

Pamela Cristina Santana

Distribuição altitudinal resultante de  
diferenciação adaptativa em um par de espécies  
irmãs de *Rhipsalis* (Rhipsalideae, Cactaceae)

Adaptative differentiation shapes altitudinal  
distribution of *Rhipsalis*' sister species  
(Rhipsalideae, Cactaceae)

São Paulo

2015

Pamela Cristina Santana

Distribuição altitudinal resultante de  
diferenciação adaptativa em um par de espécies  
irmãs de *Rhipsalis* (Rhipsalideae, Cactaceae)

Adaptative differentiation shapes altitudinal  
distribution of *Rhipsalis*' sister species  
(Rhipsalideae, Cactaceae)

Dissertação apresentada ao Instituto  
de Biociências da Universidade de  
São Paulo, para a obtenção de Título  
de Mestre em Ecologia, na Área de  
Ecologia de Populações,  
Comunidades e Ecossistemas.

Orientador(a): Dra. Vânia Regina  
Pivello

São Paulo

2015

## Ficha Catalográfica

Santana, Pamela C.

Distribuição altitudinal resultante de diferenciação adaptativa em um par de espécies irmãs de *Rhipsalis* (Rhipsalideae, Cactaceae). 51p.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. Adaptação Local 2. Cactaceae 3. Mata Atlântica I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

## Comissão Julgadora:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr.(a). Vânia Regina Pivello  
Orientador(a)

"Nothing in evolutionary biology makes sense except in the light of ecology."

## Agradecimentos

Parece a parte mais fácil da dissertação, mas talvez seja a mais difícil. Como encontrar palavras que expressem o sentimento de gratidão a todos que compartilharam desta fase da minha vida? Na vida, estamos sempre aprendendo. E, só pode ser assim porque tenho pessoas incríveis que me dão forças.

É obvio, e até clichê, mas os que aparecem primeiro nos meus agradecimentos, são os meus pais (Álvaro e Pillar). Foram eles que me deram a vida, que me deram suas vidas, para me criar da melhor maneira que pudessem, com empenho e determinação exemplares. Foram eles que me ensinaram, desde pequena, o que é o amor, palavra que até hoje não sei descrever, mas sentimento que enxergo no olhar de cada um deles. E, à minha família como um todo, irmã e irmãos, avós e avô, tios e tias, primos e primas, que fazendo parte da minha história, me constituíram e me deram suporte para seguir sempre adiante na vida.

Minha gratidão fica aqui declarada também para a Prof<sup>ª</sup>. Silvana Buzato. Pessoa que, desde que eu bati em sua sala, pedindo que me ensinasse o que sabia, me recebeu de braços abertos, trabalhando comigo e me orientando em todos os momentos de desenvolvimento deste trabalho. Carregarei por toda a minha vida a sua dedicação e o seu caráter como exemplos a serem seguidos. Meu muito obrigada vai, não só pelos ensinamentos, mas pelas vivências que você me propiciou.

Meus agradecimentos vão também a Prof<sup>ª</sup>. Vânia Pivello, pois sem seu apoio este trabalho não poderia ter sido conduzido. Essenciais de serem citados são também os professores que participaram do meu comitê de acompanhamento, Prof. Paulo Guimarães Jr. e Prof. Sérgio Tadeu Meirelles. Seus comentários foram sempre relevantes.

É claro que há também aqueles que me ajudaram para que um trabalho de tamanha escala pudesse ser realizado. Àqueles que foram ali e colocaram a mão na massa comigo. A primeira que tenho que citar é a Valéria França, pois foi ela que me ensinou a identificar tais plantas e também foi ela que me contagiou com sua paixão por estas plantas. Peças fundamentais foram os técnicos do laboratório: Geison, Lenilda, Natália, Patrícia e Raimunda. Sem eles certamente este trabalho não seria possível! E também, é claro, os muitos amigos que ou me ajudaram a plantar estas milhares de plantas (Joice, Ju, Cata e Lika), ou que me ajudaram no campo (Miti, Fred, Laize e Natália), ou que me ajudaram a conferir planilhas tão grandes de dados (Miti, Patê). Também tiveram aqueles que contribuíram grandemente para me ajudar a entender como analisar os dados, ou interpretá-los (Ayana, Edu, Melina, Karine, Felipe e Paulinha). Por fim, aqueles que leram meus

textos e me deram suas valiosas contribuições (Ayana, Patê, Soli, Joice e Natália). Alguns destes tem que receber um muito obrigada dobrado, pois me ajudaram em vários momentos no trabalho!

Os amigos que, por sorte minha, são muitos, não podem deixar de ser citados. Difícil para mim dizer cada nome, mas os que são, sabem que são! Foram vocês que me deram apoio, suporte, energia e alegria em cada dia deste período da minha vida!

Atenção especial vai para as minhas parceiras de apartamento, Fer e Lai, que compartilharam conversas que me fizeram crescer muito, que me fizeram rir quando eu estava triste, ou simplesmente me escutaram reclamando quando eu precisava desabafar. Foi muito bom dividir momentos da vida com vocês!

Não posso me esquecer de todos os outros professores, não só do IB, nem só das disciplinas que eu fiz, mas todos aqueles que cruzaram meu caminho e que me ensinaram milhares de coisas. Também aos funcionários do IB, que possibilitaram a estrutura física para que tudo isso acontecesse, com um destaque a Vera, secretária da Pós-graduação em Ecologia, que sempre me auxiliou com dedicação em cada “pepino” que precisava resolver.

Por fim, ao CNPq por ter me possibilitado viver em São Paulo por este tempo, através da bolsa de estudos, afinal, nenhum humano vive só de ar!

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Variação no desempenho de indivíduos, de mesmo genótipo, quando transplantados ao longo de um gradiente ambiental, evidenciando as consequências da interação entre o genótipo e o ambiente para o desempenho do indivíduo (retirado de Clausen *et al.* 1940).....28
- Figura 2.** Variação de desempenho de duas espécies ao longo de um gradiente altitudinal(retirado de Angert & Schemske, 2005).....29
- Figura 3.** Distribuição altitudinal de *Rhipsalis oblonga* e de *R. crispata* com base em registros de herbários .....30
- Figura 4.** Valores de sobrevivência para determinada condição de microhabitat em determinada altitude para cada uma das espécies obtidos a partir do modelo.....31
- Figura 5.** Quantidade média de plantas com brotos nas diferentes altitudes dados obtidos através do modelo.....32
- Figura 6:** Quantidade média e variação de brotos de *Rhipsalis oblonga* e *R. crispata* emitidos entre altitudes e condições de luminosidade.....33
- Figura 7:** Sobrevivência média de cladódios dos mesmos genótipos, de cada uma das espécies transplantadas, *Rhipsalis oblonga* e *R. crispata*, nas duas condições em que foram expostas nas estações de transplante, nas três faixas altitudinais. ....34
- Figura 9:** Sobrevivência média por indivíduos de cada uma das espécies no experimento de transplante recíproco, nas duas condições em que foram expostas nas estações de transplante (sombreado e ensolarado), na faixa altitudinal de 10-160m.....35

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Valores mínimos, máximos e médios de elevação das áreas selecionados para a montagem das estações experimentais.....	36
<b>Tabela 2.</b> Valores registrados para a temperatura (°C) nas três altitudes e nas duas condições de microhabitat em que foram montadas estações.....	37
<b>Tabela 3.</b> Valores registrados para luminosidade (Lux) nas três altitudes e nas duas condições de microhabitat em que foram montadas estações.....	38
<b>Tabela 4.</b> Quantidade de plantas que sobreviveram ( $N_f$ ); Média ( $\bar{x}$ ) e Coeficiente de Variação (CV) das porcentagens de sobrevivência por parcela.....	39
<b>Tabela 5.</b> AICc do modelo selecionado, $\Delta AICc$ , e o Peso do modelo ( <i>Weight</i> ) para os dados de sobrevivência.....	40
<b>Tabela 6.</b> Estimativa dos parâmetros obtidos a partir do modelo selecionado, para os dados de sobrevivência.....	41
<b>Tabela 7.</b> Quantidades de plantas, de cada espécie, que sobreviveram; que emitiram novos brotos ( $N_b$ ); Porcentagem média ( $\bar{x}$ ) e Coeficiente de Variação (CV) de plantas que emitiram novos brotos por parcela..	42
<b>Tabela 8.</b> AICc do modelo selecionado; Delta AICc ( $\Delta AICc$ ; e o Peso do modelo ( <i>Weight</i> ) para os dados de crescimento.....	43
<b>Tabela 9.</b> Estimativa dos parâmetros obtidos a partir dos modelos selecionados para os dados de crescimento.....	44
<b>Tabela 10.</b> AICc do modelo selecionado; Delta AICc ( $\Delta AICc$ ; e o Peso do modelo ( <i>Weight</i> ) para observar o padrão de sobrevivência quando há controle genético.....	45
<b>Tabela 11.</b> Estimativa dos parâmetros obtidos a partir dos modelos selecionados para os dados de sobrevivência com controle genético.....	46
<b>Tabela 12.</b> AICc do modelo selecionado; $\Delta AICc$ ; e o Peso do modelo ( <i>Weight</i> ) para os modelos obtidos nas análises do experimento de transplante recíproco.....	47
<b>Tabela 13.</b> Estimativa dos parâmetros obtidos a partir do modelo selecionado para os dados de sobrevivência do experimento de transplante recíproco.....	48



# Índice

<b>Resumo</b> .....	1
<i>Abstract</i> .....	2
<b>Introdução</b> .....	3
<b>Objetivos</b> .....	8
<b>Materiais e Métodos</b> .....	9
<i>Sistema de Estudo: Rhipsalis crispata (Haw.) Pfeiff. e Rhipsalis oblonga Loefgr</i> .....	9
<i>Distribuição geográfica das espécies</i> .....	10
<i>Experimentos de Transplantes</i> .....	10
<i>Coleta de material e Propagação das plantas em laboratório</i> .....	10
<i>Variação altitudinal das estações experimentais</i> .....	12
<i>Coleta de informações sobre as variáveis ambientais: temperatura e luminosidade</i> .....	12
<i>Distribuição das estações experimentais</i> .....	12
<i>Transplantes Recíprocos</i> .....	13
<i>Controle genético</i> .....	13
<i>Medidas de aptidão: sobrevivência e crescimento</i> .....	13
<i>Análises estatísticas</i> .....	14
<i>Modelos Mistos de Regressão Logística</i> .....	14
<b>Resultados</b> .....	15
<i>Fatores abióticos: Temperatura e Luminosidade</i> .....	15
<i>Experimentos de transplante</i> .....	16
<i>Medidas de Desempenho: Sobrevivência</i> .....	16
<i>Medidas de Desempenho: Crescimento</i> .....	17
<i>Padrão de sobrevivência quando há controle genético</i> .....	18
<b>Discussão</b> .....	19
<i>Variação no desempenho das espécies dependendo da localização espacial</i> .....	19
<i>Trade-offs e diferenciação adaptativa</i> .....	22
<b>Conclusões</b> .....	24
<b>Referências Bibliográficas</b> .....	24
<b>Anexos</b> .....	50

## Resumo

A distribuição e riqueza de espécies ao redor do globo intriga o ser humano desde os tempos antigos. Algumas teorias para explicar tais padrões se baseiam no conceito de adaptação local, procurando avaliar o desempenho relativo dos indivíduos nativos de uma dada localidade perante ao desempenho de indivíduos imigrantes. Este desempenho diferenciado ocorreria devido à heterogeneidade espacial encontrada no ambiente, gerando gradientes de seleção natural. Estas pressões de seleção levariam a adaptação às condições locais dos indivíduos das espécies. No caso de gradientes altitudinais, vários fatores ambientais estão correlacionados com a elevação, caracterizando pressões seletivas diferenciadas e espacialmente distribuídas. Para organismos que ocorrem nestes gradientes, os limites de distribuição geográfica pode estar ligada a variação nas condições ambientais. Neste estudo escolhemos um par de espécies irmãs de *Rhipsalis* (*R. crispata* e *R. oblonga* - Rhipsalideae, Cactaceae) que se distribui ao longo de um gradiente altitudinal na Mata Atlântica brasileira, *R. oblonga* até 1000m de altitude e *R. crispata* até 700m de altitude, para verificar a capacidade adaptativa das espécies às mudanças de algumas condições ambientais associadas a variação altitudinal. Para verificar a capacidade adaptativa das espécies, realizamos experimentos de transplante, com mais de 4000 plantas para áreas de diferentes altitudes. As estações experimentais foram montadas em três altitudes (50m, 100m e 825m), replicadas duas vezes em pontos distintos da serra do mar, onde havia variação natural das condições de microhabitat em cada altitude. Nós esperávamos que *R. oblonga* apresentasse desempenho biológico, avaliado pelos dados de crescimento e sobrevivência, superior que o de *R. crispata* com o aumento da altitude, e que *R. crispata* apresentasse seu melhor desempenho nas áreas de baixa altitude. Nossos resultados indicaram que *R. oblonga* apresenta melhor desempenho que *R. crispata* na maioria dos ambientes e que o melhor crescimento de *R. crispata* ocorreu em áreas baixa costeiras. *R. oblonga* apresenta uma distribuição geográfica mais ampla, assim também é mais tolerante à mudanças ambientais. Enquanto que *R. crispata*, por apresentar distribuição geográfica menor, também é menos tolerante a mudanças ambientais, o que fica claro ao observar as respostas das espécies, segundo as variação nas condições de microhabitat. Nossos resultados indicam que distribuição altitudinal das espécies pode ser explicada por diferenças na capacidade adaptativa das espécies.

