas nacionais e internacionais indexadas (como SpeciesLink - <https://specieslink.net/>; JABOT - <http://jabot.jbrj.gov.br/v3/consulta.php>, K, MO, NY, P e US; acrônimos segundo Thiers 2024, continuamente em atualização) para a obtenção dos dados dos espécimes (ocorrências

georreferenciadas e imagens das exsicatas digitalizadas). Foram levantados 348 vouchers com imagens, os quais foram identificados e os dados obtidos, cuidadosamente curados, sendo então considerados para as análises os seguintes materiais: Para as Análises de Sobreposição de Nicho Ecológico (NE), foram utilizados 262 registros de ocorrência (Tab. S1 do material suplementar), enquanto que para as análises de Morfometria Geométrica Foliar (MG) 179 materiais puderam ser incluídos (Tab. S1 do material suplementar).

Para eliminar vieses de amostragem entre as duas análises, utilizamos um pressuposto metodológico: para NE foram consideradas todas as coletas que possuísem informações de localidade e foto para confirmação de identidade taxonômica; para MG, foram consideradas apenas imagens que obedecessem aos seguintes critérios: 1) Espécimes tipos: holótipo ou isótipo (em caso de haver material incompleto) e parátipos; 2) Outros espécimes que abranjam a amplitude de distribuição da espécie, excluindo-se duplicatas; 3) Imagens de resolução média a alta (acima de 400 x 620 pixels) 4) Espécimes com o maior número possível de folhas íntegras/visíveis para medição.

Foram ainda adotadas como Unidades Taxonômicas Operacionais (OTUs), para todas as análises, as linhagens atualmente reconhecidas, sendo elas: linhagens da MA (AFI e AFII – *P. leptophylla sensu* Soderstrom 1982; e AFIII - morfótipos, segundo descrito por Jesus et al. 2021) e da AM (*P. goeldii* 1-Oeste; *P. goeldii* 2-Leste; *P. macrophylla*; *P. sympodica* e *P. tenella*) (Fig. 1A-F). *P. palmula* não pôde ser incluída devido à amostragem restrita dessa espécie (uma única localidade e apenas três vouchers fotografados), fator limitante às análises de NE (Tingley et al. 2009, Guillory & Brown 2021) e MG (Rohlf 1990).

Para NE, a área de estudo compreendeu os biomas da Amazônia e da Mata Atlântica do nordeste brasileiro. Nesta análise foram utilizadas variáveis bioclimáticas e de solo, baixadas, respectivamente, do WorldClim 2.1 (Fick & Hijmans 2017, <https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>) em resolução de 10 arc-min, (consideradas bons preditores de distribuição de espécies terrestres em macro escalas por Guisan et al. 2017) e do Soilgrids (Poggio et al. 2021, <https://soilgrids.org>) também em resolução de 10 arc-min e profundidade de 5-15 cm (uma vez que a distribuição de bambus é influenciada também por fatores edáficos (como apontado por Ahmad et al. 2021) (Tab. 1).

2.2. Análise de Sobreposição de Nicho Ecológico (NE)

Os nichos ecológicos foram modelados no espaço ambiental, utilizando um modelo de kernel com base na densidade de pontos de ocorrência das linhagens e na disponibilidade

das condições ambientais no espaço geográfico (Broennimann et al. 2012). Foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) calibrada em todo o espaço ambiental para medir a sobreposição entre nichos no espaço disponível (Strubbe et al. 2013). O nível de sobreposição foi mensurado pela métrica D de Schoener (Schoener 1968), resultando em valores de 0 (sem sobreposição) a 1 (sobreposição completa) para cada par comparado (Schoener 1968, Broennimann et al. 2012). Para avaliar a hipótese de evolução ou conservatismo de nicho foi realizado o teste de similaridade, com randomização, para verificar se a sobreposição de nicho é constante. Isso foi repetido 1.000 vezes, a fim de garantir a rejeição da hipótese nula (similaridade de nicho – para interpretação: D de Schoener variando em 95% dos valores simulados: hipótese nula não rejeitada) (Broennimann et al. 2012). Essas análises foram realizadas através do ambiente RStudio (R Core Team 2019), utilizando pacotes como *spThin* (Aiello-Lammens et al. 2015) e *vegan* (Oksanen et al. 2013).

2.3. Morfometria Geométrica Foliar (MG)

As análises morfométricas foram feitas a partir de imagens das exsicatas digitalizadas, nos bancos de dados citados acima. Todas as imagens foram editadas previamente no programa Adobe Photoshop versão 22.0.0 quando necessário, para as medições posteriores, uma vez que todas as folhas a serem medidas precisam estar na mesma posição e inclinação. A partir dessas imagens foi gerado um arquivo em extensão tps através do programa tpsUtil versão 1.81 (Rohlf 2021a). Esse arquivo foi importado para o programa tpsDig2 versão 2.31 (Rohlf 2017), onde foram realizadas as medições a partir da digitalização dos marcos e semi-marcos anatômicos e da escala de tamanho (Fig. 3, Tab. 2).

Foram selecionados caracteres vegetativos foliares das folhas basal e mediana do maior colmo vegetativo íntegro e de passível análise para cada indivíduo, através da marcação de dois marcos e oito semi-marcos anatômicos que contemplassem toda a forma foliar e capturassem variações morfológicas ao longo dessa área (Fornel & Cordeiro-Estrela 2012, Alves et al. 2016) (Fig. 3, Tab. 2). Quando não havendo, no colmo íntegro, folha passível de medição, os dados da mesma foram considerados como faltantes nas análises. Devido à incompatibilidade entre as escalas de diferentes herbários (inerente aos diferentes parâmetros adotados no processo de fotografia de exsicatas), foram realizadas medições individuais para cada escala de acordo com o herbário de origem da fotografia.

Em face da dificuldade de quantificar pontos de homologia em determinadas áreas de estruturas biológicas, como a folha, por exemplo, trabalhou-se também com semi-marcos

anatômicos (Gunz & Mitteroecker 2013). Os semi-marcos precisaram ser alinhados para se tornarem marcos anatômicos confiáveis, o que foi feito através do programa tpsRelw Relative warps I versão 1.74 (Rohlf 2021b) através de uma análise de Procrustes pelo critério dos Mínimos Quadrados, que diminuiu a subjetividade na colocação de pontos de referência (Bardua et al. 2019). Essa análise combina duas ou mais configurações de pontos para correspondência fundamental, deslizando os semi-marcos até que estes coincidam na melhor configuração de pontos ao longo de uma curva de referência (Gunz & Mitteroecker 2013).

Depois de obtidas as coordenadas cartesianas dos marcos e semi-marcos anatômicos, foi realizado o treinamento para calibração do “olho do medidor”, que consistiu na marcação em um conjunto de 30 imagens distintas, processo repetido três vezes, com um intervalo de dois dias entre as medições (Palmer 1994). Esse método se faz necessário para mitigar vieses de erro de medição, estimados a partir de uma Procrustes ANOVA, que avalia se a variação entre as formas dos indivíduos é significativamente maior que o erro de medição (Palmer & Strobeck 1986).

As variáveis de tamanho e forma foram então obtidas através da Análise Generalizada de Procrustes (GPA) (Fornel & Cordeiro-Estrela 2012, Kamimura et al. 2020). Os componentes uniformes e não uniformes obtidos foram utilizados como variáveis de forma e o tamanho do centróide como medida do tamanho geral (Rohlf 2017). Todas as análises morfométricas para o formato das folhas foram realizadas no MorphoJ (Klingenberg 2011). Primeiro, foi feito um Teste de Regressão para verificar efeito de alometria, isto é, se a forma muda em função do tamanho (Gould 1966, Gould 1977). Uma vez havendo efeito de alometria (valor de $P < 0.05$), trabalhou-se com os resíduos da análise para retirada do mesmo, sendo realizadas análises para o formato foliar separadamente das análises para o tamanho foliar. A diferenciação entre as linhagens foi representada por uma análise inicial exploratória de PCA, pela combinação de variações em cada linhagem (Kamimura et al. 2020).

Para estimar a porcentagem de similaridade fenotípica, foi empregada uma análise de Função Discriminante com Validação Cruzada, com teste de permutação de 1000 vezes, e, finalizando as análises para forma foliar. Por fim, a análise morfométrica para o tamanho do centróide foi realizada através de uma Análise de Variância (one-way ANOVA) no programa PAST versão 2.17 (Hammer et al. 2001). Todas as análises supracitadas foram feitas para a folha basal e, em seguida, para a folha mediana, separadamente.

2.4. Correlação de matrizes de distância

Para avaliar a relação entre os nichos ecológicos e as diferenças morfológicas entre as linhagens estudadas, foram realizados Testes de Mantel (Mantel 1967). Esses são amplamente utilizados para correlacionar matrizes de distância, permitindo determinar a significância das associações encontradas (Manly 2000, Anderson & Walsh 2013).

Foram conduzidos quatro testes para correlacionar diferentes tipos de distâncias entre as linhagens, utilizando para isso as seguintes matrizes: Teste 1: matriz macroambiental (A) (com os dados das análises de sobreposição de nicho ecológico, baseados na métrica D de Schoener) e matriz morfológica das distâncias morfométricas para a forma foliar basal (B1) (com dados resultantes da análise de função discriminante para forma foliar basal); Teste 2: matriz macroambiental (A) e matriz morfológica das distâncias morfométricas para a forma foliar mediana (B2) (com dados resultantes da análise de função discriminante para forma foliar mediana); Teste 3: matriz macroambiental (A) e matriz morfológica das distâncias morfométricas para o tamanho foliar basal (B3) (com dados resultantes da análise One-way ANOVA para tamanho da folha basal); e Teste 4: matriz macroambiental (A) e matriz morfológica das distâncias morfométricas para o tamanho foliar mediano (B4) (com dados resultantes da análise One-way ANOVA para tamanho da folha mediana).

Dado que a matriz macroambiental (A) exibe valores de similaridade, enquanto a matriz morfométrica (B) exibe valores de dissimilaridade, os valores contidos em (A) foram subtraídos de um (-1) e transformados em números absolutos para padronização e comparação direta das matrizes (Silva et al. 2008, Anderson & Walsh 2013). Essas análises também foram incorporadas no ambiente RStudio (R Core Team 2019), através do pacote *vegan* (Oksanen et al. 2013).

3. RESULTADOS

3.1. Nicho Ecológico (NE) das linhagens

Em relação às NE, entre todas as linhagens, *P. sympodica* apresentou o maior espaço ambiental, seguida de *P. macrophylla* e *P. goeldii* 1 (Fig. 4A). *P. macrophylla* e *P. tenella* apresentaram os backgrounds mais amplos entre as linhagens, enquanto AFI apresentou o menor espaço ambiental e menor background entre todas as linhagens (Fig. 4A). A análise de sobreposição sugere que há uma interseção entre os espaços climáticos de todas as linhagens da AM, exceto para *P. tenella* (Fig. 3A). *P. goeldii* 1 e *P. goeldii* 2 compartilham uma pequena porção de seus espaços climáticos, mas boa parte destes não é compartilhado, tendo ainda a primeira um background mais amplo, quando comparado ao background de *P.*

goeldii 2 (Fig. 3A). Todas as linhagens da MA compartilham a maior parte de seus espaços climáticos e têm backgrounds de tamanhos similares (Fig. 3A).

A métrica D de Schoener revelou baixa sobreposição de nicho entre todas as linhagens da AM, porém considerável sobreposição entre AFII e AFIII (0.724) e discreta sobreposição entre *P. goeldii* 1 e *P. goeldii* 2 (0.314) e entre AFI e AFII (0.281) (Tab. 3). De acordo com o teste de divergência, essas sobreposições encontradas foram consideradas significativas, uma vez que apresentaram valores menores do que 0.05 ($P = 0.02$ para os três pares comparados) (Tab. 4). Os componentes principais (PC's) 1 e 2 influenciaram 59.49% na variação climática total. O PC 1 se relacionou positivamente às variáveis como Clay, enquanto o PC 2 se relacionou positivamente à variáveis como pH_{H2O} e Soc (Tab. 1 para legenda das variáveis, Fig. 3B-C).

3.2. Morfometria Geométrica (MG) foliar das linhagens

Nas análises para o formato da folha basal, foi verificado efeito de alometria pelo Teste de Regressão ($P = 0,0110$; considerar alometria quando $P < 0.05$). A PCA revelou diferenças entre as linhagens, com o PC 1 explicando 93,088% da variação entre linhagens, o PCA 2 explicando 0,672% e, ambos juntos, explicando 95,760% da variação entre as linhagens (aceita-se $PC\ 1 + PC\ 2 > 60\%$). A Análise de Função Discriminante revelou diferença significativa entre as formas foliares basais ($T\text{-square} < 0.05$) para a maioria dos pares, exceto entre *P. goeldii* 1 e *P. goeldii* 2; *P. goeldii* 1 e *P. macrophylla*; *P. goeldii* 2 e *P. macrophylla*; AFI e AFII; AFI e *P. tenella*; AFII e *P. tenella* (Tab. 5). Houve também diferença significativa na forma foliar basal entre as linhagens da AM e da MA ($T\text{-square} = .0001$). Já o Teste de Validação Cruzada demonstrou que todos os pares que obtiveram diferença significativa para a forma da folha basal foram corretamente classificados dentro de seus respectivos grupos, sendo distintos nesta medida em, no mínimo, 62% das vezes (porcentagem desejável $> 60\%$) (Figura S1A, Tab. S2, do material suplementar).

Já na análise que avaliou o tamanho da folha basal, a análise One-way ANOVA revelou um valor médio de $P=3.594E-25$ (considerar “E” para valores exponenciais), indicando, portanto, que houve diferença significativa para o tamanho da folha basal entre os grupos comparados ($P < 0.05$). *P. macrophylla* é a única linhagem que se distingue das demais (Tab. 6), possuindo o maior tamanho, enquanto *P. goeldii* 1, o menor (Figura S2A do material suplementar).

Por outro lado, nas análises envolvendo a forma da folha mediana, também foi verificado efeito de alometria pelo Teste de Regressão ($P = .0001$; considerando alometria

quando $P < 0.05$). A PCA revelou diferenças entre as linhagens, com o PC 1 explicando 93,224% da variação, o PCA 2 explicando 2,521% e, ambos juntos, explicando 95,746% (aceita-se $PC\ 1 + PC\ 2 > 60\%$). Durante a Análise de Função Discriminante foi revelado igualmente diferença significativa entre a forma das folhas medianas ($T\text{-square} < 0.05$) para a maioria dos pares, exceto entre *P. goeldii* 1 e *P. goeldii* 2, *P. goeldii* 1 e *P. sympodica*, *P. goeldii* 2 e *P. macrophylla*, *P. goeldii* 2 e *P. sympodica*, AFI e AFII, AFI e *P. tenella*, AFII e *P. tenella* (Tab. 7). Houve também diferença significativa entre as linhagens da AM e da MA ($T\text{-square} = .0001$). Pelo Teste de Validação Cruzada, todos os pares que obtiveram diferença significativa para a forma da folha mediana foram corretamente classificados dentro de seus respectivos grupos, em, no mínimo, 67,85% das vezes (porcentagem desejável $> 60\%$) (Figura S1A, Tab. S3 do material suplementar).

Por fim, na análise para o tamanho da folha mediana, a análise One-way ANOVA revelou que o valor médio de P foi de 1.673E-30 (E para valores exponenciais), indicando, diferença significativa entre os grupos comparados ($P < 0.05$). *P. goeldii* 1 e *P. goeldii* 2 são as linhagens que se distinguem de todas as demais, exceto entre si mesmas (Tab. 8). AFII possui a maior folha mediana, enquanto *P. goeldii* 1, a menor (Figura S2B do material suplementar).

3.3. Correlação entre nicho ecológico (NE) e morfometria geométrica (MG) foliar das linhagens de *Piresia*

A análise de Mantel não revelou correlação positiva entre a forma e tamanho da folha basal e mediana com o NE das linhagens. Os coeficientes de correlação de Pearson ('r') e significâncias estatísticas (p-valor < 0.05) encontrados foram: NE x Forma da folha basal ($r = 0.07531$ e $p = 0.423$); NE x Forma da folha mediana ($r = -0.01754$ e $p = 0.637$); NE x Tamanho da folha basal ($r = -0.2126$ e $p = 0.825$) e NE x Tamanho da folha mediana ($r = -0.3589$ e $p = 0.932$).

4. DISCUSSÃO

4. 1. Padrões espaciais e morfológicos foliares em *Piresia*

Os resultados apresentados demonstraram que não há correlação direta entre espaço ambiental e espaço da forma foliar das linhagens de *Piresia*. Isso significa que o NE, a forma e o tamanho das folhas podem estar evoluindo independentemente.

Os padrões de nicho encontrados, por sua vez, refletem a disjunção (AM e MA) geográfica e filogenética apontadas anteriormente por alguns autores (Carvalho et al. 2020,

2021, Jesus et al. 2021). Essa disjunção pode ser observada no espaço ambiental dos NE modelados, quando olhando para os baixos valores de sobreposição entre os nichos das linhagens da AM x nichos das linhagens da MA, o que evidencia uma provável correspondência entre padrões ambientais, geográficos e filogenéticos (Fig. 4A).

Esse mesmo padrão emerge quando observados os NE de AFI e AFII, que correspondem a grupos parafiléticos de *P. leptophylla* encontrados por Carvalho et al. (2021) e Jesus et al. (2021) e o nicho de *P. tenella*. Estes correspondem ao par de espécies crípticas, recentemente segregadas por Carvalho et al. (2020), utilizando caracteres micromorfológicos e de NE, o que pode ser indicativo de que diferenças fenotípicas estejam sendo expressas micro e não macromorfológicamente. Além destes, outros padrões de NE aqui encontrados coincidem com padrões filogenéticos já apontados para o gênero, como o parafiletismo e regionalização das linhagens *P. goeldii* 1 e *P. goeldii* 2 apontados por Carvalho et al. (2021) (Fig. 2A-C). Seus nichos no espaço ambiental se sobrepõem discretamente, muito embora a maior fração destes ocupe espaços ambientais distintos (Fig. 4A).

Ademais, a mesma baixa resolução filogenética encontrada por esses autores para as linhagens AFI, AFII e AFIII (esta última composta por morfotipos) (Carvalho et al. 2021) também é vista nos padrões de nicho ecológico. É interessante perceber que, assim como *P. tenella*, as linhagens AF's apresentam os menores nichos em face ao espaço ambiental a ser ocupado, o que pode ter relação com o fato das mesmas se tratarem de linhagens mais recentes, como também tratado por alguns autores (Carvalho et al. 2021, Jesus 2021).

A maior correlação positiva entre as variáveis edáficas (Clay - Argila <0.002 mm em terra fina; phh20 - pH (H₂O); Soc - Carbono orgânico do solo em terra fina) e os NE (Fig. 4B-C), parece indicar que tipos de solo e/ou microhabitats podem ter forte relação com a divergência entre as linhagens (Brewer & Smith 1997, Benz & Martin 2006). Notavelmente, esse padrão emerge entre linhagens da MA uma vez que AFI e AFII ocupam os solos mais arenosos das restingas do Nordeste brasileiro, enquanto que AFIII ocorre nos solos mais úmidos ou substratos rochosos de florestas ombrófilas (Carvalho 2013, Carvalho et al. 2020, 2021). Já entre as linhagens da AM, diferenças edáficas podem ser notadas entre a linhagens de *P. goeldi* (1 e 2), a primeira ocupando solos arenosos e a segunda solos mais encharcados, o que vem a sustentar o parafiletismo e regionalização Oeste-Leste já descritos (Carvalho et al. 2021).

Alguns estudos sugerem a correlação entre NE e fatores edáficos, como os trabalhos de Hall et al. (2004), Velazco et al. (2017), Hulshof (2020), Vleminckx et al. (2023), entre outros. Em face disso, pode ser interessante a coleta de amostras de solo dos diferentes locais

de ocorrência das linhagens de *Piresia* para uma definição de parâmetros mais influentes, além de ser oportuno também para a coleta *in situ* de variáveis climáticas adequadas. Deste modo, as diferenças ou similaridades encontradas entre os NE das linhagens de *Piresia* podem ser levadas em consideração para a delimitação de novos táxons quando aliadas à outros caracteres (por exemplo, micromorfológicos, como utilizado por Carvalho et al. 2020) e à filogenias.

Por outro lado, a forma e o tamanho das folhas parecem seguir em uma direção diferente. Estruturas vegetativas, como as folhas, são particularmente importantes para a taxonomia de gramíneas e, consequentemente, de bambus, pois constituem rica fonte de evidência, tanto macro, quanto micromorfológica (Calderón & Soderstrom 1980, Judziewicz et al. 1999, Leandro et al. 2020). Recentemente, Gallaher e colaboradores (2019, 2022) evidenciaram a correlação entre padrões foliares, fisiológicos (fotossíntese C3 e C4) e de hábitat (florestados e abertos) e a evolução de gramíneas. Em *Piresia*, as folhas ligeiramente mais estreitas foram aqui encontradas para as linhagens da AM (interior de mata), enquanto que aquelas com área foliar mais ampla, às linhagens da MA (também interior de mata, sendo AFI e AFII encontradas também em interior de mata de restinga) (Figura S1 do material suplementar).

Entretanto, como não foi verificada a correlação entre as análises filogenéticas e de NE e de MG, não é possível inferir que a mudança de forma esteja vinculada aos padrões filogenéticos. Ao contrário, os padrões encontrados podem se relacionar à falta de resolução interna das linhagens, particularmente de AFIII, onde estão incluídos diferentes morfotipos, com tamanhos e formas de suas folhas muito variáveis, além de altamente sobrepostos. Pode ser oportuno, portanto, lançar mão de outras ferramentas para entender melhor esse fenótipo tão variável para o grupo, que é a folha, mas talvez em uma escala mais fina, à nível anatômico, como feito para AFI e AFII (*P. leptophylla* e *P. tenella*), quando observada, por exemplo, a redução de tricomas para *P. tenella*, linhagem da AM, em relação às AF's da MA (Carvalho et al. 2020).

