



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

LORENA JULIA GALI RODRIGUES

**Análise biogeográfica de *Microlicia cataphracta* (DC.) Versiane & Romero
(Melastomataceae)**

Maringá
2022

LORENA JULIA GALI RODRIGUES

**Análise biogeográfica de *Microlicia cataphracta* (DC.) Versiane & Romero
(Melastomataceae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia.
Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Karina Fidanza Rodrigues

Maringá
2022

"Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

R696a Rodrigues, Lorena Julia Gali, 1998-
Análise biogeográfica de *Microlicia cataphracta* (DC.) Versiane & Romero
(Melastomataceae) / Lorena Julia Gali Rodrigues. -- Maringá, 2022.
45 f. : il. (algumas color.).
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2022.
Orientadora: Prof.ª Dr.ª Karina Fidanza Rodrigues.
1. *Microlicia cataphracta* (DC.) Versiane & Romero (Melastomataceae) -
Biogeografia - Brasil. 2. *Microlicia cataphracta* (DC.) Versiane & Romero
(Melastomataceae) - Ecofenótipos - Polimorfismo - Brasil. 3. Ocoespécies. I.
Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-
Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -583.761981

LORENA JULIA GALI RODRIGUES

**Análise biogeográfica de *Microlicia cataphracta* (DC.) Versiane & Romero
(Melastomataceae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia e aprovada pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof^a. Dr^a. Karina Fianza Rodrigues
Departamento de Biologia/ Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof^a. Dr^a. Natália Carneiro Lacerda dos Santos
Departamento de Ecologia/ Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Mateus Arduvino Reck
Departamento de Biologia/ Universidade Estadual de Maringá

Prof.^a Dr.^a Vanessa de Carvalho Harthman
Universidade Federal do Mato Grosso do Sul - Campus Pantanal

Prof.^a Dr.^a Aline Rosado
Departamento de Biologia/ Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 28 de abril de 2022.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

AGRADECIMENTOS

Agradeço:

A minha mãe, Maria de Lourdes Gali, pelo apoio em todos os momentos da minha formação profissional e principalmente por todo o apoio prestado no momento em que este mestrado foi realizado, período este em que enfrentamos a pandemia de Covid-19, e que apesar de um período de muitas incertezas fomos capazes de dar suporte uma a outra.

Ao Eduardo Sabatine, por todo o companheirismo durante este período, apoio emocional e por sempre me lembrar de que as coisas iriam dar certo. Obrigada por trazer mais alegria aos meus dias.

Aos amigos do Laboratório de Sistemática e de Biogeografia de Plantas, Abner Vicente e Adrian Cesar, sou imensamente grata pelo grupo que formamos, por todas as conversas, piadinhas e apoio científico e emocional.

As amigas Aline Barbosa e Natalia Teles, por todas as boas conversas, risadas e compreensão neste momento.

A Elizabete Custódio, secretária do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, por todo apoio as questões burocráticas de forma muito eficiente.

Aos membros da banca, Dr^a Natália Lacerda (UFRJ), Dr. Mateus Reck (UEM), Dr^a Vanessa Harthman (UFMS) e Dr^a Aline Rosado (UEM) por aceitarem prontamente o convite para avaliação deste trabalho.

Aos professores Dr^a. Dayani Bailly, Dr. José Hilário e Dr^a. Valéria Batista-Silva, pela ajuda com a escolha do software, download e reescalonamento das variáveis. Um agradecimento especial a Prof^a. Valéria por ter me ajudado com a metodologia e me ensinado a fazer a modelagem para a espécie.

A Dr^a. Karina Fidanza Rodrigues, minha orientadora, pela oportunidade de realização deste projeto, por todo o conhecimento compartilhado durante este período e pela confiança em meu trabalho, sou imensamente grata por mais essa oportunidade de pesquisa.

Ao CNPq/CAPES pela bolsa concedida e pelo financiamento do projeto de pesquisa. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Análise biogeográfica de *Microlicia cataphracta* (DC.) Versiane & Romero (Melastomataceae)

RESUMO

Microlicia cataphracta é um dos táxons mais distribuídos e polimórficos de Lavoisiereae (Melastomataceae). Esta espécie foi descrita como uma ocloespécie com cerca de 20 entidades taxonômicas. Esta circunscrição inclui um amplo contínuo de variação morfológica exibida pela espécie ao longo de sua distribuição geográfica. Este estudo busca verificar se existem variáveis ambientais que predizem a ocorrência de *M. cataphracta* e seus ecofenótipos, e determinar se as variações morfológicas estão associadas a variáveis ambientais para corroborar a designação de ocloespécie para esta espécie. As ocorrências de *M. cataphracta* e seus ecofenótipos nomeados foram extraídas dos bancos de dados GBIF e *speciesLink*, juntamente com variáveis climáticas e edáficas de bancos de dados online. Realizou-se testes de importância com as variáveis ambientais que não apresentaram colinearidade. Essas variáveis foram redimensionadas para uma grade geográfica com os três biomas onde a espécie ocorre e modeladas para o presente. Os dados morfológicos foram extraídos das descrições originais. Os resultados obtidos mostram que as variáveis mais importantes que determinam a distribuição da espécie são a temperatura mínima e a quantidade de areia no solo. Outras variáveis testadas apresentaram valores menores de importância estatística. No entanto, quando analisadas em conjunto com a morfologia, por exemplo, verifica-se que variações morfológicas como a cor das pétalas estão relacionadas aos valores de pH do solo, e configurações na forma e tamanho das folhas e lacínias do cálice podem estar relacionadas à precipitação. Com base em variáveis ambientais, as análises também determinaram que *M. cataphracta* poderia ocorrer em outros estados como no Mato Grosso, Tocantins, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. No entanto, seu ótimo ambiental permanece na área comparativamente ampla onde é encontrada atualmente. As análises aqui apresentadas utilizando variáveis climáticas e edáficas, associadas aos dados morfológicos, corroboram a designação de *M. cataphracta* como uma ocloespécie.

Palavras-chaves: Ecofenótipos. *Lavoisiera*. Ocloespécie. Polimorfismo. Variáveis ambientais.

Biogeographic Analysis of *Microlicia cataphracta* (DC.) Versiane & Romero (Melastomataceae)

ABSTRACT

Microlicia cataphracta is one of the most widely distributed and polymorphic taxa of Lavoisiereae (Melastomataceae). This species has been described as an ochlopecies with some 20 described taxonomic entities. This circumscription includes a wide continuum of morphological variation exhibited by the species throughout its geographic range. This study attempts to verify if there are environmental variables that predict the occurrence of *M. cataphracta* and its ecophenotypes and determine whether there are morphological variations associated with environmental variables to corroborate the ochlopecies designation for this species. Occurrences of *M. cataphracta* and its named ecophenotypes were extracted from the GBIF and *speciesLink* databases, together with climatic and edaphic variables from online databases. Importance tests with environmental variables that did not show collinearity. These variables were rescaled to a geographic grid with the three biomes where the species occurs and modeled for the present time. Morphological data were also extracted from the original descriptions. Our results show that the most important variables determining the distribution of the species are the minimum temperature and the amount of sand in the soil. Other tested variables showed lower values of statistical importance. However, when analyzed together with morphology, for example, it appears that morphological variations such as the color of the petals are related to soil pH values, and configurations in the shape and size of leaves, and calyx lobes can be related to precipitation. Based on environmental variables, our analysis also showed that *M. cataphracta* could potentially grow in other in the states of Mato Grosso, Tocantins, Santa Catarina, and Rio de Grande do Sul. However, its environmental optimum remains in the comparatively widespread area where it is currently found. The analyses presented here using climatic and edaphic variables, associated with the morphological data, corroborate the designation of *M. cataphracta* as an ochlopecies.

Keywords: *Lavoisiera*. Ecophenotypes. Ochloespecies. Environmental variables. Polimorphic.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *FLORA*.

Disponível em:

<https://www.elsevier.com/journals/flora/0367-2530/guide-for-authors>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	9
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	11
2.1	Dados de ocorrência.....	11
2.2	Variáveis preditoras.....	12
2.3	Modelos de nicho ecológico.....	13
2.4	Importância das variáveis ambientais.....	14
2.5	Comparação morfológica com as condições ambientais.....	15
3	RESULTADOS.....	15
3.1	Variáveis preditoras de <i>Microlicia cataphracta</i>.....	15
3.2	Variáveis preditoras dos ecofenótipos de <i>Microlicia cataphracta</i>.....	24
3.3	Comparação morfológica com as diferenças ambientais.....	26
4	DISCUSSÃO.....	34
5	CONCLUSÃO.....	37
	REFÊRENCIAS.....	38
	APÊNDICE A - Quadro adaptado de Cronk (1998), dez traços para classificar uma ocolespécie.....	45

1 INTRODUÇÃO

Melastomataceae possui distribuição pantropical com cerca de 4.500 espécies distribuídas em 150 gêneros e nove tribos (Goldenberg et al., 2012). No entanto, a maioria dos seus representantes ocorrem na América do Sul, sendo o Brasil o país que abriga a maior diversidade dos táxons: 1.436 espécies e 66 gêneros (Goldenberg et al., 2012, Flora do Brasil 2020). Lavoisiereae Candolle é uma das tribos mais representativas de Melastomataceae na flora dos campos rupestres, contando atualmente com mais de 260 espécies (Pacífico et al., 2020; Pacífico & Almeda, in press; Versiane et al., 2021). Devido a uma nova circunscrição, Lavoisiereae, um nome mais antigo para o que foi chamado de Microlicieae, possui apenas três gêneros: *Microlicia* D. Don, *Poteranthera* Bongard e *Rhynchanthera* Candolle. O gênero *Microlicia* como atualmente delimitado consiste em sete clados devido à incorporação de gêneros intimamente relacionados (Versiane et al., 2021).

Microlicia destaca-se em número de espécies dentro de Lavoisiereae por possuir cerca de 245 espécies, concentradas principalmente em áreas de campo rupestre do Cerrado (Pacífico et al., 2020; Versiane et al., 2021), onde muitas são endêmicas e/ou restritas a determinadas áreas em topos de montanhas. Os espécimes de *Microlicia* podem ser reconhecidos principalmente por hábitos subarbustivos, arbustivos ou arbóreos de pequeno porte, folhas sésseis a pecioladas, com variados tricomas ou glabras, flores com ou sem bractéolas, 5(–6–9–10)-meras, hipanto com ou sem uma coroa de tricomas no ápice, estames isomórficos a dimórficos, ovário superior ou inferior, (2–)3–5(–10)-locular, cápsulas deiscentes basipetal ou acropetal e columelas decíduas ou persistentes (Versiane *et al.* 2021). Embora a circunscrição supragenérica tenha sido estabelecida recentemente, há diversas espécies em *Microlicia* com delimitações desafiadoras. O polimorfismo existente em *Microlicia* tem sido tradicionalmente destacado por Wurdack (1973), Romero (2013), Almeda & Martins (2001) e Martins e Almeda (2017).

Em recente revisão taxonômica dedicada a *Lavoisiera*, Martins e Almeda (2017) disponibilizam um minucioso estudo do polimorfismo de *Lavoisiera imbricata* Thunb. Candolle. Essa espécie, que atualmente teve seu epíteto alterado devido a inclusão de todos os representantes de *Lavoisiera* em *Microlicia*, passou a ter como nome aceito o epíteto *Microlicia cataphracta* (DC.) Versiane & R.Romero (Versiane et al., 2021), devido ao epíteto “*imbricata*” ser ocupado em *Microlicia* o epíteto escolhido pelos autores refere-se ao sinônimo heterotípico mais antigo da espécie. A circunscrição de *M. cataphracta* proposta por Martins e Almeda (2017) reconhece que esse táxon seja formado por um complexo de 20 espécies, que foram

sinonimizadas sob o epíteto *M. cataphracta*. Tal fato foi justificado pela existência de um contínuo de variações morfológicas, associada a ampla distribuição geográfica, reconhecendo, portanto, *M. cataphracta* como uma entidade taxonômica altamente polimórfica.

Atualmente, após a inclusão de *Lavoisiera* em *Microlicia*, *M. cataphracta* ainda pode ser considerada a espécie mais amplamente distribuída dentro do clado *Lavoisiera*. As principais variações morfológicas existentes neste táxon estão relacionadas, principalmente, à cor de suas pétalas, diferentes configurações de folhas, cálice e brácteas. A espécie é registrada nos estados da Bahia, Goiás, Distrito Federal, Espírito Santo, Paraná, Rio de Janeiro e São Paulo entre 600 e 1850 m de altitude (Martins e Almeda 2017; Fidanza, Martins e Almeda, 2020), onde forma grandes populações no campo, muitas vezes associadas a solos úmidos, ocorrendo principalmente nas proximidades de rios ou pequenos cursos d'água (Martins e Almeda, 2017). Essa ampla distribuição difere dos demais representantes do clado *Lavoisiera*, que se restringem, principalmente, a certas localidades do norte do estado de Minas Gerais.

Martins e Almeda (2017) apontam que a origem das variações morfológicas e da ampla distribuição de *M. cataphracta*, pode estar relacionada a pressão seletiva nos diferentes ambientes em que a espécie é encontrada. De fato, a capacidade de distribuição de uma espécie é limitada principalmente por condições abióticas do ambiente, sejam elas geológicas ou climáticas (Brown, 1995). Espécies que possuem uma pequena distribuição, sendo restritas a determinadas regiões tendem a ser menos tolerantes às variações nas condições bióticas e abióticas, enquanto que espécies amplamente distribuídas tendem a ser capazes de tolerar uma ampla variação de condições abióticas e de coexistir com outras espécies a partir da seleção de variáveis mais favoráveis ao seu desenvolvimento (Brown, 1995). As principais variáveis abióticas investigadas para a distribuição e riqueza de espécies vegetais são: a altitude, precipitação, temperatura e os fatores edáficos (Gaston, 2000; Conceição et al., 2007; Morueta-Holme et al., 2013; Saiter et al., 2016; Cortés-Flores et al., 2017; Campos et al., 2019; Pacifico et al., 2021).

Devido ao polimorfismo, que resultou em inúmeros sinônimos e a ampla distribuição desta espécie, Martins e Almeda (2017) sugeriram que *M. cataphracta* fosse uma ocloespécie, mas que haveria necessidade de estudos futuros sobre a relação da espécie com o meio ambiente, com variáveis que poderiam corroborar as associações do polimorfismo com suas áreas geográficas. Ocloespécie é um termo cunhado por White (1998) para designar uma espécie que apresenta alto polimorfismo parcialmente correlacionado com ecologia e geografia, formando um padrão tão complexo que a espécie não pode ser acomodada em uma classificação

formal, podendo ser usado para qualquer espécie, seja animal, vegetal ou microrganismos. Cronk (1998) aprofundou o termo, definindo dez traços para considerar uma ocolespécie, exigindo que se enquadre em quatro traços fortes e pelo menos dois traços fracos (APÊNDICE A). Para Martins e Almeda (2017), *M. cataphracta* se enquadraria em todos os traços propostos por Cronk (1998). No entanto, não existem análises ambientais que corroborem alguns traços, tais como 1) a distribuição das variações é apenas parcialmente correlacionada com a geografia e ecologia (característica forte), 2) estar geograficamente e ecologicamente difundida, ocorrendo em várias zonas climáticas e vegetacionais (fraca traço) e 3) variantes semelhantes podem ocorrer em localidades amplamente separadas e parecem ser de origem politípica (traço fraco).

