



Universidade Federal de Pernambuco
Centro de Biociências
Departamento de Genética
Curso de Ciências Biológicas - Bacharelado

Jailene Kelley Umbelino dos Santos

**GENÉTICA DE POPULAÇÕES DO COMPLEXO *Hohenbergia catingae*
(Bromeliaceae) DO NORDESTE BRASILEIRO**

Recife
2025

Jailene Kelley Umbelino dos Santos

**GENÉTICA DE POPULAÇÕES DO COMPLEXO *Hohenbergia catingae*
(Bromeliaceae) DO NORDESTE BRASILEIRO**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Curso de Ciências
Biológicas - Bacharelado da Universidade
Federal de Pernambuco, como requisito
parcial para obtenção do título de Bacharel
em Ciências Biológicas.

Orientador (a): Profa. Dra. Ana Maria Benko Iseppon

Coorientador (a): Prof. Dr. Rodrigo César Gonçalves de Oliveira

Recife

2025

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do programa de geração automática do SIB/UFPE

Santos, Jailene Kelley Umbelino dos .
Genética de Populações do Complexo *Hohenbergia catingae* (Bromeliaceae)
do Nordeste Brasileiro / Jailene Kelley Umbelino dos Santos. - Recife, 2025.
58 p. : il., tab.

Orientador(a): Ana Maria Benko Iseppon
Cooorientador(a): Rodrigo César Gonçalves de Oliveira
Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal de
Pernambuco, Centro de Biociências, Ciências Biológicas - Bacharelado, 2025.
Inclui referências.

1. *Hohenbergia*. 2. Complexo Específico. 3. Estrutura Genética. 4.
Microssatélites. I. Iseppon, Ana Maria Benko . (Orientação). II. Oliveira,
Rodrigo César Gonçalves de . (Coorientação). IV. Título.

570 CDD (22.ed.)

Jailene Kelley Umbelino dos Santos

**GENÉTICA DE POPULAÇÕES DO COMPLEXO *Hohenbergia catingae*
(Bromeliaceae) DO NORDESTE BRASILEIRO**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Curso de Ciências
Biológicas - Bacharelado da Universidade
Federal de Pernambuco, como requisito
parcial para obtenção do título de Bacharel
em Ciências Biológicas.

Aprovado em: 14/03/2025

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Ana Maria Benko Iseppon (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Manassés Daniel da Silva
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Jaílson Gitaí dos Santos Frazão
Universidade Federal Rural de Pernambuco

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora, Prof^a Dr^a Ana Benko, pela confiança, apoio e pela oportunidade de fazer parte do grupo de trabalho.

Ao meu coorientador, Prof. Dr^o Rodrigo César, pela orientação, paciência, compreensão e aprendizagem compartilhadas no laboratório. Muito obrigada por tudo.

À M.Sc. Laura Paixão, por todo suporte na metodologia, pela troca de conhecimentos, compreensão e aprendizagem no laboratório. Obrigada pela amizade e paciência ao longo dessa jornada.

Aos meus pais, Edilene Santos e Jailton Santos, pela vida, pelo amor incondicional e apoio nessa longa caminhada e por sempre acreditarem na minha educação. Aos meus irmãos, Efraim Santos e Luciano Rocha, pelo apoio e companheirismo. À minha sobrinha, Luanna Rocha, pelo amor e por acreditar em mim.

Ao meu companheiro, Gabriel Nascimento, pelo amor, incentivo nos momentos difíceis e por ser minha inspiração. Obrigada por acreditar nos meus sonhos e sonhá-los comigo.

A Ivaneide Silva e Letícia Nascimento, pelo carinho, acolhimento e por compartilharem da minha jornada com tanto apoio.

Às amigas que a vida me presenteou, Laís Janaína e Adrica Camilla, por todo amor, amizade e companheirismo. Obrigada por sonharem esse sonho comigo e nunca deixarem de acreditar. Pelo suporte nos momentos difíceis, minha eterna gratidão.

Aos amigos que conquistei ao longo da graduação, especialmente Evelyn Peixoto, Henrique Bion e Jamille Oliveira, por estarmos juntos desde o início até a conclusão dessa caminhada. Pelo suporte, pelas risadas que tornaram a rotina mais leve e por tantos momentos inesquecíveis. Não teria conseguido sem vocês.

A todos os membros da LGBV, pelo apoio e suporte, em especial Paulo Vitor, Ana Carolina, Gabriel Dias, Evellyn Monique e Albean Bezerra.

Minha mais profunda gratidão a todos vocês.

“A natureza não faz nada em vão.” (Aristóteles)

“Pode-se encontrar a felicidade mesmo nas horas mais sombrias se a pessoa se lembrar de acender a luz” (Rowling, 2000).