## *Abstract*

Old and relevant questions exist in relation to species distribution and richness in the earth planet. Some theories to explain these patterns are based on the concept of local adaptation, i.e., difference on the performance of individuals due to environment spatial heterogeneity related to gradients of natural selection. Selective pressures could lead to adaptation to local conditions by populations of a given species. In altitudinal gradients, various environmental factors change according to the changes in elevation. In this study we selected a pair of *Rhipsalis*' sister species (*R. crispata* and *R. oblonga* - Rhipsalideae, Cactaceae), distributed across altitudinal gradient in the Brazilian Atlantic Forest to verify, by transplant experiments, the species adaptive capacity to environmental conditions associated with elevation.. The experimental stations were set up in three altitudes levels (50m, 100m and 825m), replicated twice in Serra do Mar. We expected that *R. crispata* presents a better biological performance (growth and survival) than *R. oblonga* in lower elevation, and vice versa.. Our results indicated that *R. oblonga* exceeds *R. crispata* in most environments, but *R. crispata* was better than *R. oblonga* in the low coastal altitude sites. *Rhipsalis oblonga* presents broad geographic distributions, so it is more tolerant to environmental changes and *R. crispata*, due to its less widely geographic distribution, is less tolerant to environmental changes. Our results indicate that altitudinal species distribution could be explained by differences in species adaptive capacity.

## Introdução

A maioria das espécies, tanto animais quanto plantas, ocorrem em uma área geográfica limitada. No entanto, algumas espécies ocupam amplas áreas geográficas ao passo que outras apresentam área de ocorrência pequenas, podendo ser endêmicas a uma dada região. Compreender os mecanismos que geram tais padrões de distribuição intriga o homem desde os tempos antigos. A compreensão de tal questionamento foi motivador do desenvolvimento do conceito de nicho ecológico (Grinnell, 1917). Tal conceito define que vários fatores, tanto ambientais (e.g. temperatura), como ecológicos (e.g. dieta), e aspectos relacionados à morfologia e fisiologia da espécie, limitariam a distribuição geográfica de um dado organismo. Neste caso, as condições ambientais necessárias para que uma espécie fosse capaz de sobreviver, crescer e reproduzir, seriam as variáveis que constituiriam o nicho ecológico da espécie. Posteriormente, foram feitas outras propostas de definição deste conceito, incluindo como um fator determinante do nicho ecológico as interações bióticas, que também atuariam no sentido de limitar ou expandir a área de distribuição de uma dada espécie (Hutchinson, 1957; Soberón, 2007).

Independente de qual fator irá ser mais determinante para a distribuição de uma espécie, a distribuição desta dependerá de sua interação com o ambiente. Em geral, os padrões de distribuição de cada espécie, serão consequência da interação entre a capacidade de dispersão das espécies, a distribuição espacial de condições ambientais favoráveis, e as interações bióticas (Holt, 2003; Soberón, 2007).

Outro fato curioso e que chama atenção de muitos cientistas é a elevada riqueza de espécies que algumas áreas geográficas apresentam devido a coexistência das espécies (Myers *et al.*, 2000). Algumas teorias buscam explicar tais padrões através de processos históricos, como especiação *in situ*, propondo que tais processos geraram a diversificação e manutenção de várias linhagens em um mesmo local (Carnaval & Moritz, 2008; Carnaval, 2009; Carnaval *et al.*, 2014). Todavia, processos ecológicos, como filtros ambientais, possivelmente também influenciaram na formação destes padrões, não só no decorrer da história evolutiva destas linhagens, mas na manutenção destes padrões no presente (Wiens & Donoghue, 2004; Villalobos *et al.*, 2013). Janzen (1967), propôs que populações com pequena distribuição geográfica associada a

ocorrência de barreiras geográficas poderiam aumentar a riqueza de espécies em uma comunidade devido a dificuldade de se dispersar para outras regiões.

Sexton e col. (2009), realizaram uma revisão buscando compreender os processos que geram os limites de distribuição geográfica das espécies. Eles analisaram diversos modelos teóricos e preditivos, e concluíram que a limitação na área de ocorrência de uma espécie está correlacionada com diversos fatores abióticos e bióticos. No entanto, eles destacaram que a maioria destes modelos não foram testados empiricamente e que são necessárias manipulações experimentais que ofereçam respostas mais precisas e robustas sobre os fatores que limitam a distribuição geográfica. Os mesmos autores apontaram que experimentos de transplante recíproco são valiosos para elucidar quais fatores estariam influenciando na distribuição das espécies. Nestes experimentos, os organismos são retirados de seu local de ocorrência e transplantados para pontos específicos dentro ou fora da área de ocorrência da espécie. Estes experimentos permitem verificar quão adaptadas as populações ou espécies estão as condições locais, através do desempenho de seus indivíduos. Desta maneira, é possível verificar a importância da adaptação local no estabelecimento das áreas de ocorrência da espécie (Hereford, 2009; Kawecki & Ebert, 2004). Tais experimentos fornecem contribuições relevantes sobre os processos de diferenciação adaptativa entre espécies ou populações (Agren & Schemske, 2012; Angert & Schemske, 2005; Lowry *et al.*, 2008).

Quando experimentos de transplante dos indivíduos são realizados em ambientes diferentes dos que eles ocorrem, é possível avaliar a capacidade da espécie em se ajustar a outras condições ambientes que não as de ocorrência da própria espécie. Como a variação no desempenho de indivíduos pode ser devido às bases genéticas ou ao ambiente, quando estes experimentos são realizados com indivíduos geneticamente idênticos (clones), é possível investigar o quanto da variação fenotípica se deve ao componente ambiental. Clausen e col (1940), realizaram o transplante de clones de várias espécies vegetais ao longo de um gradiente ambiental, submetendo os mesmos genótipos a diferentes condições ambientais. Os resultados obtidos deixaram claro que os mesmos genótipos poderiam apresentar diferentes expressões do fenótipo, de acordo com local (Fig. 1). Assim, com a variação ambiental, observa-se a mudança também na probabilidade de conseguir sobreviver, crescer e reproduzir. Além disso, nos limites da distribuição da espécie, é possível observar condições ambientais que restringem a ocorrência de alguns indivíduos e até de algumas espécies, dada a não habilidade dos indivíduos de se estabelecer no habitat.

Uma vez que uma espécie é constituída por várias populações, a qual por sua vez é constituída por vários indivíduos, a distribuição de uma espécie estaria correlacionada com o desempenho geral apresentado pelos indivíduos e populações que a compõem. Assim, a distribuição geográfica das espécies estaria condicionada ao potencial adaptativo de suas populações e indivíduos ao longo da área de ocorrência. Como consequência, a distribuição espacial atual da espécie seria um indicativo de adaptações específicas selecionadas ao longo do tempo (Chase & Leibold, 2003).

Entretanto, se a seleção natural filtra aqueles que não são capazes de sobreviver, crescer e reproduzir, aqueles que não são aptos seriam eliminados da população e somente os indivíduos adaptados permaneceriam. Consequentemente, poderíamos pensar que, a distribuição das espécies tenderia a expandir pois, ao longo do tempo evolutivo, as espécies acumulariam adaptações em todo o gradiente de variação ambiental (Angert & Schemske, 2005). Contudo, o padrão que observamos é contrário a este pensamento, de maneira que devam existir mecanismos que restrinjam o potencial adaptativo das espécies, determinando limites à distribuição da espécie. Tentando compreender os mecanismos que estariam por trás da expansão ou não dos limites de distribuição de uma espécie, Angert e Schemske (2005), realizaram transplantes recíprocos em um gradiente altitudinal, para avaliar quão adaptados os indivíduos de uma espécie eram ao centro e aos limites de sua área de distribuição. Os autores verificaram que o desempenho das espécies variava conforme mudavam os ambientes, sendo o melhor desempenho da espécie associado à área central de distribuição, o que indicava a adaptação local das espécies. Além disso, o bom desempenho na área central de distribuição implicava em um desempenho ruim nas áreas além da área de distribuição (Fig. 2).

A adaptação local poderá ser caracterizada pelo desempenho biológico superior dos indivíduos em sua própria localidade quando comparado ao dos imigrantes. Estudos de adaptação local propiciam um conhecimento acurado sobre o poder da seleção natural em relação ao fluxo gênico. Quando populações naturais apresentam adaptação local, conclui-se que, mesmo com a chegada de migrantes, a seleção natural os eliminou da população, gerando a diferenciação adaptativa e genética da população, de maneira que os indivíduos locais apresentam melhor desempenho no ambiente em que ocorrem (Kawecki & Ebert, 2004).

Apesar do fluxo gênico diminuir com a distância entre as populações (*isolation-by-distance*), e isso acarretar em diferenciação genética das populações por deriva genética, é a dificuldade de estabelecimento de migrantes e seus descendentes que ocasionará a adaptação local (Kawecki & Ebert, 2004). Isto porque, a adaptação, em geral, significa que características fenotípicas foram selecionadas no passado, de maneira a aumentar a performance das populações no meio, em sobrevivência e reprodução (Futuyma, 2009). Assim, a adaptação local significa que os atributos dos indivíduos no local foram selecionados ao longo da história evolutiva da população, possibilitando a eles maiores taxas de sobrevivência e reprodução em relação aos migrantes. Além disso, a adaptação local seria reforçada pelo fato de os imigrantes serem menos abundantes. Neste caso, como consequência, há uma menor probabilidade de se manterem na população (Kawecki & Ebert, 2004). Assim, a adaptação local geraria a evolução da especialização ecológica, com fenótipos especialistas, cada um maximizando seu desempenho em um dado habitat (Futuyma & Moreno, 1988).

Como consequência, a adaptação local geraria a minimização de fluxo gênico entre populações. E, este constitui um dos primeiros passos na formação de novas espécies. Schemske (2010), definiu que a adaptação a diferentes habitats caracteriza o Isolamento Ecogeográfico, e demonstrou que este foi o principal responsável pela ausência de fluxo gênico entre taxa aparentados, comprovando, desta forma, que a diferenciação adaptativa pode contribuir fortemente para a origem e manutenção das espécies (Ramsey *et al.*, 2003). Além disso, se uma espécie está completamente adaptada às condições locais, várias forças evolutivas podem somar-se para causar a divergência entre as características das espécies, incluindo acasalamento não aleatório, mutação e deriva gênica (Chase & Leibold, 2003).

Adicionalmente, a existência de conflito entre atributos (*trade-offs*) pode assumir um papel protagonista na adaptação local e divergente entre populações. Se, para estar adaptado a um local são necessárias características que restrinjam a possibilidade de sobrevivência, crescimento e reprodução em outros ambientes, a diminuição do sucesso de imigrantes se intensifica e, conseqüentemente, ocorre a minimização do fluxo gênico (Angert, 2006ab; Huxman *et al.*, 2008). Holt (2003), destacou que no contexto de distribuição das espécies, *trade-offs* podem ser considerados quando os ambientes variam espacialmente e a seleção favorece diferentes fenótipos em diferentes ambientes. Angert e col. (2008), através do transplante de populações híbridas de duas espécies de *Mimulus* em diferentes altitudes, demonstraram que a existência de conflito entre

atributos pode dificultar a expansão da área de ocorrência. Em grupos que compartilham o ancestral mais recente, e conseqüentemente, parte de sua história evolutiva, como espécies irmãs, a ocorrência de adaptação local e *trade-offs* em ambientes vizinhos, pode ser um indicativo de que a seleção natural foi importante na diversificação do grupo.

A discussão acerca da adaptação local, dos limites de distribuição das espécies, e a diferenciação adaptativa, nos intriga sobre a possibilidade de que, em um gradiente ambiental, a dinâmica evolutiva diferenciada das populações no limite da distribuição permita que algumas áreas, de elevada heterogeneidade ambiental, se tornem zonas de diversificação para um grupo (Angert, 2009). Isto ocorreria porque a heterogeneidade espacial no ambiente favoreceria a seleção de fenótipos divergentes em cada ambiente (Chase & Leibold, 2003). Estes regimes de seleção natural divergentes, se acarretassem em adaptação local divergente, poderiam levar a um fluxo gênico desigual e, conseqüentemente, a diferenciação de grupos. Além do que, se somado o isolamento-por-distância, o fluxo gênico diferenciado poderia alterar a variação gênica e fenotípica dentro e entre as populações (Sexton *et al.*, 2009). Warren e col. (2008) destacaram que a adaptação divergente possui um papel crucial, na maioria dos casos, na diferenciação de espécies incipientes e, conseqüentemente, nos processos de especiação.

Áreas com variação altitudinal podem constituir bons exemplos de gradientes ambientais com elevada variação das pressões de seleção em pequenas escalas espaciais. Isso porque, em montanhas, com pouca variação geográfica, observa-se grande diferenças em fatores abióticos associadas as mudanças abruptas de relevo (Janzen, 1967). A variação de temperatura atinge valores muito diferentes dependendo da elevação, podendo constituir uma fonte seletiva importante na definição da área de ocorrência da espécie.

A Mata Atlântica, uma das maiores florestas úmidas do mundo, a qual originalmente cobriu em torno de 150 milhões de hectares, apresenta condições ambientais altamente heterogêneas (Ribeiro *et al.*, 2009). O local de ocorrência deste bioma apresenta ampla variação altitudinal, caracterizado por variações de relevo. Além disso, a heterogeneidade de fatores abióticos é ampliada pela variação na quantidade de chuvas orográficas, advindas do Oceano Atlântico, conforme o aumento da distância do mar. Como consequência, este bioma engloba diversos tipos de vegetação, desde florestas sazonais decíduas a perenes, e apresenta elevada diversidade e endemismo



(Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1997; Morellato, 2000; Myers *et al.*, 2000; Fundação SOS Mata Atlântica & INPE, 2011).

Para alguns grupos, endêmicos da Mata Atlântica, a adaptação a condições ambientais locais pode ter sido importante em sua história evolutiva. Em especial, para espécies do gênero *Rhipsalis* (Rhipsalideae, Cactaceae), que possuem neste bioma seu centro de diversificação (Taylor & Zappi 2004), o gradiente altitudinal parece ter sido bastante influente durante a evolução adaptativa do grupo (S. Buzato, dados não publicados). Selecionando um par de espécies irmãs deste gênero, *R. crispata* e *R. oblonga*, pretendemos poder exemplificar o padrão recorrente para o restante do grupo no qual há deslocamento altitudinal entre espécies quanto suas áreas de ocorrência. Diante de tal padrão, consideramos que a heterogeneidade ambiental em pequenas escalas espaciais ao longo deste gradiente altitudinal pode ter gerado fontes de pressões de seleção com papel de destaque na diversificação de *Rhipsalis*, gerando a diferenciação adaptativa entre espécies neste gênero. Para testar tal hipótese, realizamos experimentos de transplantes em que avaliamos a aptidão de indivíduos pertencentes a estas duas espécies em diferentes altitudes e diferentes condições de microhabitat na Floresta Atlântica no Sudeste do Brasil. *R. oblonga* possui distribuição altitudinal mais ampla que *R. crispata*, ocorrendo até 1000m. Desta forma, esperamos que ela apresente maior aptidão nas altitudes elevadas que *R. crispata*. Diferentemente, *R. crispata*, ocorre somente em altitudes mais baixas, menores que 700m, portanto, esperamos que apresente melhor desempenho nestas altitudes e que sua aptidão diminua quando colocada além de sua área de ocorrência. A confirmação de tais expectativas seria indicativo de haver diferenciação adaptativa entre estas espécies. Além disso, esperamos que seja menos provável que uma espécie apresente mecanismos para sobreviver em condições abióticas que não ocorrem no seu habitat. Portanto, *R. crispata* se apresentará mais sensível às variações nas condições ambientais, já que sua distribuição geográfica é menor que a de *R. oblonga*.