4.2. Evolução de nicho em *Piresia*

A origem das gramíneas é um tema bastante peculiar e o que tem se hipotetizado é que seu habitat ancestral teria sido à sombra de sub-bosques ou às margens de florestas tropicais, onde transições múltiplas entre habitats sombreados e abertos teriam impulsionado a evolução do grupo (Bouchenak-Khelladi et al. 2010, Gallaher et al. 2019).

Com relação aos bambus herbáceos (Olyreae), a área ancestral de maior probabilidade

(100%) são os Neotrópicos (Gallaher et al. 2022). Neste local, suas linhagens tiveram seus processos evolutivos moldados por diversos agentes de diversificação, incluindo as mudanças climáticas (Rull 2011). Nesse sentido, é evidente que a influência dos ciclos glaciais e interglaciais desempenharam papel crucial na modulação dos habitats e na promoção de diversificação, além da conectividade entre diferentes ecossistemas, como florestas tropicais e campos abertos, que possibilitou o intercâmbio de espécies e a ocupação de novos nichos ecológicos (Rull 2011).

Em relação à *Piresia*, alguns estudos têm levantado a relação entre o padrão disjunto de distribuição e a evolução do gênero (Soderstrom & Calderón 1974, Carvalho et al., 2020, 2021, Jesus 2021) e algumas hipóteses foram propostas para tentar explicar esse padrão e estimar seu centro de origem e diversificação (Soderstrom & Calderón 1974, Jesus 2021). Com base em diferenças nos caracteres florais, Soderstrom & Calderón (1974) propuseram que o gênero teria se originado na MA e migrado para a AM, com a posterior diversificação do grupo dentro desses dois biomas.

Por outro lado, um estudo recente envolvendo análises biogeográficas, evidenciou que um ancestral comum à *Piresia* poderia ter surgido em uma região entre Roraima, Pará e Tocantins durante o Plioceno e, posteriormente, teria irradiado para partes mais orientais da AM e também para a MA, entre o litoral sul da Bahia até o norte do Rio de Janeiro durante o Pleistoceno (Jesus 2021). Nesse mesmo estudo ainda foi apontado que a história biogeográfica de *Piresia* possivelmente foi influenciada por ciclos glaciais e retrações/expansões do nível do mar, que tiveram consequências diretas na dinâmica florestal da AM e MA (Jesus 2021).

No entanto, a evolução dos nichos das linhagens de *Piresia* parece ter ocorrido a partir de uma mudança do centróide ecológico, que resultou na expansão de um novo nicho ao redor do nicho anterior, padrão semelhante ao encontrado por Guisan et al. (2014) para espécies invasoras e por Carvalho et al. (2020) para o par de espécies crípticas de *Piresia* (*P. leptophylla* - aqui representado por AFI e AFII; e *P. tenella*). Os nichos das linhagens de *Piresia* podem, de maneira equivalente, ter se originado na MA e se ampliado ao invadirem a AM (caso a dispersão tenha sido sentido MA-AM). Ou ainda, nichos da AM podem ter se retraído ao invadirem a MA (dispersão sentido AM-MA), diferentemente do proposto por Carvalho et al. (2020). Segundo esses autores, *Piresia* pode ter se originado na MA (AFI e AFII) e, ao invadir a AM, seu nicho pode ter diminuído (*P. tenella*), sendo atualmente mais restrito e então um subconjunto do nicho ocupado pela linhagem da MA (Carvalho et al. 2020).

Entretanto, pelos nichos aqui modelados, é demonstrado que, apesar de ocuparem uma área considerável do espaço ambiental e manterem certa proximidade, os nichos se inter cruzam entre linhagens do mesmo bioma (AM ou MA), em uma possível correlação com diferentes contextos evolutivos específicos de cada bioma (Carvalho et al. 2020) (Fig. 4A).

4.3. Diversificação ecológica em *Piresia*?

Análises biogeográficas e filogenéticas, em geral, consideram a especiação como resultante da separação entre populações no espaço. Porém, há de ser considerado que pode haver divergências não apenas pelo isolamento geográfico, mas também pela discreta heterogeneidade de habitat, o que pode ser sugestivo de especiação ecológica (Wright 2002, Mittelbach et al. 2007, Usinowicz et al. 2017). Como consequência, uma vez havendo diferenciação ecológica, pode ocorrer especiação ecológica, processo no qual as diferentes pressões seletivas (tais como diferenças climáticas, seleção sexual e/ou interações ecológicas) diminuem a aptidão dos indivíduos que migram através das populações, impondo barreiras ao fluxo gênico, que podem continuar a evoluir até o pleno isolamento entre linhagens (Schluter et al. 2001, Rundle & Nosil 2005).

Apesar de muitas evidências da ocorrência desse tipo de especiação nos mais diferentes grupos de organismos (plantas em Pace et al. 2019, peixes em Teske et al. 2019, insetos em Tvedte et al. 2019, microorganismos em Rennison & Schluter 2019, vírus em Saxenhofer et al. 2019, entre outros), ainda é desafiador para a ecologia evolutiva entender onde, quando e como as diferenças ecológicas podem ser consideradas o principal fator causal da especiação, assim como de que forma as dinâmicas ecológica e evolutiva se correlacionam e contribuem juntas para os padrões de biodiversidade observados (Schluter & Pennell 2016, Louca & Pennell 2020). Em espécies proximamente relacionadas, por exemplo, sempre que diferenças ecológicas são observadas, torna-se complexo avaliar se essas diferenças foram a causa inicial da especiação ou são simplesmente, uma consequência posterior de um isolamento reprodutivo inicial não relacionado à ecologia (Louca & Pennell 2020).

Diante disso, torna-se prematuro hipotetizar que haja especiação ecológica em *Piresia*, inclusive porque variáveis relacionadas ao microhabitat podem estar subestimadas. Ao invés disso, concordamos com a hipótese de alguns autores (Oliveira et al. 2014, Carvalho et al. 2020, 2021, Jesus 2021) que sugere especiação recente, evidenciada pelas baixas divergências morfológica e genética, principalmente para a MA (AFI, AFII e AFIII). De

maneira análoga, ainda há a possibilidade de especiação incipiente nas linhagens como AFI, AFII, AFIII, *P. goeldii* 1 e *P. goeldii* 2. Esta é entendida como um processo evolutivo que ocorre quando duas populações de uma mesma espécie começam a divergir geneticamente em poucas regiões genômicas (Morales et al. 2016, Toews et al. 2016), mas ainda não estão completamente isoladas uma da outra, incluindo também altos níveis de introgressão e/ou hibridização (Simpson 2010) e formação de zonas híbridas (Taylor et al. 2014).

Esse processo foi documentado para diferentes organismos (drosófilas em Hollocher et al. 1995, girassóis em Andrew & Rieseberg 2013, peixes em Marques et al. 2016, aves em Uy et al. 2018 e *Viburnum* L. em Maya-Lastra et al. 2024) e parece ser também condizente com os achados deste trabalho, em que foram evidenciadas alta sobreposição de nichos no espaço ambiental (para as AF's) e morfometrias das folhas basais e medianas pouco diferenciáveis (entre as AF's e entre *P. goeldii* 1 e 2).

Ambas as hipóteses acima descritas poderão, no futuro, ser elucidadas com a inclusão de dados genéticos em grande escala (genomas) e de uma amostragem ainda maior, além de estudos sobre reprodução e genética de populações.

5. CONCLUSÕES

Este trabalho lançou luz sobre a distribuição das linhagens de *Piresia* no espaço ambiental, além de revelar diferenças morfométricas discretas entre elas. Com relação aos NE, foi confirmada a baixa diferenciação entre grupos parafiléticos ou polifiléticos (como as linhagens AF's) também no espaço ambiental. Perspectivas futuras incluem aprimorar a seleção e inclusão de variáveis edáficas relacionadas à microhabitats e de elevação, que podem influenciar significativamente a compreensão do grupo. Isso pode exigir a coleta *in situ* de amostras de solo em diferentes locais de ocorrência, possibilitando análises mais precisas de suas características. Nossos dados também deixam evidente que os caracteres macromorfológicos das folhas não parecem ser eficientes para a definição de grupos. No entanto, caracteres micromorfológicos podem fornecer evidências mais robustas das possíveis diferenças fenotípicas entre as linhagens, como já testado para duas linhagens de *Piresia*. Por fim, a investigação da interação planta-ambiente e a biologia das linhagens (incluindo estudos palinológicos, de polinização e reprodução), poderão fornecer *insights* valiosos sobre as adaptações ecológicas das linhagens do grupo em diferentes contextos geográficos e ambientais.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brasil (CAPES) – Código da Bolsa (001) pela bolsa de mestrado concedida à CSP e ao Programa de Apoio à Pós-Graduação (PROAP) do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução da Universidade Federal da Bahia (PPGBioEvo – UFBA) pelos recursos cedidos. O presente estudo compõe a dissertação de mestrado de CSP.

REFERÊNCIAS

- Andrew, R.L. & Rieseberg, L. H. Divergence is focused on few genomic regions early in speciation: incipient speciation of sunflower ecotypes. **Evolution**, v. 67, n. 9, p. 2468-2482, 2013.
- Ahmad, Z. et al. Bamboo: Origin, habitat, distributions and global prospective. **Biotechnological Advances in Bamboo: The “Green Gold” on the Earth**, p. 1-31, 2021.
- Aiello-Lammens, M.E. et al. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. **Ecography**, v. 38, n. 5, p. 541-545, 2015.
- Alves, V.M. et al. Wing shape is influenced by environmental variability in *Polietina orbitalis* (Stein) (Diptera: Muscidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 60, p. 150-156, 2016.
- Anderson, M.J. & Walsh, D.C.I. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing?. **Ecological monographs**, v. 83, n. 4, p. 557-574, 2013.
- Bardua, C. et al. A practical guide to sliding and surface semilandmarks in morphometric analyses. **Integrative Organismal Biology**, v. 1, n. 1, p. obz016, 2019.
- Benz, B.W. & Martin, C.E. Foliar trichomes, boundary layers, and gas exchange in 12 species of epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae). **Journal of Plant Physiology**, v. 163, n. 6, p. 648-656, 2006.
- Blair, M.E. et al. "Ecological divergence and speciation between lemur (*Eulemur*) sister species in Madagascar." **Journal of evolutionary biology** v. 26, n. 8, p. 1790-1801, 2013.
- Bouchenak-Khelladi, Yanis et al. Biogeography of the grasses (Poaceae): a phylogenetic approach to reveal evolutionary history in geographical space and geological time. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 162, n. 4, p. 543-557, 2010.
- Bremond, L. & Favier, C. Neotropical C 3/C 4 grass distributions-present, past and future. **Global Change Biology**, v. 18, n. 7, p. 2324-2334, 2012.

- Brewer, C.A. & Smith, W.K. Patterns of leaf surface wetness for montane and subalpine plants. **Plant, Cell & Environment**, v. 20, n. 1, p. 1-11, 1997.
- Broennimann, O. et al. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. **Global ecology and biogeography**, v. 21, n. 4, p. 481-497, 2012.
- Brown, J.H. et al. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. **Annual review of ecology and systematics**, v. 27, n. 1, p. 597-623, 1996.
- Calderón, C.E. & Soderstrom, T.R. The genera of Bambusoideae (Poaceae) of the American Continent: Keys. **Smithsonian Contributions to Botany**, 1980.
- Carnaval, A.C. & Moritz, C. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 7, p. 1187-1201, 2008.
- Carvalho, M.L.S. et al. *Piresia palmula*: a new species of herbaceous bamboo (Poaceae, Olyreae) endemic to the Atlantic Rainforest, Southern Bahia, Brazil. **Systematic Botany**, v. 37, n. 1, p. 134-138, 2012.
- Carvalho, M.L.S. **Estudos biossistemáticos em *Piresia* Swallen (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae)**. Tese (Doutorado em Botânica) - Programa de Pós-graduação em Botânica, Universidade Estadual de Feira de Santana, 2013.
- Carvalho, M.L.S. et al. Cryptic speciation in the herbaceous bamboo genus *Piresia* (Poaceae, Olyreae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 192, n. 1, p. 82-96, 2020.
- Carvalho, M.L.S. et al. Phylogenetics of *Piresia* (Poaceae: Bambusoideae) reveals unexpected generic relationships within Olyreae with taxonomic and biogeographic implications. **Taxon**, v. 70, n. 3 p. 492-514, 2021.
- Colwell, R.K. & Rangel, T.F. Hutchinson's duality: the once and future niche. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. Supplement 2, p. 19651-19658, 2009.
- Cruz, D.D. et al. Geometric morphometrics and ecological niche modelling for delimitation of *Triatoma pallidipennis* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) haplogroups. **Current Research in Parasitology & Vector-borne Diseases**, v. 3, p. 100119, 2023.
- Cutter, A.D. & Gray, J.C. Ephemeral ecological speciation and the latitudinal biodiversity gradient. **Evolution**, v. 70, n. 10, p. 2171-2185, 2016.
- De Queiroz, K. Species concepts and species delimitation. **Systematic biology**, v. 56, n. 6, p. 879-886, 2007.
- Dormann, C.F. et al. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. **Ecography**, v. 36, n. 1, p. 27-46, 2013.

- Dormann, C. F. Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. **Global ecology and biogeography**, v. 16, n. 2, p. 129-138, 2007.
- Feild, T.S. et al. Hydathodal leaf teeth of *Chloranthus japonicus* (Chloranthaceae) prevent guttation-induced flooding of the mesophyll. **Plant, Cell & Environment**, v. 28, n. 9, p. 1179-1190, 2005.
- Fick, S.E. & Hijmans, R.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.
- Fornel, R. & Cordeiro-Estrela, P. Morfometria geométrica e a quantificação da forma dos organismos. **Temas em Biologia: Edição comemorativa aos 20 anos do Curso de Ciências Biológicas e aos 5 anos do PPG-Ecologia da URI Campus de Erechim**. v. 20, p. 101-120, 2012.
- Gallaher, T.J. et al. Grasses through space and time: An overview of the biogeographical and macroevolutionary history of Poaceae. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 60, n. 3, p. 522-569, 2022.
- Gallaher, T.J. et al. Leaf shape and size track habitat transitions across forest-grassland boundaries in the grass family (Poaceae). **Evolution**, v. 73, n. 5, p. 927-946, 2019.
- Givnish, T.J. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In: **Physiological ecology of plants of the wet tropics**. Dordrecht, Springer, p. 51-84, 1984.
- Gould, S.J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. **Biological reviews**, v. 41, n. 4, p. 587-638, 1966.
- Gould, S.J. **Ontogeny and Phylogeny**. Cambridge, The Belknap Press of Harvard University Press, 20 pp., 1977.
- Guillory, W.X. & Brown, J.L. A new method for integrating ecological niche modeling with phylogenetics to estimate ancestral distributions. **Systematic Biology**, v. 70, n. 5, p. 1033-1045, b2021.
- Guisan, A. et al. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. **Ecological modelling**, v. 157, n. 2-3, p. 89-100, 2002.
- Guisan, A. et al. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. **Trends in ecology & evolution**, v. 29, n. 5, p. 260-269, 2014.
- Guisan, A. et al. **suitability and distribution models: with applications in R**. Cambridge, Cambridge University Press, 462 pp., 2017.
- Gunz, P. & Mitteroecker, P. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. **Hystrix, the Italian journal of mammalogy**, v. 24, n. 1, p. 103-109, 2013.

- Hall, J.S. et al. Habitat characterizations underestimate the role of edaphic factors controlling the distribution of *Entandrophragma*. **Ecology**, v. 85, n. 8, p. 2171-2183, 2004.
- Hammer, Ø. et al. Paleontological Statistics software package for education and data analysis-PAST. Version 2.17 c. **Palaeontologia electronica**, n. 4, p. 9, 2001.
- Hautmann, M. What is macroevolution?. **Palaeontology**, v. 63, n. 1, p. 1-11, 2020.
- Hemami, M. et al. Morphological diversity and ecological niche divergence in goitered and sand gazelles. **Ecology and evolution**, v. 10, n. 20, p. 11535-11548, 2020.
- Hulshof, C.M.; Spasojevic, M. J. The edaphic control of plant diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 10, p. 1634-1650, 2020.
- Jacobs, B.F. Estimation of low-latitude paleoclimates using fossil angiosperm leaves: examples from the Miocene Tugen Hills, Kenya. **Paleobiology**, v. 28, n. 3, p. 399-421, 2002.
- Jesus, I.S.D. **Estudos filogeográficos em *Piresia leptophylla* Soderstr. (Poaceae, Bambusoideae)**. Trabalho de Conclusão de Curso - Graduação em Ciências biológicas, Universidade Federal da Bahia. Salvador, 2017.
- Jesus, I.S.D. **Desvendando relações e inferindo a história biogeográfica de um grupo de bambus herbáceos da Mata Atlântica Nordestina (*Piresia*: Olyreae: Bambusoideae)**. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade e Evolução) - Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução, Universidade Federal da Bahia. Salvador, 112 pp., 2021.
- Judziewicz, E.J. et al. **American bamboos**. Washington DC, Smithsonian Institution Press, 392 pp., 1999.
- Kamimura, E.H. et al. Drivers of molecular and morphometric variation in *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera: Triatominae): the resolution of geometric morphometrics for populational structuring on a microgeographical scale. **Parasites & vectors**, v. 13, n. 1, p. 1-15, 2020.
- Klingenberg, C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular ecology resources**, v. 11, n. 2, p. 353-357, 2011.
- Kozak, K.H. & Wiens, J.J. Climatic zonation drives latitudinal variation in speciation mechanisms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 274, n. 1628, p. 2995-3003, 2007.
- Leandro, T.D. et al. Comparative leaf blade anatomy and micromorphology in the systematics and phylogeny of Bambusoideae (Poaceae: Poales). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 192, n. 1, p. 165-183, 2020.

- Leite, Y.L. et al. Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 4, p. 1008-1013, 2016.
- Louca, S. & Pennell, M.W. Extant timetrees are consistent with a myriad of diversification histories. **Nature**, v. 580, n. 7804, p. 502-505, 2020.
- Manly, B.F.J. **Multivariate statistical methods: a primer**. Boca Raton, Chapman and Hall/CRC, 2000.
- Mantel, N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. **Cancer research**, v. 27, n. 2_Part_1, p. 209-220, 1967.
- Marques, D.A. et al. Genomics of rapid incipient speciation in sympatric threespine stickleback. **PLoS genetics**, v. 12, n. 2, p. e1005887, 2016.
- Maya-Lastra, C.A. et al. Caught in the Act: Incipient Speciation at the Southern limit of *Viburnum* in the Central Andes. **Systematic Biology**, p. syae023, 2024.
- Mccormack, J. E., Zellmer, Amanda J., Knowles, L. L. Does niche divergence accompany allopatric divergence in *Aphelocoma* jays as predicted under ecological speciation?: insights from tests with niche models. **Evolution**, v. 64, n. 5, p. 1231-1244, 2010.
- Mittelbach, G.G. et al. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. **Ecology letters**, v. 10, n. 4, p. 315-331, 2007.
- Monteiro, L.R. & Reis, S.F. **Princípios de Morfometria Geométrica**. Holos, Ribeirão Preto. 1999.
- Morales, A.E. et al. Speciation with gene flow in North American *Myotis* bats. **Systematic Biology**, v. 66, n. 3, p. 440-452, 2017.
- Morley, R.J. **Origin and evolution of tropical rain forests**. Chichester, John Wiley & Sons, 384 pp., 2000.
- Mouludi-Saleh, A. How the morphology of two closely related riverine sympatric species are reflected in ecological niche overlapping? A case study of two *Capoeta* species. **Limnology**, p. 1-9, 2024.
- Oksanen, J. et al. Package ‘vegan’. **Community ecology package**, version, v. 2, n. 9, p. 1-295, 2013.
- Pace, M.C. et al. Illuminating the systematics of the *Spiranthes sinensis* species complex (Orchidaceae): ecological speciation with little morphological differentiation. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 189, n. 1, p. 36-62, 2019.
- Palmer, A.R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: **Developmental instability: its origins and evolutionary implications**. Dordrecht, Springer, p. 335-364, 1994.

- Palmer, A.R. & Strobeck, C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. **Annual review of Ecology and Systematics**, p. 391-421, 1986.
- Peil, A.C. & Aranda, R. Potential niche modeling distribution and wing geometric morphometrics of *Apis mellifera* in the Brazilian Pantanal. **Sociobiology**, v. 68, n. 2, p. e5629-e5629, 2021.
- Peppe, D.J. et al. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. **New phytologist**, v. 190, n. 3, p. 724-739, 2011.
- Perret, M. et al. The geographical pattern of speciation and floral diversification in the Neotropics: the tribe Sinningieae (Gesneriaceae) as a case study. **Evolution**, v. 61, n. 7, p. 1641-1660, 2007.
- Peterson, A. Townsend. Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. **Journal of Biogeography**, v. 38, n. 5, p. 817-827, 2011.
- Peterson, A.T. & Soberón, J. Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. **Natureza & Conservação**, v. 10, n. 2, p. 102-107, 2012.
- Phillips, S.J. & Dudík, M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. **Ecography**, v. 31, n. 2, p. 161-175, 2008.
- Pinho et al. Especiação ecológica ou incipiente: o que esconde um pequeno gênero de bambus pigmeus (Poaceae, Bambusoideae, Olyreae)? In: **Anais do 40º Encontro Regional de Botânicos - Regional MG, BA, ES**. Vitória (ES), Universidade Federal do Espírito Santo, 2020.
- Poggio, L. et al. SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. **Soil**, v. 7, n. 1, p. 217-240, 2021.
- R Core Team. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing. 2019. Disponível em: <https://www.R-project.org> (acesso em: 01 de abril de 2022).
- Rennison, D.J. & Schluter, D. Mudanças paralelas na composição e função do microbioma intestinal durante a colonização, adaptação local e especiação ecológica. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 286, n. 1916, p. 20191911, 2019.
- Rohlf, F.J. Morphometrics. **Annual Review of Ecology and systematics**, v. 21, n. 1, p. 299-316, 1990.
- Rohlf, F.J. & Marcus, L.F. A revolution morphometrics. **Trends in ecology & evolution**, v. 8, n. 4, p. 129-132, 1993.
- Rohlf, R.J. **tpsDig2**, versão 2.31. Nova York, Department of Ecology and Evolution, Stony Brook, University, 2017.

