

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE GENÉTICA

Milene Ferreira Barcellos

**O USO DE DADOS GENÉTICOS NA CONSERVAÇÃO DA FAMÍLIA
BROMELIACEAE: REVISÃO E AVALIAÇÃO DA DIVERSIDADE GENÉTICA**

Porto Alegre, RS
2019

Milene Ferreira Barcellos

**O USO DE DADOS GENÉTICOS NA CONSERVAÇÃO DA FAMÍLIA
BROMELIACEAE: REVISÃO E AVALIAÇÃO DA DIVERSIDADE GENÉTICA**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado como requisito
parcial para obtenção do título de
Bacharel em Ciências Biológicas
da Universidade Federal do Rio
Grande do Sul.

Orientadora: Dra. Fernanda Bered

Coorientadora: Ma. Laís Mara Santana Costa

Porto Alegre, RS

Junho de 2019

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, aos meus pais Rose e Cláudio que sempre foram muito presentes em todas as etapas da minha vida, me incentivando, apoiando os meus sonhos e me ensinando tanto: obrigado por tudo que vocês tornaram e tornam possível.

Aos melhores amigos que conheci quando entrei na UFRGS em 2014, Pâmela, Bruna Cláudia, Mark, Bruna, Heitor e todos os Marcinetes: fizemos tanto juntos e criamos um afeto real uns pelos os outros, sou grata por tudo que vocês me ensinam. Às minhas amigas desde sempre: Julliane, Clara e Gabriela, tenho muito amor por vocês e pela forma como estão presentes em todas conquistas, fases e momentos importantes da minha vida.

Finalmente, agradeço à minha orientadora Prof^a. Fernanda e coorientadora Laís, que foram as minhas guias durante todas as fases dessa monografia, sempre dispostas a me dar todo o suporte necessário.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS E TABELAS.....	6
RESUMO.....	8
1. INTRODUÇÃO.....	10
1.1 A família Bromeliaceae.....	10
1.2 Biogeografia histórica.....	12
1.3 Ocupação de Biomas, Conservação e Ameaças.....	15
1.4 Genética da Conservação.....	17
1.5 Fatores Ecológicos determinantes na estrutura genética de plantas.....	20
1.5.1 Fatores Ecogeográficos e Distribuição Geográfica.....	20
1.5.2 Sistema de cruzamento e modo de reprodução.....	21
1.5.3 Mecanismo de Polinização.....	22
1.5.4 Dispersão de Sementes.....	24
1.5.5 Tamanho Populacional.....	24
1.6 Análise Molecular da diversidade e Marcadores Moleculares.....	25
1.7 Uso de microssatélites na análise de diversidade genética de plantas.....	28
1.8 Índices de diversidade genética.....	29
1.9 OBJETIVOS.....	32
2. METODOLOGIA.....	33
2.1 Revisão da literatura.....	33
2.2 Coleta de dados.....	34
2.3 Mapas.....	35
2.4 Análises.....	35
3. RESULTADOS.....	37
4. DISCUSSÃO.....	61

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	67
---	-----------

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

Figura 1. Frequência da transferência de marcadores microsatélites originalmente desenvolvidos para espécies da subfamília Bromelioideae.

Figura 2. Frequência da transferência de marcadores microsatélites originalmente desenvolvidos para espécies da subfamília Pitcairnioideae.

Figura 3. Frequência da transferência de marcadores microsatélites originalmente desenvolvidos para espécies da subfamília Tillandsioideae.

Figura 4. Localização de populações das subfamílias Bromelioideae (círculos azuis), Pitcairnioideae (triângulos vermelhos) e Tillandsioideae (quadrados verdes) em relação aos biomas brasileiros.

Figura 5. Localização das populações da subfamília Bromelioideae.

Figura 6. Localização das populações da subfamília Pitcairnioideae.

Figura 7. Localização das populações da subfamília Tillandsioideae.

Figura 8. Status de Conservação em nível nacional das subfamílias Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae de acordo com a frequência de táxons em cada categoria de ameaça.

Figura 9. Status de Conservação em nível subnacional das subfamílias Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae de acordo com a frequência de táxons em cada categoria de ameaça.

Tabela 1. Total de táxons amostrados por subfamília a partir dos 48 estudos com microsatélites analisados nesse trabalho.

Tabela 2. Número total de táxons utilizados para obter os valores médios, mínimos e máximos do número de populações, indivíduos e marcadores analisados e dos índices de diversidade genética. No número de táxons existem repetições de algumas espécies que foram analisadas em diferentes estudos.

Tabela 3. Subfamílias, espécies, número de populações (Nº pops), indivíduos amostrados (Nº ind), marcadores microssatélites nucleares utilizados (Nº SSRs), médias dos índices de diversidade genética (RA, H_O , H_E , F_{IS}), Sistema de Cruzamento, Mecanismo de Dispersão de Sementes, Agentes Polinizadores, Bioma e Status de Conservação para cada espécie analisada nos 48 estudos analisados pelo presente trabalho. Siglas: BA (Bahia); ES: Espírito Santo; MG: Minas Gerais; MS: Mato Grosso do Sul; PB: Paraíba; PE: Pernambuco; PR: Paraná; RJ: Rio de Janeiro; RN: Rio Grande do Norte; RS: Rio Grande do Sul; SC: Santa Catarina; SE: Sergipe; SP: São Paulo; AR: Argentina; BO: Bolívia; CR: Costa Rica; GF: Guiana Francesa; MX: México. NA: Não ameaçada; DD: Deficiente de Dados; LC: Pouco Preocupante; NT: Quase Ameaçada; VU: Vulnerável; EN: Em perigo; CR: Criticamente em perigo; EX: Extinta. – espécies sem dados, * espécies que apresentam reprodução clonal.

Tabela 4. Médias dos índices de diversidade genética (RA (Riqueza Alélica), H_O (Heterozigosidade Observada), H_E (Heterozigosidade Esperada), F_{IS} (Coeficiente de Endogamia)) de acordo com Sistema de Cruzamento, Agentes Polinizadores, Mecanismo de Dispersão de Sementes, Amostragem em Unidades de Conservação e Subfamílias. Para as análises das comparações das médias dos grupos Sistema de Cruzamento, Agentes Polinizadores e Subfamílias foram realizados testes de Kruskal-Wallis. E para os grupos Mecanismo de Dispersão de Sementes e Amostragem em Unidade de Conservação foram realizados testes de Mann-Whitney. As letras ao lado das médias indicam diferenças entre os subgrupos analisados considerando um valor de $p < 0,05$ para os testes Kruskal-Wallis ($p < 0,05$ ajustados para o Teste de Dunn) e um valor de $p < 0,05$ para os testes de Mann-Whitney. N significa o número amostral para cada subgrupo. - subgrupo com número amostral insuficiente para fazer a análise.

RESUMO

A família Bromeliaceae é uma das grandes famílias de angiospermas monocotiledôneas quase exclusivamente neotropical, tradicionalmente dividida em três subfamílias: Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae. A partir de uma revisão de estudos de diversidade genética usando marcadores microssatélites (SSRs), foi analisada a variação de Riqueza Alélica (RA), Heterozigosidades Esperada (H_E) e Observada (H_O) e Coeficiente de Endogamia (F_{IS}) de acordo com sistema de cruzamento (fecundação cruzada, autofecundação ou sistema misto), síndrome de dispersão de sementes (anemocoria ou zoocoria), síndrome de polinização (anemofilia ou zoofilia) e amostragem dentro vs. fora de Unidades de Conservação. Também foi analisado o status de conservação das espécies analisadas e a amostragem nos biomas brasileiros. No total, 55 táxons foram amostrados: 15 da subfamília Bromelioideae, 22 da Pitcairnioideae e 18 da Tillandsioideae. O número de *loci* de microssatélites desenvolvidos nos trabalhos avaliados foi de 38 marcadores para Bromelioideae, 100 para Pitcairnioideae e 51 para Tillandsioideae, totalizando 189 *loci* de microssatélites. Os SSRs desenvolvidos para Bromeliaceae frequentemente são aplicados em subfamílias diferentes da original. A maioria dos trabalhos publicados analisou espécies alógamas com dispersão anemocórica, ornitófilas e amostradas fora de Unidades de Conservação, a maior parte ocorrendo na Mata Atlântica. Espécies alógamas apresentaram uma média de H_O maior do que espécies autógamias (0,482 e 0,278, respectivamente). Já o F_{IS} de espécies alógamas (0,133) foi menor do que de espécies autógamias (0,387). Isso pode ser explicado pelo fato de que a fecundação cruzada mantém níveis elevados de diversidade genética dentro das populações. Quanto à síndrome de polinização, espécies ornitófilas apresentaram um valor médio de H_E de 0,547, enquanto para espécies polinizadas por vertebrados o valor médio de H_E foi de 0,344. Quanto à síndrome de dispersão de sementes, espécies anemocóricas apresentaram valores médios de H_O e F_{IS} iguais a 0,378 e 0,303, respectivamente; para espécies zoocóricas, esses valores foram iguais a 0,501 e 0,085, respectivamente. Na dispersão pelo vento, poucas sementes são transportadas a longas distâncias, explicando o valor médio de H_O mais baixo. Além disso, o movimento limitado de

sementes estimula a endogamia, o que pode explicar o valor médio mais alto de F_{IS} . Já a dispersão por animais tem o efeito contrário. Considerando as subfamílias, Bromelioideae apresentou um valor médio de H_O (0,501) consideravelmente mais alto do que Pitcairnioideae e Tillandsioideae (0,390 e 0,394, respectivamente). Esses valores podem ser explicados pelas diferentes síndromes de polinização das subfamílias: enquanto a ornitofilia é a principal síndrome de polinização para Tillandsioideae e Bromelioideae, para Pitcairnioideae a entomofilia é mais comum. A ornitofilia aumenta a variabilidade genética dentro das populações. Isso explica a maior média para H_O apresentada por Bromelioideae, mas não explica a média de H_O mais baixa para Tillandsioideae, já que a maioria das espécies amostradas para essa subfamília apresentavam entomofilia como síndrome de polinização. Espécies polinizadas por insetos exibem diversidade genética intrapopulacional reduzida. Quanto ao status de conservação, a maioria das espécies se encontra fora de listas oficiais de espécies ameaçadas ou em categorias de ameaça, podendo ser explicado pelo endemismo e ocorrência em biomas ameaçados, como a Mata Atlântica.

Palavras-chave: Bromeliaceae, Microsatélites, Riqueza Alélica, H_E , H_O , F_{IS} , Diversidade Genética.

1. INTRODUÇÃO

1.1 A família Bromeliaceae

A família Bromeliaceae é uma das grandes famílias de angiospermas monocotiledôneas quase exclusivamente neotropical (Wanderley & Martins, 2007), sendo composta por oito subfamílias: Brocchinioideae, Bromelioideae, Hechtioideae, Lindmanioideae, Navioideae, Pitcairnioideae, Puyoideae e Tillandsioideae (Givnish *et al.*, 2007), com 3590 espécies em 75 gêneros (Gouda *et al.*, cont. atual.).

Morfológica e anatomicamente distinta, a família Bromeliaceae se encontra atualmente na Ordem Poales (APG, 2016). Antes da proposta da divisão em oito subfamílias (Givnish *et al.*, 2007), a família era tradicionalmente dividida em três subfamílias: Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae. Em Pitcairnioideae predominam espécies terrestres com sementes aladas; já a Tillandsioideae é principalmente epifítica, apresentando sementes plumosas; enquanto Bromelioideae é uma combinação de ambas, com frutos carnosos (Dahlgren *et al.*, 1985; Smith & Downs 1974, 1977, 1979).

Considerada como um “grupo clímax”, a família apresenta uma grande variação nas suas características. Alguns aspectos são únicos desse grupo, como as especializações para economia de água (cisterna), folhas xeromórficas, pétalas com pêlos absorventes e tecido de armazenamento de água (Dahlgren *et al.*, 1985). Quase dois terços de todas as espécies de bromélias possuem fotossíntese CAM (*Crassulacean Acid Metabolism* ou metabolismo ácido das crassuláceas; Crayn *et al.*, 2000), o que, associado com a suculência, proporciona uma forma de reduzir a transpiração e tolerar períodos de seca intensa. A maioria dos representantes das subfamílias Tillandsioideae e Bromelioideae apresenta folhas com tricomas, responsáveis pela absorção de água e nutrientes, facilitando a ocupação de ambientes epifíticos (McWilliams, 1974; Benzing, 1980, 2000 *apud* Givnish *et al.*, 2004). Essas duas subfamílias seguiram caminhos evolutivos paralelos para se tornarem altamente epifíticas e dependentes de adaptações foliares e fotossíntese CAM (Benzing, 2000).

A família, conhecida pela sua recente radiação adaptativa (Benzing, 2000), é predominantemente neotropical, concentrando-se nas Américas Central e do Sul e restrita ao Hemisfério Ocidental, ocorrendo na América Andina desde a Patagônia e Terra do Fogo, ao sul, até o México, ao norte (Dahlgren *et al.*, 1985). A única exceção é *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbr. que ocorre na costa oeste do continente africano (Smith & Downs, 1974).

Dentre as famílias de plantas, Bromeliaceae é uma das que apresenta a maior diversidade de modos de polinização (revisado por Zanella *et al.*, 2012). As bromélias desenvolveram atributos florais com grande pluralidade de cores, formas e aromas, relacionados com a atração de polinizadores (Benzing, 2000). A ornitofilia é a síndrome de polinização que prevalece na família, sendo beija-flores (Trochilidae) os agentes polinizadores mais comuns de Bromeliaceae. Também ocorre polinização por insetos, especialmente abelhas, e por morcegos (Dahlgren *et al.*, 1985). Além disso, há espécies capazes de autogamia. A principal síndrome de polinização para as subfamílias Tillandsioideae e Bromelioideae é ornitofilia, enquanto que em Pitcairnioideae a entomofilia é mais comum (Benzing, 2000).

A família Bromeliaceae tem uma diversa gama de usos. O seu representante mais popular *Ananas comosus* (L.) Merr, o abacaxi, tem grande importância econômica: é uma das frutas tropicais mais populares no mundo, sendo amplamente cultivada. Além disso, espécies da família também são utilizados para a fabricação de roupas com suas fibras (*Aechmea magdalenae* (André) André ex Baker, *Ananas comosus*, *Neoglaziovia variegata* (Arruda) Mez e *Tillandsia usneoides* (L.) L.), para a produção de combustível (*Puya weberbaueri* Mez, na região sul dos Andes), para uso medicinal, como a *Tillandsia usneoides* (L.) L. ou Barba-de-velho. Além disso, pelo menos 25 espécies de bromélias possuem propriedades terapêuticas e várias podem ser usadas como ornamentais (Benzing, 2000).

As bromélias também têm importante papel ecológico devido a fauna associada, que vai desde primatas que se alimentam das inflorescências jovens e da água acumulada nas cisternas de diversas espécies (*Aechmea tessmannii*

Harms, *A. tillandsioides* (Mart. ex Schult. & Schult.f.) Baker, *A. zebrina* L.B.Sm., *Guzmania acuminata* L.B.Sm., *G. eduardi* André ex Mez, *G. melinonis* Regel e *G. monostachia* (L.) Rusby ex Mez), até anfíbios que usam as cisternas de bromélias epifíticas como habitat e fonte de nutrientes (Benzing, 2000).

1.2 Biogeografia histórica

Segundo Givnish *et al.* (2007), a família Bromeliaceae surgiu no Escudo das Guianas no norte da América do Sul, espalhando-se posteriormente de forma centrípeta para o Novo Mundo. Também alcançou o oeste da África por um processo de dispersão a longa distância relativamente recente, há cerca de 10 milhões de anos (Givnish *et al.*, 2004). Nas últimas décadas, muitas tentativas de inferir relações entre as subfamílias de Bromeliaceae e seus gêneros têm sido feitas através de dados morfológicos e moleculares (Givnish *et al.*, 2004; 2007; 2011).

Na base da filogenia de Bromeliaceae estão os gêneros *Brocchinia* Schult. & Schult.f. e *Lindmania* Mez, ambos endêmicos ao Escudo das Guianas, indicando que a família teria surgido lá e invadido centralmente parte das Américas Central e do Sul, assim como o oeste do continente Africano. As linhagens atuais de *Brocchinia* começaram a se diversificar há 20 milhões de anos, tendo o gênero surgido em baixas elevações e mais tarde desenvolvido adaptações para a escassez de nutrientes, como a fixação de N₂ e carnivorismo, que dependiam da evolução das cisternas e tricomas absorventes para ocupar habitats úmidos e extremamente pobres nutricionalmente nas grandes elevações do Escudo das Guianas (Givnish *et al.*, 2004).

Assim, as linhagens modernas de bromélias começaram a divergir há pelo menos 20 milhões de anos e colonizar áreas mais secas e periféricas na América Central (*Hechtia* Klotzsch) e norte da América do Sul (Tillandsioideae) há 15 milhões de anos. A invasão do norte dos Andes e da América Central provavelmente ocorreu de forma independente por pelo menos três grandes linhagens: as “tillandsioides superiores” (*Guzmania* Ruiz & Pav., *Tillandsia* L., *Vriesea* Lindl.) começando há 12,7 milhões de anos; *Fosterella* L.B.Sm., há 11,5

milhões de anos; e *Puya* Molina, ao longo dos Andes, há 9,1 milhões de anos (Givnish *et al.*, 2007).

Houve pelo menos três eventos de colonização do Escudo Brasileiro pela família Bromeliaceae: o primeiro por *Cottendorfia* Schult. & Schult.f. vindo do Escudo das Guianas há cerca de 10,2 milhões de anos; por *Dyckia* Schult. & Schult.f. e *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult.f. da região central dos Andes há cerca de 8,1 milhões de anos; e pelas Bromelioideae superiores há 5,7 milhões de anos. Além disso, espécies de outros grupos, como *Guzmania-Tillandsia-Vriesea*, também colonizaram independentemente essa área (Givnish *et al.*, 2007).

A maior parte da diversidade atual de bromélias é formada por linhagens que surgiram há apenas 15 milhões de anos, incluindo Tillandsioideae, Bromelioideae, e os grandes gêneros *Pitcairnia* L'Hér., *Navia* Schult. & Schult.f., *Dyckia*, *Hechtia* e *Puya* (Givnish *et al.*, 2007). Houve um período de 61 milhões de anos entre o surgimento da família Bromeliaceae e a divergência das linhagens modernas. Esse longo intervalo sugere a ocorrência de muitos eventos de extinção nesse período, explicando a posição morfológica isolada das bromélias (Givnish *et al.*, 2004).

Durante os últimos 15 milhões de anos, quando as bromélias atuais estavam surgindo, ocorreu também o aparecimento de linhagens essencialmente xeromórficas: o gênero *Hechtia*, com grandes folhas suculentas e fotossíntese CAM; a subfamília Tillandsioideae, com muitos representantes epifíticos e diversos membros da linhagem *Guzmania-Tillandsia-Vriesea* apresentando fotossíntese CAM; além das outras bromélias superiores, quase todas tendo folhas espinescentes e muitas, como o gênero *Puya*, tendo fotossíntese CAM. As primeiras invasões de regiões neotropicais fora do Escudo das Guianas por bromélias se deram por espécies do gênero *Hechtia* e da subfamília Tillandsioideae, a partir do norte da América do Sul. *Hechtia* se distribuiu pela América Central; enquanto a subfamília Tillandsioideae surgiu no Escudo das Guianas, de acordo com reconstruções filogenéticas de *Guzmania*, *Tillandsia* e *Vriesea*, gêneros de ampla distribuição e especialmente diversos nos

Andes (Givnish *et al.*, 2007). Além disso, a maioria dos gêneros da subfamília se distribui no Escudo das Guianas, além de serem muito diversos nos Andes e terem invadido outras regiões, como a Venezuela e Trinidad (*Glomeropitcairnia* Mez). Isso implica que a origem da subfamília Tillandsioideae se deu após eventos de dispersão pouco além dos limites do Escudo das Guianas em direção ao litoral do Caribe. O clado *Guzmania-Tillandsia-Vriesea*, altamente especializado, epifítico e com um centro de diversidade nos Andes, teria surgido há cerca de 15 milhões de anos (Givnish *et al.*, 2004).

A subfamília Pitcairnioideae divergiu do ancestral de *Puya* e Bromelioideae há 15 milhões de anos. Apesar de reconstruções filogenéticas indicarem que essas três linhagens surgiram nos Andes, Givnish *et al.* (2004) defende que Pitcairnioideae e *Puya* tiveram seu surgimento nos Andes mais tarde, baseando-se no fato de que *Puya* aparentemente teve origem há 11 milhões de anos, além de outros gêneros andinos, como *Abromeitiella* Mez, *Deuterocohnia* Mez e *Fosterella*, terem surgido há 10 milhões de anos. Assim, os representantes de *Pitcairnia* surgiram nos Andes não antes de 12 milhões de anos atrás, muito tempo depois do soerguimento dos Andes central e do norte (Givnish *et al.*, 2004).

