



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

KEVEN DOS SANTOS LIMA

**ANALISANDO A EVOLUÇÃO DE NICHOS E TOLERÂNCIAS AMBIENTAIS EM
ESPÉCIES DO GÊNERO DE SAMAMBAIA *Microgramma* C.Presl
(POLYPODIACEAE)**

Recife - PE

2025

KEVEN DOS SANTOS LIMA

**ANALISANDO A EVOLUÇÃO DE NICHOS E TOLERÂNCIAS AMBIENTAIS EM
ESPÉCIES DO GÊNERO DE SAMAMBAIA *Microgramma* C.Presl
(POLYPODIACEAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre. Área de concentração: sistemática e evolução. Linha de pesquisa: Taxonomia e Filogenia molecular.

Orientadora: Thaís Elias Almeida

Coorientador: Lucas Vieira Lima

Recife - PE

2025

.Catalogação de Publicação na Fonte. UFPE - Biblioteca Central

Lima, Keven dos Santos.

Analisando a evolução de nicho e tolerâncias ambientais em espécies do gênero de samambaia *Microgramma* C.Presl (Polypodiaceae) / Keven dos Santos Lima. - Recife, 2025. 95f.: il.

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

Orientação: Thaís Elias Almeida.

Coorientação: Lucas Vieira Lima.

1. Evolução de nicho; 2. Inferência filogenética; 3. Modelagem de distribuição; 4. Samambaias epífitas; 5. Tolerância ambiental. I. Almeida, Thaís Elias. II. Lima, Lucas Vieira. III. Título.

UFPE-Biblioteca Central

KEVEN DOS SANTOS LIMA

**ANALISANDO A EVOLUÇÃO DE NICHOS E TOLERÂNCIAS AMBIENTAIS DO
GÊNERO DE SAMAMBAIA MICROGRAMMA C. PRESL (POLYPODIACEAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal. Área de concentração: sistemática e evolução. Linha de pesquisa: Taxonomia e Filogenia molecular.

Aprovada em 24/10/2025.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Thaís Elias Almeida (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Mário Ribeiro de Moura (Examinador Externo)
Universidade Federal da Paraíba

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

AGRADECIMENTOS

Agradeço grandemente a minha querida e amada mãe, Maria Nilvanda, por nunca deixar faltar nada do que era necessário em casa. Nunca tivemos muitas coisas referente a bens materiais, no entanto, amor e carinho essa mulher nunca deixou faltar, e isso continua sendo o de mais valioso que eu tenho até hoje. Obrigado por sempre apoiar meu sonho e sempre acreditar em mim. Obrigado minha mãe, eu te amo.

Agradeço meu pai, Amauri, por estar nos momentos importantes. Agradeço as minhas irmãs, Kelly e Taciane, por sempre me apoiar e oferecer suporte; e ao meu irmão Jonas, pelos bons momentos juntos, à minha Tia Marilene Aguiar e ao meu primo/padrinho Junior Taveira, por sempre me ajudarem e acreditarem nessa conquista. E a todos os familiares que me apoiaram.

Agradeço aos meus grandes amigos que sempre tiveram comigo: Luan e Lucas, por continuarem perto de mim mesmo eu estando distante; ao Everthon, por me atender em momentos da vida; ao Luiz Carlos, pelos encontros no google meet; ao Dudu, por me apoiar, principalmente na reta final desse trabalho; ao Gabriel, Luan, Lukinhas, Kenned, Juscelino e Newton, que sempre me deram apoio. E a todos que foram presentes nessa minha caminhada.

Agradeço a minha orientadora, Thais Almeida, por todos os ensinamentos e orientação, não só acadêmicos, mas de vida também; por sempre oferecer suporte e ajudar muito nesse caminho da ciência, que mesmo não sendo fácil, sem dúvida, você consegue tornar menos difícil. Muito obrigado.

Ao meu Coorientador, Lucas Lima, por seus ensinamentos e trabalhos, foram de suma importância para minha formação.

Continuo agradecendo ao meu professor, Eloisio Farias, por me apresentar o mundo da biologia no ensino médio, consequentemente é por isso que estou nesse mestrado hoje.

Agradeço a profa. e amiga Adelaine Michela, por todos os ensinamentos, conversas, abraços e cafés. Eles sempre serão lembrados.

Ao prof. José Mauro, por ser um exemplo em múltiplos aspectos, que consequentemente tem muito a minha admiração.

Agradeço a todos do Laboratório de Evolução de Samambaias e Licófitas, aos quais tive o privilégio de conhecer e compartilhar grandes momentos bons e felizes. Obrigado por me receberem tão bem em Recife! Obrigado por toda a animação, risadas e conversas sobre ciência; saibam que vocês foram minha vida nesse momento de mestrado.

Agradeço a Carolina do Valle, por ter feito companhia nessa grande jornada da minha vida.

Também quero agradecer aos avaliadores do meu projeto, Annelise Frazão e André Gasper, pelas valiosas contribuições na Qualificação e seminário, ajudaram muito no desenvolvimento e na confiança do meu trabalho.

Agradeço à CAPES pela concessão da bolsa de estudos e à UFPE pelo suporte institucional durante todo o meu mestrado.

RESUMO

Compreender a evolução dos nichos ecológicos é essencial para desvendar os mecanismos que moldam a diversidade e a distribuição das espécies. Este estudo investigou a evolução de nicho e as tolerâncias ambientais no gênero de samambaias *Microgramma* (Polypodiaceae), um grupo com cerca de 30 espécies epífitas, integrando modelagem de distribuição de espécies (SDM), perfis preditos de ocupação de nicho (PNO) e análises filogenéticas com modelos evolutivos comparativos. A sobreposição de nicho entre as espécies revelou ampla variação, com casos de alta similaridade entre espécies distantes filogeneticamente e baixa sobreposição entre espécies próximas, indicando convergência ecológica e labilidade evolutiva. As análises de PNO mostraram amplitudes de tolerância semelhantes, porém com densidades distintas ao longo dos gradientes climáticos, sugerindo especialização secundária em faixas ambientais específicas. O sinal filogenético foi heterogêneo: variáveis térmicas e de elevação apresentaram conservação em relação ao ancestral, enquanto fatores ligados à precipitação e rugosidade do terreno mostraram evolução lábil. O modelo Ornstein–Uhlenbeck foi o mais ajustado para a maioria das variáveis, apontando predominância de seleção estabilizadora. As análises de *Disparity Through Time* revelaram maior disparidade recente em eixos ambientais úmidos e topográficos, e as reconstruções ancestrais indicaram preferência histórica por ambientes de baixa altitude para o gênero. Em conjunto, os resultados evidenciam que *Microgramma* evoluiu sob um equilíbrio entre conservadorismo filogenético e adaptação ecológica, refletindo a interação entre história evolutiva e heterogeneidade ambiental.

Palavras-chave: Evolução de nicho; inferência filogenética; modelagem de distribuição; samambaias epífitas; tolerância ambiental.

ABSTRACT

Understanding the evolution of ecological niches is essential for uncovering the mechanisms that shape species diversity and distribution. This study investigated niche evolution and environmental tolerances in the fern genus *Microgramma* (Polypodiaceae), a group comprising around 30 epiphytic species, by integrating species distribution modeling (SDM), predicted niche occupancy (PNO), phylogenetic analyses with comparative evolutionary models. Niche overlap among species revealed wide variation, with cases of high similarity between phylogenetically distant species and low overlap between closely related ones, indicating ecological convergence and evolutionary lability. PNO analyses showed similar tolerance breadths but distinct density distributions along climatic gradients, suggesting secondary specialization within specific environmental ranges. Phylogenetic signal was heterogeneous: thermal and elevation-related variables exhibited ancestral conservation, whereas precipitation and terrain ruggedness factors showed labile evolution. The Ornstein–Uhlenbeck model provided the best fit for most variables, indicating predominant stabilizing selection. DTT analyses revealed greater recent disparity along humid and topographic environmental axes, and ancestral reconstructions indicated a historical preference for lowland environments within the genus. Altogether, the results demonstrate that *Microgramma* evolved under a balance between phylogenetic conservatism and ecological adaptation, reflecting the interplay between evolutionary history and environmental heterogeneity.

Keywords: Environmental tolerance; epiphytic ferns; niche evolution; species distribution modeling.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	10
2	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	13
3	CAPÍTULO 1 – Fantastic plants and where to find them: niche occupancy analysis in neotropical epiphytic species	17
4	CAPÍTULO 2 – Evolução de nicho e tolerâncias ambientais do gênero de samambaia <i>Microgramma</i> (Polypodiaceae)	55
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS	94

1 INTRODUÇÃO GERAL

A compreensão dos processos que moldam a diversidade e distribuição das espécies é um dos objetivos centrais na ecologia e biologia evolutiva (HOLT, 2003; THEODORIDIS et al., 2020). Os estudos de nicho ecológico têm sido de grande importância para tentar entender as dinâmicas de ocupação dos organismos na história evolutiva das espécies (WIENS; GRAHAM, 2005; WARREN et al., 2008; WIENS et al. 2010). O nicho ecológico é um conjunto de dimensões, definido como um espectro multidimensional com variáveis que afetam o desenvolvimento e reprodução das espécies (HUTCHINSON, 1957). O nicho fundamental representa toda a gama de condições ambientais que sustentam a persistência de uma espécie, enquanto o nicho realizado representa um subconjunto mais restrito, limitado pelos efeitos da dispersão, interações bióticas e, no caso dos animais, fatores comportamentais (PETERSON et al., 2011). O conceito de nicho proposto por Hutchinson será o utilizado neste trabalho (HUTCHINSON, 1957; HUTCHINSON, 1997). A definição desse conceito é de grande importância, pois orienta os estudos sobre onde e como os organismos sobrevivem em um determinado ambiente.

Os modelos de nicho ecológico (ENMs) ou modelos de distribuição de espécies (SDMs) utilizam registros de ocorrência de espécies e variáveis ambientais para delimitar as condições ecológicas favoráveis à sua sobrevivência (PETERSON; SOBERÓN, 2012). Esses modelos são de natureza estatística e probabilística, estabelecendo relações entre a distribuição geográfica das espécies e o ambiente, permitindo projetar a distribuição potencial de uma espécie no espaço geográfico e inferir seu nicho ecológico (PETERSON; SOBERÓN, 2012). O uso desses modelos é amplo, abrangendo tópicos de biogeografia, biologia da conservação, mudanças climáticas, gestão de habitats e estudos de processos evolutivos (PETERSON et al., 1999; PETERSON et al., 2011; GRAHAM et al., 2004; SHARMA et al., 2024).

A investigação da relação entre o nicho ecológico e a história evolutiva é um campo de estudo ao qual vem sendo dada bastante atenção, como mostram os estudos recentes de GLADE-

VARGAS et al. (2021), KOLANOWSKA et al. (2022), MEJIA et al. (2022), NGO et al. (2023), NZEI et al. (2024), POPESCU et al. (2024), PADILHA et al. (2024) e WANG et al. (2025).

Um dos conceitos-chave é o Conservadorismo Filogenético de Nicho (PNC), que postula que espécies filogeneticamente próximas tendem a ter nichos ecológicos semelhantes (WIENS; GRAHAM, 2005; WIENS et al., 2010). Os mecanismos evolutivos que explicam a conservação ou divergência de nicho podem ser avaliados por meio de modelos como o de movimento Browniano, onde se espera que espécies mais próximas tenham características mais semelhantes (MÜNKEMÜLLER et al., 2015). Além da deriva genética, processos como seleção estabilizadora (MÜNKEMÜLLER et al., 2014), fluxo gênico (MALLORY-SMITH et al., 2015), e competição e herbivoria (IBANEZ et al., 2013; UESUGI; KESSLER, 2016) podem influenciar a conservação ou a divergência de nicho entre as linhagens (NZEI et al., 2024).

Entender a evolução das tolerâncias ambientais ancestrais é crucial para compreender as adaptações e os processos evolutivos que resultaram nas espécies atuais (WIENS; GRAHAM, 2005; WIENS et al., 2010). A integração da modelagem de nicho, história filogenética e análise de similaridade de nicho permite uma visão mais completa da história evolutiva dos organismos e como ocorreram as especiações.

A especiação em samambaias pode variar entre regiões temperadas e tropicais (KESSLER, 2010). Em regiões temperadas, a especiação geralmente é mais lenta e alopátrica, ocorrendo quando populações são separadas geograficamente e desenvolvem barreiras reprodutivas ao longo do tempo (KESSLER, 2010). Em contraste, nas regiões tropicais, a especiação é frequentemente mais rápida e simpátrica, impulsionada pela especialização em diferentes nichos ecológicos e pelo desenvolvimento de barreiras reprodutivas pré-zigóticas (KESSLER, 2010). A altitude também se mostra como um fator importante na especiação de samambaias, com muitas delas podendo ocorrer em espaços endêmicos (SUISSA et al., 2021).

O gênero de samambaia *Microgramma* foi estabelecido em 1836, separando-se do gênero *Polypodium* (ALMEIDA et al., 2014). Tem cerca de 30 espécies, todas epífitas, com algumas também capazes de crescer em habitats rochosos ou terrestres (ALMEIDA et al., 2021). Suas características distintivas incluem frondes que variam de dimorfas a monomorfas, venação reticulada nas folhas, e a presença de paráfises e escamas estreitas (ALMEIDA et al., 2014). O gênero é subdividido em cinco clados: *Persicariifolia*, *Lycopodioides*, *Vacciniifolia*, *Squamulosa* e *Scaly* (ALMEIDA et al., 2021). Elas costumam ocorrer em florestas tropicais úmidas, mas também são capazes de colonizar florestas secas e ambientes de savana. São distribuídas em diversas áreas do Neotrópico, da Flórida a Argentina, e uma espécie do clado *Vacciniifolia*, *Microgramma mauritiana*, é exclusiva do continente africano (ALMEIDA et al., 2021). Existem espécies restritas, endêmicas de algumas áreas específicas, como Andes, Floresta Atlântica e Caribe, e existem espécies com ampla distribuição, ocorrendo em grandes áreas do Neotrópico (ALMEIDA et al., 2021; LIMA et al., 2025).

Embora estudos tenham investigado as relações filogenéticas e ambientais para vários grupos de organismos, como animais e plantas vasculares com sementes, pouco se sabe sobre a evolução das samambaias no aspecto evolutivo de nicho ecológico. O presente estudo teve como principal objetivo investigar a evolução de nicho e tolerâncias ambientais nas espécies do gênero de samambaia *Microgramma*.

Para o primeiro capítulo, analisamos o clado *Scaly*, sendo este um grupo que inclui oito espécies neotropicais, abrangendo tanto espécies amplamente distribuídas que ocupam extensas áreas dos Neotrópicos quanto espécies endêmicas da Floresta Atlântica (Brasil), dos Andes e do Caribe. Com essa combinação mais distribuições simpátricas e alopátricas de espécies e amostragem completa na inferência filogenética mais recente para o grupo (ALMEIDA et al., 2021), o clado *Scaly* fornece um modelo robusto para investigar a dinâmica de ocupação de nicho em samambaias neotropicais. Neste contexto, esse estudo visa investigar: (1) como o

nicho varia em termos de características ambientais entre espécies que coocorrem e aquelas distribuídas em alopatria, e (2) se a sobreposição de nicho é maior entre espécies filogeneticamente próximas ou distantes. Nossa hipótese é que espécies filogeneticamente próximas compartilharão preferências ambientais semelhantes apenas em casos de baixa sobreposição geográfica. Por outro lado, quando as espécies coocorrem, esperamos que suas preferências ambientais apresentem menor sobreposição. Dada a extensa distribuição do clado pelo Neotrópico, prevemos encontrar baixo conservadorismo de nicho, refletindo uma exploração do espaço ecológico para minimizar a competição.

Já no segundo capítulo, com base nos padrões de distribuição das espécies do gênero *Microgramma*, de maneira geral, com distribuição no Neotrópico e uma espécie no continente africano, utilizando abordagens filogenéticas e ecológicas dessas samambaias, decidimos testar três hipóteses principais sobre a evolução das tolerâncias ambientais no grupo: (i) a tolerância às condições ambientais apresenta baixo sinal filogenético, indicando labilidade e independência evolutiva e o não conservadorismo filogenético de nicho entre linhagens; (ii) a evolução dos traços ambientais se ajusta melhor ao modelo de seleção estabilizadora (modelo Ornstein-Uhlenbeck), sugerindo convergência para zonas ótimas e específicas do gênero; e (iii) a disparidade nos traços ambientais se acumula majoritariamente em ramos terminais da filogenia, denotando especialização recente. Ao integrar modelagem de distribuição de espécies e análise filogenética, este estudo pretende elucidar as forças seletivas e os cenários macroevolutivos que explicam os limites das tolerâncias ambientais do gênero, contribuindo para a compreensão das bases ecológicas e evolutivas que sustentam a diversidade nas samambaias.

2 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMEIDA, T. E. et al. Insights into long-distance dispersal and ecological and morphological evolution in the fern genus *Microgramma* from phylogenetic inference. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 4, p. 1–19, 2021. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa107>.

COOPER, N.; JETZ, W.; FRECKLETON, R. P. Phylogenetic comparative approaches for studying niche conservatism. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 23, n. 12, p. 2529–2539, 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02144.x>.

GLADE-VARGAS, N. S. et al. Biogeography of *Argylia* D. Don (Bignoniaceae): Diversification, Andean Uplift and Niche Conservatism. *Frontiers in Plant Science*, v. 12, p. 724057, 2021. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.724057>.

GRAHAM, C. H. et al. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, v. 58, n. 8, p. 1781–1793, 2004. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00461.x>.

HURVICH, C. M.; TSAI, C. L. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, v. 76, n. 2, p. 297–307, 1989. <https://doi.org/10.1093/biomet/76.2.297>.

IBANEZ, S. et al. Herbivore species identity mediates interspecific competition between plants. *Community Ecology*, v. 14, n. 1, p. 41–47, 2013. <https://doi.org/10.1556/ComEc.14.2013.1.5>.

KOLANOWSKA, M. et al. Niche conservatism and evolution of climatic tolerance in the Neotropical orchid genera *Sobralia* and *Brasolia* (Orchidaceae). *Scientific Reports*, v. 12, n. 1, p. 13936, 2022. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18218-4>.

LIMA, K. S. et al. Fantastic plants and where to find them: niche occupancy analysis in neotropical epiphytic species. *SciELO Preprints*, submetido. <https://doi.org/10.1590/SciELOPreprints.11070>.

MALLORY-SMITH, Carol; HALL, Linda M.; BURGOS, Nilda R. Experimental methods to study gene flow. *Weed Science*, v. 63, n. SP1, p. 12–22, 2015. <https://doi.org/10.1614/WS-D-13-00064.1>.

MEJÍA, O. et al. Climatic niche evolution of a widely distributed Neotropical freshwater fish clade. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 135, n. 4, p. 839–855, 2022. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab153>.

MÜNKEMÜLLER, T. et al. Scale decisions can reverse conclusions on community assembly processes. *Global Ecology and Biogeography*, v. 24, n. 6, p. 682–692, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12268>.

NGO, H. N. et al. Extraordinary diversity among allopatric species in the genus *Goniurosaurus* (Squamata: Eublepharidae): understanding niche evolution and the need of conservation measures. *Biodiversity and Conservation*, v. 32, n. 5, p. 1549–1571, 2023. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02564-4>

NZEI, J. M. et al. Climatic niche evolution and niche conservatism of *Nymphaea* species in Africa, South America, and Australia. *BMC Plant Biology*, v. 24, n. 1, p. 476, 2024. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05141-1>

PADILHA, P. et al. Similar, but not the same: time and mode of climatic niche evolution in a highly endemic lineage. *Journal of Biogeography*, v. 52, n. 3, p. 571–586, 2025. <https://doi.org/10.13057/asianjfor/r050207>.

PETERSON, A. T. Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, v. 38, n. 5, p. 817–827, maio 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>

PETERSON, A. T.; SOBERÓN, J. Species distribution modeling and ecological niche modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza e Conservação*, v. 10, n. 2, p. 102–107, 2012. <http://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>

POPESCU, S. M. et al. Exploring the Climatic Niche Evolution of the Genus *Falco* (Aves: Falconidae) in Europe. *Biology*, v. 13, n. 2, p. 113, 2024.

<https://doi.org/10.3390/biology13020113>

SUISSA, J. S.; SUNDUE, M. A.; TESTO, W. L. Mountains, climate and niche heterogeneity explain global patterns of fern diversity. *Journal of Biogeography*. v. 48, n. 6, p. 1296-1308, 2021. <https://doi.org/10.1111/jbi.14076>

THEODORIDIS, S. et al. Evolutionary history and past climate change shape the distribution of genetic diversity in terrestrial mammals. *Nature Communications*, v. 11, n. 1, p. 2557, 2020. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16449-5>

UESUGI, Akane; KESSLER, André. Herbivore exclusion drives the evolution of plant competitiveness via increased allelopathy. *New Phytologist*, v. 198, n. 3, p. 916–924, 2013. <https://doi.org/10.1111/nph.12172>

WANG, C. et al. Multiple Ecological Niche Modeling Reveals Niche Conservatism and Divergence in East Asian Yew (*Taxus*). *Plants*, v. 14, n. 7, p. 1094, 2025. <https://doi.org/10.3390/plants14071094>

WIENS, J. J. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, v. 13, p. 1310-1324, 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>

WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 36, n. 1, p. 519-539, 2005. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>.

Capítulo 1

Submetido a *Ecology and Evolution*

(IF 2.3, Scopus Percentile 69%)

**Fantastic plants and where to find them: niche occupancy analysis in neotropical
epiphytic species**

Keven dos Santos Lima^{1*}, Lucas Vieira Lima², Thaís Elias Almeida¹

¹ Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Professor Moraes Rego, 1235 - Cidade Universitária, Zipcode: 50670-420, Recife, PE, Brazil.