- Rohlf, F.J. **tpsUtil**, versão 1.81. Nova York, Anthropology and Ecology & Evolution, Stony Brook, University. 2021a.
- Rohlf, F.J. **tpsRelw Relative warps**, versão 1.74. Nova York, Anthropology and Ecology & Evolution, Stony Brook, University. 2021b.
- Rull, V. & Carnaval, A. C. (Ed.). **Neotropical diversification: patterns and processes**. Berlin, Springer, 830 pp., 2020.
- Rull, V. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 10, p. 508-513, 2011.
- Rundle, H. D. & Nosil, P. Ecological speciation. **Ecology letters**, v. 8, n. 3, p. 336-352, 2005.
- Saxenhofer, M. et al. Secondary contact between diverged host lineages entails ecological speciation in a European hantavirus. **PLoS biology**, v. 17, n. 2, p. e3000142, 2019.
- Schoener, T.W. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. **Ecology**, v. 49, n. 4, p. 704-726, 1968.
- Schluter, D. Boughman, J. W. & Rundle, H. D. Parallel speciation with allopatry. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 6, p. 283-284, 2001.
- Schluter, D. & Pennell, M.W. Speciation gradients and the distribution of biodiversity. **Nature**, v. 546, n. 7656, p. 48-55, 2017.
- Silva, D.M. et al. Morphometric and genetic differentiation among populations of *Eupemphix nattereri* (Amphibia, Anura, Leiuperidae) from central Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, v. 98, p.493-500, 2008.
- Silva, D.P. et al. Using ecological niche models and niche analyses to understand speciation patterns: the case of sister neotropical orchid bees. **PLoS One**, v. 9, n. 11, p. e113246, 2014.
- Simpson, M.G. Species and Conservation in Plant Systematics. In: Plant Systematics. **New York, Academic press**. p. 649–668, 2010.
- Soderstrom, T.R. & Calderón, C.E. Primitive forest grasses and evolution of the Bambusoideae. **Biotropica**, p. 141-153, 1974.
- Soderstrom, T.R. New species of *Cryptochloa* and *Piresia* (Poaceae: Bambusoideae). **Brittonia**, v. 34, n. 2, p. 199-209, 1982.
- Strubbe, D. et al. Niche conservatism in non-native birds in Europe: niche unfilling rather than niche expansion. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 8, p. 962-970, 2013.
- Swallen, J.R. Two new genera of Olyreae from South America. **Phytologia**, v. 11, n. 3, p. 152-154, 1964.

- Taylor, S.A. et al. Climate-mediated movement of an avian hybrid zone. **Current Biology**, v. 24, n. 6, p. 671-676, 2014.
- Teske, P.R. et al. Thermal selection as a driver of marine ecological speciation. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 286, n. 1896, p. 20182023, 2019.
- Thiers. **Index Herbariorum**. NYBG Streere Herbarium. 2024. Disponível em: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (acesso em: 01 de abril de 2024).
- Tingley, M.W. et al. Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. supplement_2, p. 19637-19643, 2009.
- Toews, D.P.L. et al. Genomic variation across the Yellow-rumped Warbler species complex. **The Auk: Ornithological Advances**, v. 133, n. 4, p. 698-717, 2016.
- Tvedte, E.S. et al. Genome of the parasitoid wasp *Diachasma alloeum*, an emerging model for ecological speciation and transitions to asexual reproduction. **Genome biology and evolution**, v. 11, n. 10, p. 2767-2773, 2019.
- Usinowicz, J. et al. Temporal coexistence mechanisms contribute to the latitudinal gradient in forest diversity. **Nature**, v. 550, n. 7674, p. 105-108, 2017.
- Uy, J. A.C. et al. Behavioral isolation and incipient speciation in birds. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 49, n. 1, p. 1-24, 2018.
- Velazco, S.J.E. et al. Using worldwide edaphic data to model plant species niches: An assessment at a continental extent. **PLoS One**, v. 12, n. 10, p. e0186025, 2017.
- Vleminckx, J. et al. Niche breadth of Amazonian trees increases with niche optimum across broad edaphic gradients. **Ecology**, v. 104, n. 7, p. e4053, 2023.
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in ecology & evolution**, v. 19, n. 12, p. 639-644, 2004.
- Wilf, P. et al. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. **Geology**, v. 26, n. 3, p. 203-206, 1998.
- Wright, A.N. et al. Color pattern asymmetry as a correlate of habitat disturbance in spotted salamanders (*Ambystoma maculatum*). **Journal of Herpetology**, v. 36, n. 1, p. 129-133, 2002.
- Wright, I.J. et al. Global climatic drivers of leaf size. **Science**, v. 357, n. 6354, p. 917-921, 2017.

TABELAS

Tabela 1. Variáveis utilizadas nas Análises de Sobreposição de Nicho Ecológico. 19 variáveis bioclimáticas extraídas do WorldClim (Fick & Hijmans 2017, <https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>) e seis variáveis de solo extraídas do Soilgrids (Poggio et al. 2021, <https://soilgrids.org>).

	Variáveis	Descrição
BIOCLIMÁTICAS	Bio1	Temperatura média anual
	Bio2	Faixa diurna média
	Bio3	Isotermalidade
	Bio4	Sazonalidade de temperatura
	Bio5	Temperatura máxima do mês mais quente
	Bio6	Temperatura mínima do mês mais frio
	Bio7	Faixa anual de temperatura
	Bio8	Temperatura média do trimestre mais úmido
	Bio9	Temperatura média do trimestre mais seco
	Bio10	Temperatura média do trimestre mais quente
	Bio11	Temperatura média do trimestre mais frio
	Bio12	Precipitação anual
	Bio13	Precipitação do mês mais chuvoso
	Bio14	Precipitação do mês mais seco
	Bio15	Sazonalidade por precipitação
	Bio16	Precipitação do trimestre mais chuvoso
	Bio17	Precipitação do trimestre mais seco
	Bio18	Precipitação do trimestre mais quente
	Bio19	Precipitação do trimestre mais frio
SOLO	Clay	Argila (<0.002 mm) em terra fina
	phh20	pH (H ₂ O)
	Nitrogen	Nitrogênio total (N)
	Sand	Areia (> 0.05 mm) em terra fina
	Silt	Silte (0.002-0.05 mm) em terra fina
	Soc	Carbono orgânico do solo em terra fina

Tabela 2. Descrição dos marcos e semi-marcos anatômicos utilizados nas análises de Morfometria geométrica foliar para caracterização das folhas de *Piresia*.

		Descrição
MARCOS	1	Base da lâmina foliar
	2	Ápice da lâmina foliar
SEMI-MARCOS	3	Proximal direito à base da lâmina
	4	Distal direito à base da lâmina
	5	Distal direito ao ápice da lâmina
	6	Proximal direito ao ápice da lâmina
	7	Proximal esquerdo ao ápice da lâmina
	8	Distal esquerdo ao ápice da lâmina
	9	Distal esquerdo à base da lâmina
	10	Proximal esquerdo à base da lâmina

Tabela 3. Valores da métrica D de Schoener representando sobreposição de nicho ecológico no espaço ambiental. D de Schoener = 0 para modelos de nicho sem sobreposição, Schoener D = 1 para modelos de nicho idênticos (Schoener & Gorman, 1968).

Linhagens	AFI	AFII	AFIII	<i>Piresia goeldii</i> 1	<i>P. goeldii</i> 2	<i>P. macrophylla</i>	<i>P. sympodica</i>	<i>P. tenella</i>
AFI								
AFII	0.281							
AFIII	0.195	0.724						
<i>P. goeldii</i> 1	0.196	0.145	0.120					
<i>P. goeldii</i> 2	0.033	0.093	0.089	0.314				
<i>P. macrophylla</i>	0.000	0.064	0.085	0.021	0.023			
<i>P. sympodica</i>	0.028	0.047	0.049	0.092	0.049	0.021		
<i>P. tenella</i>	0.000	0.008	0.009	0.000	0.030	0.001	0.014	

Tabela 4. Teste de similaridade para calcular a sobreposição de nicho ecológico esperada aleatoriamente no espaço ambiental. Valor $P < 0.05$ para sobreposição aleatória menor do que a esperada, $P > 0.05$ para sobreposição maior do que o esperado aleatoriamente.

Linhagens	AFI	AFII	AFIII	<i>Piresia goeldii</i> 1	<i>P. goeldii</i> 2	<i>P. macrophylla</i>	<i>P. sympodica</i>	<i>P. tenella</i>
AFI								
AFII	0.020							
AFIII	0.030	0.020						
<i>P. goeldii</i> 1	0.020	0.040	0.030					
<i>P. goeldii</i> 2	0.257	0.069	0.149	0.020				
<i>P. macrophylla</i>	1.000	0.050	0.030	0.446	0.455			
<i>P. sympodica</i>	0.069	0.069	0.059	0.139	0.446	0.198		
<i>P. tenella</i>	1.000	0.010	0.030	1.000	0.257	0.683	0.139	

Tabela 5. Teste de similaridade para calcular a sobreposição da forma foliar basal esperada aleatoriamente. Estatística *T-square* < 0.05 para sobreposição aleatória menor do que a esperada, Estatística *T-square* > 0.05 para sobreposição maior do que a esperada aleatoriamente. Em cinza: valores de *T-square* < 0.05, indicando diferença significativa entre as formas foliares. Observação: O teste de permutação usando a estatística *T-square* é equivalente a um teste usando a distância de Mahalanobis.

Linhagem	AFI	AFII	AFIII	<i>Piresia goeldii</i> 1	<i>P. goeldii</i> 2	<i>P. macrophylla</i>	<i>P. sympodica</i>	<i>P. tenella</i>
AFI								
AFII	0.0970							
AFIII	.0001	.0001						
<i>P. goeldii</i> 1	.0001	.0001	0.0050					
<i>P. goeldii</i> 2	.0001	.0001	0.0310	0.0860				
<i>P. macrophylla</i>	.0001	.0001	0.0020	0.4650	0.1460			
<i>P. sympodica</i>	.0001	.0001	.0001	.0001	.0001	.0001		
<i>P. tenella</i>	0.0520	0.1480	.0001	.0001	.0001	.0001	.0001	

Tabela 6. One-way ANOVA para calcular grupos distintos de acordo com o tamanho foliar basal (associada ao Teste de Tukey: Q/P como métricas equivalentes). Valor P (p-value): significância estatística da diferença entre os grupos (localizada na parte superior da matriz). $P < 0.05$ para sobreposição aleatória menor do que a esperada, $P > 0.05$ para sobreposição maior do que a esperada aleatoriamente. “E” para valores exponenciais; Em cinza: pares que apresentaram diferença significativa entre os tamanhos foliares. Média de Quadrados (Mean Squares) (localizada na parte inferior da matriz): Obtida dividindo a soma de quadrados pelos graus de liberdade correspondentes, fornecendo a média de quadrados entre grupos e a média de quadrados dentro dos grupos.

Linhagem	AFI	AFII	AFIII	<i>Piresia goeldii</i> 1	<i>P. goeldii</i> 2	<i>P. macrophylla</i>	<i>P. sympodica</i>	<i>P. tenella</i>
AFI		0.8948	0.009149	0.8534	0.9148	1.028E-05	0.005755	0.9879
AFII	1.993		0.4016	0.08515	0.1266	1.028E-05	0.3232	1
AFIII	5.112	3.12		2.019E-05	3.261E-05	0.001279	1	0.1712
<i>P. goeldii</i> 1	2.129	4.122	7.242		1	1.028E-05	1.524E-05	0.2398
<i>P. goeldii</i> 2	1.914	3.907	7.027	0.2149		1.028E-05	2.174E-05	0.3229
<i>P. macrophylla</i>	10.94	8.944	5.825	13.07	12.85		0.002135	1.028E-05
<i>P. sympodica</i>	5.289	3.297	0.177	7.419	7.204	5.648		0.1267
<i>P. tenella</i>	1.383	0.6098	3.729	3.512	3.297	9.554	3.906	

Tabela 7. Teste de similaridade para calcular a sobreposição da forma foliar mediana esperada aleatoriamente. Estatística *T-square* < 0.05 para sobreposição aleatória menor do que a esperada, Estatística *T-square* > 0.05 para sobreposição maior do que a esperada aleatoriamente. Em cinza: valores de *T-square* < 0.05, indicando diferença significativa entre as formas foliares. Observação: O teste de permutação usando a estatística *T-square* é equivalente a um teste usando a distância de Mahalanobis.

Linhagem	AFI	AFII	AFIII	<i>Piresia goeldii</i> 1	<i>P. goeldii</i> 2	<i>P. macrophylla</i>	<i>P. sympodica</i>	<i>P. tenella</i>
AFI								
AFII	0.3830							
AFIII	.0001	.0001						
<i>P. goeldii</i> 1	.0001	.0001	.0001					
<i>P. goeldii</i> 2	.0001	.0001	0.0390	0.0860				
<i>P. macrophylla</i>	0.0010	0.0010	0.0080	.0001	0.0630			
<i>P. sympodica</i>	.0001	.0001	.0001	0.0530	0.4370	0.0070		
<i>P. tenella</i>	0.1400	0.4320	.0001	.0001	.0001	.0001	.0001	

Tabela 8. One-way ANOVA para calcular grupos distintos de acordo com o tamanho foliar mediano (associada ao Teste de Tukey: Q/P como métricas equivalentes). Valor P (p-value): significância estatística da diferença entre os grupos (localizada na parte superior direita da matriz). Média de Quadrados (Mean Squares): Obtida dividindo a soma de quadrados pelos graus de liberdade correspondentes, fornecendo a média de quadrados entre grupos e a média de quadrados dentro dos grupos. $P < 0.05$ para sobreposição aleatória menor do que a esperada, $P > 0.05$ para sobreposição maior do que a esperada aleatoriamente. “E” para valores exponenciais; Em cinza: pares que apresentaram diferença significativa entre os tamanhos foliares.

Linhagem	AFI	AFII	AFIII	<i>Piresia goeldii</i> 1	<i>P. goeldii</i> 2	<i>P. macrophylla</i>	<i>P. sympodica</i>	<i>P. tenella</i>
AFI		0.8552	0.99	0.002569	0.005566	0.63	0.006282	0.53
AFII	2.116		0.9998	0.0001331	0.0001404	1	0.3302	0.9999
AFIII	1.332	0.7838		0.0001805	0.0002668	0.9904	0.102	0.9758
<i>P. goeldii</i> 1	5.786	7.902	7.118		1	0.0001299	0.0001294	0.0001296
<i>P. goeldii</i> 2	5.468	7.585	6.801	0.3174		0.000131	0.0001294	0.0001302
<i>P. macrophylla</i>	2.656	0.5399	1.324	8.442	8.125		0.5787	1
<i>P. sympodica</i>	5.418	3.302	4.086	11.2	10.89	2.762		0.6774
<i>P. tenella</i>	2.862	0.7464	1.53	8.648	8.331	0.2064	2.556	

LEGENDAS DAS FIGURAS

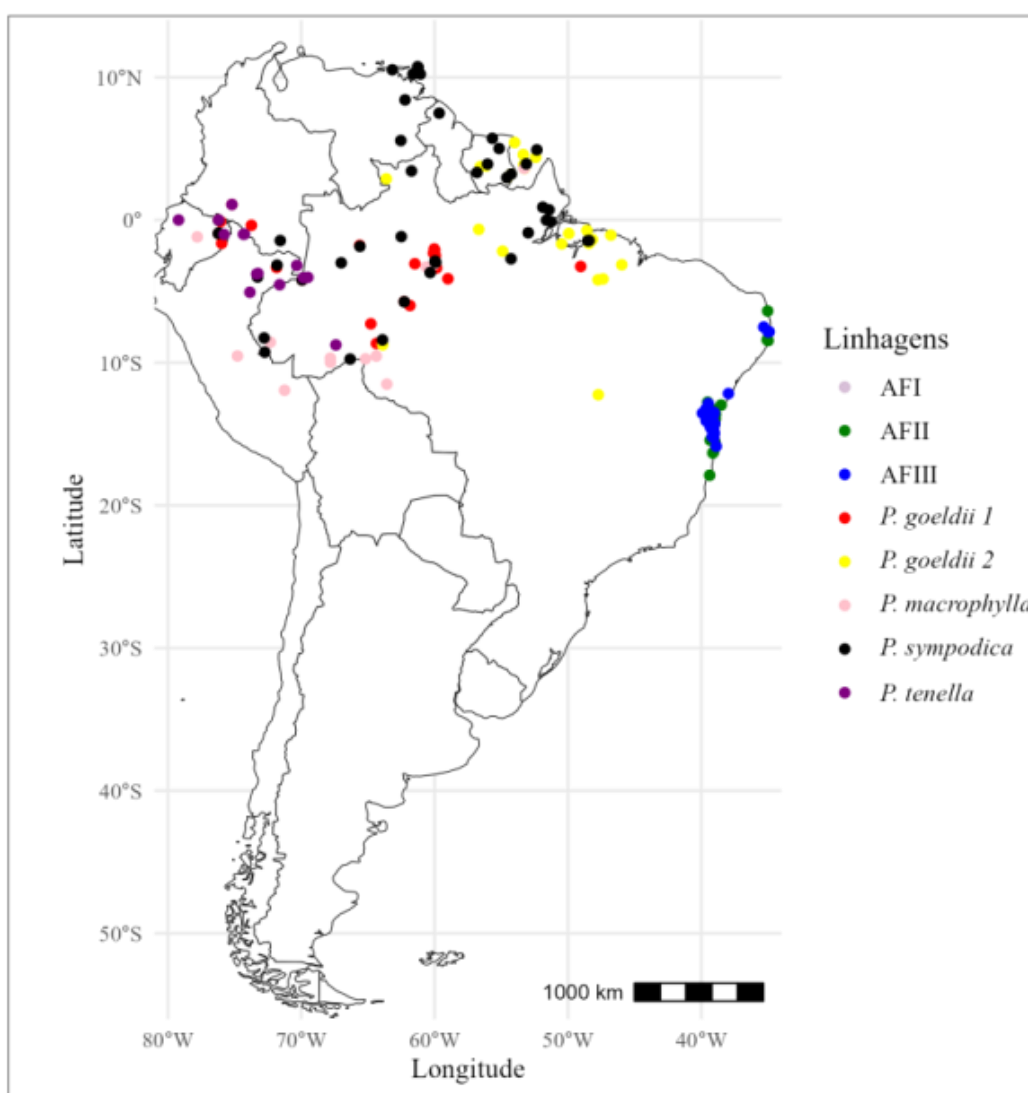
Figura 1. Unidades Taxonômicas Operacionais (OTUs) ou linhagens adotadas nas análises deste estudo. A: AFI (Material: J. G. Jardim 1991, NY), B: AFII (R.M. Harley et al. 18306, NY), C: AFIII (C. E., Calderón & R. S. Pinheiro 2177, NY), D: *P. goeldii* 1 (Oeste) (T.C. Plowman 8054, NY), E: *P. goeldii* 2 (Leste) (G. Vieira 52, NY), F: *P. macrophylla* (L.F. Coêlho 1933, NY), G: *P. sympodica* (T.R. Soderstrom 1191, NY), H: *P. tenella* (Prance 23942, NY) (acrônimos segundo Thiers 2024, continuamente em atualização). De acordo com: Carvalho 2013, Carvalho et al. 2021 e Jesus 2021.

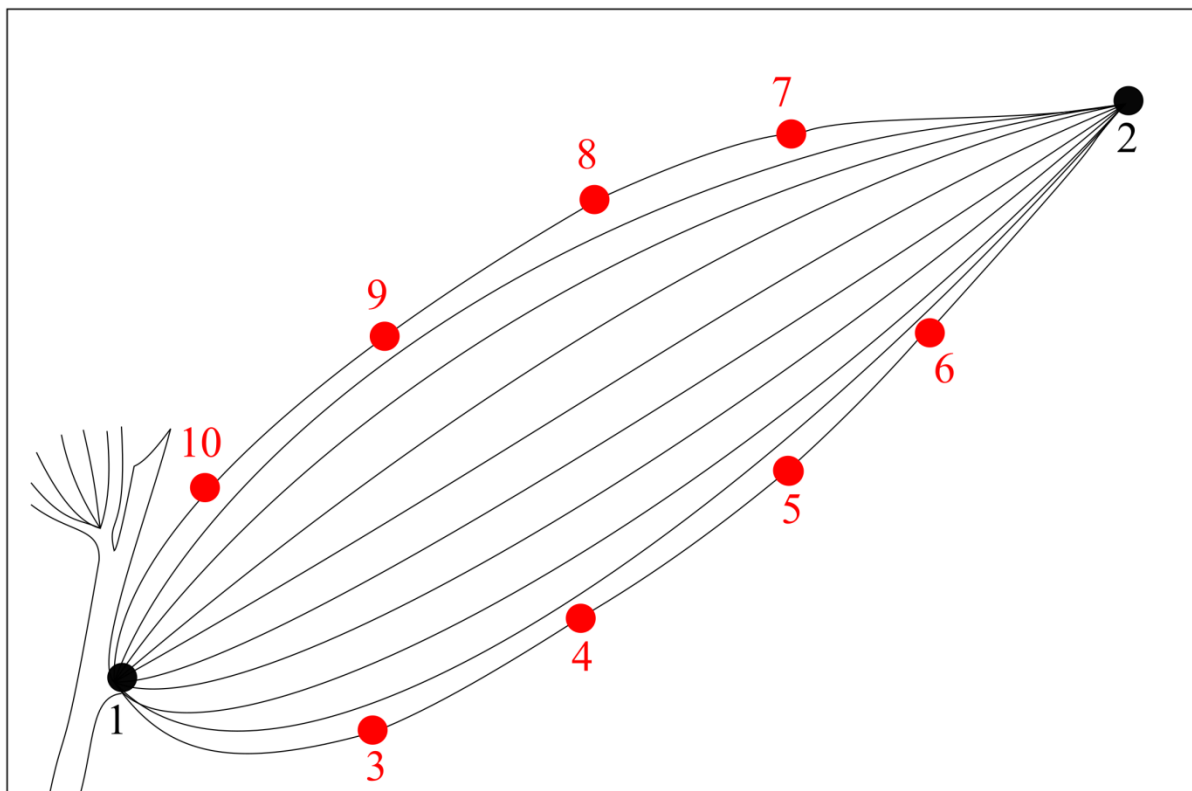
Figura 2. Mapas de ocorrências conhecidas para as linhagens de *Piresia*. De acordo com Jesus 2021 e Carvalho et al. 2021.