De acordo com Givnish *et al.* (2004), a distribuição dos gêneros da subfamília Pitcairnioideae indica que o grupo resulta de uma invasão no sentido anti-horário saindo do Escudo das Guianas em direção ao norte da Bacia Amazônica e/ou ao norte dos Andes, seguido da região central dos Andes e, por último, às porções mais secas e ao sul do Escudo Brasileiro e da Bahia. A divergência entre gêneros Andinos (como *Fosterella*, *Abromeitiella* e *Deuterocohnia*) e *Dyckia* e *Encholirium*, gêneros adaptados à seca e restritos a regiões de baixa elevação nos Andes e no Escudo Brasileiro, provavelmente ocorreu no norte da Argentina. Considerando a distribuição de *Dyckia*, em contato com *Deuterocohnia* a oeste e *Encholirium* a leste, a rota de invasão da Bahia começa no sul dos Andes. As espécies de *Dyckia* e *Encholirium* divergiram entre si durante o Pleistoceno, nos últimos 2 milhões de anos, enquanto *Abromeitiella* e *Deuterocohnia* provavelmente divergiram há cerca de 1,7 milhões de anos (Givnish *et al.*, 2004).

As linhagens que formaram o gênero *Puya* e a subfamília Bromelioideae divergiram há 11 milhões de anos. *Puya* se diversificou ao longo dos Andes, enquanto os representantes de Bromelioideae surgiram em diversos locais, como o norte da América do Sul, posteriormente colonizando o Escudo Brasileiro há cerca de 7 milhões de anos (Givnish *et al.*, 2004). Alguns dos gêneros dessa subfamília que divergiram mais cedo, como *Bromelia* L. e *Ananas* Mill., apresentam uma ampla distribuição, ocorrendo em áreas sazonais do norte das Américas do Sul e Central. Já os gêneros que divergiram mais tarde são, em sua maioria, endêmicos às áreas sazonais do Escudo Brasileiro (Smith & Downs 1977), muitos tendo distribuição restrita (apesar de possuírem frutos carnosos e provável capacidade de dispersão a longa distância), sendo possível que esses gêneros tenham resultado de uma diversificação *in situ* dentro do Escudo Brasileiro (Givnish *et al.*, 2004).

As propostas clássicas de que Bromelioideae e Tillandsioideae surgiram de um ancestral da subfamília Pitcairnioideae não foram baseados em análises filogenéticas, mas sim na constatação de que o epifitismo, uma forma de vida ecologicamente avançada envolvendo diversas especializações para o crescimento sem contato com o solo, é muito mais frequente fora das pitcairnoides (Givnish *et al.*, 2004). Entretanto, dados filogenéticos de Givnish *et al.* (2007) demonstram que Pitcairnioideae é parafilética e que Tillandsioideae e Bromelioideae, de fato, compartilham um ancestral comum com a subfamília Pitcairnioideae.

1.3 Ocupação de Biomas, Conservação e Ameaças

As bromélias são amplamente distribuídas nos Neotrópicos, com três centros de diversidade: a Floresta Atlântica Brasileira; as encostas Andinas do Peru, Colômbia e Equador; e o México e a América Central adjacente (Zizka *et al.*, 2009). Atualmente muitas dessas espécies estão presentes em biomas ameaçados, são endêmicas, ou têm distribuição fragmentada (Zanella *et al.*, 2012).

No Brasil, a família Bromeliaceae é amplamente distribuída, ocorrendo tanto como epífitas em florestas quanto em áreas abertas como espécies terrestres (Giulietti *et al.*, 2005).

A Floresta Atlântica Brasileira é um bioma muito diverso, onde ocorrem muitos tipos de vegetação extremamente ameaçados, ocupando atualmente apenas 7,91% da extensão da sua distribuição original. No período entre 2011-2012, cerca de 22 mil hectares de Mata Atlântica foram desflorestados (Fundação SOS Mata Atlântica e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, 2009). A Mata Atlântica compreende pelo menos 31 gêneros e 803 espécies de bromélias, das quais 653 são endêmicas e 40% são ameaçadas; assim, estratégias de preservação desse bioma são essenciais para a conservação de Bromeliaceae (Martinelli *et al.*, 2008).

As florestas tropicais são um dos ecossistemas mais ameaçados e impactados do mundo, sendo as bromélias as principais representantes epífitas em muitas regiões tropicais das Américas. Como os membros dessa família têm grande influência sobre processos florestais e fornecem substrato e recursos para a fauna, a sua preservação é essencial para ações de conservação amplas (Benzing, 2000).

De acordo com Benzing (2000), a destruição de habitat representa a maior ameaça à biota vulnerável, como as bromélias, que tendem a ser localmente abundantes. A crescente demanda por alimento e recursos naturais estimula a destruição contínua de florestas pelo continente americano. Modelos estocásticos indicam que uma extinção em massa está em andamento: considerando 15% do desmatamento atual e uma taxa de desmatamento anual de 0,7 – 1,0%, 150 espécies de Bromeliaceae (6% da família) já se perderam e de 8 a 12 mais espécies desaparecerão a cada um dos próximos anos (Koopowitz & Thornhill, unpublished data *apud* Benzing, 2000).

A destruição de habitats é responsável por uma parcela significativa das bromélias extintas até hoje e essas perdas em grandes proporções acabam erodindo a diversidade genética até nas espécies mais amplamente distribuídas

(Benzing, 2000). Algumas das principais causadoras de destruição de habitats é a agricultura. Segundo Skotak (1989), a prática agrícola devastou a área de populações inteiras de *Guzmania blassii* Rauh e *Aechmea magdalenae* (André) André ex Baker na Costa Rica.

As espécies xerofíticas apresentam o maior risco potencial, uma vez que essas espécies crescem mais lentamente. Ciclos de vida longos incentivam a coleta de espécimes na natureza para comercialização. Assim, a demanda, regulamentação e cumprimento de leis influencia diretamente sobre quais espécies estão mais vulneráveis. Um dos desafios para a conservação da família é o grande mercado de bromélias como plantas ornamentais. Muitas espécies de *Tillandsia* se tornaram populares na Europa e nos Estados Unidos. Muitas bromélias são coletadas e importadas por esses mercados, entretanto uma quantidade muito menor é eventualmente vendida (Benzing, 2000).

A capacidade de as populações de bromélias suportar essa pressão comercial, assim como sua vulnerabilidade, varia de acordo com o táxon: a resiliência depende da densidade, da distribuição e do potencial de regeneração de populações impactadas. A maior parte das espécies de Bromeliaceae amplamente comercializadas é localmente abundante, amplamente distribuída e supostamente capaz de suportar colheitas frequentes (Luther & Kiff, unpublished data *apud* Benzing, 2000). No entanto, há espécies que necessitam de cerca de cinco anos para florescer em cultivo, como *Tillandsia stricta* Sol. ex Ker Gawl., *T. recurvifolia* Hook., *T. streptophylla* Scheidw., *T. bulbosa* Hook. e *T. caput-medusae* É.Morren; para algumas espécies (*T. xiphioides* Ker Gawl., *T. xerographica* Rohweder) esse período pode chegar a 10 anos (Dimmitt 1984, 1990, unpublished data *apud* Benzing, 2000).

1.4. Genética da Conservação

A União Internacional para a Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais (IUCN) reconhece a necessidade de conservar a biodiversidade genética como uma das três prioridades da conservação global (Frankham *et al.*, 2004).

A genética da conservação é uma ciência aplicada que usa a teoria evolutiva e técnicas moleculares com o propósito de reduzir o risco de extinção de espécies, principalmente as já ameaçadas. O seu objetivo, em longo prazo, é preservar as espécies como entidades dinâmicas e capazes de lidar com mudanças ambientais. A genética da conservação foca nas consequências da redução de grandes populações em pequenas unidades, onde fatores estocásticos e os efeitos da endogamia são mais pronunciados (Frankham *et al.*, 2004; Frankham, 2010).

Diversidade biológica pode ser definida como a variação presente em todas as espécies de plantas e animais, seu material genético e os ecossistemas em que ocorrem. Assim, pode-se considerar a diversidade em três níveis: diversidade genética, que é a variação de genes e genótipos; diversidade de espécies, ou riqueza de espécies; e diversidade ecossistêmica, que abrange comunidade de espécies e o seu ambiente (Rao & Hodgkin, 2002).

A importância de biodiversidade para os seres humanos vem sendo reconhecida nas últimas décadas, sendo considerada essencial para o desenvolvimento sustentável de diversas atividades humanas (Rao & Hodgkin, 2002). Os recursos naturais incluem alimentos, medicamentos, materiais para vestimenta e construção, entre outros. A produção de oxigênio pelas plantas, o controle climático pelas florestas, a ciclagem de nutrientes, a polinização de plantas, a dispersão de sementes são considerados serviços ecossistêmicos. Além disso, há o prazer de estar em contato com a natureza, podendo também gerar lucro através de zoológicos, reservas naturais e ecoturismo (Frankham *et al.*, 2002). Os seres humanos obtêm muitos benefícios diretos e indiretos do mundo vivo (Frankham *et al.*, 2004), sendo os recursos genéticos vegetais um dos recursos naturais mais vitais e, nas últimas décadas, grandes avanços foram feitos para a sua conservação (Rao & Hodgkin, 2002).

Para que ações de conservação sejam efetivas, é necessária uma boa base científica e técnica. Todo programa de conservação deve se basear em um bom entendimento da diversidade genética existente da espécie em questão,

considerando sua estrutura, distribuição na natureza e no material conservado, seja *ex situ* ou *in situ*. Assim, é necessário que se compreenda de forma clara quais os métodos de conservação podem ser usados e quais as maneiras que podem ser implementados (Rao & Hodgkin, 2002).

A diversidade genética geralmente é considerada como a quantidade de variabilidade genética entre indivíduos de diferentes populações de uma espécie. Essa variabilidade é resultado de uma série de diferenças entre indivíduos, podendo se manifestar em variação em uma sequência de DNA, em características bioquímicas (como propriedades isoenzimáticas ou estrutura proteica), em características fisiológicas (como taxa de crescimento ou resistência a períodos de estresse) e em características morfológicas (como a cor da flor ou forma geral da planta; Rao & Hodgkin, 2002).

A diversidade genética pode ser dividida em quatro componentes: o número de alelos distintos encontrados em diferentes populações, sua distribuição, seu efeito sobre o desempenho e distinção entre as diferentes populações. A variação que sustenta a diversidade genética é resultado de eventos de mutação e recombinação, sendo a seleção, deriva genética e fluxo gênico as forças que agem sobre os alelos presentes em diferentes populações e que causam variação na sua diversidade (Rao & Hodgkin, 2002).

A estrutura genética de uma população determina a sua capacidade de responder a pressões seletivas, sendo um dos pontos principais a serem considerados para a definição de estratégias de conservação e manejo da biodiversidade (Callow *et al.*, 1997). Para isso, é preciso descrever não apenas a variação observada na diversidade genética, mas também considerar fatores que podem afetar a estrutura genética e a distribuição de alelos em uma população. Esses fatores podem ser climáticos, edáficos e bióticos, assim como fatores específicos da população, como tamanho efetivo ou taxa de seleção, ou específicos das espécies, como nível de ploidia, sistema de cruzamento, mecanismo de dispersão, síndrome de polinização, etc (Rao & Hodgkin, 2002). Todos esses fatores, que frequentemente refletem pressões seletivas passadas, influenciam a forma como a variação genética se manifesta tanto dentro como

entre populações. Quando o objetivo é a conservação da biodiversidade, é o controle genético sobre a variabilidade que tem grande importância no momento de se determinar as estratégias mais adequadas (Callow *et al.*, 1997).

1.5 Fatores Ecológicos determinantes na estrutura genética de plantas

1.5.1 Fatores Ecogeográficos e Distribuição Geográfica

Diferenças geográficas na distribuição da diversidade genética são muito comuns, sendo que as populações frequentemente apresentam variações entre si em relação ao número de alelos, identidade desses alelos e o efeito que eles têm sobre aspectos da população (Rao & Hodgkin, 2002).

Pontos geográficos distintos quase sempre diferem em aspectos ecológicos significativos, como latitude, altitude, temperatura, umidade e disponibilidade de nutrientes. Ou seja, variação na distribuição geográfica é praticamente impossível de separar da variação determinada por fatores ecológicos (Rao & Hodgkin, 2002). O alcance geográfico de uma espécie é parcialmente influenciado pela sua capacidade de dispersão. Enquanto espécies amplamente distribuídas têm maior probabilidade de apresentarem taxas moderadas de fluxo gênico e menor divergências genéticas entre populações, espécies endêmicas organizadas em populações menores geralmente são caracterizadas por fluxo gênico limitado, sendo mais vulneráveis à deriva genética, o que aumenta a diferenciação interpopulacional e diminui a diferenciação intrapopulacional. É importante ressaltar que a distribuição geográfica de uma espécie também é influenciada por fatores históricos, além da heterogeneidade do habitat em si (Loveless & Hamrick, 1984).

O sistema de cruzamento de uma espécie é fundamental para a determinação de diferenças entre populações de localizações geográficas distintas. Espécies que fazem fecundação cruzada frequentemente apresentam mudanças entre populações de forma mais gradual; enquanto as espécies

capazes de autopolinização tendem a apresentar diferenças mais significativas entre suas populações (Rao & Hodgkin, 2002).

1.5.2 Sistema de cruzamento e modo de reprodução

O entendimento sobre o sistema de cruzamento de uma espécie possibilita uma melhor compreensão das forças que agem sobre a distribuição de genótipos em populações naturais (Perry & Knowles, 1990; Rao & Hodgkin, 2002). Junto com a morfologia floral e o modo de reprodução, o sistema de cruzamento afeta profundamente a extensão e distribuição da diversidade alélica de uma espécie (Loveless & Hamrick, 1984). Os efeitos do sistema de cruzamento sobre a diversidade genética da espécie são expressos tanto por parâmetros geográficos quanto por fatores sob controle genético (Brown, 1990).

A influência da morfologia floral sobre a diversidade genética de uma espécie está relacionada com o seu sistema de cruzamento, uma vez que autogamia só ocorre em plantas hermafroditas. Já espécies dióicas realizam fecundação cruzada e provavelmente apresentam níveis de diferenciação populacional menos pronunciados (Loveless & Hamrick, 1984).

Endocruzamentos, seja resultado da autogamia ou de fluxo gênico restrito, reduzem a recombinação genética e homogeneizam os genótipos produzidos dentro de uma linhagem familiar, aumentando a probabilidade de diferenciação genética entre populações. Enquanto outros fatores, como dispersão limitada de sementes, provocam uma aglomeração de indivíduos relacionados, a endogamia pode levar a subdivisões intrapopulacionais (Loveless & Hamrick, 1984). Além disso, espécies ou linhagens com autofecundação tendem a apresentar depressão endogâmica na forma de diminuição na quantidade de sementes, de germinação, sobrevivência e crescimento (Perry & Knowles, 1990).

Já a fecundação cruzada geralmente diminui a probabilidade de união de gametas de indivíduos geneticamente próximos e, conseqüentemente, reduz a subdivisão populacional e auxilia as populações a manterem níveis elevados de

diversidade genética. Além disso, a alogamia estimula a movimentação do pólen e aumenta a chance de fluxo gênico a longas distâncias (Loveless & Hamrick, 1984; Schoen & Brown, 1991).

Em espécies que apresentam sistema de cruzamento misto, as proporções de autogamia e alogamia serão determinantes da estrutura genética da população. Já que uma pequena taxa de fecundação cruzada é suficiente para retardar a diferenciação dentro de uma população, plantas com sistemas de cruzamento misto apresentarão uma estrutura genética semelhante àquela de plantas alogâmicas. Entretanto, uma vez que as taxas de reprodução cruzada variam no tempo, conforme fatores como densidade populacional e comportamento do agente polinizador, diferentes gerações de uma mesma população com sistema de cruzamento misto podem ser geneticamente distintas (Loveless & Hamrick, 1984).

Populações isoladas e que se reproduzem clonalmente divergem pela perda diferencial de alelos através da deriva genética e pelo acúmulo de uma série de mutações, aumentando a diferenciação e subdividindo populações em pequenos grupos clonais. A organização em grupos clonais pode aumentar o tamanho efetivo da população se a espécie for auto-incompatível; entretanto, se a espécie apresentar auto-compatibilidade, eventos de endocruzamento serão mais comuns, o tamanho efetivo da população será menor e a subdivisão será acentuada. Além disso, a reprodução clonal evita a recombinação genética (Loveless & Hamrick, 1984).

Contudo é sabido que a correlação entre sistema de cruzamento e diversidade genética nem sempre é linear e clara (Clegg *et al.*, 1992). Isso se deve ao fato de que vários outros parâmetros também têm influência sobre a estrutura genética de uma espécie e/ou população e devem ser igualmente considerados para uma avaliação (Rao & Hodgkin, 2002).

1.5.3 Mecanismos de Polinização

A biologia floral está relacionada com os mecanismos de polinização (abrangendo néctar e pólen como recompensas), com a separação temporal das fases masculinas e femininas, assim como a organização das estruturas da flor, a qual pode influenciar o transporte e depósito de pólen (Loveless & Hamrick, 1984).

Em espécies anemocóricas (dispersão realizada pelo vento), uma pequena quantidade de grãos de pólen é suficiente para evitar diferenciação em uma área geográfica relativamente extensa. A ocorrência de fluxo efetivo de pólen entre populações é influenciada por diversos fatores, como a separação espacial entre as populações, além dos seus tamanhos e densidades, fenologia e o tipo de vegetação e ambiente que as separam. Correntes de ar predominantes podem causar um movimento direcional do pólen, mas isso não acarretará num aumento do tamanho efetivo da população, podendo até diminuir o tamanho efetivo se dependente de uma forma mais simétrica de dispersão de pólen (Loveless & Hamrick, 1984).

Por questões energéticas, pequenos insetos geralmente apresentam movimentação restrita; já insetos maiores são capazes de voar distâncias mais longas e visitar mais plantas, entretanto isso depende de uma série de características do animal, como aspectos fisiológicos e comportamentais, assim como a recompensa disponível na população que será possivelmente polinizada (Loveless & Hamrick, 1984).

Vertebrados, principalmente aves e morcegos, também agem como agentes polinizadores de plantas. A polinização por vertebrados permite que as espécies de plantas realizem movimentos de longa distância. Apesar de o transporte de pólen ser um evento bastante estocástico e seu depósito poder variar até em condições ideais de forrageamento, sabe-se que, em geral, agentes polinizadores que efetuam movimento de pólen por longas distâncias aumentam o tamanho efetivo da população e diminuindo a probabilidade de diferenciação geográfica, reduzindo a subdivisão. Já a restrição do movimento do pólen causa efeitos contrários, levando à subdivisão (Loveless & Hamrick, 1984).

1.5.4 Dispersão de Sementes

O efeito da dispersão de sementes sobre a estrutura genética de uma população é análogo ao da dispersão de pólen: a dispersão e estabelecimento de sementes a longas distâncias evita a diferenciação intrapopulacional (Loveless & Hamrick, 1984).

A dispersão pela gravidade (barocoria) deposita as sementes perto das plantas parentais, refletindo em um aumento da estruturação, diminuição do tamanho efetivo e promovendo a diferenciação dentro e entre populações. Já na síndrome de dispersão anemocórica, o movimento das sementes depende de uma série de condições, como a velocidade do vento, o peso da semente, a presença ou não de asas na semente e a altura em que a semente é liberada. Na dispersão pela ação do vento, poucas sementes são transportadas por longas distâncias. Assim, a anemocoria vai restringir a diferenciação local, mas eventos migratórios a longas distâncias ainda serão limitados. A dispersão de sementes por animais, no geral, é mais longa e variável, podendo levar a um aumento no tamanho efetivo populacional da planta (Loveless & Hamrick, 1984).

De acordo com Antonovics (1968), em situações de pressões seletivas baixas, a movimentação de sementes é mais efetiva do que a movimentação do pólen em frear a diferenciação populacional. Se há uma abundância de pólen, um grão de pólen imigrante tem baixa probabilidade de efetivamente fertilizar uma flor. Já uma semente tem a mesma chance de chegar à maturidade que uma semente "local". Além disso, como sementes carregam dois alelos por *locus*, o fluxo gênico efetivo é duas vezes maior do que o do grão de pólen. Assim, dispersão efetiva de pólen e sementes é essencial para o funcionamento de uma população, já que a limitação desses movimentos resulta em isolamento por distância (Loveless & Hamrick, 1984).

1.5.5 Tamanho Populacional

Populações pequenas, com tamanhos populacionais muito variáveis ou eventos de Gargalo de Garrafa (*Bottleneck*) reduzem a diversidade alélica da população, enquanto reduções na heterozigosidade dependem de o quão rápido a população original é restaurada (Loveless & Hamrick, 1984).

Em grandes populações, a diferenciação é dependente das taxas de dispersão de sementes e pólen. Nesse caso, eventos migratórios são menos efetivos na homogeneização das frequências gênicas nessas populações, já que o número de indivíduos migrantes geralmente é muito menor do que o que indivíduos locais. No caso de populações menores, a migração é mais eficiente na mudança das frequências gênicas já que os propágulos migrantes constituem uma porção maior da população (Loveless & Hamrick, 1984).

Quando há diferenças de tamanho entre populações, os eventos migratórios acontecem na direção da população maior para a menor, tornando essas populações mais similares. Diferenças entre populações de grande tamanho geralmente resultam tanto de fatores históricos quanto seletivos. Populações pequenas, apesar de mais suscetíveis à deriva genética e fixação de alelos, podem evitar a divergência genética através de fluxo gênico efetivo (Loveless & Hamrick, 1984).