## Objetivos

Este trabalho tem como *objetivo geral* examinar como varia o desempenho biológico de *Rhipsalis crispata* e *R. oblonga* entre microhabitats e altitudes na região costeira do estado de São Paulo. Adicionalmente, com base nos registros microclimáticos das áreas

de estudo, pretendemos inferir quais fatores ambientais (luminosidade e temperatura) poderiam ter atuado na história evolutiva destas espécies.

Especificamente, objetiva-se:

- Investigar a adaptação destas espécies em relação ao padrão de elevação, em sua área natural de ocorrência e diversificação;
- Identificar as variáveis ecológicas que interferem sobre a sobrevivência e crescimento, e que poderiam ser fontes de pressão de seleção, contribuindo para que haja adaptação local das espécies aos seus ambientes de ocorrência;

## **Materiais e Métodos**

*Sistema de Estudo: Rhipsalis crispata* (Haw.) Pfeiff. e *Rhipsalis oblonga* Loefgr

Dentre os 124 gêneros da família Cactaceae, *Rhipsalis* Gärtner é o mais abundante em epífitas (Hunt *et al.*, 2006). Exceto pela ocorrência de uma espécie (*R. bacífera*), este gênero apresenta distribuição na América Tropical e, cerca de 81% de suas espécies são endêmicas do Brasil, sendo que a região sudeste do país é considerada seu centro de diversificação (Taylor & Zappi 2004).

*Rhipsalis* reúne plantas de hábito epifítico e litofítico, pendentes e com ramos articulados e folhas reduzidas a escamas paleáceas diminutas ou ausentes (Lombardi, 1995). *Phyllarthorhipsalis*, um dos subgêneros de *Rhipsalis*, reúne as espécies que possuem cladódios (caules articulados) aplanados. Neste subgênero, encontramos *R. crispata* (Haw.) Pfeiff. e *R. oblonga* Loefgr. que em análise filogenética recente, foram consideradas irmãs (Korotkova et al., 2011) (Anexo 1).

*R. crispata* tem sido encontrada tanto como epífita ou litófita (Calvente *et al.*, 2011). Esta espécie floresce durante a estação seca e fria no sudeste do Brasil (registros de herbários e obs. pess.). Já *R. oblonga* floresce durante o período quente e úmido no qual há também crescimento dos cladódios, sendo seu hábito predominantemente epifítico (Taylor & Zappi, 2004). Ambas as espécies possuem flores emersas nos alvéolos, laterais ou terminais. *R. oblonga* apresenta frutos globosos, de coloração branco-translúcido a verde-amarelado, quando maduro, e *R. crispata* possui frutos ovados, alvo rosados (Freitas, 1992). Os frutos destas espécies apresentam polpa

mucilaginoso e são muito procurados por aves, seus principais dispersores (Guaraldo, 2013).

Indivíduos adultos das duas espécies possuem a estrutura vegetativa formada por vários cladódios. Esta estrutura permite a replicação vegetativa das espécies, tornando estas espécies bons modelos para se estudar adaptação local às condições ambientais. Isto porque, através dos cladódios, um mesmo indivíduo pode ser subdividido em vários, possibilitando que um mesmo genótipo possa ser submetido a diferentes condições ambientais. Como explicado anteriormente, o estudo de adaptação local de espécies irmãs pode ajudar a elucidar mecanismos evolutivos envolvidos na diversificação ecológica deste grupo.

### *Distribuição geográfica das espécies*

As duas espécies selecionadas para este estudo estão distribuídas na região costeira do Brasil, do nordeste ao sul (França, 2014), sendo que as populações de *R. crispata* são aparentemente mais raras que as de *R. oblonga* (Taylor & Zappi, 2013; França, 2014). Adicionalmente, a análise dos registros de herbário, realizada em 2012, nos sugere haver diferenças entre espécies quanto a distribuição altitudinal, visto que *R. oblonga*, ao contrário de *R. crispata*, pode ocorrer em faixas altitudinais acima de 700m a partir do nível do mar (Fig. 3; S. Buzato e V. B. França, dados não publicados).

Estudo recente sobre modelagem de nicho de *R. crispata* e *R. oblonga*, indica que variações na temperatura e precipitação são fatores importantes para determinar as probabilidades de ocorrência destas espécies (França, 2014). Uma vez que estes fatores mudam ao longo de um gradiente de altitude, podemos considerar que estes poderiam ser mediadores da distribuição altitudinal observada na Figura 3. Estas variáveis são possíveis pressões seletivas importantes, moldando características destas espécies.

### *Experimentos de Transplantes*

#### *Coleta de material e Propagação das plantas em laboratório*

Para avaliar como varia a sobrevivência e crescimento entre as espécies em diferentes altitudes, nós realizamos experimentos de transplante de cladódios. Entre

maio e julho de 2013, foram realizadas saídas de campo para o litoral norte de São Paulo e sul do Rio de Janeiro, em busca das populações de ambas espécies. Para *R. oblonga*, foi possível coletar amostras de indivíduos em três populações e para *R. crispata*, que possui populações mais raras, a maior parte dos indivíduos foram provenientes de uma única população. No total, nós coletamos cladódios de 16 indivíduos de *R. crispata* e de 17 indivíduos de *R. oblonga*. A coleta de material foi feita em áreas de baixa altitude (0-136 m), com menos de dois graus de variação latitudinal. Como é na baixa altitude onde encontramos sobreposição das espécies, os indivíduos foram coletados nestas populações com o intuito de verificar a capacidade de ambas as espécies de sobreviver e crescer em altitudes elevadas. No campo, coletávamos ramos de um mesmo indivíduo. Como os indivíduos de *R. oblonga* possuem ramos mais longos, coletamos em torno de 200 cladódios/indivíduo para esta espécie, mas para *R. crispata*, que possui ramos mais curtos, coletamos aproximadamente 60 cladódios/indivíduo. Portanto, devido às características biológicas das espécies, não foi possível ter tamanho de amostras semelhantes para ambas espécies. Os cladódios coletados foram levados ao laboratório na Universidade de São Paulo para serem individualizadas, e plantados em recipientes contendo substrato composto por vermiculita: pó de fibra de coco na proporção de 1:1. Para definir o substrato, nós realizamos um experimento piloto, no fim de 2012, no qual também estipulamos o tempo necessário para o enraizamento dos cladódios e a necessidade de colocar hormônios no substrato, para acelerar a formação de raízes. O resultado da presença do hormônio não foi significativo e a maior formação de raízes ocorreu com o substrato selecionado para realizar o plantio dos cladódios. O tempo necessário para que a maioria dos cladódios formasse raiz foi de dois meses. Portanto, durante este período, os cladódios foram colocados para crescer e formar raízes. No laboratório, as bandejas foram colocadas sob fonte de luz artificial, sendo estas alteradas de modo aleatório semanalmente. Adicionalmente, as plantas foram regadas em dias alternados. Cerca de 30% dos cladódios foram perdidos, sendo que os demais emitiram sobrevivem e emitiram raízes. Estes últimos foram plantados em tubetes, identificados pelo indivíduo e local de coleta da planta no campo ( $N_{\text{total}}$  de cladódios = 4.006), para que fossem aleatoriamente dispersos entre as estações experimentais no campo.

### *Variação altitudinal das estações experimentais*

Para avaliar o efeito das condições ambientais no desempenho das espécies, montamos jardins experimentais em diferentes posições geográficas na Serra do Mar, no sudeste do Brasil, visto que esta é a região que apresenta a maior riqueza de *Rhopsalis* (Tabela 1). Selecionamos quatro áreas na faixa altitudinal de 0 a 200m, tendo em vista a heterogeneidade ambiental presente na Mata Atlântica em pequenas altitudes e duas áreas na faixa altitudinal de 700-900 m, a fim de investigar como variações ambientais em luminosidade e temperatura poderiam incidir sobre sobrevivência e crescimento destas espécies (Anexo 2). Para cada área, as plantas foram distribuídas aleatoriamente em dez blocos experimentais, que foram posteriormente distribuídos entre ambientes ensolarados ou sombreados.

### *Coleta de informações sobre as variáveis ambientais: temperatura e luminosidade*

A fim de caracterizar condições de luminosidade e temperatura, foi instalado pelo menos um *datalogger* em cada área (HOBO Pendant Temperature/ Light Data Logger 64k-UA-002-64) alternando-se a posição do datalogger entre ambientes ensolarados e sombreados entre as réplicas de áreas para as altitudes: baixa costeira, baixa interior e elevada (Tab. 1).

### *Distribuição das estações experimentais*

Entre novembro e dezembro de 2013, as estações experimentais foram montadas no campo. Neste momento, as plantas foram distribuídas em dez parcelas por área. Em cada área havia, aproximadamente, 35 indivíduos de *R. oblonga* e 17 de *R. crispata*. As espécies foram distribuídas nas parcelas aleatoriamente, mantendo uma célula da parcela vazia entre plantas. Em cada parcela, havia sempre as duas espécies. Em cada área, somando-se as dez parcelas, foram distribuídas aproximadamente 500 cladódios, sendo em torno de 340 de *R. oblonga* e 160 de *R. crispata*. Considerando todas as estações experimentais foram distribuídos 4.006 cladódios, sendo 2.703 pertencentes a *R. oblonga* e 1.303 pertencentes a *R. crispata*.

### *Transplantes Recíprocos*

Tendo em vista o padrão de distribuição das espécies observado na figura 1 e a heterogeneidade espacial presente na Mata Atlântica em pequenas escalas, nos perguntamos se a variação nas condições ecológicas de matas de uma mesma altitude seria suficiente para alterar o desempenho das espécies. Para testar isso, selecionamos duas áreas onde encontramos populações abundantes das espécies, na faixa 30m a 120m, para realizar transplantes recíprocos. *R. oblonga* apresenta uma população abundante no Núcleo Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar - PESM), portanto, esta foi uma das áreas selecionadas, com 110m de altitude, em média. *R. crispata* possui uma população abundante na Ilhabela (PESM), portanto, esta foi a outra área escolhida por nós, com 37m de altitude, em média. Em ambas as áreas, a distribuição das plantas na parcela foi feita da mesma maneira que nas demais áreas. No total, 500 cladódios foram distribuídos em cada área, contemplando as condições sombreadas e ensolaradas. Para estas áreas, colocamos dois dispositivos para monitorar luminosidade e temperatura, sendo um alocado em parcela sombreada e outro em ensolarada).

### *Controle genético*

Para oito indivíduos de *R. crispata*, e quinze indivíduos de *R. oblonga*, foi possível ter, no mínimo, quatro cladódios por indivíduo em cada uma das condições ambientais (sombreado e ensolarado), em todas as áreas. Nestes casos, como a replicação em laboratório foi vegetativa, pudemos observar o mesmo genótipo exposto a diferentes condições ambientais e comparar o seu desempenho médio em sobrevivência, controlando a variação genética.

### *Medidas de desempenho biológico: sobrevivência e crescimento*

Uma vez instalado o experimento, para acessar o desempenho dos indivíduos em cada área, tomamos dados das plantas aproximadamente a cada mês. No total, foram 12 censos de sobrevivência e crescimento, de dezembro de 2013 a abril de 2015. Nós não pudemos medir o desempenho reprodutivo das plantas porque somente dois indivíduos chegaram a florescer. Observamos que em populações naturais, é comum muitos

indivíduos não florescerem. Para avaliar o crescimento das plantas, tomamos dados da emissão de novos brotos.

## *Análises estatísticas*

### *Modelos Mistos de Regressão Logística*

Para comparar as diferenças entre as espécies, altitudes e microhabitats no que diz respeito ao crescimento e sobrevivência utilizamos modelos mistos de regressão logística. As razões para esta escolha são devido ao delineamento de amostragem hierárquico que apresenta em sua estrutura fatores fixos e randômicos e a natureza binária da variável resposta (brota vs. não brota para crescimento, e vivo-morto para sobrevivência). Para entrada de dados nos modelos, utilizamos as proporções de cladódios que sobrevivem, ou crescem, por parcela ou por indivíduo de cada espécie, sendo a variável resposta um vetor combinado de vivos-mortos, ou brota vs. não brota (Crawley, 2013). A função de ligação utilizada no modelo foi logito (*link="logit"*), visto que os erros tem distribuição binomial.

As variáveis explanatórias em que estávamos interessados eram as espécies, as altitudes e as condições ambientais das parcelas (microhabitat). Estas variáveis foram tratadas como fatores fixos, sendo elas categóricas, uma vez que possuíamos estações experimentais em três altitudes, dois tipos de microhabitat (sombreado ou ensolarado) e duas espécies. Neste caso, os valores dos parâmetros apresentados pelos modelos são diferenças de médias (Crawley, 2013).

Os modelos foram ajustados através do Método da Máxima Verossimilhança, o qual estima os parâmetros escolhendo os valores de maneira a maximizar a probabilidade de se encontrar os valores observados. A seleção de modelos foi feita utilizando o critério de Informação de Akaike corrigido (AICc), o qual penaliza modelos mais complexos, a não ser que os parâmetros adicionem informação importante para explicar os dados (Crawley, 2013). Inicialmente, nós testamos a melhor estrutura dos fatores randômicos, onde comparamos os modelos com todos os fatores fixos, mas diferentes fatores aleatórios. Os modelos foram montados permitindo que os fatores aleatórios interferissem somente no intercepto. A hierarquia da amostragem foi descrita na estrutura do modelo como cladódio agrupado em parcelas sombreadas e ensolaradas em cada área, áreas agrupadas nas altitudes para cada uma das espécies.