² Programa de Pós-graduação em Engenharia Florestal, Herbário Dr. Roberto Miguel Klein, Universidade Regional de Blumenau, Blumenau, Santa Catarina, Brazil.

Email addresses:

kevenlima1999@gmail.com; lucaslima1618@gmail.com; thais.elias@ufpe.br.

*corresponding author: kevenlima1999@gmail.com

ABSTRACT

Niche occupation and organism diversification are interrelated processes that shape biodiversity across spatial and evolutionary scales. This study investigates the relationship between niche occupation, phylogenetic relationships, and species distribution within the genus *Microgramma* (Polypodiaceae), a group of neotropical epiphytic ferns with different distributions in Tropical America. We analyzed eight species from the Scaly clade, exploring patterns of co-occurrence and allopatry in relation to their environmental characteristics through species distribution modeling and predicted niche occupation profiles. Niche overlap was assessed based on the degree of environmental similarity and spatial co-occurrence. Niche occupation varied significantly among phylogenetically close species, while niche overlap was higher among phylogenetically distant species. Broadly distributed species tended to co-occur, suggesting niche divergence that facilitates coexistence by occupying distinct niches within the same region. In contrast, allopatric species exhibited differentiation in their environmental niche occupation for specific variables, yet demonstrated greater overall environmental similarity with each other than with broadly distributed species, indicating niche convergence despite their geographical separation.. Environmental factors play a key role in shaping niche occupation strategies in *Microgramma*. Broadly distributed species show patterns of niche divergence that enable coexistence, while allopatric species exhibit niche convergence despite their geographical separation. These findings provide insights into co-occurrence dynamics and diversification in neotropical epiphytic ferns.

Keywords: allopatry, divergence, ferns, niche overlap, predicted niche occupancy.

Introduction

Biodiversity arises from a complex mosaic of relationships and interactions, with two key processes standing out: organism diversification and the ecological niche (Bolnick et al. 2003; Fine 2015; Futuyma and Moreno 1988). Diversification has been extensively studied, revealing patterns often influenced by ecological and evolutionary constraints (Niklas 1997; Schneider et al. 2004; Yoder et al. 2010). Concurrently, niche occupation reflects how species interact with their environment and with one another, playing a pivotal role in shaping community structure (Holt 2009; Hutchinson 1991; MacArthur and Levins 1967; Rappoldt and Hogeweg 1979).

The spatial, geographic, and ecological range of a species is primarily determined by its ecological niche, which represents the intersection of multiple environmental, biotic, and abiotic factors, including geographic characteristics, interaction dynamics, and organism dispersal (Hutchinson 1991). The fundamental niche represents the full range of environmental conditions that support a species' persistence, while the realized niche represents a narrower subset constrained by the effects of dispersal, biotic interactions, and, for animals, behavioral factors (Peterson et al. 2011).

As predicted by the concept of niche conservatism (Wiens and Graham 2005), phylogenetically closely related species are expected to exhibit similar niches due to their shared ancestry (Cooper et al. 2011; Peterson 2011). This pattern is often maintained through evolutionary mechanisms such as stabilizing selection and gene flow (Cooper et al. 2010; Pyron et al. 2015). However, niche divergence can arise in response to new environmental pressures, driven by factors such as genetic drift, competition, and dispersal (Gordon 2000; Wiens et al. 2010; Wu et al. 2023).

The maintenance of communities is closely linked to species co-occurrence (Keddy 1992), which is influenced by stabilizing mechanisms such as resource partitioning, population density variations, and the effects of environmental factors operating in the same space and time

(Chesson 2000). Additionally, some species have particular characteristics, such as occurrences at specific altitudes, for example, that allow them to exploit different resources, reducing competition and promoting niche partitioning (Schoener 1974). The interaction between species and their environment results in diverse patterns of distribution and niche (Carscadden et al. 2020; Sheth et al. 2020; Soupe et al. 2015).

Dispersal is one of the most critical processes influencing species distribution, as it enables the exploration of areas with potential occurrence (Wu et al. 2023). Long-distance dispersal (LDD) events promote the colonization of new locations (Wu et al. 2023). Although these events are rare and challenging to quantify and predict (Nathan 2006), they are key processes in shaping the current distribution of plants (Jordano 2017). Fern spores, due to their small size and lightweight nature, can travel long distances through the atmosphere, facilitating their dispersal (Kessler 2010). Additionally, species in the order Polypodiales possess spores that are catapulted by sporangia over greater distances, increasing their likelihood of entering wind currents (Llorens et al. 2016; Schneider 2001). Notably, dispersal may be more efficient for epiphytic ferns compared to terrestrial species within a forest (Raynor et al. 1976).

Microgramma (Polypodiaceae) comprises approximately 30 predominantly epiphytic fern species that inhabit tropical forests (Almeida et al. 2021). These species are distributed throughout the Neotropics, from Florida to Argentina, with a single species occurring in Africa, Madagascar, and the Indian Ocean islands (Almeida et al. 2021). The Scaly clade, our focus in this study, includes eight neotropical species encompassing both widely distributed species occupying extensive areas of the tropical America and endemic species from the Brazilian Atlantic Forest, the Andes, and the Caribbean. With this combination of sympatric and allopatric species distributions and complete sampling in the most recent phylogenetic inference for the group (Almeida et al. 2021), the Scaly clade provides a robust model for investigating niche occupation dynamics in neotropical ferns.

Within this context, our study aims to investigate: (1) how niche varies in terms of environmental characteristics among species that co-occur and those distributed in allopatry, and (2) whether niche overlap is higher between phylogenetically close or distant species. We hypothesize that phylogenetically close species will share similar environmental preferences only in cases of low geographic overlap. Conversely, when species co-occur, we expect their environmental preferences to exhibit lower overlap. Given the clade's extensive distribution across tropical America, we anticipate finding low niche conservatism, reflecting an exploration of ecological space to minimize competition.

Material and Methods

Data Gathering and Cleaning

This study focused on all eight species that constitute the Scaly clade of the genus *Microgramma* (Almeida et al. 2021): *Microgramma dictyophylla* (Kunze ex Mett.) de la Sota, *M. latevagans* (Maxon & C.Chr.) Lellinger, *M. nana* (Liebm.) T.E.Almeida, *M. percussa* (Cav.) de la Sota, *M. piloselloides* (L.) Copel., *M. reptans* (Cav.) A.R.Sm., *M. tecta* (Kaulf.) Alston, and *M. tobagensis* (C.Chr.) C.D.Adams & Baksh.-Com. (Table 1). Species occurrence data were obtained from online repositories, including the Global Biodiversity Information Facility (GBIF - <https://www.gbif.org/>; DOIs listed in Appendix 1), SpeciesLink (<https://specieslink.net/>), and the Virtual Herbarium Reflora (<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/ConsultaPublicoHVUC/ConsultaPublicoHVUC.do>).

Duplicate records were manually removed, and all entries were verified for taxonomic accuracy, excluding those identified only to the genus level. Geographic coordinates were reviewed and corrected, with coordinates assigned to records with clear occurrence descriptions using tools such as Google Earth and Google Maps. Records lacking geographic descriptions

were excluded, and those with potentially ambiguous data were reviewed to ensure verification by specialists; unverified records were discarded. Initially, 12,998 records were retrieved. After filtering, 4,596 records were retained for analysis. All species were confirmed to have sufficient records for model construction, with each species represented by more than ten data points, with each species represented by more than ten data points, with *M. latevegans* having the fewest points, with 21 records (Table 1).

Climatic data

Current climatic data were obtained from CHELSA (Karger et al. 2017). Additional variables included cloud cover (seasonality and annual mean) (Wilson and Jetz 2016), Enhanced Vegetation Index (EVI) (Jiang et al. 2008), Global Elevation (Fick and Hijmans 2017), and SRTM (Van Zyl 2001). All layers were resampled to a resolution of 30 arc seconds (~1 km) using a mask for tropical America, clipped through Quantum GIS 3.16 (2022). Fern distribution is strongly influenced by environmental heterogeneity, with increased niche heterogeneity associated to higher richness and endemism (Suissa and Sundue 2020), and speciation rates (Suissa et al. 2021). We selected environmental variables, including vegetation structure and topographic heterogeneity, in addition to climatic variables, as proxies for this niche diversity. It is important to note that, due to the correlative nature of our approach, these layers represent broad environmental envelopes and not necessarily direct causal factors of adaptation.

To address collinearity among environmental variables (correlated variables), the Variance Inflation Factor (VIF) was calculated using the R package *usdm* (Naimi and Araújo 2016), with a cutoff value of 0.7 (Pradhan and Setyawan, 2021). Out of 25 environmental layers obtained, 11 were selected for analysis: Mean Diurnal Temperature Range (Bio02), Isothermality (Bio03), Mean Temperature of Wettest Quarter (Bio08), Precipitation of Driest Month (Bio14), Precipitation Seasonality (Bio15), Precipitation of Warmest Quarter (Bio18), Precipitation of

Coldest Quarter (Bio19), Cloud Seasonality, Terrain Rugosity, EVI Dissimilarity, and Global Elevation.

Species distribution modeling

The SDM function in the BioDinamica software (Oliveira et al. 2019) was used to generate species distribution models. Five algorithms with different logic based on presence-only data were applied: Multivariate Adaptive Regression Splines (MARS) (Friedman 1991), Support Vector Machines (SVM) (Vapnik 1998), Generalized Boosted Models (GBM) (Friedman et al. 2000), Random Forests (RF) (Breiman 2001), and Maximum Entropy (MaxEnt) (Phillips et al. 2006). A 75%:25% split of the records was used for training and for testing, respectively, to construct and validate the models. We built an ensemble model by combining the output models of the five algorithms used. Binary models were then generated from the ensemble using a threshold configuration of maximum sensitivity plus specificity. Model performance was evaluated using the receiver operating characteristic (ROC) area under the curve (AUC) values and the true skill statistic (TSS). Model performance was classified as follows: AUC below 0.7 indicates poor performance, 0.7–0.8 good performance, 0.8–0.9 very good performance, and above 0.9 excellent performance (Manel et al. 2001). For TSS, values above 0.6 were considered good (Allouche et al. 2006). All subsequent analyses were performed using R v. 4.2.1 (R Core Team 2022) and RStudio v. 4.2.764 (RStudio Team 2024).

To quantify minimum and maximum tolerance ranges and the environmental occupation of each species for each sampled environmental variable, predicted niche occupation (PNO) profiles were generated using the *raster* package (Evans et al. 2009). Additionally, the area under the density curves were quantified and analyzed to interpret the degree of overlap for each pair of species in their respective environmental variables using the *raster* package.

Pairwise niche overlap was calculated using the same set of binary species distribution models, based on equivalence (Schoener's D) and similarity (Hellinger's I) indices, as proposed by Warren et al. (2008, 2010) and implemented in the *dismo* package. These indices range from 0, indicating no overlap, to 1, indicating complete niche overlap between the compared models (Warren et al. 2010).

The Bayesian Inference tree presented by Almeida et al. (2021) was used to assess the correlation between niche distance and patristic phylogenetic distance, calculated using the *ape* package v. 5.7 (Paradis and Schliep 2019), based on the approaches of Jacquemyn et al. (2023) and Villegas et al. (2021). For *M. tobagensis*, which appears non-monophyletic in Almeida et al.'s (2021) tree, we removed the terminal positioned as sister to *M. reptans* and retained the terminal grouped with *M. piloselloides*, as it represents a larger distribution area. A pairwise phylogenetic distance matrix was constructed from the results. The correlation between niche distances (equivalence index D and similarity index I) and phylogenetic distance was tested using the Mantel test implemented in the *vegan* package (Oksanen et al. 2013). Statistical significance was assessed based on 999 permutations using the Pearson method.

Results

The consensus models generated by all algorithms demonstrated good performance, with high AUC values (>0.9) and TSS values (>0.7) (Table 1). The species distribution model (SDM) for *Microgramma dictyophylla*, found in northern South America, primarily in lowland Amazonian forests (Figure 1), recovered suitability areas that matched its known distribution, along with additional suitable areas in Central America, the Caribbean, and a small coastal region in northeastern Brazil (Figure 2A). The model for *M. latevagans* recovered suitability restricted to the species' known range, primarily in high-altitude areas of the Andes in Bolivia, Ecuador, and Peru (Figure 2B). *Microgramma nana*, which occurs in the Amazon region, also showed

small additional areas of suitability in eastern South America, where the species has no known occurrences (Figure 2C). The model for *Microgramma percussa*, a species widely distributed throughout the Neotropics and with the largest range in the clade, did not show significant expansions beyond its known range (Figure 2D).

The model for *M. piloselloides*, which occurs in the Antilles, Mexico, Guatemala, and Costa Rica, also identified small areas of suitability in the Andes of Colombia and Bolivia, as well as in eastern Brazil (Figure 2E). *Microgramma reptans*, a species with a broad distribution across Central America, Mexico, and Bolivia, as well as disjunct populations in northern Amazonia and the Atlantic Forest of Bahia, Brazil, showed no significant expansions in its model relative to its known range (Figure 2F). For *M. tecta*, the only species in the clade endemic to the Atlantic Forest, the resulting model showed suitable environmental areas also in the Andean regions of Peru and Bolivia (Figure 2G). Lastly, the model for *M. tobagensis*, which occurs in Central America, Peru, Bolivia, Guyana, Venezuela, and disjunctly in the Brazilian Atlantic Forest, indicated slightly more extensive areas of suitability in the western Brazilian Amazon (Figure 2H).

The predicted niche occupation profiles (PNOs) showed high overlap in environmental variable ranges among species, particularly for those with broader distributions, such as *M. dictyophylla*, *M. nana*, *M. reptans*, and *M. percussa*. Exceptions were observed in more restricted species, especially *M. latevagans* (Figure 3). The tolerance range for mean diurnal temperature (Bio02) varied from 1–13°C, with density peaks at 7°C for *M. latevagans* and 4°C for *M. tobagensis* (Figure 3). For isothermality (Bio03), the range varied from 15–80%, with peaks at 25% for *M. tecta* and 60% for *M. latevagans*. The mean temperature of the wettest quarter (Bio08) ranged from 0–28°C, with a significant density peak difference in *M. latevagans*, which showed a narrower range at lower temperatures compared to other species. Precipitation of the driest month (Bio14) varied from 0–25 mm, with a density peak for *M. latevagans* at 1 mm.

Precipitation seasonality (Bio15) varied from 0–13 mm, with slight differences, such as peaks at 6 mm for *M. latevagens* and 2.5 mm for *M. tobagensis*. Precipitation of the warmest quarter (Bio18) ranged from 0–130 mm, with little variation. Precipitation of the coldest quarter (Bio19) varied from 0–75 mm for *M. latevagens*, *M. piloselloides*, and *M. tecta*, and from 0–150 mm for the other species. Cloud seasonality varied from 0–26 mm across all species, with similar peaks between *M. piloselloides* and *M. tobagensis*. Terrain roughness showed similar variation across all species except for *M. latevagens*, which exhibited higher terrain roughness values. The tolerance range for Enhanced Vegetation Index (EVI) dissimilarity showed a homogeneous occupation pattern among all lineages. Elevation varied from 0–2000 m for all species models, except for *M. latevagens*, which ranged from 0–5100 m (Figure 3).

Niche overlap analysis based on Schoener's D metric revealed the highest overlaps between the models for *M. percussa* and *M. reptans* (78%), *M. dictyophylla* and *M. reptans* (67%), and *M. dictyophylla* and *M. percussa* (65%). The model for *M. nana* showed 49% overlap with *M. tobagensis* and 48% with *M. dictyophylla*, while *M. piloselloides* exhibited 48% overlap with *M. tecta*. Other notable combinations included *M. percussa* and *M. tobagensis* (36% overlap) and *M. nana* and *M. piloselloides* (33% overlap). Among the lowest overlaps, *M. latevagens* showed only 7% overlap with *M. tecta* and *M. piloselloides*, and 1% with *M. dictyophylla*, *M. percussa*, and *M. reptans*. Similarly, the model for *M. reptans* showed low overlap with *M. tecta* (5%), while *M. tecta* showed a 15% overlap with *M. tobagensis* (Figure 4).

Niche overlap analysis based on Hellinger's I metric yielded higher values than Schoener's D in all species comparisons. The highest similarities were observed between *M. percussa* and *M. reptans* (92%), followed by *M. dictyophylla* and *M. reptans* (86%), and *M. dictyophylla* and *M. percussa* (84%). The model for *M. nana* showed 63% overlap with *M. tobagensis* and 60% with *M. percussa*. The model for *M. piloselloides* showed a high overlap with *M. tecta* (63%). Among the lowest similarities, the model for *M. latevagens* showed only 4% overlap with *M.*

reptans and 10% with *M. dictyophylla*, while *M. tecta* showed 15% overlap with *M. reptans* and 26% with *M. tobagensis*. The model for *M. reptans* showed 60% overlap with *M. tobagensis* and 15% with *M. tecta* (Figure 4).

The Mantel test revealed a moderate positive correlation between patristic phylogenetic distance and niche overlap, with statistical significance observed only for the niche similarity metric I ($r^2 = 0.383$, $P = 0.045$). For the niche equivalence metric D, the correlation was not statistically significant ($r^2 = 0.356$, $P = 0.069$; Figure 5).

Discussion

Contrary to the expectations of the niche conservatism hypothesis (Wiens et al. 2010), our results show that phylogenetically close species within the Scaly clade share fewer environmental preferences than phylogenetically distant species, even in the absence of co-occurrence. On the other hand, species with restricted distributions, such as *M. latevagans*, *M. tecta*, and *M. piloselloides*, despite being phylogenetically distant and not co-occurring, exhibit greater niche and PNO overlap among themselves than with broadly distributed species. This pattern partially suggests potential niche convergence.

A relationship was observed between co-occurrence and environmental suitability areas in broadly distributed species, regardless of phylogenetic distance (Figure 1). The species *M. percussa*, *M. reptans*, and *M. dictyophylla* showed high overlap across all environmental variables analyzed in the PNOs (Figure 3 – Supplementary Material S1) and high niche overlap in both equivalence and similarity metrics (D and I; Figure 4). Studies have demonstrated the relationship between distribution range, niche breadth, and phylogenetic proximity (Chen et al. 2024). Unlike species with more restricted niches, generalist species are believed to be less vulnerable to climate change (Devictor et al. 2010; Saupe et al. 2015), as they exhibit greater tolerance to alterations in environmental conditions (Chen et al. 2024; Colles et al. 2009). In

this regard, our results support this idea, indicating that species with larger environmental suitability areas can exploit a broader range of environmental conditions (Figure 3).

Two main factors may be associated with this observed pattern. First, the high dispersal capacity of spores, a hallmark of ferns, is directly related to their distribution (Kessler 2010). This characteristic allows them to reach diverse environments with heterogeneous microclimates, enabling co-occurrence and promoting widespread distribution (Haufler 2000; Kessler 2010). Secondly, the epiphytic habit may play an important role in niche occupation dynamics, as evidence suggests significant differences in the influence of environmental factors on terrestrial and epiphytic ferns (Adriana et al. 2023). While terrestrial ferns are more influenced by local characteristics, such as soil type and vegetation structure, epiphytes depend more directly on climatic conditions, such as temperature and humidity (Adriana et al. 2023). Furthermore, competition is presumed not to be the primary force shaping the assemblage of vascular epiphytes (Benzing 2008; Burns and Zotz 2010; Zotz and Hietz 2001). By exploiting different microhabitats within trees, these plants may reduce competition for environmental resources (Burns and Zotz 2010).

Epiphytic ferns experience strong microhabitat heterogeneity within host trees, including gradients of light exposure, water retention, and evaporative demand (Nitta et al. 2020). Such fine-scale variation often exceeds macroclimatic differences detectable in SDMs and can promote niche differentiation independent of broad-scale climatic patterns (Pincebourde et al. 2016). Although microclimatic datasets are unavailable at continental scales, these microhabitat processes likely contribute to niche divergence and coexistence within the clade, particularly among species occupying distinct canopy strata.

However, it is worth noting that studies on the structure and dynamics of vascular epiphytes are often biased taxonomically, with a greater focus on orchids and bromeliads, while other groups receive less attention (Zotz and Hietz 2001). These results provide robust insights into niche

occupation dynamics on a broad scale; however, future studies are needed to investigate the ecological mechanisms enabling the co-occurrence of epiphytes with broad geographic distributions, employing population-level approaches to capture local structures.

Our results also indicate that *M. latevagans*, endemic to the Andes, occupies a highly specialized niche restricted to high-altitude areas, where temperature and precipitation conditions differ significantly from those of the other species (Figure 3). This pattern is evidenced by the low niche equivalence (I) and similarity (D) overlaps with other species (Figure 4). Studies on species from mountainous regions in distinct groups, such as neotropical frogs and treefrogs, reveal similar patterns, with differentiated niches when compared to lowland species (Bandeira et al. 2020; Coelho et al. 2023). The specialization of *M. latevagans* in high-altitude areas (Figure 3 – Global Elevation) may reflect its diversification during the Miocene (Almeida et al. 2021), coinciding with the uplift of the Andes, particularly in the central region (Garzzone et al. 2008). In this context, the geographic isolation caused by the Andean uplift, combined with processes of ecological specialization, may have facilitated the establishment of *M. latevagans* as a distinct lineage, both evolutionarily and ecologically.

It is important to recognize that both the SDMs and PNO profiles generated here characterize realized, not fundamental niches (Peterson et al. 2011). As demonstrated in ferns, a species can be physiologically tolerant of climatic conditions outside its current geographic range (Kessler & Kluge 2022). Therefore, the absence of a particular environmental condition cannot be interpreted as physiological intolerance. Realized distributions are shaped by non-climatic filters, including dispersal limitations, historical biogeography, and biotic interactions. Consequently, these limitations should be considered when interpreting patterns of niche divergence or convergence.