Dessa forma, este estudo teve como objetivo: (1) investigar variáveis ambientais que possam prever a distribuição de *M. cataphracta*, (2) verificar se as variáveis estabelecidas preveem também a distribuição dos ecofenótipos reconhecidos atualmente para essa espécie, (3) identificar entre os ecofenótipos se existe uma relação entre as condições ambientais e as variações morfológicas e, (4) determinar se *M. cataphracta* pode ser considerada uma ocolespécie a partir das análises ecológicas.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Dados de ocorrência

Foram obtidos registros de ocorrência georreferenciadas de *M. cataphracta* e dos ecofenótipos (sinónimos) propostos por Martins e Almeda (2017) para a espécie, através das bases de dados SpeciesLink (<https://specieslink.net/>) e Global Biodiversity Information Facility (<https://www.gbif.org/>), até abril de 2021. Como o epíteto *M. cataphracta* ainda não foi incluído nas bases de dados a busca das ocorrências foi realizada com o epíteto *L. imbricata*. Devido à falta de informação genética não é possível tratar os sinônimos propostos por Martins e Almeda (2017) como ecótipos, por isso, neste estudo os sinônimos são tratados como ecofenótipos, pois as variações parecem ser decorrentes da pressão seletiva do ambiente (Mayr, 1970). Para evitar registros duvidosos foram excluídos todos aqueles que não apresentavam coordenadas e que não possuíam o nome preciso da espécie. Foram obtidas no total 1.834 ocorrências, somente os ecofenótipos '*L. minor*' Cogniaux e '*L. caparaoensis*' Schwacke & Cogniaux não foram incluídos devido à falta de coordenadas precisas.

As ocorrências foram mapeadas sobre uma malha geográfica regular (*grid*) de resolução espacial de 11 km de latitude e longitude, abrangendo os biomas Cerrado, Mata Atlântica e

Caatinga, onde estão inseridos os estados brasileiros em que a espécie é comumente encontrada, resultando em uma matriz binária de presença e pseudo ausência para a espécie e seus ecofenótipos (33.750 células). Os biomas Cerrado e Mata Atlântica são dois hotspots brasileiros com uma extensa área de cobertura devastada (Mittermeier et al., 1998), Cerrado com cerca de 4.400 espécies de plantas endêmicas e a Mata Atlântica com 8.000 espécies de plantas endêmicas (Mittermeier et al., 2011). A grid contendo os biomas foi extraída do banco de dados do IBGE (2021), sendo uma representação ideal e política da distribuição dos biomas pelo território brasileiro, uma vez que existem locais em que há o encontro de formações destes biomas como visto, por exemplo, para o Parque Nacional da Chapada Diamantina na Bahia, o qual possui vegetação pertencente aos biomas Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (ICMBio, 2007) mas pela grid o estado da Bahia, apresenta formações somente do bioma Caatinga. A grid foi gerada em um sistema projetado de coordenadas utilizando o sistema de referência WGS 84/NSIDC EASE-Grid 2.0 Global EPSG 6933 (m), que mantém a área constante em cada célula da grid, eliminando assim, o efeito da convergência meridiana nas altas latitudes.

2.2 Variáveis preditoras

Foram utilizadas como preditoras, i) variáveis climáticas extraídas do banco de dados WorldClim versão 2.1 (<https://www.worldclim.org/>), como velocidade do vento, precipitação, temperatura máxima, temperatura mínima e temperatura média ii) variáveis de caracterização das propriedades do solo como quantidade de argila, de areia e pH do solo, entre 0 a 5 cm de profundidade, oriundas da base de dados SoilGrids (Hengl et al., 2017) e faixa anual de temperatura do solo e temperatura média anual do solo (Lembrechts et al., 2021) e, iii) variáveis hídricas como evapotranspiração atual e estresse hídrico médio (Trabucco, 2010) e o número de corpos hídricos obtidos a partir da base de dados HydroRIVERS 1.0 (<https://www.hydrosheds.org/>). Todas as variáveis foram reescaladas para cada célula da *grid* (11 km × 11 km; 33.750 células).

O Fator de Inflação de Variância (*Variance Inflation Factor* - VIF) foi utilizado para testar problemas de colinearidades no conjunto de variáveis preditoras. Para a seleção das variáveis foram utilizadas apenas aquelas que apresentaram $VIF < 5$ (Chatterjee e Hadi, 2006), como precipitação (3,26), temperatura mínima (4,85), velocidade do vento (1,83), pH do solo (4,07), quantidade de areia (4,49), faixa anual de temperatura do solo (1,87) e número de corpos hídricos (1,28). Estas variáveis constituíram as camadas ambientais utilizadas na modelagem. A análise foi realizada no programa R 4.1.2 (R Development Core Team 2021), utilizando o pacote *usdm* (Naimi, 2017).

2.3 Modelos de nicho ecológico

A modelagem foi baseada em seis modelos de nicho ecológico que diferem conceitualmente e estatisticamente para a predição da adequabilidade ambiental e área de distribuição da espécie sendo eles Bioclim (Busby, 1991), Distância de Gower e Distância Euclédiana (Carpenter et al., 1993), Máxima Entropia - MAXTENT (Elith et al., 2011), Algoritmos Genéticos: *Genetic Algorithm for Rule-set Production* - GARP (Stockwell e Noble, 1992; Stockwell e Peters, 1999) e *Ecological Niche Factor Analysis* - ENFA (Hirzel et al., 2002). Esses modelos possuem uma importante característica em comum, seus algoritmos funcionam com dados de presença (*presence-only methods*).

Dadas as particularidades de cada modelo, diferentes predições foram obtidas, gerando dúvidas sobre qual modelo seria mais adequado para representação da adequabilidade climática e da área de distribuição potencial das espécies em respostas aos gradientes climáticos (Diniz-Filho et al., 2009). Para lidar com essa questão, a combinação de diferentes projeções em um modelo consenso tem se mostrado um protocolo mais adequado do que interpretar os resultados de um modelo único (Araújo e New, 2007). Desta forma, foi utilizada a abordagem de projeção combinada (*Ensemble Forecast Technique*) que fornece o consenso de múltiplos modelos (Araújo e New, 2007). Assumindo que fontes distintas de erros afetam cada modelagem de nicho ecológico de modo diferente, em uma projeção combinada os erros de cada previsão individual tendem a ser minimizados, produzindo, desta forma, uma previsão mais confiável (Diniz-Filho et al., 2010). Diante disso, apenas os resultados do modelo consenso foram retidos para interpretação.

Para cada algoritmo utilizado, foram inseridos os dados de ocorrência de *M. cataphracta* (registros de '*L. imbricata*' + ecofenótipos) e dos ecofenótipos '*L. bergii*' Cogniaux, '*L. compta*' Candolle e '*L. phyllocalycina*' Cogniaux táxons estes que possuíam mais que 14 ocorrências, essenciais para a validação da modelagem. Os dados de ocorrência foram randomicamente divididos em dois conjuntos de dados por meio da técnica de validação-cruzada, sendo 75% para calibração e 25% para avaliação dos modelos. Este procedimento foi realizado 50 vezes para evitar vieses nos subconjuntos de dados. Cada previsão contínua de adequabilidade dos modelos de nicho ecológico foi convertida em vetores binários de presença e ausência em cada célula (0/1), utilizando o limiar que maximiza os valores de sensibilidade e especificidade na "*Receiver Operating Characteristic curve*" ou curva ROC.

A curva ROC é gerada plotando a fração de verdadeiros positivos (sensibilidade) versus a fração de falsos positivos (especificidade), calculada para múltiplas matrizes de confusão em

várias configurações de limiares de decisão. Então, foi gerada para cada espécie uma frequência de projeções ponderada pela estatística TSS - “*True Skill Statistic*” (Allouche, Tsoar, Kadmon, 2006), isto é, os melhores modelos de acordo com esta métrica têm mais peso nas projeções consenso. A estatística TSS varia de -1 a +1, em que valores iguais a +1 são uma predição perfeita e os valores iguais ou menores que zero não são predições melhores que as randômicas. A área de distribuição geográfica potencial é determinada considerando a espécie presente apenas nas células em que no mínimo 50% dos modelos retidos no consenso apontaram a espécie como presente.

O reescalonamento das variáveis ambientais juntamente com o mapeamento das ocorrências na malha geográfica foi realizado utilizando o programa R (R Development Core Team 2021). A modelagem de nicho ecológico foi gerada na plataforma computacional BioEnsembles (Diniz-Filho et al., 2009). Os mapas de distribuição potencial e de adequabilidade de habitat foram confeccionados no software SAM 4.0 (Rangel, Diniz-Filho, Bini, 2010).

2.4 Importância das variáveis ambientais

Para avaliar a importância relativa das variáveis ambientais na distribuição de *M. cataphracta* e de seus ecofenótipos ‘*L. bergii*’, ‘*L. compta*’ e ‘*L. phyllocalycina*’ nos biomas Cerrado, Mata Atlântica e Caatinga, primeiro foi realizada uma predição utilizando todas as variáveis selecionadas pelo VIF. Em seguida, foi removida individualmente cada variável e novas previsões foram geradas. O coeficiente de correlação de Pearson (R) foi utilizado para contrastar a previsão do modelo com o conjunto completo de variáveis contra a previsão dos modelos com cada variável removida. Assim, a importância relativa de uma variável foi estimada pela magnitude do impacto sobre os padrões previstos pelo modelo no qual a variável estava ausente. Se a remoção de uma variável não afeta substancialmente a previsão do modelo (alta correlação de Pearson para valores negativos e positivos), então a variável não tem grande importância (Gama et al., 2017). Por outro lado, se a remoção de uma variável causar mudança drástica nas previsões do modelo (baixo coeficiente de correlação de Pearson), então a variável removida é crítica para o modelo. O cálculo da importância relativa foi realizado subtraindo 1 do escore de correlação, elevado ao quadrado ($1 - R^2$), de forma que os maiores valores indicam alta importância da variável removida e os menores valores indicam menor importância da variável removida (Capinha e Anastácio, 2010).

2.5 Comparação morfológica com as condições ambientais

Afim de identificar se existe uma relação entre as condições ambientais e as diferenças morfológicas apresentadas pela espécie foram revistas as obras originais dos 20 ecofenótipos considerados sob o epíteto *M. cataphracta* a partir da circunscrição de Martins e Almeda (2017) e extraídas informações das características foliares, florais e dos ramos bem como seus locais de ocorrência.

De acordo com as descrições originais desses ecofenótipos os táxons foram agrupados em três estados brasileiros: Minas Gerais, São Paulo e Rio de Janeiro. Sob estes estados são encontradas formações dos biomas Cerrado e Mata Atlântica. Preferiu-se a separação por estados pois é a forma como os táxons são descritos e depositados em banco de dados, pertencentes aos estados brasileiros. Cada grupo com um conjunto de características morfológicas igualmente categorizados. Baseado nessa separação em grupos geográficos-morfológicos foram plotadas as ocorrências dos espécimes no grid e confeccionados mapas no software QGIS 3.16 (QGIS Development Team, 2021) afim de analisar a interação entre os grupos regionais e suas variações morfológicas.

3 RESULTADOS

3.1. Variáveis preditoras de *Microlicia cataphracta*

Microlicia cataphracta ocorre principalmente nos biomas de Cerrado e Mata Atlântica, com alguns registros para a Caatinga no estado da Bahia (Figura 1). A maioria das ocorrências registradas para a espécie estão no estado de Minas Gerais, principalmente distribuídas na Cadeia do Espinhaço.

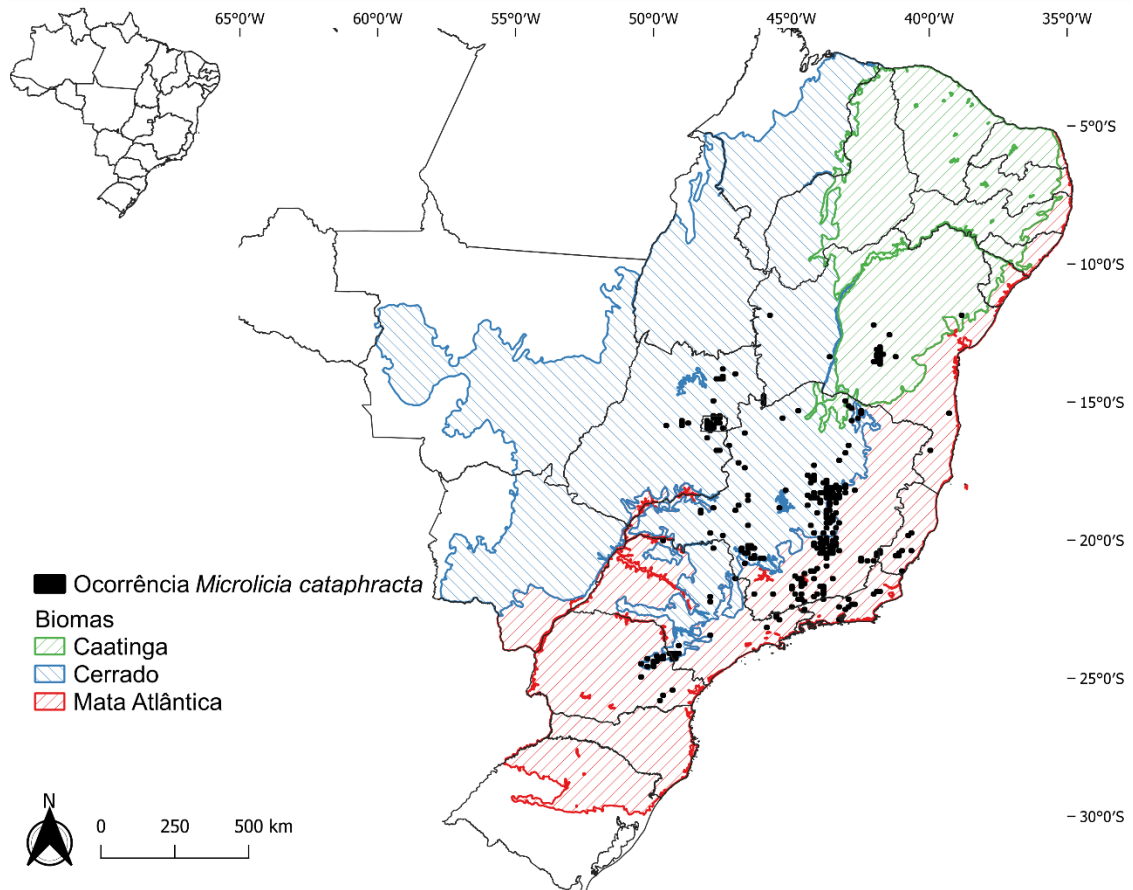


Figura 1. Distribuição de *Microlicia cataphracta* nos biomas de Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica modelados no grid.

As variáveis ambientais de maior importância para distribuição de *M. cataphracta* foram as variáveis de temperatura mínima e quantidade de areia no solo, seguidas por ordem decrescente de velocidade do vento, precipitação, quantidade de corpos hídricos, temperatura e pH do solo (Tabela 1).

Tabela 1. Ordem de importância das variáveis ambientais para a distribuição de *M. cataphracta*.

Variável	Correlação de Pearson (R)	Importância 1-R ²
Temperatura mínima	0.87	0.22
Quantidade de areia no solo	0.92	0.15
Velocidade do vento	0.95	0.08
Precipitação	0.97	0.04
Quantidade de corpos hídricos	0.97	0.04
Faixa anual de temperatura do solo	0.98	0.03
pH do solo	0.98	0.02

Como indicado na figura 2, *M. cataphracta* ocorre mais frequentemente em locais em que as temperaturas mínimas variam entre 8.5°C a 19.9 °C, ocupando preferencialmente áreas que apresentam uma média de 14°C (Figura 2).