1.6 Análise Molecular da diversidade e Marcadores Moleculares

Avanços na área de biologia celular e molecular desde o início da década de 1990 levaram ao desenvolvimento de uma ampla variedade de técnicas para a análise de genomas, conhecida como biotecnologia. Métodos biotecnológicos são úteis em uma série de questões, como na área médica, na segurança alimentar, proteção ambiental e desenvolvimento de técnicas de uso sustentável. Apesar de tradicionalmente grande parte do conhecimento produzido sobre questões genéticas vegetais tenha foco na manipulação genômica de plantas para produção agrícola, o avanço da biotecnologia também resultou em uma ênfase renovada da importância da conservação da biodiversidade genética e biológica (Callow *et al.*, 1997).

Métodos biotecnológicos possibilitam uma compreensão mais rápida e profunda da diversidade genética de espécies, dos mecanismos responsáveis por essa variação na natureza e da importância dessa variação para a adaptação das plantas ao seu ambiente. Além disso, o desenvolvimento dessas técnicas promove estratégias de conservação mais efetivas ao facilitar a definição da dimensão de diversidade genética de uma espécie, permitindo que a tomada de decisão sobre o manejo de recursos vegetais seja mais esclarecida e consciente (Callow *et al.*, 1997).

O desenvolvimento e uso de marcadores moleculares para detectar e explorar os polimorfismos de DNA foi um grande avanço para a genética molecular, sendo que a utilização de marcadores localizados no DNA fornece uma grande gama de informações sobre o genoma. Assim, os marcadores moleculares são altamente valorizados e utilizados em áreas da genética, biologia molecular e biotecnologia (Turchetto-Zolet *et al.*, 2017).

Nas últimas décadas, os métodos moleculares se tornaram componentes fundamentais de maior parte dos estudos da distribuição de diversidade genética e da análise dos fatores que afetam essa diversidade. Diferentes estudos utilizam diferentes técnicas moleculares, como RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism*), RAPD (*Random Amplified Polymorphism DNA*), AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*), ISSR (*Inter-simple sequence repeats*), SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*) e SSR (*Simple Sequence Repeats*). Cada marcador molecular tem propriedades diferentes, refletindo em diferentes aspectos da diversidade genética (Karp & Edwards, 1995). Os métodos de análise da diversidade genética variam na forma em que as diferenças genéticas são resolvidas, no tipo de dados que são gerados e no nível taxonômico em que podem ser aplicados (Rao & Hodgkin, 2002). Cada tipo de marcador molecular tem suas vantagens e limitações. Assim, a escolha do marcador depende das questões biológicas que são abordadas, dos organismos alvo do experimento, da quantidade de DNA disponível, das considerações monetárias e do equipamento disponível no laboratório (Turchetto-Zolet *et al.*, 2017). Logo, abordagens diferentes podem fornecer resultados diferentes: uma

característica ou variação analisada pode diferir de acordo com o marcador utilizado (Hodgkin *et al.*, 2001).

Os genomas eucariotos são repletos de sequências simples repetidas, que consistem em um a seis nucleotídeos em *tandem*. Essas regiões são chamadas de microssatélites ou SSR (*Simple Sequence Repeat*; Caixeta *et al.*, 2016). Os SSRs são mais abundantes em regiões não codificantes do genoma nuclear, também sendo encontrados em alguns genes nucleares e genomas organelares (Callow *et al.*, 1997). Cada microssatélite constitui um *locus* genético altamente variável, multialélico e de grande conteúdo informativo (Caixeta *et al.*, 2016). Os SSRs são caracterizados por unidades repetidas com geralmente menos de 100 nucleotídeos, com centenas de cópias por *locus*. Milhares de *loci* em um genoma podem apresentar unidades repetidas semelhantes, sendo que a quantidade de unidades repetidas em *locus* de microssatélite pode variar muito entre indivíduos e populações (Callow *et al.*, 1997).

Por serem codominantes, os microssatélites possibilitam a distinção entre indivíduos heterozigotos e homozigotos, tornando-os úteis em estudos de diversidade genética (Bezte & Penner, 1998). Além de serem abundantes com distribuição aleatória (o que permite uma cobertura ampla do genoma), são facilmente reproduzíveis e apresentam um alto nível de diversidade alélica, possibilitando a análise de polimorfismo entre populações e indivíduos. Essa grande variabilidade dos microssatélites os tornam marcadores ideais para estudos de diversidade genética, proporcionando ferramentas eficientes para conectar variações fenotípicas e genotípicas (Caixeta *et al.*, 2016).

Em plantas, os microssatélites são comuns e geralmente encontram-se associados com regiões centrométricas. Apesar de a quantidade de unidades repetidas por *locus* ser menos variável em plantas do que em animais, esse número ainda é alto, possibilitando o uso desses marcadores para a análise de variação entre espécies, assim como dentro de uma espécie (Callow *et al.*, 1997). Os SSRs são três vezes mais prevalentes em dicotiledôneas do que em monocotiledôneas, sendo que as repetições com motivo AT são as mais frequentes em plantas (Bezte & Penner, 1998).

É sabido que alguns marcadores microssatélites desenvolvidos para uma espécie podem ser utilizados com sucesso em outra espécie. A transferência de marcadores microssatélites para espécies diferentes os torna ferramentas importantes para análises comparativas, possibilitando o estudo da diversidade genética entre populações de diferentes espécies (Caixeta *et al.*, 2016).

À medida que a variedade de marcadores e técnicas moleculares aumenta, o seu custo diminui; ao mesmo tempo, a diversidade de táxons e tecidos que podem ser analisados cresce. O avanço do conhecimento sobre os protocolos de extração, amplificação e sequenciamento do DNA permite o estudo de genomas muito antigos, de até milhões de anos, e de amostras tão pequenas como uma célula ou uma fração de semente. A vantagem disso é que há uma boa probabilidade de que pelo menos um protocolo já desenvolvido e utilizado em outros estudos será apropriado para análise de variação em uma série de táxons. Além disso, os resultados de um estudo geralmente podem ser relacionados com os resultados de outros estudos (Callow *et al.*, 1997).

1.7 Uso de microssatélites na análise de diversidade genética de plantas e da família Bromeliaceae

Os microssatélites são abundantes e altamente polimórficos em espécies de plantas. Os dados de diversidade genética gerados por esses marcadores têm muitas aplicações, como análise da diversidade genética, mapeamento e sequenciamento de genomas, identificação e caracterização de genes e suas funções, identificação e estimativa de parentesco entre indivíduos, conservação, etc (Gupta *et al.*, 1996; Mohan *et al.*, 1997).

O genoma de organelas vegetais, como DNA do cloroplasto, tem sido usado para a análise da estrutura genética de populações e da filogenia de plantas. O uso de microssatélites desenvolvidos a partir de DNA do cloroplasto fornece informações complementares àquelas obtidas do genoma nuclear, como diferenças dentro e entre táxons pouco distintos morfologicamente, *links* filogenéticos em táxons que divergiram há milhões de anos, detecção de

hibridização, além da análise da diversidade genética de populações (Agarwal *et al.*, 2008).

O uso de marcadores codominantes vem sendo o método mais utilizado para a análise genética de populações de bromélias, sendo os microssatélites os marcadores moleculares mais utilizados. Devido ao seu alto polimorfismo, os SSRs geralmente mostram valores mais realistas das heterozigosidades observada e esperada nas espécies analisadas (Zanella *et al.*, 2012).

1.8 Índices de diversidade genética

O diagnóstico da diversidade genética de uma população baseia-se em uma série de índices. Entre eles: Riqueza Alélica (RA), Heterozigosidade Esperada (H_E), Heterozigosidade Observada (H_o), F_{IS} (Coeficiente de Endogamia) e F_{ST} (Índice de Fixação; Frankham *et al.*, 2004).

A Riqueza Alélica indica a quantidade de alelos segregando em um *locus*, estando associada à diversidade genética intrapopulacional e ao número total de alelos existente na população (Petit *et al.*, 1998). Segundo Leberg (2002), além de representar uma medida de diversidade genética, a riqueza alélica também é um parâmetro informativo sobre mudanças do passado demográfico das populações. Os valores de riqueza alélica são muito úteis em estudos que buscam avaliar a ocorrência de eventos de *bottleneck* num passado recente, já que esse índice é mais sensível à redução do tamanho populacional do que outros parâmetros, como a heterozigosidade (Spencer *et al.*, 2000; Petit *et al.*, 1998). A medida de riqueza alélica fornece subsídios para a escolha de quais populações devem ser priorizadas em programas de manejo e conservação e definição de áreas prioritárias, já que permite a comparação entre populações (Petit *et al.*, 1998).

Outra medida de análise de diversidade genética é a proposta por Sewall Wright por volta de 1950, conhecida como estatísticas F, um dos mais tradicionais critérios de avaliação do grau de estruturação genética de uma população. As estatísticas F se referem aos índices F_{IS} , F_{ST} e F_{IT} (Coeficiente de

Endogamia Total). Pelos valores das estatísticas F , é possível analisar os efeitos da deriva genética e da estruturação populacional sobre a distribuição dos genótipos entre populações (Frankham *et al.*, 2004). Apesar de as estatísticas F e suas derivações fornecerem estimativas dos processos microevolutivos atuais, elas não são capazes de inferir sobre o passado demográfico de uma população (Templeton, 1998).

Estimativas do nível de diferenciação genética entre populações são fundamentais para a compreensão da conectividade existente entre elas. O uso desse tipo de informação foi inicialmente proposta por Wright na década de 30, como um indicador de diferenciação populacional baseado no Índice de Fixação, ou F_{ST} , que diz respeito à probabilidade de se amostrar dois alelos em uma população e esses serem descendentes do mesmo indivíduo. Assim, o F_{ST} é uma ferramenta importante para auxiliar nas estimativas do número de subpopulações geneticamente distintas, estimativas de diferenciação populacional, número de agrupamento de indivíduos geneticamente distintos, estimativas de fluxo gênico aparente, efeito relativo de isolamento e migração, tamanho efetivo populacional atual e histórico (Weir & Cockerham, 1984; Neigel, 2002; Balloux & Moulin, 2002). Nei (1973) estendeu o parâmetro F_{ST} , desenvolvido por Wright, para um contexto de análise de dados genéticos multialélicos e multilocos. Atualmente, existem diversos outros parâmetros (G_{ST} , D_{ST} , R_{ST}) que mensuram o grau de estruturação genética de populações (Melo, 2012).

O Coeficiente de Endogamia, ou F_{IS} , é a medida que quantifica a probabilidade de dois alelos, em qualquer *locus* de um indivíduo, terem origem em um mesmo gene na geração anterior (Templeton, 2006). Em termos biológicos, o F_{IS} compara a redução na heterozigosidade da população em análise com uma população que se reproduz por panmixia. Assim, se $F_{IS} = 0$ tem-se panmixia e não está ocorrendo endogamia, ou seja, a população apresenta frequência gênicas e genotípicas iguais àquelas esperadas na condição de equilíbrio de Hardy-Weinberg. Por outro lado, quando o coeficiente de endogamia é igual a 1, apenas cruzamentos endogâmicos estão ocorrendo e a população será totalmente homozigota genotipicamente. Qualquer outro valor

encontrado para F_{IS} aponta a ocorrência de fatores genéticos ou estocásticos que estão alterando as frequências genotípicas esperadas (Templeton, 2006).

A heterozigosidade é a soma das proporções de heterozigotos em todos os loci de uma população ou dos loci amostrados. A Heterozigosidade Observada (H_o) é a proporção dos indivíduos amostrados que são heterozigotos (Frankham *et al.*, 2004). Já a Heterozigosidade Esperada (H_e) é equivalente à diversidade genética proposta por Nei (1978), (H_s) quando se considera apenas loci polimórficos e bialélicos em populações de tamanhos semelhantes (Nybom & Bartish, 2000).

1.9 OBJETIVOS

Objetivo Geral

Avaliar os padrões de diversidade genética intraespecífica em diferentes espécies da família Bromeliaceae utilizando estudos disponíveis na literatura.

Objetivos Específicos

- I. Compilar e quantificar os estudos de diversidade genética na família Bromeliaceae utilizando marcadores microssatélites.

- II. Comparar os níveis de diversidade genética das espécies levando em consideração traços da história de vida e distribuição em áreas de conservação.

- III. Gerar uma revisão que permita fazer um diagnóstico sobre a diversidade genética em Bromeliaceae visando auxiliar em futuros delineamentos de estratégias de conservação.

2. METODOLOGIA

2.1 Revisão da literatura

Foi realizada uma revisão bibliográfica de artigos publicados em periódicos de circulação nacional e internacional, assim como dissertações e teses que utilizaram marcadores moleculares para a análise de diversidade genética na família Bromeliaceae até dezembro de 2018.

A base de dados para a procura de artigos científicos, teses e dissertações incluíram Web of Science® (Institute of Scientific Information, Thomson Scientific), Google Acadêmico, Scielo, periódicos da Capes e Researchgate. As palavras-chave utilizadas foram: *genetic diversity*, *molecular markers*, *bromeliads*, *Bromeliaceae*. Em todas as bases utilizadas, as palavras-chave foram aplicadas em diferentes combinações: *genetic diversity* + *bromeliads*, *genetic diversity* + *Bromeliaceae*, *molecular markers* + *bromeliads* e *molecular markers* + *Bromeliaceae*.

Em todas as bases de dados consultadas, todas as páginas disponíveis foram analisadas do começo ao fim, com exceção do Google Acadêmico, no qual consideramos os estudos disponíveis até a página 50. Depois desse ponto, por se tratar de uma base de dados muito extensa, os trabalhos disponíveis já não se relacionavam mais com estudos de diversidade genética na família Bromeliaceae. Assim, apenas nessa base de dados limitamos o número de estudos analisados.

Após essa busca preliminar, foram selecionados os estudos que abordavam o uso de diversos marcadores moleculares, como AFLP, Aloenzima, ISSR, RAPD, Sequências, SNP, RFLP e SSR, e que apresentavam informações de diversidade genética intraespecífica para as espécies das diferentes subfamílias de Bromeliaceae. Os estudos considerando populações introduzidas ou de indivíduos cultivados em casa de vegetação e/ou Jardins Botânico foram excluídos. No total, foram recuperados 147 estudos considerando todos os marcadores moleculares.

Depois da avaliação inicial dos dados disponíveis nos diferentes estudos, ficou evidente a dificuldade em fazer análises comparativas entre diferentes marcadores, devido às suas naturezas distintas. Sendo assim, considerando que microssatélites são os marcadores moleculares mais utilizados para estimar diversidade genética em plantas e particularmente em bromélias (Zanella *et al.*, 2012), foi decidido que para este trabalho apenas esses marcadores seriam considerados para as análises, o que totalizou 48 estudos.

2.2 Coleta de dados

Para cada estudo analisado, uma série de informações foram registradas. Entre elas, subfamília, espécie, estratégias de amostragem, número de marcadores polimórficos utilizados, coordenadas geográficas, status de conservação nacional e subnacional de acordo com listas oficiais de espécies ameaçadas e categoria de ameaçada de acordo com a IUCN disponíveis no site do CNCFlora (<http://cncflora.jbrj.gov.br/portal>), índices de diversidade genética intraespecífica (Riqueza Alélica (RA), Heterozigosidade Observada (H_o), Heterozigosidade Esperada (H_E), Coeficiente de Endogamia (F_{IS}) e amostragem dentro ou fora de Unidades de Conservação (UC)).

Além disso, foram registrados os seguintes traços da história de vida para cada espécie, de acordo com sua disponibilidade: sistema de cruzamento (fecundação cruzada, autofecundação ou sistema misto), mecanismo de dispersão de sementes (gravidade, vento ou animais) e agentes polinizadores (anemofilia, zoofilia ou hidrofília).

Os dados referentes às estratégias de amostragem foram registrados quanto ao número de populações amostradas e número de indivíduos amostrados por população para cada estudo. Populações e indivíduos que foram analisados duas vezes mas em diferentes estudos (por exemplo, Miranda *et al.*, 2012 e Sheu *et al.*, 2017; Barbará *et al.*, 2008 e Barbará *et al.*, 2009; Lavor *et al.*, 2013 e Lavor *et al.*, 2014) foram contabilizados apenas uma vez, considerando o resumo geral dos estudos utilizados. Entretanto, as espécies desses estudos também foram consideradas como diferentes entradas para as análises

estatísticas por serem de diferentes trabalhos, já que em alguns casos uma mesma população considerada por diferentes estudos foi analisada com diferentes marcadores moleculares ou diferentes números de indivíduos.

Para os trabalhos que não disponibilizavam todas essas informações para as espécies analisadas, os dados faltantes foram consultados em artigos e/ou livros específicos da família Bromeliaceae disponíveis na literatura, visando gerar um conjunto de dados (*data set*) o mais completo possível.

2.3 Mapas

Foi mapeada a distribuição geográfica de todas as populações das espécies estudadas (quando viável; em alguns casos não foi possível obter as coordenadas para algumas populações de determinadas espécies) separando-se por subfamília e considerando os biomas no território brasileiro. Os mapas foram gerados utilizando a plataforma online *Species Mapper* do CRIA (Centro de Referência de Informação Ambiental; <http://splink.cria.org.br/mapper>).

2.4 Análises

Foi calculada a média de cada um dos índices genéticos citados para cada espécie considerando todas as populações analisadas em cada estudo. Posteriormente, as espécies foram organizadas em diferentes grupos de acordo com o interesse nas comparações das médias. Dois testes não paramétricos foram utilizados para comparar os grupos de interesse relacionando as médias encontradas nos índices de diversidade genética (RA , H_o , H_E , F_{IS}) com sistema de cruzamento, agentes polinizadores e subfamílias (Teste de Kruskal-Wallis) e com mecanismo de dispersão de sementes e amostragem dentro vs. fora de Unidades de Conservação (Teste de Mann-Whitney), considerando um valor de $p < 0,05$. Todas as análises foram realizadas no software R (Core Team, 2018). Antes da realização dos Testes de Kruskal-Wallis foram testadas as homogeneidades de variância para cada índice considerando os grupos de interesse com o Teste de Levene utilizando o pacote car (Fox & Weisberg, 2011).

Para a realização das comparações múltiplas (Teste de Dunn) após os Testes de Krukai-Wallis quando significativos utilizamos o pacote FSA (Ogle, 2018).

Considerando os microssatélites nucleares recuperados para cada estudo, foram calculados o número total de marcadores desenvolvidos para cada subfamília e a frequência da transferibilidade de cada marcador. Para cada marcador foi calculada a frequência com que este foi utilizado para diferentes espécies analisadas nos estudos recuperados. Com esses dados foram realizados gráficos no Microsoft *Excel*® para uma visualização clara de quais são os marcadores atualmente desenvolvidos e quais são os mais transferíveis entre as diferentes subfamílias de Bromeliaceae.

3. RESULTADOS

Nesse trabalho a partir dos 48 estudos recuperados para os marcadores microssatélites, foram amostrados 55 táxons pertencentes às três subfamílias. Dessas amostras, 15 táxons pertencem à subfamília Bromelioideae, 22 à subfamília Pitcairnoideae e 18 à subfamília Tillandsioideae. Para Bromelioideae, *Aechmea* foi o gênero mais amostrado, com oito espécies. Já para Pitcairnoideae, os gêneros mais frequentemente amostrados foram *Dyckia*, com oito táxons, e *Deuterocohnia* e *Pitcairnia*, com cinco táxons amostrados cada. Na subfamília Tillandsioideae, *Alcantarea* (oito táxons) e *Vriesea* (sete táxons) foram os gêneros mais frequentes (Tabela 1).

Tabela 1. Total de táxons amostrados por subfamília a partir dos 48 estudos com microssatélites analisados nesse trabalho.

Subfamília Bromelioideae (Táxons)	Subfamília Pitcairnoideae (Táxons)	Subfamília Tillandsioideae (Táxons)
<i>Aechmea bambusoides</i> L.B.Sm. & Reitz	<i>Deuterocohnia brevispicata</i> Rauh & L.Hrom.	<i>Alcantarea brasiliana</i> (L.B.Sm.) J.R.Grant
<i>Aechmea calyculata</i> (É.Morren) Baker	<i>Deuterocohnia longipetala</i> (Baker) Mez	<i>Alcantarea geniculata</i> (Wawra) J.R.Grant
<i>Aechmea caudata</i> Lindm.	<i>Deuterocohnia meziana</i> subsp. <i>carmineo-viridiflor</i> Kuntze ex Mez	<i>Alcantarea glaziouana</i> (Lem.) Leme
<i>Aechmea comata</i> (Gaudich.) Baker	<i>Deuterocohnia meziana</i> subsp. <i>meziana</i> Kuntze ex Mez	<i>Alcantarea imperialis</i> (Carrière) Harms
<i>Aechmea kertesziae</i> Reitz	<i>Deuterocohnia seramisiana</i> R.Vásquez, Ibisch & E.Gross	<i>Alcantarea martinellii</i> Versieux & Wand.
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	<i>Dyckia choristaminea</i> Mez	<i>Alcantarea nevaesii</i> Leme
<i>Aechmea ramosa</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	<i>Dyckia dissitiflora</i> Schult. & Schult.f.	<i>Alcantarea patriae</i> Versieux & Wand.

