

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

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. Conseqüentemente, 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;

Conclusão

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;