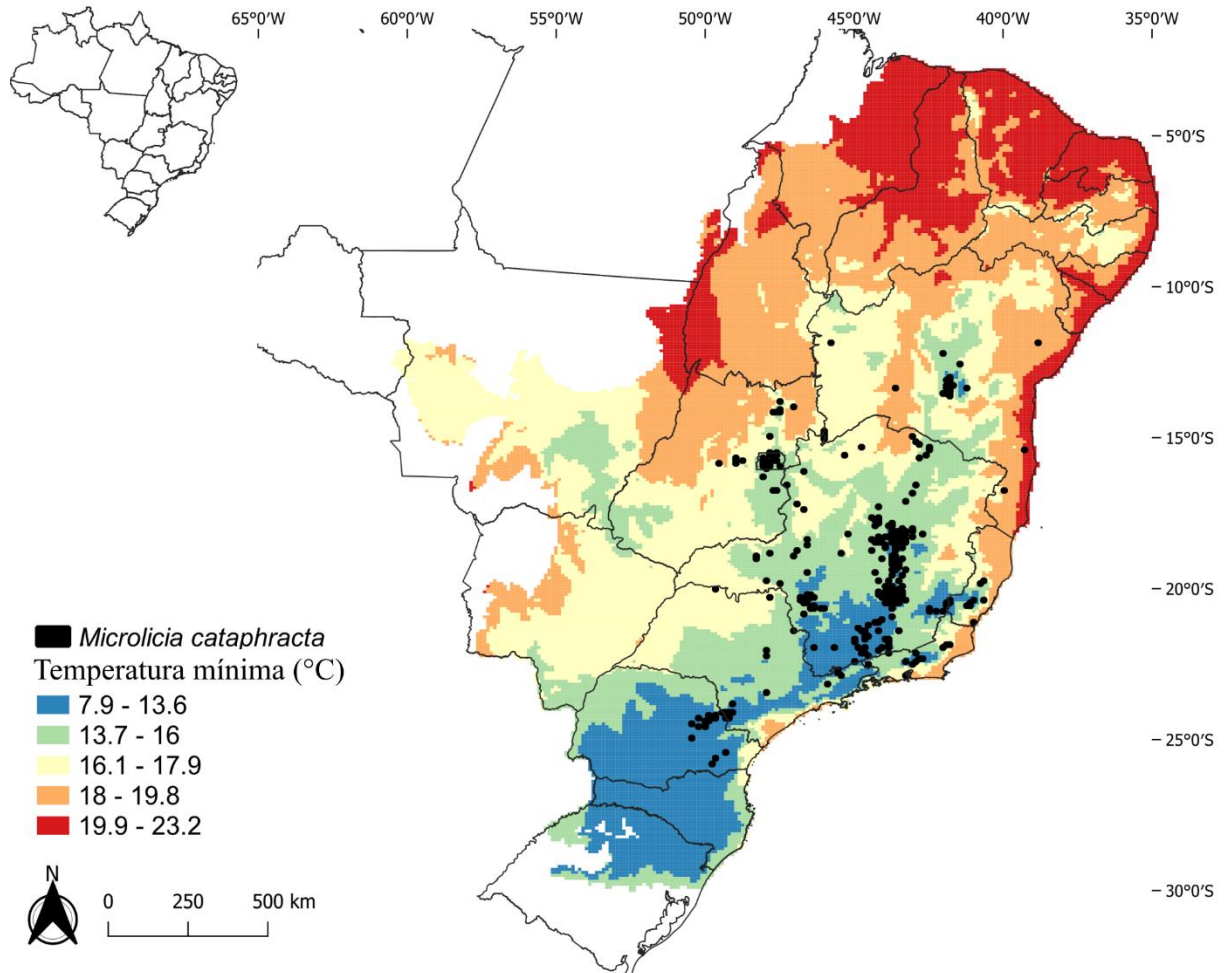


Figura 2. Distribuição de *Microlicia cataphracta* em função dos gradientes de temperatura mínima ambiental. A espécie ocorre em locais que possuem entre 8.5°C a 19.9°C.

Em relação a quantidade de areia no solo, para os biomas modelados a espécie ocorre em solos com quantidades de areia que variam entre 28.4 g/Kg até 547.3 g/Kg (Figura 3).

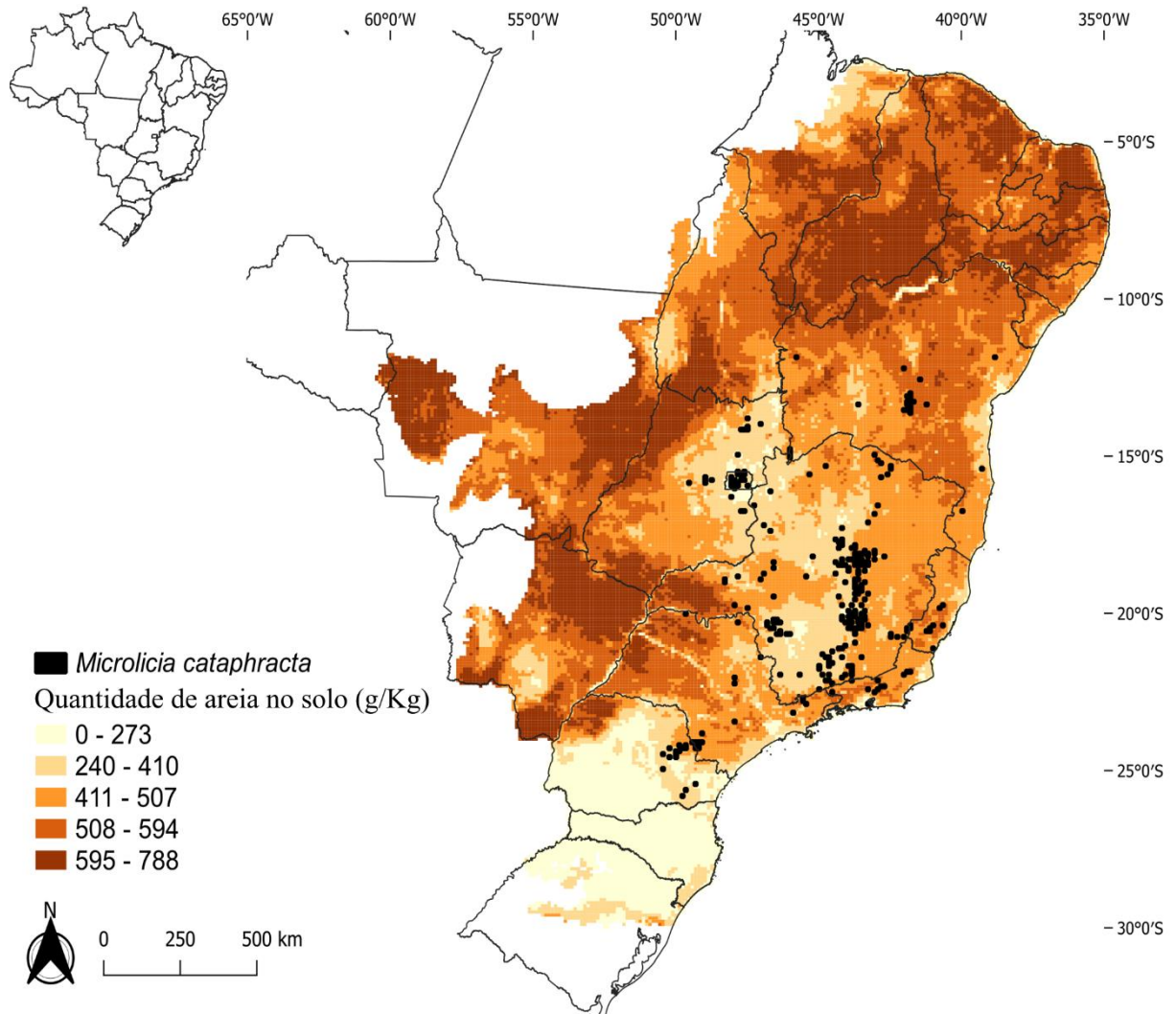


Figura 3. Distribuição de *Microlícia cataphracta* em solos com diferentes concentrações de quantidade de areia, a espécie ocorre em solo com 28.4 g/Kg até 547.3 g/Kg de areia.

No que se refere a variável velocidade do vento, a espécie é encontrada em locais onde a velocidade varia de 1 m s^{-1} a 2.5 m s^{-1} (Figura 4).

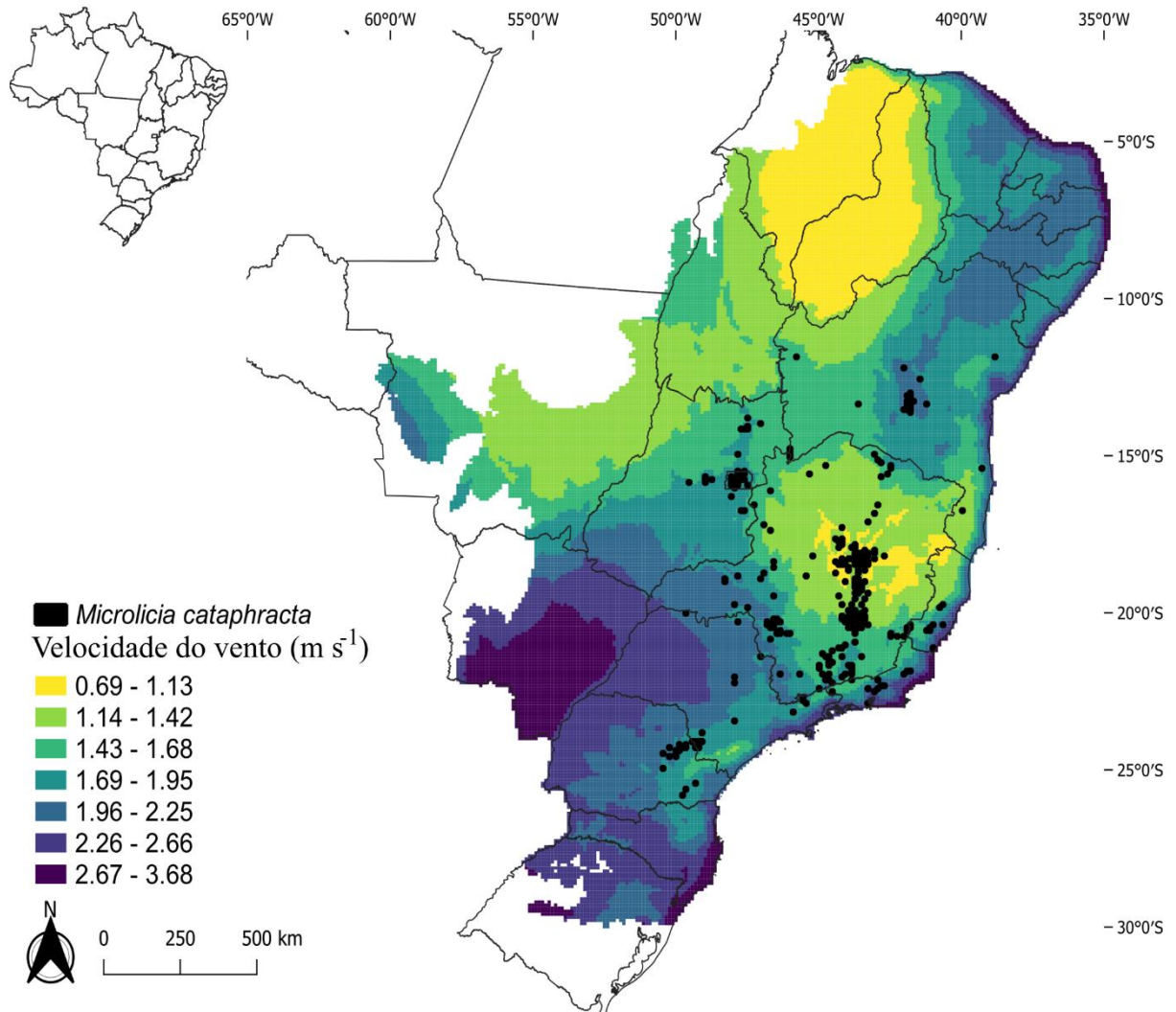


Figura 4. Distribuição de *Microlícia cataphracta* em relação a velocidade do vento nos biomas modelados. A velocidade do vento varia entre 1 m s^{-1} a 2.5 m s^{-1} nos locais de ocorrência da espécie.

Quanto a precipitação, o modelo demonstrou que *M. cataphracta* é capaz de se estabelecer em locais em que tenham no mínimo 51.7 mm e no máximo 151.1 mm de chuva por ano (Figura 5).

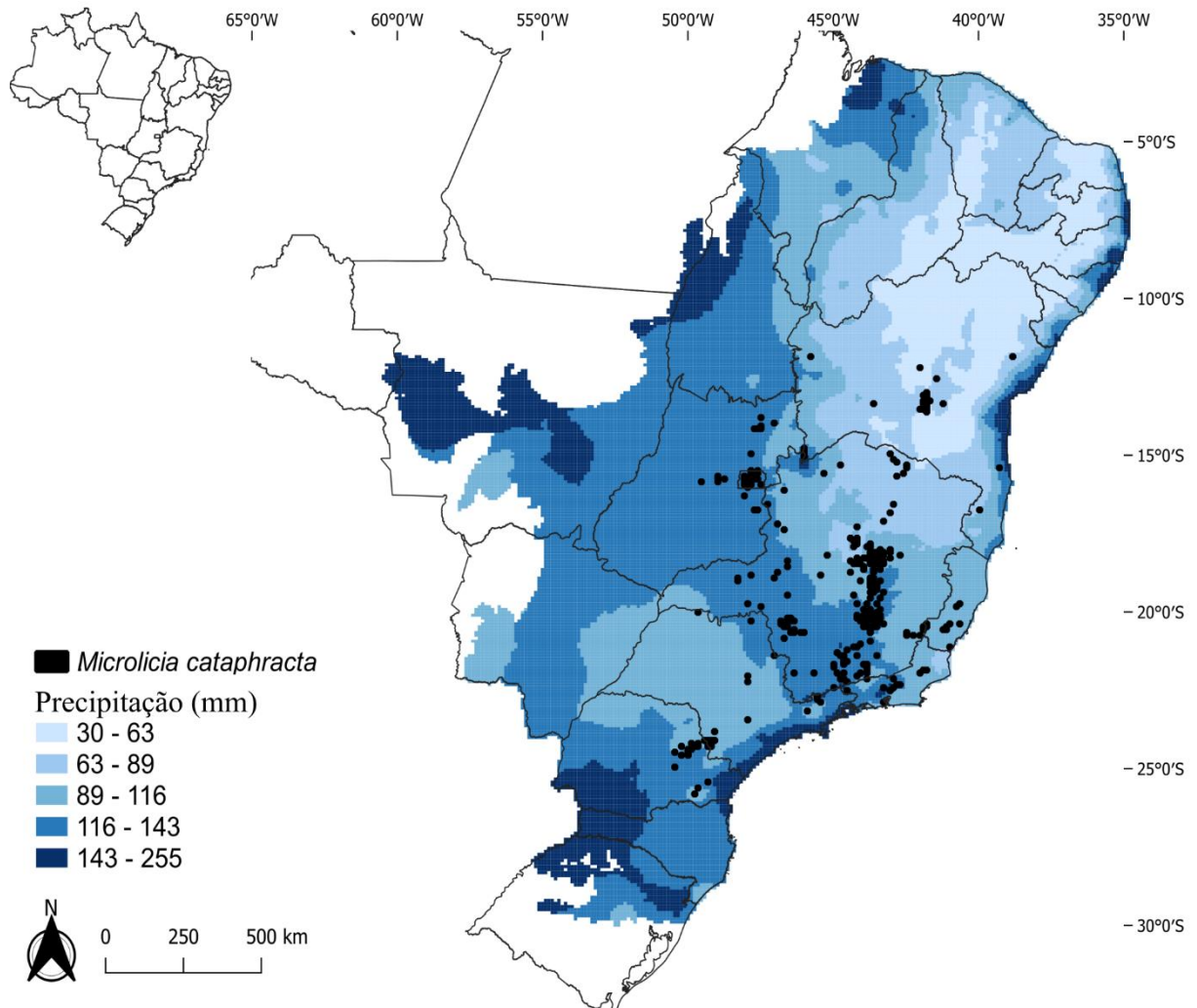


Figura 5. Distribuição de *Microlícia cataphracta* em diferentes regimes de pluviosidade anuais. A precipitação nos locais de distribuição da espécie varia entre 51.7 mm e 151.1 mm.