Microgramma tecta, endemic to the Brazilian Atlantic Forest, exhibited distinct density differentiation in the climatic variable of isothermality, which may play a central role in thermal

stability (Figure 3). The analysis of PNOs reveals that isothermality overlap is relatively consistent among most species; however, *M. tecta* stands out by presenting a distinct range with higher density (Figure 3). Additionally, the species shows relatively low niche overlap with other species in terms of both equivalence (D) and similarity (I), except with *M. piloselloides* (Figure 4). These findings align with previous studies linking thermal variables to patterns of distribution and diversification in neotropical plants (Barros et al. 2020; Culumber and Tobler 2018; Padilha et al. 2024). The differentiation in this environmental variable may highlight the importance of temperature for the endemism of this species. Evidence suggests that the Atlantic Forest and the Amazon Rainforest were connected in the past (Sobral-Souza et al. 2015). The Andean uplift and climatic changes during the Eocene/Miocene likely resulted in the formation of a drier area, geographically separating them (Sobral-Souza et al. 2015). It can be proposed that the divergence of *M. tecta* is related to geographic isolation, combined with specialization processes in specific temperature zones.

The low niche overlap rates between phylogenetically close species, such as *M. tobagensis* and *M. piloselloides* (D: 24%; I: 38%; Figure 4), suggest adaptations to specific microclimates and geographic isolation, potentially driven by selective pressures (Czortek et al. 2021). These results challenge the expectation that closely related species share similar niches, indicating that environmental divergences may play a key role in driving different niche occupations (Peterson 2011; Wiens and Graham 2008; Wiens et al. 2010). Previous studies on various organisms, including animals and plants, have demonstrated niche differences between sister species, whether driven by geographic isolation, environmental differences, or climatic variables (e.g., Almendra et al. 2021; Cuervo et al. 2021; Mejia et al. 2022; Prochazka et al. 2024).

Niche divergence among closely related species may reflect environmental specialization relative to the ancestral niche (Pyron et al. 2015). The rare areas of co-occurrence (e.g., Guatemala and Costa Rica) can be explained by the fact that *M. tobagensis* and *M. piloselloides*

represent the most recent divergence within the genus *Microgramma*, with an estimated age of less than 1 million years (Almeida et al. 2021). It is well-established that, over time, species may develop specific traits that allow them to exploit different resources, reducing competition intensity and potentially leading to niche partitioning (Schoener 1974). This suggests that current patterns of co-occurrence in present-day environments may influence how niches are shaped over time (Wiens and Graham 2005). Selection may act differently on populations inhabiting different optima (areas of high suitability) if phenotypes adapted to these optima were already present in the ancestral population (Pyron et al. 2015). In this context, the recent speciation of these two lineages could be related to their restricted niche requirements. We suggest that further studies, using population-level data, be conducted to better clarify the divergence of these two species and the processes at play.

The endemic species *M. latevagens* from the Andes, *M. tecta* from eastern Brazil, and *M. piloselloides* from the Caribbean (Figure 1), despite being phylogenetically distant and not co-occurring, exhibited greater niche and PNO overlap with each other than with other species in the clade (Figure 4; Supplementary Material S1). While *M. latevagens* showed low overlap with all species, the overlap percentage increased when compared to *M. tecta* and *M. piloselloides* (Figure 4; Supplementary Material S1). *Microgramma tecta* and *M. piloselloides* exhibited the highest niche and PNO overlap when compared to each other (Figure 4; Supplementary Material S1). The highest overlaps among these three species in environmental variables were observed for isothermality, precipitation of the coldest quarter, and global elevation (Supplementary Material S1). These patterns provide evidence of potential niche convergence among these endemic species.

Evolutionary signatures of niche convergence have been identified in diverse organisms across different environmental contexts (Ahmadi et al. 2021; Nyari and Reedy 2013; Nzei et al. 2024; Popescu et al. 2024). However, in the case of *M. latevagens*, *M. tecta*, and *M. piloselloides*,

these species appear to share an environmental relationship in their areas of suitability, particularly in regions with lower temperatures. This suggests a historical restriction over time among species within this clade.

Microgramma nana exhibited niche overlap higher than 50% for the similarity metric (*I*) with most species in the clade, except with *M. latevagans*, *M. tecta*, and *M. piloselloides*—species with restricted distributions. For the equivalence metric (*D*), *M. nana* showed niche overlap below 50% with all species (Figure 4). Although all models had good validation values (Table 1), the distribution models for *M. nana* presented the lowest metric values among the species in the clade (Table 1). Although *M. nana* is considered to have a wide distribution in the Amazon, we believe it is undersampled, which may have affected both its distribution model and subsequent analyses. Sampling bias in ferns and lycophytes within the Brazilian Amazon has been previously documented (Almeida and Salino 2016), underscoring the urgent need for increased botanical collection efforts in this region. The relationship between phylogenetic distance and niche overlap revealed a moderate and significant correlation within this clade, with species that are more phylogenetically distant tending to have greater niche overlap (Figure 5). This trend is more pronounced for niche similarity (*I*) than for niche equivalence (*D*). Our results indicate that the tendency for phylogenetic niche conservatism does not appear to be present in the studied group.

Conclusion

We observed that co-occurrence among phylogenetically distant species, particularly those with broad distributions, is linked to the sharing of similar environmental characteristics. This suggests that species with wider geographic distributions can exploit a broader range of environmental conditions within their niche occupation profiles. This trend is supported by the ease of fern spore dispersal and the epiphytic habit of the group, which likely facilitates co-

occurrence in diverse environmental contexts by allowing greater exploration of their niche areas. Furthermore, endemic species exhibited distinct patterns of differentiation in specific environmental variables, suggesting that specialization to particular environmental conditions may play a central role in defining their geographic distributions. Our results revealed niche divergence among closely related species and niche convergence among distantly related species, with the latter sharing environmental similarities in their areas of suitability despite their phylogenetic distance. These findings underscore the importance of understanding the environmental factors that shape niche occupation strategies, contributing to a more comprehensive understanding of co-occurrence and diversification in neotropical epiphytic fern species.

LITERATURE CITED

- Ahmadi, M., Hemami, M. R., Kaboli, M., Nazarizadeh, M., Malekian, M., Behrooz, R., ... & Zimmermann, N. E. (2021). "The legacy of eastern Mediterranean mountain uplifts: rapid disparity of phylogenetic niche conservatism and divergence in mountain vipers." *BMC Ecology and Evolution*, 21(1), 130. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01863-0>.
- Almeida, T. E., & Salino, A. (2016). "State of the art and perspectives on neotropical fern and lycophyte systematics." *Journal of Systematics and Evolution*, 54(6), 679-690. <https://doi.org/10.1111/jse.12223>.
- Almeida, T. E., Salino, A., Dubuisson, J. Y., & Hennequin, S. (2021). "Insights into long-distance dispersal and ecological and morphological evolution in the fern genus *Microgramma* from phylogenetic inference." *Botanical Journal of the Linnean Society*, 196(3), 294-312. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa107/6130184>.

- Araújo, M. B., Ferri-Yáñez, F., Bozinovic, F., Marquet, P. A., Valladares, F., & Chown, S. L. (2013). "Heat freezes niche evolution." *Ecology Letters*, 16(9), 1206-1219. <https://doi.org/10.1111/ele.12155>.
- Bandeira, L. N., Villalobos, F., Werneck, F. P., Peterson, A. T., & Anciães, M. (2021). "Different elevational environments dictate contrasting patterns of niche evolution in Neotropical *Pithecopus* treefrog species." *Biotropica*, 53(4), 1042-1051. <https://doi.org/10.1111/btp.12929>.
- Barros, M. J., Silva-Arias, G. A., Segatto, A. L. A., Reck-Kortmann, M., Fregonezi, J. N., Diniz-Filho, J. A. F., & Freitas, L. B. (2020). "Phylogenetic niche conservatism and plant diversification in South American subtropical grasslands along multiple climatic dimensions." *Genetics and Molecular Biology*, 43, e20180291. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2018-0291>.
- Benzing, D. H. (2008). "Vascular epiphytes: general biology and related biota." Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-26630-7.
- Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). "Positive interactions in communities." *Trends in Ecology & Evolution*, 9(5), 191-193.
- Breiman, L. (2001). "Random forests." *Machine Learning*, 45, 5-32. <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>.
- Brooker, R. W., & Callaway, R. M. (2009). "Special Feature - Editorial: Facilitation in Plant Communities: Facilitation in the Conceptual Melting Pot." *Journal of Ecology*, 97(6), 1117–1120. <http://www.jstor.org/stable/27754305>.
- Burns, K. C., & Zotz, G. (2010). "A hierarchical framework for investigating epiphyte assemblages: networks, meta-communities, and scale." *Ecology*, 91(2), 377-385. <https://doi.org/10.1890/08-2004.1>.

Carroll, O., & MacDougall, A. S. (2024). "Facilitation against herbivory more important than resource-based niche differences for plant coexistence in a field experiment." *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14283>.

Carscadden, K. A., Emery, N. C., Arnillas, C. A., Cadotte, M. W., Afkhami, M. E., Gravel, D., ... & Wiens, J. J. (2020). "Niche breadth: causes and consequences for ecology, evolution, and conservation." *The Quarterly Review of Biology*, 95(3), 179-214. <https://doi.org/10.1086/710388>.

Chen, K., Wang, B., Chen, C., & Zhou, G. (2024). "The relationship between niche breadth and phylogenetic characteristics of eight species of rhubarb on the Qinghai-Tibet Plateau, Asia." *Ecology and Evolution*, 14(3), e11040. <https://doi.org/10.1002/ece3.11040>.

Chesson, P. (2000). "General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments." *Theoretical Population Biology*, 58(3), 211-237. <https://doi.org/10.1006/tpbi.2000.1486>.

Coelho, F. E. A., Camurugi, F., & Garda, A. A. (2023). "The roles of niche divergence, dispersal, and geology on the diversification of Neotropical true frogs from the *Rana palmipes* species group (Amphibia, Anura, Ranidae) during the Great American Biotic Interchange." *Organisms Diversity & Evolution*, 23(4), 967-981. <https://doi.org/10.1007/s13127-023-00619-6>.

Cooper N, Freckleton RP, Jetz W (2011). "Phylogenetic conservatism of environmental niches in mammals." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278:2384–2391. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2207>.

Cooper N, Jetz W, Freckleton RP (2010). "Phylogenetic comparative approaches for studying niche conservatism." *Journal of Evolutionary Biology*, 23:2529–2539 <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02144.x>.

- Cornell, H. V., & Lawton, J. H. (1992). "Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective." *Journal of Animal Ecology*, 1-12. <https://doi.org/10.2307/5503>.
- Culumber, Z. W., & Tobler, M. (2018). "Correlated evolution of thermal niches and functional physiology in tropical freshwater fishes." *Journal of Evolutionary Biology*, 31(5), 722-734. <https://doi.org/10.1111/jeb.13260>.
- Czortek, P., Orczewska, A., & Dyderski, M. K. (2021). "Niche differentiation, competition or habitat filtering? Mechanisms explaining co-occurrence of plant species on wet meadows of high conservation value." *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12983. <https://doi.org/10.1111/jvs.12983>.
- D'Andrea, R., & Ostling, A. (2016). "Challenges in linking trait patterns to niche differentiation." *Oikos*, 125(10), 1369-1385. <https://doi.org/10.1111/oik.02979>.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., ... & Mouquet, N. (2010). "Defining and measuring ecological specialization." *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 15-25. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x>.
- Evans, M. E., Smith, S. A., Flynn, R. S., & Donoghue, M. J. (2009). "Climate, niche evolution, and diversification of the "bird-cage" evening primroses (*Oenothera*, sections *Anogra* and *Kleinia*)." *The American Naturalist*, 173(2), 225-240. <https://doi.org/10.1086/595757>.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). "WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas." *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>.
- Fine, P. V. (2015). "Ecological and evolutionary drivers of geographic variation in species diversity." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 369-392. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054102>.

- Friedman, J. H. (1991). "Multivariate adaptive regression splines." *The Annals of Statistics*, 19(1), 1-67. <https://doi.org/10.1214/aos/1176347963>.
- Friedman, D., & Johnson Jr, R. (2000). "Event-related potential (ERP) studies of memory encoding and retrieval: A selective review." *Microscopy Research and Technique*, 51(1), 6-28. [https://doi.org/10.1002/1097-0029\(20001001\)51:1<6::AID-JEMT2>3.0.CO;2-R](https://doi.org/10.1002/1097-0029(20001001)51:1<6::AID-JEMT2>3.0.CO;2-R).
- Funk DJ, Omland KE (2003). "Species-Level Paraphyly and Polyphyly: Frequency, Causes, and Consequences, with Insights from Animal Mitochondrial DNA." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34:397–423. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132421>.
- Gordon, C. E. (2000). "The coexistence of species." *Revista Chilena de Historia Natural*, 73(1), 175-198. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2000000100016>.
- Hart, S. P. (2023). "How does facilitation influence the outcome of species interactions?." *Journal of Ecology*, 111(10), 2094-2104. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14189>.
- Haufler CH, Hooper EA, Therrien JP (2000). "Modes and mechanisms of speciation in pteridophytes: Implications of contrasting patterns in ferns representing temperate and tropical habitats." *Plant Species Biology*, 15:223–236. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2000.00042.x>.
- Holt, R. D. (2009). "Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives." *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19659-19665. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905137106>.
- Hutchinson, G. E. (1991). "Population studies: Animal ecology and demography." *Bulletin of Mathematical Biology*, 53, 193-213. <https://doi.org/10.1007/BF02464429>.
- Jacquemyn, H., De Coensel, B., Evans, A., Wang, D., & Merckx, V. S. (2023). "The relationship between phylogeny, range size, niche breadth and niche overlap in European

orchids (Orchidaceae).” *Journal of Biogeography*, 51(3), 409-421.
<https://doi.org/10.1111/jbi.14769>.

Jiang, Z., Huete, A. R., Didan, K., & Miura, T. (2008). “Development of a two-band enhanced vegetation index without a blue band.” *Remote Sensing of Environment*, 112(10), 3833-3845.
<https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.06.006>.

Jordano, P. (2017). “What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events.” *Journal of Ecology*, 105(1), 75-84. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12690>.

Karger DN, Conrad O, Böhner J, et al (2017). “Climatologies at high resolution for the earth’s land surface areas.” *Scientific Data*, 4(1), 1-20. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>.

Keddy, P. A. (1992). “Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology.” *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157-164. <https://doi.org/10.2307/3235676>.

Kessler M (2010). “Biogeography of ferns”. In: Mehltreter, K., Walker, L.R., Sharpe, J.M. (Eds.) *Fern Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 22–60.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511844898.003>.

Kolanowska, M., Tsiftsis, S., Dudek, M., Konowalik, K., & Baranow, P. (2022). “Niche conservatism and evolution of climatic tolerance in the Neotropical orchid genera *Sobralia* and *Brasolia* (Orchidaceae).” *Scientific Reports*, 12(1), 13936. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18218-4>.

Krieg, C. P., & Chambers, S. M. (2022). “The ecology and physiology of fern gametophytes: A methodological synthesis.” *Applications in Plant Sciences*, 10(2), e11464.
<https://doi.org/10.1002/aps3.11464>.

Kumar, A., Memo, M., & Mastinu, A. (2020). “Plant behaviour: an evolutionary response to the environment?.” *Plant Biology*, 22(6), 961-970. <https://doi.org/10.1111/plb.13149>.

- Llorens, C., Argentina, M., Rojas, N., Westbrook, J., Dumais, J., & Noblin, X. (2016). "The fern cavitation catapult: mechanism and design principles." *Journal of The Royal Society Interface*, 13(114), 20150930. <https://doi.org/10.1098/rsif.2015.0930>.
- Lima, L. V., Oliveira, U., Almeida, T. E., Bueno, M. L., & Salino, A. (2020). "Migration barriers in ferns: the case of the neotropical genus *Diplopterygium* (Gleicheniaceae)." *Plant Ecology & Diversity*, 13(5-6), 401-412. <https://doi.org/10.1080/17550874.2021.1890259>.
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). "The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species." *The American Naturalist*, 101(921), 377-385. <https://doi.org/10.1086/282505>.
- MacTavish, R., & Anderson, J. T. (2020). "Resource availability alters fitness trade-offs: implications for evolution in stressful environments." *American Journal of Botany*, 107(2), 308-318. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1417>.
- Manel S, Ceri Williams H, Ormerod SJ (2001). "Evaluating presence-absence models in ecology: The need to account for prevalence." *Journal of Applied Ecology* 38:921–931. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00647.x>.
- Mejía, O., Martínez-Méndez, N., Pérez-Miranda, F., & Matamoros, W. A. (2022). "Climatic niche evolution of a widely distributed Neotropical freshwater fish clade." *Biological Journal of the Linnean Society*, 135(4), 839-855. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab153>.
- Naimi, B., & Araújo, M. B. (2016). "sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling." *Ecography*, 39(4), 368-375. <https://doi.org/10.1111/ecog.01881>.
- Nathan, R. (2006). "Long-distance dispersal of plants." *Science*, 313(5788), 786-788. <https://doi.org/10.1126/science.1124975>.
- Nitta, J. H., Watkins Jr, J. E., & Davis, C. C. (2020). "Life in the canopy: community trait assessments reveal substantial functional diversity among fern epiphytes." *New Phytologist*, 227(6), 1885-1899. <https://doi.org/10.1111/nph.16607>.

- Nyari, A. S., & Reddy, S. (2013). "Comparative phyoclimatic analysis and evolution of ecological niches in the scimitar babblers (Aves: Timaliidae: Pomatorhinus)." *PLoS One*, 8(2), e55629. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055629>.
- Niklas, K. J., Tiffney, B. H., & Knoll, A. H. (1983). "Patterns in vascular land plant diversification." *Nature*, 303(5918), 614-616. <https://doi.org/10.1038/303614a0>.
- Nzei, J. M., Martínez-Médez, N., Mwanzia, V. M., Kurauka, J. K., Wang, Q. F., Li, Z. Z., & Chen, J. M. (2024). Climatic niche evolution and niche conservatism of *Nymphaea* species in Africa, South America, and Australia." *BMC Plant Biology*, 24(1), 476. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05141-1>.
- Oliveira, U., Soares-Filho, B., Leitão, R. F. M., & Rodrigues, H. O. (2019). "BioDinamica: a toolkit for analyses of biodiversity and biogeography on the Dinamica-EGO modelling platform." *PeerJ*, 7, e7213. <https://doi.org/10.7717/peerj.7213>.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., ... & Oksanen, M. J. (2013). Package 'vegan'. Community ecology package, version 2(9), 1-295. URL <https://github.com/vegandevs/vegan>.
- Paradis, E., & Schliep, K. (2019). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35(3), 526-528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>.
- Peterson, A. T. (2011). "Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence." *Journal of Biogeography*, 38(5), 817-827. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>.
- Phillips SB, Aneja VP, Kang D, Arya SP (2006). Modelling and analysis of the atmospheric nitrogen deposition in North Carolina. In: International Journal of Global Environmental Issues. Inderscience Publishers, pp 231–252 <https://doi.org/10.1504/IJGENVI.2006.010156>.

- Pincebourde, S., Murdock, C. C., Vickers, M., & Sears, M. W. (2016). Fine-scale microclimatic variation can shape the responses of organisms to global change in both natural and urban environments. *Integrative and Comparative Biology*, 56(1), 45-61. <https://doi.org/10.1093/icb/icw016>.
- Pocheville, A. (2015). "The ecological niche: history and recent controversies." *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*, 547-586. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9014-7_26.
- Popescu, S. M., Tigae, C., Dobrițescu, A., & Ștefănescu, D. M. (2024). "Exploring the Climatic Niche Evolution of the Genus *Falco* (Aves: Falconidae) in Europe." *Biology*, 13(2), 113.
- Pianka, E. R. (1974). "Niche overlap and diffuse competition." *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71(5), 2141-2145. <https://doi.org/10.1073/pnas.71.5.2141>.
- Pradhan, P., & Setyawan, A. D. (2021). "Filtering multi-collinear predictor variables from multi-resolution rasters of WorldClim 2.1 for Ecological Niche Modeling in Indonesian context." *Asian Journal of Forestry*, 5(2): 111-122. <https://doi.org/10.13057/asianjfor/r050207>.
- Prochazka, L. S., Alcantara, S., Rando, J. G., Vasconcelos, T., Pizzardo, R. C., & Nogueira, A. (2024). "Resource availability and disturbance frequency shape evolution of plant life forms in Neotropical habitats." *New Phytologist*, 242(2), 760-773. <https://doi.org/10.1111/nph.19601>.
- Pyron, R. A., Costa, G. C., Patten, M. A., & Burbrink, F. T. (2015). "Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation." *Biological Reviews*, 90(4), 1248-1262. <https://doi.org/10.1111/brv.12154>.
- Rahman, I. U., Afzal, A., Iqbal, Z., Hashem, A., Al-Arjani, A. B. F., Alqarawi, A. A., ... & Bussmann, R. W. (2021). "Species distribution pattern and their contribution in plant community assembly in response to ecological gradients of the ecotonal zone in the Himalayan region." *Plants*, 10(11), 2372. <https://doi.org/10.3390/plants10112372>.