<i>Aechmea winkleri</i> Reitz	<i>Dyckia distachya</i> Hassler	<i>Alcantarea regina</i> (Vell.) Harms
<i>Billbergia euphemiae</i> É.Morren	<i>Dyckia excelsa</i> Leme	<i>Guzmania monostachia</i> (L.) Rusby ex Mez
<i>Billbergia horrida</i> Regel	<i>Dyckia hebdingii</i> L.B.Sm.	<i>Tillandsia aeranthos</i> (Loisel.) Desf.
<i>Bromelia antiacantha</i> Bertol.	<i>Dyckia julianae</i> Strehl	<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.
<i>Bromelia hieronymi</i> Mez.	<i>Dyckia limae</i> L.B.Smith	<i>Vriesea carinata</i> Wawra
<i>Cryptanthus burle-marxii</i> Leme	<i>Dyckia pernambucana</i> L.B.Smith	<i>Vriesea incurvata</i> Gaudich.
<i>Cryptanthus zonatus</i> (Vis.) Beer	<i>Encholirium horridum</i> S.B.Sm.	<i>Vriesea gigantea</i> Gaudich.
<i>Orthophytum ophiuroides</i> Louzada & Wand.	<i>Encholirium spectabile</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	<i>Vriesea minarum</i> L.B.Sm.
	<i>Fosterella christophii</i> Ibisch, R. Vásquez & J. Peters	<i>Vriesea reitzii</i> Leme & And.Costa
	<i>Fosterella rusbyi</i> (Mez) L.B.Sm.	<i>Vriesea scalaris</i> É.Morren
	<i>Pitcairnia albiflos</i> Herb.	<i>Vriesea simplex</i> (Vell.) Beer
	<i>Pitcairnia corcovadensis</i> Wawra	
	<i>Pitcairnia flammea</i> Lindl	
	<i>Pitcairnia geyskesii</i> L.B.Sm.	
	<i>Pitcairnia staminea</i> G.Lodd.	

Total Bromelioideae 15	Total Pitcairnioideae 22	Total Tillandsioideae 18
Total geral de espécies 55		

Foram analisados os dados genéticos de 6212 indivíduos distribuídos em 284 populações gerados a partir de 189 marcadores microssatélites nucleares. O número médio de populações analisadas por estudo foi 3,8, com mínima de 1

população e máxima de 20 populações. Enquanto o número de indivíduos variou de 4 até 526, com média de 87,8 e o número de marcadores variou de 3 até 16, com média de 9,5. A riqueza alélica teve média de 3,5, variando de 1,2 até 9,5. A heterozigosidade observada apresentou média de 0,4, com mínima de 0,02 e máxima de 0,9, enquanto a heterozigosidade esperada variou de 0,1 a 0,8, com média de 0,5. Os valores de F_{IS} variaram de -0,1 até 0,9, com média de 0,2 (Tabela 2).

Tabela 2. Número total de táxons utilizados para obter os valores médios, mínimos e máximos do número de populações, indivíduos e marcadores analisados e dos índices de diversidade genética. No número de táxons existem repetições de algumas espécies que foram analisadas em diferentes estudos.

Parâmetros	Nº táxons (Nº total do parâmetro)	Média (mín, máx)
Nº populações	85 (284)	3,8 (1, 20)
Nº indivíduos	85 (6212)	87,8 (4, 526)
Nº marcadores	85 (189)	9,5 (3, 16)
Índices	Nº táxons	Média (mín, máx)
RA	51	3,5 (1,2, 9,5)
H_o	79	0,4 (0,02, 0,9)
H_E	84	0,5 (0,1, 0,8)
F_{IS}	63	0,2 (-0,1, 0,9)

O número de *loci* de microssatélites desenvolvidos nos trabalhos avaliados foi de 38 marcadores para Bromelioideae (Figura 1), 100 para Pitcairnioideae (Figura 2) e 51 para Tillandsioideae (Figura 3), totalizando 189 *loci* de microssatélites. Os marcadores mais utilizados para a subfamília Bromelioideae foram Acom_12.12, Ac01, Acom_82.8, Op77, Ac25 e Acom_78.4,

sendo que esses marcadores também foram frequentemente utilizados para estudos de diversidade genética em espécies da subfamília Pitcairnioideae. Já os marcadores desenvolvidos para a subfamília Pitcairnioideae também foram utilizados para estudos com a subfamília Bromelioideae, estando PaD07, PaA10, PAZ01, Pit8, ngFos_22 e PaC05 entre os mais utilizados. Para a família Tillandsioideae, os marcadores comumente utilizados são E6b, E6, CT5, P2P19 e VgC01. Sendo que os marcadores desenvolvidos para essa subfamília são pouco utilizados em estudos considerando as subfamílias Pitcairnioideae e Bromelioideae.

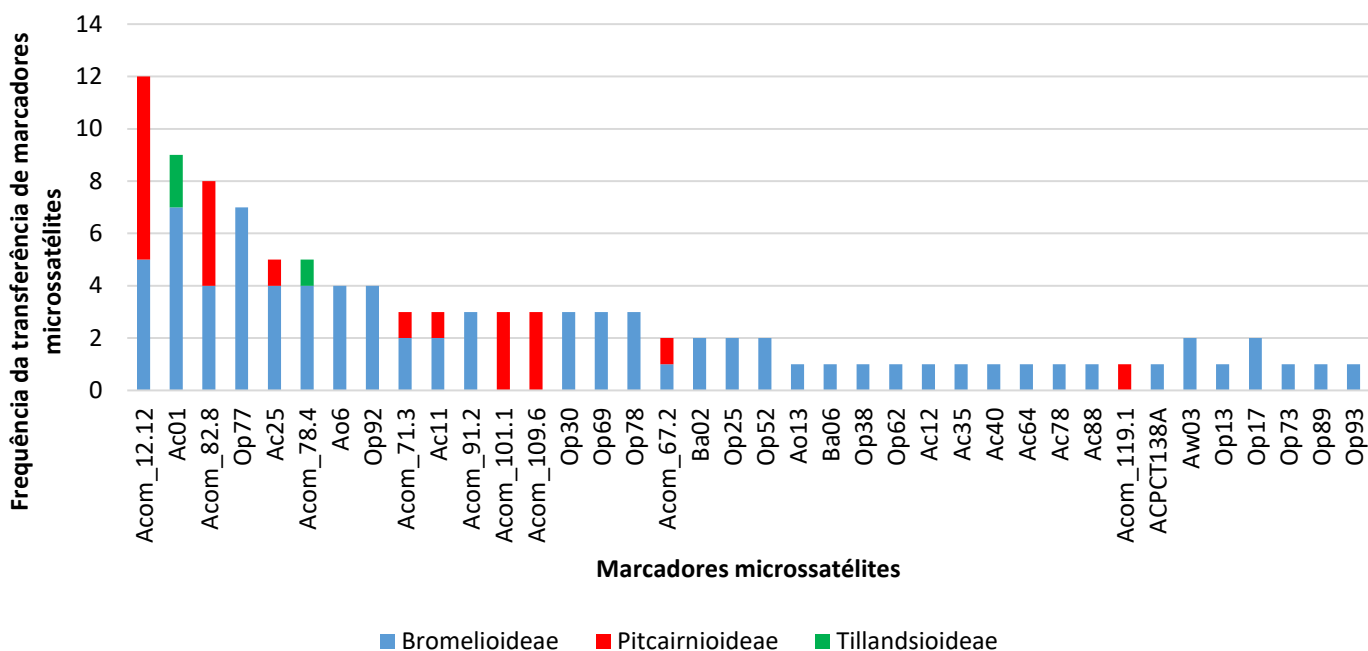


Figura 1. Frequência da transferência de marcadores microsatélites originalmente desenvolvidos para espécies da subfamília Bromelioideae.

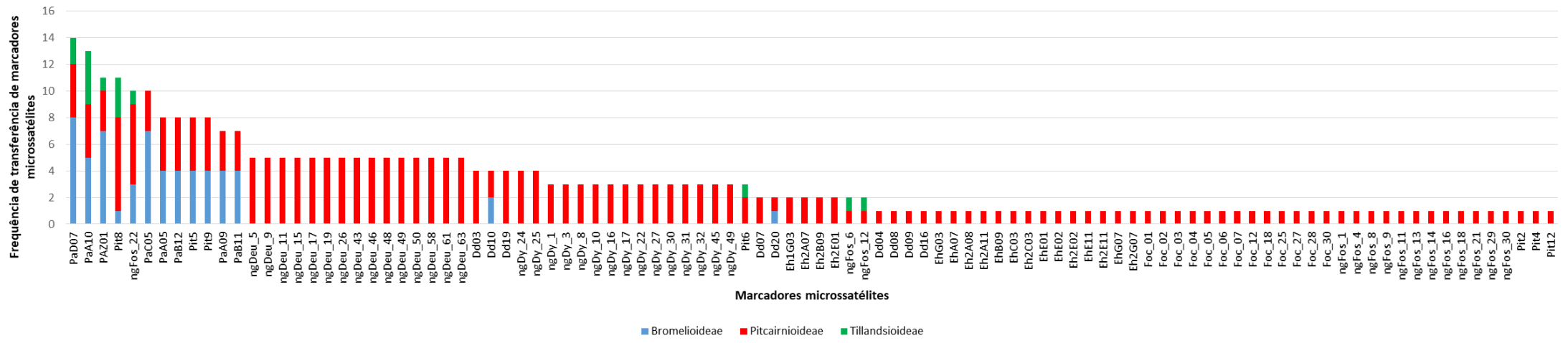


Figura 2. Frequência da transferência de marcadores microssatélites originalmente desenvolvidos para espécies da subfamília Pitcairnioideae.

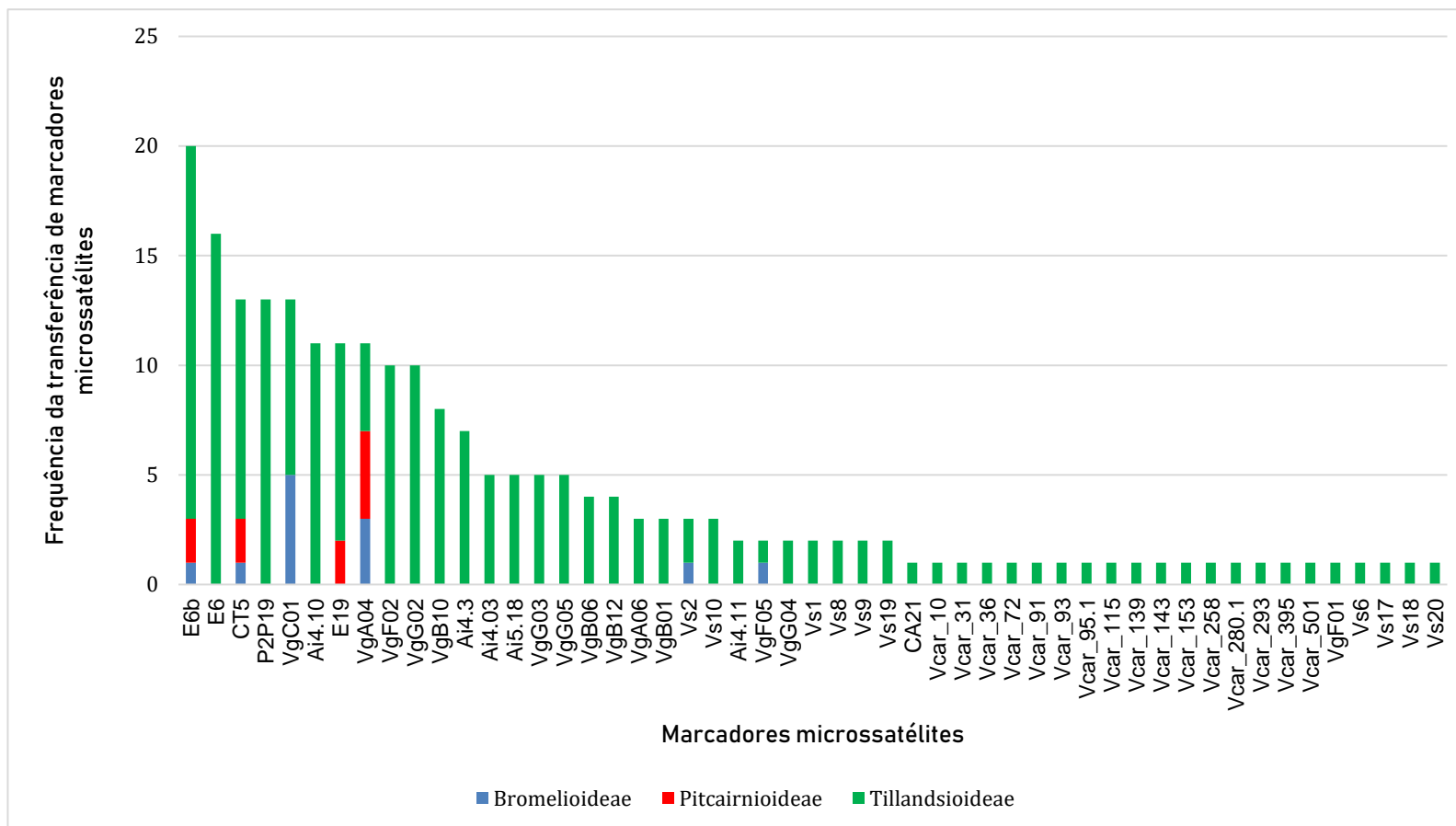


Figura 3. Frequência da transferência de marcadores microssatélites originalmente desenvolvidos para espécies da subfamília Tillandsioideae.

Dos trabalhos já publicados, a maioria analisou espécies alóginas com dispersão anemocórica, ornitófilas e amostradas fora de Unidades de Conservação (Tabela 3), a maior parte ocorrendo no bioma Mata Atlântica (Figura 4). As populações analisadas da subfamília Bromelioideae se concentraram nos biomas Mata Atlântica e Pampa, com representantes na Caatinga e no Pantanal (Figura 5). Já as populações de Pitcairnoideae foram mais frequentemente amostradas nos biomas Caatinga e Mata Atlântica, além de populações amostradas na Guiana Francesa, Bolívia e Argentina (Figura 6). A subfamília Tillandsioideae teve maior frequência de populações amostradas na Mata Atlântica e no Pampa, também com populações amostradas nos biomas Caatinga e Cerrado, assim como no México e no Panamá (Figura 7).



Figura 4. Localização de populações das subfamílias Bromelioideae (círculos azuis), Pitcairnoideae (triângulos vermelhos) e Tillandsioideae (quadrados verdes) em relação aos biomas brasileiros.



Figura 5. Localização das populações da subfamília Bromelioideae.



Figura 6. Localização das populações da subfamília Pitcairnioideae.



Figura 7. Localização das populações da subfamília Tillandsioideae.

Tabela 3. Subfamílias, táxons, número de populações (Nº pops), indivíduos amostrados (Nº ind), marcadores microssatélites nucleares utilizados (Nº SSRs), médias dos índices de diversidade genética (RA, H_o , H_E , F_{IS}), Sistema de Cruzamento, Mecanismo de Dispersão de Sementes, Agentes Polinizadores, Bioma e Status de Conservação Nacional (CN) e Subnacional (CS) para cada espécie analisada nos 48 estudos analisados pelo presente trabalho. Siglas: BA (Bahia); ES: Espírito Santo; MG: Minas Gerais; MS: Mato Grosso do Sul; PB: Paraíba; PE: Pernambuco; PR: Paraná; RJ: Rio de Janeiro; RN: Rio Grande do Norte; RS: Rio Grande do Sul; SC: Santa Catarina; SE: Sergipe; SP: São Paulo; AR: Argentina; BO: Bolívia; CR: Costa Rica; GF: Guiana Francesa; MX: México. NA: Não ameaçada; DD: Deficiente de Dados; LC: Pouco Preocupante; NT: Quase Ameaçada; VU: Vulnerável; EN: Em perigo; CR: Criticamente em perigo; EX: Extinta. – espécies sem dados, * espécies que apresentam reprodução clonal.

Subfamília/Táxons	Nº pops	Nº ind	Nº SSRs	RA	H_o	H_E	F_{IS}	Sistema de Cruzamento	Síndrome de Dispersão	Síndrome de Polinização	Bioma	CN	CS	Referência
Bromelioideae														
<i>Aechmea bambusoides</i> L.B.Sm. & Reitz	7	92	8	1,25	0,061	0,422	0,855	–	Anemocoria	–	Mata Atlântica (RJ, MG)	VU	VU	Paulo <i>et al.</i> , unpublished data
<i>Aechmea calyculata</i> (E.Morren) Baker	5	144	12	3,78	0,505	0,576	0,104	Sistema Misto ou Fecundação Cruzada	Zoocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (RS, SC)	VU	CR	Goetze <i>et al.</i> , 2016
<i>Aechmea caudata</i> Lindm.	3	54	10	1,76	0,983	0,384	0,138	Fecundação Cruzada*	Zoocoria	Entomofilia	Mata Atlântica (SC)	LC	EN	Costa <i>et al.</i> , unpublished data
<i>Aechmea caudata</i> Lindm.	2	37	10	3,12	0,482	0,657	0,262	Fecundação Cruzada*	Zoocoria	Entomofilia	Mata Atlântica (SC)	LC	EN	Goetze <i>et al.</i> , 2013
<i>Aechmea comata</i> (Gaudich.) Baker	6	119	10	2,59	0,683	0,684	-0,017	–	Zoocoria	Ornitofilia e Entomofilia	Mata Atlântica (SC)	–	–	Costa <i>et al.</i> , unpublished data
<i>Aechmea kertesziae</i> Reitz	3	51	10	2,21	0,567	0,539	-0,020	Fecundação Cruzada*	Zoocoria	Entomofilia	Mata Atlântica (SC)	EN	EN	Costa <i>et al.</i> , unpublished data
<i>Aechmea kertesziae</i> Reitz	4	103	9	6,20	0,618	0,709	0,154	Fecundação Cruzada*	Zoocoria	Entomofilia	Mata Atlântica (SC)	EN	EN	Goetze <i>et al.</i> , 2018

<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	1	249	6	–	0,690	0,710	0,040	Fecundação Cruzada*	Zoocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (RJ)	LC	VU	Loh <i>et al.</i> , 2015
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	1	8	10	–	0,480	0,500	–	Fecundação Cruzada*	Zoocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (ES)	LC	VU	Miranda <i>et al.</i> , 2012
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	1	35	5	3,16	0,576	0,519	-0,110	Fecundação Cruzada*	Zoocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (ES)	LC	VU	Sheu <i>et al.</i> , 2017
<i>Aechmea ramosa</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	1	12	10	–	0,470	0,480	–	–	Zoocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (ES)	–	NA	Miranda <i>et al.</i> , 2012
<i>Aechmea ramosa</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	1	32	8	3,12	0,407	0,481	0,143	–	Zoocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (ES)	–	NA	Sheu <i>et al.</i> , 2017
<i>Aechmea winkleri</i> Reitz	4	162	7	3,31	0,563	0,582	0,043	Fecundação Cruzada*	Zoocoria	Entomofilia	Mata Atlântica (RS)	VU	EN	Goetze <i>et al.</i> , 2015
<i>Billbergia euphemiae</i> E.Morren	1	4	10	–	0,670	0,470	–	Fecundação Cruzada	Zoocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (ES)	–	NA	Miranda <i>et al.</i> , 2012
<i>Billbergia euphemiae</i> E.Morren	1	26	9	3,00	0,390	0,483	0,177	Fecundação Cruzada	Zoocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (ES)	–	NA	Sheu <i>et al.</i> , 2017
<i>Billbergia horrida</i> Regel	1	10	10	–	0,550	0,460	–	Fecundação Cruzada	Zoocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (ES)	–	NA	Miranda <i>et al.</i> , 2012
<i>Billbergia horrida</i> Regel	1	31	7	3,00	0,430	0,435	-0,041	Fecundação Cruzada	Zoocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (ES)	–	NA	Sheu <i>et al.</i> , 2017
<i>Bromelia antiacantha</i> Bertol.	7	165	5	3,97	0,326	0,559	0,412	Sistema Misto ou Fecundação Cruzada*	Zoocoria	Ornitofilia e Quirofilia	Mata Atlântica (RS, SC)	DD	LC	Zanella <i>et al.</i> , 2011
<i>Bromelia hieronymi</i> Mez.	3	154	5	3,27	0,624	0,558	-0,094	Fecundação Cruzada*	Zoocoria	Ornitofilia e Entomofilia	Pantanal (MS)	–	–	Godoy <i>et al.</i> , 2018
<i>Cryptanthus burle-marxii</i> Leme	5	24	10	3,28	0,440	0,438	-0,031	–	Zoocoria	Vertebrados	Mata Atlântica (RN, PE)	VU	–	Ferreira <i>et al.</i> , 2017