De acordo com a contagem dos corpos hídricos nas células a modelagem resultou que há entre 2 a 25 fontes de água próximas a cada ponto de ocorrência da espécie, isso significa que em média há 10 fontes de água a cada 11km² (Figura 6).

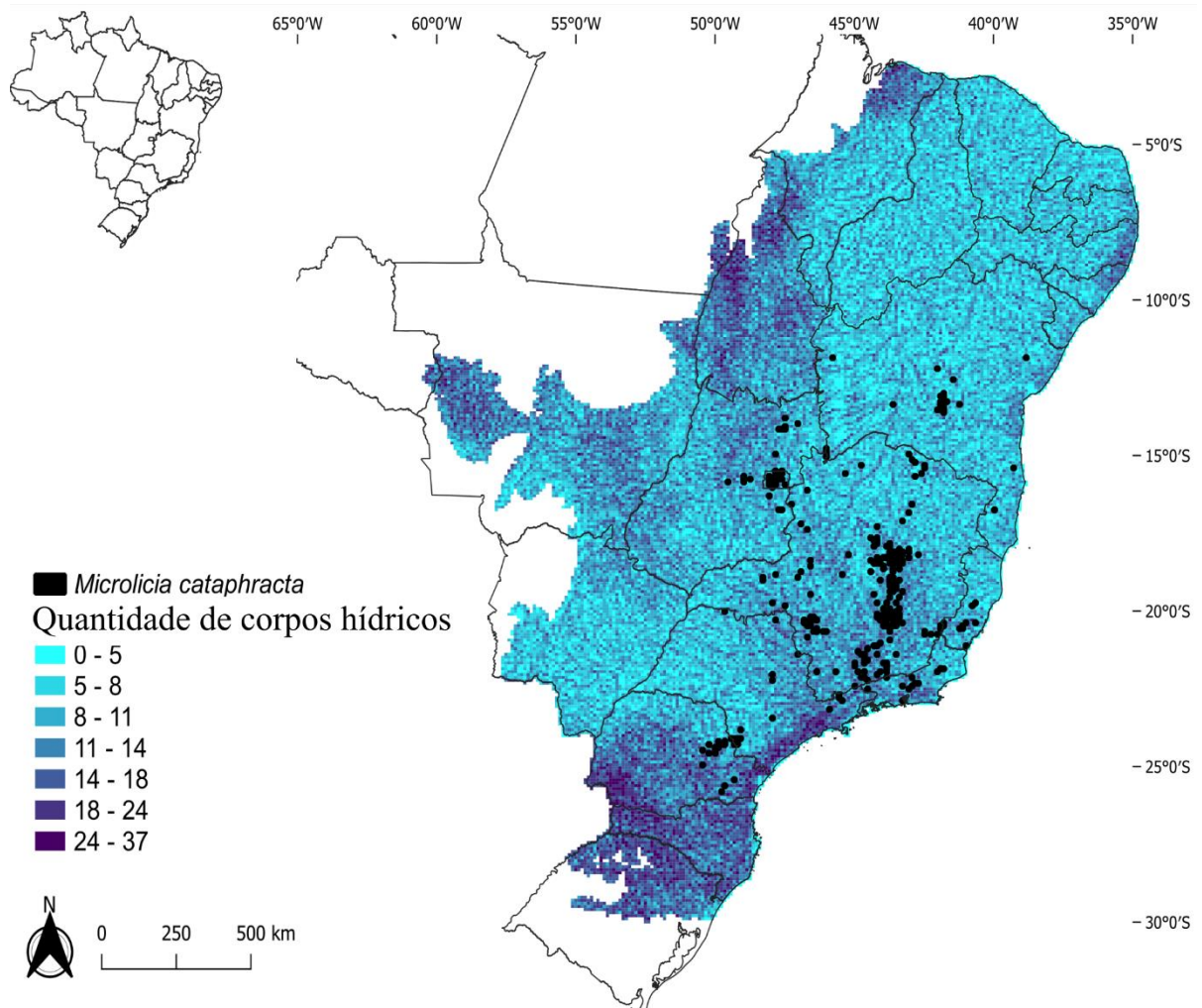


Figura 6. Distribuição de *Microlícia cataphracta* sob diferentes quantidades de corpos hídricos presentes nas células. O modelo retornou de 2 a 25 corpos hídricos próximos a cada ocorrência da espécie.

Para a variável temperatura do solo, a ocorrência da espécie é prevista para solos que variam de 4.9°C a 15.2°C, conforme indicado na figura 7.

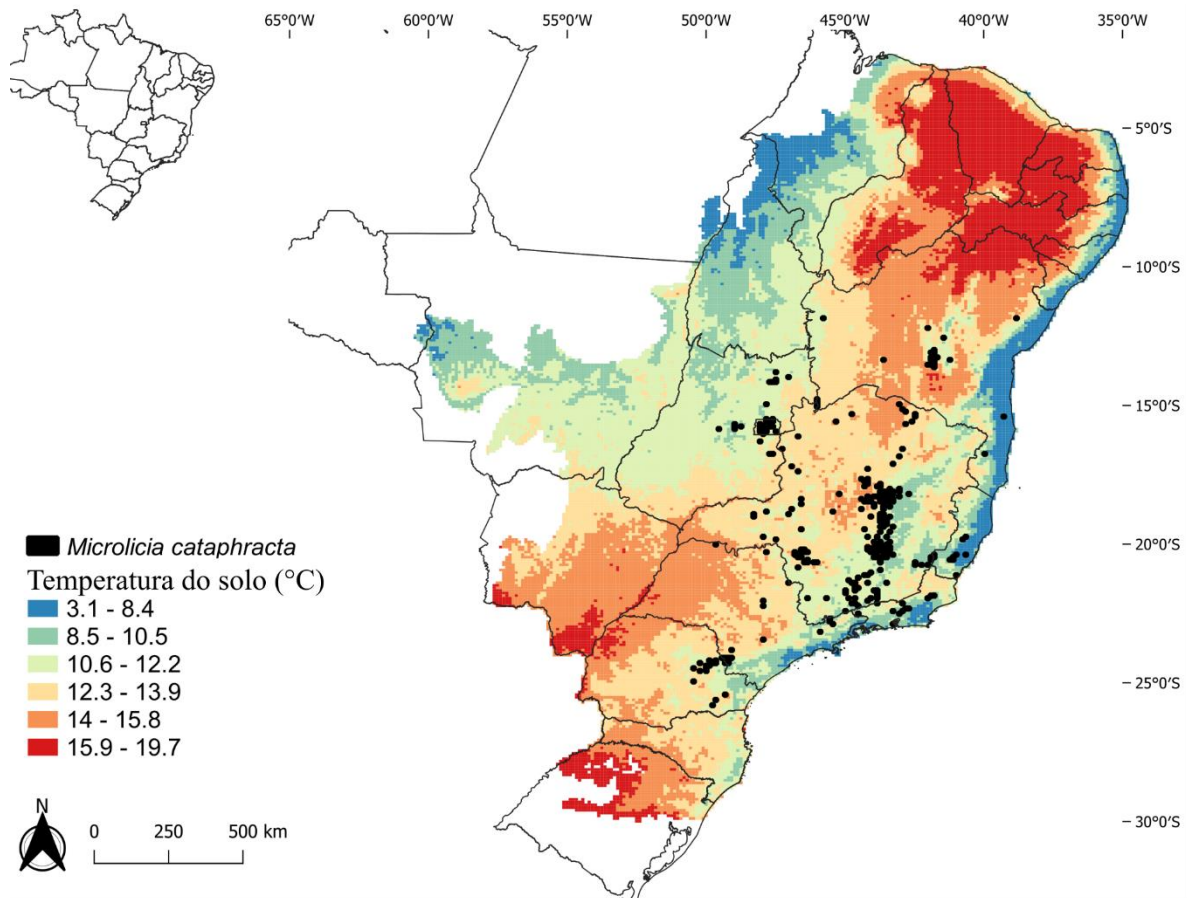


Figura 7. Distribuição de *Microlígia cataphracta* em diferentes gradientes de temperatura do solo. A temperatura do solo nos locais onde a espécie ocorre varia de 4.9°C a 15.2°C.

Por fim, *M. cataphracta* tende a ocorrer em solos com pH mais ácidos, sendo em média pH 5 (Figura 8).

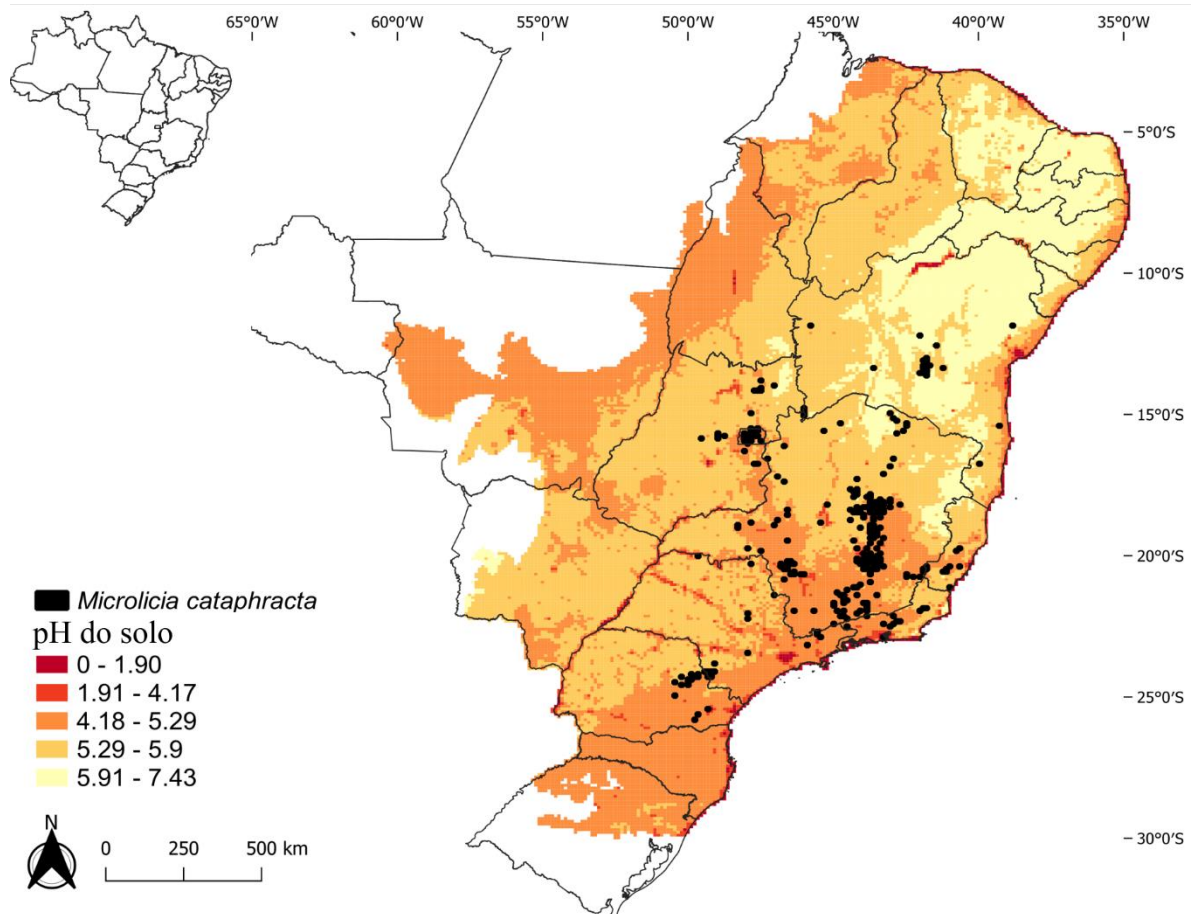


Figura 8. Distribuição de *Microlícia cataphracta* em solos com pH ácido. Os solos com ocorrência da espécie variam o pH entre 0.32 a 6

A modelagem de *M. cataphracta* permitiu averiguar o potencial de distribuição e os locais de maior adequabilidade ambiental, ou seja, os lugares que possuem as melhores condições para a sobrevivência e estabelecimento da espécie (Figura 9). De acordo com o modelo, *M. cataphracta* tem a capacidade de ocorrer com maior frequência nos estados de Minas Gerais, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro, Espírito Santo, Goiás e no Distrito Federal, em áreas de Cerrado e Mata Atlântica. De fato, a ocorrência dessa espécie é registrada para esses estados. Para a Bahia, foi previsto um potencial de distribuição da espécie para a porção oeste do estado, nas divisas de Minas Gerais, Goiás e Tocantins.

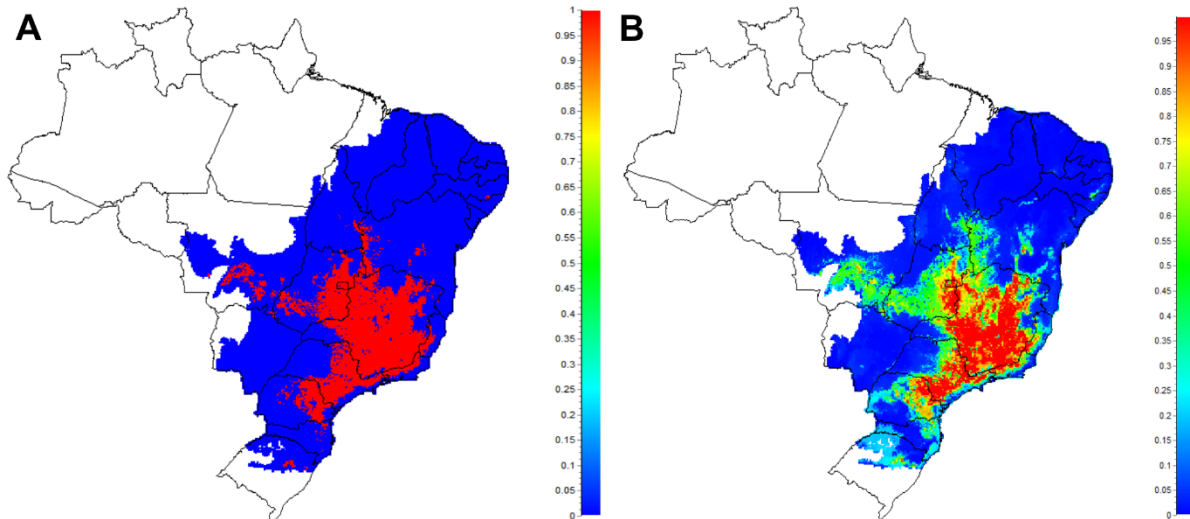


Figura 9. **A.** Além dos estados onde *Microlicia cataphracta* é comumente encontrada, a modelagem prevê a distribuição potencial para os estados de Mato Grosso, Tocantins, Santa Catarina e Rio Grande do Sul **B.** A modelagem retorna a melhor adequação para a espécie nos locais em que a espécie atualmente ocorre, como em Minas Gerais, São Paulo, Rio de Janeiro, Espírito Santo, Goiás e Paraná.

O modelo ainda sugere que *M. cataphracta* pode ser encontrada nos estados do Mato Grosso, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Figura 9A), lugares estes que parecem possuir pequenas áreas de refúgio para a espécie onde a adequabilidade ambiental se igualou 1 (Figura 9B). A adequabilidade ambiental, mostrada na figura 9B indica que os estados em que a espécie é encontrada atualmente são de fato os estados com as melhores condições para o seu estabelecimento, porém há muito mais locais adequados dentro desses estados do que há registro da espécie.