- Rappoldt, C., & Hogeweg, P. (1980). "Niche packing and number of species." *The American Naturalist*, 116(4), 480-492. <https://doi.org/10.1086/283643>.
- Raynor, G. S., Ogden, E. C., & Hayes, J. V. (1976). "Dispersion of fern spores into and within a forest." *Rhodora*, 78(815), 473-487. <https://www.jstor.org/stable/23311224>.
- Saupe, E. E., Qiao, H., Hendricks, J. R., Portell, R. W., Hunter, S. J., Soberón, J., & Lieberman, B. S. (2015). "Niche breadth and geographic range size as determinants of species survival on geological time scales." *Global Ecology and Biogeography*, 24(10), 1159-1169. <https://doi.org/10.1111/geb.12333>.
- Schoener, T. W. (1974). "Resource Partitioning in Ecological Communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity." *Science*, 185(4145), 27-39. <https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27>.
- Sheng, Z. H., Chen, H. Y., He, S., Gao, G. Z., Chen, J. H., Li, R., ... & Zhang, L. Y. (2024). "Suitable habitat area analysis and niche assessment of the invasive emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) in native and invasive ranges." *Applied Ecology & Environmental Research*, 22(2). DOI: http://dx.doi.org/10.15666/aeer/2202_18851902.
- Sheth, S. N., Morueta-Holme, N., & Angert, A. L. (2020). "Determinants of geographic range size in plants." *New Phytologist*, 226(3), 650-665. <https://doi.org/10.1111/nph.16406>.
- Sheu, Y., Zurano, J. P., Ribeiro-Junior, M. A., Ávila-Pires, T. C., Rodrigues, M. T., Colli, G. R., & Werneck, F. P. (2020). "The combined role of dispersal and niche evolution in the diversification of Neotropical lizards." *Ecology and Evolution*, 10(5), 2608-2625. <https://doi.org/10.1002/ece3.609>.
- Soares-Filho, B., Rodrigues, H., & Follador, M. (2013). "A hybrid analytical-heuristic method for calibrating land-use change models." *Environmental Modelling & Software*, 43, 80-87. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2013.01.010>.

Sobral-Souza, T., Lima-Ribeiro, M. S., & Solferini, V. N. (2015). “Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling.” *Evolutionary Ecology*, 29, 643-655. <https://doi.org/10.1007/s10682-015-9780-9>.

Steinhorsdottir, M., Coxall, HK, De Boer, AM, Huber, M., Barbolini, N., Bradshaw, CD, ... & Strömberg, CAE (2021). “O Mioceno: O futuro do passado. *Paleoceanografia e Paleoclimatologia*, 36 (4), e2020PA004037. <https://doi.org/10.1029/2020PA004037>.

Suissa, J. S., Sundue, M. A., & Testo, W. L. (2021). “Mountains, climate and niche heterogeneity explain global patterns of fern diversity.” *Journal of Biogeography*, 48(6), 1296-1308. <https://doi.org/10.1111/jbi.14076>.

RStudio Team. (2021). *RStudio: Integrated development environment for R* (Version 2024.09.0) [Computer software]. Posit PBC. <https://posit.co>.

Testo, W. L., & Watkins Jr, J. E. (2013). “Understanding mechanisms of rarity in pteridophytes: Competition and climate change threaten the rare fern *Asplenium scolopendrium* var. *americanum* (Aspleniaceae)”. *American Journal of Botany*, 100(11), 2261-2270. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300150>.

Van Zyl, J. J. (2001). “The Shuttle Radar Topography Mission (SRTM): a breakthrough in remote sensing of topography.” *Acta Astronautica*, 48(5-12), 559-565. [https://doi.org/10.1016/S0094-5765\(01\)00020-0](https://doi.org/10.1016/S0094-5765(01)00020-0).

Vapnik, V. (1998). The support vector method of function estimation. In *Nonlinear Modeling: Advanced Black-Box Techniques* (pp. 55-85). Boston, MA: Springer US.

Villegas, M., Loiselle, B. A., Kimball, R. T., & Blake, J. G. (2021). “Ecological niche differentiation in *Chiroxiphia* and *Antilophia* manakins (Aves: Pipridae).” *PLoS One*, 16(1), e0243760. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0243760>.

- Yuan, Y., Tang, X., Liu, M., Liu, X., & Tao, J. (2021). “Species distribution models of the *Spartina alterniflora* Loisel in its origin and invasive country reveal an ecological niche shift.” *Frontiers in Plant Science*, 12, 738769. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.738769>.
- Wang, H., Zhang, Q., Liu, R., Sun, Y., Xiao, J., Gao, L., ... & Wang, H. (2022). “Impacts of changing climate on the distribution of *Solenopsis invicta* Buren in Mainland China: Exposed urban population distribution and suitable habitat change.” *Ecological Indicators*, 139, 108944. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108944>.
- Warren DL, Glor RE, Turelli M (2010). “ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models.” *Ecography* 33, 607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). “Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology.” *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 519-539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., ... & Stephens, P. R. (2010). “Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology.” *Ecology Letters*, 13(10), 1310-1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>.
- Wilson, A. M., & Jetz, W. (2016). “Remotely sensed high-resolution global cloud dynamics for predicting ecosystem and biodiversity distributions.” *PLoS Biology*, 14(3), e1002415. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002415>.
- Wolf, P. G., Schneider, H., & Ranker, T. A. (2001). “Geographic distributions of homosporous ferns: does dispersal obscure evidence of vicariance?” *Journal of Biogeography*, 28(2), 263-270. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00531.x>.

Wu, Z. Y., Milne, R. I., Liu, J., Nathan, R., Corlett, R. T., & Li, D. Z. (2023). “The establishment of plants following long-distance dispersal.” *Trends in Ecology & Evolution*, 38(3), 289-300. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.11.003>.

Zotz, G., & Hietz, P. (2001). “The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions.” *Journal of Experimental Botany*, 52(364), 2067-2078. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.364.2067>.

Tables

Table 1 - *Microgramma* species of the Scaly clade, number of records used per species, and validation metrics values for the models: area under the curve (AUC) and true skill statistic (TSS).

Species	Number of records	AUC	TSS
<i>M. dictyophylla</i>	507	0.96	0.80
<i>M. latevagans</i>	21	0.98	0.86
<i>M. nana</i>	124	0.90	0.74
<i>M. percussa</i>	2392	0.96	0.88
<i>M. piloselloides</i>	254	0.97	0.91
<i>M. reptans</i>	950	0.96	0.86
<i>M. tecta</i>	142	0.99	0.91
<i>M. tobagensis</i>	207	0.98	0.90

Figures

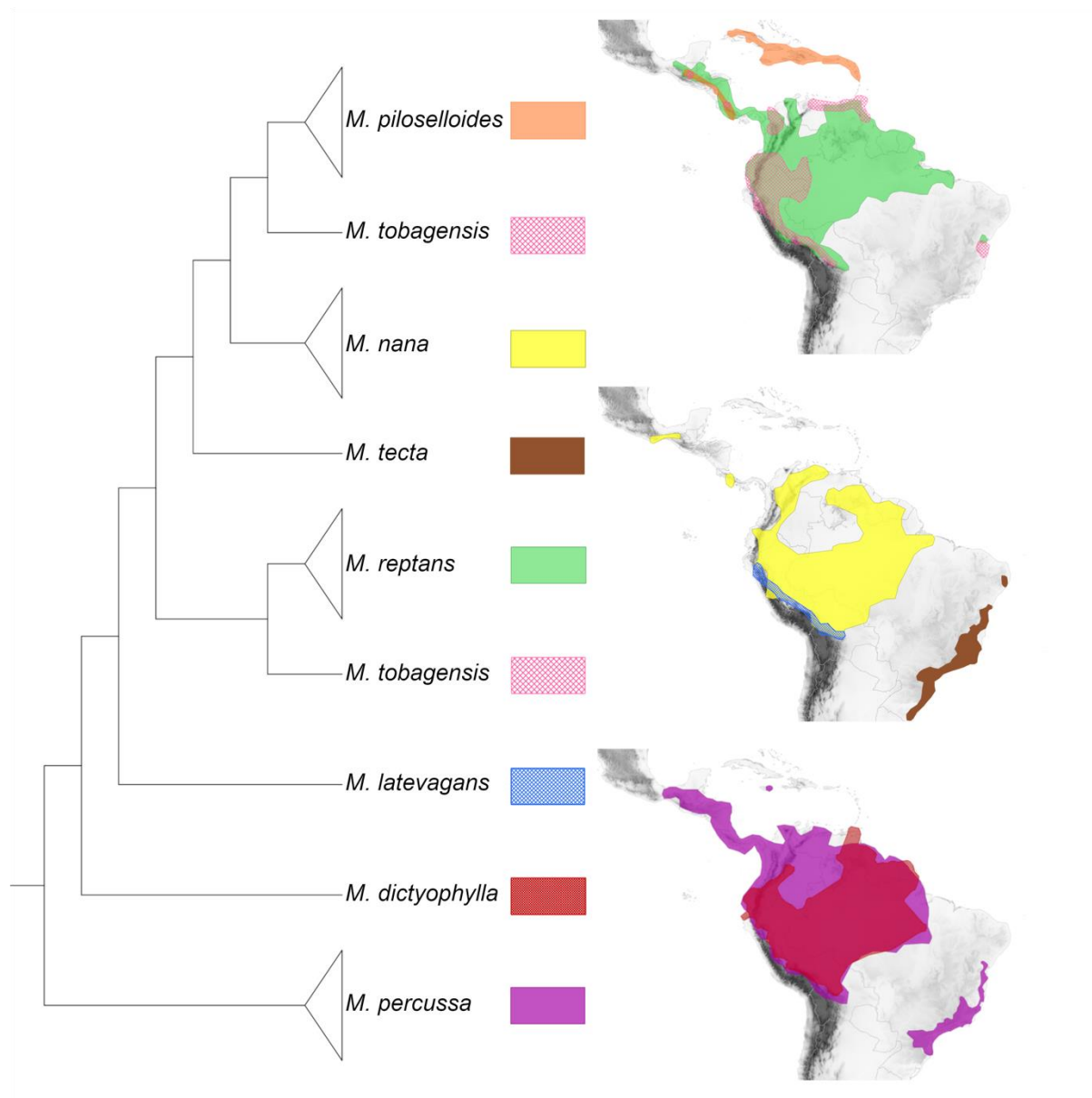


Figure 1 - Occurrence areas of the Scaly clade species used in this study and phylogenetic relationships within the clade, based on the majority consensus tree resulting from Bayesian inference presented by Almeida et al. (2021).

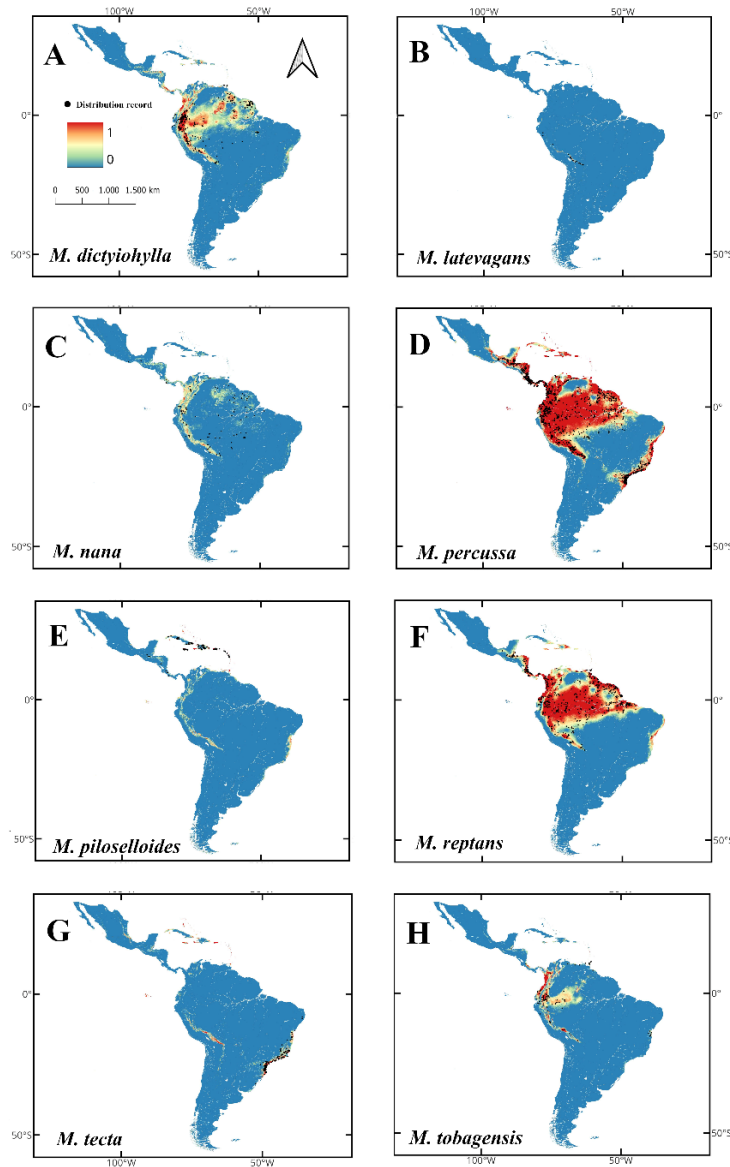


Figure 2 - Consensus species distribution models of the Scaly clade species, derived from five ecological niche modeling algorithms (MARS, SVM, GBM, RF, and MaxEnt). Red areas represent regions of high suitability, while blue areas indicate low suitability. Black points correspond to the validated occurrence records used to build the models. A. *M. dictyophylla*, B. *M. latevagans*, C. *M. nana*, D. *M. percussa*, E. *M. piloselloides*, F. *M. reptans*, G. *M. tecta*, H. *M. tobagensis*.

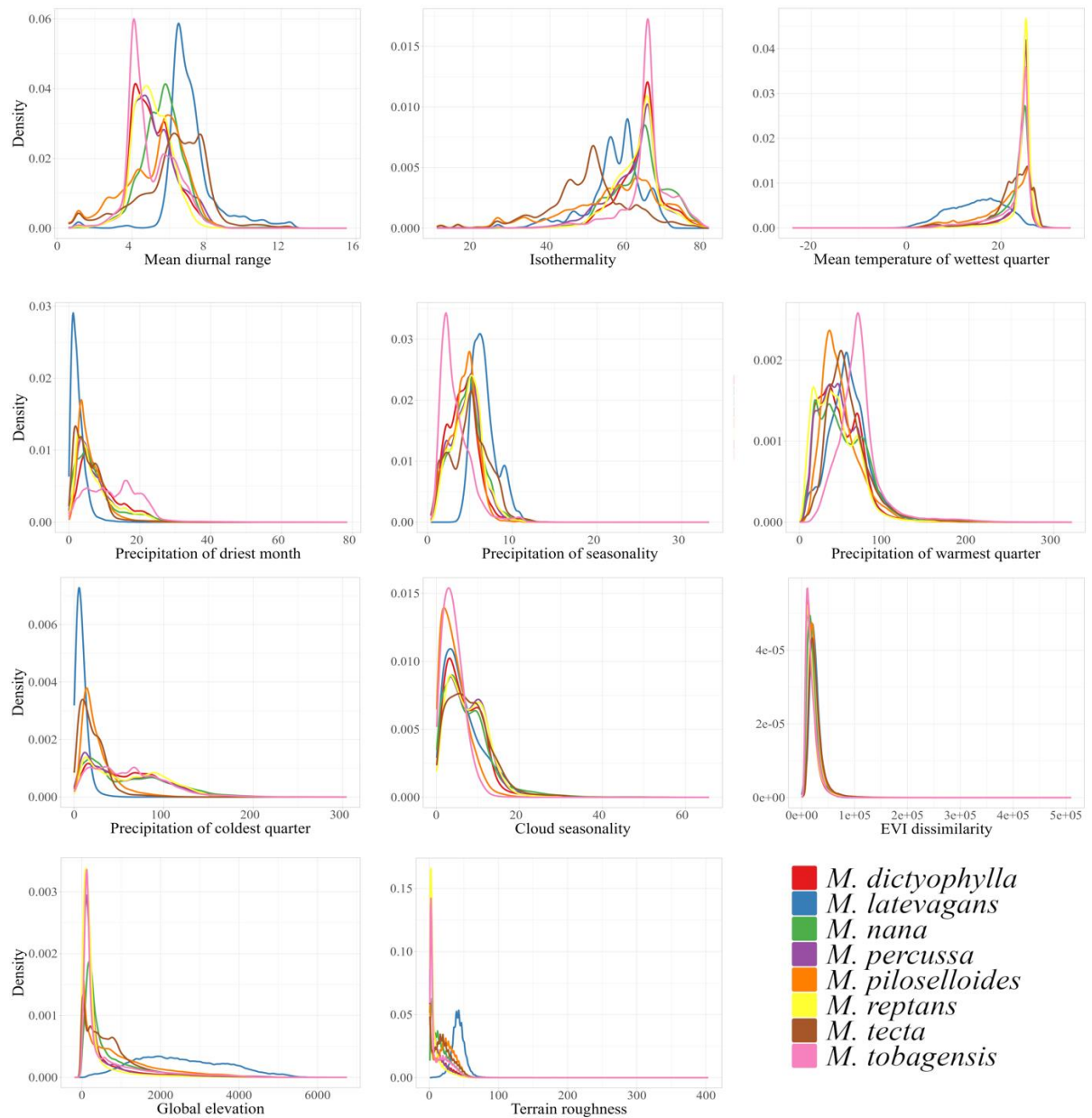


Figure 3 - Predicted niche occupancy profiles of the eight *Microgramma* species, represented by density plots based on presence pixels from the binary species distribution models as a function of environmental variables. Density peaks correspond to environmental areas where the species models indicated the highest suitability. Each line in the graph represents a species, highlighting the variation in density under different environmental conditions.

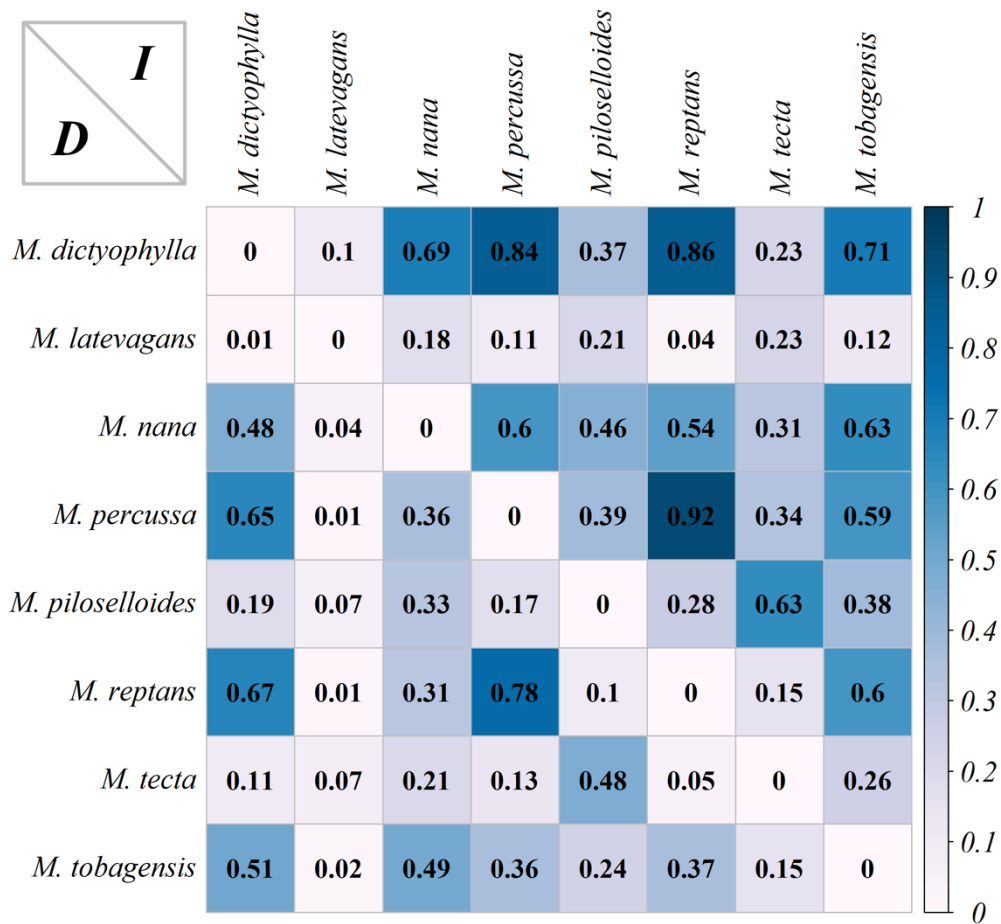


Figure 4 - Niche overlap values using the generated models (Figure 2), analyzed with the equivalence metric, Schoener's D distance (Warren et al. 2008), shown on the lower left diagonal, and the similarity metric, Hellinger's I distance (Warren et al. 2008), shown on the upper right diagonal.