RESUMO

A família Bromeliaceae se destaca por sua elevada diversidade e altos níveis de endemismo, especialmente na Floresta Atlântica. Estudos recentes reportam uma complexidade taxonômica do gênero *Hohenbergia* Schult. & Schult.f., seus representantes são morfologicamente diversos com hábitos variados, o que torna a classificação desafiadora, com muitos táxons apresentando características sobrepostas que dificultam a distinção entre as espécies, formando assim complexos específicos. Nesse sentido, estudos de diversidade genética são fundamentais para elucidar os processos evolutivos e a diferenciação entre espécies, como no complexo que envolve *Hohenbergia horrida* Harms e *H. catingae* Ule. O estudo teve como objetivo avaliar a integridade específica do complexo *H. catingae*, investigando um possível processo de especificação que diferenciaria *H. horrida*. Com esse propósito, buscou-se analisar a estrutura genética populacional e testar a delimitação entre os dois táxons. Para isso, foram utilizados quatro marcadores microssatélites nucleares em amplificação heteróloga para a análise da diversidade e estrutura genética. As análises estatísticas foram realizadas nos softwares ARLEQUIN 3.5 (AMOVA, H_o e H_e) e STRUCTURE 3.5 (análise de clusters). Os resultados mostram baixa diversidade genética para os marcadores nucleares, corroborando resultados de estudos anteriores para o gênero. A análise de clusters indicou fortemente a presença de dois grupos ($K = 2$), com pouca mistura entre os indivíduos. Consistente com este resultado, a AMOVA revelou uma clara estrutura genética entre populações, com uma divisão em dois grupos principais e evidenciando diferenciação genética principalmente entre indivíduos ($F_{st} = 0,32546$). A AMOVA entre espécies indicou que *H. catingae* e *H. horrida* compartilham o mesmo pool gênico, com diferenciação dentro das populações e ausência de variação entre os grupos ($F_{st} = 0,17461$). Assim, apesar da identificação de dois grupos principais nas análises bayesianas, a variação genética significativa ocorre predominantemente dentro das populações, e não entre as espécies, rejeitando a hipótese de que compreenderiam espécies separadas.

Palavras-chave: *Hohenbergia*, Complexo específico, Estrutura Genética, Microssatélites

ABSTRACT

The Bromeliaceae family stands out for its high diversity and level of endemism, especially in the Atlantic Forest. Recent studies have revealed the taxonomic complexity of the genus *Hohenbergia* Schult. & Schult.f. Its representatives exhibit significant morphological diversity and varied habits, making classification challenging, as many taxa present overlapping characteristics that hinder species distinction, forming specific complexes. In this context, genetic diversity studies are essential for elucidating evolutionary processes and species differentiation, such as in the complex involving *Hohenbergia horrida* Harms and *H. catingae* Ule. This study aimed to evaluate the species integrity of the *H. catingae* complex, investigating a possible speciation process that would differentiate *H. horrida*. To this end, the genetic population structure was analyzed, and the taxonomic delimitation between the two taxa was tested. Four nuclear microsatellite markers were used in heterologous amplification to assess genetic diversity and structure. Statistical analyses were performed using the software ARLEQUIN 3.5 (AMOVA, H_o and H_E) and STRUCTURE 3.5 (cluster analysis). The results indicate low genetic diversity for nuclear markers, corroborating previous studies on the genus. Cluster analysis strongly suggested the presence of two groups ($K = 2$) with little admixture among individuals. Consistent with this result, AMOVA revealed a clear genetic structure among populations, showing a division into two main groups and highlighting genetic differentiation primarily among individuals ($F_{st} = 0.32546$). The AMOVA between species indicated that *H. catingae* and *H. horrida* share the same gene pool, with differentiation occurring within populations and no significant variation between groups ($F_{st} = 0.17461$). Thus, despite the identification of two main groups in Bayesian analyses, significant genetic variation occurs predominantly within populations rather than between species, rejecting the hypothesis that they represent distinct species.

Keywords: *Hohenbergia*, Species Complex, Genetic Structure, Microsatellites

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 -	Comparação Morfológica de <i>Hohenbergia catingae</i> e <i>H. horrida</i>	21
------------	---	----

ARTIGO

Figura 1 -	Mapa de coleta de amostras vegetais dos indivíduos de <i>Hohenbergia horrida</i> e <i>H. catingae</i>	39
Figura 2 -	Magnitude de K de acordo com uma análise de ESTRUTURA baseada em quatro marcadores nSSR	43
Figura 3 -	Gráfico de barras de dois clusters (K = 2) de acordo com uma análise de ESTRUTURA baseada em quatro marcadores nSSR: o cluster 1 é mostrado em vermelho e o cluster 2 em azul	44

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 - Principais filogenias envolvendo as Bromeliaceae, marcadores usados e grupo alvo 24

ARTIGO

- Tabela 1 - Identificação e localização das populações de *H. catingae* e *H. horrida* coletadas 41
- Tabela 2 - Diversidade genética em populações de *H. catingae* e *H. horrida*. revelada por quatro marcadores nSSR 42
- Tabela 3 - Análise de variância molecular (AMOVA) e graus de liberdade (df), de acordo com a análise de ESTRUTURA para quatro marcadores nSSRs em populações de *H. catingae* e *H. horrida* 43
- Tabela 4 - Análise de Variância Molecular (AMOVA) e graus de liberdade (df) para testar a hipótese de especiação em populações de *Hohenbergia catingae* e *H. horrida* usando quatro marcadores nSSR 45
- Tabela 5 - Valores de F_{ST} par a par em populações de *H. catingae* e *H. horrida* 46