3.2 Variáveis preditoras dos ecofenótipos de *Microlicia cataphracta*

O ecofenótipo '*Lavoisiera bergii*' possui registros para os estados da Bahia, Goiás, Minas Gerais São Paulo e no Distrito Federal. Enquanto o ecofenótipos '*L. compta*' é registrado para Minas Gerais e Rio de Janeiro, e o ecofenótipos '*L. phyllocalycina*' tem sua ocorrência para os estados de São Paulo, Paraná e Minas Gerais.

De acordo com a modelagem, os ecofenótipos '*L. bergii*' e '*L. compta*' também apresentaram como variáveis mais importantes a temperatura mínima e quantidade de areia no solo. No entanto, o táxon '*L. phyllocalycina*', apresentou unicamente a temperatura mínima como variável de maior importância. Como indicado na tabela 2, a ordem de importância das variáveis para o ecofenótipos modelados diferiu do apresentando por *M. cataphracta* bem como entre estes próprios táxons, indicando de modo efetivo que as variáveis ambientais possuem diferentes influências para a ocorrência dos espécimes em suas diferentes localidades.

Tabela 2. Ordem de importância das variáveis ambientais para cada ecofenótipo testado na modelagem.

Ecofenótipos	Variável	Correlação de Pearson (R)	Importância (1-R ²)
'Lavoisiera bergii'	Temperatura mínima	0.86	0.25
	Quantidade de areia no solo	0.92	0.14
	Velocidade do vento	0.96	0.06
	Quantidade de corpos hídricos	0.96	0.05
	Faixa anual de temperatura do solo	0.97	0.05
	Precipitação	0.97	0.05
	pH do solo	0.98	0.02
'L. compta'	Temperatura mínima	0.77	0.39
	Quantidade de areia no solo	0.93	0.12
	Quantidade de corpos hídricos	0.95	0.08
	Velocidade do vento	0.95	0.08
	Faixa anual de temperatura do solo	0.97	0.05
	pH do solo	0.97	0.04
	Precipitação	0.98	0.03
'L. phyllocalycina'	Temperatura mínima	0.75	0.43
	Velocidade do vento	0.94	0.09
	pH do solo	0.95	0.09
	Quantidade de corpos hídricos	0.95	0.09
	Quantidade de areia no solo	0.95	0.09
	Faixa anual de temperatura do solo	0.97	0.05
	Precipitação	0.97	0.04

3.3 Comparação morfológica com as diferenças ambientais

A partir da análise da morfologia e ocorrência dos 20 ecofenótipos de *M. cataphracta* foi possível analisar que os ecofenótipos ocorrentes nos estados de São Paulo e Rio de Janeiro, ocupam áreas em que a temperatura mínima varia de 7.9°C a 16°C (Figura 10A e 10B). Enquanto os ecofenótipos descritos para Minas Gerais ocorrem em áreas que a temperatura varia entre 7.9°C a 17.9°C (Figura 10C).

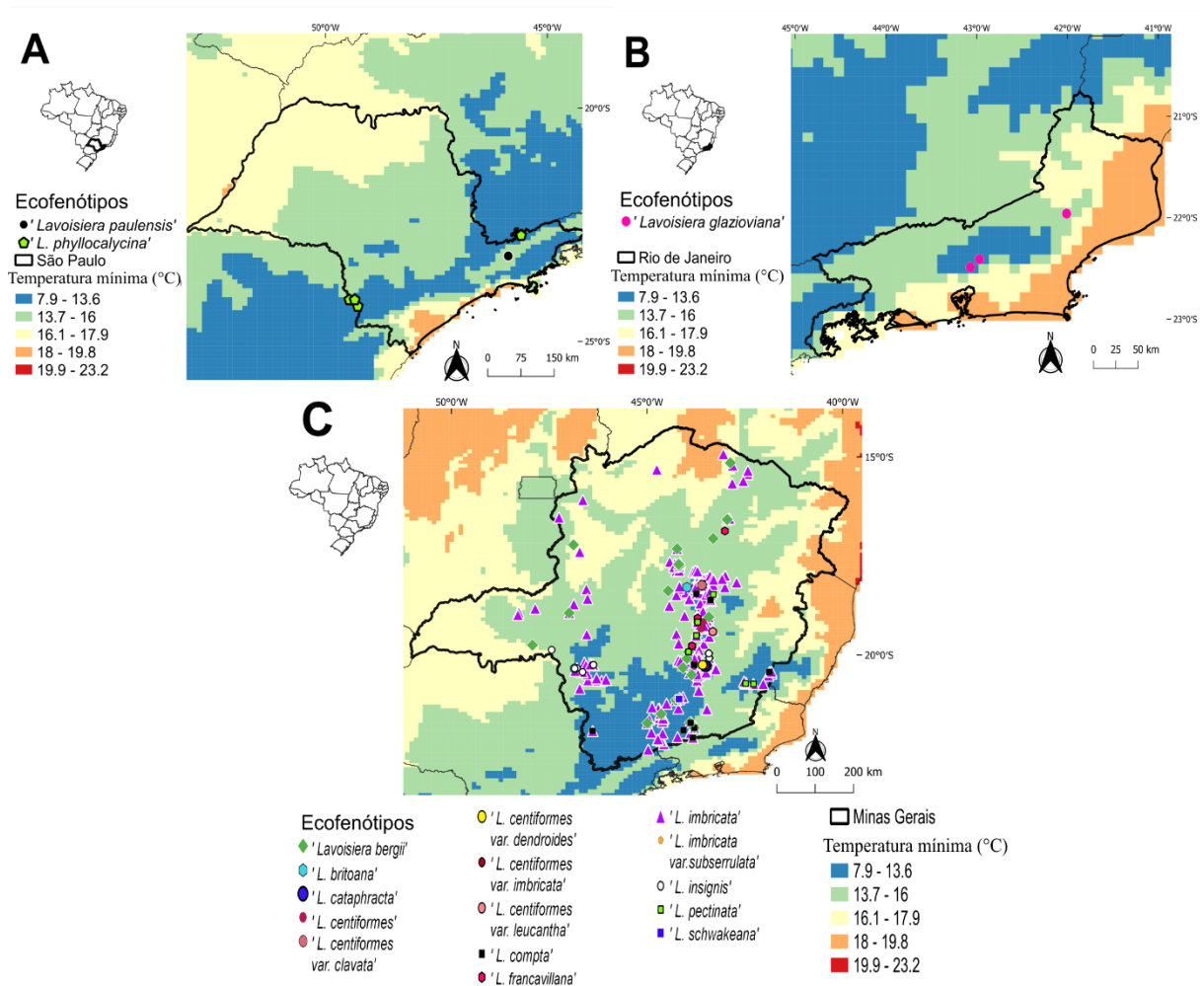


Figura 10. Ocorrência de ecofenótipos de *Microlicia cataphracta* sob temperatura mínima local. Para São Paulo (A) e Rio de Janeiro (B) a temperatura varia de 9°C a 16°C, e para Minas Gerais (C) a temperatura varia de 7,9°C a 17,9°C.

Analisando os mapas para a variável quantidade de areia no solo é possível observar que os ecofenótipos de São Paulo, ocorrem em locais que variam de 240 a 594 (g/Kg) de areia no solo (Imagem 11A). O ecofenótipo '*L. glazioviana*' Cogniaux (Rio de Janeiro), no entanto, ocupa uma faixa com 411 até 507 (g/Kg) de areia (Imagem 11B). Enquanto os ecofenótipos descritos para Minas Gerais ocupam uma faixa que varia preferencialmente de 28 – 547 (g/Kg) (Imagem 11C).

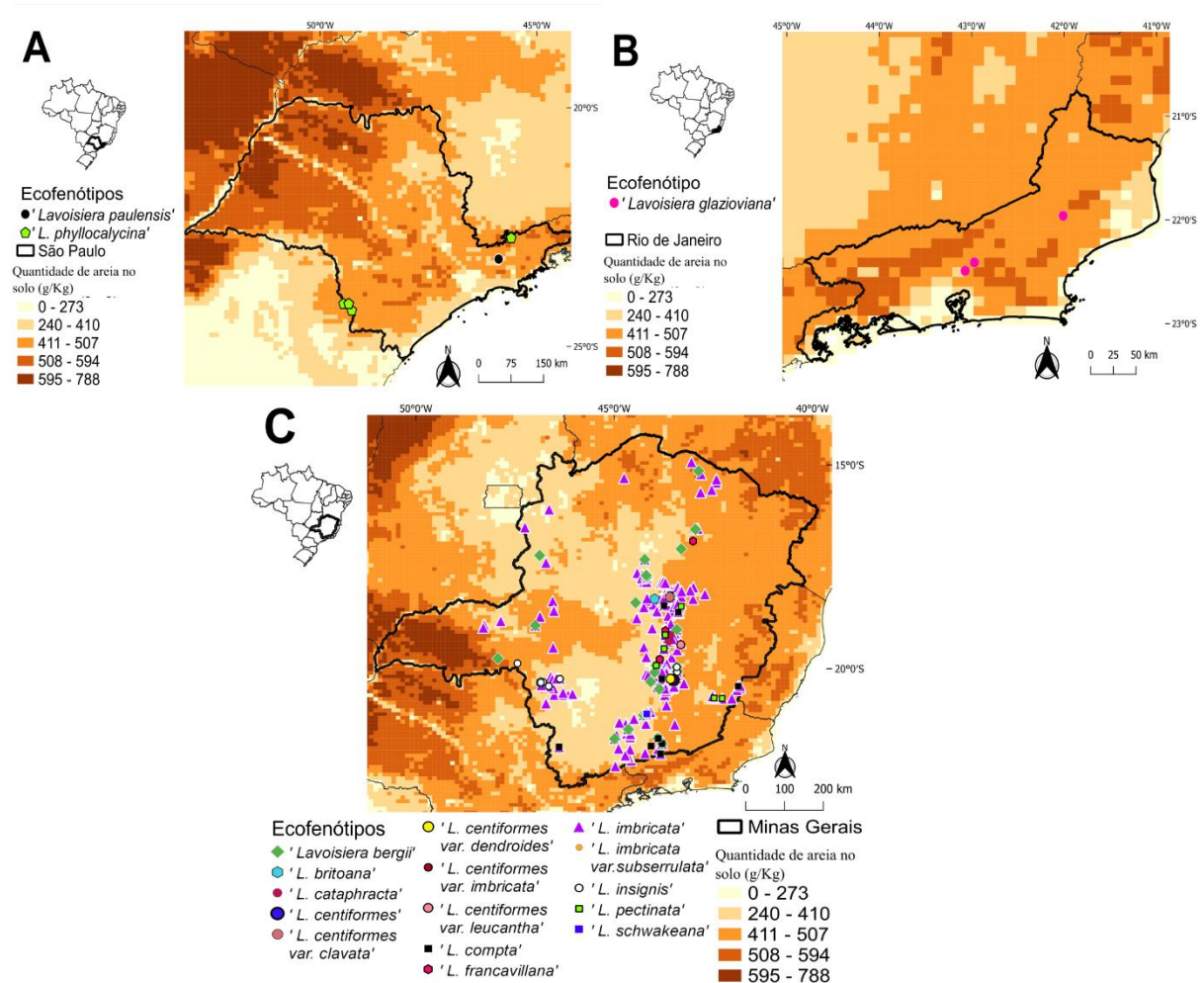


Figura 11. Ocorrência dos ecofenótipos de *Microlicia cataphracta* em diferentes teores de argila no solo (g/Kg). Para São Paulo (A) a quantidade de areia varia de 240 a 594 (g/Kg), para o Rio de Janeiro (B) a quantidade varia de 411 a 507 (g/Kg) de areia, e para Minas Gerais (C) a quantidade de areia varia de 28 a 547 (g/Kg).

Para a velocidade do vento, como mostrado nas imagens 12A e 12B os ecofenótipos de São Paulo e Rio de Janeiro ocorrem em locais que possuem uma mesma faixa de variação, entre 1.69 a 1.95 m s⁻¹, enquanto os ecofenótipos de Minas Gerais ocorrem em áreas que a velocidade do vento varia de 0.69 a 2.57 m s⁻¹ (Imagem 12C).

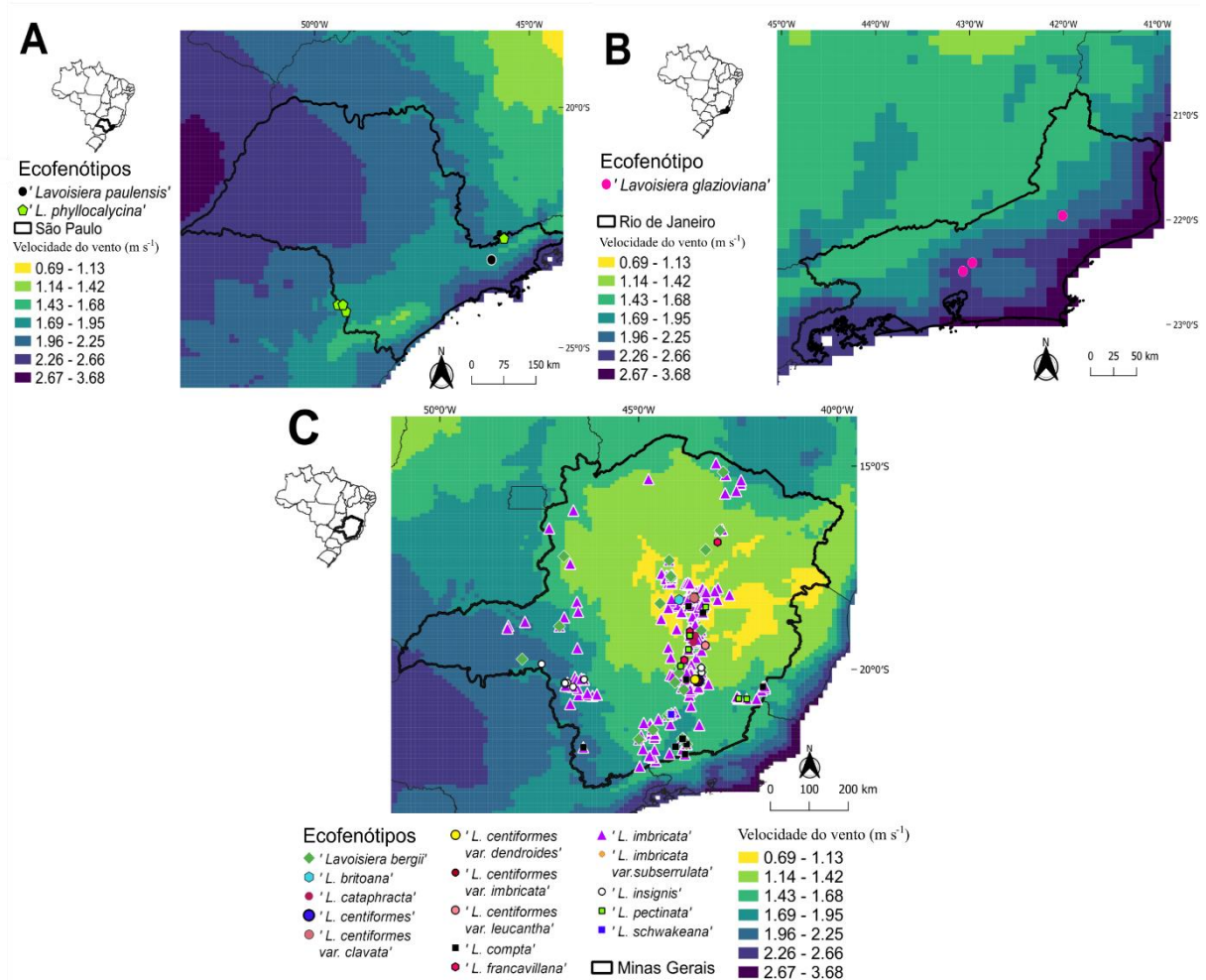


Figura 12. Ocorrência dos ecofenótipos de *Microlicia cataphracta* em locais com diferentes faixas de velocidade do vento (m s⁻¹). Para São Paulo (A) e Rio de Janeiro (B) a velocidade do vento varia entre 1,69 a 1,95 m s⁻¹, e para Minas Gerais (C) a velocidade do vento varia de 0,69 a 2,57 m s⁻¹.