Após definir a estrutura dos fatores randômicos, nós comparamos os modelos variando os fatores fixos, incluindo também um modelo nulo (onde não haviam fatores fixos). Dessa maneira, conseguimos testar a importância das variáveis explanatórias para descrever o padrão que observávamos nos dados. Quando havia mais de um modelo em que o AICc não variava em mais de duas unidades ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ), ambos foram considerados igualmente plausíveis. A comparação dos modelos foi feita utilizando o pacote *MuMIn* no R (Barton, 2014). Os valores de  $p$  foram extraídos com auxílio do pacote *lmerTest* também no R.

Gráficos gerais dos resíduos dos modelos foram plotados e um padrão aleatório foi observado, cumprindo com uma das premissas para se utilizar tais modelos (Crawley, 2013). Também testamos se os dados se apresentavam altamente dispersos, tanto para sobrevivência quanto para crescimento e não foi encontrado tal padrão.

Os gráficos apresentados aqui foram plotados a partir dos modelos selecionados, utilizando resíduos como a mera diferença entre o que o modelo propõe de valor para aquela combinação de fatores e os dados (*type="resp"*) (Crawley, 2013).

Nós também comparamos o desempenho dos mesmos genótipos nas diferentes estações. Neste caso, mantivemos os mesmos fatores fixos, porém alterando a estrutura dos fatores randômicos, para a qual também comparamos os modelos através do AICc. Neste caso, além da estrutura hierárquica do experimento, também foram adicionados os indivíduos como fatores randômicos, aninhados dentro de cada espécie.

Na comparação dos transplantes recíprocos, deixamos de ter altitude como um fator fixo, porque não existem réplicas de altitude neste caso. Os fatores fixos testados foram espécie e microhabitat. Todas as análises foram realizadas utilizando o pacote *lme4* no R (Bates *et al.* 2014).

## **Resultados**

### *Fatores abióticos: Temperatura e Luminosidade*

A temperatura e luminosidade médias foram distintas nas três altitudes e microhabitats (Tabs. 2 e 3). As altitudes baixa interior e baixa costeira apresentaram temperaturas médias e mínimas similares e diferentes das áreas de altitude elevada. Já para a luminosidade, os maiores valores foram registrados para as baixas altitudes costeiras. Os valores mais baixos de temperatura mínima foram registrados nas áreas de altitude elevada. Quanto às temperaturas máximas, no geral, as três áreas já não seguem padrões distintos.



Entretanto, podemos observar que as maiores temperaturas foram registradas para as condições de microhabitat ensolarado. Os maiores valores de temperatura máxima foram registrados para as altitudes baixa costeira. Em alguns momentos, as áreas de baixa altitudes costeiras apresentam taxas de luminosidade similares entre os diferentes microhabitats, mas no geral há uma diferença abrupta entre as intensidades de luz registradas para as condições de sombreamento e ensolaradas.

### *Experimentos de transplante*

#### *Medidas de Desempenho: Sobrevivência*

No fim de 2013, nós realizamos um experimento de transplante de 4.006 plantas, sendo 2703 de *R. oblonga* e 1303 de *R. crispata*. Em abril de 2015, 1.799 haviam morrido, sendo que dessas, 1560 pertenciam a *R. oblonga* e 647 a *R. crispata*. No geral, a porcentagem de sobrevivência média para as espécies foi semelhante. A média de sobrevivência de *R. crispata* só foi maior que a de *R. oblonga* em ambientes ensolarados nas áreas de baixa altitude costeiras. As maiores médias de sobrevivência para ambas as espécies foram observadas nas altitudes elevadas, sendo que nas altitudes baixas de interior foram observadas as menores médias. Entretanto, o cálculo do coeficiente de variação (CV) indica que a média pode ser pouco representativa (Tab. 4).

As diferenças nas taxas de sobrevivência são explicadas tanto pela espécie como pelo microhabitat e altitude (Tab. 5). Ambas as espécies apresentaram padrões semelhantes de sobrevivência em relação às altitudes. Nas altitudes mais baixas (10-30m), houve sobrevivência alta. Ao elevar um pouco a altitude (30-160m), as duas espécies apresentaram baixa sobrevivência, a qual aumenta nas altitudes elevadas (760-900m). A variação de microhabitat também teve efeitos semelhantes para ambas as espécies, a sobrevivência foi muito maior nas áreas ensolaradas. Entretanto, as consequências do sombreamento foram mais marcadas para *R. crispata* (Tab. 6).

Para as áreas costeiras, a sobrevivência de *R. oblonga* não foi diferenciada entre ambientes sombreados e ensolarados, sendo estas as únicas condições onde a sobrevivência de *R. crispata* foi maior que a de *R. oblonga* (Fig. 4).

## *Medidas de Desempenho: Crescimento*

Das 2207 plantas que sobreviveram, 1093 apresentavam brotos e, portanto, cresceram até Abril de 2015. Dentre essas, 242 pertenciam a *R. crispata* e 851 a *R. oblonga*. Indicando que, em média, *R. crispata* teve uma probabilidade menor de brotar que *R. oblonga* (Tab. 7). Para as duas espécies, as maiores médias de brotamento foram nas áreas de altitudes baixas costeiras, não havendo diferenças marcantes quanto ao micro-habitat, com exceção da altitude baixa de interior.

Enquanto espécie, microhabitat e altitude explicam a probabilidade de sobrevivência, espécie e altitude explicam a probabilidade de emissão de brotos. A condição de microhabitat no qual as parcelas foram instaladas (sombreada ou ensolarada) não alteraram significativamente a probabilidade de apresentar brotos e, portanto de crescer, das plantas. O modelo selecionado possui o efeito aditivo de espécie e altitude somado a interação entre estas duas variáveis (Tab. 8 e 9).

A quantidade média de plantas que brotaram difere para cada espécie, sendo que *R. oblonga* apresentou média maior que *R. crispata* na quantidade média de plantas que brotam. Além disso, a probabilidade de brotar diferiu entre as altitudes e entre as espécies, o que fica evidente no modelo pela interação entre essas variáveis. As médias de brotamento das altitudes baixas costeiras não diferiram do brotamento das de altitudes elevadas, entretanto, foram significativamente maiores que as de altitudes baixas de interior.

O padrão observado para *R. oblonga* foi de redução no brotamento com o aumento da altitude. Já *R. crispata* diferiu de *R. oblonga* pois os menores valores de brotamento foram observados para as altitudes na faixa de 30 a 160m (Baixa Interior) (Figura 8).

Não só a maioria das plantas brotaram na faixa de altitude de 10-130m, como as plantas apresentaram uma maior quantidade de brotos. Além disso, as plantas que apresentaram as quantidades máximas de brotamento (dez para *R. oblonga* e quatro para *R. crispata*) estavam nas altitudes baixa costeiras (Fig. 6).

### *Padrão de sobrevivência quando há controle genético*

No total, pudemos ter o controle genético de 3.046 plantas, que correspondiam a cladódios de oito indivíduos de *R. crispata*, e quinze indivíduos de *R. oblonga*. Estas haviam sido distribuídas nas duas condições ambientais (sombreado e ensolarado), em todas as estações experimentais, portanto em todas as altitudes. Dessas, 2.305 eram pertencentes a *R. oblonga*, sendo que 1.355 sobreviveram, e 741 eram pertencentes a *R. crispata* e 405 sobreviveram.

As três variáveis independentes (espécie, microhabitat e altitude), continuaram explicando significativamente as taxas de sobrevivência, mesmo quando bloqueamos a variação genotípica (Tab. 10).

Nas altitudes mais baixas (10-30m), houve sobrevivência elevada para as duas espécies. Já nas áreas consideradas baixas interior (30-160m), as duas espécies apresentaram as menores taxas de sobrevivência, a qual aumentou nas altitudes elevadas (760-900m), mas ainda não atinge os valores observados para as áreas baixas costeiras. A variação de microhabitat também teve efeitos semelhantes para ambas as espécies, com o aumento da sobrevivência quando em condições ensolaradas. Entretanto, observamos que, para *R. crispata*, as áreas baixas interiores intensificaram a mortalidade mais do que para *R. oblonga*. Além disso, nas áreas elevadas, *R. oblonga* também apresentou melhor desempenho, em termos de sobrevivência. Porém, comparativamente, *R. oblonga* não apresentou um incremento tão elevado ao de *R. crispata* quando colocada em áreas ensolaradas (Tab. 11).

Ao observarmos o desempenho, em quantidade média de cladódios que sobreviveram em cada condição de microhabitat, por altitude, verificamos que, no geral, os mesmos genótipos apresentaram melhor desempenho quando colocados em áreas ensolaradas. Também, como as análises anteriores já indicaram, o pior desempenho, para ambas as espécies, ocorreu nas altitudes baixas de interior (Fig. 10).

### *Transplantes Recíprocos*

No fim de 2013, também realizamos um experimento de transplante recíproco com 765 plantas, sendo 580 de *R. oblonga*, das quais 298 morreram, e 185 de *R. crispata*, das quais 111 morreram.

Obtivemos dois modelos que explicaram as taxas de sobrevivência, ou seja, que apresentaram  $\Delta AICc < 2$ . Em um deles, somente o microhabitat pode explicar a sobrevivência. No outro modelo, tanto a Espécie, quanto o microhabitat (sombreado ou ensolarado) explicaram a sobrevivência, porém, somente com efeito aditivo das variáveis, sem efeito de interação (Tab. 12). Como ambos os modelos foram considerados plausíveis, utilizamos o modelo que utiliza as duas variáveis, tanto Espécie como microhabitat para interpretar os dados. Esta escolha foi feita com base em todos os outros resultados que obtivemos.

As espécies diferiram em seu desempenho, sendo que *R. oblonga* apresentou maiores taxas de sobrevivência que *R. crispata*. Além disso, para as duas espécies, estar em ambiente ensolarado teve efeito de aumentar a sua sobrevivência (Tab. 13 e Fig. 8).

## Discussão

### *Variação no desempenho biológico das espécies dependendo da localização espacial*

O desempenho biológico de diversos indivíduos de *R. crispata* e *R. oblonga* foi avaliado em um experimento onde mudamos as condições ambientais às quais os indivíduos estavam expostos, tanto variando a altitude, quanto as condições de luminosidade. *R. oblonga* apresentou melhor desempenho que *R. crispata*, tanto em sobrevivência como em probabilidade de brotar, na maioria das condições as quais ela foi exposta. Este resultado era esperado, uma vez que *R. oblonga* ocorre em uma maior variação altitudinal. Como as populações da espécie estão sob condições ambientais variadas, uma vez que o aumento da área geográfica também ocasiona o aumento da heterogeneidade ambiental, espera-se que as espécies sejam mais tolerantes a mudanças (Sheth & Angert, 2014). As variações que observamos na temperatura ao longo do gradiente altitudinal demonstram que *R. oblonga* está sob variações maiores de condições ambientais que *R. crispata* em sua área natural de ocorrência.

Para *R. crispata*, que ocorre em áreas com menor variação altitudinal, observamos diminuição nas taxas de sobrevivência nas altitudes baixas interior. Entretanto, não foi observada diferença entre a altitude baixa costeira e elevada, conforme esperávamos. Em geral, plantas com hábito epifítico vivem em dinâmicas de

metapopulação (Johansson *et al.*, 2012). Para populações que apresentam esta dinâmica, frequentemente, não se observa a adaptação local e a diferenciação genética esperada em características que interferem no desempenho no ambiente (Kawecki & Ebert, 2004; Hereford, 2009). Para que ocorra a adaptação local, algumas condições interferem, como a variabilidade genética apresentada pela população e a herdabilidade das características adaptativas (Kawecki & Ebert, 2004). Contudo, a adaptação local não deve ser estipulada com base em uma única medida de desempenho biológico.

Uma vez que indivíduos de *R. crispata* consigam alcançar as altitudes elevadas, eles são capazes de sobreviver e crescer. Entretanto, as maiores quantidades de brotos emitidos foram observados para as altitudes baixas (Fig. 9). Angert e Schemske (2005) afirmaram que, em populações periféricas, a observação do declínio do desempenho da espécie é provavelmente resposta ao ambiente desfavorável, o que diminui a abundância da espécie, e evidencia relação de melhor desempenho nos ambientes de origem, sendo um indicativo de adaptação local. Quando sob condições não favoráveis, as espécies se limitam à sua habilidade de adquirir recursos primários, e esperaríamos investimento secundário em crescimento, sendo os recursos primeiramente destinados à sobrevivência. Este argumento justificaria o menor crescimento de *R. crispata* em áreas de altitude Elevada. Possivelmente, as condições ambientais sob as quais as plantas ficam expostas quando em altitudes elevadas prejudiquem o seu crescimento. Nossos dados mostram que nas altitudes Elevadas, são observadas valores limites de temperaturas mínimas e a importância da temperatura na manutenção dos sistemas fisiológicos para qualquer organismo é largamente reconhecida (Angert, 2006).

Em um estudo publicado em 2013, Guaraldo e col, evidenciaram que espécies do gênero *Rhipsalis* representam um exemplo de especialização na dispersão de suas sementes. Eles destacaram que a ave responsável por fazer a dispersão das espécies deste gênero, se alimenta e dispersa rapidamente as sementes, não atingindo grandes distâncias. Essa informação, somada ao baixo desempenho que *R. crispata* apresenta nas áreas intermediárias, nos indica que, possivelmente as matas presentes nestas altitudes atuem como barreiras para o estabelecimento e dispersão de *R. crispata*. Porém, para tal afirmação, são necessários estudos que verifiquem o estabelecimento de *R. crispata* em seus estágios iniciais de vida.