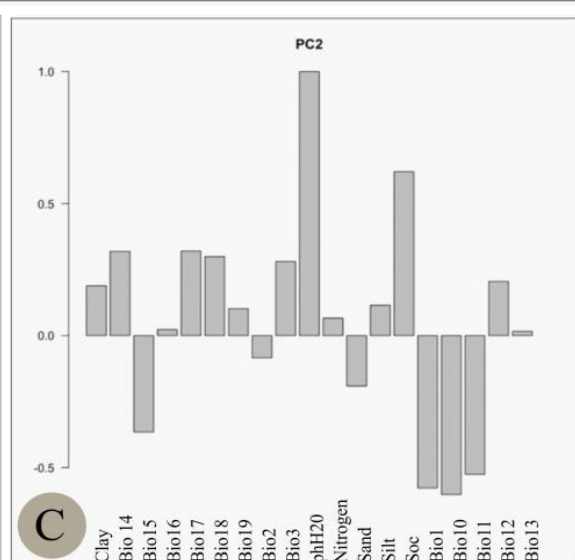
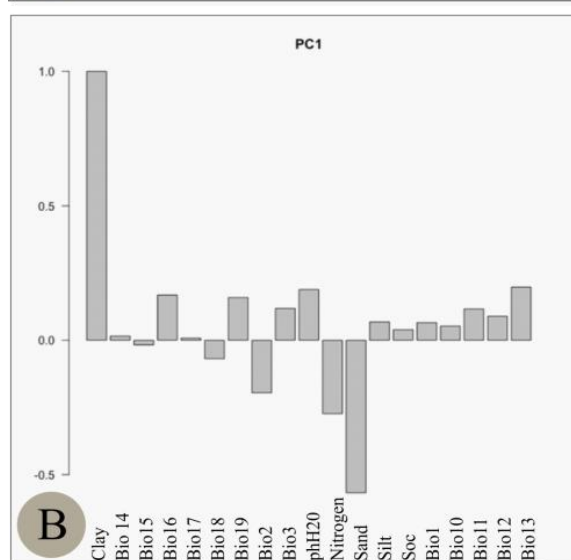
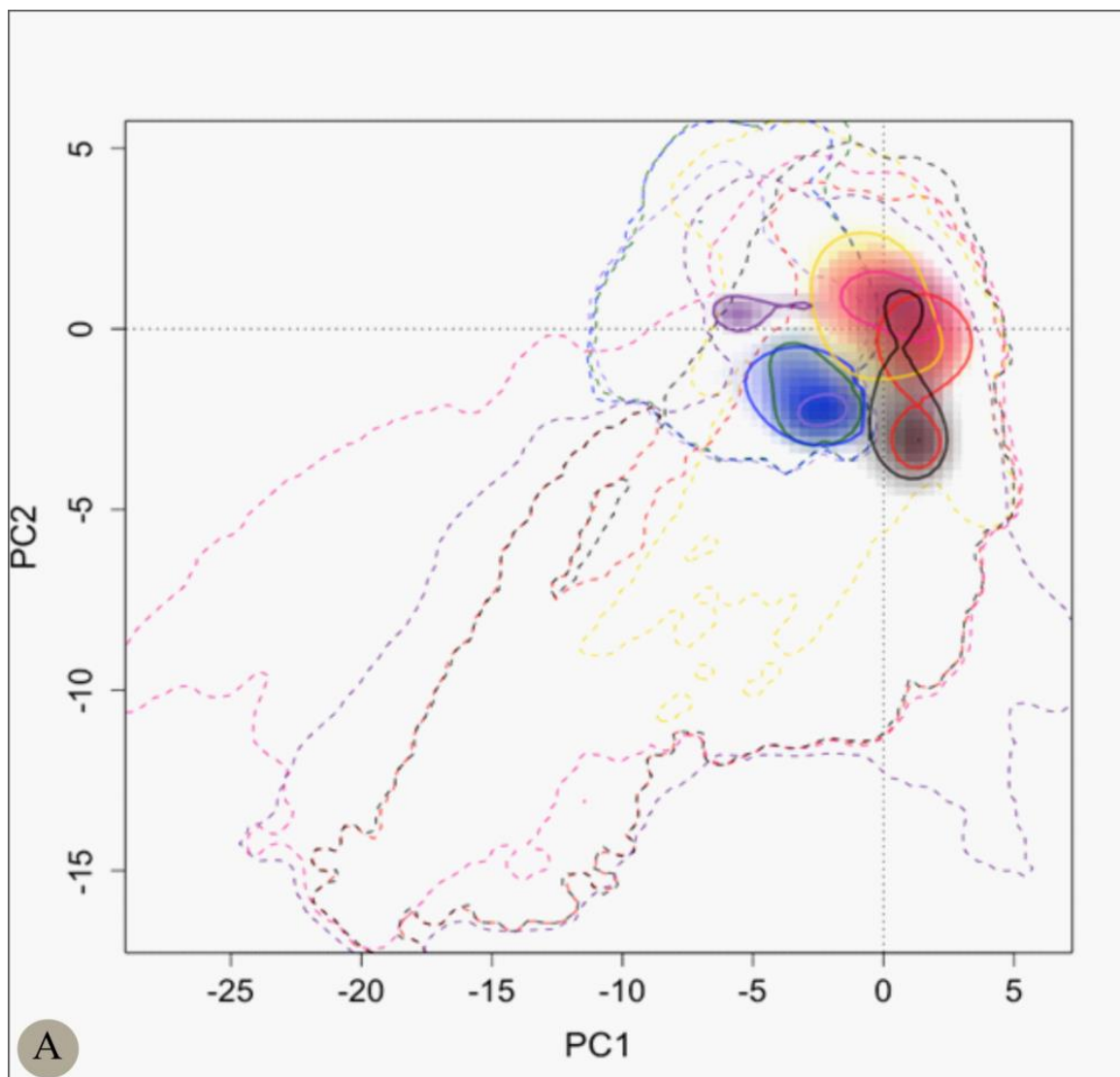
Figura 3. Ilustração da folha basal de um representante de *Piresia* e os marcos e semi-marcos anatômicos adotados nas análises morfométricas. Marcos em preto e semi-marcos em vermelho. Material base: *P. macrophylla*: L.F. Coêlho et al. 1933 (NY) (acrônimos segundo Thiers 2024, continuamente em atualização).

Figura 4. Sobreposição dos nichos ecológicos de *Piresia* no espaço ambiental. A: Análise de Componentes Principais, B: Componente Principal 1, C: Componente Principal 2. Espaço ambiental ocupado (sombreado), variação climática (círculos coloridos) e backgrounds (linhas coloridas). AFI (lilás), AFII (verde), AFIII (azul), *P. goeldii* 1 (vermelho), *P. goeldii* 2 (amarelo), *P. macrophylla* (rosa), *P. sympodica* (preto), *P. tenella* (roxo).









Referências bibliográficas

- Ahmad, Z. et al. Bamboo: Chapter 1: Origin, Habitat, Distributions and Global Prospective. In: **Biotechnological Advances in Bamboo**. Springer, Singapore, p. 1-31, 2021.
- Anselmo-Moreira, F. et al. Antibacterial potential of extracts from different Brazilian bamboo species. **Brazilian Journal of Botany**, v. 44, n. 2, p. 309-315, 2021.
- Bamboo Phylogeny Group [BPG]. An updated tribal and subtribal classification of the bamboos (Poaceae: Bambusoideae). In: **Proceedings of the 9th world bamboo congress, Antwerp, Belgium**, p. 3-7, 2012.
- Bansal A.K. & Zoolagud S.S. Bamboo composites: Material of the future. **Journal of Bamboo and Rattan**, v. 1, n. 2, p. 119-130, 2002.
- Bremond, L. & Favier, C. Neotropical C 3/C 4 grass distributions-present, past and future. **Global Change Biology**, v. 18, n. 7, p. 2324-2334, 2012.
- Bookstein, F.L. **Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology**. Cambridge Univ. Press, New York, 1991.
- Brown, J. H. et al. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. **Annual review of ecology and systematics**, v. 27, n. 1, p. 597-623, 1996.
- Calderón, C.E. & Soderstrom, T.R. The Genera of Bambusoideae (Poaceae) of the American Continent: Keys. **Smithsonian Contributions to Botany**, 1980.
- Carvalho, M.L.S. et al. *Piresia palmula*: a new species of herbaceous bamboo (Poaceae, Olyreae) endemic to the Atlantic Rainforest, Southern Bahia, Brazil. **Systematic Botany**, v. 37, n. 1, p. 134-138, 2012.
- Carvalho, M.L.S. **Estudos biossistemáticos em Piresia Swallen (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae)**. Tese (Doutorado em Botânica) - Programa de Pós-graduação em Botânica, Universidade Estadual de Feira de Santana, 2013.
- Carvalho, M.L.S. et al. Cryptic speciation in the herbaceous bamboo genus *Piresia* (Poaceae, Olyreae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 192, n. 1, p. 82-96, 2020.
- Carvalho, M.L.S. et al. Phylogenetics of *Piresia* (Poaceae: Bambusoideae) reveals unexpected generic relationships within Olyreae with taxonomic and biogeographic implications. **Taxon**, v. 70, n. 3 p. 492-514, 2021.
- Chuanromanee, T. et al. Morphological Analysis of Size and Shape (MASS): An integrative software program for morphometric analyses of leaves. **Applications in Plant Sciences**, v. 7, n. 9, p. e11288, 2019.
- Clark, L.G. et al. Bamboo taxonomy and habitat. In: **Bamboo**. Springer, Cham, p. 1-30, 2015.

- Colwell, R.K. & Rangel, T.F. Hutchinson's duality: the once and future niche. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. Supplement 2, p. 19651-19658, 2009.
- De Queiroz, K. A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. **Proceedings of the California Academy of Sciences**, 2005.
- De Queiroz, K. Species concepts and species delimitation. **Systematic biology**, v. 56, n. 6, p. 879-886, 2007.
- Dong, N. et al. Biophysical homeostasis of leaf temperature: A neglected process for vegetation and land-surface modelling. **Global Ecology and Biogeography**, v. 26, n. 9, p. 998-1007, 2017.
- Emamverdian, A. et al. Application of bamboo plants in nine aspects. **The Scientific World Journal**, v. 2020, n. 1, p. 7284203, 2020.
- Fazolato, C. et al. The effects of Quaternary sea-level fluctuations on the evolutionary history of an endemic ground lizard (*Tropidurus hygoni*). **Zoologischer Anzeiger**, v. 270, p. 1-8, 2017.
- Ferreira, F.M. et al. Phylogenetic relationships within Parianinae (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae) with emphasis on Eremitis: evidence from nuclear and plastid DNA sequences, macromorphology, and pollen ectexine patterns. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 139, p. 106541, 2019.
- Fornel, R. & Cordeiro-Estrela, P. Morfometria geométrica e a quantificação da forma dos organismos. **Temas em Biologia: Edição comemorativa aos 20 anos do Curso de Ciências Biológicas e aos 5 anos do PPG-Ecologia da URI Campus de Erechim**. v. 20, p. 101-120, 2012.
- Gallaher, T.J. et al. Grasses through space and time: An overview of the biogeographical and macroevolutionary history of Poaceae. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 60, n. 3, p. 522-569, 2022.
- Gallaher, T. J. et al. Leaf shape and size track habitat transitions across forest-grassland boundaries in the grass family (Poaceae). **Evolution**, v. 73, n. 5, p. 927-946, 2019.
- Gagliano, J. et al. Are Brazilian bamboo species helpful for cognition and memory? **Phytomedicine Plus**, v. 2, n. 1, p. 100183, 2022.
- Gaston, K.J. et al. **The structure and dynamics of geographic ranges**. New York, Oxford University Press on Demand, 2003.
- Giulietti, A.M. et al. Biodiversity and conservation of plants in Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 632-639, 2005.

- Guisan, A. & Thuiller, W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. **Ecology letters**, v. 8, n. 9, p. 993-1009, 2005.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. Predictive habitat distribution models in ecology. **Ecological modelling**, v. 135, n. 2-3, p. 147-186, 2000.
- Jackson, S.T. & Overpeck, J.T. Respostas de populações e comunidades de plantas às mudanças ambientais do final do Quaternário. **Paleobiologia**, v. 26, n. S4, pág. 194-220, 2000.
- Jesus, I.S.D. **Estudos filogeográficos em *Piresia leptophylla* Soderstr. (Poaceae, Bambusoideae)**. Trabalho de Conclusão de Curso - Graduação em Ciências biológicas, Universidade Federal da Bahia. Salvador, 2017.
- Jesus, I.S.D. **Desvendando relações e inferindo a história biogeográfica de um grupo de bambus herbáceos da Mata Atlântica Nordeste (Piresia: Olyreae: Bambusoideae)**. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade e Evolução) - Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução, Universidade Federal da Bahia. Salvador, 112 pp., 2021.
- Judziewicz, E.J. et al. **American bamboos**. Washington DC, Smithsonian Institution Press, 392 pp., 1999.
- Kass, J.M. et al. Wallace: A flexible platform for reproducible modeling of species niches and distributions built for community expansion. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 9, n. 4, p. 1151-1156, 2017.
- Mayr, E. **The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance**. Cambridge, The Belknap Press of Harvard University Press, 974 pp., 1982.
- Monteiro, L.R. & Reis, S.F. **Princípios de Morfometria Geométrica**. Holos, Ribeirão Preto. 1999.
- Ohrnberger, D. **The bamboos of the world: annotated nomenclature and literature of the species and the higher and lower taxa**. Amsterdam, Elsevier, 585 pp., 1999.
- Oliveira, R.P. et al. A molecular phylogeny of *Raddia* and its allies within the tribe Olyreae (Poaceae, Bambusoideae) based on noncoding plastid and nuclear spacers. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 78, p. 105-117, 2014.
- Pearman, P.B. et al. Niche dynamics in space and time. **Trends in ecology & evolution**, v. 23, n. 3, p. 149-158, 2008.
- Peterson, A.T. & Soberón, J. Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. **Natureza & Conservação**, v. 10, n. 2, p. 102-107, 2012.
- Pinho et al. Especiação ecológica ou incipiente: o que esconde um pequeno gênero de bambus pigmeus (Poaceae, Bambusoideae, Olyreae)? In: **Anais do 40º Encontro**

- Regional de Botânicos - Regional MG, BA, ES.** Vitória (ES), Universidade Federal do Espírito Santo, 2020.
- Pulliam, H.R. On the relationship between niche and distribution. **Ecology letters**, v. 3, n. 4, p. 349-361, 2000.
- Ramos-Fregonezi, A. et al. Were sea level changes during the Pleistocene in the South Atlantic Coastal Plain a driver of speciation in *Petunia* (Solanaceae)? **BMC Evolutionary Biology**, v. 15, n. 1, p. 1-11, 2015.
- Risser, P.G. Landscape ecology: state of the art. **Landscape heterogeneity and disturbance**, p. 3-14, 1987.
- Rohlf, F.J. Morphometrics. **Annual Review of Ecology and systematics**, v. 21, n. 1, p. 299-316, 1990.
- Rohlf, F.J. & Marcus, L.F. A revolution morphometrics. **Trends in ecology & evolution**, v. 8, n. 4, p. 129-132, 1993.
- Silva, J.M.C. et al. Extinction risk of narrowly distributed species of seed plants in Brazil due to habitat loss and climate change. **PeerJ**, v. 7, p. e7333, 2019.
- Slice, D.E. Modern morphometrics. In: **Chapter one: Modern morphometrics in physical anthropology**. Boston, MA, Springer, p. 1-45, 2005.
- Smith, B.T. et al. The drivers of tropical speciation. **Nature**, v. 515, n. 7527, p. 406-409, 2014.
- Soberón, J. & Peterson, A. Townsend. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. **Biodiversity informatics**, v. 2, p. 1-10, 2005.
- Soderstrom, T.R. & Calderón, C.E. Primitive forest grasses and evolution of the Bambusoideae. **Biotropica**, p. 141-153, 1974.
- Soderstrom, T.R. & Calderon, C.E. A commentary on the bamboos (Poaceae: Bambusoideae). **Biotropica**, p. 161-172, 1979.
- Soderstrom, T.R. New species of *Cryptochloa* and *Piresia* (Poaceae: Bambusoideae). **Brittonia**, v. 34, n. 2, p. 199-209, 1982.
- Soreng, R.J. et al. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). **Journal of Systematics and Evolution**, v. 53, n. 2, p. 117-137, 2015.
- Soreng, R.J. et al. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. **Journal of Systematics and evolution**, v. 55, n. 4, p. 259-290, 2017.
- Soreng, R.J. et al. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) III: An update. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 60, n. 3, p. 476-521, 2022.

- Swallen, J.R. Two new genera of Olyreae from South America. **Phytologia**, v. 11, n. 3, p. 152-154, 1964.
- Thorne, R.F. Major disjunctions in the geographic ranges of seed plants. The Quarterly **Review of Biology**, v. 47, n. 4, p. 365-411, 1972.
- Triplett, J.K. & Clark, L.G. Phylogeny of the temperate bamboos (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae) with an emphasis on Arundinaria and allies. **Systematic Botany**, v. 35, n. 1, p. 102-120, 2010.
- Vorontsova, M.S. et al. **World atlas of bamboos and rattans**. INBAR Technical Report No. 37. Beijing: International Network of Bamboo & Rattan, 2016.
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in ecology & evolution**, v. 19, n. 12, p. 639-644, 2004.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, p. 519-539, 2005.

Apêndices

Material suplementar do capítulo único

Figura S1. Sobreposição das formas foliares das linhagens de *Piresia* entre os biomas da Amazônia (AM) e Mata Atlântica (MA). A: Folha basal, B: Folha mediana. Em azul: Amazônia. Em vermelho: Mata Atlântica.

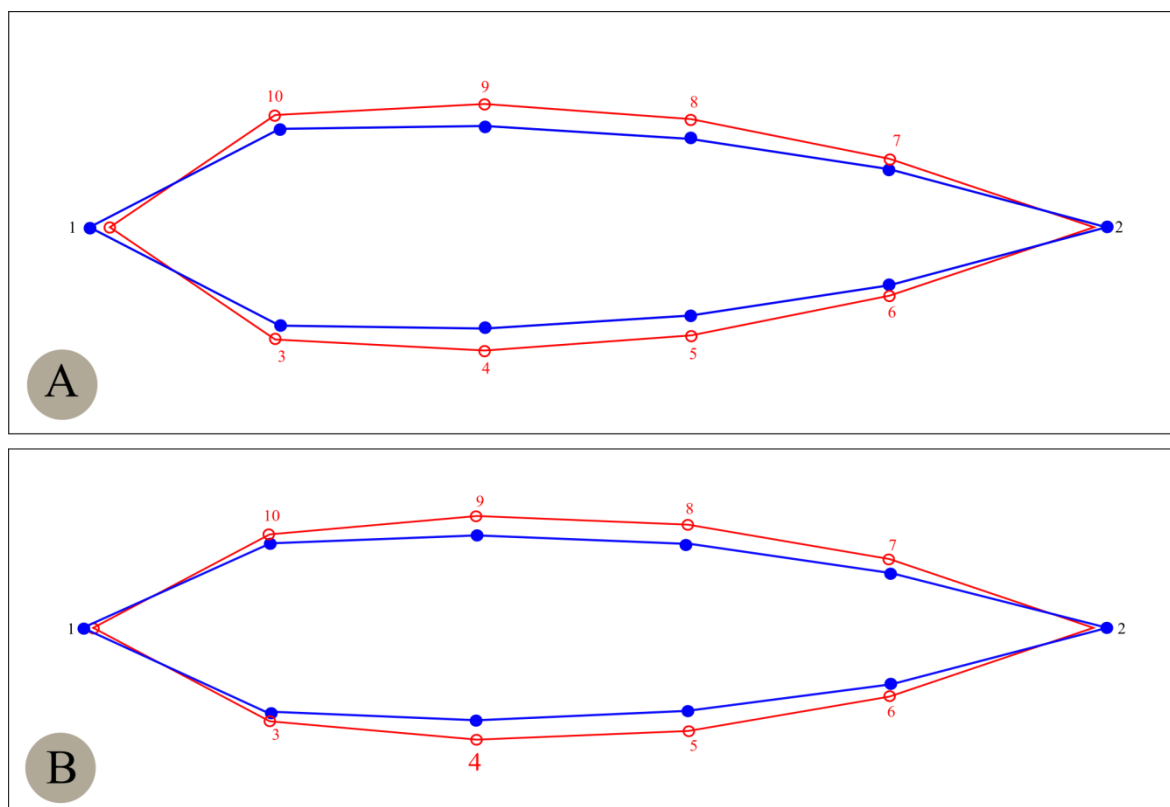


Figura S2. Boxplot das linhagens de *Piresia* no espaço da forma das folhas basal e mediana. A: Função discriminante para a forma da folha basal, B: Função discriminante para a forma para a folha mediana.