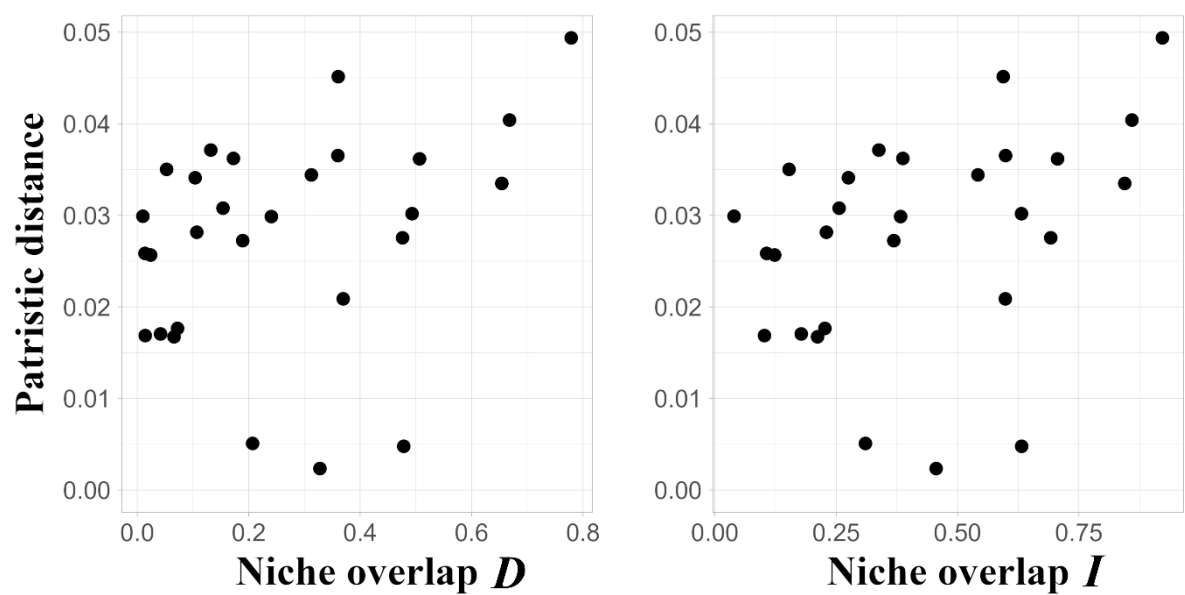


Figure 5 - Correlation between patristic phylogenetic distance and niche overlap, based on niche equivalence (*D*) and niche similarity (*I*) metrics, evaluated using the Mantel test. Trend lines in the graph illustrate the relationship between phylogenetic distance and niche overlap, suggesting that phylogenetically more distant species tend to share niche characteristics to a greater extent.

Data Availability Statement

The datasets generated and analyzed during the current study, as well as the scripts used to perform the analyses, are available in the GitHub repository:

https://github.com/kevenlima/clado_scaly.

Competing Interests Statement

The authors declare no conflict of interest.

Author Contributions section

T.E.A. and K.S.L. conceived the idea. K.S.L., L.V.L., and T.E.A. designed the methodology. K.S.L. and T.E.A. collected the data. K.S.L., L.V.L., and T.E.A. conducted the analyses. All authors critically contributed to the drafts and the final version.

Acknowledgements

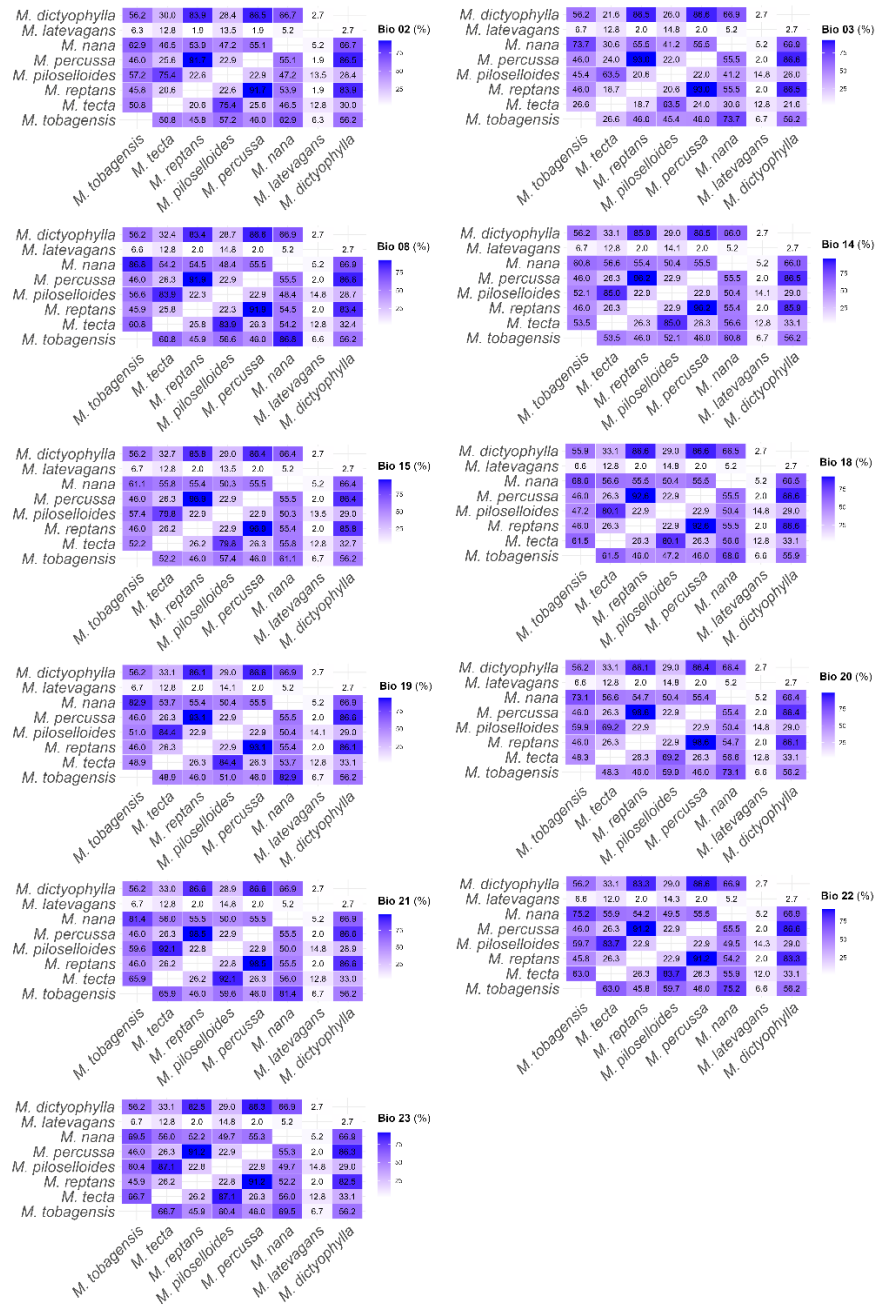
This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001 (88887.910465/2023-00) awarded to K.S. Lima and (88887.937988/2024-00) awarded to L.V. Lima We thank CNPq for the research grant (317091/2021-2) awarded to T.E. Almeida. The authors thank Annelize Frazão, André Gasper, Marcelo Bueno, and Samuel Gomides for their valuable contributions to earlier versions of this manuscript.

Appendix S1 – DOI for files downloaded from GBIF

Scaly clade	Doi – GBIF
<i>Microgramma dictyophylla</i>	GBIF.org (11 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.xdgaxa
<i>Microgramma latevagans</i>	GBIF.org (11 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.dpr6u7
<i>Microgramma nana</i>	GBIF.org (11 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.tuprbv
<i>Microgramma percussa</i>	GBIF.org (11 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.2cvq9m
<i>Microgramma piloselloides</i>	GBIF.org (11 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.bzjh38

<i>Microgramma reptans</i>	GBIF.org (11 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.dgb69w
<i>Microgramma tecta</i>	GBIF.org (11 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.r3snrd
<i>Microgramma tecta</i> var. <i>nana</i>	GBIF.org (11 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.a5n9s9
<i>Microgramma tobagensis</i>	GBIF.org (11 December 2021) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/dl.v73t99

Figure S1 - Density overlap of the area under the curve of predicted niche occupancy (PNO) profiles for the eleven environmental variables analyzed in this study. The matrix is symmetric, with the upper and lower diagonals being mirrored.



Capítulo 2

Ser submetido a *Journal of Systematics and Evolution*

(IF 2.9, Scopus Percentile 92%)

Evolução de nicho e tolerâncias ambientais no gênero de samambaia *Microgramma* C.Presl (Polypodiaceae)

RESUMO

Compreender a evolução dos nichos ecológicos é essencial para desvendar os mecanismos que moldam a diversidade e a distribuição das espécies. Este estudo investigou a evolução de nicho e as tolerâncias ambientais no gênero de samambaias *Microgramma* (Polypodiaceae), um grupo com cerca de 30 espécies epífitas, integrando modelagem de distribuição de espécies (SDM), perfis preditos de ocupação de nicho (PNO), análises filogenéticas e modelos evolutivos comparativos. A sobreposição de nicho entre as espécies revelou ampla variação, com casos de alta similaridade entre espécies distantes filogeneticamente e baixa sobreposição entre espécies próximas, indicando convergência ecológica e labilidade evolutiva. As análises de PNO mostraram amplitudes de tolerância semelhantes entre as espécies, porém com densidades distintas ao longo dos gradientes climáticos, sugerindo especialização secundária em faixas ambientais específicas. O sinal filogenético foi heterogêneo: variáveis térmicas e de elevação apresentaram conservação ancestral, enquanto fatores ligados à precipitação e rugosidade do terreno mostraram evolução labial. O modelo Ornstein–Uhlenbeck foi o mais ajustado para a maioria das variáveis, apontando predominância de seleção estabilizadora. As análises *Disparity Through Time* revelaram maior disparidade recente em eixos ambientais úmidos e topográficos, e as reconstruções ancestrais indicaram preferência histórica por ambientes de baixa altitude para o gênero. Em conjunto, os resultados evidenciam que *Microgramma* evoluiu sob um equilíbrio entre conservadorismo histórico e adaptação ecológica, refletindo a interação entre história evolutiva e heterogeneidade ambiental.

Palavras-chave: Evolução de nicho; inferência filogenética; modelagem de distribuição; samambaias epífitas; tolerância ambiental.

INTRODUÇÃO

Compreender a evolução de nicho é essencial para desvendar os mecanismos que moldam a diversidade e a distribuição das espécies (GRAHAM et al., 2007; HOLT, 2009; PILOWSKY et al., 2022). Os estudos de nicho ecológico têm sido de grande importância para tentar entender as dinâmicas de ocupação dos organismos na história evolutiva (WIENS; GRAHAM, 2005; WARREN et al., 2008; WIENS, 2008). Através da inferência do nicho, podemos investigar quais são os limites ambientais das espécies para determinada variável ambiental que compõem o nicho, e dessa forma tentar entender as tolerâncias específicas para cada espécie (EVANS et al., 2009). Essa investigação tem sido fundamental para entender a diversidade e evolução dos organismos (por ex. GLADE-VARGAS et al. (2021), KOLANOWSKA et al. (2022), MEJIA et al. (2022), NGO et al. (2023), NZEI et al. (2024), POPESCU et al. (2024), PADILHA et al. (2024) e WANG et al. (2025).

Um dos conceitos-chave é o conservadorismo filogenético de nicho (PNC), que postula que espécies filogeneticamente próximas tendem a ter nichos ecológicos mais semelhantes do que espécies distantes (WIENS; GRAHAM, 2005; WIENS et al., 2010; PETERSON, 2011). Os mecanismos evolutivos que explicam a conservação ou divergência de nicho podem ser avaliados por meio de modelos, como o de movimento Browniano, onde se espera que espécies mais próximas tenham características mais semelhantes (MÜNKEMÜLLER et al., 2015).

Por outro lado, a convergência de nicho emerge quando espécies não relacionadas filogeneticamente evoluem tolerâncias semelhantes e passam a ocupar nichos ecológicos parecidos, geralmente em resposta a pressões ambientais compartilhadas ou seleção estabilizadora (CAVENDER-BARES et al., 2004; BEAULIEU et al., 2012). Assim, a dinâmica entre conservadorismo, divergência e convergência de nicho pode ser impulsionada por diversos processos como seleção estabilizadora (BEAULIEU et al., 2012), fluxo gênico (MALLORY-SMITH et al., 2015), competição e herbivoria (IBANEZ et al., 2013; UESUGI;

KESSLER, 2016), que podem atuar na formação de linhagens e na ocupação de ambientes distintos (PYRON et al., 2015).

O gênero de samambaia *Microgramma*, composto por cerca de 30 espécies epífitas distribuídas pelo Neotrópico, e com uma espécie (*M. mauritiana*) na África (ALMEIDA et al., 2021). Essas espécies representam um modelo ideal para investigar esses processos evolutivos. O grupo inclui espécies restritas que ocorrem em alopatria, como por exemplo *M. latevagans*, endêmica Andes, *M. tecta*, da Floresta Atlântica, *M. piloselloides*, do Caribe (ALMEIDA et al. 2021; LIMA et al. 2025), e espécies de ampla distribuição, como *M. dictyophylla*, *M. lycopodioides*, *M. mauritiana*, *M. nana*, *M. percussa*, *M. persicariifolia* e *M. reptans*, ocupam grandes áreas e frequentemente coexistem em simpatria (ALMEIDA et al. 2021; LIMA et al., 2025).

Diante desse cenário, buscamos entender como ocorreu a evolução de nicho e tolerâncias ambientais do gênero, e para isso decidimos testar três hipóteses: (1) as tolerâncias ambientais não são conservadas, esperando-se um baixo sinal filogenético nos traços ambientais. Essa hipótese contrasta com a expectativa de conservadorismo filogenético de nicho (PNC), frequentemente observada em traços fisiológicos e ecológicos de plantas vasculares (WIENS et al., 2010), e prevê um padrão de baixa correlação entre nicho e relações filogenéticas; (2) a evolução dos traços ambientais segue um modelo de seleção estabilizadora, no qual as espécies convergem para condições ambientais ótimas. Essa hipótese surgiu a partir do trabalho de Lima et al. (2025), ao analisar as espécies do clado Scaly do gênero *Microgramma*, e será testada neste trabalho para o gênero todo. Nesse cenário, o modelo de Ornstein-Uhlenbeck (OU) deve descrever melhor a evolução dos traços do que outros modelos, como Movimento Browniano (Brownian motion) ou BM com tendência Early Burst (EB), o que indicaria a ação de restrições adaptativas e possíveis zonas ambientais preferenciais no grupo (BEAULIEU et al., 2012); e por fim, (3) a divergência nas tolerâncias ambientais. Essa hipótese será sustentada caso os perfis de disparidade temporal revelem maior acumulação de variação ambiental nas

extremidades da árvore filogenética, o que indicaria processos recentes de especialização ecológica associados à diversificação adaptativa (HARMON et al., 2003; MAHLER et al., 2010). Essas hipóteses não são mutuamente exclusivas e, em conjunto, buscam elucidar os processos históricos e adaptativos que moldaram a diversidade em *Microgramma*, destacando a interação entre história evolutiva e variação ambiental na radiação do grupo, tentando responder quais processos evolutivos explicam, ou podem explicar, a variação nos traços ambientais dessas espécies, e como essa variação se relaciona com a história filogenética do gênero.

MATERIAIS E METODOS

Coleta e limpeza de dados

Este estudo se concentrou inicialmente em 30 táxons de *Microgramma* (Material Suplementar 1), no qual alguns foram retirados da análise, por serem híbridos ou por terem registros insuficientes para gerar os modelos de nicho (menos de 10 registros), finalizando em 23 espécies do gênero focais neste estudo (Tabela 1). Os dados de ocorrências foram obtidos em repositórios online, incluindo o Global Biodiversity Information Facility (GBIF - <https://www.gbif.org/>; DOI listado no Apêndice 1), SpeciesLink). Registros duplicados foram removidos e todas as entradas foram verificadas manualmente quanto à precisão taxonômica, retirando aquelas identificadas apenas ao nível de gênero utilizando o pacote R *dplyr*. As coordenadas geográficas foram revisadas, com coordenadas atribuídas aos registros com descrições de ocorrência detalhada. Registros sem descrições geográficas foram retirados. Após a filtragem, 8.665 registros foram retidos para análise. <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/ConsultaPublicoHVUC/ConsultaPublicoHVUC.do>). Registros duplicados foram removidos e todas as entradas foram verificadas manualmente quanto à precisão taxonômica, retirando aquelas identificadas apenas ao nível de

gênero utilizando o pacote R *dplyr*. As coordenadas geográficas foram revisadas, com coordenadas atribuídas aos registros com descrições de ocorrência detalhada. Registros sem descrições geográficas foram retirados. Após a filtragem, 8.665 registros foram retidos para análise.

Dados climáticos

Os dados climáticos atuais foram obtidos do CHELSA (KARGER et al., 2017). Variáveis adicionais incluíram cobertura de nuvens (sazonalidade e média anual) (WILSON; JETZ, 2016), Índice de Vegetação Aprimorado (EVI) (JIANG et al., 2008), Elevação Global (FICK; HIJMANS, 2017) e SRTM (VAN ZYL, 2001). Todas as camadas foram reamostradas para uma resolução de 30 segundos de arco (~1 km) usando uma máscara da região Neotrópico-África, recortada através do Quantum GIS 3.16 (2022).

Para abordar a colinearidade entre as variáveis ambientais (variáveis correlacionadas), o Fator de Inflação da Variância (VIF) foi calculado utilizando o pacote R *usdm* (NAIMI; ARAÚJO 2016), com um valor de corte de 0,7 (PRADHAN; SETYAWAN, 2021). Das 25 camadas ambientais obtidas, 12 foram selecionadas para análise: Isotermalidade (Bio03), Temperatura Média do Trimestre Mais Chuvoso (Bio08), Temperatura Média do Trimestre Mais Seco (Bio09), Precipitação do Mês Mais Úmido (bio13), Precipitação do Mês Mais Seco (Bio14), Sazonalidade da Precipitação (Bio15), Precipitação do Trimestre Mais Quente (Bio18), Precipitação do Trimestre Mais Frio (Bio19), Sazonalidade das Nuvens, Dissimilaridade do EVI, Elevação Global e Rugosidade do Terreno.

Modelagem de distribuição de espécies (SDM)

O MaxEnt foi o algoritmo utilizado para estimar a distribuição das espécies a partir dos pontos de ocorrência, sendo muito utilizado em estudos de modelagem de nicho, principalmente

quando se usa pontos de presença (PHILLIPS et al., 2006). Foram utilizados 75% dos registros como treino para construção do modelo e 25% como teste para validação. Foram importados modelos binários, e para gerar os modelos com resolução para comparação de nicho, a configuração de limiar utilizada foi o treinamento de sensibilidade máxima mais especificada, onde foram feitas 10 replicações dos modelos de cada espécie (LIU et al., 2021). A performance de cada modelo foi avaliada utilizando métricas de validação, tais como a área sob a curva (AUC) e o *True Skill Statistic* (TSS). O desempenho do modelo foi classificado da seguinte forma: AUC abaixo de 0,7 indica desempenho ruim, 0,7–0,8 indica bom desempenho, 0,8–0,9 indica desempenho muito bom e acima de 0,9 indica desempenho excelente (MANEL et al., 2001). Para TSS, valores acima de 0,6 foram considerados bons (ALLOUCHE et al., 2006). Todas as análises subsequentes foram realizadas utilizando o R v. 4.2.1 (R Core Team, 2022) e o RStudio v. 4.2.764 (RStudio Team, 2024).

Sobreposição de nicho no espaço ambiental

Para compreender o papel das condições ambientais na divergência ou conservadorismo de nicho, analisamos a sobreposição de nicho ecológico entre as espécies estudadas usando PCA-env (BROENNIMANN et al. 2012). Foram feitos testes de similaridade de nicho, que envolvem três etapas: (1) calcular a densidade de ocorrências e de fatores ambientais (as mesmas 12 variáveis ambientais não correlacionadas descritas acima) ao longo dos eixos ambientais de uma análise multivariada (Análise de Componentes Principais), nesse caso, chamada de PCA-env, (2) avaliar a sobreposição de nicho ao longo do gradiente da análise multivariada e (3) realizar testes estatísticos de equivalência e similaridade de nicho para comparar as distribuições observadas empiricamente usando o cálculo de D de Schoener's para 1000 valores simulados gerados aleatoriamente (ver WARREN et al., 2008; BROENNIMANN et al., 2012), utilizando o pacote *ecospat* (Di Cola et al. 2017). Para a sobreposição de nicho, não foram

utilizados os modelos SDM, como feito em Warren et al. (2008); em vez dessa metodologia, foram aplicados testes realizados diretamente no espaço ambiental, que também permite testes estatísticos de hipóteses de nicho (ou seja, similaridade e equivalência de nicho). Dessa forma pode-se corrigir possíveis vieses associados à dimensão geográfica (BROENNIMANN et al., 2012).

Perfil predito de ocupação de nicho (PNO)

Para analisar a evolução do nicho das espécies de *Microgramma*, construímos perfis preditos de ocupação de nicho (PNO) utilizando o pacote *phyloclim* (HEIBL et al., 2018), conforme a metodologia descrita por Evans et al. (2009). Os PNOs integram cada variável ambiental aos modelos de distribuição de espécies binários, ao qual resultam em histogramas que representam a adequação ambiental da espécie para cada variável, permitindo inferir a tolerância e heterogeneidade de nicho ao longo dos gradientes avaliados (EVANS et al., 2009). Em seguida, as médias ponderadas de cada perfil PNO foram utilizadas nos testes de evolução de nicho subsequentes.

Apesar de termos inicialmente modelado a distribuição das espécies (SDM) considerando 12 variáveis ambientais, não foi possível gerar os PNOs para todas elas devido às limitações técnicas relacionadas à capacidade computacional disponível. As variáveis cobertura de nuvens e índice de vegetação aprimorado (EVI) demandaram recursos de memória e processamento superiores ao disponível, o que inviabilizou a execução do pacote *phyloclim* para essas duas variáveis ambientais. Em função disso, a análise dos PNOs foi restringida às demais 10 variáveis que puderam ser processadas integralmente, assegurando a qualidade, consistência e reprodutibilidade dos resultados obtidos.