Adicionalmente, *R. crispata*, por ser uma espécie considerada rara (Taylor & Zappi, 2004), e mais frequente nas altitudes baixas (Fig. 3), possui uma menor probabilidade de atingir as altitudes elevadas. Além do mais, ambas as espécies parecem

ter boa parte de sua reprodução realizada de forma vegetativa (observação pessoal), o que restringe a sua capacidade de dispersão por sementes. Se ordenarmos as probabilidades de acordo com o ciclo de estabelecimento de um indivíduo: 1º) probabilidade de dispersar; 2º) probabilidade de sobreviver; 3º) probabilidade de crescer; a probabilidade final para *R. crispata* se manter em altitudes elevadas é menor do que em baixas altitudes.

Marcadamente, a luminosidade influenciou a sobrevivência de ambas as espécies. Contudo, *R. crispata* se mostrou mais sensível a restrição na quantidade de luz disponível. Janzen (1967), postulou que a sensibilidade à mudança de condições ambientais seria promovida por um menor contato com essa ao longo da história evolutiva do grupo. *R. oblonga* ocorre em um gradiente altitudinal maior e, portanto, suporta mais variações de condições ambientais que *R. crispata*. As características de uma espécie, que a permitem sobreviver e crescer em um ambiente, são moldadas ao longo do tempo evolutivo (Futuyma, 2009). E, mudanças evolutivas nos atributos das espécies podem levar a mudanças também nas capacidades adaptativas dessas espécies às condições ambientais (Holt, 2003; Wiens & Donoghue, 2004). Assim, ocorre um processo dinâmico e interativo que gera mudanças nas características das espécies e estas influenciarem as condições que a espécie é capaz de tolerar (Chase & Leibold, 2003). Este cenário, se torna particularmente interessante quando se trata de espécies irmãs, já que neste caso, a divergência das espécies a partir de um ancestral comum já ocorreu, e assim, é possível investigar acerca das diferentes estratégias adaptativas que cada espécie apresenta ao seu ambiente local.

Ainda, nossos resultados indicaram que há menor diferença na temperatura entre condições de microhabitat nas áreas de baixa altitude. Esta condição somada a menor diferença de desempenho em condições de sombreamento distintos em áreas de baixa altitude, pode indicar que é nessa altitude onde ocorre uma maior quantidade habitats adequados para *R. crispata*.

Soberón (2007), destacou que as variáveis ambientais podem ter diferentes papéis em delimitar a distribuição das espécies. Ele argumentou que alguns fatores ecológicos podem ser alterados pelos próprios organismos. Recursos ambientais, por exemplo, podem ser consumidos e as populações podem impactar ou competir por eles, como por exemplo nutrientes no solo. Já as condições ambientais não são alteradas pelos organismos. No experimento apresentado neste estudo, nós alteramos as condições ambientais as quais as plantas estavam expostas. Mas, nós não avaliamos, por

exemplo, a competição entre as plantas, já que cada planta possuía seu substrato, restrito ao tubete em que estava. Desta maneira, fatores bióticos também podem estar atuando para gerar o padrão observado na figura 3 e que não foram medidos neste estudo. Dados de herbivoria das plantas também foram coletados ao longo do experimento e possivelmente auxiliem na compreensão dos mecanismos que estão gerando tal padrão.

Sob o mesmo raciocínio, de que as variáveis apresentam diferentes impactos sob a delimitação da área de distribuição das espécies, podemos concluir que as variáveis ambientais interferem na delimitação da ocorrência das espécies em diferentes momentos do ciclo de vida. Nossos resultados indicam que a sobrevivência é mais afetada pela luminosidade do que o crescimento, o qual possivelmente é mais afetado pela variação de temperatura (Angert, 2006).

### *Trade-offs e diferenciação adaptativa*

Ainda que tenhamos observado diferenciação na capacidade adaptativa das espécies com relação às mudanças em altitude e condições de luminosidade, as áreas de distribuição de *R. crispata* estão contidas na área de distribuição de *R. oblonga*. Warren e col. (2008), sugeriram que há uma forte associação entre a similaridade do nicho e o grau de sobreposição na distribuição das espécies, de maneira que eles esperam a simpatria local entre espécies que apresentam nichos similares. Entretanto, os mesmos autores destacaram que espécies aparentadas filogeneticamente raramente ocupam nichos idênticos. *R. crispata* e *R. oblonga* apresentam padrões gerais semelhantes, contudo a sensibilidade a mudanças nas condições ambientais é distinta, o que diferencia a distribuição altitudinal das espécies.

Há um único momento em que o desempenho de *R. crispata* é maior, em termos de sobrevivência, que o de *R. oblonga*: em condições de microhabitat ensolarado em baixas altitudes. As temperaturas máximas observadas nesta área (Fig. 6), se distinguindo entre as condições de microhabitat ensolarado e sombreado, podem assumir papel protagonista em gerar este padrão (Fig. 7), já que estas podem se tornar fontes de pressão de seleção. Além disso, o aumento constante na quantidade de luz nem sempre levará a um incremento no desempenho. Quantidades excessivas de luz podem ocasionar danos no aparato fotossintético da plantas, que necessita estar adaptado para tolerar tais condições. Cactaceae constitui uma família adaptada para lidar com quantidades de luz excessivas (Taylor & Zappi 2004; Hunt *et al.*, 2006). A

maioria dos cactos apresentam caules suculentos e habitam regiões áridas ou semi-áridas, entretanto, o grupo de cactos epífitos apresentam alterações morfológicas, como: raízes adventícias; caules em forma de folhas; menor capacidade de estocar água; perda de colênquima, tecido associado a sustentação e suporte para a posição ereta; e redução ou perda de espinhos (Calvente, 2010). Estas alterações, provavelmente, os permitiu viver em outros habitats, mas restringiram o seu desempenho em regiões com maiores temperaturas e intensidades de luz. Tanto *R. crispata* quanto *R. oblonga*, sendo cactos epífitos e espécies irmãs, compartilham dessas características, porém *R. crispata* apresenta cladódios suculentos e, inclusive, aparelho fotossintético adaptado para lidar com maiores quantidades de luz (dados não apresentados). Nossos resultados indicam que, possivelmente, neste momento, há a ocorrência de *trade-offs* entre as espécies. Holt (2003), indicou que ao observar populações distribuídas em espaços heterogêneos, caso a seleção favorecesse fenótipos diferentes, seria um indício de conflito entre atributos. As matas de altitude baixa interior apresentam dossel mais elevado e uma menor quantidade de microhabitats ensolarados, um melhor desempenho neste ambiente requer uma melhor habilidade de aproveitamento de luz que pode fragilizar o fotosistema quando exposto em condições de incidência de luz elevada, o que é mais frequente nas matas de baixa altitude, ou de encosta.

Lowry e col. (2008), observaram mudanças morfológicas e diferenciação genética entre populações de *Mimulus*, advindas de ambientes costeiros e de interior, caracterizando a adaptação divergente entre populações naturais a ambientes diferenciados, mesmo em pequenas escalas espaciais. Neste caso, nem todas as populações da espécie apresentarão a mesma amplitude do nicho, e a diferenciação ecológica entre elas irão formar ecotipos (Clausen *et al.*, 1940). Os mesmos autores concluíram, através de transplantes recíprocos, que havia forte isolamento reprodutivo entre as populações e destacaram que a divergência adaptativa, devido a diferenças de habitat, possui um papel fundamental na formação de novas espécies. Esta aparente falta de correlação entre a escala geográfica e a magnitude da adaptação local demonstram claramente o papel de fatores ecológicos como direcionadores da diferenciação adaptativa (Agren & Schemske, 2012).



## Conclusões

Nossos experimentos de transplante indicam que a distribuição altitudinal de *Rhipsalis oblonga* e *R. crispata* é explicada pelo desempenho diferenciado das espécies de acordo com a sua sensibilidade às condições ambientais: *R. oblonga* apresenta maior tolerância a mudanças ambientais, e por isso, é capaz de ocorrer em variações mais amplas de altitude, já *R. crispata* é mais sensível a variações nas condições ambientais, o que restringe a amplitude altitudinal de ocorrência da espécie.

## Referências Bibliográficas

- ÅGREN, J.; SCHEMSKE, D. W. Reciprocal transplants demonstrate strong adaptive differentiation of the model organism *Arabidopsis thaliana* in its native range. **New Phytologist**, v. 194, n. 4, p. 1112-1122, 2012;
- ANGERT, A. L.; SCHEMSKE, D. W. The evolution of species' distributions: reciprocal transplants across the elevation ranges of *Mimulus cardinalis* and *M. lewisii*. **Evolution**, v. 59, n. 8, p. 1671-1684, 2005;
- ANGERT, A. L. Demography of central and marginal populations of monkeyflowers (*Mimulus cardinalis* and *M. lewisii*). **Ecology**, v. 87, n. 8, p. 2014-2025, 2006a;
- ANGERT, A. L. Growth and leaf physiology of monkeyflowers with different altitude ranges. **Oecologia**, v. 148, n. 2, p. 183-194, 2006b;
- ANGERT, A. L. The niche, limits to species' distributions, and spatiotemporal variation in demography across the elevation ranges of two monkeyflowers. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. supplement 2, p. 19693-19698, 2009;
- BARTON, K. (2014) **MuMIn**: Multi-Model Inference. R package <http://CRAN.Rproject.org/package=MuMIn>.
- BATES, D., MAECHLER, M., BOLKER, B. & WALKER, S. (2014) **lme4**: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package, <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- CALVENTE, A. **Filogenia molecular, evolução e sistemática de *Rhipsalis* (Cactaceae)**, 195p, 2010.
- CALVENTE, A. *et al.* Molecular phylogeny, evolution, and biogeography of South American epiphytic cacti. **International Journal of Plant Sciences**, v. 172, n. 7, p. 902-914, 2011;
- CARNAVAL, A. C. *et al.* Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. **Science**, v. 323, n. 5915, p. 785-789, 2009;

CARNAVAL, A. C.; MORITZ, C. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 7, p. 1187-1201, 2008;

CARNAVAL, A. C., *et al.* Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1792, p. 20141461, 2014;

CLAUSEN, JENS C., DAVID D. KECK, AND WILLIAM M. HIESEY. **Experimental studies on the nature of species**. Vol. 1, Effects of varied environments on western North American plants. Carnegie Institution of Washington Publication 520. Washington, DC: Carnegie Institution of Washington. 1940.

CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. **Ecological niches: linking classical and contemporary approaches**. University of Chicago Press, 2003, 207p;

CRAWLEY, M. J. **The R book**. 2ed, (John Wiley & Sons Ltd: United Kingdom), 1060p. 2013.

FRANÇA, V. B. **Modelagem da distribuição geográfica e conservação de duas espécies ameaçadas de *Rhipsalis* (Cactaceae) na Mata Atlântica**, 88p., 2014.

FREITAS, M. F. Cactaceae da área de proteção ambiental da Massambaba, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia**, v. 42/44, n. 68/70, p. 67-91, 1990/92;

FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA; INPE (Instituto Nacional de Pesquisas Ecológicas). Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica/período 2008-2010. **São Paulo, Fundação SOS Mata Atlântica**, 2011;

FUTUYMA, D. J. Natural Selection and Adaptation. In: **Evolution**. 2 ed. (Sinauer, Sunderland, MA). 2009

FUTUYMA, D. J.; MORENO, G. The evolution of ecological specialization. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 19, p. 207-233, 1988;

IBGE (Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). **Censo demográfico 1991: Rio Grande do Sul**. IBGE, 1997;

GRINNELL, J. The niche-relationships of the California Thrasher. **The Auk**, v. 24, p. 427-433, 1917;

GUARALDO, A. C.; BOENI, B.; PIZO, M. A. Specialized Seed Dispersal in Epiphytic Cacti and Convergence with Mistletoes, **Biotropica**, v.45, n.4, p 465-473, 2013.

HEREFORD, J. A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. **The American Naturalist**, v. 173, n. 5, p. 579-588, 2009;

HOLT, R. D. On the evolutionary ecology of species' ranges. **Evolutionary Ecology Research**, v. 5, n. 2, p. 159-178, 2003;

HUNT, D.; TAYLOR, N.; CHARLES, G. **The New Cactus Lexicon** (DH Books: Milborne Port, UK), 2006.

HUTCHINSON, E. G. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 22, p. 415-427, 1957;

HUXMAN, T. E. *et al.* Photosynthetic resource-use efficiency and demographic variability in desert winter annual plants. **Ecology**, v. 89, n. 6, p. 1554-1563, 2008;

JANZEN, D. H. Why mountain passes are higher in the tropics. **The American Naturalist**, v. 101, n. 919, p. 233-249, 1967;

JOHANSSON, V.; RANIUS, T.; SNÄLL, T. Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. **Ecology**, v. 93, n. 2, p. 235-241, 2012;

KAWECKI, T. J.; EBERT, D. Conceptual issues in local adaptation. **Ecology letters**, v. 7, n. 12, p. 1225-1241, 2004;

KOROTKOVA, N. *et al.* What does it take to resolve relationships and to identify species with molecular markers? An example from the epiphytic Rhipsalideae (Cactaceae). **American Journal of Botany**, v. 98, n. 9, p. 1549-1572, 2011;

LOMBARDI, J. A. O gênero *Rhipsalis* Gartner (Cactaceae), no Estado de Sao Paulo. **Acta Bot. Brasil**, v. 9, n. 2, p. 151-161, 1995;

LOWRY, D. B.; ROCKWOOD, R. C.; WILLIS, J. H. Ecological reproductive isolation of coast and inland races of *Mimulus guttatus*. **Evolution**, v. 62, n. 9, p. 2196-2214, 2008;

MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 786-792, 2000;

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

RAMSEY, J.; BRADSHAW, H. D.; SCHEMSKE, D. W. Components of reproductive isolation between the monkeyflowers *Mimulus lewisii* and *M. cardinalis* (Phrymaceae). **Evolution**, v. 57, n. 7, p. 1520-1534, 2003;

RIBEIRO, M. C. *et al.* The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009;

SCHEMSKE, D. W. Adaptation and the origin of species. **The American Naturalist**, v. 176, n. 1, p. 4-25, 2010;

SHETH, S. N.; ANGERT, A. L. The evolution of environmental tolerance and range size: a comparison of geographically restricted and widespread *Mimulus*. **Evolution**, v. 68, n. 10, p. 2917-2931, 2014.