<i>Cryptanthus zonatus</i> (Vis.) Beer	7	14	10	2,80	0,458	0,509	0,127	–	Zoocoria	Vertebrados	Mata Atlântica (PE)	VU	–	Ferreira <i>et al.</i> , 2017	
<i>Orthophytum ophiuroides</i> Louzada & Wand.	2	44	11	–	0,712	0,623	0,223	–	Zoocoria	–	Caatinga (BA)	–	VU	Aoki-Gonçalves <i>et al.</i> , 2014	
Pitcainioideae															
<i>Deuterocohnia brevispicata</i> Rauh & L.Hrom.	1	13	15	–	0,490	0,620	0,270	Fecundação Cruzada	Hidrocoria, Anemocoria ou Zoocoria acidental	Ornitofilia, Entomofilia e Quirofilia	Fora do Brasil (BO)	–	–	Zenk <i>et al.</i> , 2018	
<i>Deuterocohnia longipetala</i> (Baker) Mez	1	23	15	–	0,440	0,660	0,320	Fecundação Cruzada	Hidrocoria, Anemocoria ou Zoocoria acidental	Ornitofilia e Entomofilia	Fora do Brasil (AR, BO)	–	–	Zenk <i>et al.</i> , 2018	
<i>Deuterocohnia meiziana</i> subsp. <i>carmineo-viridiflor</i>	2	28	15	–	0,470	0,520	0,096	Fecundação Cruzada*	Anemocoria	Ornitofilia e Entomofilia	Fora do Brasil (BO)	EN	–	Zenk <i>et al.</i> , 2018	
<i>Deuterocohnia meiziana</i> subsp. <i>meiziana</i>	5	48	15	–	0,220	0,350	0,240	Fecundação Cruzada*	Anemocoria	Ornitofilia, Entomofilia e Quirofilia	Pantanal (MS)	EN	–	Zenk <i>et al.</i> , 2018	
<i>Deuterocohnia seramisiana</i> R.Vásquez, Ibisch & E.Gross	1	17	15	–	0,540	0,580	0,080	Fecundação Cruzada	Hidrocoria, Anemocoria ou Zoocoria acidental	Entomofilia e Quirofilia	Fora do Brasil (BO)	–	–	Zenk <i>et al.</i> , 2018	
<i>Dyckia choristaminea</i> Mez	3	78	7	2,73	0,452	0,569	0,216	–	Anemocoria	–	Pampa (RS)	DD	EN	Hirsch <i>et al.</i> , unpublished data	
<i>Dyckia dissitiflora</i> Schult. & Schult.f.	2	30	15	–	0,428	0,506	–	–	Anemocoria	Ornitofilia	–	LC	–	Wohrmann <i>et al.</i> , 2013	
<i>Dyckia distachya</i> Hassler	1	21	9	–	0,241	0,419	–	Fecundação Cruzada*	Anemocoria	Ornitofilia e Entomofilia	Mata Atlântica (RS)	EN	EN	Zanella <i>et al.</i> , 2012	
<i>Dyckia excelsa</i> Leme	7	101	8	1,44	0,074	0,119	0,339	*	Anemocoria	Ornitofilia e Entomofilia	Pantanal (MS)	–	–	Ruas <i>et al.</i> , unpublished data	
<i>Dyckia hebdingii</i> L.B.Sm.	4	117	7	1,90	0,326	0,382	0,138	Autofecundação	Anemocoria	–	Pampa (RS)	DD	VU	Hirsch <i>et al.</i> , unpublished data	
<i>Dyckia julianae</i> Strehl	2	49	7	2,90	0,515	0,637	1,680	–	Anemocoria	–	Pampa (RS)	DD	VU	Hirsch <i>et al.</i> , unpublished data	

<i>Dyckia lima</i> L.B.Smith	1	10	15	–	0,380	0,390	–	–	Zoocoria	Vertebrados	–	–	–	Wohrmann <i>et al.</i> , 2013
<i>Dyckia pernambucana</i> L.B.Smith	2	19	15	–	0,222	0,244	–	–	Zoocoria	Vertebrados	–	–	–	Wohrmann <i>et al.</i> , 2013
<i>Encholirium horridum</i> S.B.Sm.	11	89	10	–	0,336	0,429	–	Fecundação Cruzada*	Anemocoria	Ornitofilia, Entomofilia e Quirofilia	Mata Atlântica (BA, MG, ES, RJ)	EN	VU	Hmeljevski <i>et al.</i> , 2013
<i>Encholirium horridum</i> L.B.Sm.	1	304	7	–	0,809	0,849	0,046	Fecundação Cruzada*	Anemocoria	Ornitofilia, Entomofilia e Quirofilia	Mata Atlântica (ES)	EN	VU	Hmeljevski <i>et al.</i> , 2015
<i>Encholirium horridum</i> L.B.Sm	11	526	8	5,26	–	0,464	0,205	Fecundação Cruzada*	Anemocoria	Ornitofilia, Entomofilia e Quirofilia	Mata Atlântica (BA, RJ, MG, ES)	EN	VU	Hmeljevski <i>et al.</i> , 2017
<i>Encholirium spectabile</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	20	196	8	3,15	0,497	0,656	0,256	*	Anemocoria	Ornitofilia e Quirofilia	Caatinga (BA, PB, PE, SE)	LC	–	Gonçalves-Oliveira <i>et al.</i> , 2017
<i>Fosterella christophii</i> Ibisch, R. Vásquez & J. Peters	3	29	13	–	0,415	0,568	–	Autofecundação	Anemocoria	Entomofilia	Fora do Brasil (BO)	–	–	Wohrmann <i>et al.</i> , 2016
<i>Fosterella rusbyi</i> (Mez) L.B.Sm.	7	30	15	–	0,135	0,467	0,746	Autofecundação	Anemocoria	Entomofilia	Fora do Brasil (BO)	–	–	Wohrmann <i>et al.</i> , 2012
<i>Pitcairnia albiflos</i> Herb.	1	22	8	–	0,408	0,663	–	Fecundação Cruzada	Anemocoria	Entomofilia e Quirofilia	Mata Atlântica (RJ)	DD	VU	Paggi <i>et al.</i> , 2008
<i>Pitcairnia albiflos</i> Herb.	5	134	15	3,20	0,383	0,428	0,109	Fecundação Cruzada	Anemocoria	Entomofilia e Quirofilia	Mata Atlântica (RJ)	DD	VU	Palma-Silva <i>et al.</i> , 2011
<i>Pitcairnia corcovadensis</i> Wawra	2	32	8	1,95	0,381	0,455	0,150	Autofecundação	Anemocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (RJ)	–	VU	Mota <i>et al.</i> , 2018
<i>Pitcairnia flammea</i> Lindl.	1	12	10	–	0,310	0,420	–	Misto	Zoocoria	Ornitofilia e Entomofilia	Mata Atlântica (ES)	LC	–	Miranda <i>et al.</i> , 2012
<i>Pitcairnia flammea</i> Lindl	2	52	8	2,19	0,390	0,543	0,220	Misto	Zoocoria	Ornitofilia e Entomofilia	Mata Atlântica (RJ)	LC	–	Mota <i>et al.</i> , 2018

<i>Pitcairnia flammea</i> Lindl.	1	40	9	3,55	0,759	0,505	-0,112	Misto	Zoocoria	Ornitofilia e Entomofilia	Mata Atlântica (ES)	LC	–	Sheu <i>et al.</i> , 2017
<i>Pitcairnia geyskesii</i> L.B.Sm.	14	413	7	2,65	0,293	0,325	0,092	–	Anemocoria	Ornitofilia	Fora do Brasil (GF)	–	–	Boisselier-Dubayle <i>et al.</i> , 2010
<i>Pitcairnia geyskesii</i> L.B.Sm.	5	40	7	–	0,288	0,301	–	–	Anemocoria	Ornitofilia	Fora do Brasil (GF)	–	–	Sarthou <i>et al.</i> , 2003
<i>Pitcairnia staminea</i> G.Lodd.	4	119	15	3,71	0,347	0,452	0,239	Autofecundação	Anemocoria	Entomofilia	Mata Atlântica (RJ)	–	EN	Palma-Silva <i>et al.</i> , 2011

Tillandsioideae

<i>Alcantarea brasiliiana</i> (L.B.Sm.) J.R.Grant	1	134	9	2,46	0,240	0,340	–	–	Anemocoria	Vertebrados	Mata Atlântica (RJ)	–	–	Lexer <i>et al.</i> , 2016
<i>Alcantarea glaziouana</i> (Lem.) Leme	5	99	9	–	–	0,415	0,247	*	Anemocoria	Quirofilia	Mata Atlântica (RJ)	VU	EN	Barbará <i>et al.</i> , 2008
<i>Alcantarea glaziouana</i> (Lem.) Leme	5	170	8	1,95	0,259	0,333	0,156	*	Anemocoria	Quirofilia	Mata Atlântica (RJ)	VU	EN	Barbará <i>et al.</i> , 2009
<i>Alcantarea geniculata</i> (Wawra) J.R.Grant	4	168	7	2,36	0,356	0,380	0,075	Fecundação Cruzada	Anemocoria	Entomofilia	Mata Atlântica (RJ)	LC	EN	Barbará <i>et al.</i> , 2007
<i>Alcantarea geniculata</i> (Wawra) J.R.Grant	1	32	9	–	–	0,357	0,192	Fecundação Cruzada	Anemocoria	Entomofilia	Mata Atlântica (RJ)	LC	EN	Barbará <i>et al.</i> , 2008
<i>Alcantarea geniculata</i> (Wawra) J.R.Grant	4	84	8	5,25	0,357	0,429	–	Fecundação Cruzada	Anemocoria	Entomofilia	Mata Atlântica (RJ)	LC	EN	Barbará <i>et al.</i> , 2009
<i>Alcantarea geniculata</i> (Wawra) J.R.Grant	2	64	9	3,00	0,348	0,430	–	Fecundação Cruzada	Anemocoria	Entomofilia	Mata Atlântica (RJ)	LC	EN	Lexer <i>et al.</i> , 2016
<i>Alcantarea imperialis</i> (Carrière) Harms	4	248	8	2,48	0,357	0,398	- 0,000625	Misto	Anemocoria	Entomofilia, Ornitofilia, Quirofilia	Mata Atlântica (RJ)	LC	VU	Barbará <i>et al.</i> , 2007
<i>Alcantarea imperialis</i> (Carrière) Harms	4	135	9	–	–	0,393	0,061	Misto	Anemocoria	Entomofilia, Ornitofilia, Quirofilia	Mata Atlântica (RJ, MG)	LC	VU	Barbará <i>et al.</i> , 2008

<i>Alcantarea imperialis</i> (Carrière) Harms	4	124	8	6,25	0,362	0,615	–	Misto	Anemocoria	Entomofilia, Ornitofilia, Quirofilia	Mata Atlântica (RJ)	LC	VU	Barbará <i>et al.</i> , 2009
<i>Alcantarea imperialis</i> (Carrière) Harms	2	54	9	3,47	0,402	0,480	–	Misto	Anemocoria	Entomofilia, Ornitofilia, Quirofilia	Mata Atlântica (RJ)	LC	VU	Lexer <i>et al.</i> , 2016
<i>Alcantarea imperialis</i> (Carrière) Harms	4	30	4	–	0,359	0,371	–	Misto	Anemocoria	Entomofilia, Ornitofilia, Quirofilia	Mata Atlântica (RJ)	LC	VU	Palma-Silva <i>et al.</i> , 2007
<i>Alcantarea martinellii</i> Versieux & Wand.	1	20	9	1,77	0,356	0,271	–	–	Anemocoria	Vertebrados	Mata Atlântica (RJ)	CR	VU	Lexer <i>et al.</i> , 2016
<i>Alcantarea nevaesii</i> Leme	1	46	9	1,84	0,206	0,217	–	–	Anemocoria	Vertebrados	Mata Atlântica (RJ)	DD	VU	Lexer <i>et al.</i> , 2016
<i>Alcantarea patriae</i> Versieux & Wand.	1	20	12	4,58	0,461	0,659	0,344	–	Anemocoria	Entomofilia	Mata Atlântica (ES)	NT	–	Pereira <i>et al.</i> , 2017
<i>Alcantarea regina</i> (Vell.) Harms	2	44	9	–	–	0,464	-0,044	*	Anemocoria	Ornitofilia, Entomofilia e Quirofilia	Mata Atlântica (RJ)	–	–	Barbará <i>et al.</i> , 2008
<i>Alcantarea regina</i> (Vell.) Harms	2	55	8	3,49	0,479	0,458	-0,051	*	Anemocoria	Ornitofilia, Entomofilia e Quirofilia	Mata Atlântica (RJ)	–	–	Barbará <i>et al.</i> , 2009
<i>Guzmania</i> <i>monostachia</i> (L.) Rusby ex Mez	18	364	6	–	0,028	0,359	0,917	Misto	Anemocoria	Ornitofilia	Fora do Brasil (CR)	DD	–	Cascante-Marín <i>et al.</i> , 2014
<i>Tillandsia aeranthos</i> (Loisel.) Desf.	2	37	7	7,73	0,756	0,857	0,115	Fecundação Cruzada	Anemocoria	Ornitofilia	Pampa (RS)	–	VU	Chaves <i>et al.</i> , 2018
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	2	41	7	5,89	0,068	0,629	0,803	Autofecundação	Anemocoria	Entomofilia	Cerrado (SP)	–	LC	Chaves <i>et al.</i> , 2018
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	2	90	5	9,51	0,279	0,605	0,440	Autofecundação	Anemocoria	Entomofilia	Fora do Brasil (MX)	–	LC	Solorzano <i>et al.</i> , 2010
<i>Vriesea carinata</i> Wawra	1	20	3	–	0,727	0,812	0,212	*	Anemocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (SC)	LC	VU	Matos <i>et al.</i> , 2016
<i>Vriesea carinata</i> Wawra	4	69	16	–	0,379	0,618	0,355	*	Anemocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (PR, SP)	LC	VU	Todeschini <i>et al.</i> , 2018

<i>Vriesea carinata</i> Wawra	6	38	14	4,95	0,518	0,675	0,237	*	Anemocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (SP, RS, SC, PR)	LC	VU	Zanella <i>et al.</i> , 2016
<i>Vriesea incurvata</i> Gaudich.	1	20	3	–	0,727	0,812	0,212	Sistema Misto*	Anemocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (SC)	LC	VU	Matos <i>et al.</i> , 2016
<i>Vriesea incurvata</i> Gaudich.	6	29	14	4,67	0,458	0,644	0,292	Sistema Misto*	Anemocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (RS, SC, PR)	LC	VU	Zanella <i>et al.</i> , 2016
<i>Vriesea gigantea</i> Gaudich.	3	26	8	–	–	–	0,428	Misto	Anemocoria	Ornitofilia, Entomofilia e Quirofilia	Mata Atlântica (RS)	LC	VU	Matos-Paggi <i>et al.</i> , 2015
<i>Vriesea gigantea</i> Gaudich.	7	80	11	–	0,620	0,653	–	Misto	Anemocoria	Ornitofilia, Entomofilia e Quirofilia	Mata Atlântica (SC)	LC	VU	Palma-Silva <i>et al.</i> , 2007
<i>Vriesea gigantea</i> Gaudich.	13	431	10	2,82	0,430	0,579	0,273	Misto	Anemocoria	Ornitofilia, Entomofilia e Quirofilia	Mata Atlântica (RS, SC, PR, RJ, SP, ES)	LC	VU	Palma-Silva <i>et al.</i> , 2009
<i>Vriesea minarum</i> L.B.Sm.	1	20	10	–	0,432	0,579	0,162	Sistema Misto*	Anemocoria	Ornitofilia e Quirofilia	Mata Atlântica (MG)	EN	EX	Lavor <i>et al.</i> , 2013
<i>Vriesea minarum</i> L.B.Sm.	12	206	10	2,56	0,406	0,572	0,341	Sistema Misto*	Anemocoria	Ornitofilia e Quirofilia	Mata Atlântica (MG)	EN	EX	Lavor <i>et al.</i> , 2014
<i>Vriesea reitzii</i> Leme & And.Costa	6	187	7	4,72	0,436	0,534	0,168	Sistema Misto*	Anemocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (RS, SC, PR)	NT	VU	Soares <i>et al.</i> , 2018
<i>Vriesea scalaris</i> É.Morren	2	30	15	3,84	0,146	0,323	0,520	Misto	Anemocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (SC, BA)	LC	EN	Neri <i>et al.</i> , 2017
<i>Vriesea simplex</i> (Vell.) Beer	2	43	10	5,15	0,209	0,456	0,605	Misto	Anemocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (SP, BA)	EN	NA	Neri <i>et al.</i> , 2015

<i>Vriesea simplex</i> (Vell.) Beer	2	44	15	7,49	0,550	0,684	0,167	Misto	Anemocoria	Ornitofilia	Mata Atlântica (RJ)	EN	NA	Neri <i>et al.</i> , 2017
--	---	----	----	------	-------	-------	-------	-------	------------	-------------	------------------------	----	----	---------------------------

Na Tabela 4 estão apresentadas as médias dos índices genéticos analisados conforme aspectos ecológicos das espécies amostradas. Diferenças em sistema de cruzamento, agentes polinizadores, mecanismos de dispersão de sementes e subfamílias levaram a divergências significativas nas médias dos índices genéticos avaliados.

Espécies alógamas apresentaram uma média de heterozigosidade observada maior do que aquelas autógamas (0,482 e 0,278, respectivamente), enquanto espécies com sistema de cruzamento misto apresentaram um valor de H_o estatisticamente igual às espécies alógamas e autógamas (0,416; Kruskal-Wallis qui-quadrado = 9,230, $df = 2$, valor de $p = 0,010$); já o F_{is} de espécies alógamas (0,133) foi menor do que de espécies autógamas (0,387), enquanto espécies de sistema de cruzamento misto novamente apresentaram um valor estatisticamente igual à ambos (0,270; Kruskal-Wallis qui-quadrado = 6,317, $df = 2$, valor de $p = 0,043$). Também foi observado que a RA e H_E não variam de acordo com o sistema de cruzamento (Tabela 4).

Espécies com diferentes agentes polinizadores divergiram de forma significativa nas médias de heterozigosidade esperada: enquanto as médias para espécies ornitófilas foi de 0,547, para espécies polinizadas por vertebrados a média foi de 0,344 (Kruskal-Wallis qui-quadrado = 9,920, $df = 4$, valor de $p = 0,042$). Já a RA, H_o e F_{is} não foram significativamente influenciados pela diferença de agentes polinizadores (Tabela 4).

As médias dos parâmetros genéticos em relação aos diferentes mecanismos de dispersão de sementes variaram com relação à heterozigosidade observada (0,378 para espécies de dispersão anemocórica e 0,501 para as de dispersão zoocórica, Mann-Whitney Test $W = 360,5$, valor de $p = 0,002$) e com relação ao F_{is} (0,303 para anemocoria e 0,085 para zoocoria; Mann-Whitney Test $W = 589,5$, valor de $p = 0,002$). Os parâmetros RA e H_E não diferiram entre os dois mecanismos de dispersão de sementes considerados (Tabela 4).

As médias dos índices genéticos avaliados não foram afetadas significativamente com relação à amostragem dentro ou fora de Unidades de Conservação. A riqueza alélica foi o único índice de diversidade genética que não variou de forma significativa em relação a nenhuma das variáveis analisadas (Tabela 4).

Considerando as médias por subfamília, apenas nos valores de heterozigidade observada houve uma variação significativa entre as três subfamílias: Bromelioideae apresentou um valor médio de H_o (0,501) significativamente mais alto do que Pitcairnoideae e Tillandsioideae (0,390 e 0,394, respectivamente; Kruskal-Wallis qui-quadrado = 9.665, $df = 2$, valor de $p = 0,008$; Tabela 4).

Quanto ao status de conservação, em nível nacional as espécies analisadas pela maioria dos trabalhos já publicados se encontram fora de listas oficiais de flora ameaçada. Pitcairnoideae foi a subfamília com mais espécies categorizadas como Deficiência de Dados (DD), enquanto que os representantes da subfamília Bromelioideae foram categorizados com mais frequência na categoria Vulnerável (VU). Já a subfamília Tillandsioideae foi mais representativa na categoria Pouco Preocupante (LC; Figura 8).

Já em nível subnacional, as subfamílias Tillandsioideae e Pitcairnoideae tiveram suas maiores frequências na categoria Vulnerável (VU), enquanto a subfamília Bromelioideae foi igualmente frequente nas categorias de ameaça Vulnerável (VU), Em perigo (EN) e Não ameaçada (NA). Tillandsioideae foi a única subfamília com uma espécie considerada extinta regionalmente: *Vriesea minarum* L.B.Sm., extinta no estado de São Paulo, segundo a Resolução da Secretaria de Estado do Meio Ambiente (SMA) 48 2004, Resolução SMA 08/2008 (Figura 9).

Tabela 4. Médias dos índices de diversidade genética (RA (Riqueza Alélica), H_o (Heterozigosidade Observada), H_E (Heterozigosidade Esperada), F_{is} (Coeficiente de Endogamia)) de acordo com Sistema de Cruzamento, Agentes Polinizadores, Mecanismo de Dispersão de Sementes, Amostragem em Unidades de Conservação e Subfamílias. Para as análises das comparações das médias dos grupos Sistema de Cruzamento, Agentes Polinizadores e Subfamílias foram realizados testes de Kruskal-Wallis. E para os grupos Mecanismo de Dispersão de Sementes e Amostragem em Unidade de Conservação foram realizados testes de Mann-Whitney. As letras ao lado das médias indicam diferenças entre os subgrupos analisados considerando um valor de $p < 0,05$ para os testes Kruskal-Wallis ($p < 0,05$ ajustados para o Teste de Dunn) e um valor de $p < 0,05$ para os testes de Mann-Whitney. N significa o número amostral para cada subgrupo. - subgrupo com número amostral insuficiente para fazer a análise.