Quanto o regime pluviométrico, como visto nas imagens 13A e 13B para os estados de São Paulo e Rio de Janeiro os ecofenótipos ocupam lugares que variam de 89 a 143 mm/ano. Os espécimes presentes em Minas Gerais ocorrem em locais que o regime pluviométrico varia entre 63 a 151 mm/ano (Imagem 13C).

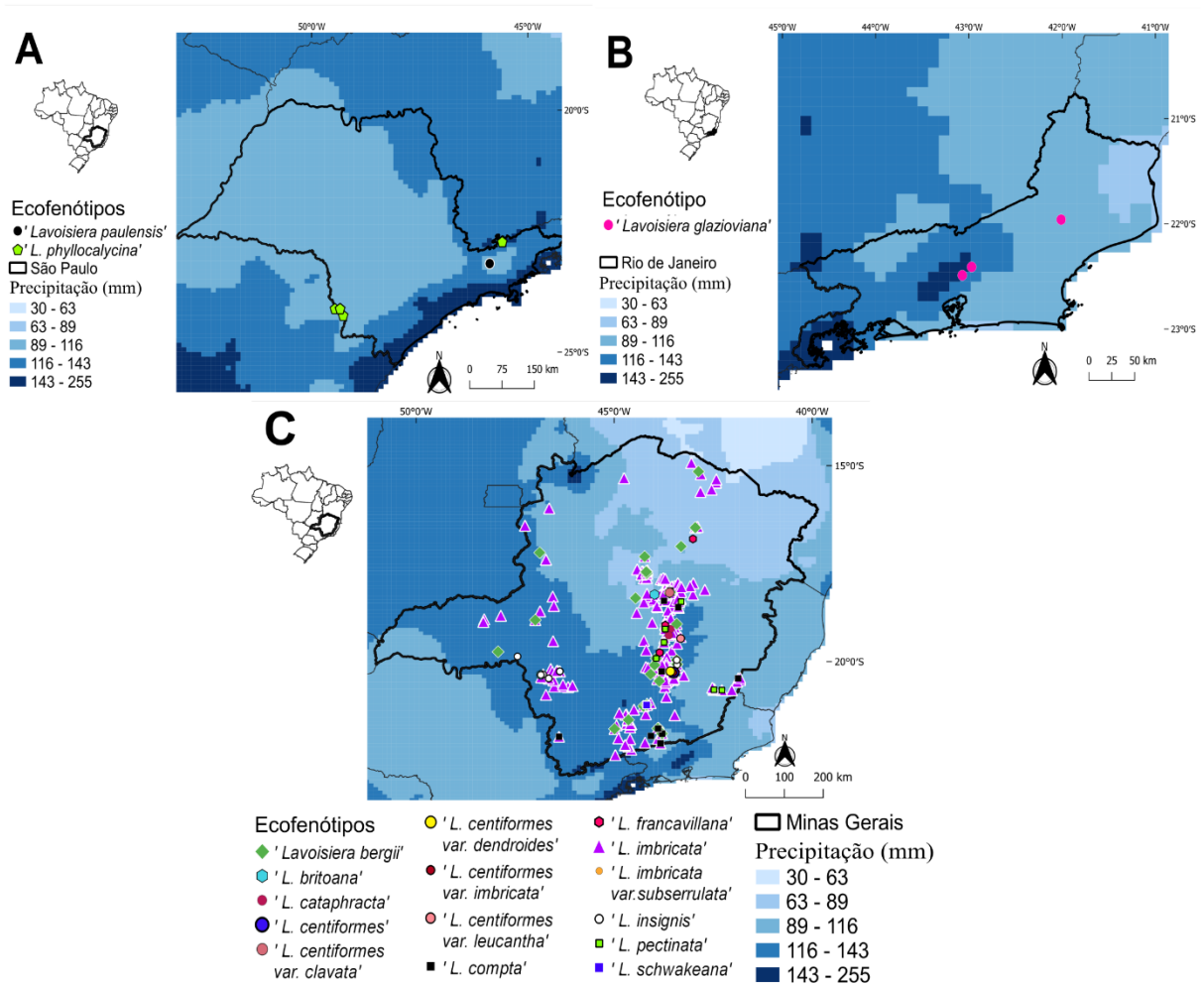


Figura 13. Ocorrência dos ecofenótipos de *Microlicia cataphracta* em locais com diferentes faixas anuais de precipitação (mm). Para São Paulo (A) e Rio de Janeiro (B) a precipitação varia entre 189 a 143 mm/ano, e para Minas Gerais (C) a precipitação varia entre 63 e 151 mm/ano.

A partir da contagem dos corpos hídricos nas células foi encontrado que em São Paulo, ao redor de cada ponto de ocorrência registrado dos ecofenótipos há entre 14 a 24 corpos hídricos (Imagem 14A), enquanto no Rio de Janeiro são encontrados entre 14 a 18 corpos hídricos ao redor de cada ocorrência (Imagem 14B). Para Minas Gerais, para cada ocorrência computada são encontrados até 25 corpos hídricos, sendo possível a ocorrência em locais sem nenhuma fonte de água ao redor (Imagem 14C).

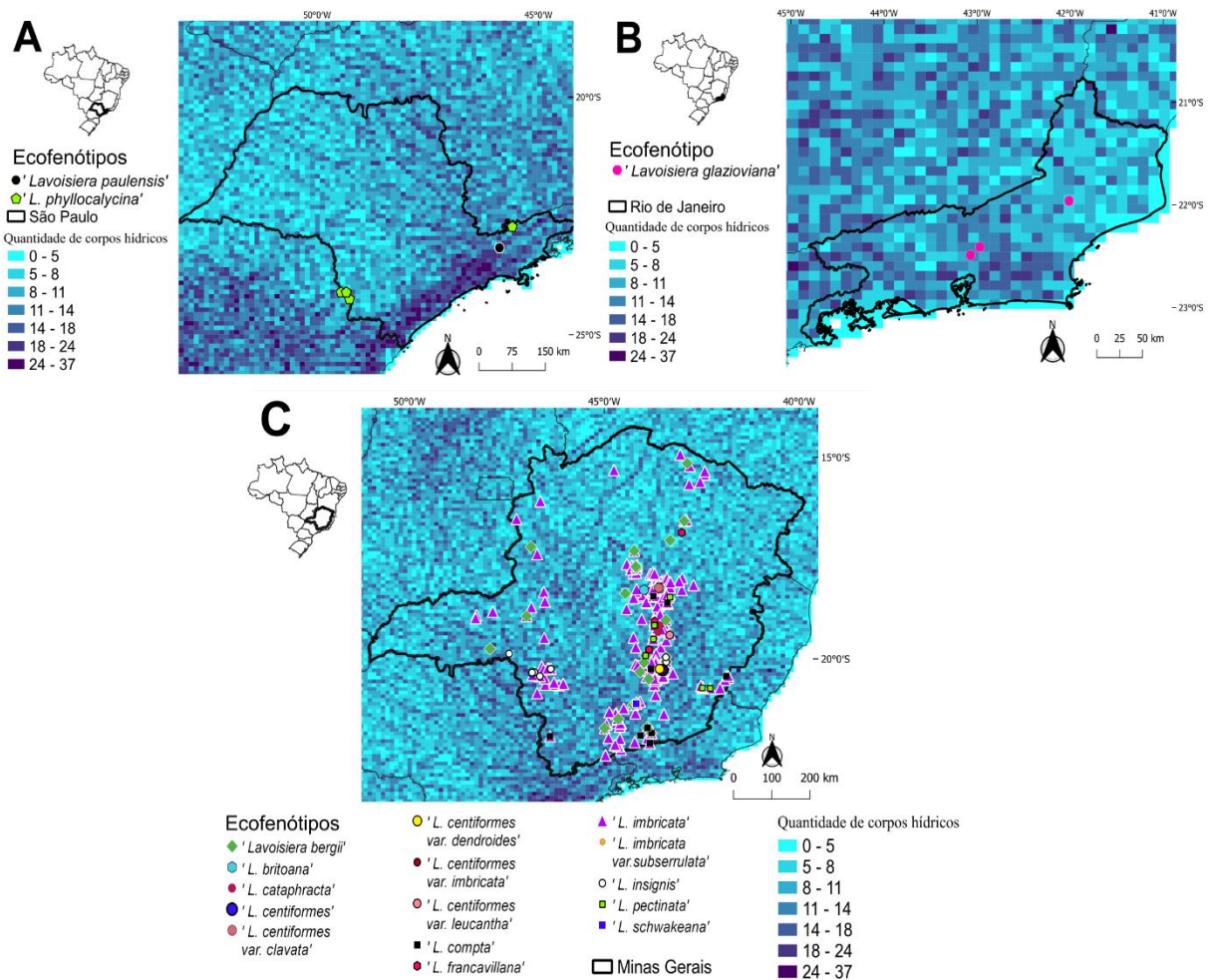


Imagem 14. Ocorrência dos ecofenótipos de *Microlícia cataphracta* em locais com diferentes quantidades de corpos hídricos. Para São Paulo (A) a quantidade de corpos hídricos varia de 14 a 24 corpos hídricos, para o Rio de Janeiro (B) a quantidade varia de 14 a 18 corpos hídricos, e para Minas Gerais (C) o número de corpos d'água varia de 0 a 25.

Quanto a temperatura do solo para todos os ecofenótipos nos três estados a temperatura mínima limitante foi de 8.4 °C enquanto as máximas limitantes podem alcançar até 12.2°C em solos de São Paulo (Imagem 15A), 10.5°C do Rio de Janeiro (Imagem 15B) e 15.2 °C em Minas Gerais (Imagem 15C).

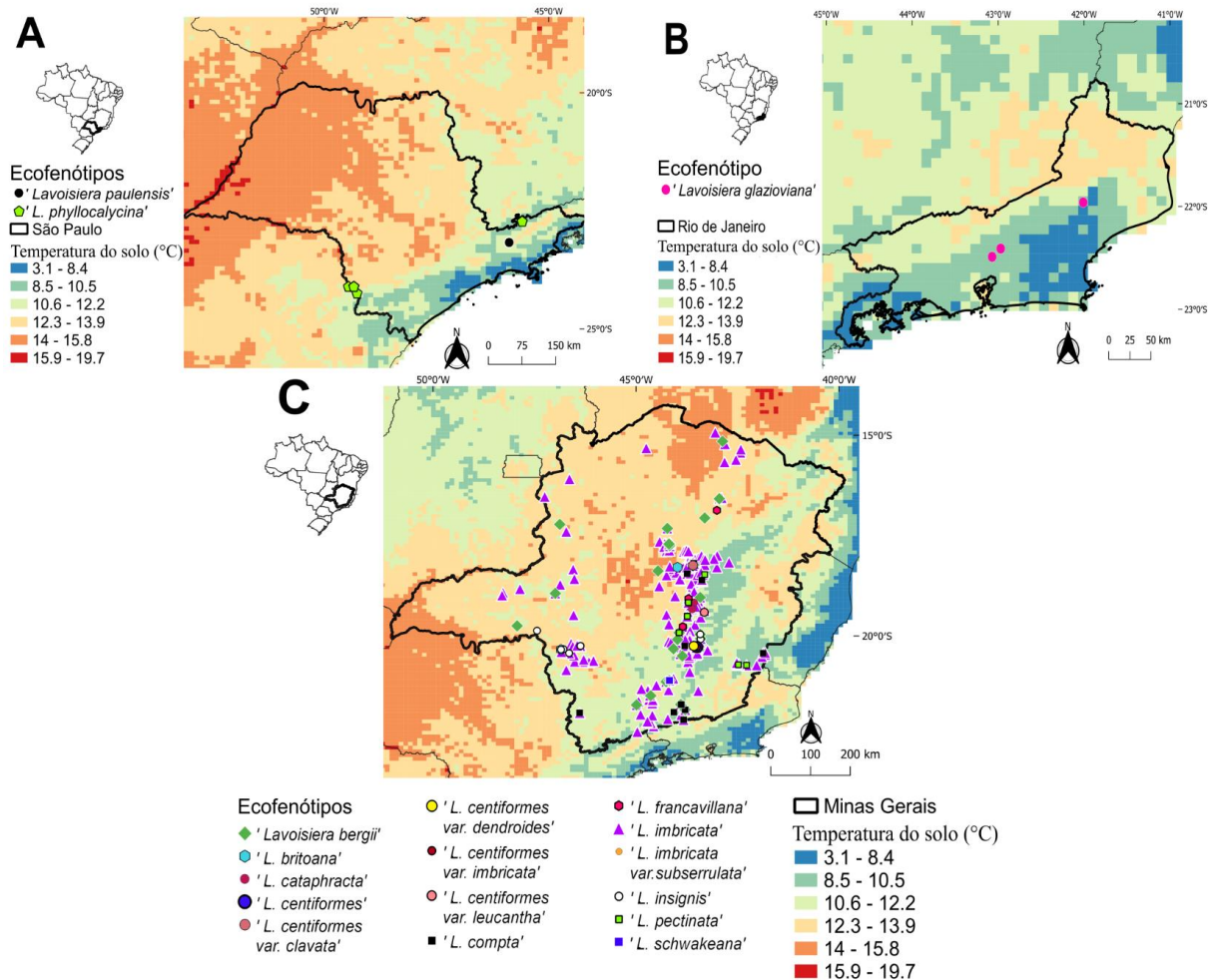


Figura 15. Ocorrência dos ecofenótipos de *Microlicia cataphracta* em locais com diferentes variações anuais de temperatura do solo. Para São Paulo (A) a temperatura do solo varia de 8.4°C a 12.2°C, para o Rio de Janeiro (B) a temperatura do solo é de 8.4°C a 10.5°C, e para Minas Gerais (C) a temperatura do solo varia de 8.4°C a 15.2°C.

Os ecofenótipos de São Paulo e Rio de Janeiro, ocorrem em solos que possuem pH entre 4 e 5, ou seja, habitam áreas com um estreita faixa de variação no pH do solo (Imagem 16A e 16B). Enquanto, os espécimes de Minas Gerais ocorrem em solos que o pH varia de 0.32 até 6, ou seja, suportam uma maior variabilidade na mudança de acidez do solo (Imagem 16C).