SEXTON, J. P. *et al.* Evolution and ecology of species range limits. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, v. 40, n. 1, p. 415-436, 2009;

SOBERÓN, J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. **Ecology letters**, v. 10, n. 12, p. 1115-1123, 2007;

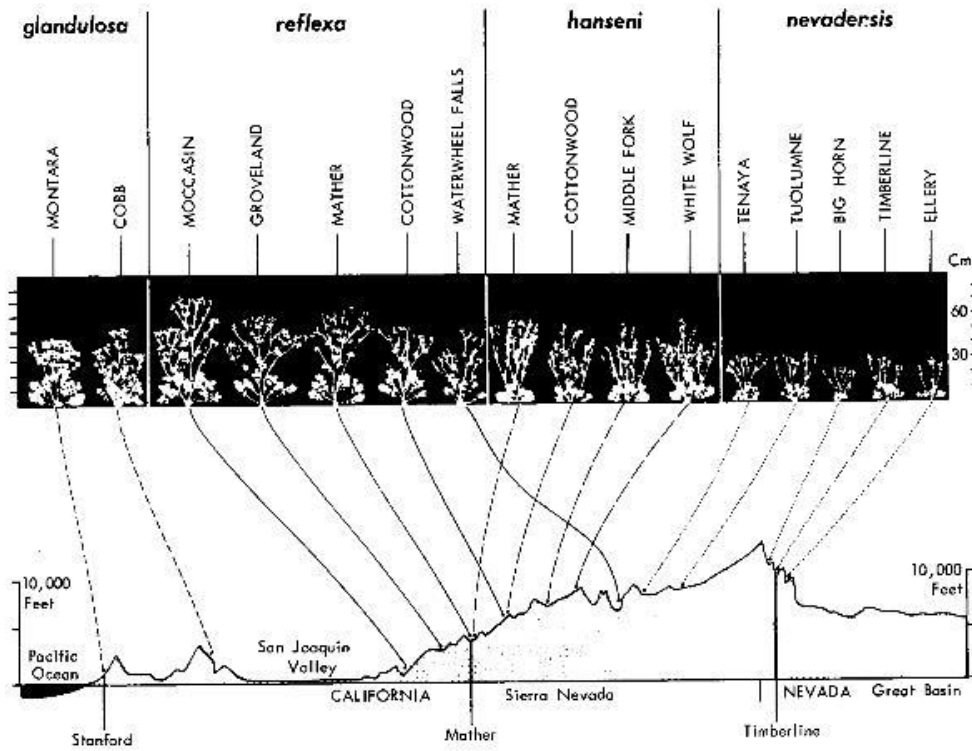
TAYLOR, N. P.; ZAPPI, D. C. **Cacti of eastern Brazil**. Royal Botanic Gardens, Kew, 2004, 499p;

VILLALOBOS, F.; RANGEL, T. F.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Phylogenetic fields of species: cross-species patterns of phylogenetic structure and geographical coexistence. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1756, p. 20122570, 2013;

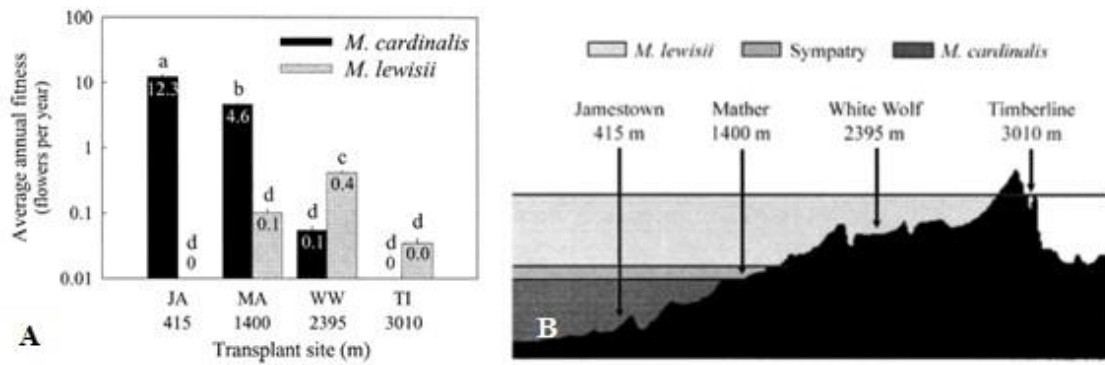
WARREN, D. L.; GLOR, R. E.; TURELLI, M. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. **Evolution**, v. 62, n. 11, p. 2868-2883, 2008;

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

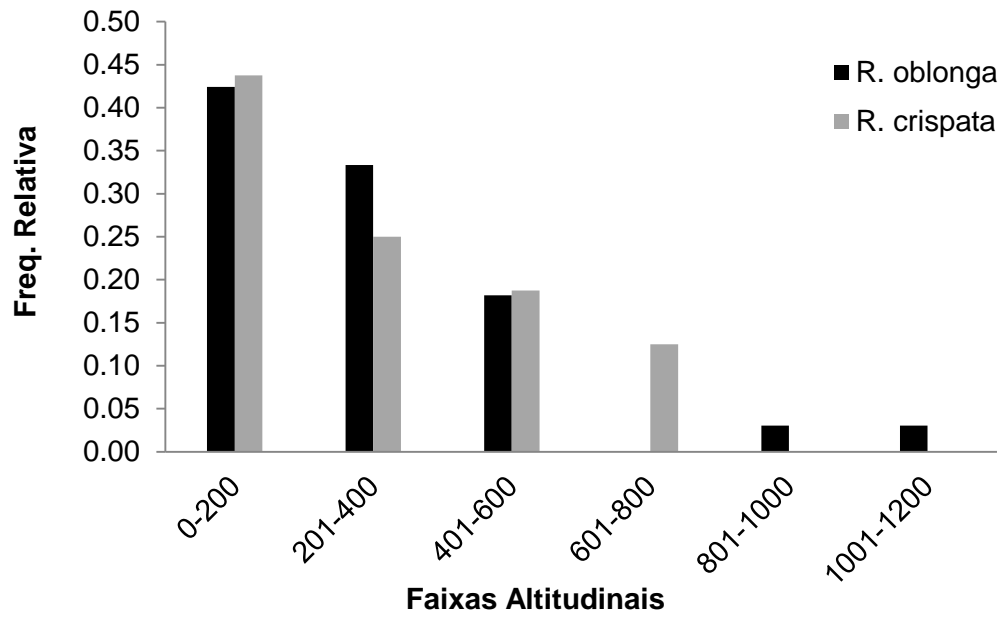
## Figuras



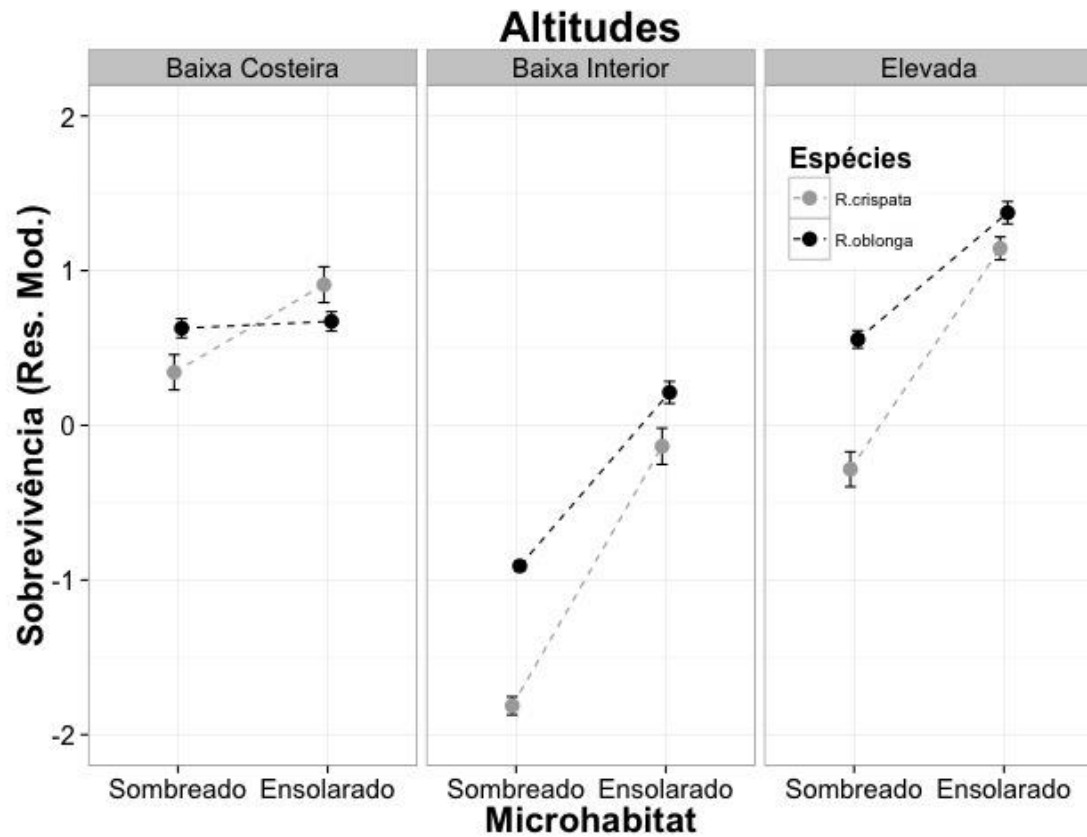
**Figura 1:** Variação no desempenho de indivíduos, de mesmo genótipo, quando transplantados ao longo de um gradiente ambiental, evidenciando as consequências da interação entre o genótipo e o ambiente para o desempenho do indivíduo (retirado de Clausen *et al.* 1940).



**Figura 2:** Variação de desempenho de duas espécies ao longo de um gradiente altitudinal. (A) Desempenho (medido em produção de flores por ano - eixo Y) de indivíduos de cada espécie, transplantados na sua área de ocorrência e além. A aptidão dos indivíduos foi maior quando em sua própria área de ocorrência. O desempenho deles diminuiu quando transplantadas para além de sua área de ocorrência. (B) Local de ocorrência natural das espécies e a localização dos sítios de transplante (retirado de Angert & Schemske, 2005).

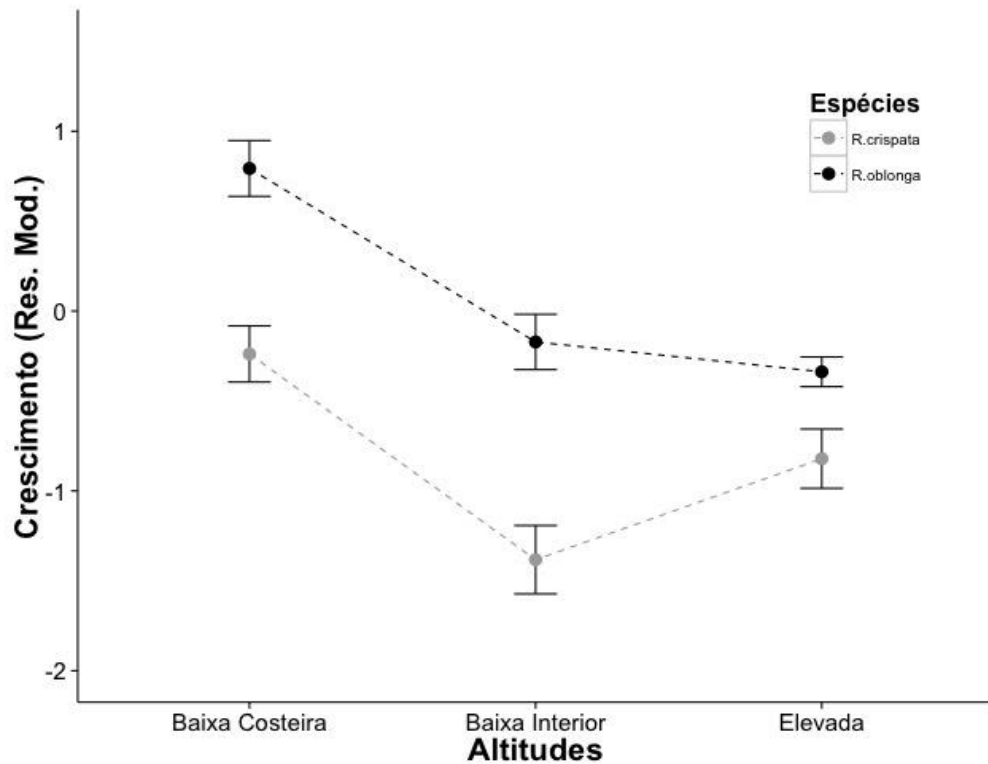


**Figura 3:** Distribuição altitudinal de *Rhipsalis oblonga* e de *R. crispata* com base em registros de herbários (N=65 registros).