Variável	N	RA	N	H_o	N	H_E	N	F_{is}
Sistema de Cruzamento								
Alógamo	15	3,40 ^a	28	0,482 ^a	28	0,538 ^a	23	0,133 ^a
Autógamo	5	4,59 ^a	7	0,278 ^b	7	0,508 ^a	7	0,387 ^b
Misto	12	4,10 ^a	18	0,416 ^{a,b}	19	0,525 ^a	15	0,270 ^{a,b}
Agentes Polinizadores								
Entomofilia	11	4,34 ^a	13	0,372 ^a	14	0,513 ^{a,b}	11	0,286 ^a
Entomofilia e Ornitofilia	6	2,69 ^a	10	0,447 ^a	10	0,508 ^{a,b}	8	0,126 ^a
Entomofilia, Ornitofilia e Quirofilia	6	3,96 ^a	11	0,442 ^a	14	0,508 ^{a,b}	9	0,111 ^a
Ornitofilia	15	3,98 ^a	25	0,460 ^a	25	0,547 ^a	20	0,231 ^a
Vertebrados	5	2,43 ^a	7	0,328 ^a	7	0,344 ^b	-	-
Mecanismo de Dispersão de Sementes								
Anemocoria	34	3,77 ^a	50	0,378 ^a	55	0,500 ^a	41	0,303 ^a
Zoocoria	17	3,19 ^a	26	0,501 ^b	26	0,517 ^a	19	0,085 ^b

Amostragem em Unidades de Conservação								
Dentro	22	3,11 ^a	27	0,424 ^a	27	0,506 ^a	21	0,205 ^a
Fora	38	3,68 ^a	62	0,420 ^a	67	0,510 ^a	50	0,219 ^a
Subfamília								
Bromelioideae	16	3,13 ^a	22	0,501 ^a	22	0,541 ^a	18	0,140 ^a
Pitcairnioideae	12	2,88 ^a	27	0,390 ^b	28	0,483 ^a	19	0,204 ^a
Tillandsioideae	23	4,27 ^a	30	0,394 ^b	34	0,517 ^a	26	0,270 ^a

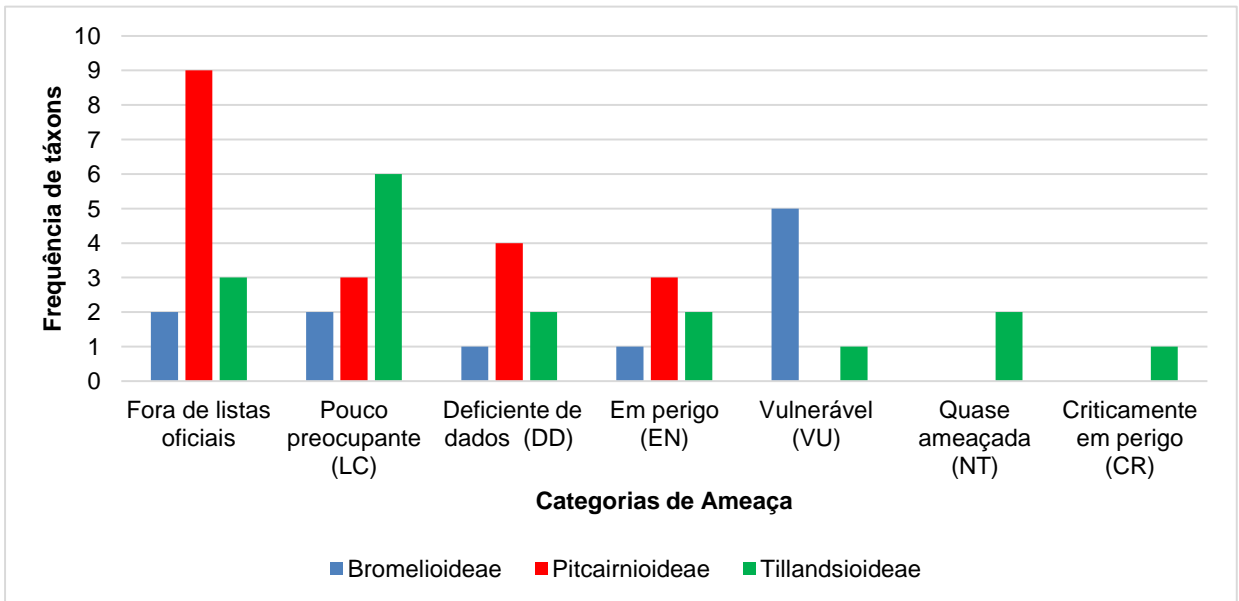


Figura 8. Status de Conservação em nível nacional das subfamílias Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae de acordo com a frequência de táxons em cada categoria de ameaça.

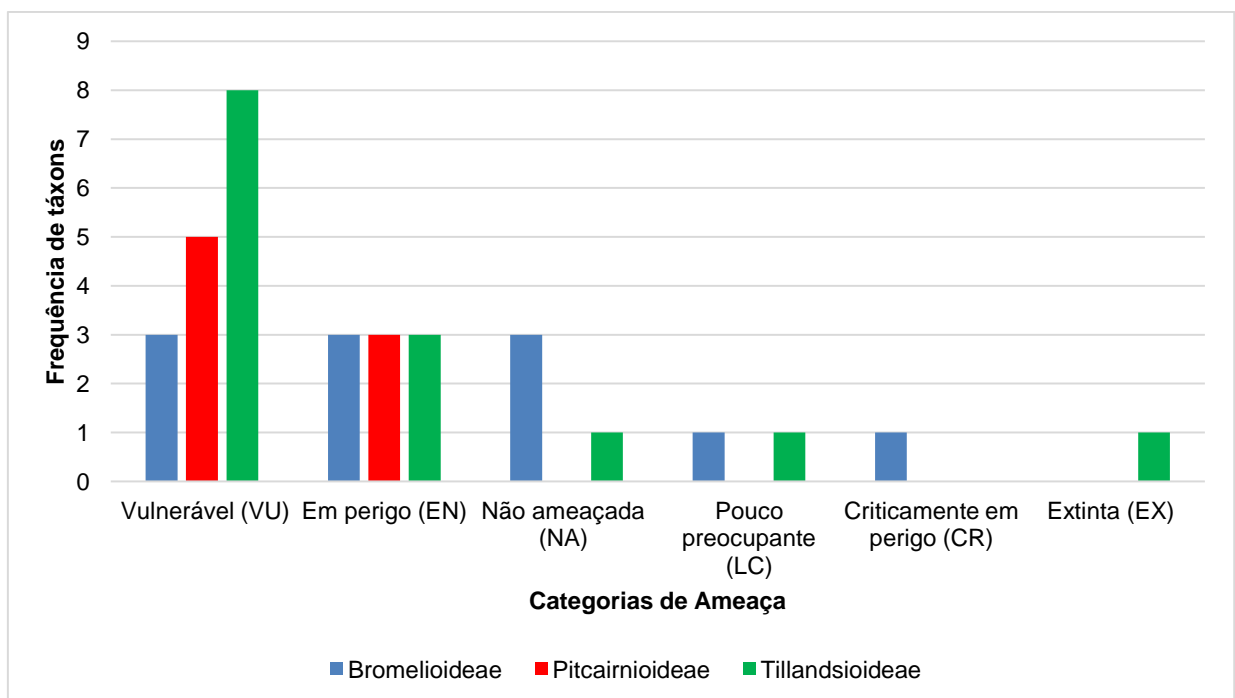


Figura 9. Status de Conservação em nível subnacional das subfamílias Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae de acordo com a frequência de táxons em cada categoria de ameaça.

4. DISCUSSÃO

Nesse trabalho, a partir dos 48 estudos recuperados para os marcadores microssatélites, foi amostrado um total de 55 táxons, sendo 15 da subfamília Bromelioideae, 22 da subfamília Pitcairnioideae e 18 da subfamília Tillandsioideae. De acordo com Gouda *et al.* (cont. atual.), há 3590 espécies de bromélias distribuídas em 75 gêneros. Considerando os gêneros mais frequentemente estudados nos trabalhos recuperados nessa revisão (Tabela 1), das 251 espécies do gênero *Aechmea*, oito (3,19%) foram estudadas; das 173 do gênero *Dyckia*, foram estudadas oito (4,62%); das 16 do gênero *Deuterocohnia*, cinco (31,25%) foram avaliadas; das 408 espécies do gênero *Pitcairnia*, cinco (1,23%) foram contempladas; das 42 do gênero *Alcantarea*, oito (19,05%) foram estudadas; e das 226 espécies do gênero *Vriesea*, somente sete (3,10%) foram avaliadas. Isso demonstra que a maior parte das espécies e gêneros da família Bromeliaceae ainda não está contemplada em estudos de diversidade genética com marcadores microssatélites. Até mesmo os gêneros mais numerosos (*Aechmea*, *Dyckia*, *Pitcairnia* e *Vriesea*) apresentam uma frequência proporcionalmente baixa nesses estudos. Esses resultados evidenciam a necessidade de mais estudos genéticos com espécies da família Bromeliaceae.

Atualmente, os microssatélites são os marcadores moleculares mais utilizados em estudos com enfoque de genética de populações e conservação, sendo uma das suas principais vantagens a possibilidade de uso em diferentes espécies (transferabilidade; Barbará *et al.*, 2007). Os marcadores microssatélites desenvolvidos para a família Bromeliaceae são frequentemente aplicados em subfamílias diferentes da original. Os marcadores Acom_12.12, Ac01, Acom_82.8, Ac25 e Acom_78.4, originalmente desenvolvidos para espécies da subfamília Bromelioideae, estão entre os mais frequentemente utilizados, também sendo aplicados em análises de diversidade genética para as subfamílias Pitcairnioideae e Tillandsioideae (Figura 1). O mesmo acontece para os principais marcadores originalmente desenvolvidos para espécies de Pitcairnioideae, como PaD07, PaA10, PAZ01, Pit8, ngFoss_22 e PaC05 (Figura 2), e para espécies de Tillandsioideae, como E6b, E6, CT5, VgC01, E19 e VgA04

(Figura 3). A universalidade dos microssatélites possibilita a sua transferência entre diferentes espécies, facilita a comparação entre espécies e a análise de padrões de diversidade genética (Barbará *et al.*, 2007). De acordo com Barbará *et al.* (2007), a transferência de marcadores microssatélites é mais efetiva entre espécies filogeneticamente próximas: a taxa de sucesso de transferência de marcadores entre espécies animais e vegetais do mesmo gênero foi de 40% (Barbará *et al.*, 2007). Palma-Silva *et al.* (2007), utilizaram 13 microssatélites originalmente desenvolvidos para as espécies *Vriesea gigantea* Lem. e *Alcantarea imperialis* (Carrière) Harms e mostraram a transferibilidade desses marcadores para diferentes gêneros das subfamílias Tillandsioideae (11 espécies), Bromelioideae (nove espécies) e Pitcairnioideae (duas espécies). Isso demonstra que, apesar de a transferência de microssatélites ser mais efetiva entre espécies da mesma subfamília, a transferibilidade desses marcadores também é possível entre espécies não tão próximas filogeneticamente. Assim, devido à grande capacidade de transferência dos microssatélites evidenciada aqui, é possível que o conjunto de SSRs já desenvolvidos para Bromeliaceae possa ser suficiente para abranger grande parte das espécies que ainda não foram estudadas.

A diversidade genética de uma população é profundamente influenciada pelo sistema de cruzamento de suas espécies (Loveless & Hamrick, 1984). Conforme o esperado, as espécies alógamas apresentaram uma média de heterozigosidade observada (0,482) maior do que as autógamias (0,278), enquanto o F_{IS} para espécies alógamas foi menor do que de espécies autógamias (0,133 e 0,387, respectivamente). Tanto para H_o quanto para F_{IS} , espécies de cruzamento misto apresentaram valores médios estatisticamente iguais a espécies alógamas e autógamias (Tabela 4). Isso pode ser explicado pelo fato de que a fecundação cruzada mantém níveis elevados de diversidade genética dentro das populações já que diminui a probabilidade de união de gametas de indivíduos aparentados, aumenta o tamanho efetivo da população, evitando subdivisão populacional, e aumenta a ocorrência de fluxo gênico de longa distância ao impor a movimentação do pólen (Loveless & Hamrick, 1984). Por outro lado, espécies autógamias apresentam uma homogeneização de genótipos pela diminuição de eventos de recombinação genética, o que resulta em uma

maior chance de diferenciação genética entre populações (Loveless & Hamrick, 1984). Já espécies que apresentam sistema de cruzamento misto tendem a exibir uma diversidade genética mais próxima àquela de plantas alógamas, já que a ocorrência de fecundação em pequenas taxas é suficiente para evitar a diferenciação intrapopulacional (Loveless & Hamrick, 1984). A compreensão de como o sistema de cruzamento de uma planta afeta a variação da sua diversidade genética dentro e entre populações é essencial para a sua conservação. Assim, ações de conservação devem ser planejadas levando em conta os diferentes modos de cruzamento: para espécies autógamas, é necessário proteger muitas populações para englobar totalmente a diversidade genética, uma vez que essas espécies apresentaram a maior parte da sua diversidade genética entre populações e não dentro de populações; já espécies que realizam fecundação cruzada, que mantêm a maior parte da sua diversidade genética dentro de populações, ações de conservação voltadas para a proteção de algumas grandes populações serão suficientes para contemplar totalmente a diversidade genética de uma espécie (Swift *et al.*, 2016).

Os mecanismos de dispersão de sementes apresentaram médias distintas em relação à H_0 e F_{IS} : enquanto espécies com dispersão anemocórica tiveram H_0 igual a 0,378 e F_{IS} igual a 0,303, espécies com dispersão zoocórica apresentaram valores médios de H_0 e F_{IS} iguais a 0,501 e 0,085, respectivamente (Tabela 4). Na dispersão pelo vento, poucas sementes são transportadas por longas distâncias, restringindo a variabilidade genética local, o que explica o valor médio de H_0 mais baixo. Além disso, movimento limitado de sementes diminui o tamanho efetivo populacional, o que promove a ocorrência de endogamia, explicando o valor médio mais alto de F_{IS} . Já a dispersão por animais tende a alcançar distâncias mais longas, causando um aumento no tamanho efetivo populacional, o que diminui a taxa de endogamia e de estruturação genética (Loveless & Hamrick, 1984). Esse resultado é condizente com os resultados encontrados por Hamrick & Godt (1989), que analisando *loci* polimórficos de alozimas em espécies de plantas, mostraram que plantas que têm dispersão zoocórica são mais geneticamente diversas do que plantas de dispersão anemocórica. Assim, para espécies capazes de dispersão a longas distâncias, como as zoocóricas, estratégias de conservação devem

focar em proteger grandes populações para abranger toda a diversidade genética das espécies (Swift *et al.*, 2016). Em contrapartida, espécies com dispersão de sementes pela ação do vento apresentam a maior parte da sua diversidade genética entre diferentes populações; nesse caso, como cada população apresenta um conjunto único de alelos, é necessário conservar uma quantidade maior de pequenas populações para proteger a diversidade genética em sua totalidade (Swift *et al.*, 2016).

Nesse estudo, a Riqueza Alélica (RA) não foi um índice considerado preditor, já que analisando a diversidade genética das populações estudadas, não foi encontrada nenhuma correlação com as variáveis analisadas (Tabela 4). Entretanto a RA é um parâmetro muito importante para a análise da diversidade genética das populações, já que permite a visualização do número total de alelos presentes em uma população (Petit *et al.*, 1998) e também indica como populações variam demograficamente ao longo do tempo (Leberg, 2002). Segundo Spencer *et al.*, (2000) e Petit *et al.* (1998), esse índice, por ser mais sensível a variações no tamanho populacional, é importante para verificar a ocorrência de *bottleneck* em um passado recente. Logo, a ausência de variação nos valores médios de RA encontrada em relação às variáveis aqui analisadas poderia indicar que as populações de bromélias estudadas não passaram por eventos recentes de redução populacional. Entretanto, é possível que não tenhamos captado variação nos valores de RA devido a um conjunto de dados limitado.

As Unidades de Conservação são extremamente variáveis de acordo com o seu objetivo e forma de manejo, algumas são de proteção integral enquanto em outras o uso sustentável é permitido. Essas categorias diferem entre si de acordo com suas finalidades, sendo mais ou menos restritivas quanto ao uso dos recursos naturais. Geralmente, o estabelecimento de UCs se dá em grandes áreas rurais, pouco ou quase não modificadas por ação antrópica, abrangendo a maior variedade de espécies, ecossistemas e processos ecológicos possíveis (Brito, 2000). O esperado é que essas Unidades sejam áreas mais conservadas, com uma maior quantidade de polinizadores, nichos disponíveis para sua alimentação e reprodução, possibilitando a proteção das espécies de fatores

externos, como desmatamento, coleta ilegal e/ou agricultura. Assim, poderia ser inferido que as espécies amostradas dentro de UCs apresentariam uma maior diversidade genética, já que o fluxo gênico entre diferentes populações seria facilitado nessas áreas. Todos esses aspectos podem influenciar a diversidade genética das populações. Entretanto, considerando o conjunto de dados analisados nesse trabalho, a amostragem dentro de UCs não foi significativa para a variação dos índices de diversidade genética avaliados (Tabela 4). Isso não significa que a ocorrência em UCs não afete a estrutura genética das populações, mas sim que o *dataset* utilizado pode não ter sido suficiente para captar uma variação. Por essa razão, é importante a realização de mais estudos que considerem a amostragem dentro de UCs para o melhor entendimento do impacto de áreas protegidas sobre a diversidade genética das populações.

Analisando as médias por subfamília, Bromelioideae exibiu um valor médio de heterozigosidade observada (0,501) significativamente mais alto do que Pitcairnioideae e Tillandsioideae (0.390 e 0.394, respectivamente; Tabela 4). Isso pode ser explicado em parte pelas diferentes síndromes de polinização das subfamílias: enquanto a ornitofilia é a principal síndrome de polinização para Tillandsioideae e Bromelioideae, para Pitcairnioideae a entomofilia é mais comum (Benzing, 2000). A polinização por aves aumenta a variabilidade genética dentro das populações, já que agentes polinizadores maiores tendem a visitar mais plantas (Loveless & Hamrick, 1984). Isso explica a maior média para H_o apresentada pela subfamília Bromelioideae, mas não explica a média de H_o mais baixa para Tillandsioideae. Apesar de a ornitofilia ser a principal síndrome de polinização para a subfamília, muitas das espécies analisadas nesses trabalhos também apresentavam a entomofilia como síndrome de polinização, assim como Pitcairnoideae. Insetos geralmente apresentam uma movimentação mais restrita em comparação com vertebrados. Espécies polinizadas por insetos geralmente exibem diversidade genética intrapopulacional reduzida, promovendo a subdivisão e estruturação populacional (Loveless & Hamrick, 1984), o que explica os valores mais baixos para H_o de Pitcairnioideae e Tillandsioideae. Outro fator que explica a diferença nos valores de H_o entre as subfamílias é o mecanismo de dispersão de

sementes: enquanto que em Bromelioideae houve um predomínio da zoocoria, em Pitcairnioideae e Tillandsioideae a anemocoria foi mais frequente.

Quanto ao status de conservação, em nível nacional a maior parte das espécies analisadas se encontra fora de listas oficiais de flora ameaçada. Muitas espécies são classificadas em categorias de risco (Em perigo (EN) e Vulnerável (VU)), além de Deficiência de dados (Figura 8). Esse padrão se manteve em nível subnacional, em que a maior parte das espécies foi categorizada como Vulnerável (VU) e Em perigo (EN; Figura 9). Assim, muitas espécies de bromélias são consideradas ameaçadas. Isso pode ser explicado em parte pelo fato de muitas espécies serem endêmicas (Zanella *et al.*, 2012), além da distribuição da família: um dos seus principais centros de diversidade é a Floresta Atlântica Brasileira (Zizka *et al.*, 2009). O impacto aos habitats em que as bromélias ocorrem, causado principalmente pela agricultura, é responsável por grande parte da extinção e ameaça das Bromeliaceae atualmente (Benzing, 2000). Além disso, as bromélias são comumente utilizadas como plantas ornamentais, o que incentiva a coleta irregular de espécimes na natureza para sua comercialização (Benzing, 2000). Entretanto, é possível que esses dados estejam subestimados uma vez que não há estudos suficientes utilizando parâmetros genéticos para a análise de status de conservação.

Atualmente a Floresta Atlântica Brasileira ocupa menos de 8% da sua área original, sendo considerada prioridade em termos de conservação devido à grande fragmentação a que foi submetida e que coloca em risco sua megadiversidade. Esse bioma abriga pelo menos 31 gêneros e 803 espécies da família Bromeliaceae, das quais 653 são endêmicas e 40% são ameaçadas. Como mostrado na Tabela 3 e na Figura 4, a maioria das espécies analisadas ocorrem na Mata Atlântica. Assim, estratégias de preservação desse bioma são essenciais para a conservação de bromélias (Martinelli *et al.*, 2008).

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGARWAL, M.; SHRIVASTAVA, N.; PADH, H. Advances in molecular markers techniques and their applications in plant sciences. **Plant Cell Reports**, v. 27, p. 617–631, 2008.

ALMEIDA JUNIOR, E. B.; OLIVO, M. A.; ARAÚJO, E. L.; ZICKEL, C.S. Caracterização da Vegetação de Restinga da RPPN de Maracápe, PE, Brasil, com Base na Fisionomia, Flora, Nutrientes do Solo e Lençol Freático. **Acta botanica brasílica**, v. 23, n. 1, p. 36-48, 2009.