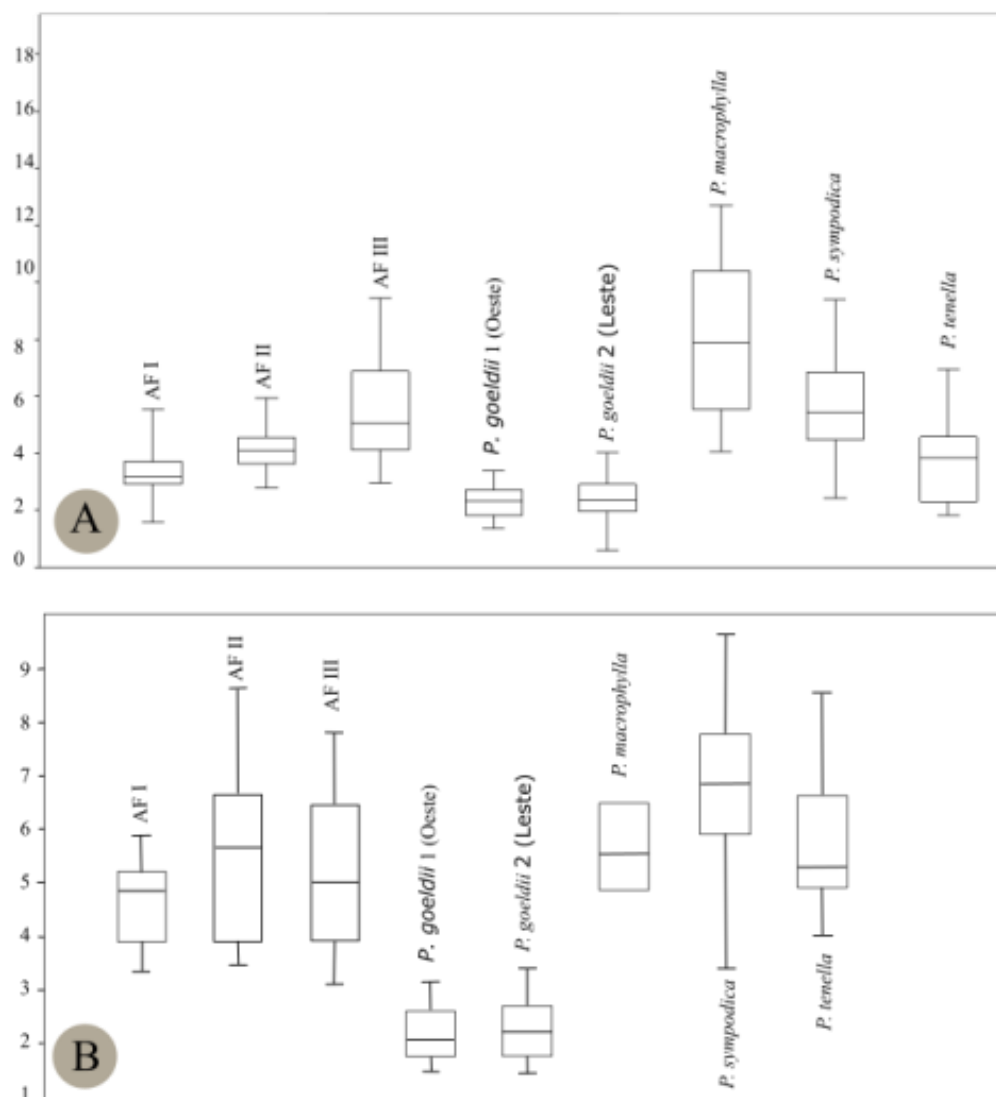


Tabela S1. Linhagens de *Piresia*, seus vouchers e coordenadas geográficas, analisados no presente estudo. Registros coletados de espécimes digitalizados em bancos de dados nacionais e internacionais (acrônimos segundo Thiers 2024, continuamente em atualização). Holótipos, isótipos ou lectótipos (!), parátipos (#), materiais medidos na morfometria (*).

	Linhagem	Voucher	Herbário	País	Localidade	Latitude	Longitude
AMAZÔNIA	<i>P. goeldii</i> 1 (Oeste)	M.L.S., Carvalho 290	INPA *	Brasil	Amazonas	-2.115556	-59.991667
		T. E. Almeida 3631	RB *	Brasil	Amazonas	-5.996111	-61.848889
		G.M., Moulatlet 415	INPA *	Brasil	Amazonas	-3.362925	-59.853037
		R.P., Oliveira 1205	HUEFS *	Brasil	Amazonas	-2.029905	-60.025657
		M.L.S., Carvalho 289	HUEFS	Brasil	Amazonas	-2.115556	-59.991667
		M., Nee 46219	NY *	Brasil	Amazonas	-2.316667	-60.083333
		P.L., Viana 2687	INPA *	Brasil	Amazonas	-8.657361	-64.360917
		S.R., Hill 12927	NY *	Brasil	Amazonas	-4.116660	-59.000000
		T.C., Plowman 12325	NY	Brasil	Amazonas	-1.783333	-65.616667
		F.R.C., Costa 951	INPA *	Brasil	Amazonas	-5.721931	-62.281955
		F.R.C., Costa 950	INPA *	Brasil	Amazonas	-5.721931	-62.281955
		F.R.C., Costa 952	INPA	Brasil	Amazonas	-5.721931	-62.281955
		C.E., Calderón 2981	US *	Brasil	Amazonas	-2.497795	-59.945500
		G., Vieira 52	NY	Brasil	Amazonas	-7.277542	-64.779767
		G.A., Black 54-16321	US *	Brasil	Amazonas	-3.259498	-49.044130
		F.R.C., Costa 945	INPA *	Brasil	Amazonas	-5.721931	-62.281955
		F.R.C., Costa 1454	INPA	Brasil	Amazonas	-5.721931	-62.281955
		F.R.C., Costa 1448	INPA *	Brasil	Amazonas	-5.721931	-62.281955
		F.R.C., Costa 1378	INPA *	Brasil	Amazonas	-5.721931	-62.281955
		F.R.C., Costa 949	INPA	Brasil	Amazonas	-5.721931	-62.281955
		L., Coelho 80	INPA *	Brasil	Amazonas	-3.067523	-61.478572
		T.R., Soderstrom 1428	US *	Colômbia	Amazonas	-4.203165	-69.935907
		A. T.R. Van et al.	L	Colômbia	Amazonas	-0.372502	-73.735445
		N., Satomi 193	US *	Colômbia	Caquetá	1.084897	-75.198045
		S., Laegaard 71288	US *	Equador	Loja	-0.950000	-76.216667
		S., Laegaard 51241	US *	Equador	Napo	-0.116667	-76.050000
		M.C.E., Cerón 4058	US *	Equador	Napo	-0.916667	-76.183333
		A.D., Poulsen 78741	US *	Equador	Napo	0.000000	-76.200000
		A.D., Poulsen 80667	US *	Equador	Napo	0.000000	-76.200000
		A.D., Poulsen 80684	US *	Equador	Napo	0.000000	-76.200000
		J., Brandbyge 31014	US *	Equador	Napo	-1.633448	-75.966683
		T. C. Plowman 6840	US *	Peru	Loreto	-3.325066	-71.84946
	<i>P. goeldii</i> 2 (Leste)	W. L., Balée 737	NY *	Brasil	Maranhão	-3.1404500	-45.963500
		W. L., Balée 689a	NY*	Brasil	Maranhão	-3.1404500	-45.963500
		W. L., Balée 681	NY *	Brasil	Maranhão	-3.1404500	-45.963500
		T.C., Plowman 8054	NY *	Brasil	Pará	-1.450000	-48.483333
		H.T., Beck 485a	NY	Brasil	Pará	-0.950000	-49.933333
		G.A., Black 2245	IAN *	Brasil	Pará	-0.728888	-47.848098
		T.C., Plowman 8057	NY *	Brasil	Pará	-1.333333	-48.333333
		M.L.S., Carvalho 306	HUEFS *	Brasil	Pará	-1.368889	-48.164444

	M.L.S., Carvalho 307	HUEFS	Brasil	Pará	-1.4303	-48.425828
	T.C., Plowman 9412	US *	Brasil	Pará	-4.133333	-47.366667
	C., Ferreira 1478	NY *	Brasil	Pará	-0.660417	-56.686488
	C.A.C., Ferreira 1812	NY *	Brasil	Pará	-0.660417	-56.686488
	J.M., Pires et al. 4908	SP	Brasil	Pará	-1.674331	-50.474029
	C.E., Calderón 2065	NY *	Brasil	Pará	-1.425876	-48.442343
	M., Kuhlmann 56	SP	Brasil	Pará	-4.194216	-47.745751
	Museu Goeldi s/n	INPA	Brasil	Pará	-2.183581	-54.897862
	E., Oliveira 420	IAN *	Brasil	Pará	-12.251000	-47.724700
	A., Goeldi 72	US ! *	Brasil	Pará	-1.062354	-46.783433
	C.E., Calderón 2773	NY *	Brasil	Rondônia	-8.749311	-63.892105
	G. T. Prance 10948	US *	Brasil	Roraima	2.882132	-63.622138
	J.J., Granville 4569	P	Guiana Francesa	Cayenne	4.396287	-52.417840
	J.J., Granville 8365	US *	Guiana Francesa	Cayenne	3.616667	-53.266667
	G., Cremers 12678	US	Guiana Francesa	Saint-Elie	4.583300	-53.350000
	O., Poncy 1110	P	Guiana Francesa	Saint-Laurent	5.430876	-53.997332
	A.R., Raynal 19994b	US *	Guiana Francesa	Saul	3.854397	-53.304507
	R.A.A., Oldeman 4205	US *	Guiana Francesa	Saul	3.854397	-53.304507
	B., Descoings 20515	P	Guiana Francesa	Saul	3.865624	-53.311708
	A., Raynal 18581	P	Guiana Francesa	Saul	3.865624	-53.311708
	J.P., Schulz 10146	US *	Suriname	Montanhas Wilhelmina	3.741574	-56.569416
	J.P., Schulz 10440	US *	Suriname	Montanhas Wilhelmina	3.741574	-56.569416
	B., Maguire 24808	US *	Suriname	Montanha Tafelberg	3.779992	-56.150002
	B.E., Hammel 21344	US *	Suriname	Sipaliwini	3.221389	-54.258611
	B.E., Hammel et al. 21427	NL	Suriname	Sipaliwini	2.971667	-54.553889
<i>P. macrophylla</i>	C.E., Calderón 2337	US # *	Brasil	Acre	-8.566667	-72.316667
	C.E., Calderón 2289	US # *	Brasil	Acre	-9.683333	-67.816667
	T.R., Soderstrom 2344	US # *	Brasil	Acre	-9.266667	-72.733333
	L.F., Coêlho 1933	NY *	Brasil	Acre	-9.974720	-67.809998
	H., Magnago 45	US	Brasil	Amazonas	-3.2997200	-60.6206016
	X., Londoño 753	INPA *	Brasil	Amazonas	-3.101940	-60.025002
	M.H., Nee 34856	K *	Brasil	Rondônia	-9.733330	-65.183330
	C.E., Calderón 2789	K *	Brasil	Rondônia	-9.540540	-64.372764
	C.E., Calderón 2801	K *	Brasil	Rondônia	-11.505735	-63.580611
	J.J., Granville 8506	US *	Guiana Francesa	Cayenne	3.62	-53.283333
	X., Londoño 606	US *	Peru	Madre de Dios	-11.933300	-71.250000
	X., Londoño 624	US *	Peru	Madre de Dios	-11.933300	-71.250000
	X., Londoño 628	US *	Peru	Madre de Dios	-11.933300	-71.250000
	X., Londoño 632	US *	Peru	Madre de Dios	-11.933300	-71.250000
	X., Londoño 633	US *	Peru	Madre de Dios	-11.933300	-71.250000
	X., Londoño 641	US *	Peru	Madre de Dios	-11.933300	-71.250000
	LI., Williams 6547	US !	Peru	San Martín	-9.531202	-74.778941
	S., Lægaard 71300	US *	Ecuador	Napo	-1.186050	-77.797744
<i>P. sympodica</i>	C.E., Calderón 2300	NY *	Brasil	Acre	-9.750000	-66.333333
	C.E., Calderón 2350	INPA *	Brasil	Acre	-9.266667	-72.733333
	D.C., Daly 7574	NY *	Brasil	Acre	-8.266660	-72.783330

R.P., Oliveira 1893	HUEFS *	Brasil	Amapá	0.896111	-51.887500
R.P., Oliveira 2196	HUEFS *	Brasil	Amapá	-0.012500	-51.615000
R.P., Oliveira 2232	HUEFS *	Brasil	Amapá	0.713333	-51.413300
Sem coletor	RB	Brasil	Amapá	-0.122884	-51.261931
L., Alencar 94	NY *	Brasil	Amazonas	-1.166667	-62.500000
C.A.C., Ferreira 7306	NY *	Brasil	Amazonas	-3.000717	-67.000500
T., Plowman 12256	NY	Brasil	Amazonas	-1.850000	-65.600000
M.L.S., Carvalho 283	HUEFS *	Brasil	Amazonas	-2.933611	-59.968611
M.L.S., Carvalho 284	HUEFS	Brasil	Amazonas	-2.936389	-59.967778
R.P., Oliveira 1195	HUEFS *	Brasil	Amazonas	-2.883333	-59.966667
G.M., Moulattlet 21	INPA	Brasil	Amazonas	-3.687509	-60.331697
L.F., Coêlho 617	INPA *	Brasil	Amazonas	-2.883333	-59.966667
F.R.C., Costa 1446	INPA	Brasil	Amazonas	-5.731218	-62.274277
F.R.C., Costa 1445	INPA *	Brasil	Amazonas	-5.731218	-62.274277
C.E., Calderón 2495	US *	Brasil	Amazonas	-2.966693	-59.909841
C.E., Calderón et al. 2494	NY *	Brasil	Amazonas	-2.966693	-59.909841
C.E., Calderón 2774	US	Brasil	Amazonas	-8.400268	-63.909273
M.L.S., Carvalho 302	HUEFS	Brasil	Pará	-1.436111	-48.405000
M.L.S., Carvalho 297	HUEFS *	Brasil	Pará	-1.441111	-48.413056
M.L.S., Carvalho 303	HUEFS *	Brasil	Pará	-1.455830	-48.504398
T.R., Soderstrom 1200	K *	Brasil	Pará	-1.455830	-48.504398
T.R., Soderstrom 1199	K *	Brasil	Pará	-1.455830	-48.504398
C.E., Calderón 2058	NY *	Brasil	Pará	-1.455830	-48.504398
C.E., Calderón 2059	NY *	Brasil	Pará	-1.455830	-48.504398
T.R., Soderstrom 1191	NY *	Brasil	Pará	-1.455830	-48.504398
C.E., Calderón 2269	NY	Brasil	Pará	-0.894245	-52.978415
J.A., Ratter R5878	K *	Brasil	Roraima	3.433333	-61.733333
X., Londoño 531	US	Colômbia	Amazonas	-1.442912	-71.572395
T.R., Soderstrom 1423	US *	Colômbia	Amazonas	-4.204080	-69.938236
S., Laegaard 71285	US	Equador	Loja	-0.950000	-76.216700
S., Laegaard 71289	US	Equador	Loja	-0.950000	-76.216700
A.D., Poulsen 78388	US *	Equador	Napo	-0.018909	-76.201189
A.D., Poulsen 80439	US *	Equador	Napo	-0.018909	-76.201189
M.C.E., Cerón 4065	US *	Equador	Napo	-0.916667	-76.183333
W.A., Archer 2524	US *	Guiana	Barima-Waini	7.488242	-59.656449
J., Hoock 1004	US *	Guiana Francesa	Cayenne	4.922420	-52.313453
A.R., Roques 19839	P	Guiana Francesa	Cayenne	4.920384	-52.331578
P., Sagot 925	U ! *	Guiana Francesa	Sem informações	3.933887	-53.125780
J., Hoock 185	P	Guiana Francesa	Village Tolinga-Machiri	-2.719802	-54.265103
P., Sagot s/n	P	Guiana Francesa	Village Tolinga-Machiri	-2.719802	-54.265103
T.C., Plowman 7154	US *	Peru	Loreto	-3.166793	-71.816683
A.H., Gentry 21024	US *	Peru	Loreto	-3.99765	-73.276904
D. J. van 1798	NU	Suriname	Brownsweeg	5.011710	-55.163040
J. P., Schulz 9920	US *	Suriname	Saramacca	5.724080	-55.668967
J.B.B. 9920	US	Suriname	Saramacca	5.724080	-55.668967
J., Schulz Lbb-10421	US *	Suriname	Sem informações	3.919305	-56.027783

		B.E., Hammel 21368	US *	Suriname	Sipaliwini	3.220000	-54.250000
		B., Maguire 53980	SP *	Suriname	Sipaliwini	3.333333	-56.816667
		U.P., Raghoenandan et al.	U *	Suriname	Sem informações	2.966667	-54.583333
		G., Davidse 2455	US *	Trindade & Tobago	Arima	10.631941	-61.284541
		G., Davidse 2467	US *	Trindade & Tobago	Brass seco	10.746040	-61.271453
		W.E., Broadway 8122	US	Trindade & Tobago	Caparo	10.449312	-61.328312
		G., Davidse 2586	SP	Trindade & Tobago	Le Brea	10.235592	-61.621965
		N.L., Britton 2530	US *	Trindade & Tobago	Mayaro	10.220459	-61.070805
		W.E., Broadway 2375	MO	Trindade & Tobago	Sem informações	10.696018	-61.229233
		A.S., Hitchcock 10127	US	Trindade & Tobago	Tabaquite	10.382658	-61.298415
		G., Davidse 22966	US *	Venezuela	Bolivar	5.566667	-62.533333
		J.A., Steyermark 88001	US *	Venezuela	Bolivar	8.418072	-62.215880
		L.G., Clark 1529	US *	Venezuela	Sucre	10.530000	-63.170000
	<i>P. tenella</i>	D., Cardoso 3226	HUEFS *	Brasil	Amazonas	-4.037964	-69.845678
		L.P., Queiroz 15800	HUEFS *	Brasil	Amazonas	-4.021667	-69.504444
		M. Silveira 4257	RB *	Brasil	Amazonas	-8.755694	-67.402412
		G.T., Prance 23942	NY ! *	Brasil	Amazonas	-4.536014	-71.623640
		A.L., Rudas 2804	MO	Colômbia	Amazonas	-3.1833300	-70.3333300
		N., Satomi 191	US	Colômbia	Caquetá	1.082144	-75.196743
		S., Lægaard 52505	US *	Equador	Napo	0.0000000	-79.2000000
		S., Lægaard 52516	US *	Equador	Napo	0.0000000	-79.2000000
		C.E., Cerón 5032	US *	Equador	Napo	-1.016700	-75.783300
		A.D., Poulsen 79066	US	Equador	Napo	-0.000137	-76.199984
		A.D., Poulsen 79332	US *	Equador	Napo	-0.000137	-76.199984
		S., Lægaard 52577	MO	Equador	Napo	0.0000000	-79.2000000
		S., Lægaard 52580	MO	Equador	Napo	0.0000000	-79.2000000
		M.C., Céron 5038	US *	Equador	Orellana	-1.016700	-75.783300
		A.D., Poulsen 80982	MO	Equador	Sucumbíos	0.0000000	-76.2000000
		S., Lægaard 51092	US	Equador	Sucumbíos	0.0000000	-76.200000
		P.J.M., Maas 6327	US *	Peru	Loreto	-5.066572	-73.849189
		C.L., Haxaire 2675	18543	Peru	Loreto	-0.9908333	-74.2572222
		C.L., Haxaire 2557	MO	Peru	Loreto	-1.0000000	-74.3333300
		J.C., Revilla 3331	US *	Peru	Loreto	-3.7480500	-73.2472200
		P.J.M., Maas et al. 8313	UNL	Peru	Loreto	-3.786223	-73.338985
MATA ATLÂNTICA	AFI	C.E., Calderón 2449	NY *	Brasil	Bahia, Ilhéus	-14.788900	-39.049400
		J.L., Hage et al. 1950	K *	Brasil	Bahia, Ilhéus	-14.788900	-39.049400
		R.P., Oliveira 2251	HUEFS *	Brasil	Bahia, Ilhéus	-14.922778	-39.039722
		A.M., de Carvalho 1631	K *	Brasil	Bahia, Ilhéus	-14.788900	-39.049400
		K.R.B., Leite 64	HUEFS *	Brasil	Bahia, Ilhéus	-14.592778	-39.060000
		S.A., Renvoize 4313	K *	Brasil	Bahia, Ilhéus	-14.788900	-39.049400
		F.O., Zuloaga 2480	US	Brasil	Bahia, Ilhéus	-14.788900	-39.049400
		L.A., Mattos-Silva 2042	HUEFS	Brasil	Bahia, Ilhéus	-14.788900	-39.049400
		T.R., Soderstrom 2225	K !*	Brasil	Bahia, Una	-15.293300	-39.075298
		W.W., Thomas 11212	HUEFS *	Brasil	Bahia, Una	-15.166660	-39.066660
		S.C., de Sant'Ana 798	NY *	Brasil	Bahia, Una	-15.150000	-39.083333
		W.W., Thomas 12724	NY *	Brasil	Bahia, Una	-15.299830	-39.003983