Sinal filogenético

Algumas abordagens propõem avaliar a similaridade de nicho entre pares de espécies com base em índices de sobreposição (PETERSON et al., 1999; WARREN et al., 2008), enquanto outras sugerem que o sinal filogenético já fornece indícios suficientes para investigar padrões de conservadorismo de nicho (WIENS et al., 2010). No entanto, há evidências de que o sinal filogenético apenas detecta o conservadorismo de nicho quando a evolução dos traços segue um modelo de evolução do tipo movimento Browniano, o que nem sempre ocorre (MÜNKEMÜLLER et al., 2015). Assim, a ausência de sinal filogenético não implica necessariamente em ausência de conservadorismo, motivo pelo qual optamos por adotar abordagens complementares para investigar a evolução de nicho em nosso grupo de estudo. A primeira consistiu na aplicação da estatística K de Blomberg, que compara a distribuição dos traços ao longo da árvore filogenética com o esperado sob um modelo de evolução Browniano, e a segunda baseou-se na estimativa do parâmetro λ de Pagel, que avalia a correlação filogenética entre os valores observados (MÜNKEMÜLLER et al. 2012). Ambas as análises foram realizadas com base nos perfis preditos de ocupação de nicho (PNO), por meio de simulações e estimativas de máxima verossimilhança, utilizando o pacote *phytools* (REVELL, 2024). Essas abordagens possibilitam identificar se as características associadas ao nicho fundamental tendem a se conservar entre espécies mais próximas filogeneticamente ou se ocorrem desvios que refletem trajetórias evolutivas distintas (MÜNKEMÜLLER et al. 2012, 2014).

Além disso, testamos o ajuste dos dados a diferentes modelos evolutivos com base na árvore filogenética. A análise foi conduzida no ambiente R por meio do pacote *geiger* (PENNELL et al., 2014), que permite a comparação entre modelos de evolução contínua. Foram avaliados quatro modelos amplamente utilizados em estudos macroevolutivos: (1) modelo de Movimento Browniano (BM), que assume que o traço evolui de forma aleatória ao longo da história filogenética, com variância crescente ao longo do tempo (Felsenstein, 1985); (2) modelo

Ornstein-Uhlenbeck (OU), que incorpora a ideia de estabilização em torno de um valor ótimo adaptativo (BUTLE; KING, 2004); (3) modelo delta de Pagel (δ), que modifica a escala temporal da árvore filogenética, sendo $\delta < 1$ indicativo de maior variação nos ramos mais antigos, e $\delta > 1$ de maior variação nos ramos terminais (PAGEL, 1999); e (4) modelo de Early Burst (EB), que simula uma rápida diversificação inicial seguida de relativa estase ao longo do tempo (HARMON et al., 2010). Além disso, a seleção do modelo de melhor ajuste foi feita com base no critério de informação de Akaike corrigido para tamanho amostral pequeno (AICc; HURVICH; TSAI, 1989).

Dinâmica Evolutiva da Disparidade

A análise de disparidade ao longo do tempo (DTT - *Disparity Through Time*) foi empregada para investigar como a variação nas respostas ambientais entre as espécies se acumula ao longo da história evolutiva (HARMON et al., 2003). Essa abordagem permite avaliar se a disparidade fenotípica, aqui representada por proxy pelos valores médios de adequabilidade em diferentes variáveis ambientais (EVANS et al., 2009), está concentrada entre linhagens antigas ou se surgiu mais recentemente entre linhagens irmãs (HARMON et al., 2003).

RESULTADOS

Todos os modelos de distribuição de espécies demonstraram alto desempenho preditivo, com valores de AUC acima de 0,9 e valores de TSS acima de 0,7 (Tabela 1). Cinco modelos apresentaram TSS abaixo de 0,8. Esses correspondem a espécies de ampla distribuição, como *M. lycopodioides*, *M. mauritiana*, *M. nana*, *M. percussa* e *M. persicariifolia*.

A sobreposição de nicho entre as espécies de *Microgramma* variou entre espécies com nenhuma sobreposição e espécies com alta sobreposição (Figura 1), variando com o mínimo de 0,01 (Figura 1) e o máximo de sobreposição de 0,85 e 0,83 (Figura 1; Figura 2 – C e D,

respectivamente). A maior sobreposição de nicho entre espécies irmãs não passou de 0,60, como entre *M. brunei* e *M. bifrons* (0,55), ou *M. crispata* e *M. vacciniifolia* (0,55; Figura 1). As espécies com maior sobreposição de nicho estão mais relacionadas ao tamanho da área ambiental ocupada do que referente a proximidade filogenética do gênero (Figura 1).

Os perfis PNO estimados para cada variável ambiental, de maneira geral, mostram grande sobreposição no gradiente ocupado pela espécie (Figura 3). Muitas tolerâncias são semelhantes, refletidas na amplitude das distribuições, mas a prevalência difere entre as espécies, conforme indicado pela densidade máxima (picos) de ocorrência em cada variável, com exceção marcante de *M. latevagans*, que tem uma amplitude de intervalos específicos (Figura 3).

As análises de sinal filogenético para as variáveis ambientais revelaram padrões heterogêneos entre os traços ambientais. O índice de Blomberg (K) variou entre 0,17 e 0,90, sugerindo que muitos traços apresentam baixa dependência filogenética, sugerindo que o espaço ambiental é mais divergente do que o esperado em um modelo de movimento Browniano (Tabela 2). A estatística λ de Pagel variou entre valores próximos de zero, indicando a ausência de estruturação filogenética (p. ex. Bio14, Bio15, Bio18, rugosidade do terreno) e valores próximos de 1 (Bio08, elevação global), indicando proximidade de evolução em um movimento Browniano.

Em particular, a temperatura média do trimestre mais úmido (Bio08) apresentou $\lambda = 0,98$ com significância estatística ($p = 0,027$), indicando forte sinal filogenético e traço relativamente conservado ao longo da história evolutiva. De forma semelhante, a elevação global apresentou $\lambda = 1$ ($p = 0,01$), também indicando forte conservadorismo filogenético nessa variável (Tabela 2).

Por outro lado, traços como a precipitação do mês mais seco (Bio14), sazonalidade de precipitação (Bio15), precipitação do trimestre mais quente (Bio18) e rugosidade do terreno

exibiram K muito baixos e λ próximos de zero, sugerindo que estes traços são evolutivamente lábeis, sem padrão filogenético consistente (Tabela 2). Além disso, valores intermediários de λ e K , como observados em isothermalidade (Bio03) e precipitação do trimestre mais frio (Bio19), podem indicar sinal filogenético fraco ou moderado, mas sem significância estatística, sugerindo que esses traços podem apresentar alguma dependência filogenética, porém não robusta.

A comparação entre os modelos evolutivos (*Browniano Motion* – BM, *Ornstein–Uhlenbeck* – OU, *Early Burst* – EB e delta de Pagel) revelou o modelo OU como o mais ajustado para a maioria das variáveis ambientais, com os menores valores de AICc (Tabela 3). Esse padrão sugere que a evolução das características ambientais entre as espécies de *Microgramma* segue um processo de estabilização em torno de valores adaptativos, refletindo uma seleção estabilizadora ao longo da história filogenética. Por exemplo, para a precipitação do mês mais seco (Bio14), o modelo OU apresentou o menor AICc (221,59), comparado ao BM (242,97) e ao EB (245,64; Tabela 3). Tendências semelhantes foram observadas para Isotermalidade (Bio03), Precipitação do mês mais úmido (Bio13), Sazonalidade de precipitação (Bio15), Precipitação do trimestre mais quente (Bio18) e Precipitação do trimestre mais frio (Bio19), nas quais o modelo OU também se destacou como o melhor ajuste (Tabela 3).

Algumas variáveis apresentaram evolução neutra ou mista. Por exemplo, para a Temperatura média do trimestre mais úmido (Bio08) e a Temperatura média do trimestre mais seco (Bio09), o modelo BM apresentou valores de AICc comparáveis ao modelo OU, sugerindo que essas características podem ter evoluído de forma mais aleatória, embora a tendência geral de estabilização ainda seja predominante. As variáveis ambientais Elevação global e Rugosidade do terreno também apresentaram padrões mistos: BM apresentou o menor AICc para Elevação global, enquanto OU foi o melhor modelo para Rugosidade do terreno (Tabela 3).

Esses resultados reforçam a influência de processos estabilizadores na evolução dos traços ambientais, mas indicam que algumas características podem ter experimentado padrões evolutivos variados, incluindo períodos de estabilização e evolução mais neutra. Em conjunto, os resultados apontam que a diversificação ambiental nas espécies de *Microgramma* pode ter sido direcionada, principalmente por mecanismos estabilização adaptativa, em vez de uma deriva (como um modelo BM) ou de um padrão de *Early Burst*.

A análise disparidade relativa ao longo do tempo (DTT) revelou que a disparidade de nicho ao longo da história evolutiva não foi uniforme entre as variáveis (Figura 4). O índice de disparidade morfológica (MDI) variou entre 0,020 (Temperatura média do trimestre mais úmido) e 0,770 (Precipitação do trimestre mais quente; Tabela 4). As variáveis Precipitação do mês mais seco (0,365), Sazonalidade de precipitação (0,370), Precipitação do trimestre mais quente (0,770) e Rugosidade do terreno (0,380) apresentaram os maiores MDIs, sugerindo que a maior parte da variação em nicho ambiental se acumula tardiamente na história filogenética, ou seja, há maior divergência entre espécies mais recentes nesses eixos ambientais (Figura 4). Já a variável Temperatura média do trimestre mais úmido apresentaram valores baixos de MDI ($< 0,18$), indicando disparidade mais antiga e conservada ao longo da história filogenética.

DISCUSSÃO

Os resultados indicam que a diversificação ambiental de *Microgramma* foi moldada predominantemente por processos de seleção estabilizadora, indicados pelo melhor ajuste do modelo Ornstein-Uhlenbeck para a maioria das variáveis climáticas, em contraponto a hipóteses que previam ausência de conservadorismo filogenético de nicho ou divergências ambientais recentes predominantes. Notou-se ainda um padrão heterogêneo de sinal filogenético para diferentes variáveis ambientais, mostrando que embora algumas tolerâncias

sejam conservadas, outras apresentam maior plasticidade evolutiva. Além disso, a análise de disparidade temporal revelou que a maior parte da variação ambiental ocorre principalmente em linhagens recentes, sugerindo processos recentes de especialização ecológica.

Modelos SDM e Sobreposição de nicho

Os altos valores de AUC e TSS confirmam a robustez dos modelos SDM utilizados, garantindo confiança nas previsões de nicho. As espécies de ampla distribuição apresentaram desempenho ligeiramente inferior as demais espécies. Possivelmente isso ocorreu devido à amostragem botânica e maior heterogeneidade ambiental, pois existem vieses geográficos inerentes a dados de coleções botânicas, principalmente para espécies na Amazônia, que frequentemente não seguem um esforço amostral sistemático, concentrando-se, em grande maioria, em áreas acessíveis como estradas e centros urbanos (ALMEIDA; SALINO, 2016; INMAN et al., 2021). O viés de amostragem não afeta apenas as previsões do potencial de adequabilidade, mas também afeta a compreensão das características de nicho, como quais variáveis explicativas e curvas de resposta melhor representam as relações espécie-ambiente (INMAN et al., 2021), podendo dificultar o ajuste do modelo para essas espécies (HORTAL et al., 2008). Isso reforça a importância de um bom número e qualidade de registros para modelagem, especialmente em análises evolutivas onde a precisão do nicho é crucial para inferências filogenéticas.

A sobreposição de nicho usando o PCA-env (Broennimann et al. 2012) revelou ampla variação entre os pares de espécies, indo desde alopatria (ausência completa de sobreposição) até alta sobreposição (Figura 2). Esse padrão indica que as espécies de *Microgramma* exploram o espaço ambiental de maneira heterogênea, com alguns táxons ocupando condições muito semelhantes e outros exibindo ocupações ambientais completamente distintas. A ausência de correlação entre proximidade filogenética e grau de sobreposição reforça a ideia de que o compartilhamento de nichos parecidos não é necessariamente determinado pela história comum

das espécies próximas, ou seja, pelo conservadorismo de nicho (WIENS; GRAHAM, 2005). Pares de espécies irmãs, como *M. brunei* e *M. bifrons*, apresentaram sobreposição moderada (0,55), enquanto combinações de espécies filogeneticamente mais distantes, como *M. lycopodioides* e *M. percussa*, exibiram valores muito superiores (0,83). Esse padrão sugere que a convergência ecológica, conservadorismo filogenético de nicho, desempenha papel relevante na determinação dos nichos ambientais de *Microgramma*, possivelmente impulsionada por adaptações independentes a condições semelhantes em diferentes regiões geográficas (PYRON et al., 2015).

Padrões semelhantes foram observados em outros grupos de plantas, como nos carvalhos norte-americanos, que demonstraram convergência significativa em habitats e partição de nicho ao longo de gradientes ambientais (CAVENDER-BARES et al., 2004). Nesse estudo, espécies filogeneticamente próximas apresentaram menor sobreposição de nicho, enquanto espécies mais distantes exibiram maior similaridade ambiental (CAVENDER-BARES et al., 2004). Esse padrão, resultante tanto da evolução convergente em tolerâncias abióticas quanto da manutenção de traços conservados relacionados à história de vida, oferece um paralelo direto aos resultados obtidos em *Microgramma*. Assim como nos carvalhos, as espécies do gênero analisadas aqui parecem ter evoluído tolerâncias semelhantes a condições ambientais análogas, independentemente de sua proximidade filogenética, sugerindo que a convergência adaptativa e a redução de competição entre linhagens distantes podem ser mecanismos importantes para a manutenção da diversidade e coexistência dentro do grupo.

Diversos eventos históricos geoclimáticos podem ter desempenhado papéis centrais nesse processo. A elevação dos Andes, ocorrida predominantemente entre o Mioceno e o Plioceno (aprox. 23–2,6 Ma; STEINTHORSDOTTIR et al., 2020), transformou profundamente regimes de umidade e temperatura na América do Sul, criando diferentes oportunidades ecológicas que impulsionaram a diversificação de numerosos grupos (HOORN et al., 2010; ANTONELLI et

al., 2009). Posteriormente, durante o Pleistoceno (2,6 Ma – 12 ka), oscilações climáticas promoveram ciclos de expansão e retração de florestas, causando fragmentação e reconexão dos grandes domínios florestais, como Amazônia e Mata Atlântica (SOBRAL-SOUZA et al., 2015). Essa dinâmica pode ter contribuído para o isolamento populacional, a especiação e a formação de novos padrões de distribuição para algumas espécies endêmicas, como *M. latevagans*, nos Andes, *M. tecta* na Floresta Atlântica, e *M. piloseloides* no Caribe (ALMEIDA et al. 2021; LIMA et al., 2025), e mantendo algumas condições análogas entre as outras espécies, principalmente para que ocorrem em ampla distribuição.

Perfil predito de ocupação de nicho e dispersão

Os perfis previstos de ocupação de nicho (PNO), em grande maioria, indicam amplitudes de tolerância coincidentes, mas com densidades distintas ao longo dos gradientes climáticos (Figura 3). A similaridade nas amplitudes sugere que as espécies compartilham limites de tolerância ambiental semelhantes, enquanto as diferenças nos picos de densidade indicam especialização secundária em faixas ambientais específicas. Padrão semelhante foi relatado para o gênero *Vellozia* (Velloziaceae), no qual amplitudes sobrepostas de tolerância climática coexistem com picos de ocorrência deslocados entre espécies, indicando que a divergência ecológica pode decorrer mais de variações na frequência de uso do ambiente do que da ocupação de novas condições (PADILHA et al., 2024). No caso de *Microgramma*, essa combinação de amplitudes e picos diferenciados reforça a ideia de que pode estar havendo a redução de competição, podendo ser consequência da coexistência direta entre essas espécies (LIMA et al. 2025), visto que nossos resultados mostram maiores sobreposição de nicho nas espécies de ampla distribuição, como *M. dictyophylla*, *M. lycopodioides*, *M. mauritiana*, *M. megalophylla*, *M. nana*, *M. percussa* e *M. persicariifolia* (Figura 1). O que também nos sugere que o tamanho da área ambiental das espécies pode contribuir para esses resultados

encontrados, sabendo-se que a co-ocorrência é influenciada por mecanismos estabilizadores, como a partição de recursos e os efeitos de fatores ambientais, sejam eles bióticos ou abióticos, que operam no mesmo espaço e tempo (CHESSON, 2000).

A dispersão é considerada um dos processos que podem ser determinantes na distribuição das espécies (WU et al., 2023), e um dos processos mais importantes na distribuição de algumas samambaias (p. ex., VALLE et al., 2025). Para o gênero *Microgramma*, acredita-se que o ancestral de *M. mauritiana*, partindo do Neotrópico, colonizou a África através de dispersão a longa distância (Almeida et al. 2021). As samambaias têm esporos pequenos e leves, um aspecto fundamental na elevada capacidade de dispersão pelo vento (KESSLER et al. 2010; MOUNTIER et al. 2018; BROCK, 2025), o que aumenta substancialmente a chance de colonização de novos ambientes, mesmo a longas distâncias (MOUNTIER et al. 2018; BROCK, 2025; VALLE et al., 2025). Além disso, as espécies epífitas de samambaias apresentam efetivamente maior capacidade de dispersão para áreas mais distantes (MOUNTIER et al. 2018). Dessa forma, pode-se associar que a dispersão pode ser fator-chave para a dinâmica de ocupação de nicho nas espécies de *Microgramma* e na exploração de áreas mais favoráveis para as tolerâncias ambientais específicas dessas espécies.

Análises macroevolutivas

As análises de sinal filogenético demonstraram um mosaico de padrões evolutivos entre as variáveis ambientais, refletindo que diferentes dimensões climáticas podem ter respondido de forma independente aos processos evolutivos (REVELL et al., 2008; MÜNKEMÜLLER et al., 2012). Traços como a temperatura média do trimestre mais úmido (Bio08) e a elevação global apresentaram forte sinal filogenético (Tabela 2), evidenciando conservadorismo e herança ancestral dessas características ambientais específicas para *Microgramma*. Essa retenção de ocupação de condições ambientais ancestrais, especialmente relacionadas à temperatura e

altitude, sugere que parte das espécies manteve as preferências ecológicas de seus ancestrais, o que pode ter restringido a ocupação de novos ambientes, particularmente em áreas de altitudes elevadas (KOZAK; WIENS, 2010). Esse padrão é compatível com a ecologia atual do gênero, que em sua grande maioria são restritas a florestas úmidas de baixa altitude, com exceção notável de *M. latevagans*, endêmica dos Andes e adaptada a condições mais frias e elevadas.

Por outro lado, variáveis como a precipitação do mês mais seco (Bio14), a sazonalidade de precipitação (Bio15) e a rugosidade do terreno, exibiram baixos valores de K e λ (Tabela 2), indicando traços evolutivamente labéis. Esses resultados sugerem que as características associadas à precipitação e à microvariação topográfica evoluíram de forma mais dinâmica, com menos restrição filogenética, um padrão consistente com a ideia de que traços plásticos tendem a escapar do conservadorismo evolutivo e responder mais rapidamente às mudanças ambientais (LOSOS, 2008; WIENS; GRAHAM, 2005). A plasticidade observada nesses eixos pode ter permitido que diferentes espécies se estabelecessem em uma ampla gama de ambientes, desde florestas mais úmidas até em áreas mais secas, ajustando-se às variações microclimáticas e topográficas ao longo do tempo. Essa flexibilidade pode ter sido essencial para a persistência e diversificação do gênero em regiões com elevada heterogeneidade ambiental, onde a estrutura do relevo e os regimes sazonais de precipitação favorecem oportunidades adaptativas e dispersivas (COMTE et al. 2024).

A comparação entre os modelos evolutivos apontou o modelo Ornstein–Uhlenbeck (OU) como o mais ajustado para a maioria das variáveis ambientais, sugerindo que a evolução das tolerâncias ambientais seguiu predominantemente um regime de estabilização adaptativa (BUTLE; KING, 2004). Nesse caso, as espécies tendem a se diversificar em torno de valores ótimos de nicho, sob influência de seleção estabilizadora (HANSEN 1997; BUTLER; KING 2004). Esse padrão é coerente com o fato de *Microgramma* ser um gênero de samambaias associado, em grande maioria, a ambientes úmidos e sombreados (ALMEIDA et al. 2021), em

que a especialização para condições microclimáticas específicas, como regimes de precipitação e estabilidade térmica, representa um componente crucial da adaptação ecológica (KLUGE; KESSLER 2011).

No entanto, as variáveis de temperatura (temperatura média do trimestre mais úmido e a temperatura média do trimestre mais seco) mostraram ajuste comparável ao modelo BM, o que sugere evolução mais neutra nesses traços (Tabela 3). Essa flexibilidade pode refletir mudanças históricas mais amplas nas faixas térmicas ocupadas pelas espécies, especialmente durante períodos de oscilação climática no Pleistoceno, como foi discutido anteriormente (SOBRAL-SOUZA et al., 2015).

Os resultados da análise DTT complementam essas inferências ao indicar que a disparidade de nicho não se acumulou de forma uniforme ao longo da história evolutiva. As variáveis associadas à precipitação e à rugosidade do terreno exibiram os maiores valores de MDI (Tabela 4), indicando que grande parte da variação ambiental entre espécies se originou em estágios mais recentes da diversificação do grupo (Figura 4). Em contraste, as variáveis térmicas e de elevação (temperatura média do trimestre mais úmido, temperatura média do trimestre mais seco e elevação global) apresentaram baixos valores de MDI, reforçando que essas tolerâncias ambientais são traços historicamente conservados e que mudanças nessas dimensões ocorreram de forma mais restrita para *Microgramma*.