ANDRADE, M.A.R. Recurso floral para aves em uma comunidade de Mata Atlântica de encosta: sazonalidade e distribuição vertical. Doutorado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas, 2006.

ANDREATA, R.H.P.; LIMA, H.C.; VAZ, A.S.F.; BAUMGRATZ, J.F. Diversity and Floristic Composition of the Vascular Plants in the Forest Fragment in Southeastern Rio de Janeiro, Brazil, **Journal of the Botanical Research Institute of Texas**, 2008.

ANTONOVICS, J. Evolution in closely adjacent plant populations. **Heredity**, v. 23, p. 507–524, 1968.

AOKI-GONÇALVES, F.; LOUZADA, R.B.; SOUZA, L.M. Microsatellite Loci for *Orthophytum ophiuroides* (Bromelioideae, Bromeliaceae) Species Adapted to Neotropical Rock Outcrops. **Applications in Plant Sciences**, v. 2, n. 3, 2014.

APG. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, n. 181, p. 1–20, 2016.

ARAUJO, A.C.; FISCHER, E.A.; MARLIES, S. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região de Juréia, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.17, 1994.

BALLOUX, F.; MOULIN, N. L. The estimation of population differentiation with microsatellite marker. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 11, p. 155–165, 2002.

BARBARÁ, T.; MARTINELLI, G.; FAY, F.; MAYO, J.; LEXER, C. Population differentiation and species cohesion in two closely related plants adapted to neotropical high-altitude 'inselbergs', *Alcantarea imperialis* and *Alcantarea geniculata* (Bromeliaceae). **Molecular Ecology**, v. 16, p. 1981–1992, 2007.

BARBARÁ, T.; PALMA-SILVA, C.; PAGGI, G.M.; BERED, F.; FAY, M.F.; LEXER, C. Cross-species transfer of nuclear microsatellite markers: potencial and limitations. **Molecular Ecology**, v.16, p. 3759–3757, 2007.

BARBARÁ, T.; LEXER, C.; MARTINELLI, C.; MAYO, S.; FAY, M.F.; HEUERTZ, M. Within-population spatial genetic structure in four naturally fragmented species of a neotropical inselberg radiation, *Alcantarea imperialis*, *A. geniculata*, *A. glaziouana* and *A. regina* (Bromeliaceae). **Heredity**, v. 101, p. 285–296, 2008.

BARBARÁ, T.; MARTINELLI, G.; PALMA-SILVA, C.; FAY, M.F.; MAYO, S.; LEXER, C. Genetic relationships and variation in reproductive strategies in four closely related bromeliads adapted to neotropical 'inselbergs': *Alcantarea glaziouana*, *A. regina*, *A. geniculata* and *A. imperialis* (Bromeliaceae). **Annals of Botany**, v. 103, p. 65–77, 2009.

BARROS, A.A.. Análise florística e estrutural do Parque Estadual da Serra da Tiririca, Niterói e Maricá, RJ, Brasil. Tese de Doutorado. Rio de Janeiro, RJ: Escola Nacional de Botânica Tropical - Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2008.

BASTOS, M.J.S.M.; BASTOS, L.P.; SOUZA, E.H.; SOARES, T.L.; MORAIS, D.V.; SOUZA, F.V.D.; COSTA, M.A.P.C. Floral and reproductive biology of *Alcantarea nahoumii* (Bromeliaceae), a vulnerable endemic species of the Atlantic Forest. **Acta Botanica Brasilica**, v. 31, n. 4, p. 665-676, 2017.

BAENSCH, Ulrich; BAENSCH, Ursula. Blooming bromeliads. **Tropic Beauty Publishers**, 1994.

BENZING, D. H. Biology of the bromeliads. n. 584.22, 1980.

BENZING, D. H. **Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation**. Cambridge University Press, 2000.

BETZE, L.; PENNER, G. Microsatellite Markers. In: MILACH, S. **Marcadores Moleculares em Plantas**. Porto Alegre, RS: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1998. p. 117–121.

BOISSELIER-DUBAYLE, M.C.; LEBOIS, R.; SAMADI, S.; LAMBOURDIÈRE, J.; SARTHOU, C. Genetic structure of the xerophilous bromeliad *Pitcairnia geyskesii* on inselbergs in French Guiana: a test of the forest refuge hypothesis. **Ecography**, v. 33, p. 175–184, 2010.

BRITO, M.C.W. **Unidades de Conservação: intenções e resultados**. São Paulo, SP. FAPESP. 1ª Edição. 2000

BROWN, A. H. D. Genetic characterization of plant mating systems. In: **Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources**. Sinauer, Sunderland, 1990. p. 98–115.

CAIXETA, E. T.; OLIVEIRA, A.C.B.; BRITO, G.G.; SAKIYAMA, N.S. Tipos de Marcadores Moleculares. In: **Marcadores Moleculares**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2016. p. 9–93.

CALLOW, J. A.; FORD-LLOYD, B. V.; NEWBURY, H. J. **Biotechnology and Plant Genetic Resources: Conservation and Uses**. CAB International, 1997.

CASCANTE-MARÍN, A.; OOSTERMEIJER, G.; WOLF, J. FUCHS, E.J. Genetic Diversity and Spatial Genetic Structure of an Epiphytic Bromeliad in Costa Rican Montane Secondary Forest Patches. **Biotropica**, 2014.

CENTRO DE REFERÊNCIA DE INFORMAÇÃO AMBIENTAL. **Species Mapper**. Disponível em: <<http://splink.cria.org.br/mapper>>.

CHAVES, C. J. N.; AOKI-GONÇALVES, F.; LEAL, B.S.S.; ROSSATTO, D.R.; PALMA-SILVA, C. Transferability of nuclear microsatellite markers to the atmospheric bromeliads *Tillandsia recurvata* and *T. aeranthos* (Bromeliaceae). **Brazilian Journal of Botany**, 2018.

CITADINI-ZANETTE, V.; OLIVEIRA, L.C.; PADILHA, P.T.; DALMOLIN, E.B.; AZEREDO, T.E.V. Componente epifítico vascular de um fragmento florestal urbano, município de Criciúma, Santa Catarina, Brasil. **Biotemas**, v. 26, n. 2, p. 33-44, 2013.

CLEGG, M. T.; EPPERSON, B. K.; BROWN, A. H. D. Genetic diversity and reproductive system. In: SPINGER-VERLAG (Ed.). . **Proceedings of the XIth EUCARPIA Congress on Reproductive Biology and Plant Breeding System**. Berlin. p. 311–324. 1992.

CONSELHO ESTADUAL DO MEIO AMBIENTE, RIO GRANDE DO SUL. **Decreto estadual CONSEMA n. 42.099 de 31 de dezembro de 2002**. Declara as espécies da flora nativa ameaçadas de extinção no estado do Rio Grande do Sul e da outras providências, Palácio Piratini, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, 31 dez. 2002, 2002.

CONSELHO ESTADUAL DE POLÍTICA AMBIENTAL, MINAS GERAIS. **Deliberação COPAM n. 85, de 21 de outubro de 1997**. Aprova a lista das espécies ameaçadas de extinção da flora do Estado de Minas Gerais, Diário Oficial do Estado de Minas Gerais, Diário do Executivo, Belo Horizonte, MG, 30 out. 1997, 1997.

COSER, Thiago S.; VERSIEUX, Leonardo M.; WENDT, Tânia. *Alcantarea galactea* (Bromeliaceae), a new giant bromeliad from Brazil, with populations seen from the sky. **Systematic Botany**, v. 38, n. 2, p. 339-343, 2013.

COSTA, L. M. S. **Hibridação de três espécies de pétalas amarelas de *Aechmea* subgênero *Ortgiesia* (Bromeliaceae)**. unpublished data.

CRAYN, D. M.; TERRY, R.G.; SMITH, J.A.C.; WINTER, K. Molecular systematic investigations in Pitcairnioideae (Bromeliaceae) as a basis for understanding the evolution of crassulacean acid metabolism (CAM). **Monocots: systematics and evolution**, p. 569–579, 2000.

DAHLGREN, R. M.; CLIFORD, H. T.; YEO, P. **The Families of the Monocotyledons: Structure, Evolution and Taxonomy**. 1^a ed. Copenhagen: Springer-Verlag, 1985.

DIAS, A.S. Ecologia de Epífitas Vasculares em Uma Área de Mata Atlântica do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. Dissertação de Mestrado. Seropédica, RJ: Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 2009.

DISLICH, R. Florística e estrutura do componente epifítico vascular na mata da Reserva da Cidade Universitária "Armando de Salles Oliveira", São Paulo, SP. Mestrado. São Paulo: Universidade de São Paulo, 1996.

DOMINGUES, R.; MACHADO, M.A.; FORZZA, R.C.; MELO, T.D.; WOHLRES-VIANA, S.; VICCINI, L.F. Genetic variability of an endangered Bromeliaceae species (*Pitcairnia albiflos*) from the Brazilian Atlantic rainforest. **Genetics and Molecular Research**, v. 10, n. 4, p. 2482-2491, 2011.

DUARTE, M.M. & BENCKE, G.A. Plano de manejo Estação Ecológica Estadual de Aratinga., 2008.

FAGUNDES, Natividade Ferreira; MARIATH, Jorge Ernesto de Araujo. Morphoanatomy and ontogeny of fruit in Bromeliaceae species. **Acta botanica brasílica**, v. 24, n. 3, p. 765-779, 2010.

FAVORETO, F.C. Florística, similaridade e conservação de Bromeliaceae em

um trecho do corredor central da Mata Atlântica no estado do Espírito Santo, Brasil. 2013.

FERREIRA, D. M. C.; NERI, J. PALMA-SILVA, C. PINANGÉ, D.S.; BENKO-ISEPPON, A.M.; LOUZADA, R.B. Cross-amplification of nuclear microsatellite markers in two species of *Cryptanthus* Otto & A. Dietr. (Bromeliaceae). **Brazilian Journal of Botany**, v. 40, n. 2, p. 475–480, 2017.

FILIPPON, S.; FERANDAS, C.D.; FERREIRA, D.K.; SILVA, D.L.S.; ALTRAK, G.; DUARTE, A.S.; REIS, M.S. *Bromelia antiacantha* Bertol.(Bromeliaceae): caracterização demográfica e potencial de manejo em uma população no Planalto Norte Catarinense. **Biodiversidade Brasileira**, v. 2, n. 2, p. 83-91, 2012.

FORZZA, R. C.; CHRISTIANINI, A. V.; WANDERLEY, M. G. L.; BUZATO, S. *Encholirium* (Pitcairnioideae - Bromeliaceae): Conhecimento Atual e Sugestões para Conservação. **Vidalia**, v. 1, n. 1, p. 7-20, 2003

FOX, J. & WEISBERG, S. An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>. 2011.

FRANKHAM, R. Where are we in conservation genetics and where do we need to go? **Conservation Genetics**, v. 11, p. 661–663, 2010.

FRANKHAM, R.; BALLOU, J. D.; BRISCOE, D. A. **A Primer of Conservation Genetics**. Cambridge University Press, 2004.

FRANKHAM, R.; BRISCOE, D. A.; BALLOU, J. D. **Introduction to conservation genetics**. Cambridge University Press, 2002.

FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA; INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS. **Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica 2011-2012**. São Paulo, 2013.

FUNDAÇÃO BIODIVERSITAS. **Revisão da lista da flora brasileira ameaçada de extinção**. Belo Horizonte, MG: Fundação Biodiversitas para a Conservação da Natureza, 2005.

FURTADO, S.G.; NETO, L.M. Diversity of vascular epiphytes in urban environment: a case study in a biodiversity hotspot, the Brazilian Atlantic Forest. **CES Revista**, v. 29, n. 2, p. 82-101, 2015.

GIULIETTI, A. M.; HARLEY, R.M.; QUEIROZ, L.P.; WANDERLEY, M.G.L.; VANDER BERG, C. Biodiversity and Conservation of Plants in Brazil. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 632–639, 2005.

GIVNISH, T. J.; MILLAM, K.C.; EVANS, T.M.; HALL, J.C.; PIRS, J.C., BERRY, P.E.; SYTSMA, K.T. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on ndhF sequence data. **International Journal of Plant Sciences**, v. 165, n. S4, p. S35–S54, 2004.

GIVNISH, T. J.; MILLAM, K.C.; BERRY, P.E.; SYTSMA, K.T. Phylogeny, Adaptive Radiation, and Historical Biogeography of Bromeliaceae Inferred from ndhF Sequence Data. **Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany**, v. 23, n. 1, p. 3–26, 2007.

GODOY, F. M. R.; LENZI, M.; FERREIRA, B.H.S.; SILVA, L.V.; ZANELLA, C.M.; PAGGI, G.M. High genetic diversity and moderate genetic structure in the self-incompatible, clonal *Bromelia hieronymi* (Bromeliaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, p. 1–17, 2018.

GOETZE, M. Filogeografia e diversidade genética de *Aechmea caudata* (Lindm.) e *A. winkleri* (Reitz) (Bromeliaceae): implicações taxonômicas. 2010.

GOETZE, M.; LOUZADA, R.B.; WANDERLAY, M.G.L.; SOUZA, L.M.; BERED, F.; PALMA-SILVA, C. Development of microsatellite markers for genetic diversity

analysis of *Aechmea caudata* (Bromeliaceae) and cross-species amplification in other bromeliads. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 48, p. 194–198, 2013.

GOETZE, Márcia. Especiação e diversidade genética no subgênero *Ortgiesia* (*Aechmea*, Bromeliaceae). 2014.

GOETZE, M.; BUTTOW, M.V.; ZANELLA, C.M.; PAGGI, G.M.; BRUXEL, M.; PINHEIRO, F.G.; SAMPAIO, J.A.T.; PALMA-SILVA, C.; CIDADE, F.W.; BERED, F. Genetic variation in *Aechmea winkleri*, a bromeliad from an inland Atlantic rainforest fragment in Southern Brazil. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 58, p. 204–210, 2015.

GOETZE, M.; PALMA-SILVA, C.; ZANELLA, C.M.; BERED, F. East-to-west genetic structure in populations of *Aechmea calyculata* (Bromeliaceae) from the southern Atlantic rainforest of Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 477–490, 2016.

GOETZE, M.; CAPRA, F.; BUTTOW, M.V.; ZANELLA, C.M.; BERED, FERNANDA. High genetic diversity and demographic stability in *Aechmea kertesziae* (Bromeliaceae), a species of sandy coastal plains (restinga habitat) in southern Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 186, p. 374–388, 2018.

GONÇALVES-OLIVEIRA, R. C.; WOHRMANN, T.; BENKO-ISEPPON, A.M.; KRAPP, M.; WANDERLEY, M.G.L.; WEISING, K. Population genetic structure of the rock outcrop species *Encholirium spectabile* (Bromeliaceae): The role of pollination vs. seed dispersal and evolutionary implications. **American Journal of Botany**, v. 104, n. 6, p. 1–11, 2014.

GOUDA, E. J.; BUTCHER, D.; GOUDA, C. S. **Encyclopaedia of Bromeliads, Version 4**. Disponível em: <<http://bromeliad.nl/encyclopedia/>>. Acesso em: Junho de 2019.

GRUPTA, P. K.; BALYAN, H.S.; SHARMA, P.C.; RAMESH, B. Microsatellites in plants: A new class of molecular markers. **Current Science**, v. 70, n. 1, 1996.

HAMRICK, J.L. & GODT, M.J.W. Allozyme diversity in plants. **Population Genetics, Breeding and Germplasm Resources in Crop Improvement**. p.43-66, 1989.

HIRSCH, L. D.; ZANELLA, C.; MELO, C.; COSTA, L.M.; BERED, F. Interspecific gene flow and intermediate molecular profile of *Dyckia julianae* (Bromeliaceae), an endemic species from southern Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, p. 50, [s.d.].

HMELJEVSKI, K. V.; CIAMPI, M.B.; BALDAUF, C.; REIS, M.S.; FORZZA, R.C. Development of SSR Markers for *Encholirium horridum* (Bromeliaceae) and Transferability to Other Pitcairnioideae. **Applications in Plant Sciences**, v. 1, n. 4, 2013.

HMELJEVSKI, K. V.; REIS, M. S.; FORZZA, R. C. Patterns of Gene Flow in *Encholirium horridum* L.B.Sm., a Monocarpic Species of Bromeliaceae From Brazil. **Journal of Heredity**, v. 106, n. 1, p. 93–101, 2015.

HMELJEVSKI, K. V.; NAZARENO, A.G.; BUENO, M.L.; REIS, M.S., FORZZA, R.C. Do plant populations on distinct inselbergs talk to each other? A case study of genetic connectivity of a bromeliad species in an Ocbil landscape. **Ecology and Evolution**, p. 1–13, 2017.

HMELJEVSKI, K.V.; WOLOWSKI, M.; FORZZA, R.C.; FREITAS, L. High outcrossing rates and short-distance pollination in a species restricted to granitic inselbergs. **Australian journal of botany**, v. 65, n. 4, p. 315-326, 2017.

HODGKIN, T.; ROVIGLIO, R.; VICENTE, M.C.; DUDNIK, N. Molecular methods in the conservation and use of plant genetic resources. **Acta Horticulturae**, v. 546, p. 107–118, 2001.

HORNUNG-LOENIL, C. T.; SOSALL, V.; SIMPSON, J. & GILL, K. Genetic variation in the emblematic *Puya raimondii* (Bromeliaceae) from Huascarán National Park, Peru. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**. 67–74. 2013.

IDAF. Plano de Manejo do Parque Estadual da Pedra Azul, p.595, 2004.

IUCN Red List of Threatened Plants. 1997.

IUCN. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1, v.ii, p.30 pp, 2011.

KARP, A.; EDWARDS, K. J. **Molecular techniques in the analysis of the extent and distribution of genetic diversity**. IPGRI Workshop on Molecular Genetic Tools in Plant Genetic Resources. 1995.

KERSTEN, R.A.; SILVA, S.M. Composição florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta da planície litorânea na Ilha do Mel, Paraná, Brasil., **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.24, p.213–226, 2001.

KLEIN, R. M. Espécies raras ou ameaçadas de extinção do estado de Santa Catarina. **IBGE**, Diretoria de Geociências, p.287. 1990.

LAVOR, P.; VAN DER BERG, C.; JACOBI, C.M.; CARMO, F.F.; VERSIEUX, L.M. Population genetics of the endemic and endangered *Vriesea minarum* (Bromeliaceae) in the Iron Quadrangle, Espinhaço Range, Brazil. **American Journal of Botany**, v. 101, n. 7, p. 1–9, 2014.

LAVOR, P.; VAN DEN BERG, C.; VERSIEUX, L. M. Transferability of 10 nuclear microsatellite primers to *Vriesea minarum* (Bromeliaceae), a narrowly endemic and threatened species from Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, 2013.

LEBERG, P. L. Estimating allelic richness: Effects of sample size and bottlenecks. **Molecular Ecology**, v. 11, p. 2445–2449, 2002.

LEME, Elton MC. Improving taxa and character sampling to support generic and

infrageneric status of *Alcantarea*. **Journal of the Bromeliad Society**, v. 57, n. 5, p. 208-216, 2007.

LEXER, C.; MARTHALER, F.; HUMBERT, S.; BARBARÁ, T.; LA HARPE, M.; BOSSOLINI, E.; PARIS, M. MARTINELLI, G.; VERSIEUX, L.M. Gene flow and diversification in a species complex of *Alcantarea* inselberg bromeliads. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 505–520, 2016.

LIMA, T.T. Bromeliaceae da Serra da Mantiqueira: distribuição geográfica e conservação. Mestrado. São Paulo: Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, 2008.

LOH, R.; SCARANO, F.B.; ALVES-FERREIRA, M.A.; SALGUEIRO, F. Clonality strongly affects the spatial genetic structure of the nurse species *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb. (Bromeliaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 178, n. 329–341, 2015.

LOUZADA, R.B., SCHULTE, K.; WANDERLEY, M.G.L.; SILVESTRO, D. ZIZKA, G.; BARFUSS, M.H.; PALMA-SILVA, C. Molecular phylogeny of the Brazilian endemic genus *Orthophytum* (Bromelioideae, Bromeliaceae) and its implications on morphological character evolution. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 77, p. 54-64, 2014.

LOVELESS, M. D.; HAMRICK, J. L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. **Annual review of ecology and systematics**, v. 15, n. 1, p. 65–95, 1984.

MACHADO, I.C.; LOPES, A.V.; SAZIMA, M. Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, v. 97, n. 2, p. 277-287, 2005.

MANIA, L.F. Florística e distribuição de epífitas vasculares em floresta alta de restinga na planície litorânea da Praia da Fazenda, núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, município de Ubatuba, SP. Mestrado. Rio Claro:

Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho", 2008.

MARQUES, A.R.; LEMOS FILHO, J.P.; MOTA, R.C. Diversity and conservation status of bromeliads from Serra da Piedade, Minas Gerais, Brazil. **Rodriguésia**, v. 63, n. 2, p. 243-255, 2012.

MARTINELLI, G. Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic rainforest of southeastern Brazil. Tese de Doutorado. University of St Andrews. 1995.

MARTINELLI, G.; VIEIRA, C.M.; GONZALEZ, M.; LEITMAN, P.; PIRATININGA, A.; COSTA, A.F.; FORZZA, R.C. Bromeliaceae da Mata Atlântica brasileira: lista de espécies, distribuição e conservação. **Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v. 59, n. 1, p. 209–258, 2008.