	J.G., Jardim 1991	NY *	Brasil	Bahia, Una	-15.305600	-39.005000
	A.M., Amorim 2025	NY *	Brasil	Bahia, Una	-15.150000	-39.080000
	M.L., Guedes 30704	ALCB *	Brasil	Bahia, Una	-15.492222	-39.131111
	L.A., Mattos Silva 3383	ALCB *	Brasil	Bahia, Una	-15.283333	-39.066667
	J.A., Lombardi 7184	HUEFS *	Brasil	Bahia, Una	-15.300000	-39.083333
	M.L.S., Carvalho 317	HUEFS *	Brasil	Bahia, Una	-15.293300	-39.075298
	E.N., de Matos 42	HUEFS *	Brasil	Bahia, Una	-15.333333	-39.000000
	D.N., Carvalho 397	HUEFS *	Brasil	Bahia, Una	-15.293300	-39.075298
	E.B., Santos 237	K *	Brasil	Bahia, Una	-15.293300	-39.075298
	L.A., Mattos-Silva 1367	K *	Brasil	Bahia, Una	-15.293300	-39.075298
AFII	F. M. Ferreira 1374	RB *	Brasil	Bahia, Cairu	-13.629167	-38.93
	M.L.S., Carvalho 277	HUEFS *	Brasil	Bahia, Canavieiras	-15.553333	-38.966667
	J.G., Jardim 4071	HUEFS *	Brasil	Bahia, Canavieiras	-15.581389	-38.973056
	T.S., dos Santos 3178	US *	Brasil	Bahia, Itacaré	-14.277500	-38.996700
	R.M., Harley 18306	K # *	Brasil	Bahia, Itacaré	-14.283330	-38.983330
	R.M., Harley 17569	NY *	Brasil	Bahia, Itacaré	-14.300000	-38.983330
	M.L.S., Carvalho 683	ALCB	Brasil	Bahia, Itacaré	-14.279910	-38.99420
	M.L.S., Carvalho 703	ALCB	Brasil	Bahia, Itacaré	-14.294210	-38.985510
	M.L.S., Carvalho 704	ALCB	Brasil	Bahia, Itacaré	-14.301410	-38.994310
	R. M., Harley 18543	K # *	Brasil	Bahia, Maraú	-13.950000	-38.950000
	R. S., Pinheiro 2130	US # *	Brasil	Bahia, Nova Viçosa	-17.891899	-39.371899
	M.L.S., Carvalho 282	HUEFS *	Brasil	Bahia, Salvador	-12.971100	-38.510799
	C.E., Calderón 2047	US # *	Brasil	Bahia, St. Cruz Cabrália	-16.250000	-39.083330
	C.E., Calderón 2197	NY # *	Brasil	Bahia, St. Cruz Cabrália	-16.333333	-39.133333
	R.S., Pinheiro 1706	US *	Brasil	Bahia, Santa luzia	-15.429400	-39.334202
	J.G.,Carvalho Sobrinho 67	ESA *	Brasil	Bahia, Santa Terezinha	-12.771900	-39.523300
	M.L.S., Carvalho 278	HUEFS *	Brasil	Bahia, Serra Grande	-15.553500	-38.966940
	C.E., Calderón 2244	K # *	Brasil	Bahia, Valença	-13.300000	-39.016660
	A.M., de Carvalho 343	K # *	Brasil	Bahia, Valença	-13.370300	-39.073101
	P., Fiaschi 2526	HUEFS	Brasil	Bahia, Valença	-15.328889	-39.090278
	J.R., Maciel 568	HUEFS	Brasil	Pernambuco, Igarassu	-7.848611	-34.989167
	B. J., Pickel 3281	US *	Brasil	Pernambuco, Ipojuca	-8.398890	-35.063900
	M., Ataíde 128	HUEFS	Brasil	Pernambuco, Ipojuca	-8.398890	-35.063900
	M.L.S., Carvalho 310	HUEFS	Brasil	Pernambuco, Ipojuca	-8.398890	-35.063900
	M.L.S., Carvalho 313	HUEFS	Brasil	Pernambuco, Ipojuca	-8.455278	-34.988889
	M.L.S., Carvalho 420	HUEFS	Brasil	Rio Grande do Norte	-6.399393	-35.003554
	J.G., Jardim 6251	NY *	Brasil	Rio Grande do Norte	-6.377778	-35.022778
AFIII	C.E., Calderón 2181	K *	Brasil	Bahia, Aurelino Leal	-14.330000	-39.400000
	T.R., Soderstrom 2137	US	Brasil	Bahia, Belmonte	-15.863100	-38.882801
	M.L.S., Carvalho 308	HUEFS	Brasil	Bahia, Igrapiúna	-13.816667	-39.166670
	K.M., Pimenta 6	HUEFS *	Brasil	Bahia, Igrapiúna	-13.816667	-39.116667
	K.M., Pimenta 33	HUEFS *	Brasil	Bahia, Igrapiúna	-13.816667	-39.116667
	K.M., Pimenta 48	HUEFS	Brasil	Bahia, Igrapiúna	-13.826400	-39.142200
	K.M., Pimenta 52	HUEFS	Brasil	Bahia, Igrapiúna	-13.826400	-39.142200
	K.M., Pimenta 61	HUEFS	Brasil	Bahia, Igrapiúna	-13.816667	-39.116667
	K.M., Pimenta 153	HUEFS	Brasil	Bahia, Igrapiúna	-13.816667	-39.116667

K.M., Pimenta 194	HUEFS	Brasil	Bahia, Igrapiúna	-13.816667	-39.183333
A.M.V., de Carvalho 4364	NY *	Brasil	Bahia, Ilhéus	-14.930000	-39.070000
C.E., Calderón et al. 2177	K *	Brasil	Bahia, Itacaré	-14.277500	-38.996700
A.V., Popovkin 1305	HUEFS *	Brasil	Bahia, Entre Rios	-12.166667	-37.966667
C.E., Calderón 2255	K *	Brasil	Bahia, Jaguaquara	-13.541700	-39.920000
M.L.C., Neves 74	HUEFS *	Brasil	Bahia, Santa Terezinha	-12.869722	-39.476944
C.E., Calderón et al. 2248	NY *	Brasil	Bahia, Ubaíra	-13.268100	-39.662800
T. S., Santos et al. 4081	K *	Brasil	Bahia, Una	-15.191667	-39.187778
I.L.C., Oliveira 14	HUEFS *	Brasil	Bahia, Una	-15.191667	-39.187778
C. E., Calderón 2230	K *	Brasil	Bahia, Wenceslau Guimaraes	-13.700000	-39.500000
J.G., Jardim 4162	NY *	Brasil	Bahia, Cairú	-13.563333	-39.033333
M.L.S., Carvalho 324	HUEFS	Brasil	Bahia, Cairú	-13.486900	-39.043900
M.L.S., Carvalho 322	HUEFS *	Brasil	Bahia, Igrapiúna	-13.826400	-39.142200
M.L.S., Carvalho 323	HUEFS	Brasil	Bahia, Igrapiúna	-13.826400	-39.142200
J.G., Jardim 3169	NY	Brasil	Bahia, Ilhéus	-14.781940	-39.069160
R.P., Oliveira 731	HUEFS	Brasil	Bahia, Ilhéus	-14.950000	-39.016667
T.R., Soderstrom 2215	US *	Brasil	Bahia, Itacaré	-14.277500	-38.996700
C. E., Calderón 2238	NY *	Brasil	Bahia, Nilo Peçanha	-13.650000	-39.130000
M.L.S., Carvalho 309	HUEFS *	Brasil	Pernambuco, Igarassu	-7.834170	-34.906399
G., Martinelli 15101B	RB *	Brasil	Pernambuco, Igarassu	-7.848611	-34.989167
D., Andrade-Lima 553969	HUEFS	Brasil	Pernambuco, Timbaúba	-7.505280	-35.318298
T. R., Soderstrom 2140	US	Brasil	Bahia, Belmonte	-15.863100	-38.882801
C. E., Calderón 2226	NY *	Brasil	Bahia, Ibirataia	-13.930000	-39.630000
C.E., Calderón 2360	US	Brasil	Bahia, Ibirataia	-14.066900	-39.640598
R.P., Oliveira 732	HUEFS *	Brasil	Bahia, Ibirataia	-14.066900	-39.640598
K.M., Pimenta 59	HUEFS	Brasil	Bahia, Igrapiúna	-13.826400	-39.142200
C. E., Calderón 2178	K *	Brasil	Bahia, Itacaré	-14.320000	-39.100000
M.L.S., Carvalho 279	HUEFS *	Brasil	Bahia, Itacaré	-14.277500	-38.996700
M.L.S., Carvalho 318	HUEFS	Brasil	Bahia, Ituberá	-13.732200	-39.149200
M.L.S., Carvalho 320	HUEFS	Brasil	Bahia, Ituberá	-13.732200	-39.149200
T. R., Soderstrom 2171	K *	Brasil	Bahia, Ubaíra	-13.268300	-39.662800
L.A., Mattos Silva 3592	ALCB	Brasil	Bahia, Uma	-15.283333	-39.066667
F.M., Ferreira 2075	HUEFS	Brasil	Bahia, Uruçuca	-14.593100	-39.284401
W. W., Thomas 10401	NY *	Brasil	Bahia, Uruçuca	-14.423300	-39.060600

Tabela S2. Teste de validação cruzada para calcular a porcentagem de vezes em que as linhagens ou grupos foram classificados corretamente e, portanto, conseguiram ser distinguidos pela forma foliar basal. Porcentagem desejável > 60%. Em cinza: valores para os pares que apresentaram diferença significativa entre as formas foliares.

Linhagem	<i>Piresia goeldii</i> 1	<i>P. goeldii</i> 2	<i>P. macrophylla</i>	<i>P. sympodica</i>	<i>P. tenella</i>	AFI	AFII	AFIII
<i>P. goeldii</i> 1								
<i>P. goeldii</i> 2	63.62%							
<i>P. macrophylla</i>	55.47%	59%						
<i>P. sympodica</i>	92.19%	90%	87%					
<i>P. tenella</i>	95.83%	95.83%	92.25%	89.39%				
AFI	96.66%	100%	100%	87.62%				
AFII	96.66%	97.82%	96.42%	78%				
AFIII	62%	63,94%	73.21%	78.4%	87.49%	93.05%	89.94%	

Tabela S3. Teste de validação cruzada para calcular a porcentagem de vezes em que as linhagens ou grupos foram classificados corretamente e, portanto, conseguiram ser distinguidos pela forma foliar mediana. Porcentagem desejável > 60%. Em cinza: valores para os pares que apresentaram diferença significativa entre as formas foliares.

Linhagem	<i>Piresia goeldii</i> 1	<i>P. goeldii</i> 2	<i>P. macrophylla</i>	<i>P. sympodica</i>	<i>P. tenella</i>	AFI	AFII	AFIII
<i>P. goeldii</i> 1								
<i>P. goeldii</i> 2	60.57%							
<i>P. macrophylla</i>	75%	77.97%						
<i>P. sympodica</i>	64.81%	61.90%	67.85%					
<i>P. tenella</i>	95.83%	86.30%	87.5%	80.35%				
AFI	96.42%	92.85%	87.5%	95.23%	65,47%			
AFII	95%	85.47%	75%	82.85%	45%	45%		
AFIII	88.55%	76.33%	81.61%	78.71%	92.88%	100%	92.05%	

Códigos utilizados

Para as análises de sobreposição de nicho ecológico:

Before starting

Prior to the analyses, we recommend all users to check the latest version of R at <http://www.r-project.org/> and to make sure that they are using the updated versions of their installed R packages. Users can automatically update their installed packages with the following code:

```
# Update installed packages
update.packages(checkBuilt = TRUE, ask = FALSE)
```

The analysis presented here makes use of the following R packages available at CRAN. Use the following code to install them.

```
# Install packages
install.packages("knitr")
install.packages("spThin")
install.packages("rgeos")
install.packages("sp")
install.packages("maptools")
install.packages("raster")
install.packages("ecospat")
install.packages("here")
install.packages("tidyverse")
install.packages("rnaturalearth")
install.packages("stars")
install.packages("sf")
install.packages("ade4")
```

Once installed, load them.

```
# Load packages
library(knitr)
library(spThin)
library(rgeos)
library(sp)
library(maptools)
library(raster)
library(ecospat)
library(here)
library(tidyverse)
library(sf)
library(rnaturalearth)
library(stars)
library(readxl)
library(colorspace)
library(ade4)
```

Data

Load the occurrence records

Load the occurrence records into the R environment.

```
occ.points <- read.csv(here("data", "Species_Piresia.csv"), sep = ";")
```

Transform Lat and Long columns in numeric values.

```
occ.points$lat <- as.numeric(occ.points$lat)
occ.points$long <- as.numeric(occ.points$long)
```

The loaded table includes 258 occurrence records.

Thining occurrence records

The occurrence records gathered (see the methods section of the manuscript, for the description of how we obtained the data) are not free from geographical sample bias. To minimize this problem, we applied a thinning procedure using the `spThin` package to make sure that all the points have at least a minimum distance of 10km from each other (see Aiello-Lammens et al. 2014 for the algorithm description).

```
species <- unique(occ.points$Species)
occ.points.thin <- list()

for (i in seq_along(species)) {
  occ.points.thin[[i]] <- occ.points %>%
    filter(Species == species[i]) %>%
    thin(
      verbose = FALSE,
      lat.col = "lat",
      long.col = "long",
      spec.col = "Species",
      thin.par = 5,
      reps = 1,
      write.files = FALSE,
      write.log.file = FALSE,
      locs.thinned.list.return = TRUE
    )
}
occ.points.thin <- lapply(occ.points.thin, "[", 1)
names(occ.points.thin) <- species
```

After the thinning procedure the number of occurrence points is reduced for each species to n = AF I 7, AF II 17, AF III 27, P. goeldii I (West) 22, P. goeldii II (East) 26, P. macrophylla 13, P. sympodica 47, P. tenella 14.

Define the regions to be tested

The first step is to define the number of groups (regions) to be tested. In the follow case we choose 8 groups.

```
n.groups <- length(species)
```

Now define the name of the groups, in the same geographical order of the groups. You can also define the codes to be used in the tables.

```
g.names <- species
g.codenames <- g.names
```

It is also necessary to set what colors will be used in the next plots for each group (using the same order as the names). Change the colors according to your preferences.

```
g.colors <- c("mediumpurple", 'darkgreen', 'blue', 'red',
              "gold", "deeppink", "black", "darkorchid4")
```

To check the distribution of the occurrence records, we will map them in a world context.

```
occ.points.thin2 <- do.call(rbind, occ.points.thin) %>%
  tibble::rownames_to_column(var = "species") %>%
  mutate(species = gsub("\\.[^\\.]+$", "", species, perl = TRUE),
         species = factor(species, g.names))
world <- ne_countries(continent = "south america",
                     scale = "medium", returnclass = "sf")

g <- ggplot() +
  geom_sf(data = world) +
  theme_minimal() +
  geom_point(occ.points.thin2, mapping = aes(Longitude, Latitude,
                                             col = species),
            size = .3) +
  scale_color_manual(values = g.colors) +
  xlab("") +
  ylab("") +
  theme(
    strip.text = element_text(face = "italic"),
    legend.text = element_text(face = "italic"),
    legend.position = "none"
  )
g1 <- g + facet_wrap(species ~ ., ncol = 3, nrow = 4)
g1

loc <- here("Figures", "Figure1.tiff")
ggsave(loc, g1)

## Saving 16 x 9 in image
```

Background definition

An important step in the niche analysis is the definition of the background. Here we applied a background based on a minimum convex polygon (MCP) made from the occurrence records of each group. Additionally to the MCP we add a buffer around it. The polygon buffer size for the background (in degrees) can be changed below. We chose 2 degrees based on the species dispersion.

```
buffer.size <- 2
```

We define a minimum convex polygon (MCP) function below (this function was obtained from <https://github.com/ndimhypervol/wallace>).

```
mcp <- function(xy) {
  xy <- as.data.frame(coordinates(xy))
  coords.t <- chull(xy[, 1], xy[, 2])
  xy.bord <- xy[coords.t, ]
  xy.bord <- rbind(xy.bord[nrow(xy.bord), ], xy.bord)
  return(SpatialPolygons(list(Polygons(list(Polygon(as.matrix(xy.bord))),
    1))))
}
```

Enviromnental variables

Soil data:

```
variables1 <- raster::stack(here("Data/soil_raster.tif"))
```

Climate data:

```
variables2 <- raster::stack(list.files(
  here("pres"),
  pattern = "bio",
  full.names = TRUE))
```

All variables:

```
variables <- raster::stack(variables1, variables2)
```

You can also check the variables, by mapping them.

```
plot(variables)
```

Group assigning

Once, we have the occurrence data, the environmental data, the defined groups and their background parameters chosen, we can prepare the data for the analysis. Below we use the occurrence points to generate the MCP plus a buffer defined by the user for the background (see above). Next, the variable values per group are extracted from the species occurrence points and from the background (defined above). Finally we plot the resulting groups with their respective backgrounds.

```
# Empty objects
g.assign <- occ.points.thin2$species
xy.mcp <- list()
back.env <- list()
spec.env <- list()
row.sp <- list()

united <- st_union(st_make_valid(world))

# Loop
for (i in 1:n.groups) {
  # Save row numbers per species
```

```

g.limit <- g.assign == species[i]
row.sp[[i]] <- which(g.limit)

# Background polygon
mcp.occ <- mcp(as.matrix(occ.points.thin2[g.limit, -1]))
xy.mcp.i <- gBuffer(mcp.occ, width = buffer.size) %>%
  st_as_sf() %>%
  st_set_crs(value = st_crs(world))

xy.mcp[[i]] <- st_intersection(xy.mcp.i, united)
xy.mcp[[i]]$species <- species[i]
# Background environment
extract_temp <- raster::extract(variables, as_Spatial(xy.mcp[[i]]))
back.env[[i]] <- na.exclude(do.call(rbind.data.frame,
                                   extract_temp))

# Species environment
spec.env[[i]] <- na.exclude(raster::extract(variables,
                                             occ.points.thin2[g.limit, -1]))
}

```

Map buffers:

```

xy.mcp.is <- do.call(rbind, xy.mcp)
xy.mcp.is$species <- factor(xy.mcp.is$species, xy.mcp.is$species)

g <- ggplot() +
  geom_sf(data = filter(world, continent == "South America")) +
  theme_minimal() +
  geom_sf(data = xy.mcp.is, aes(col = species)) +
  geom_point(occ.points.thin2, mapping = aes(Longitude, Latitude,
                                             col = species),
             size = .3) +
  scale_color_manual(values = g.colors) +
  xlab("") +
  ylab("") +
  theme(
    strip.text = element_text(face = "italic"),
    legend.text = element_text(face = "italic"),
    legend.position = "none",
    axis.text.x = element_text(angle = 45, hjust = 1))
g1 <- g + facet_wrap(species ~ ., ncol = 3, nrow = 4)
g1

loc <- here("Figures", "Figure2.tiff")
ggsave(loc, g1)

```

Saving 16 x 9 in image

Save the occurrence points table.

```

write.csv(occ.points.thin2,
  file = here("Data", "occurrences.txt"),
  row.names = FALSE)

```

Now we organize the final tables to be used.

```

# Occurrence points per group
g.occ.points <- occ.points.thin2
colnames(g.occ.points)[1] <- "Groups"
# Environmental values for the background
all.back.env <- do.call(rbind.data.frame, back.env)
# Environmental values for the species occurrence points
all.spec.env <- do.call(rbind.data.frame, spec.env)
# Environmental values all together
data.env <- rbind(all.spec.env, all.back.env)

```

Check the number of occurrence records per region.

```
table(g.occ.points[, 1])
```

AF I	AF II	AF III
7	17	27

P. goeldii I (West) P. goeldii II (East) P. macrophylla 22 26 13 P. sympodica P. tenella 47 14

Niche comparissons

The niche analyzes and comparisons follow the framework developed by Broennimann et al. (2012) and its derivations (see methods section in the manuscript).

PCA

We chose to apply a PCA (Principal Component Analysis) considering all the environments together, as it presented the best performance when comparing the niches (Broennimann et al., 2012).

```

# Weight matrix
w <- c(rep(0, nrow(all.spec.env)), rep(1, nrow(all.back.env)))
# PCA of all environment
pca.cal <- dudi.pca(data.env, row.w = w, center = TRUE,
                    scale = TRUE, scannf = FALSE, nf = 2)

```

Once we have the pca results, we need the first and second eigenvector values for the background and for the occurrence records per group.

```

# Rows in data corresponding to sp1
adition <- cumsum(c(0, sapply(back.env, nrow)))
begnd <- nrow(all.spec.env)
# Empty list to save the results
scores.back <- list()
scores.spec <- list()

# Assigning the values
for (i in 1:n.groups) {
  scores.spec[[i]] <- pca.cal$li[row.sp[[i]], ]
  pos <- (begnd[1] + adition[i] + 1):(begnd[1] + adition[i + 1])
  scores.back[[i]] <- pca.cal$li[pos, ]
}

total.scores.back <- do.call(rbind.data.frame, scores.back)

```

Environmental space

An environmental space is generated based on the pca values calculated for the background and the occurrence records. We defined the resolution of this two-dimensional space grid below.

```
R <- 100
```

Next, we modeled the species density in the environmental grid, considering the observed occurrence density and the availability of the conditions in the background.

```
z <- list()

for (i in 1:n.groups) {
  z[[i]] <- ecospat.grid.clim.dyn(total.scores.back,
                                scores.back[[i]],
                                scores.spec[[i]],
                                R = R)
}

## Registered S3 methods overwritten by 'adehabitatMA':
##   method                      from
##   print.SpatialPixelsDataFrame sp
##   print.SpatialPixels         sp
```

Niche overlap

For the niche overlap, we calculate the D metric and its significance, using a similarity test. We define the number of interactions for the similarity test below (see the methods section in the manuscript for details).

```
rep <- 100
```

Once the number of interactions is defined, we can generate the values. Additionally, we calculate the partition of the non-overlapped niche, among niche unfilling, expansion and stability (see methods in the manuscript).

```
# Empty matrices
D <- matrix(nrow = n.groups, ncol = n.groups)
rownames(D) <- colnames(D) <- g.codenames
unfilling <- stability <- expansion <- sim <- D

for (i in 2:n.groups) {
  for (j in 1:(i - 1)) {

    x1 <- z[[i]]
    x2 <- z[[j]]

    # Niche overlap
    D[i, j] <- ecospat.niche.overlap(x1, x2, cor = TRUE)$D

    # Niche similarity
    sim[i, j] <- ecospat.niche.similarity.test(x1, x2, rep)$p.D
    sim[j, i] <- ecospat.niche.similarity.test(x2, x1, rep)$p.D
```

```

# Niche Expansion, Stability, and Unfilling
index1 <- ecospat.niche.dyn.index(x1, x2,
                                intersection = NA)$dynamic.index.
W
index2 <- ecospat.niche.dyn.index(x2, x1,
                                intersection = NA)$dynamic.index.
W
expansion[i, j] <- index1[1]
stability[i, j] <- index1[2]
unfilling[i, j] <- index1[3]
expansion[j, i] <- index2[1]
stability[j, i] <- index2[2]
unfilling[j, i] <- index2[3]
}
}

```

Numeric results

Below we present the results for each metric, among all the groups.