Resultados em escala global indicam que montanhas tropicais e subtropicais, por sua elevada heterogeneidade ambiental, concentram hotspots de diversidade e endemismo de samambaias (SUISSA et al., 2021). De modo complementar, em escala de gênero, nossos resultados em *Microgramma* revelam maior disparidade recente em variáveis relacionadas à precipitação e à rugosidade do terreno, sugerindo que a diversificação do grupo também foi favorecida por eixos ambientais heterogêneos. No entanto, a resposta de *Microgramma* a essa heterogeneidade é

mais restrita, refletindo a predominância de espécies em baixas altitudes e a especialização montana apenas para *M. latevagans*.

CONCLUSÃO

Em conjunto, os resultados revelam que a evolução de nicho em *Microgramma* foi moldada por um equilíbrio entre conservadorismo filogenético e inovação adaptativa. A predominância do modelo Ornstein–Uhlenbeck e os altos sinais filogenéticos em variáveis térmicas e altitudinais indicam a persistência de tolerâncias ancestrais, enquanto a baixa dependência filogenética e a alta disparidade recente em variáveis de precipitação e rugosidade do terreno refletem respostas evolutivas mais dinâmicas à heterogeneidade ambiental. Esse mosaico de padrões sugere que a história evolutiva do gênero combina retenção de preferências ecológicas ancestrais com múltiplos episódios de especialização recente, especialmente em ambientes úmidos e topograficamente complexos. Assim, *Microgramma* exemplifica como processos de seleção estabilizadora, eventos geoclimáticos, dispersão eficiente e plasticidade climática podem interagir ao longo do tempo para moldar trajetórias evolutivas distintas dentro de um mesmo grupo, refletindo tanto a influência de restrições filogenéticas quanto a oportunidade de diversificação gerada por mudanças ambientais e geográficas no Neotrópico e na África.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHMADZADEH, F. et al. Separate histories in both sides of the Mediterranean: Phylogeny and niche evolution of ocellated lizards. *Journal of Biogeography*, v. 43, n. 6, p. 1242–1253, 1 jun. 2016. <https://doi.org/10.1111/jbi.12703>
- ALLBEE, S. A.; ROGERS, H. S.; SULLIVAN, L. L. The effects of dispersal, herbivory, and competition on plant community assembly. *Ecology*, v. 104, n. 1, 1 jan. 2023. <https://doi.org/10.1002/ecy.3859>

ALLEY, T. R. Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche. *Acta Biotheoretica*, v. 31, n. 3, p. 165–179, 1982. <https://doi.org/10.1007/BF01857239>

ALMEIDA, T. E. Systematic studies in the genus *Microgramma* C.Presl (Polypodiaceae-Polypodiopsida). Tese de Doutorado não publicada, Universidade Federal de Minas Gerais, 2014.

ALMEIDA, T. E. et al. Insights into long-distance dispersal and ecological and morphological evolution in the fern genus *Microgramma* from phylogenetic inference. *Jornal Botânico da Linnean Society*, v. 4, p. 1–19, 2021. doi.org/10.1093/botlinnean/boaa107.

ANTONELLI, Alexandre et al. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 106, n. 24, p. 9749-9754, 2009. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811421106>

ARAÚJO, M. B.; GUIBAN, A. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, v. 33, n. 10, p. 1677–1688, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>

BEAULIEU, Jeremy M. et al. Modeling stabilizing selection: expanding the Ornstein–Uhlenbeck model of adaptive evolution. *Evolution*, v. 66, n. 8, p. 2369-2383, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01619.x>

BENNETT, J. M. et al. The evolution of critical thermal limits of life on Earth. *Nature Communications*, v. 12, n. 1, p. 1198, 2021. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21263-8>

BLAKE, M. L. Human evolution in space and time, with reference to the niches of librarianship and information processing. *Journal of Information Science*, v. 11, n. 3, p. 125–129, 1985. <https://doi.org/10.1177/016555158501100304>

BROENNIMANN, Olivier et al. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global ecology and biogeography*, v. 21, n. 4, p. 481-497, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>

- BUTLER, M. A.; KING, A. A. Phylogenetic comparative analysis: a modeling approach for adaptive evolution. *The American Naturalist*, v. 164, n. 6, p. 683–695, 2004. <https://doi.org/10.1086/426002>
- CAVENDER-BARES, Jeannine et al. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, v. 163, n. 6, p. 823–843, 2004. <https://doi.org/10.1086/386375>.
- COMTE, Lise et al. Bringing traits back into the equation: A roadmap to understand species redistribution. *Global Change Biology*, v. 30, n. 4, p. e17271, 2024. <https://doi.org/10.1111/gcb.17271>
- COOPER, N.; JETZ, W.; FRECKLETON, R. P. Phylogenetic comparative approaches for studying niche conservatism. *Journal of Evolutionary Biology*, dez. 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02144.x>.
- DI COLA, Valeria et al. ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography*, v. 40, n. 6, p. 774–787, 2017. <https://doi.org/10.1111/ecog.02671>
- DU, L. et al. Directional and stabilizing selection shaped morphological, reproductive, and physiological traits of the invader *Solidago canadensis*. *Ecology and Evolution*, v. 13, n. 8, 2023. <https://doi.org/10.1002/ece3.10410>
- ELITH, J.; LEATHWICK, J. R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 40, n. 1, p. 677–697, 2009. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- EVANS, Margaret EK et al. Climate, niche evolution, and diversification of the “bird-cage” evening primroses (*Oenothera*, sections *Anogra* and *Kleinia*). *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/595757>

FELSENSTEIN, J. Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist*. Disponível em: <https://www.jstor.org/stable/2461605>.

GIANNINI, T. C. et al. Desafios atuais da modelagem preditiva de distribuição de espécies. *Rodriguésia*, 2012. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602012000300017>

GIOVANELLI, J. G. R.; HADDAD, C. F. B.; ALEXANDRINO, J. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. *Biological Invasions*, v. 10, n. 5, p. 585–590, jun. 2008. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9154-5>

GLADE-VARGAS, N. S. et al. Biogeography of *Argylia* D. Don (Bignoniaceae): Diversification, Andean Uplift and Niche Conservatism. *Frontiers in Plant Science*, v. 12, 19 out. 2021. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.724057>.

GRAHAM, C. H. et al. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, v. 58, n. 8, p. 1781–1793, 2004. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00461.x>.

GUISAN, A.; THUILLER, W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, v. 8, n. 9, p. 993–1009, 2005. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>

HANSEN, Thomas F. Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution*, v. 51, n. 5, p. 1341–1351, 1997. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb01457.x>

HARMON, L. J. et al. Tempo and mode of evolutionary radiation in iguanian lizards. *Science*, v. 301, n. 5635, p. 961–964, 2003. <https://doi.org/10.1126/science.1084786>

HAUFLER, C. H.; HOOPER, E. A.; THERRIEN, J. P. Modes and mechanisms of speciation in pteridophytes: Implications of contrasting patterns in ferns representing temperate and tropical habitats. *Plant Species Biology*, v. 15, n. 3, p. 223–236, 2000. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2000.00042.x>

HEIBL, Christoph; CALENGE, Clement; HEIBL, Maintainer Christoph. Package ‘phyloclim’. URL: <http://cran.r-project.org/web/packages/phyloclim/index.htm> 1, 2018. [accessed 16 December 2024]

HOLT, R. D. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 106, suppl. 2, p. 19659–19665, 2009. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905137106>

HOORN, Carina et al. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *science*, v. 330, n. 6006, p. 927-931, 2010. <https://doi.org/10.1126/science.1194585>

HORTAL, J. et al. Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. *Oikos*, v. 117, n. 6, p. 847–858, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16434.x>

HURVICH, C. M.; TSAI, C. L. Regressão e seleção de modelos de séries temporais em pequenas amostras. *Biometrika*, v. 76, n. 2, p. 297–307, 1989. DOI: <https://doi.org/10.1093/biomet/76.2.297>.

IBANEZ, S. et al. Herbivore species identity mediates interspecific competition between plants. *Community ecology*, v. 14, n. 1, p. 41-47, 2013. <https://doi.org/10.1556/ComEc.14.2013.1.5>.

INMAN, Richard et al. Comparing sample bias correction methods for species distribution modeling using virtual species. *Ecosphere*, v. 12, n. 3, p. e03422, 2021. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3422>

KEARNEY, M. Habitat, environment and niche: What are we modelling? *Oikos*, v. 115, n. 1, p. 186–191, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14908.x>

KLUGE, Jürgen; KESSLER, Michael. Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeography*, v. 38, n. 2, p. 394-405, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02433.x>

KNOUFT, J. H. et al. Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. *Ecology*, v. 87, n. 7 suppl., 2006. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[29:PAOTEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[29:PAOTEO]2.0.CO;2)

KOLANOWSKA, M. et al. Niche conservatism and evolution of climatic tolerance in the Neotropical orchid genera *Sobralia* and *Brasolia* (Orchidaceae). *Scientific Reports*, v. 12, n. 1, 2022. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18218-4>.

KOZAK, Kenneth H.; WIENS, John J. Niche conservatism drives elevational diversity patterns in Appalachian salamanders. *The American Naturalist*, v. 176, n. 1, p. 40-54, 2010. <https://doi.org/10.1086/653031>

KRIEG, C. P.; CHAMBERS, S. M. The ecology and physiology of fern gametophytes: A methodological synthesis. *Applications in Plant Sciences*, v. 10, n. 2, 2022. <https://doi.org/10.1002/aps3.11464>

LIMA, K. S. et al. Análise do conservadorismo filogenético de nicho em espécies de samambaias do clado *scaly*, *Microgramma* C.Presl (Polypodiaceae). 2023. Trabalho de Conclusão de Curso – Universidade Federal do Oeste do Pará, Santarém.

LIMA, K. S. et al. Fantastic plants and where to find them: niche occupancy analysis in neotropical epiphytic species. Em SciELO Preprints. <https://doi.org/10.1590/SciELOPreprints.11070>

LIMA, T. C. et al. DINAMICA EGO e Land Change Modeler para simulação de desmatamento na Amazônia brasileira: análise comparativa. Anais XVI Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, 2013.

- LIMA, L. V. et al. Migration barriers in ferns: the case of the neotropical genus *Diplopterygium* (Gleicheniaceae). *Plant Ecology and Diversity*, v. 13, n. 5–6, p. 401–412, 2021. <https://doi.org/10.1080/17550874.2021.1890259>
- LIU, H; YE, Qing; WIENS, J. J. Climatic-niche evolution follows similar rules in plants and animals. *Nature Ecology & Evolution*, v. 4, n. 5, p. 753-763, 2020. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1158-x>
- MACE, G. M.; EISENBERG, J. F. Competition, niche specialization and the evolution of brain size in the genus *Peromyscus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 17, n. 3, p. 243–257, 1982. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1982.tb02019.x>
- MAHLER, D. Luke et al. Ecological opportunity and the rate of morphological evolution in the diversification of Greater Antillean anoles. *Evolution*, v. 64, n. 9, p. 2731-2745, 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01026.x>
- MALEKMOHAMMADI, L. et al. Studies on genetic diversity, gene flow and landscape genetic in *Avicennia marina*: Spatial PCA, Random Forest, and phylogeography approaches. *BMC Plant Biology*, v. 23, n. 1, 2023. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04475-6>
- MALLORY-SMITH, Carol; HALL, Linda M.; BURGOS, Nilda R. Experimental methods to study gene flow. *Weed Science*, v. 63, n. SP1, p. 12-22, 2015. <https://doi.org/10.1614/WS-D-13-00064.1>
- MARCELINO, V. R.; VERBRUGGEN, H. Ecological niche models of invasive seaweeds. *Journal of Phycology*, v. 51, n. 4, p. 606–620, 2015. <https://doi.org/10.1111/jpy.12322>
- MEJÍA, O. et al. Climatic niche evolution of a widely distributed Neotropical freshwater fish clade. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 135, n. 4, p. 839–855, 2022. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab153>

MILLER, E. et al. Assessing Ecological Divergence and Speciation Scenarios of the *Paragalago zanzibaricus* Species Complex Through Climatic Niche Modeling. *International Journal of Primatology*, 2023. <https://doi.org/10.1007/s10764-023-00374-7>

MOUNTIER, Catherine F. et al. Patterns of range size in New Zealand ferns and lycophytes. *New Zealand Journal of Ecology*, v. 42, n. 2, p. 248-261, 2018. <https://www.jstor.org/stable/26538116>

MÜNKEMÜLLER, T. et al. How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 3, n. 4, p. 743–756, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x>.

MÜNKEMÜLLER, T. et al. Scale decisions can reverse conclusions on community assembly processes. *Global Ecology and Biogeography*, v. 24, n. 6, p. 682–692, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12268>.

NGO, H. N. et al. Extraordinary diversity among allopatric species in the genus *Goniurosaurus* (Squamata: Eublepharidae): understanding niche evolution and the need of conservation measures. *Biodiversity and Conservation*, 2023. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02564-4>

NZEI, J. M. et al. Climatic niche evolution and niche conservatism of *Nymphaea* species in Africa, South America, and Australia. *BMC Plant Biology*, v. 24, n. 1, 2024. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05141-1>

PADILHA, P. et al. Similar, but not the same: time and mode of climatic niche evolution in a highly endemic lineage. *Journal of Biogeography*, v. 52, n. 3, p. 571–586, 2025. <https://doi.org/10.13057/asianjfor/r050207>.

- PAGEL, M. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. *Systematic Biology*, v. 48, n. 3, p. 612–622, 1999. <https://www.jstor.org/stable/2585328>
- PENNELL, M. W. et al. geiger v2.0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. *Bioinformatics*, v. 30, n. 15, p. 2216–2218, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu181>.
- PETERSON, A. T. Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, v. 38, n. 5, p. 817–827, maio 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>
- PETERSON, A. T.; SOBERÓN, J. Species distribution modeling and ecological niche modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza e Conservação*, v. 10, n. 2, p. 102–107, 2012. <http://dx.doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- PILOWSKY, July A. et al. Modelos explícitos de processo revelam a estrutura e a dinâmica dos padrões de biodiversidade. *Science Advances*, v. 8, n. 31, p. eabj2271, 2022. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abj227>
- POPESCU, S. M. et al. Exploring the Climatic Niche Evolution of the Genus *Falco* (Aves: Falconidae) in Europe. *Biology*, v. 13, n. 2, p. 113, 2024. <https://doi.org/10.3390/biology13020113>
- PIMENTEL, D.; SMITH, G. J. C.; SOANS, J. A Population Model of Sympatric Speciation. *The American Naturalist*. Disponível em: <https://about.jstor.org/terms>.
- PRINZING, A. et al. The niche of higher plants: Evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 268, n. 1483, p. 2383–2389, 2001. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1801>

- PYRON, R. A. et al. Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews*, v. 90, n. 4, p. 1248–1262, 2015. <https://doi.org/10.1111/brv.12154>
- REVELL, L. J. phytools 2.0: an updated R ecosystem for phylogenetic comparative methods (and other things). *PeerJ*, v. 12, e16505, 2024. <https://doi.org/10.7717/peerj.16505>
- SCHLUTER, D.; RIESEBERG, L. H. Three problems in the genetics of speciation by selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 119, n. 30, 26 jul. 2022. <https://doi.org/10.1073/pnas.2122153119>
- SOBERÓN, J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, v. 10, n. 12, p. 1115–1123, 2007. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- SOBERÓN, J.; NAKAMURA, M. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 106, n. suppl. 2, p. 19644–19650, 2009. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- SOBRAL-SOUZA, Thadeu; LIMA-RIBEIRO, Matheus S.; SOLFERINI, Vera Nisaka. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. *Evolutionary Ecology*, v. 29, n. 5, p. 643-655, 2015. <https://doi.org/10.1007/s10682-015-9780-9>
- STEINTHORSDDOTTIR, Margret et al. The Miocene: The future of the past. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, v. 36, n. 4, p. e2020PA004037, 2021. <https://doi.org/10.1029/2020PA004037>
- SUISSA, J. S.; SUNDUE, M. A.; TESTO, W. L. Mountains, climate and niche heterogeneity explain global patterns of fern diversity. *Journal of Biogeography*. <https://doi.org/10.1111/jbi.14076>
- TESTO, W. L.; WATKINS, J. E. Understanding mechanisms of rarity in pteridophytes: Competition and climate change threaten the rare fern *Asplenium*

scolopendrium var. *americanum* (Aspleniaceae). *American Journal of Botany*, v. 100, n. 11, p. 2261–2270, 2013. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300150>

THEODORIDIS, S. et al. Evolutionary history and past climate change shape the distribution of genetic diversity in terrestrial mammals. *Nature communications*, v. 11, n. 1, p. 2557, 2020. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16449-5>

THUILLER, W. et al. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, v. 11, n. 12, p. 2234–2250, 2005. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001018.x>

UESUGI, Akane; KESSLER, André. Herbivore exclusion drives the evolution of plant competitiveness via increased allelopathy. *New Phytologist*, v. 198, n. 3, p. 916-924, 2013. <https://doi.org/10.1111/nph.12172>

DO VALLE, Carolina et al. Mesoamerican roots: the biogeographic history of the fern genus *Pleopeltis*. *Em SciELO Preprints*. <https://doi.org/10.1590/SciELOPreprints.11988>

WANG, C. et al. Multiple Ecological Niche Modeling Reveals Niche Conservatism and Divergence in East Asian Yew (*Taxus*). *Plants*, v. 14, n. 7, p. 1094, 2025. <https://doi.org/10.3390/plants14071094>

WARREN, D. L.; GLOR, R. E.; TURELLI, M. ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, v. 33, p. 607–611, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>.

WATKINS, J. E. et al. Ecological and evolutionary consequences of desiccation tolerance in tropical fern gametophytes. *New Phytologist*, 2006. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02194.x>

WIENS, J. J. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 2010. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>

WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2005.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>.

WILSON, C. M.; CROTHERS, J. H.; OLDHAM, J. H. Realized niche: The effects of a small stream on sea-shore distribution patterns. *Journal of Biological Education*, v. 17, n. 1, p. 51–

58, 1983. <https://doi.org/10.1080/00219266.1983.9654498>

WUENSCHER, J. E. Niche specification and competition modeling. *Journal of Theoretical Biology*, v. 25, n. 3, p. 436–443, 1969. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(69\)80031-7](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(69)80031-7)

Tabelas

Tabela 1 - Espécies de *Microgramma* e valores de métricas de validação para os modelos: área sob a curva (*area under the curve* - AUC) e estatística de habilidade verdadeira (*true skill statistic* - TSS).

Species	AUC	TSS
<i>M. baldwinii</i>	0.979	0.917
<i>M. bifrons</i>	0.997	0.984
<i>M. brunei</i>	0.997	0.981
<i>M. crispata</i>	0.984	0.891
<i>M. dictyophylla</i>	0.971	0.837
<i>M. geminata</i>	0.987	0.873
<i>M. heterophylla</i>	0.996	0.947
<i>M. latevagans</i>	0.999	0.990
<i>M. lindbergii</i>	0.988	0.918
<i>M. lycopodioides</i>	0.955	0.791
<i>M. mauritiana</i>	0.957	0.796
<i>M. megalophylla</i>	0.974	0.863
<i>M. nana</i>	0.941	0.774
<i>M. nitida</i>	0.985	0.891
<i>M. percussa</i>	0.940	0.766
<i>M. persicariifolia</i>	0.956	0.784
<i>M. piloselloides</i>	0.996	0.945
<i>M. reptans</i>	0.962	0.827
<i>M. squamulosa</i>	0.987	0.910

<i>M. tecta</i>	0.993	0.954
<i>M. thurnii</i>	0.984	0.895
<i>M. tobagensis</i>	0.982	0.906
<i>M. vacciniifolia</i>	0.981	0.872

Tabela 2: Valores dos índices de sinal filogenético (K de Blomberg e λ de Pagel) para cada variável ambiental analisada.

Variáveis ambientais	K de Blomberg	p (K)	λ de Pagel	logL	logL0	p (λ)
Isotermalidade (bio03)	0,285	0,575	0,500	-127.292	-127.643	0,402
Temperatura média do trimestre mais úmido (bio08)	0,854	0,052	0,980	-958.123	-982.655	0,027
Temperatura média do trimestre mais seco (bio09)	0,708	0,055	0,963	-111.168	-111.924	0,219
Precipitação do mês mais úmido (bio13)	0,527	0,164	0,812	-124.122	-125.324	0,121
Precipitação do mês mais seco (bio14)	0,233	0,703	~0	-107.137	-107.137	1,000
Sazonalidade de precipitação (bio15)	0,359	0,489	~0	-838.803	-838.801	1,000
Precipitação do trimestre mais quente (bio18)	0,172	0,845	~0	-1306.303	-13063.010	1,000

Variáveis ambientais	K de Blomberg	p (K)	λ de Pagel	logL	logL0	p (λ)
Precipitação do trimestre mais frio (bio19)	0,376	0,426	0,631	-154.177	-154.546	0,390
Elevação global	0,898	0,079	101,262	-164.645	-167.957	0,010
Rugosidade do terreno	0,453	0,323	~0	-109.579	-109.579	1,000

Tabela 3: O desempenho comparativo dos quatro modelos alternativos de macroevolução para as dez variáveis ambientais. O modelo com menor valor de AICc está em negrito. Bio03 (Isotermalidade), Bio08 (Temperatura média do trimestre mais úmido), Bio09 (Temperatura média do trimestre mais seco), Bio13 (Precipitação do mês mais úmido), Bio14 (Precipitação do mês mais seco), Bio15 (Sazonalidade de precipitação), Bio18 (Precipitação do trimestre mais quente), Bio19 (Precipitação do trimestre mais frio), Elevação Global e Rugosidade do terreno.