MARTINELLI, G.; MORAES, M.A. Livro vermelho da flora do Brasil. 2013.

MARTINELLI, G.; MARTINS, E.; MORAES, M.; LOYOLA, R.; AMARO, R. Livro vermelho da flora endêmica do estado do Rio de Janeiro. 2018.

MATALLANA, G.; GODINHO, M.A.S.; GUILHERME, F.A.G.; BELISARIO, M.; COSER, T.S.; WENDT, T. Breeding systems of Bromeliaceae species: evolution of selfing in the context of sympatric occurrence. **Plant systematics and evolution**, v. 289, n. 1-2, p. 57-65, 2010.

MATOS, J. Z.; JUAN, A. AGULLÓ, J.C.; CRESPO, M.B. Morphological features, nuclear microsatellites and plastid haplotypes reveal hybridisation processes between two sympatric *Vriesea* species in Brazil (Bromeliaceae). **PHYTOTAXA**, v. 261, n. 1, p. 58–74, 2016.

MCWILLIAMS, E. L. Evolution Ecology. In: **Flora Neotropica: monografy 14, part 1 - Pitcairnioideae**. p. 40–55. 1974.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. Instrução Normativa n. 6, de 23 de setembro de 2008. Espécies da flora brasileira ameaçadas de extinção e com deficiência

de dados, Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil, Poder Executivo, Brasília, DF, 24 set. 2008. Seção 1, p.75–83, 2008.

MIRANDA, F. D.; GONJITO, A.B.P.L.; SANTILIANO, F.C.; FAVORETO, F.C.; SOARES, T.C.B. Transferability and characterization of microsatellite markers in five Bromeliaceae species belonging to the subfamilies Pitcairnoideae and Bromelioideae. **Biota Neotropica**, v. 12, n. 3, 2012.

MOHAN, M.; NAIR, S.; BHAGWAT, A.; KRISHNA, T.G.; YANO, M.; BHATIA, C.R.; SASAKI, T. Genome mapping, molecular markers and marker-assisted selection in crop plants. **Molecular Breeding**, v. 3, p. 87–103, 1997.

MONTEIRO, R.F.; NETO, L.M.; FORZZA, R.C. Bromeliaceae do Parque Estadual de Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. 2008.

MOTA, M. R.; PINHEIRO, F.; LEAL, B.S.S.; WENDT, T.; PALMA-SILVA, C. The role of hybridization and introgression in maintaining species integrity and cohesion in naturally isolated inselberg Bromeliads populations. **Plant Biology**, v. 21, n. 1, p. 122–132, 2019.

MURARO, D. Germinação em substratos alternativos ao xaxim e aspectos fenológicos e reprodutivos de *Vriesea incurvata* Gaudich.: subsídios à produção sustentável. Mestrado. Curitiba: Universidade Federal do Paraná, 2006.

NEGRELLE, R. R. B.; MURARO, D. Aspectos fenológicos e reprodutivos de *Vriesea incurvata* Gaudich (Bromeliaceae). **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 28, n. 2, p. 95-102, 2006.

NEI, M. **Analysis of gene diversity in subdivided population**. Proceedings of the National Academy of Sciences. **Anais...**San Diego: 1973

NEIGEL, J. E. Is F_{ST} obsolete? **Conservation Genetics**, Dordrecht, v. 3, p. 167–173, 2002.

NERI, J.; NAZARENO, A.G.; WENDT, T.; PALMA-SILVA, C. Development and characterization of microsatellite markers for *Vriesea simplex* (Bromeliaceae) and cross-amplification in other species of Bromeliaceae. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 58, p. 34–37, 2015.

NERI, J.; WENDT, T.; PALMA-SILVA, C. Natural hybridization and genetic and morphological variation between two epiphytic bromeliads. **AoB Plants**, v. 10, 2017.

NYBOM, H.; BARTISH, I.V. Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plantas. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**. v.3/2, p.93-114. 2000.

OGLE, D.H. FSA: Fisheries Stock Analysis. R package version 0.8.20. 2018.

PAGGI, G. M., PALMA-SILVA, C.; BERED, F.; CDADE, F.W.; SOUSA, A.C.B.; SOUZA, A.P.; WENDT, T.; LEXER, C. Isolation and characterization of microsatellite loci in *Pitcairnia albiflos* (Bromeliaceae), an endemic bromeliad from the Atlantic Rainforest, and cross-amplification in other species. **Molecular Ecology Resources**, v. 8, p. 980–982, 2008.

PAGGI, G.M. Aspectos Genéticos e Ecológicos da Biologia Reprodutiva de *Vriesea gigantea* (Bromeliaceae). Doutorado. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2009.

PAGGI, G. M.; PALMA-SILVA, C.; BODANESE-ZANETTINI, M.H.; LEXER, C.; BERED, F. Limited pollen flow and high selfing rates toward geographic range limit in an Atlantic forest bromeliad. **Flora**, v. 211, p. 1–10, 2015.

PALMA-SILVA, C.; CAVALLARI, M.M.; BARBARÁ, T.; LEXER, CM.; GIMENES, M.A.; BERED, F.; BODANESE-ZANETTINI, M.H. A set of polymorphic microsatellite loci for *Vriesea gigantea* and *Alcantarea imperialis* (Bromeliaceae) and crossamplification in other bromeliad species. **Molecular Ecology Notes**, v.

7, p. 654–667, 2007.

PALMA-SILVA, C.; LEXER, C.; PAGGI, G.M.; BARBARÁ, T.; BERED, F.; BODANESE-ZANETTINI, M.H. Range-wide patterns of nuclear and chloroplast DNA diversity in *Vriesea gigantea* (Bromeliaceae), a neotropical forest species. **Heredity**2, v. 103, p. 503–512, 2009.

PALMA-SILVA, C.; WENDT, T.; PINHEIRO, F.; BARBARÁ, T.; FAY, M.F.; COZZOLINO, S.; LEXER, C. Sympatric bromeliad species (*Pitcairnia* spp.) facilitate tests of mechanisms involved in species cohesion and reproductive isolation in Neotropical inselbergs. **Molecular Ecology**, v. 20, p. 3185–3201, 2011.

PALMA-SILVA, C.; COZZOLINO, S.; PAGGI, G.M.; LEXER, C.; WENDT, T. Mating system variation and assortative mating of sympatric bromeliads (*Pitcairnia* spp.) endemic to neotropical inselbergs. **American Journal of Botany**, v. 102, n. 5, p. 758-764, 2015.

PAULO, M. L. Diversidade e estrutura genética em *Aechmea bambusoides* (Bromeliaceae), espécie ameaçada da região sudeste da Mata Atlântica Brasileira. unpublished data.

PEREIRA, A. G.; BERNARDI, U.C.S.; MANHÃES, V.C.; FERREIRA, R.S.; MIRANDA, F.D. Cross-amplification and characterization of microsatellite markers in *Alcantarea patriae* Versieux & Wand. **Genetics and Molecular Research**, v. 16, n. 2, 2017.

PERRY, D. J.; KNOWLES, P. Evidence of high self-fertilization in natural populations of eastern white cedar (*Thuja occidentalis*). **Canadian Journal of Botany**, v. 68, n. 3, p. 663–668, 1990.

PETEAN, M.P.. As epífitas vasculares em uma área de floresta ombrófila densa em Antonina, PR. Doutorado. Curitiba: Universidade Federal do Paraná, 2009.

PETERS, J. Revision of the genus *Fosterella* (Bromeliaceae). 2009. Tese de Doutorado.

PETIT, R. J.; EL MOUSADIK, A.; PONS, A. Identifying Populations for Conservation on the basis of genetic markers. **Conservation Biology**, v. 12, n. 4, p. 844–855, 1998.

POMPELLI, M. F.; GUERRA, M. P. *Ex Situ* Conservation of *Dyckia distachya*: An endangered bromeliad from South Brazil. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 4, p. 273-279, 2004.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>. 2018.

RAO, V. R.; HODGKIN, T. Genetic diversity and conservation and utilization of plant genetic resources. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture**, v. 68, p. 1–19, 2002.

REX, M.; SCHULTE, K.; ZIZKA, G.; PETERS, J.; VÁSQUEZ, R.; IBISCH, P.L.; WEISING, K. Phylogenetic analysis of *Fosterella* LB Sm.(Pitcairnioideae, Bromeliaceae) based on four chloroplast DNA regions. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 51, n. 3, p. 472-485, 2009.

ROCCA, M.A.. Recurso floral para aves em uma comunidade de Mata Atlântica de encosta: sazonalidade e distribuição vertical. Doutorado. Campinas: Universidade Estadual de Campinas, 2006.

RUAS, R. DE B. et al. **Strong genetic structure in *Dyckia excelsa* (Bromeliaceae), an endangered species found in ironstone outcrops in Pantanal, Brazil.** unpublished data.

SALINAS, L.; ARANA, C.; SUNI, M. Nectar of *Puya* species like resource for high Andean hummingbirds of Ancash, Peru. **Rev. Peru. Biol.** 129 – 134. 2007.

SANTOS, M.C.F.; MOURA, R.L.; VALENTE, A.A. Bromeliaceae no Maciço do Gericinó-Mendanha, Rio de Janeiro, Brasil., *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre, p.63-65, 2007.

SANTOS, R.G. Impactos sócio-ambientais à margem do rio São Francisco: um estudo de caso. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. 2008.

SANTOS, V.L.; VERSIEUX, L.M.; WANDERLEY, M.G.L.; LUZ, C.F.P. Pollen morphology of *Alcantarea* giant bromeliads (Bromeliaceae, Tillandsioideae). *Grana*, v. 57, n. 1-2, p. 117-136, 2018.

SARTHOU, C.; BOISSELIER-DUBAYLE, M.C.; LAMBOURDIÈRE, J.; SAMADI, S. Polymorphic microsatellites for the study of fragmented populations of *Pitcairnia geyskesii* L. B. Smith (Bromeliaceae), a specific saxicolous species of inselbergs in French Guiana. *Molecular Ecology Notes*, v. 3, p. 221–223, 2003.

SCHOEN, D. J.; BROWN, A. H. D. Intraspecific variation in population gene diversity and effective population size correlates with mating system in plants. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, v. 88, p. 4494–4497, 1991.

SCHÜTZ, Nicole. Systematics and evolution of the genus *Deuterocohnia* Mez (Bromeliaceae). Tese de Doutorado. 2013.

SECRETARIA DE ESTADO DO MEIO AMBIENTE/DEUTSCHE GESSELLSCHAFT TECHNISCHE ZUSAMMENARBEIT (SEMA/GTZ). Lista Vermelha de Plantas Ameaçadas de Extinção no Estado do Paraná, Curitiba, PR, p.139, 1995.

SECRETARIA DE ESTADO DO MEIO AMBIENTE, SÃO PAULO. SMA-SP. RESOLUÇÃO SMA N. 48 DE 2004. Lista oficial das espécies da flora do Estado de São Paulo ameaçadas de extinção, Diário Oficial do Estado de São Paulo, São Paulo, SP, 2004.

SEMA Bahia. Lista Oficial das espécies endêmicas da flora ameaçada de extinção do estado da Bahia, 2017.

SGORBATI, S.; LABRA, M.; GRUGNI, E.; BARCACCIA, G.; GALASSO, G.; BONI, U.; MUCCIARELLI, M.; CITTERIO, S.; BENAVIDES, A.I.; VENERO, L. G.; SCANNERINL, S. A Survey of Genetic Diversity and Reproductive Biology of *Puya raimondii* (Bromeliaceae), the Endangered Queen of the Andes. **Plant Biology**. 222 – 230. 2004.

SHEU, Y.; CUNHA-MACHADO, A.S.; GONJITO, A.B.P.L.; FAVORETO, F.C.; SOARES, T.C.B.; MIRANDA, F.D. Genetic diversity of Bromeliaceae species from the Atlantic Forest. **Genetics and Molecular Research**, v. 16, n. 2, 2017.

SILVA, M.A.S.; VARASSIN, I.G. Effect of rosette size, clonality and spatial distribution on the reproduction of *Vriesea carinata* (Bromeliaceae) in the Atlantic Forest of Paraná, southern Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 30, n. 3, p. 401-406, 2016.

SIMONELLI, M.; FRAGA, C. N. (ORG.). Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção no Estado do Espírito Santo. Vitória, ES: IPEMA. p. 144, 2007.

SIQUEIRA FILHO, J.A. Fenologia da floração, ecologia da polinização e conservação de Bromeliaceae na Floresta Atlântica Nordestina. 2003.

SIQUEIRA FILHO, J.A. As Bromélias nos Brejos de Altitude em Pernambuco: Riqueza de Espécies e Status de Conservação. Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: **História Natural, Ecologia e Conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, p.99-110, 2004.

SIQUEIRA FILHO, J.A.; LEME, E.M.C. Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste - Biodiversidade, conservação e suas bromélias. Andrea Jakobsson Estúdio, p.360. 2006.

SKOTAK, C. G. Endangered species, my view. **Journal of the Bromeliad Society (USA)**, 1989.

SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. **Flora Neotropica: monografia 14, part 1 - Pitcairnioideae**. New York: The New York Botanical Garden, Hafner Press, 1974.

SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. **Flora Neotropica: monografia 14, part 2 - Tillandsioideae**. New York: The New York Botanical Garden, Hafner Press, 1977a.

SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. **Flora Neotropica: monografia 14, part 3 - Bromelioideae**. New York: The New York Botanical Garden, Hafner Press, 1979.

SOARES, L. E.; GOETZE, M.; ZANELLA, C.M.; BERED, F. Genetic diversity and population structure of *Vriesea reitzii* (Bromeliaceae), a species from the Southern Brazilian Highlands. **Genetics and Molecular Biology**, v. 41, n. 1(suppl), p. 308–317, 2018.

SOLÓRZANO, S.; SOLÍS, S. J.; DÁVILA, P. Low genetic diversity in *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae), the most ubiquitous epiphyte species of the semiarid and arid zones of North America. **Journal of the Bromeliad Society**, v. 60, n. 2, 2010.

SPENCER, C. C.; NEIGEL, J. E.; LEBERG, P. L. Experimental evaluation of the usefulness of microsatellite DNA for detecting demographic bottlenecks. **Molecular Ecology**, v. 9, p. 1517–1528, 2000.

SUHOGUSOF, V.G. Epífitas vasculares do Parque Estadual da Ilha Anchieta (PEIA), Ubatuba, SP, Brasil : composição florística, fitossociológica e aspectos de ecofisiologia. Doutorado. São Paulo: Instituto de Botânica, 2006.

SWIFT, J.F.; SMITH, S.A.; MENGES, E.S.; BASSUNER, B.; EDWARDS, C.E. Analysis of mating system and genetic structure in the endangered, amphicarpic

plant, Lewton's polygala (*Polugala lewtonii*). **Conservation genetics**, v.17, p. 1269-1284. 2016.

TEMPLETON, A. R. Nested Clade Analysis of Phylogeographic data: testing hypothesis about gene flow and popylation history. **Molecular Ecology**, v. 7, p. 381–397, 1998.

TEMPLETON, A. R. **Population Genetics and Microevolutionary Theory**. 2006.

TODESCHINI, C. C. **Isolamento, caracterização e transferência de marcadores microssatélites para *Vriesea carinata* Wawra (Bromeliaceae) desenvolvidos in silico**. [s.l.] Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2016.

TODESCHINI, C.C.; PARIZOTTO, J.L.B.; GUZMAN, F.; ZANELLA, C.M.; MARGIS, R.; GOETZE, M.; PAGGI, G.M.; COSTA, L.M.S.; MELO, C.A.; HIRSCH, L.D.; BERED, F. Development, characterization, and transferability of SSR markers for *Vriesea carinata* (Bromeliaceae) based on RNA sequencing. **Applications in plant sciences**, v. 6, n. 10, p. e01184, 2018.

TURCHETTO-ZOLET, A. C.; TURCHETTO, C.; ZANELLA, C.M.; PASSAIA, G. **Marcadores Moleculares na Era Genômica: Metodologias e Aplicações**. Ribeirão Preto: Editora SBG Sociedade Brasileira de Genética, 2017.

VERSIEUX, L.M. Bromeliáceas de Minas Gerais: Catálogo, distribuição geográfica e conservação. Tese de Mestrado. Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2005.

VERSIEUX, L.M.; WANDERLEY, M.G.L. Two new species of *Alcantarea* (Bromeliaceae, Tillandsioideae) from Brazil. **Brittonia**, v. 59, n. 1, p. 57-64, 2007.

VERSIEUX, L.M. Sistemática, filogenia e morfologia de *Alcantarea* (Bromeliaceae). Tese de Doutorado. São Paulo: Universidade de São Paulo, 2009.

VERSIEUX, L.M.; WANDERLEY, M.G.L. A new species of *Alcantarea* (Bromeliaceae, Tillandsioideae) from Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro, Brazil. **Brittonia**, v. 61, n. 4, p. 336, 2009.

WAGNER, N.D.; WOHRMANN, T.; ODER, V.; BURMEISTER, A.; WEISING, K. Reproduction biology and chloroplast inheritance in Bromeliaceae: a case study in *Fosterella* (Pitcairnioideae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 301, n. 9, p. 2231-2246, 2015.

WANDERLEY, M. DAS G. L.; MARTINS, S. E. Bromeliaceae: Coordenação, descrição da família e chave de gêneros. **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo**, v. 5, p. 39–162, 2007.

WEIR, B. S.; COCKERHAM, C.C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. **Evolution**, Lawrence, v. 38, p. 1358–1370, 1984.

WENDT, T.; CHAMAS, C. C. As Pitcairnias do leste do Brasil-suas verdadeiras identidades. **Bromelia**, v. 4, p. 12-18, 1997.

WENDT, T.; COSER, T.S.; BOUDET-FERNANDES, H.; MARTINELLI, G. Bromeliaceae do município de Santa Teresa, Espírito Santo: lista de espécies, distribuição, conservação e comentários taxonômicos. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, v. 27, p. 21-53, 2010.

WIESBAUER, M.B. Biologia reprodutiva e diversidade genética de *Dyckia distachya* Hassler (Bromeliaceae) como subsídio para conservação e reintrodução de populações extintas na natureza. 2012.

WÖHRMANN, Tina; WEISING, Kurt. In silico mining for simple sequence repeat loci in a pineapple expressed sequence tag database and cross-species amplification of EST-SSR markers across Bromeliaceae. **Theoretical and applied genetics**, v. 123, n. 4, p. 635-647, 2011.

WOHRMANN, T.; WAGNER, N.; KRAPP, F.; HUETTEL, B.; WEISING, K. Development of microsatellite markers in *Fosterella rusbyi* (Bromeliaceae) using 454 pyrosequencing. **American Journal of Botany**, p. 160–163, 2012.

WOHRMANN, T.; PINANGÉ, D.S.B.; KRAPP, F. BENKO-ISPPON, A.M.; HUETTEL, B.; WEISING, K. Development of 15 nuclear microsatellite markers in the genus *Dyckia* (Pitcairnioideae; Bromeliaceae) using 454 pyrosequencing. **Conservation Genetics Resources**, v. 5, p. 81–84, 2013.

WOHRMANN, T.; HUETTEL, B.; WAGNER, N.; WIRSING, K. Microsatellites from *Fosterella christophii* (Bromeliaceae) by de Novo Transcriptome Sequencing on the Pacific Biosciences RS Platform. **Applications in Plant Sciences**, v. 4, n. 1, 2016.

ZANELLA, C. M.; BRUXEL, M.; PAGGI, G.M.; GOETZE, M.; BUTTOW, M.V.; CIDADE, F.W.; BERED, F. Genetic structure and phenotypic variation in wild populations of the medicinal tetraploid species *Bromelia antiacantha* (Bromeliaceae). **American Journal of Botany**, v. 98, n. 9, p. 1511–1519, 2011.

ZANELLA, C. M.; JANKE, A.; PAGGI, G.M.; GOETZE, M.; REIS, M.S.; BERED, F. Microsatellites in the Endangered Species *Dyckia distachya* (Bromeliaceae) and Cross-Amplification in Other Bromeliads. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 13, p. 15859–15866, 2012a.

ZANELLA, C. M.; JANKE, A.; PALMA-SILVA, C.; KALTCHUK-SANTOS, E.; PINHEIRO, F.G.; PAGGI, G.M.; SOARES, L.E.S.; GOETZE, M.; BUTTOW, M.V.; BERED, F. Genetics, evolution and conservation of Bromeliaceae. **Genetics and Molecular Biology**, v. 35, n. 4 (suppl), p. 1020–1026, 2012b.

ZANELLA, C. M.; PALMA-SILVA, C.; GOETZE, M.; BERED, F. Hybridization between two sister species of Bromeliaceae: *Vriesea carinata* and *V. incurvata*. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 2016.

ZENK, F. L.; FIRMER, C. WHORMANN, T. SILVA, L.V.; HUETTEL, B.; PAGGI,

G.M. Development of 15 nuclear microsatellite markers in *Deuterocohnia* (Pitcairnioideae; Bromeliaceae) using 454 pyrosequencing. **Applications in Plant Sciences**, v. 6, n. 4, 2018.

ZIZKA, G.; SCHMIDT, M.; SCHULTE, K.; NOVOA, P.; PINTO, R.; KONIG, K. Chilean Bromeliaceae: diversity, distribution and evaluation of conservation status. **Biodiversity Conservation**, v. 18, p. 2449–2471, 2009.