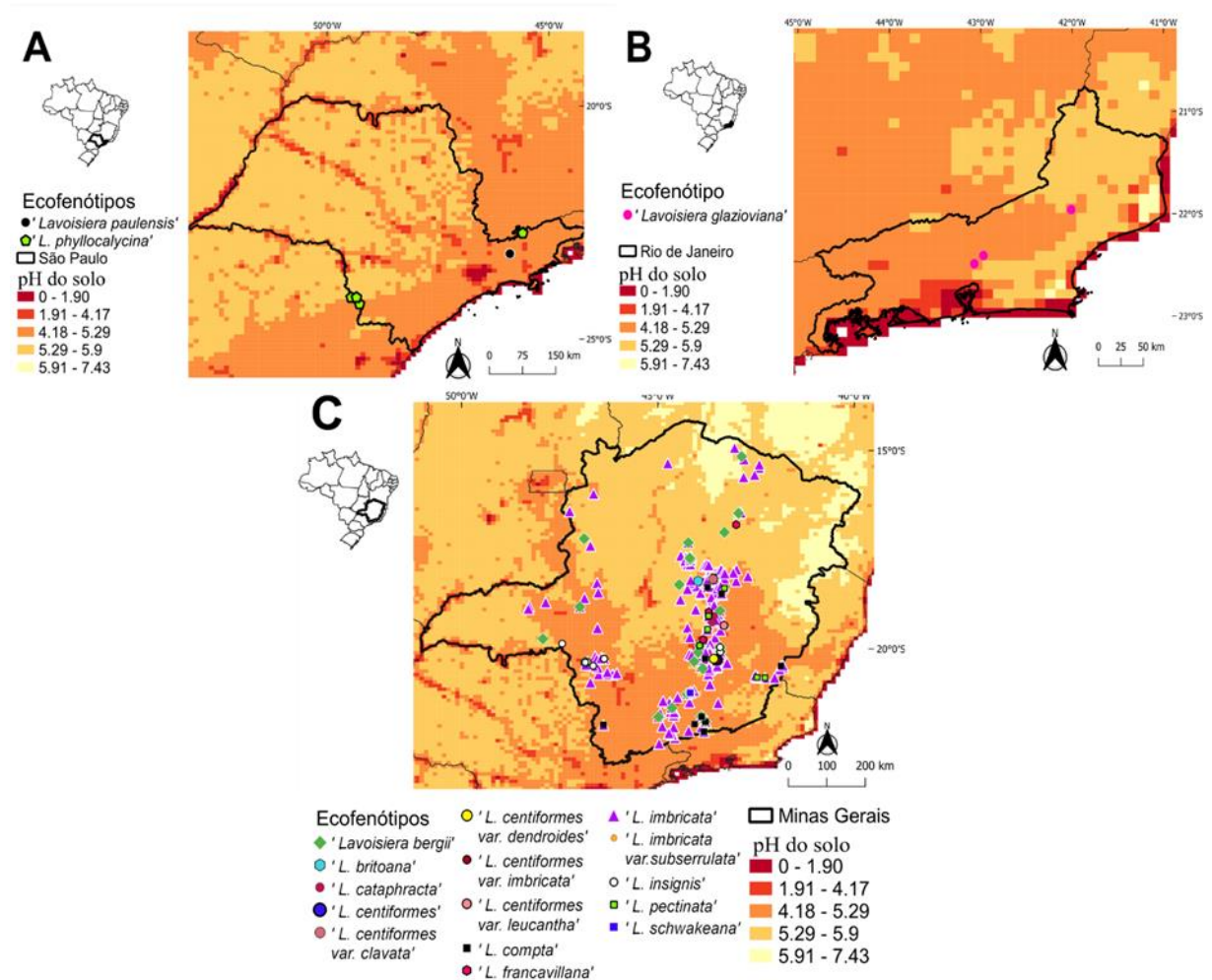


Figura 16. Ocorrência dos ecofenótipos de *Microlicia cataphracta* em diferentes concentrações de pH do solo. Em São Paulo (A) e Rio de Janeiro (B) os ecofenótipos ocupam locais com pH do solo entre 4 e 5, e para Minas Gerais (C) o pH do solo varia de 0.32 a 6.

Morfologicamente os ecofenótipos de *M. cataphracta* ocorrentes nos estados de São Paulo e Rio de Janeiro (*'L. paulensis'* Cogniaux, *'L. phyllocalycina'* Cogniaux e *'L. glazioviana'*) apresentam mais características em comum do que diferentes (Tabela 3), e como demonstrado em muitos casos as características ambientais também foram as mesmas nos locais de ocorrência, como a velocidade do vento, precipitação anual e pH do solo.

Tabela 3. Características morfológicas dos ecofenótipos de *M. cataphracta* nos estados de São Paulo, Rio de Janeiro e Minas Gerais. Em negrito no estado de Minas Gerais as características que diferem dos estados de São Paulo e Rio de Janeiro. Informações retiradas das obras originais dos 20 ecofenótipos de *M. cataphracta*.

		São Paulo	Rio de Janeiro	Minas Gerais
Ramo	Forma	Subtetragonal	Subtetragonal	Subtetragonal
		Curto	Curto	Curto e longo
		Reto	Reto e espalhado	Reto
	Indumento	Glabro	Glabro	Glabro ou com tricomas
Folha	Disposição	Imbricada	–	Imbricada
	Forma	Ovado-oblonga	Oblongo-lanceolada	Ovada , ovado-oblonga oblongo-lanceolada, orbicular , ou lanceolada
	Margem	Ciliada ou glabra	Glabra	Glabra ou ciliada
	Lâmina	Glabra	Glabra	Glabra ou com tricomas
Flor	Posição	–	Mediana, solitária, séssil	Terminal, solitária, séssil ou mediana, solitária, séssil
	Cálice	Campanulado ou ovado	Campanulado	Campanulado ou ovado
	Lacínia	–	Lanceolada	Obovada, ovada, ovado-oblonga, suborbicular ou lanceolada
	Pétalas (coloração)	Roxa	Roxa	Branca, vermelha, rosa ou roxa
	Estames	–	–	Dimorfos
	Antera	Oblonga	Oblonga	Oblonga ou oblunga-cilíndrica
	Ovário	Ovalado	Ovalado	Ovalado ou ovalado-oblongo

Os ecofenótipos ocorrentes em Minas Gerais, apresentam mais diferenças morfológicas do que os ocorrentes em São Paulo e Rio de Janeiro, principalmente na coloração das pétalas e forma das folhas e lacínias do cálice. Como demonstrado anteriormente, no estado também são encontradas as maiores variações nas características ambientais.

A partir dos resultados obtidos é possível afirmar que a distribuição das variações morfológicas apresentadas por *M. cataphracta* apresenta uma dependência parcial da geografia e da ecologia, devido à uma mesma característica pode ser encontrada em um local distante

com condições ambientais diferentes, mas dentro de um mesmo local com condições climáticas semelhantes também podem ser encontrados espécimes com características diferentes, como visto para Minas Gerais. Dessa forma, a espécie obedece aos traços faltantes para ser considerada uma ocoespécie, como a distribuição das variações estar correlacionada apenas parcialmente com a geografia e a ecologia (traço forte) e conseqüentemente aos traços fracos restantes (estar geograficamente e ecologicamente difundida, ocorrendo em várias zonas climáticas e vegetacionais; e com variantes semelhantes ocorrendo em localidades amplamente separadas com uma origem aparentemente politípica), devido a possuir uma ampla distribuição, ocorrendo em três biomas diferentes com condições climáticas variadas e morfologias distintas. Portanto, de acordo com esses resultados e o proposto por Martins e Almeida (2017), *M. cataphracta* pode de fato ser considerada uma ocoespécie.

4. DISCUSSÃO

De acordo com os resultados obtidos as duas variáveis mais importantes para a distribuição de *M. cataphracta* foram a temperatura mínima e quantidade de areia no solo. Valores mínimos de temperatura como os preditos para a ocorrência da espécie possuem forte ligação com as altitudes em que *M. cataphracta* é encontrada, visto que, quanto maior a altitude menores são as temperaturas. A quantidade de areia no solo pode ser explicada pela ampla distribuição pelo bioma Cerrado, em áreas de campo rupestre, com solos arenosos, rasos e pobres em nutrientes (Sano e Almeida, 1998; Conceição et al., 2007; Silveira et al., 2016).

Microlicia cataphracta apresentou como variáveis importantes temperatura mínima, quantidade de areia no solo, velocidade do vento, precipitação anual, quantidade de corpos hídricos, temperatura do solo e pH do solo. Pacifico et al. (2021) modelaram a composição de Lavoisiereae (como Microlicieae) para a Cadeia do Espinhaço e obtiveram como variáveis climáticas importantes a precipitação sazonal, faixa de temperatura anual, pH do solo, precipitação no trimestre mais úmido, quantidade de areia no solo, temperatura sazonal, “*coarse fragments*”, isothermalidade, quantidade de argila, silte e nitrogênio no solo. Apesar de *M. cataphracta* ser uma exceção por sua ampla distribuição além da Cadeia do Espinhaço em comparação a seus respectivos cogenéricos, pode-se notar, que quando as espécies são modeladas individualmente há uma diferença de importância ambiental do observado para a tribo. Isso também é corroborado pela modelagem feita com os ecofenótipos de *M. cataphracta*, os quais resultaram em diferentes ordens de importância como mostrado na tabela 2. Esses resultados reforçam que cada espécie possui o seu próprio ótimo ambiental bem definido.

A temperatura sempre é apontada nos estudos de modelagem como fator limitante para a distribuição e composição de espécies (Morueta-Holme et al., 2013; Saiter et al., 2016; Campos et al., 2019; Pacifico et al., 2021), este estudo corrobora com esses achados e permite identificar ainda que *M. cataphracta* tem uma estreita relação com temperaturas mínimas ambientais, tendendo a ocorrer em locais que não ultrapassem 20°C.

Normalmente medidas como velocidade do vento e presença de corpos hídricos estão associados com a dispersão de espécies vegetais (Soomers et al., 2013; Soons et al., 2017). Porém, quando testadas para *M. cataphracta* essas variáveis não apresentaram forte importância estatística, no entanto podem ser consideradas boas preditoras para a sua dispersão visto que a espécie possui deiscência da cápsula da base para o ápice e é frequentemente encontrada próxima a fontes de água (rios, córregos, etc.) o que possibilitaria as sementes caírem diretamente sobre os corpos hídricos e serem transportadas para outros pontos, ou serem carregadas pelos ventos por seu tamanho diminuto (0.6–0.8 mm compr.).

Apesar de *M. cataphracta* possuir um potencial de distribuição pelos estados do Mato Grosso, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, é possível notar que a sua adequabilidade ambiental, ou seja, os locais onde as condições ambientais são ideais para o seu estabelecimento são os mesmos em que a espécie é encontrada. Ainda que sua adequabilidade ambiental seja para os locais em que há registros, é possível notar na modelagem que a espécie poderia ser encontrada com muito mais frequência dentro dos estados de Minas Gerais, São Paulo e Paraná, a falta de mais registros dentro desses estados, principalmente em São Paulo e no Paraná podem ser devidos a antropização das regiões, pois para estes lugares *M. cataphracta* é registrada principalmente para áreas protegidas como indicado por Martins e Almeda (2017).

Algumas mudanças morfológicas apresentadas por *M. cataphracta* podem também ser explicadas observando os fatores abióticos, como as variações morfológicas foliares e das flores. Quanto as variações morfológicas observadas nas folhas, analisando todos os ecofenótipos, percebe-se que as folhas normalmente variam entre ovadas, oblongas à lanceoladas e normalmente com lâminas glabras. A forma das folhas pode estar relacionada com a baixa pluviosidade encontrada para os locais de ocorrência (63 a 151 mm/ano), corroborando com o encontrado por Sullivan e Queenborough (2020), os quais observaram que espécies de Cerrado normalmente não possuem no ápice foliar ‘pontas de gotejamento’ (ápices longamente acuminados) que auxiliam a retirada do excesso de água das chuvas, possuindo, portanto, folhas com ápice mais arredondado para facilitar a retenção da água pluvial. No entanto, possuir folhas glabras em um ambiente em que as condições climáticas são de pouco

regime de chuvas e solos arenosos seria ineficiente, pois a presença de tricomas em ambientes áridos está frequentemente associada com a diminuição da perda de água (Johnson, 1975). Tais fatos podem servir mais uma vez como suporte à estreita relação que essa espécie possui com fontes de água no solo, como rios e córregos, os quais são fontes frequentes de água e também sua relação com as baixas temperaturas minimizando a perda de água pela transpiração.

Microlicia cataphracta apesar de apresentar geitonogamia (transferência de pólen entre flores diferentes, mas do mesmo indivíduo) também é polinizada por abelhas (Santos et al., 2012; Martins e Almeda, 2017), e por esse motivo, algumas mudanças nas características florais poderiam ser explicadas pela relação biótica com seus polinizadores como foram vistas para outras plantas, como por Baumgratz et al. (1996), que apontaram uma provável relação entre anteras poliesporangiadas de Melastomataceae com a polinização por abelhas, Shrestha et al. (2018) os quais encontraram relação entre a temperatura da flor e abelhas polinizadoras, e Trunschke et al. (2021) que apontaram a estreita relação entre a coloração das pétalas e polinizadores. No entanto, analisando as mudanças florais de *M. cataphracta* a partir dos fatores abióticos pode-se inferir que as mudanças na forma das lacínias está provavelmente associada com o mesmo fator encontrado para as folhas, baixos índices pluviométricos.

Ademais, os espécimes de *M. cataphracta* apresentam mudanças nas colorações das pétalas, como observado na tabela 3 e estão presentes em solos em que o pH varia de 0.32 a 6. Os representantes de São Paulo e Rio de Janeiro apresentam flores roxas e habitam solos com pH entre 4 e 5, enquanto os táxons de Minas Gerais apresentam flores brancas, avermelhadas, rosas ou roxas e ocupam lugares em que o pH varia de 0.32 a 6. Todos os solos em que *M. cataphracta* é encontrada são ácidos, porém os representantes de Minas Gerais toleram uma ampla variação do pH, e tais variações poderiam ser a resposta para a mudança de coloração das pétalas de seus representantes. Resultados semelhantes são conhecidos para *Hydrangea macrophylla* Seringe (Hortêncica) onde o pH e a quantidade alumínio no solo são fatores responsáveis pela mudança de coloração das suas flores (Schreiber et al., 2011).

Há uma enorme dificuldade em delimitar espécies com padrões complexos de variação em uma extensa faixa de distribuição. Os correlatos genéticos versus ambientais nem sempre são fáceis de estabelecer ao interpretar esses padrões complexos de variação e muitos táxons que exibem esse tipo de variação não se enquadram às categorias taxonômicas tradicionais. Cronk (1998) descreveu as oloespecies para ajudar a explicar as complexidades desse padrão de variação que não pode ser satisfatoriamente acomodado em uma classificação formal. Martins e Almeda (2017) observaram que o padrão de variação em *Microlicia cataphracta*

parecia ser um bom ajuste para a ocolespécie de Cronk e os resultados encontrados neste estudo corroboram com essa classificação. Até agora, este estudo é o único que usa fatores ecológicos e variáveis ambientais para ajudar a explicar os tipos de variação exibidos por uma ocolespécie. Barbosa et al., (2012) também consideraram *Vellozia hirsuta* Goethart & Henrardn como uma ocolespécie para explicar as variações fenotípicas da espécie. No entanto, eles basearam seus estudos em dados genéticos e geográficos.

5. CONCLUSÃO

A partir dos resultados desse estudo foi possível estabelecer que a ampla distribuição de *M. cataphracta* é predita principalmente pela temperatura mínima e quantidade de areia no solo, seguida por velocidade do vento, precipitação, quantidade de corpos hídricos no solo, temperatura e pH do solo. Estas mesmas variáveis também são preditoras para a distribuição de seus ecofenótipos. Pode-se ainda considerar as variáveis testadas neste estudo como responsáveis por algumas variações morfológicas apresentadas por *M. cataphracta*, como mudanças na coloração das pétalas devido a acidez dos solos e mudanças na forma das folhas e lacínias devido à baixa precipitação nos locais onde a espécie ocorre. Dessa forma, os resultados obtidos neste estudo corroboraram com o proposto por Martins e Almeda (2017), e pode-se considerar *M. cataphracta* como uma ocolespécie, devido a sua ampla distribuição, ocorrendo em diferentes zonas vegetacionais (Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica), e a sua variação morfológica, ambas respondendo a variações climáticas. Neste estudo as diferenças morfológicas características dos sinônimos nomeados de *M. cataphracta* foram tratados como ecofenótipos. Se o polimorfismo exibido por *M. cataphracta* possuir uma base genética, o que parece provável, o que aqui foi abordado como ecofenótipos poderia logicamente ser considerados como ecótipos. Por fim, *M. cataphracta* possui um potencial de distribuição ainda maior do que os locais em que se há registros, podendo se distribuir pelos estados Mato Grosso, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, lugares estes que até o momento não possuem as melhores condições ambientais para o estabelecimento da espécie, mas que podem possuir futuramente. Dessa forma, novos estudos são necessários para a investigação de como as alterações ambientais devido ao aquecimento global podem afetar a distribuição desta espécie, bem como de outras espécies da tribo Lavoisiereae.