Variável ambiental	Modelo	InL	AICc	Parâmetros
Isotermalidade (bio03)	BM	-137.322	279.244	2
	OU	-127.679	262.622*	3
	EB	-137.322	281.907	3
	delta	-132.581	272.425	3
Temperatura média do trimestre mais úmido (bio08)	BM	-960.395	196.679*	2
	OU	-960.347	199.333	3
	EB	-960.395	199.342	3
	delta	-959.384	199.140	3
Temperatura média do trimestre mais seco (bio09)	BM	-111.551	227.702*	2
	OU	-110.981	229.225	3
	EB	-111.551	230.366	3
	delta	-110.797	228.857	3
Precipitação do mês mais úmido (bio13)	BM	-127.997	260.594	2
	OU	-125.074	257.412*	3
	EB	-127.997	263.257	3

Variável ambiental	Modelo	InL	AICc	Parâmetros
Precipitação do mês mais seco (bio14)	delta	-125.466	258.195	3
	BM	-119.186	242.972	2
	OU	-107.164	221.591*	3
	EB	-119.186	245.636	3
Sazonalidade de precipitação (bio15)	delta	-113.676	234.614	3
	BM	-908.971	186.394	2
	OU	-838.432	174.950*	3
	EB	-908.972	189.058	3
Precipitação do trimestre mais quente (bio18)	delta	-867.899	180.843	3
	BM	-146.363	297.327	2
	OU	-130.618	268.498*	3
	EB	-146.363	299.990	3
Precipitação do trimestre mais frio (bio19)	delta	-139.896	287.056	3
	BM	-161.050	326.700	2
	OU	-154.568	316.399*	3
	EB	-161.050	329.363	3
Elevação global	delta	-157.186	321.635	3
	BM	-164.878	334.356*	2
	OU	-164.878	337.019	3
	EB	-164.411	336.085	3
Rugosidade do terreno	delta	-164.868	337.000	3
	BM	-113.929	232.459	2
	OU	-109.112	225.487*	3
	EB	-113.930	235.122	3
	Delta	-110.418	228.099	3

Tabela 4: Índice de Disparidade Morfológica Total (MDI) para as espécies de *Microgramma*.

Variáveis ambientais	Valores MDI
Isotermalidade	0,18
Temperatura média do trimestre mais úmido	0,02
Temperatura média do trimestre mais seco	0,05
Precipitação do mês mais úmido	0,06

Precipitação do mês mais seco	0,36
Sazonalidade de precipitação	0,37
Precipitação do trimestre mais quente	0,77
Precipitação do trimestre mais frio	0,14
Elevação Global	0,04
Rugosidade de Terreno	0,38

Figuras

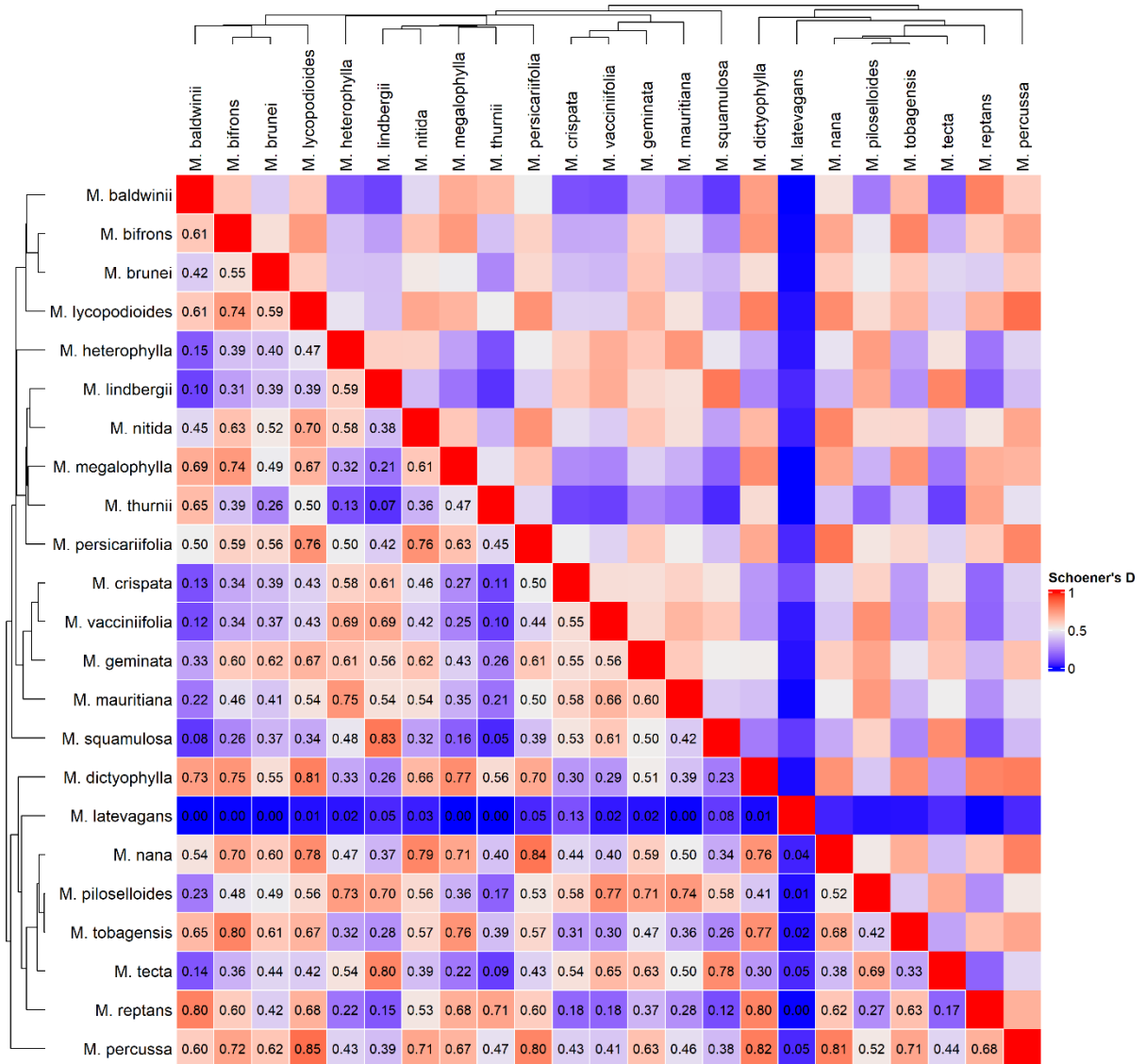


Figura 1: Mapa de calor com valores de sobreposição de nicho entre espécies do gênero *Microgramma*, medido pela estatística D de Schoener's (0 = nenhuma sobreposição; 1 = sobreposição completa). As linhas e colunas correspondem às espécies, ordenadas de acordo com a inferência filogenética derivada de ALMEIDA et al. (2021). Diagonal inferior do mapa de calor foi preenchida com valores de sobreposição de nicho entre as espécies. Cada célula mostra o valor de D entre o par de espécies correspondente, permitindo comparar a similaridade de nicho entre elas.

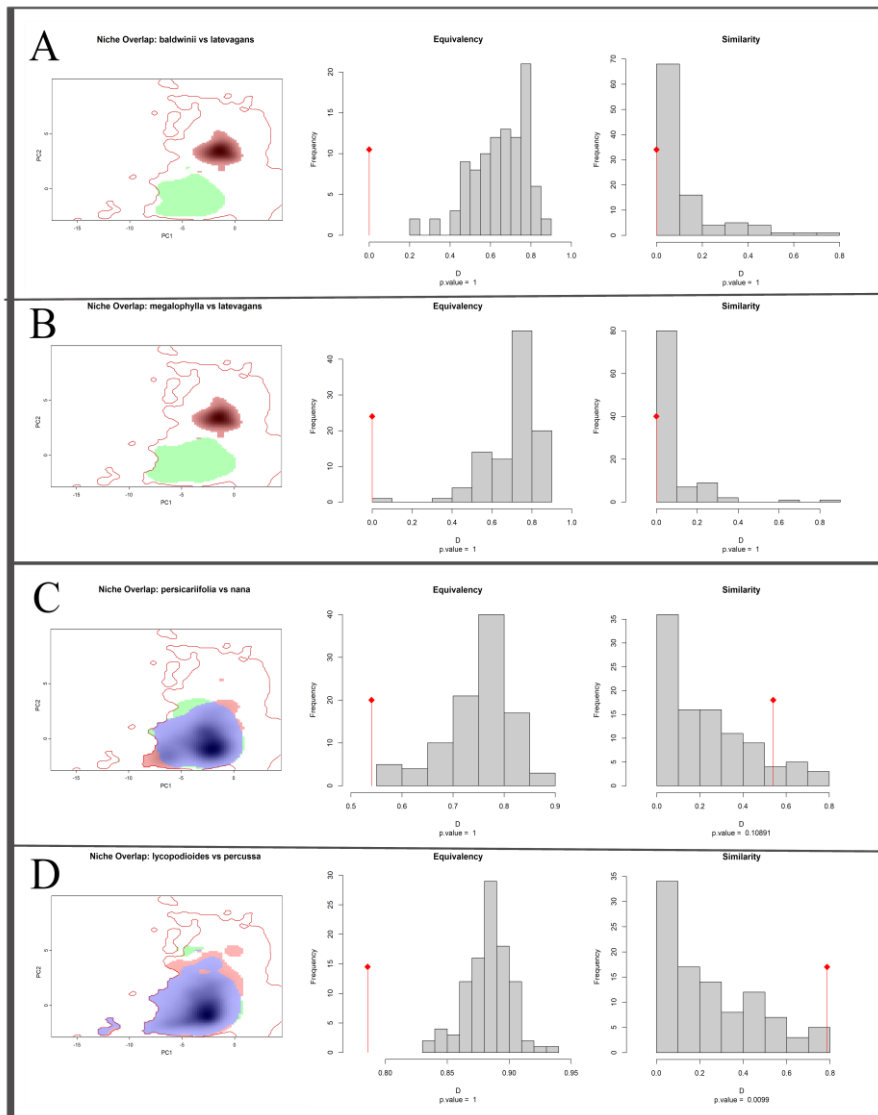


Figura 2: Sobreposição de nicho no espaço ambiental entre pares de espécies de *Microgramma* selecionadas a partir da estatística de Schoener's D. Cada fileira mostra um par de espécies, com os dois pares de menor sobreposição nas duas fileiras superiores (A e B) e os dois pares de maior sobreposição nas duas fileiras inferiores (C e D). (A) *M. baldwinii* e *M. latevagans*, (B) *M. megalophylla* e *M. latevagans*, (C) *M. persicariifolia* e *M. nana*, (D) *M. lycopodioides* e *M. percuta*. A área sombreada em azul representa a sobreposição de nicho entre a espécie 1 e a espécie 2; o sombreamento rosa representa nichos ocupados pela espécie 1, mas não pela espécie 2; o sombreamento verde indica condições ambientais persistentes para a espécie 2, mas não para a espécie 1. As linhas de contorno sólidas representam os resultados usando 100%

da faixa completa de espaço ambiental de fundo disponível. Os histogramas são referentes aos testes de equivalência de nicho, indicando se os nichos são estatisticamente intercambiáveis, e teste de similaridade de nicho, indicando se a sobreposição observada é maior do que esperada ao acaso, considerando a disponibilidade ambiental. (Todos os resultados referentes aos testes de equivalência e similaridade de nicho estão no material suplementar - https://github.com/kevenlima/Microgramma/blob/main/Supplementary_material).

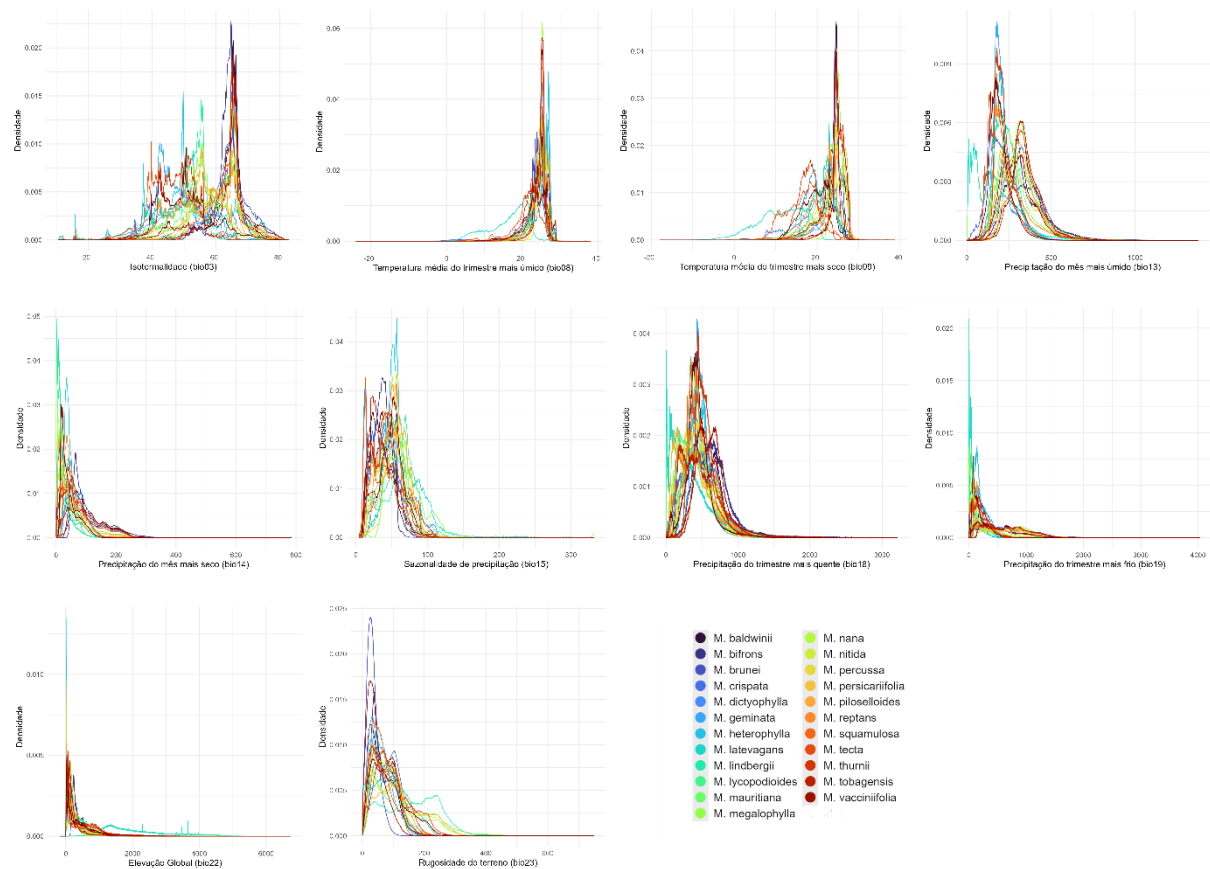


Figura 3: Perfis previstos de ocupação de nicho (PNO) nas dez variáveis ambientais das espécies de *Microgramma*. Os eixos verticais representam a adequação total dos modelos (densidade), e os eixos horizontais indicam preferência por aspectos ambientais semelhantes (amplitude de tolerância).

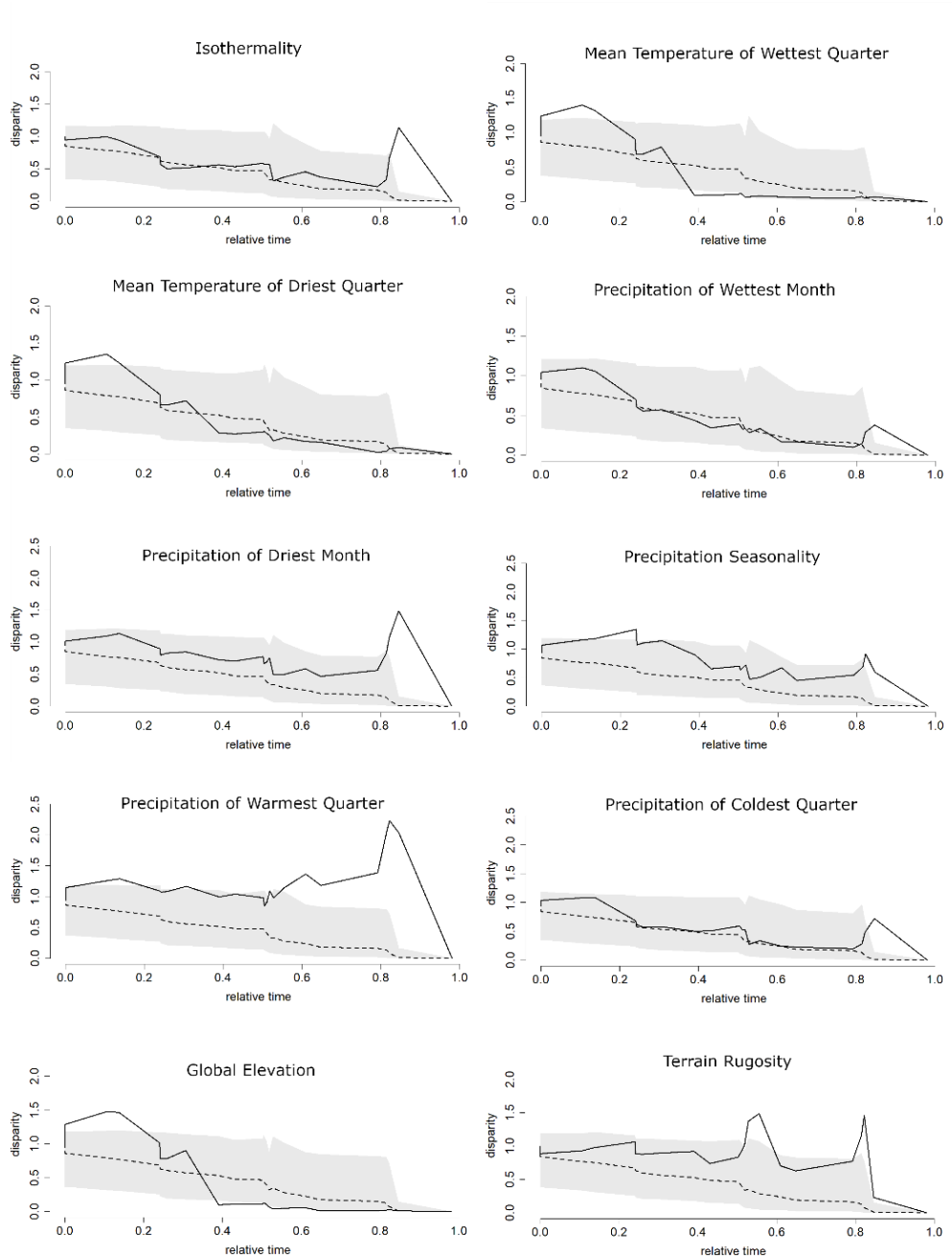


Figura 4: Gráficos de acumulação de disparidade relativa ao longo do tempo (DTT) de tolerâncias climáticas das espécies de *Microgramma*. As linhas sólidas exibem a distribuição da disparidade relativa ao longo do tempo e a linha tracejada a disparidade esperada em disparidade esperada em um modelo de evolução do movimento Browniano irrestrito em 1000 réplicas. O valor de tempo relativo igual a zero representa a raiz e um os terminais da árvore. Os intervalos de confiança de 95% para as simulações são representados como as áreas sombreadas em cada gráfico.

Tabela S1. Valores de sobreposição de nicho (Schoener's D) e resultados dos testes de equivalência e similaridade entre espécies do gênero *Microgramma*.

Link GitHub para acessar material suplementar:

https://github.com/kevenlima/Microgramma/blob/main/Supplementary_material

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este é primeiro trabalho a investigar de forma integrada a evolução de nicho e as tolerâncias ambientais em um gênero de samambaias (*Microgramma*), utilizando análises filogenéticas comparativas, modelagem de distribuição de espécies e avaliação estatística de sobreposição e especialização de nicho. Os resultados apontaram para um complexo mosaico evolutivo, em que coexistem sinais de conservadorismo filogenético em variáveis térmicas e altitudinais com um padrão de alta disparidade recente para variáveis associadas à precipitação e topografia, revelando uma forte influência de heterogeneidade ambiental sobre os processos de diversificação adaptativa no grupo.

A predominância do modelo Ornstein-Uhlenbeck como melhor ajuste evolutivo para grande parte das características ambientais analisadas indica que mecanismos de seleção estabilizadora exerceram papel central, favorecendo convergência para condições ambientais ótimas entre as espécies. Por outro lado, a plasticidade observada nas variáveis de precipitação e rugosidade do terreno destaca trajetórias evolutivas mais dinâmicas, provavelmente impulsionadas por episódios recentes de especialização ecológica e dispersão eficiente, corroborando achados recentes em outros grupos de plantas tropicais.

A ausência de correlação direta entre proximidade filogenética e grau de sobreposição de nicho reforça que o compartilhamento de tolerâncias ambientais similares não é consequência

somente da história evolutiva comum, podendo ser resultado, não apenas do conservadorismo filogenético de nicho, mas de convergência ambiental e possível redução de competição para espécies epífitas, especialmente em ambientes de alta heterogeneidade. Esses resultados trazem subsídios importantes para discussões sobre o papel do conservadorismo de nicho versus inovação adaptativa na radiação de plantas epífitas neotropicais, principalmente para samambaias com alto índice de dispersão.

Finalmente, a dissertação evidencia que a diversidade em *Microgramma* resulta da interação entre processos estabilizadores, plasticidade ambiental e resposta diferenciada a eventos geoclimáticos históricos, indicando que mecanismos de ambos os polos, como a retenção de traços ancestrais e o dinamismo de adaptação recente, devem ser incorporados nas discussões sobre evolução e distribuição de samambaias. O uso combinado de modelagem ecológica, testes evolutivos e reconstruções filogenéticas demonstra o potencial de abordagens interdisciplinares para elucidar os padrões e processos macroevolutivos em grupos com ampla distribuição e alta heterogeneidade ambiental.