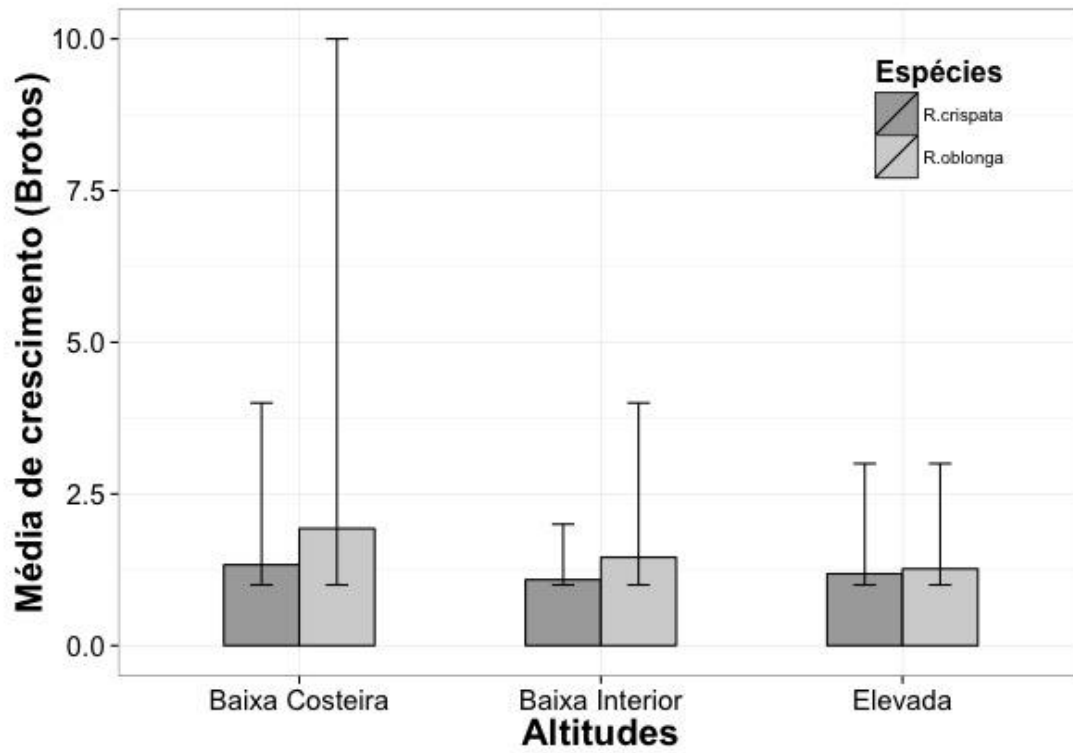


**Figura 4:** Valores médios de sobrevivência para determinada condição de micro-habitat em determinada altitude para cada uma das espécies. Descrição baseada no modelo com menor AICc para análise dos dados de sobrevivência no transplante de *Rhipsalis oblonga* e *R. crispata* para diferentes altitudes, em diferentes condições de luminosidade. O modelo possui efeito aditivo de todas as variáveis explanatórias (espécie; altitude; e microhabitat), além do efeito de interação entre as variáveis. O eixo Y representa a variação na sobrevivência residual, o que permite verificar a relação correta entre as diferentes condições e a sobrevivência, descartando a interferência de uma variável em outra.

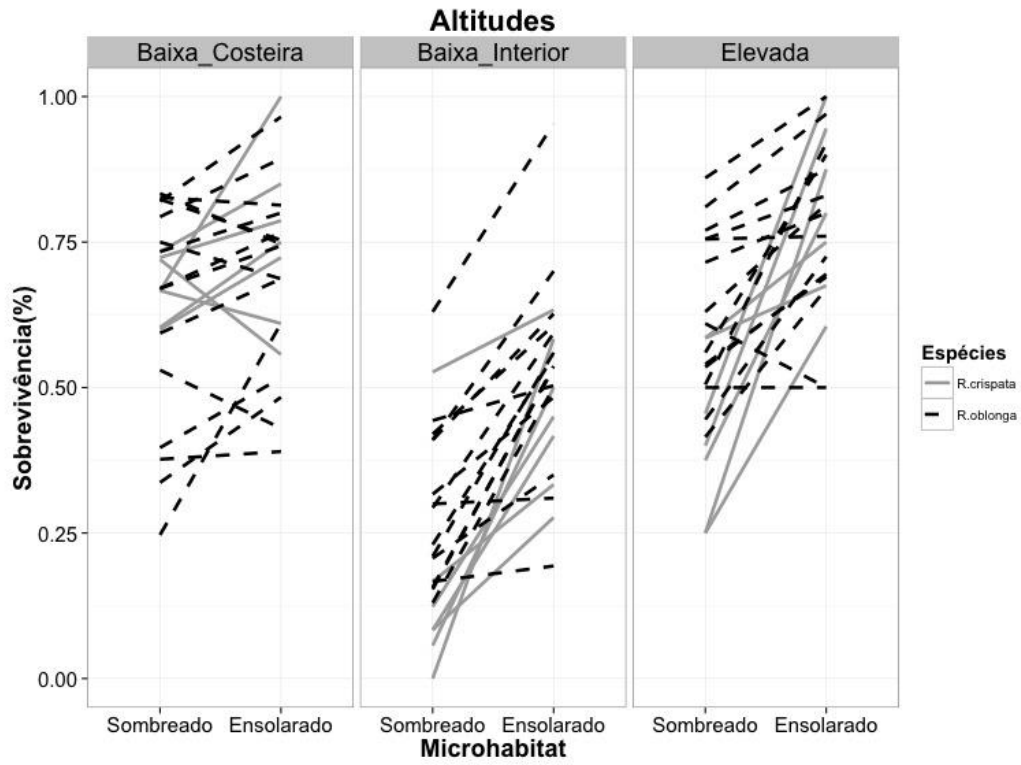




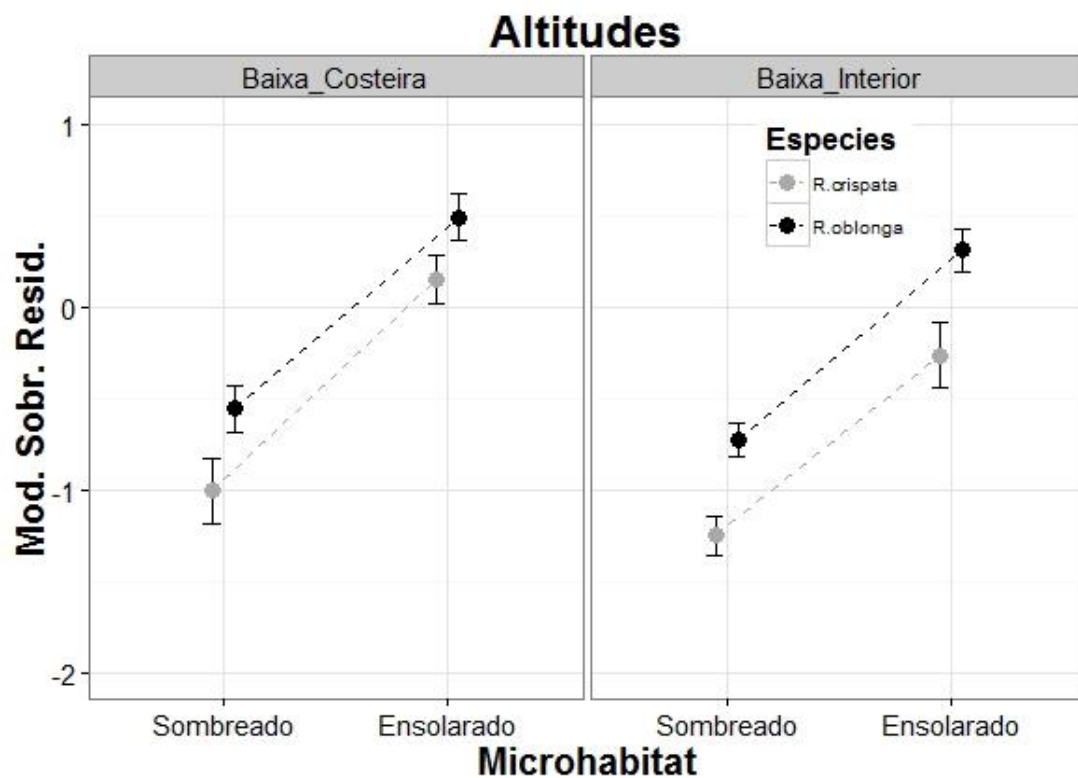
**Figura 5:** Quantidade média de plantas com brotos nas diferentes altitudes. Informação oriunda do modelo com menor AICc para analisar a probabilidade de brotar nas diferentes estações de transplante de *Rhipsalis oblonga* e *R. crispata* em diferentes altitudes. O modelo possui efeito aditivo de Espécie e Altitude, além do efeito de interação entre essas variáveis. O eixo Y representa crescimento previsto pelo modelo com exclusão da variação explicada por outras variáveis.



**Figura 6:** Quantidade média e variação de brotos de *Rhipsalis oblonga* e *R. crispata* emitidos entre altitudes e condições de luminosidade.



**Figura 7:** Sobrevivência média de cladódios por indivíduos, e portanto dos mesmos genótipos, de cada uma das espécies transplantadas, *Rhipsalis oblonga* e *R. crispata*, nas duas condições em que foram expostas nas estações de transplante, nas três faixas altitudinais.



**Figura 9:** Sobrevivência média por indivíduos de cada uma das espécies no experimento de transplante recíproco, nas duas condições em que foram expostas nas estações de transplante (sombreado e ensolarado), na faixa altitudinal de 10-160m.

## Tabelas

**Tabela 1.** Valores mínimos, máximos e médios de elevação das áreas selecionados para a montagem das estações experimentais.

<i>Altitudes</i>	<i>Mínimo(m)</i>	<i>Máximo(m)</i>	<i>Média (m)</i>
<i>Baixa Costeira</i>	11	125	51
<i>Baixa Interior</i>	31	158	103
<i>Elevada</i>	759	893	825

**Tabela 2.** Valores registrados no decorrer do experimento (Março/2014 – abril/2015) para a temperatura (°C) e luminosidade (Lux) nas três altitudes em que foram montadas estações experimentais ( baixa costeira: 10-130m; baixa interior: 30-160m; e elevada: 760-900m), em cada um dos microhabitats (S=sombreado, E= ensolarado);

Altitude (m)	10-130		30-160		760-900		
Microhabitat							
Temperatura °C	S	E	S	E	S	E	
( $\bar{x}$ ; min; max)							
Meses (2014-2015)	Março	24 (18,6; 35,4)	24,5 (19; 32,1)	23,4 (17,9; 31)	23,6 (18,5; 34,9)	18,7 (11,4; 27)	20,1 (12,6; 28,6)
	Abril	22 (15,1;29,2)	22,6 (15,4; 30,1)	21,3 (13,8; 27,4)	21,5 (13,1; 28)	16,5 (5,8; 22,7)	18 (8; 26,5)
	Maio	20,1 (14,4; 29,5)	20,9 (15,8; 31,6)	19,3 (14,2; 27,6)	19,5 (14,5; 24)	14,1 (6,7; 20,5)	15,8 (8,3; 25,2)
	Junho	20 (14,8; 28,8)	20,5 (14,3; 30)	19 (13,7; 26,1)	19,2 (13,9; 22,7)	13,9 (6,3; 19,2)	15,6 (7,2; 22,8)
	Julho	18,8 (13,7; 32,1)	19,3 (13,8; 28,3)	17,7 (13,7; 26,1)	18 (14,3; 22,2)	12,6 (5,9; 18,1)	14 (6,4; 22)
	Agosto	19,2 (14; 31,3)	19,5 (13,9; 33,6)	17,9 (12; 28,1)	18,1 (12,4; 23,6)	12,4 (2,3; 19,7)	14,1 (5,9; 24,5)
	Setembro	20,6 (15,5; 32,8)	21,3 (15,3; 37,7)	19,7 (14,4; 29,7)	19,7 (14,9; 27,7)	14,8 (6,2; 21,9)	16,3 (7,9; 26,4)
	Outubro	22,1 (15,7; 31,8)	22,7 (15,5; 52)	20,7 (14,7; 31,7)	20,7 (14,6; 30)	15,6 (8; 26)	17,1 (7,8; 32,3)
	Novembro	22,5 (17,5; 33,8)	23,4 (17,4;49,5)	21,9 (16,4; 29,3)	22,2 (16,7; 39,6)	17,3 (10,9; 23,5)	18,4 (11,4; 27,6)
	Dezembro	24,4 (18,6; 36,9)	24,9 (18; 46)	23,3 (17; 34)	23,8 (17,3; 40,2)	18,7 (9,6; 27,2)	20,1 (11,6; 30,2)
	Janeiro	26 (20,9; 38,3)	27,2 (21,3; 50,5)	25,3 (19,6; 32,1)	26 (20; 43,6)	18,7 (9,6; 27,2)	20,1 (11,6; 30,2)
	Fevereiro	25 (21,1; 36,7)	25,6 (20,9; 47,8)	24 (20,1; 32,2)	24,2 (20,4; 31,7)	19,3 ( 14,1; 24,4)	20,8 (16,4; 28,2)
	Março	23,5 (19,9; 31,3)	24,2 (20,1; 37,3)	22,9 (19,5; 28)	23,1 (19,8; 28,5)	18,4 (13,6; 23,6)	19,8 (14,2; 25,4)
	Abril	23,5 (21,7; 28,3)	23,4 (21; 26,9)	22,2 (20,9; 24,9)	-	-	19,2 (14,8; 25,2)

**Tabela 3.** Valores registrados no decorrer do experimento (Março/2014 – abril/2015) para a luminosidade (Lux) nas três altitudes em que foram montadas estações experimentais ( baixa costeira: 10-130m; baixa interior: 30-160m; e elevada: 760-900m), em cada um dos microhabitats (S=sombreado, E= ensolarado);

Altitude (m)		10-130		30-160		760-900	
Microhabitat							
Luminosidade Lux (X; max)		S	E	S	E	S	E
Meses (2014-2015)	Março	2276,2 (154312,1)	2718 (93689,5)	791,7(7233,4)	1319,6 (30311,3)	478,9 (3272,2)	851,2 (5511,1)
	Abril	948,8 (10677,8)	2031,5 (21355,7)	644,6 (8611,2)	961,5 (44089,2)	402,9 (2325)	704,2 (12400,1)
	Maio	778,4(8611,2)	2227,6 (93689,5)	555,8 (7533,4)	756,7 (19289)	376,5 (2669,5)	551,2 (3961,1)
	Junho	751,1 (7577,8)	2126 (49600,3)	427,5 (4477,8)	558,7 (5511,1)	338,5 (4822,3)	492 (4305,6)
	Julho	840 (38578)	2011,8 (38578)	449,5 (4650)	640,3 (22044,6)	870,7 (57867)	520,3 (4133,4)
	Agosto	1516,6 (93689,5)	2801,2 (79911,6)	659,1 (8611,2)	813,5 (6544,5)	401,8 (4305,6)	883,2 (44089,2)
	Setembro	1923,9 (63378,2)	4784,3 (121245,2)	1178 (42711,4)	1922,9 (137778,7)	569,5 (3616,7)	885,2 (17911,2)
	Outubro	2675,8 (126756,4)	9722,2 (220445,9)	1652,7 (52355,9)	2284,6 (170845,6)	1334,7 (68889,3)	854,3 (6200)
	Novembro	2266,4 (57867)	6578,1 (220445,9)	1233,9 (18600,1)	3472,6 (220445,9)	739,1 (8266,7)	732,6 (8266,7)
	Dezembro	3383,5 (115734,1)	10342,7 (220445,9)	1414,4 (18600,1)	3912,5 (159823,3)	1475,7 (88178,4)	1414,4 (60622,6)
	Janeiro	2311 (115734,1)	7497,9 (209423,6)	1380,7 (9644,5)	4067,5 (137778,7)	785,7 (6544,5)	1242,3 (30311,3)
	Fevereiro	1707,9 (66133,8)	6060,4 (209423,6)	1001,6 (8611,2)	1315,8 (12400,1)	595,3 (3788,9)	894,6 (16533,4)
	Março	1019,5 (19977,9)	2836,3 (88178,4)	599,1 (13089,0)	1081,9 (12400,1)	527,2 (3616,7)	(721,8; 5511,1)
	Abril	1046,3 (9644,5)	1570,5 (10333,4)	-	826,7 (2755,6)	-	634,5 (4133,4)

**Tabela 4.** Quantidades de plantas, de cada espécie, *R. crispata* e *R. oblonga*, colocadas inicialmente ( $N_i$ ) nas 3 altitudes selecionadas para o experimento de transplante, baixa costeira (10-130m), baixa interior (30-160m) e elevada (760-900m), em cada um dos microhabitats (S=sombreado, E= ensolarado); Quantidade de plantas que sobreviveram ( $N_f$ ); e Média ( $\bar{x}$ ) e Coeficiente de Variação (CV) das porcentagens de sobrevivência por parcela.