REFERÊNCIAS

- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43, 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- Almeda, F., Martins, A.B., 2001. New combinations and new names in some Brazilian Microlicieae (Melastomataceae), with notes on the delimitation of *Lavoisiera*, *Microlicia*, and *Trembleya*. *NOVON* 11, 1–7.
- Araújo, M. B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology & Evolution*. 22, 42–47.
- Barbosa, A.R., Fiorini, C.F., Silva-Pereira, V., Mello-Silva, R., Borba, E.L., 2012. Geographical genetic structuring and phenotypic variation in the *Vellozia hirsuta* (Velloziaceae) ochlopecies complex. *American Journal of Botany*. 99, 1477–1488. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200070>
- Baumgratz, J.F.A., Souza, M.L.D.R., Woodgyer, E.M., Lughadha, E.M.N., 1996. Polysporangiate anthers: described for the first time in Melastomataceae. *Kew Bulletin*. 51, 133–144. <https://doi.org/10.2307/4118750>
- Bongard, H.G., 1838. *Genera duo e Melastomatacearum ordine nova*. Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg. Sixième Série. Sciences Mathématiques, Physiques et Naturelles. Seconde Partie: Sciences Naturelles. St. Petersburg. 4, pp. 137
- Busby, J.R., 1991. BIOCLIM - a bioclimate analysis and prediction system. In Margules, C. R & Austin, M.P. (Eds.) *Nature conservation: cost effective biological surveys and data analysis*. Melbourne, CSIRO, pp. 64–68.
- Brown, J. H., 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago and London, 269 pp.
- Candolle, A.L.P.P. de, 1828. Melastomaceae. In: Candolle, A.L.P.P. de (Ed.) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 3. Paris, Treuttel et Wurtz, pp. 102–125.
- Campos, L., Freire Moro, M., Funk, V.A., Roque, N., 2019. Biogeographical Review of Asteraceae in the Espinhaço Mountain Range, Brazil. *The Botanical Review*. 293–336. <https://doi.org/10.1007/s12229-019-09216-9>

- Capinha, C., Anastácio, P., 2010. Assessing the environmental requirements of invaders using ensembles of distribution models. *Diversity and Distributions*. 17, 13–24. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00727.x>
- Carpenter, G., Gillison, A.N., Winter, J., 1993. DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation*. 2, 667–680.
- Chatterjee, S., Hadi, A.S., 2006. *Regression analysis by example*. John Wiley & Sons, 424 pp.
- Cogniaux, C.A., 1883. Melastomataceae: Microlicieae. In: Martius, C.F.P. & Eichler, A.G. (Eds.) *Flora brasiliensis*. 14, 5–205.
- Cogniaux, C.A., 1891. Mélastomacées. In: De Candolle, A.L.P.P., De Candolle, C. (Eds.) *Monographie Phanerogamarum* 7. G. Masson, Paris, pp. 1–1256
- Conceição, A.A., Pirani, J.R., Meirelles, S.T., 2007. Floristics, structure and soil of insular vegetation in four quartzite-sandstone outcrops of “Chapada Diamantina”, Northeast Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*. 30, 641–656. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400009>
- Cortés-flores, J., Hernández-esquivel, K.B., González-rodríguez, A., Ibarra-manríquez, G., 2017. Flowering phenology , growth forms , and pollination syndromes in tropical dry forest species : Influence of phylogeny and abiotic factors. *American Journal of Botany*. 104,39–49. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600305>
- CRIA – Centro de Referência e Informação Ambiental, *SpeciesLink*, 2021. <https://specieslink.net/>. (acesso 08 abril 2021).
- Cronk, Q.C.B., 1998. The ochlopecies concept. In: Huxley, C.R., Lock, J.M., Cutler, J.F. (Eds.), *Chorology, taxonomy and ecology of the Floras of Africa and Madagascar*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 155–170.
- Diniz-filho, J.A.F., Bini, L.M., Rangel, T.F., Loyola, R.D., Hof, C., Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., 2009. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. *Ecography*. 32, 897–906. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06196.x>

- Diniz-Filho, J.A.F., Nabout, J.C., Bini, L.M., Loyola, R.D., Rangel, T.F., Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., 2010. Ensemble forecasting shifts in climatically suitable areas for *Tropidacris cristata* (Orthoptera: Acridoidea: Romaleidae). *Insect Conservation and Diversity*. 3, 213–221. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00090.x>
- Don, D., 1823. An illustration of the natural family of plants called Melastomaceae. *Memoirs of the Wernerian Natural History Society*. 4, 276–329.
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., Yates, C.J.A., 2011 A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*. 17, 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Fidanza, K., Martins, A.B., Almeda, F., 2020. *Lavoisiera* in *Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB9494> (acesso 25 março 2022).
- Gama, M., Crespo, D., Dolbeth, M., Anastácio, P.M., 2017. Ensemble forecasting of *Corbicula fluminea* worldwide distribution: Projections of the impact of climate change. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 27, 675–684. <https://doi.org/10.1002/aqc.2767>
- Gaston, K.J., 2000. Global Patterns in Biodiversity. *Nature*. 405, 220–227.
- GBIF: The Global Biodiversity Information Facility, 2021. <https://www.gbif.org/> (acesso 08 abril 2021).
- Goldenberg, R., Baumgratz, J.F.A., Souza, M.L.D., 2012. Taxonomia de Melastomataceae no Brasil: retrospectiva, perspectivas e chave de identificação para os gêneros. *Rodriguesia* 63: 145–161. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602012000100011>
- Hengl, T., de Jesus, J.M., Heuvelink, G.B.M., Gonzalez, M.R., Kilibarda, M., Blagotić, A., Shangguan, W., Wright, M.N., Geng, X., Bauer-Marschallinger, B., Guevara, M.A., Vargas, R., MacMillan, R.A., Batjes, N.H., Leenaars, J.G.B., Ribeiro, E., Wheeler, I., Mantel, S., Kempen, B., 2017. SoilGrids250m: global gridded soil information based on machine learning. *PLoS One* 12, e0169748 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169748>
- Hirzel, A.H., Hausser, J., Chessel, D., Perrin, N., 2002. Ecological-niche factors analysis: how to compute habitat- suitability maps without absence data? *Ecology*. 83, 2027–2036.

- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2022. <https://www.ibge.gov.br/geociencias/downloads-geociencias.html> (acesso 31 janeiro 2022).
- ICMBio, 2007. Plano de manejo para o Parque Nacional da Chapada Diamantina. https://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/imgs-unidades-coservacao/parna_chapada_diamantina.pdf (acesso 22 abril 2022).
- Martins, A.B., Almeda, F., 2017. A monograph of the Brazilian endemic genus *Lavoisiera* (Melastomataceae: Microlicieae). *Phytotaxa*. 315, 1–194. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.315.1.1>
- Mayr, E., 1970. *Populations, Species and Evolution*. Harvard University Press, pp. 472.
- Mittermeier, R. A., Myers, N., Thomsen, J. B., Da Fonseca, G. A., & Olivieri, S., 1998. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation biology*. 516-520.
- Mittermeier, R. A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T. M., & Gascon, C., 2011. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In Zachos, F. E., Habel J. C. (Eds.), *Biodiversity hotspots*, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 3–22.
- Morueta-Holme, N., Enquist, B.J., McGill, B.J., Boyle, B., Jørgensen, P.M., Ott, J.E., Peet, R.K., Šímová, I., Sloat, L.L., Thiers, B., Violle, C., Wiser, S.K., Dolins, S., Donoghue, J.C., Kraft, N.J.B., Regetz, J., Schildhauer, M., Spencer, N., Svenning, J.C., 2013. Habitat area and climate stability determine geographical variation in plant species range sizes. *Ecology Letters*. 16, 1446–1454. <https://doi.org/10.1111/ele.12184>
- Naimi, B., 2017. Package ‘usdm’ Uncertainty Analysis for Species Distribution Models. <https://cran.r-project.org/web/packages/usdm/usdm.pdf> (acesso 10 fevereiro 2022).
- Naudin, C.V., 1844. *Annales des Sciences Naturalles, Botanique*. 3(2), pp. 166.
- Pacifico, R., Almeda, F., Frota, A., Fidanza, K., 2020. Areas of endemism on Brazilian mountaintops revealed by taxonomically verified records of Microlicieae

(Melastomataceae). Phytotaxa. 450, 119–148.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.450.2.1>

Pacifico, R., Almeda, F., Fidanza, K., 2021. Modeling of Microlicieae (Melastomataceae) species composition provides insights into the evolution of campo rupestre vegetation on eastern Brazilian mountaintops. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 281. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151850>

Pacifico, R. Almeda, F. in press. Lavoisierae: A Neotropical tribe with remarkable endemism on Eastern Brazilian mountaintops. In: Goldenberg, R., Michelangeli, F.A., Almeda, F. (Eds.) *Systematics, Evolution, and Ecology of Melastomataceae*. Springer, Cham, Switzerland.

QGIS Development Team, QGIS Geographic Information System = Open Source Geospatial Foundation, 2021. <http://qgis.org> (acesso 15 fevereiro 2022).

R Development Core Team, 2021. R: a language and environment for statistical computing. Version 4.1.2. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*. 33, 46–50. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06299.x>

Romero, R., 2013. Taxonomic notes in *Microlicia* (Melastomataceae, Microlicieae). *Phytotaxa*. 110, 48–54. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.110.1.4>

Saiter, F.Z., Eisenlohr, P.V., Barbosa, M.R.V., Thomas, W.W., Oliveira-Filho, A. T., 2016. From evergreen to deciduous tropical forests: how energy–water balance, temperature, and space influence the tree species composition in a high diversity region. *Plant Ecology Divers*. 9, 45–54. <https://doi.org/10.1080/17550874.2015.1075623>

Sano, S.M., Almeida, S.P., 1998. *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa, Planaltina, Distrito Federal, pp. 556.

Santos, A.P.M. dos, Fracasso, C.M., Santos, M.L. dos, Romero, R., Sazima, M., Oliveira, P.E., 2012. Reproductive biology and species geographical distribution in the Melastomataceae:

- a survey based on New World taxa. *Annals of Botany*. 110, 667–679. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs125>
- Schreiber, H.D., Jones, A.H., Lariviere, C.M., Mayhew, K.M., Cain, J.B., 2011. Role of aluminum in red-to-blue color changes in *Hydrangea macrophylla* sepals. *BioMetals*. 24, 1005–1015. <https://doi.org/10.1007/s10534-011-9458-x>
- Seringe, N.C., 1830. *Hydrangeae* in Candolle, A.P (Ed.) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 4. Paris, pp. 15.
- Shrestha, M., Garcia, J.E., Bukovac, Z., Dorin, A., Dyer, A.G., 2018. Pollination in a new climate: Assessing the potential influence of flower temperature variation on insect pollinator behaviour. *PLoS ONE*. 13, 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200549>
- Silveira, F.A.O., Negreiros, D., Barbosa, N.P.U., Buisson, E., Carmo, F.F., Carstensen, D.W., Conceição, A.A., Cornelissen, T.G., Echternacht, L., Fernandes, G.W., Garcia, Q.S., Guerra, T.J., Jacobi, C.M., Lemos-Filho, J.P., Le Stradic, S., Morellato, L.P.C., Neves, F.S., Oliveira, R.S., Schaefer, C.E., Viana, P.L., Lambers, H., 2016. Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant and Soil*. 403, 129–152. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2637-8>
- Soomers, H., Karssenbergh, D., Soons, M.B., Verweij, P.A., Verhoeven, J.T.A., Wassen, M.J., 2013. Wind and Water Dispersal of Wetland Plants Across Fragmented Landscapes. *Ecosystems*. 16, 434–451. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9619-y>
- Soons, M.B., de Groot, G.A., Cuesta Ramirez, M.T., Fraaije, R.G.A., Verhoeven, J.T.A., Jager, M. de, 2017. Directed dispersal by an abiotic vector: wetland plants disperse their seeds selectively to suitable sites along the hydrological gradient via water. *Functional Ecology*. 31, 499–508. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12771>
- Stockwell, D.R.B., Noble, I.R., 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computing Simulations*. 33, 385–390.
- Stockwell, D.R.B., Peters, D. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*. 13, 143–158.

- Sullivan, M.K., Queenborough, S.A., 2020. Precipitation gradients, plant biogeography, and the incidence of drip-tips in Cerrado plant species. *Biotropica*. 52, 583–589. <https://doi.org/10.1111/btp.12797>
- Thunberg, C.P., 1784. *Systema Vegetabilium: secundum classes ordines genera species cum characteribus et differentiis*. Editio decima quarta. Gottingae, pp.295.
- Thunberg, C.P., 1817. *Plantarum brasiliensium* 1. pp. 1–15, t.2. f.2. <https://doi.org/105962/bhl.title.3680>
- Trabucco, A., Zomer, R. J. 2019. Global High-Resolution Soil-Water Balance. Figshare. Fileset. https://figshare.com/articles/dataset/Global_High-Resolution_Soil-Water_Balance/7707605/3 (acesso 15 fevereiro 2022). <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.7707605.v3>
- Trunschke, J., Lunau, K., Pyke, G.H., Ren, Z.X., Wang, H., 2021. Flower Color Evolution and the Evidence of Pollinator-Mediated Selection. *Frontiers in Plant Science*. 12, 1–20. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.617851>
- Versiane, A.F.A., Romero, R., Reginato, M., Welker, C.A.D., Michelangeli, F.A., Goldenberg, R., 2021. Phylogenetic analysis of Microlicieae (Melastomataceae), with emphasis on the re-circumscription of the large genus *Microlicia*. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 197, 35–60. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab011>
- Wurdack, J.J., 1973. Uma nova Melastomataceae de Minas Gerais. *Boletim do Museu Botânico Municipal*. 10, pp.1.
- White, F., 1998. The vegetative structure of African Ebenaceae and the evolution of rheophytes and ring species. *The Biological Monograph: The importance of field studies and functional syndromes for taxonomy and evolution of tropical plants*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 95–113.

APÊNDICE A - Quadro adaptado de Cronk (1998), dez traços para classificar uma ocoespécie. Sendo quatro traços fortes, necessários para sua classificação, e seis traços fracos, dos quais pelo menos dois são necessários para a classificação de uma ocoespécie.

Traços fortes	Traços fracos
<p>1- Espécies que apresentam variação que é fortemente polimórfica, mas apenas fracamente politípica.</p> <p>2- A distribuição do estado de caractere mostra apenas uma correlação parcial com a geografia e a ecologia.</p> <p>3- As características variam de forma independente e não de forma correlacionada.</p> <p>4- A complexidade da variação não se deve à hibridização entre espécies atualmente reconhecíveis ou a um sistema de reprodução especializado.</p>	<p>5- São geralmente geograficamente e ecologicamente difundidas, ocorrendo em várias zonas climáticas e vegetacionais.</p> <p>6- Variantes distintas são reconhecidas localmente, mas não globalmente. É possível encontrar variantes distintas em diferentes locais. Mas em conjunto todas as variantes se integram e a classificação formal se desfaz.</p> <p>7- Às vezes possui uma espécie de satélite intimamente relacionada, mas morfologicamente distinta e monotípica.</p> <p>8- Variantes semelhantes podem ocorrer em localidades amplamente separadas e parecem ser de origem politípica.</p> <p>9- Tendem a ocorrer em gêneros de médio a grande porte, geralmente com mais de 50 espécies.</p> <p>10- Costumam ter longas sinonímias. Assim, as ocoespécies são frequentemente criadas pelo agrupamento de uma dúzia ou mais espécies.</p>