D value:

```
kable(D, digits = 3, format = "markdown")
```

Niche similarity null model (p-values):

```
kable(sim, digits = 3, format = "markdown")
```

Niche Unfilling:

```
kable(unfilling, digits = 3, format = "markdown")
```

Niche Expansion:

```
kable(expansion, digits = 3, format = "markdown")
```

Niche Stability:

```
kable(stability, digits = 3, format = "markdown")
```

Figure results

Individual niche plots

We developed some modifications in the plot.niche function available at Broennimann et al 2012. The modifications include more options and flexibility to the plot.

```

plot.niche.mod <- function(z, name.axis1 = "PC1", name.axis2 = "PC2",
                           cor = F, corte, contornar = TRUE,
                           densidade = TRUE, quantis = 10,
                           back = TRUE, x = "red", title = "",
                           i) {

  cor1 <- function(cores.i, n) {
    al <- seq(0, 1, (1 / n))
    cores <- numeric(length(n))
    for (i in 1:n) {
      corespar <- col2rgb(cores.i) / 255
      cores[i] <- rgb(corespar[1, ], corespar[2, ],
                     corespar[3, ], alpha = al[i])
    }
  }
}

```

```

    }
    return(cores)
  }

a1 <- colorRampPalette(c("transparent",cor1(x, quantis)), alpha = TRUE
)

xlim <- c(min(sapply(z, function(x){min(x$x)})),
          max(sapply(z, function(x){max(x$x)})))

ylim <- c(min(sapply(z, function(x){min(x$y)})),
          max(sapply(z, function(x){max(x$y)})))

graphics::image(z[[1]]$x, z[[1]]$y,
                t(as.matrix(z[[i]]$z.uncor))[, nrow(as.matrix(z[[i]]$z
.uncor)):1],
                col = "white",
                ylim = ylim, xlim = xlim,
                zlim = c(0.000001, max(as.matrix(z[[1]]$z.uncor), na.r
m = T)),
                xlab = "PC1", ylab = "PC2", cex.lab = 1.5,
                cex.axis = 1.4)

abline(h = 0, v = 0, lty = 2)

if (back) {
  contour(z[[i]]$x, z[[i]]$y,
          t(as.matrix(z[[i]]$Z))[, nrow(as.matrix(z[[i]]$Z)):1],
          add = TRUE, levels = quantile(z[[i]]$Z[z[[i]]$Z > 0],
                                         c(0, 0.5)), drawlabels = FALSE
,
          lty = c(1, 2), col = x, lwd = 1)
}

if (densidade) {
  image(z[[i]]$x, z[[i]]$y, t(as.matrix(z[[i]]$z.uncor))[, nrow(as.mat
rix(z[[i]]$z.uncor)):1], col = a1(100), add = TRUE)
}

if(contornar){
  contour(z[[i]]$x, z[[i]]$y, t(as.matrix(z[[i]]$z.uncor))[, nrow(as.m
atrix(z[[i]]$z.uncor)):1],
          add = TRUE, levels = quantile(z[[i]]$z.uncor[z[[i]]$z.uncor
> 0],
                                         seq(0, 1, (1 / quantis))),
          drawlabels = FALSE, lty = c(rep(2,(quantis - 1)), 1),
          col = cor1(x, quantis), lwd = c(rep(1, (quantis - 1)), 2))
}

title(title)
box()
}

```

We applied this function here to plot all individual results per group. The continuous line represent the 100% of the available environmental background and the dashed line represents the 50% most common conditions.

```
for (i in 1:n.groups) {
  plot.niche.mod(z, name.axis1 = "PC1", name.axis2 = "PC2",
    cor = F, corte, contornar = FALSE,
    densidade = TRUE, quantis = 10,
    back = TRUE, x = g.colors[i], title = g.names[i], i)
}
```

Multiple niche plots

We also modified the same function to allow multiple regions/species plots.

```
plot.niche.all <- function(z, n.groups, g.names,
  contornar = TRUE,
  densidade = TRUE,
  quantis = 10,
  back = TRUE, title = "",
  g.colors, n = 5,
  cor1) {

  # Color func
  cor1 <- function(cores.i, n) {
    al <- seq(0,1,(1/n))
    cores <- numeric(length(n))
    for (i in 1:n) {
      corespars <- col2rgb(cores.i)/255
      cores[i] <- rgb(corespars[1, ], corespars[2, ],
        corespars[3, ], alpha = al[i])
    }
    return(cores)
  }

  a <- list()
  for (i in 1:n.groups) {
    a[[i]] <- colorRampPalette(c("transparent", cor1(g.colors[i], n)),
      alpha = TRUE)
  }

  xlim <- c(min(sapply(z, function(x){min(x$x)})),
    max(sapply(z, function(x){max(x$x)})))

  ylim <- c(min(sapply(z, function(x){min(x$y)})),
    max(sapply(z, function(x){max(x$y)})))

  image(z[[1]]$x, z[[1]]$y, t(as.matrix(z[[1]]$z.uncor))[, nrow(as.matri
x(z[[1]]$z.uncor)):1], col = "white",
    ylim = ylim, xlim = xlim,
    zlim = c(0.000001, max(as.matrix(z[[1]]$Z), na.rm = T)),
    xlab = "PC1", ylab = "PC2", cex.lab = 1.5,
    cex.axis = 1.4)
```

```

abline(h = 0, v = 0, lty = 3)
box()

if (back) {
  for(i in 1:n.groups) {
    contour(z[[i]]$x, z[[i]]$y, t(as.matrix(z[[i]]$Z))[, nrow(as.matri
x(z[[i]]$Z)):1], add = TRUE,
           levels = quantile(z[[i]]$Z[z[[i]]$Z > 0], c(0, 1)),
           drawlabels = FALSE, lty = c(2),
           col = g.colors[i], lwd = 1)
  }
}

if (densidade) {
  for(i in 1:n.groups) {
    image(z[[i]]$x, z[[i]]$y, t(as.matrix(z[[i]]$z.uncor))[, nrow(as.m
atrix(z[[i]]$z.uncor)):1],
         col = a[[i]](100), add = TRUE)
  }
}

if(contornar){
  for(i in 1:n.groups) {
    contour(z[[i]]$x, z[[i]]$y, t(as.matrix(z[[i]]$z.uncor))[, nrow(as
.matrix(z[[i]]$z.uncor)):1], add = TRUE,
           levels = quantile(z[[i]]$z.uncor[z[[i]]$z.uncor > 0],
                             seq(0, 1, (1/quantis)))[quantis],
           drawlabels = FALSE, lty = rev(c(rep(2,(quantis - 1)), 1)),
           col = rev(cor1(g.colors[i], quantis)),
           lwd = rev(c(rep(1, (quantis - 1)), 2)))
  }
}
}

```

The results can be seen here. The strong contours represent the 20% highest values of density, and the dashed thin lines represent 100% of the background available in each region.

```

plot.niche.all(z, n.groups, g.names,
               contornar = TRUE,
               densidade = TRUE,
               quantis = 4,
               back = FALSE, title = "",
               g.colors, n = 3,
               cor1)

plot.niche.all(z, n.groups, g.names,
               contornar = TRUE,
               densidade = TRUE,
               quantis = 4,
               back = TRUE, title = "",

```

```
g.colors, n = 3,
cor1)
```

Below the loadings plot (contribution of the variables for each axis). Check the variable codes at <http://www.worldclim.org/bioclim>.

```
loadings <- cbind(cor(data.env, pca.cal$tab[,1]), cor(data.env, pca.cal$
tab[,2]))
colnames(loadings) <- c("axis1", "axis2")
loadings <- loadings[c(1, 12:19, 2:11), ]

barplot(loadings[,1], las = 2, main = "PC1")

barplot(loadings[,2], las = 2, main = "PC2")
```

The arrows representing the contribution of each variable, directly on the environmental space.

```
contrib <- pca.cal$co
eigen <- pca.cal$eig
nomes <- numeric(19)
for (i in 1:19) {
  nomes[i] <- paste('bio', i, sep = "")
}
s.corcircle(contrib[, 1:2] / max(abs(contrib[, 1:2])),
            grid = F, label = nomes, clabel = 1.2)
text(0, -1.1, paste("PC1 (", round(eigen[1]/sum(eigen)*100,2), "%)",
                    sep = ""))
text(1.1, 0, paste("PC2 (", round(eigen[2]/sum(eigen)*100,2), "%)",
                    sep = ""), srt = 90)
```

References Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2015). spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, 38(5), 541-545.

Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., & Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481-497.

Para o teste de Mantel:

Installing and loading required packages:

```
install.packages("readxl")

install.packages("vegan")

library(readxl)

library(vegan)
```

Mantel: Nicho x Forma basal

```
nicho <- as.dist(as.matrix(read_excel("Matriz A_Nicho_transformada.xlsx",
na = "", col_types = "numeric"), [-1]))
```

```
forma_basal <- as.dist(as.matrix(read_excel("Matriz C_Forma Basal.xlsx",
na = "", col_types = "numeric"), [-1]))
```

```
# Mantel Test
```

```
resultado_mantel <- mantel(nicho, forma_basal, method = "pearson", permu-
tations = 999)
```

```
print(resultado_mantel)
```

```
Mantel: Nicho x Forma mediana
```

```
forma_mediana <- as.dist(as.matrix(read_excel("Matriz C_Forma Mediana.xl-
sx", na = "", col_types = "numeric"))[, -1]))
```

```
# Mantel Test
```

```
resultado_mantel <- mantel(nicho, forma_mediana, method = "pearson", per-
mutations = 999)
```

```
print(resultado_mantel)
```

```
Mantel: Nicho x Tamanho basal
```

```
tamanho_basal <- as.dist(as.matrix(read_excel("Matriz C_Tamanho Basal.xl-
sx", na = "", col_types = "numeric"))[, -1]))
```

```
# Mantel Teste
```

```
resultado_mantel <- mantel(nicho, tamanho_basal, method = "pearson", per-
mutations = 999)
```

```
print(resultado_mantel)
```

```
Mantel: Nicho x Tamanho mediana
```

```
tamanho_mediana <- as.dist(as.matrix(read_excel("Matriz C_Tamanho Median-
a.xlsx", na = "", col_types = "numeric"))[, -1]))
```

```
# Mantel Teste
```

```
resultado_mantel <- mantel(nicho, tamanho_mediana, method = "pearson", p-
ermutations = 999)
```

```
print(resultado_mantel)
```

```
print(resultado_mantel)
```

Anexos

Normas da revista



Author Guidelines

1. [Submission](#)
2. [Aims and Scope](#)
3. [Manuscript Categories and Requirements](#)
4. [Preparing Your Submission](#)
5. [Editorial Policies and Ethical Considerations](#)
6. [Previous Reviews](#)
7. [Author Licensing](#)
8. [Publication Process After Acceptance](#)
9. [Data Protection](#)
10. [Post Publication](#)
11. [Editorial Office Contact Details](#)

1. SUBMISSION

Format free submission

Journal of Biogeography now offers [Free Format submission](#) for a simplified and streamlined submission process.

Authors should kindly note that submission implies that the content has not been published or submitted for publication elsewhere except as a brief abstract in the proceedings of a scientific meeting or symposium. All submissions must be concisely and clearly written in English.

New submissions should be made via the Research Exchange submission portal <https://submission.wiley.com/journal/jbi>. For technical help with the submission system, please review our FAQs or contact submissionhelp@wiley.com.

The submission system will prompt authors to use an ORCID iD (a unique author identifier) to help distinguish their work from that of other researchers. [Click here](#) to find out more.

For help with submissions, please contact the Editorial Office at jbiooffice@wiley.com.

2. AIMS AND SCOPE

SCOPE:

The *Journal of Biogeography* publishes research at the intersection of biology and geography that is scientifically important and of broad general interest. We seek papers describing patterns and revealing mechanisms that shape biodiversity, through time, throughout the

planet, from the deep past into the future, and from local to global scales. Papers in any area of biogeography are welcome and should clearly articulate their theoretical foundations and the conceptual advances they contribute. Diverse approaches are encouraged—including ecological, evolutionary, genomic, geographic, empirical, theoretical—from molecules to ecosystems and from microbes to plants and megafauna. Through this broad and inclusive scope, we aim for papers in *Journal of Biogeography* to address understudied, vexing, and urgent questions and to advance basic understanding of the origins, distributions, and fates of all life on Earth.

Manuscripts submitted to *Journal of Biogeography* should be original and innovative, concise, well written, rigorously analyzed and argued, and consequential. While many such studies will be multifaceted, comparative, and draw generalities, we also welcome exceptional case studies that illustrate particularly interesting deviations that, in their aggregate, shift preconceptions.

We support FAIR principles and open data, accessibility to publish and read, and a constructive peer-review process.

VISION:

The *Journal of Biogeography* is the discipline's first and foremost journal. Its established history publishing influential papers in biogeography, its topical breadth, and its strong reputation in the community, provide the foundation for the journal to continue to grow as the most respected journal in the field. Nonetheless, as disciplinary and publishing trends change, to remain at the forefront of biogeography, the journal must innovate such that it represents not only core biogeography but also novel advances in emerging areas. Biogeography is an integrative discipline, and the journal aims to increasingly complement its strong foundations with the most exciting multidisciplinary research.

3. MANUSCRIPT CATEGORIES AND REQUIREMENTS

The Journal publishes articles under the following main headers: 1) **Research Article**, 2) **Letter**, 3) **Methods and Tools**, 4) **Data papers**, 5) **Review and Synthesis**, 6) **Perspective**, and 7) **Correspondence**. All submissions are subject to peer review.

1) Research Article. Research Articles present new biogeographic research, usually resulting from the analysis of a novel question and hypotheses. The main headers in the main text will be Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, and References. A typical Research Article is likely to be composed of the title page (title, structured abstract [≤ 300 words], and other front material), 5–7 pages of text (should not exceed 6,000 words), 2–3 pages of illustrative material (up to ~6 tables and figures, including captions), and 2–3 pages of references (~35 references per page) and other required statements (Conflict of Interest, Data Availability, Author Contributions). If your manuscript exceeds the word limits, you may contact the editorial office and we will assess word counts on a case by case basis. Manuscripts will include tables with their legends above; list of figure legends; and embedded figures. Methods need to be described in a manner that allows a competent practitioner in the field to repeat the study. Authors must allow repeatability by either providing a thorough description of the methods or by providing relevant computer code.

Structured abstracts. Abstracts should be no more than 300 words, presented as a series of factual statements under the following headings: Aim, Location, Taxon, Methods, Results and Main conclusions. The Aim should give a clear statement of the principal research question(s) or hypotheses, the Taxon indicate the main group (e.g., angiosperms), the Methods should

give details of materials/sampling/methods of analysis, and the Main conclusions should give the main take-home message.

2) Letter. Letters present novel and impactful findings in a shorter format. The main headers for Letters will be Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion (alternatively a combined “Results and Discussion”), Acknowledgements, and References. A typical Letter is likely to be composed of the title page (title, short structured abstract [≤ 250 words], , and other frontice material), 4–5 pages of text (should not exceed 4,000 words), 1-2 pages of illustrative material (up to ~4 tables and figures, including captions), and 1-2 pages of references (~35 references per page) and other required statements (Conflict of Interest, Data Availability, Author Contributions). Methods need to be described in a manner that allows a competent practitioner in the field to assess the rigor of the study; additional details enabling repeatability may make substantial use of Supplementary Documentation. Authors must allow repeatability by either providing a thorough description of the methods or by providing relevant computer code.

Structured abstracts. Abstracts for letters follow the guidance provided above, but should be no more than 250 words.

3) Methods and Tools. These are structured as in Research Articles, but the main focus is to present or investigate a new method, rather than to explore a biogeographical problem. Papers in this section are expected to apply new methods to the analysis of biogeographic data and discuss the potential of those methods for advancing the study of the field. The overall word count should not exceed 6,000 words. For an example [click here](#).

4) Data. Datasets that are likely to be of interest to the broader biogeography community are published under this category. Data papers allow scientists to publish and receive credit for work in which the nature of the collected, mobilized, or integrated data more than a specific analysis may be most impactful. The structure of a Data paper should be similar to that of a Research Article. Data papers must include a characterization of overall scope (e.g. organismal, spatial), a description of how the data were collected (protocols), a detailed characterization of all data fields and metadata, information on data records (e.g. SI or in a suitable repository), a section on technical validation, and usage notes addressing potential caveats for analysis and interpretation. Additional analyses that exemplify potential uses of the data are encouraged but not essential. Note that the Data papers category is intended for novel datasets; data used in a published or submitted Research Article should be fully addressed and made available there. The overall word count should not exceed 6,000 words.

5) Review and Synthesis. Papers that have the character of a theoretical synthesis or review, even if incorporating an element of original analysis within them, should use the article type Synthesis. Guidelines are as for Research Articles but the structure and major headings may vary, depending on the approach. A structured abstract is strongly preferred, but if such is not suited to a review-style synthesis then a single-paragraph abstract may be provided instead. Submissions to the Synthesis section may be up to 10,000 words, all inclusive, or more if the additional length is fully justified. Authors of synthesis papers are encouraged to discuss their planned paper with one of the Senior Editors, especially if the length will exceed 10,000 words. For an example click [here](#).

6) Perspective. Perspectives papers should be stimulating and reflective essays providing personal perspectives on key research fields and issues within biogeography. A typical Perspective is likely to be composed of a Title page (should not exceed 4,000 words), 1-2 pages of illustrative material (up to ~4 tables and figures, including captions), and 1-2 pages of references (~35 references per page) and other required statements, and they should include a short, single-paragraph abstract. For an example click [here](#).

7) Correspondence. The Journal welcomes short items of correspondence prompted by papers previously published in this or occasionally in other journals. The text should not normally exceed 2,500 words, inclusive of a short one-paragraph abstract (up to 150 words), and a list of 6–10 keywords, and references.

4. PREPARING THE SUBMISSION

Article Preparation Support

[Wiley Editing Services](#) offers expert help with English Language Editing, as well as translation, manuscript formatting, figure illustration, figure formatting, and graphical abstract design – so you can submit your manuscript with confidence. Also, check out our resources for [Preparing Your Article](#) for general guidance about writing and preparing your manuscript.

Cover Letters

An optional cover letter to the Senior Editors why this paper is of interest to the readers of the Journal should be uploaded separately.

Parts of the Manuscript

The manuscript should be submitted in separate files: main text file with embedded figures; supporting information.

If submitting your manuscript file in LaTeX format via Research Exchange, select the file designation “Main Document – LaTeX .tex File” on upload. When submitting a Latex Main Document, you must also provide a PDF version of the manuscript for Peer Review. Please upload this file as “Main Document - LaTeX PDF.” All supporting files that are referred to in the Latex Main Document should be uploaded as a “LaTeX Supplementary File.”

Any explanatory notes, companion papers etc. for the attention of reviewers should be uploaded under 'Comments to reviewers'.

Main Text File

Important: the journal operates a double anonymous peer review policy. Please anonymize your manuscript and supply a separate title page file.

Anonymized Main Text File

The text file should be presented in the following order:

1. Title
 - ii. A short running title of less than 40 characters
 - iii. Abstract and keywords
 - iv. Main text. The sections of the paper should be presented in the following order: Introduction, Methods, Results, Discussion
 - v. References
 - vi. Data Accessibility Statement
 - vii. Tables (each table complete with title and footnotes)
 - viii. Figure legends and embedded figures
 - ix. Appendices (if relevant)
 - x. Supporting information should be supplied as separate files.

Title. The title should be short and informative, ≤115 characters including spaces, containing major keywords related to the content. The title should not contain abbreviations (see [Wiley's best practice SEO tips](#)) or Latin binomials.

Authorship. For details on eligibility for author listing, please refer to the journal's Authorship policy outlined in the [Editorial Policies and Ethical Considerations](#) section. Only one corresponding author may be included.

Acknowledgements. Contributions from individuals who do not meet the criteria for authorship should be listed, with permission from the contributor, in an Acknowledgements section. Financial and material support should also be mentioned. Thanks to anonymous reviewers and/or the editorial team are unnecessary.

Conflict of Interest Statement. Authors will be asked to provide a conflict of interest statement during the submission process. See 'Conflict of Interest' section in [Editorial Policies and Ethical Considerations](#) for details on what to include in this section. Authors should ensure they liaise with all co-authors to confirm agreement with the final statement.

Abstract and Keywords

Abstracts and keywords are required for some manuscript types. For details on manuscript types that require abstracts and/or keywords, as well as how to prepare them, please refer to the 'Manuscript Categories and Requirements' section. Please provide 6-10 keywords, arranged alphabetically, separated by commas. Note that optimally the most important keywords are repeated in the title and the keywords.

Translated Abstracts

All submissions must be written in English. However, we encourage authors to provide a second abstract in their first language or the language relevant to the country in which the research was conducted. The second abstract will be published with the online version of the article and will not be included in the PDF. Please note that second abstracts will not be copyedited and will be published as provided by the authors, who take responsibility for the accuracy of the translation. Authors who wish to take advantage of this option should include their second abstract alongside their submission, selecting the file type "Translated Abstract Not for Review."

Main Text

The journal uses American and British spelling; however, the two should not be mixed. Spelling of accepted papers will be checked for consistency during the production process.

References

This journal uses APA reference style. Review your [reference style guidelines](#) prior to submission; however, this is for information only and you do not need to format the references in your article. This will instead be taken care of by the typesetter.

Citations to data sources

Some studies (e.g., meta-analyses) use data drawn from multiple published sources. If these sources are not otherwise cited in the main text, they should be listed in one or more appendices with titles similar to the following: "Appendix 1 – Data sources". These data appendices will be printed in the main paper (so that citation indexing services will capture

them), but in a reduced font. These appendices should be cited in the main text (e.g. “A list of the data sources is found in Appendix 1.”).