	<i>R. crispata</i>						<i>R. oblonga</i>					
	10-130m		30-160m		760-900 m		10-130m		30-160m		760-900 m	
	S	E	S	E	S	E	S	E	S	E	S	E
$N_i$	227	227	245	253	177	174	500	530	492	489	355	337
$N_f$	133	157	39	116	73	129	320	346	147	264	218	265
Sobr.	0.57±	0.68±	0.15±	0.47±	0.43±	0.75±	0.63±	0.65±	0.30±	0.55±	0.62±	0.75±
$\bar{x}$ ; (CV)	0.44	0.26	0.68	0.55	0.65	0.23	0.37	0.32	0.40	0.33	0.31	0.23



**Tabela 5.** Comparação entre o AICc do modelo selecionado, em relação ao modelo nulo; o Delta AICc ( $\Delta AICc$ ), que representa o quanto um modelo difere de outro; e o Peso do modelo (*Weight*), que representa a probabilidade do modelo selecionado ser o melhor a descrever os dados, dentro do conjunto de modelos testados. Os demais modelos apresentaram  $\Delta AICc > 2$ , por isso não estão sendo apresentados aqui. Esp=espécie; Mic=microhabitat; Alt= altitude. Modelo obtido com menor AICc, para os dados de sobrevivência, possui efeito aditivo de todas as variáveis explanatórias (espécie; altitude; e microhabitat) e também efeito de interação entre as variáveis.

	AICc	$\Delta AICc$	Peso ( <i>Weight</i> )
<b><i>Sobrevivência</i></b>			
Esp*Micro*Alt	858.7	0.00	0.713
Nulo	915.6	56.91	<0.001

**Tabela 6.** Estimativa dos parâmetros obtidos a partir dos modelos selecionados ( $\Delta AICc < 2$ ) testando o efeito do transplante de *Rhipsalis oblonga* e *R. crispata* para diferentes altitudes, em diferentes condições de luminosidade, sobre a sobrevivência. O modelo obtido com menor AICc possui efeito aditivo de todas as variáveis explanatórias (espécie; altitude; e microhabitat), além do efeito de interação entre as variáveis. Os resultados apresentados correspondem aos efeitos fixos, considerando a função de ligação logito.

Variável resposta	N	Preditores	Estimativa	p
<b>Sobrevivência</b>	4006	Intercepto	0,344	0,231
		Altitude Baixa Interior	-2,155	1,08e-07***
		Altitude Elevada	-0,618	0,164
		Espécie <i>R. oblonga</i>	0,28	0,053 .
		Microhabitat Ensolarado	0,57	0,069 .
		Baixa Interior* <i>R. oblonga</i>	0,60	0,000 ***
		Elevada* <i>R. oblonga</i>	0,52	0,008**
		Baixa Interior* Ensolarado	1,08	0,104*
		Elevada* Ensolarado	0,82	0,08 .
		<i>R. oblonga</i> * Ensolarado	-0,54	0,000 ***

\*\*\*  $p < 0,0001$  \*\*  $p < 0,001$  \*  $p < 0,01$  .  $p < 0,05$  .  $p < 0,10$

**Tabela 7.** Quantidades de plantas, de cada espécie, *R. crispata* e *R. oblonga*, que sobreviveram ( $N_t$ ) nas 3 altitudes selecionadas para o experimento, baixa costeira (10-130m), baixa interior (30-160m) e elevada (760-900m) nas duas condições de micro-habitat (S=sombreado, E=ensolarado); Quantidade de plantas que emitiram novos brotos e, portanto, cresceram ( $N_b$ ); e Porcentagem média ( $\bar{x}$ ) e Coeficiente de Variação (CV) de plantas que emitiram novos brotos por parcela..

	<i>R. crispata</i>						<i>R. oblonga</i>					
	10-130m		30-160m		760-900 m		10-130m		30-160m		760-900 m	
	S	E	S	E	S	E	S	E	S	E	S	E
$N_t$	133	157	34	116	70	148	320	346	152	264	221	246
$N_b$	68	65	5	30	21	53	235	232	64	127	100	93
Crescimento	0,49±	0,38±	0,16±	0,21±	0,2±	0,3±	0,64±	0,63±	0,44±	0,48±	0,40±	0,39±
( $\bar{x}$ ; CV)	0,41	0,49	1,8	0,92	1,21	0,61	0,41	0,34	0,70	0,39	0,46	0,24

**Tabela 8.** Valores obtidos de AICc para o modelo selecionado, bem como o Delta AICc ( $\Delta AICc$ ) deste com o modelo nulo, e a probabilidade deste ser o melhor modelo a descrever os dados, na coluna Peso (*Weight*). Os demais modelos apresentaram  $\Delta AICc > 2$ , por isso não estão sendo apresentados aqui. Esp=espécie; Mic=microhabitat; Alt= altitude. O modelo obtido com menor AICc possui efeito aditivo de duas (Espécie e Altitude) das variáveis explanatórias testadas e também o efeito de interação entre estas variáveis.

	AICc	$\Delta AICc$	Peso ( <i>Weight</i> )
<b><i>Crescimento</i></b>			
Esp*Alt	682.8	0.00	0.524
Nulo	763.6	80.78	0

**Tabela 9.** Estimativa dos parâmetros obtidos a partir dos modelos selecionados ( $\Delta AICc < 2$ ) testando o efeito do transplante sobre o crescimento de *Rhipsalis oblonga* e *R. crispata* para diferentes altitudes em diferentes condições de luminosidade. O modelo obtido com menor AICc possui efeito aditivo de duas das variáveis explanatórias testadas (Espécie e Altitude), além do efeito de interação entre estas variáveis. Os resultados apresentados correspondem aos efeitos fixos, considerando a função de ligação logito.

Variável resposta	N	Preditores	Estimativa	p
<b>Crescimento</b>	2207	Intercepto	-0,233	0,360
		Altitude Baixa Interior	-1,113	0,002**
		Altitude Elevada	-0,533	0,14
		Espécie <i>R. oblonga</i>	1,069	3,09e-12***
		Baixa Interior* <i>R. oblonga</i>	0,09	0,72
		Elevada* <i>R. oblonga</i>	-0,63	0,007**

\*\*\*  $p < 0,0001$  \*\*  $p < 0,001$  \*  $p < 0,01$  \*  $p < 0,05$  .  $p < 0,10$

**Tabela 10.** Valores obtidos de AICc para o modelo selecionado, bem como o Delta AICc ( $\Delta$ AICc) deste com o modelo nulo, evidenciando também o poder explicativo do modelo selecionado, na coluna Peso (*Weight*). Esp=espécie; Mic=microhabitat; Alt= altitude. O modelo obtido com menor AICc possui efeito aditivo das três variáveis explanatórias testadas (espécie; microhabitat e altitude), e também o efeito de interação entre essas variáveis.

	AICc	$\Delta$ AICc	Peso ( <i>Weight</i> )
<b><i>Crescimento</i></b>			
Esp*Mic*Alt	1306.7	0.00	0.869
Nulo	1437.0	130.4	<0.001

**Tabela 11.** Estimativa dos parâmetros obtidos a partir dos modelos selecionados ( $\Delta AICc < 2$ ) testando o efeito do transplante de *Rhipsalis oblonga* e *R. crispata* para diferentes altitudes, em diferentes condições de luminosidade, sobre a sobrevivência, com controle do genótipo. O modelo obtido com menor AICc possui efeito aditivo de todas as variáveis explanatórias (espécie; altitude; e microhabitat), além do efeito de interação entre as variáveis. Os resultados apresentados correspondem aos efeitos fixos, considerando a função de ligação logito.

Variável resposta	N	Preditores	Estimativa	p
<i>Sobrevivência</i>	3.046	Intercepto	0,56	0,07 .
		Altitude Baixa Interior	-2,29	2,34e-10***
		Altitude Elevada	-0,79	0,042 *
		Espécie <i>R. oblonga</i>	0,16	0,58
		Microhabitat Ensolarado	0,61	0,002 **
		Baixa Interior* <i>R. oblonga</i>	0,66	0,003 **
		Elevada* <i>R. oblonga</i>	0,58	0,017*
		Baixa Interior* Ensolarado	0,89	1,76e-06***
		Elevada* Ensolarado	0,92	2,16e-05***
		<i>R. oblonga</i> * Ensolarado	-0,52	0,009 **

\*\*\*  $p < 0,0001$  \*\*  $p < 0,001$  \*  $p < 0,01$  .  $p < 0,05$  .  $p < 0,10$

**Tabela 12.** Valores obtidos de AICc, bem como o Delta AICc ( $\Delta AICc$ ); e o poder explicativo do modelo selecionado, na coluna Peso (*Weight*). Esp=espécie; Mic=microhabitat. Modelos testados para comparar a importância das variáveis explanatórias em determinar a sobrevivência. Todos os modelos apresentados possuem Delta AICc ( $\Delta AICc$ ) menor ou igual a 2, portanto considerados igualmente plausíveis, com exceção do modelo nulo.

	AICc	$\Delta AICc$	Peso ( <i>Weight</i> )
<b><i>Sobrevivência</i></b>			
Mic	356.5	0	0.44
Esp+Mic	356.6	0.11	0.42
Nulo	400.1	43.57	0



**Tabela 13.** Estimativa dos parâmetros obtidos a partir do modelo de menor AICc, testando o efeito do transplante recíproco de *Rhipsalis oblonga* e *R. crispata* para diferentes altitudes, em diferentes condições de luminosidade, sobre a sobrevivência, com controle do genótipo. O modelo obtido possui efeito aditivo de espécie e microhabitat, sem o efeito de interação entre as variáveis. Os resultados apresentados correspondem aos efeitos fixos, considerando a função de ligação logito.

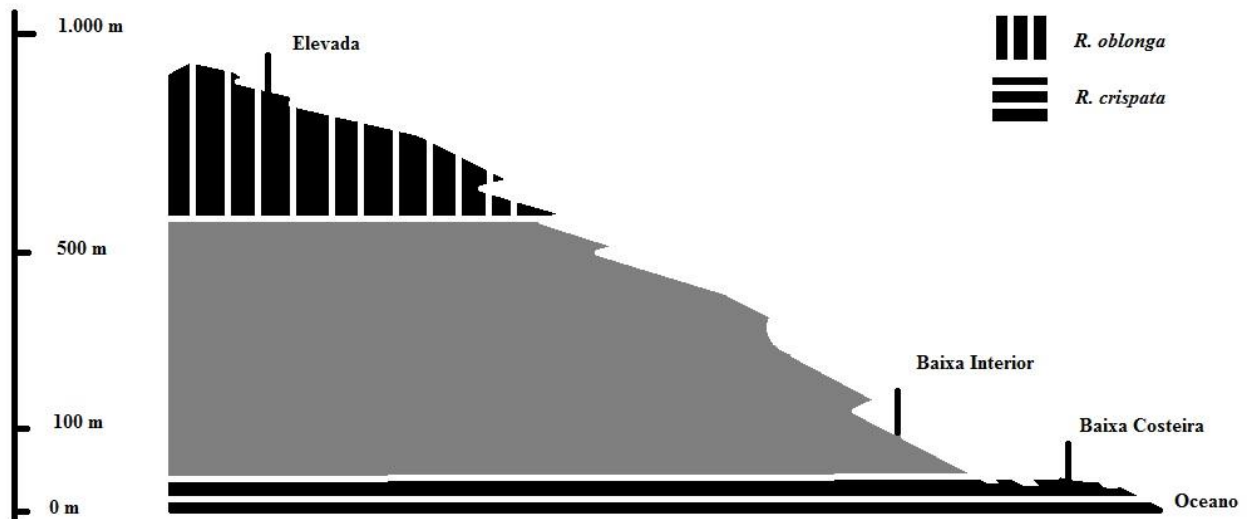
Variável resposta	N	Preditores	Estimativa	p
<b>Sobrevivência</b>	765	Intercepto	-1,11	8.26 e-05***
		Espécie <i>R. oblonga</i>	0,47	0,141
		Microhabitat Ensolarado	1,04	3,29e-11***

\*\*\*  $p < 0,0001$  \*\*  $p < 0,001$  \*  $p < 0,01$  .  $p < 0,05$  .  $p < 0,10$

## Anexos



**Anexo 1.** Hábito epifítico de *R. oblonga* e *R. crispata* , respectivamente, em Trilha do Jatobá (PESM- Núcleo Picinguaba), e no caminho da praia Jabaquara (PESM – Núcleo Ilha Bela).



**Anexo 2.** Representação das estações de transplante ao longo do gradiente de elevação da Serra do Mar, no Sudeste do Brasil, ressaltando a área de distribuição altitudinal das duas espécies selecionadas para estudo: *R. oblonga* e *R. crispata*. Em cinza está representada a área de distribuição sobreposta das duas espécies.