Tables

Tables should be self-contained and complement, not duplicate, information contained in the text. They should be supplied as editable files, not pasted as images. Legends should be concise but comprehensive – the table, legend, and footnotes must be understandable without reference to the text, giving the study organism and study location and 'n' values where applicable. Column headings should be brief, with units of measurement in parentheses. All abbreviations must be defined in footnotes.

Figure Legends

Legends should be concise but comprehensive – the figure and its legend must be understandable without reference to the text; to this end both the geographical region and the taxon should be mentioned in each caption. Include definitions of any symbols used and define/explain all abbreviations and units of measurement.

Figures

For review purposes, figures should be embedded in the text file. All illustrations (including photographs and maps) are classified as figures and they should be numbered consecutively as first cited in the text. Figure legends should be listed at the end of the paper before the embedded figures. Legends should be explicit and informative and should ‘stand alone’ from the main text, giving the study organism and study location where applicable. All abbreviations should be defined.

Bar scales for maps and photographs are preferred to numerical scales and must be given on all such items. Maps that display area data and organism distribution at a continental, hemispheric, or world scale must always use an equal-area map projection (e.g. Mollweide or Aitoff's). Note especially that Mercator's projection is not acceptable for such data. Please indicate the precise projection employed in the caption. On these maps, the equatorial scale should be indicated, while scale information should be provided, preferably as a scale bar within the figure, for all maps of whatever size and area. Maps should include adequate geo-referencing information (preferably the latitude and longitude).

[Click here](#) for the basic figure requirements for figures submitted with manuscripts for initial peer review, as well as the more detailed post-acceptance figure requirements.

If your paper is accepted for publication, the editorial office will request you to upload your figures as separate files in the format(s) specified below. When supplying these files, use the following naming convention: manuscript number, figure number and then the appropriate file extension e.g. 'JBI-08-0500_Fig1.tif'.

Photographic figures should be saved in .tif format at 300 d.p.i. (or failing that in .jpg format with low compression). Line figures should be saved as vector graphics (i.e. composed of lines, curves, points and fonts) in .eps or .pdf format, as this enhances their display when published online. Combination figures (those composed of vector and pixel/raster elements) should also be saved in .eps or .pdf format where possible. If line figures and combination figures cannot be saved in vector graphics format, they should be saved in .tif format at high resolution (i.e. 600–800 d.p.i.) (do not save them in .jpg format). If you are unsure about the resolution of your .tif files, please zoom in and check that fonts, curves and diagonal lines are smooth-edged and do not appear blocky. Note that .tif files are downsampled for online publication and so authors should preferentially opt for vector graphic formats for line and combination figures (full resolution .tif files are used for print publication). Colour figures should be saved in CYMK rather than RGB.

Standards for reporting Species Distribution Models and Ecological Niche Models

We highly recommend authors to follow the ODMAP protocol proposed by Zurell et al. (2020; <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ecog.04960>) when reporting SDMs/ENMs. To ensure reproducibility, we also require authors to provide a checklist of steps followed during model building, as proposed by Feng et al. (2019; <https://www.nature.com/articles/s41559-019-0972-5>).

Standards for describing and reporting statistical models

If your manuscript contains any statistical model, especially Generalized Linear Mixed-effects Models (GLMMs), or Generalized Linear Models, or simple Linear Models, we highly recommend you follow the protocol proposed by Zuur & Ieno (2016; <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/2041-210X.12577>) and Davis & Kay (2023; <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ecs2.4539>) or writing and organizing the Methods section accordingly. Do not forget to provide details that ensure reproducibility, model diagnosis and cross-validation, and ideally provide the code used to run the models (e.g., Markdown, Jupyter notebook, or Quarto formats).

Standards for reporting literature review

When writing a Review & Synthesis paper or any kind of material that include a literature review section, we require authors to provide a PRISMA flow diagram (<http://www.prisma-statement.org/PRISMAStatement/FlowDiagram>) as a supplementary material describing how authors searched for papers and the screening process. We particularly encourage authors to use the PRISMA 2020 extension for ecology and evolutionary biology (O'Dea et al. 2021; <http://www.prisma-statement.org/Extensions/EcoEvo>).

Additional Files

Data Storage at Submission

We require authors to make their underlying data and code available to peer reviewers. The *Journal of Biogeography* provides all authors with access to the data repository Dryad at the submission stage. The cost of depositing data of up to 50GB will be covered by the journal, should authors choose Dryad as their preferred public repository. For information about submitting your data to Dryad, please see their [website](#).

Note: please select the [option “Private for Peer Review”](#) at the end of the submission process when uploading your data to Dryad. Choosing this option will generate a randomized, private Dryad URL that will be emailed to you and available on the Dryad website. **Please include this URL in your manuscript’s Supplementary Files (see below).** Submitting your data will also generate a DOI, though this will not be live until the dataset is published. Please include this DOI in your manuscript’s Data Availability Statement when you hear from the Senior Editor that your manuscript will be accepted.

Taxon Image

We require authors to supply an image of the taxon studied in their submitted manuscript. These images will be used to highlight and promote published manuscripts on Wiley Online Library and other platforms.

Supporting Information

Supporting information is information that is not essential to the article but provides greater depth and background. It is hosted online and appears without editing or typesetting. It may

include tables, figures, videos, datasets, etc. [Click here](#) for Wiley's FAQs on supporting information.

Note: if data, scripts, or other artefacts used to generate the analyses presented in the paper are available via a publicly available data repository, authors should include a reference to the location of the material within their paper.

Such supporting information should be referred to in the text as, for example, 'see Appendix S1 in Supporting Information'; subsequent mention should be in the form 'see Appendix S2'. Figures and tables in the Supporting Information must be numbered consecutively by Appendix number and figure number: e.g. the first figure in Appendix 1 as Fig. S1.1, the first in Appendix 2 as Fig. S2.2 (if there is only one figure in Appendix 1). All appendices, figures and tables must be cited in the text.

Supporting Information files are hosted by the Publisher in the format supplied by the author and are not copy-edited by the Publisher. **It is the responsibility of the author to supply Supporting Information in an appropriate file format and to ensure that it is accurate and correct.** Authors should therefore prepare Supporting Information with the same rigour as their main paper, including adherence to journal style (e.g. formatting of references, figure captions, headings). Sources cited only in the Supporting Information should be listed in a reference section within the supplementary files and not with the main paper. Supporting Information can be provided as separate editable files or, preferably, as one combined file. Authors are discouraged from supplying very large files or files in non-standard file formats, both of which may reduce their use to the readership. At the point a paper is accepted, these files should be prepared without line numbers or wide line spacing, and with all track-change edits accepted.

General Style Points

The following points provide general advice on formatting and style.

- **Abbreviations:** In general, terms should not be abbreviated unless they are used repeatedly and the abbreviation is helpful to the reader. Initially, use the word in full, followed by the abbreviation in parentheses. Thereafter use the abbreviation only.
- **Units of measurement:** Measurements should be given in SI or SI-derived units. Visit the Bureau International des Poids et Mesures (BIPM) website at bipm.fr for more information about SI units.
- **Numbers:** numbers under 10 are spelt out, except for: measurements with a unit (8 mmol/l); age (6 weeks old), or lists with other numbers (11 dogs, 9 cats, 4 gerbils).
- **Computer programs:** All software programs should be written in small caps, first written in roman (e.g. MrBayes or BEAST) and then saved as small caps, followed at first mention by the version number and reference. Packages in R should in roman and quotations (e.g. 'vegan') and the relevant reference provided.

Wiley Author Resources

Manuscript Preparation Tips: Wiley has a range of resources for authors preparing manuscripts for submission available [here](#). In particular, authors may benefit from referring to Wiley's best practice tips on [Writing for Search Engine Optimization](#).

Editing, Translation, and Formatting Support: [Wiley Editing Services](#) can greatly improve the chances of a manuscript being accepted. Offering expert help in English language editing, translation, manuscript formatting, and figure preparation, Wiley Editing Services ensures that

the manuscript is ready for submission.

5. EDITORIAL POLICIES AND ETHICAL CONSIDERATIONS

Editorial Review and Acceptance

We follow COPE's guidelines for conducting editorial process (<https://publicationethics.org/resources/guidelines/ethics-toolkit-editors>). The acceptance criteria for all papers are the quality and originality of the research and its significance to journal readership. Papers will only be sent to review if the Senior Editors determine that the paper meets the appropriate quality and relevance requirements.

Wiley's policy on confidentiality of the review process is [available here](#).

Refer and Transfer Program

Wiley believes that no valuable research should go unshared. This journal participates in Wiley's [Refer & Transfer program](#). If your manuscript is not accepted, you may receive a recommendation to transfer your manuscript to another suitable Wiley journal from a Senior Editor.

Data Storage and Documentation

Journal of Biogeography supports open research, therefore as a condition for publication, requires that the data supporting the results in the paper will be archived in an appropriate public repository, such as Dryad, TreeBASE, NERC data centre, Neotoma, GenBank, figshare or another archive of the author's choice that provides comparable access and guarantee of preservation. Authors are required to provide a data availability statement, including a link to the dataset in the repository they have used, and to cite the data they have shared. Whenever possible the scripts and other artefacts used to generate the analyses presented in the paper should also be publicly archived in a repository. Exceptions may be granted at the discretion of the Senior Editors only under exceptional circumstances. If authors are unable to share data (for example, if sharing data compromises ethical standards or legal requirements) then authors are not required to share it and must describe restrictions in their data availability statement.

Preprints

Journal of Biogeography will consider for review articles previously available as preprints on non-commercial servers. Authors may also post the submitted version of a manuscript to non-commercial servers at any time. Authors are requested to update any pre-publication versions with a link to the final published article.

Sequence Data

Sequence data have to be submitted in electronic form to any one of the three major collaborative databases: DDBJ, EMBL, or GenBank. The suggested wording for referring to accession-number information is: 'These sequence data have been submitted to the DDBJ/EMBL/GenBank databases under accession number U12345'. Addresses are as follows:

- DNA Data Bank of Japan (DDBJ) ddbj.nig.ac.jp
- EMBL Nucleotide Archive: ac.uk/ena
- GenBank ncbi.nlm.nih.gov/genbank

Collecting permission and the Nagoya Protocol

Authors must ensure that any data utilised in the submitted manuscript have been lawfully acquired in accordance with The Nagoya Protocol on Access to Genetic Resources and the Fair and Equitable Sharing of Benefits Arising from Their Utilization to the Convention on Biological Diversity. We require explicit acknowledgement that the relevant fieldwork permission was obtained, and the permit numbers be listed, in the Acknowledgements.

Species Names

Upon its first use in the abstract and main text the common name of a species should be followed by the scientific name (genus, species) in parentheses. The common name may be in English and/or another language—especially for endemics—and we advise both be provided when the point of a common name is to communicate broadly. For the focal species in the study, the authorit(y/ies) should be provided alongside the first mention of the Latin binomial in the main text, in the format specified by the relevant code.

Conflict of Interest

The journal requires that all authors disclose any potential sources of conflict of interest. Any interest or relationship, financial or otherwise that might be perceived as influencing an author's objectivity is considered a potential source of conflict of interest. These must be disclosed when directly relevant or directly related to the work that the authors describe in their manuscript. Potential sources of conflict of interest include but are not limited to: patent or stock ownership, membership of a company board of directors, membership of an advisory board or committee for a company, and consultancy for or receipt of speaker's fees from a company. The existence of a conflict of interest does not preclude publication. If the authors have no conflict of interest to declare, they must also state this at submission. It is the responsibility of the corresponding author to review this policy with all authors and collectively to disclose with the submission ALL pertinent commercial and other relationships.

Funding

Authors should list all funding sources in the Acknowledgements section. Authors are responsible for the accuracy of their funder designation. If in doubt, please check the Open Funder Registry for the correct nomenclature: <https://www.crossref.org/services/funder-registry/>

Authorship

The list of authors should accurately illustrate who contributed to the work and how. Authorship criteria should follow COPE (<https://publicationethics.org/node/34946>) and CREDiT (<https://credit.niso.org/> and <https://www.nature.com/articles/s41467-023-37039-1>)

requirements. All those listed as authors should qualify for authorship according to all of the following criteria:

1. Have made substantial contributions to conception and design, or acquisition of data, or analysis and interpretation of data;
2. Been involved in drafting the manuscript or revising it critically for important intellectual content;
3. Given final approval of the version to be published. Each author should have participated sufficiently in the work to take public responsibility for appropriate portions of the content; and
4. Agreed to be accountable for all aspects of the work in ensuring that questions related to the accuracy or integrity of any part of the work are appropriately investigated and resolved.

Contributions from anyone who does not meet the criteria for authorship should be listed, with permission from the contributor, in an Acknowledgements section (for example, to recognize contributions from people who provided technical help, collation of data, writing assistance, acquisition of funding, or a department chairperson who provided general support). Prior to submitting the article all authors should agree on the order in which their names will be listed in the manuscript.

We encourage non-Western authors to include to include their names in their native alphabet in parenthesis following the Roman alphabet.

Additional Authorship Options: Joint first or senior authorship: In the case of joint first authorship, a footnote should be added to the author listing, e.g. 'X and Y should be considered joint first author' or 'X and Y should be considered joint senior author.'

Wiley's Author Name Change Policy

In cases where authors wish to change their name following publication, Wiley will update and republish the paper and redeliver the updated metadata to indexing services. Our editorial and production teams will use discretion in recognizing that name changes may be of a sensitive and private nature for various reasons including (but not limited to) alignment with gender identity, or as a result of marriage, divorce, or religious conversion. Accordingly, to protect the author's privacy, we will not publish a correction notice to the paper, and we will not notify co-authors of the change. Authors should contact the journal's Editorial Office with their name change request

Correction to authorship

In accordance with [Wiley's Best Practice Guidelines on Research Integrity and Publishing Ethics](#) and the [Committee on Publication Ethics' guidance](#), *Journal of Biogeography* will allow authors to correct authorship on a submitted, accepted, or published article if a valid reason exists to do so. All authors – including those to be added or removed – must agree to any proposed change. To request a change to the author list, please complete the [Request for Changes to a Journal Article Author List Form](#) and contact either the journal's editorial or production office, depending on the status of the article. Authorship changes will not be considered without a fully completed Author Change form. (Correcting the authorship is different from changing an author's name; the relevant policy for that can be found in [Wiley's Best Practice Guidelines](#) under "Author name changes after publication.")

ORCID

As part of the journal's commitment to supporting authors at every step of the publishing process, the journal requires the submitting author (only) to provide an ORCID iD when submitting a manuscript. This takes around 2 minutes to complete. [Find more information here](#).

Publication Ethics

This journal is a member of the [Committee on Publication Ethics \(COPE\)](#). Note this journal uses iThenticate's CrossCheck software to detect instances of overlapping and similar text in submitted manuscripts. Read the Top 10 Publishing Ethics Tips for Authors [here](#). Wiley's Publication Ethics Guidelines can be found at authorservices.wiley.com/ethics-guidelines/index.html.

Appeals and Complaints

Authors may appeal an editorial decision if they feel that the decision to reject was based on either a significant misunderstanding of a core aspect of the manuscript, a failure to understand how the manuscript advances the literature or concerns regarding the manuscript-handling process. Differences in opinion regarding the novelty or significance of the reported findings are not considered as grounds for appeal. To raise an appeal, please contact the journal by email, quoting your manuscript ID number and explaining your rationale for the appeal. The editor's decision following an appeal consideration is final.

To raise a complaint regarding editorial staff, policy or process please contact the journal in the first instance. If you believe further support outside the journal's management is necessary, please refer to Wiley's Best Practice Guidelines on Research Integrity and Publishing Ethics.

Artificial Intelligence Generated Content

Please find Wiley's policy on Artificial Intelligence Generated Content (AIGC) [here](#).

In accordance with [COPE's position statement on AI tools](#), AIGC tools cannot fulfill the role of, nor be listed as, an author of an article. If an author has used this kind of tool to develop any portion of a manuscript, its use must be described, transparently and in detail, in the *Materials and Methods* section. The author is fully responsible for the accuracy of any information provided by the tool and for correctly referencing any supporting work on which that information depends. Tools commonly used in biogeography research (e.g., gradient forest, etc.) and those used to improve spelling, grammar, and general editing are not included in the scope of these guidelines. If there is any doubt as to whether the use of such tools must be reported, please contact the Editorial Office.

Maps

John Wiley & Sons Ltd remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps. Responsibility for maps rests with the author and it is their responsibility to also provide any copyright or licence information when using maps that are not owned or created by the author.

(e.g. Google Maps, etc.).

6. PREVIOUS REVIEWS

To reduce author and reviewer burden, we will fast track manuscripts submitted with prior decisions and reviews. We encourage authors whose manuscripts have previously been considered by another journal to include any reviews and decision letters alongside your submissions to JBI. This is especially encouraged for *Letters*, but applies to all article types. In accordance with guidance from COPE, permission to share previous reviews and rejection letters must be granted by the prior journal **and** reviewer(s). Confirming this permission is the author's responsibility. During submission, you'll be invited to upload previous reviews, decision letters and any other supporting documentation along with your submission, using the file type "Additional File for Review but Not for Publication." Authors should state in the cover letter that their manuscript should be considered for fast-track submission, and that prior decision letters, reviews, and a summary of changes are included as supplementary materials. JBI editors may contact the previous journal or reviewer(s) to validate the documents provided. The *Journal of Biogeography* editors are not obliged to use these reviews and may also choose to supplement these with new reviews.

JBI *proactively permits re-use of our editorial decisions and reviews* if we reject your manuscript. JBI encourages our reviewers to provide permission for their reviews to be re-used by authors whose manuscripts are rejected by the journal, to abet, ease, and speed the process at a subsequent journal. You need not write to us to ask: by default, JBI editors now provide permission to re-use our decisions, and your decision letter will indicate whether reviewers have given permission for re-use during revision and resubmission at an alternate journal.

7. AUTHOR LICENSING

You may choose to publish under the terms of the journal's standard copyright agreement, or Open Access under the terms of a Creative Commons License.

Standard [re-use and licensing rights](#) vary by journal. Note that [certain funders](#) mandate a particular type of CC license be used. This journal uses the CC-BY/CC-BY-NC/CC-BY-NC-ND [Creative Commons License](#).

Self-Archiving Definitions and Policies: Note that the journal's standard copyright agreement allows for [self-archiving](#) of different versions of the article under specific conditions.

Open Access fees: Authors who choose to publish using Open Access will be charged a fee. More details about the Article Publication Charge are available [here](#).

Funder Open Access: Please click [here](#) for more information on Wiley's compliance with specific Funder Open Access Policies.

8. PUBLICATION PROCESS AFTER ACCEPTANCE

First Look

After your paper is accepted, your files will be assessed by the editorial office to ensure they are ready for production. You may be contacted if any updates or final files are required. Otherwise, your paper will be sent to the production team.

Wiley Author Services

When an accepted article is received by Wiley's production team, the corresponding author will receive an email asking them to login or register with [Wiley Author Services](#). The author will be asked to sign a publication license at this point.

Copyright & Licensing

You may choose to publish under the terms of the journal's standard copyright agreement, or Open Access under the terms of a Creative Commons License. Standard re-use and licensing rights vary by journal. Note that certain funders mandate a particular type of CC license be used. This journal uses the CC-BY/CC-BY-NC/CC-BY-NC-ND Creative Commons License.

Proofs

Once the paper is typeset, the author will receive an email notification with the URL to download a PDF typeset page proof, as well as associated forms and full instructions on how to correct and return the file.

Please note that the author is responsible for all statements made in their work, including changes made during the editorial process – authors should check proofs carefully. Note that proofs should be returned within 48 hours from receipt of first proof.

At proof correction stage authors will be given access to their Supporting Information (via the web) and should check it for accuracy and updates. If changes are required, corrected versions of the files that were received with the proof must be emailed to the Production Editor, with a brief description of the changes made. Supporting Information **must be checked alongside the main proof** and corrections for both returned to the Production Editor at the same time.

Early View

The journal offers rapid publication via Wiley's Early View service. [Early View](#) (Online Version of Record) articles are published on Wiley Online Library before inclusion in an issue. Once the article is published on Early View, no further changes to the article are possible. The Early View article is fully citable and carries an online publication date and DOI for citations.

9. DATA PROTECTION

By submitting a manuscript to or reviewing for this publication, your name, email address, and affiliation, and other contact details the publication might require, will be used for the regular operations of the publication, including, when necessary, sharing with the publisher (Wiley) and partners for production and publication. The publication and the publisher recognize the importance of protecting the personal information collected from users in the operation of these services, and have practices in place to ensure that steps are taken to maintain the security, integrity, and privacy of the personal data collected and processed. You can learn

more at <https://authorservices.wiley.com/statements/data-protection-policy.html>.

10. POST PUBLICATION *Article Promotion Support*

Wiley Editing Services offers professional video, design, and writing services to create shareable video abstracts, infographics, conference posters, lay summaries, and research news stories for your research – so you can help your research get the attention it deserves.

Access and Sharing

Please review Wiley's guidelines on sharing your research [here](#).

When the article is published online:

- The author receives an email alert (if requested).
- The link to the published article can be shared through social media.
- The author will have free access to the paper (after accepting the Terms & Conditions of use, they can view the article).
- The corresponding author and co-authors can nominate up to ten colleagues to receive a publication alert and free online access to the article.

Print copies of the article can now be ordered (instructions are sent at proofing stage or use the below contact details). Email www.sheridan.com/wiley/eoc

To find out how to best promote an article, click [here](#).

Measuring the Impact of an Article

Wiley also helps authors measure the impact of their research through specialist partnerships with [Kudos](#) and [Altmetric](#).

11. EDITORIAL OFFICE CONTACT DETAILS

ibiooffice@wiley.com

Author Guidelines updated June 2024

Wiley Online Library. **Journal of Biogeography: Author Guidelines**. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/13652699/homepage/forauthors.html> (acesso em: 04 de agosto de 2024).