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AFLP	Polimorfismo de Comprimento de Fragmentos Amplificados
AMOVA	Análise Molecular de Variância
CAM	Metabolismo Ácido das Crassuláceas
CBE	Conceito Biológico de Espécie
CTAB	Brometo de Cetiltrimetilamônio
d. f.	Graus de Liberdade
FATSS	Florestas e Arbustais Tropicais Sazonalmente Secos
F _{CT}	Diferenciação entre grupos
F _{SC}	Diferenciação entre populações dentro dos grupos
F _{ST}	Diferenciação entre populações
H _O	Heterozigosidade observada
H _E	Heterozigosidade esperada
ML	Máxima Verossimilhança
nSSR	Repetições Simples de Sequência Nuclear

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	13
2 REVISÃO DA LITERATURA	14
2.1 Angiospermas da Caatinga.....	14
2.2 Bromeliaceae	15
2.2.1 Bromelioideae no Nordeste Brasileiro	16
2.2.1.1 Complexos específicos e Bromeliaceae.....	18
2.2.1.2 <i>Hohenbergia catingae</i>	19
2.2.1.3 <i>Hohenbergia horrida</i>	20
2.2.2 Delimitação de espécies e estudos moleculares em <i>Hohenbergia</i>	22
3 OBJETIVOS	27
3.1 Objetivo Geral	27
3.2 Objetivos Específicos.....	27
4 REFERÊNCIAS	28
ARTIGO	36
1. INTRODUÇÃO	38
2. METODOLOGIA	40
2.1 Coleta de Material	40
2.2 Extração de DNA	40
2.3 Procedimentos Moleculares.....	41
2.4 Análises dos Dados Moleculares	41
2.5 Análises estatísticas.....	41
3.RESULTADOS.....	42
3.1 Diversidade Genética.....	42
3.3 Estrutura genética	43
4. DISCUSSÕES.....	46
4. 1 Diversidade genética no complexo <i>H. catingae</i>	46
4. 2 Estrutura Genética e Dinâmica Populacional	47
4.2.1 Agrupamento Sugerido pelo STRUCTURE	47
4.2.2 Integridade específica entre <i>H. catingae</i> e <i>H. horrida</i>	49
5. CONCLUSÕES	51
6. REFERÊNCIAS.....	52

1 INTRODUÇÃO

A Caatinga é uma das maiores áreas tropicais semiáridas do mundo, apresentando uma vegetação diversificada que inclui formações abertas com o domínio de algumas famílias botânicas, entre as quais se encontra a família Bromeliaceae (Moro et al., 2016). Esta é quase que exclusiva da região neotropical, e é reconhecida por sua elevada diversidade e notável capacidade de adaptação a diferentes ambientes, desde florestas tropicais até regiões áridas (Benzing, 2000). Além disso, representa um exemplo de radiação adaptativa, associada a características morfológicas, fisiológicas e ecológicas que impulsionaram sua diversificação e expansão geográfica (Givnish et al., 2014).

A família Bromeliaceae abriga uma grande diversidade de plantas tropicais. É dividida em oito subfamílias, sendo Bromelioideae a segunda maior em número de espécies, com mais de 980 espécies, além de ser a mais diversa em termos de gêneros (Gouda, 2023). Essa subfamília representa a linhagem mais recente dentro da família, refletindo uma evolução notável em relação às demais subfamílias (Givnish et al., 2007). Entretanto, a delimitação de espécies e gêneros em Bromelioideae é desafiadora devido à ampla variação morfológica e à ocorrência de características sobrepostas entre diferentes táxons. Muitas espécies apresentam plasticidade fenotípica, adaptando-se a diferentes condições ambientais, o que pode mascarar as fronteiras taxonômicas (Martinelli et al., 2009; Schulte; Barfuss; Zizka, 2009).

O gênero *Hohenbergia*, pertencente à subfamília Bromelioideae, e compreende um grupo de plantas neotropicais amplamente distribuído no Nordeste brasileiro, com ocorrência marcante no bioma Caatinga e em áreas de Floresta Atlântica (Gonçalves-Oliveira; Martins; Wanderley, 2020). Dentre as espécies desse gênero, destacam-se *H. horrida*, que apresenta estrutura foliar mais compacta e espinhosa, e *H. catingae*, que possui rosetas crateriformes adaptadas à captação de água, ambas endêmicas do Nordeste brasileiro e com adaptações morfológicas que refletem sua capacidade de sobreviver em habitats rochosos e secos (Baracho, 2005; Forzza et al., 2014).

A delimitação de espécies de *Hohenbergia* representa um desafio significativo, principalmente devido à ocorrência de grupos de espécies morfológicamente semelhantes, fenômeno conhecido como complexos específicos (Carvalho et al., 2001). Essa diversificação morfológica dificulta a identificação e classificação precisa das espécies, exigindo abordagens integradas para sua correta delimitação.

Apesar de sua importância ecológica e adaptativa, muitas espécies de *Hohenbergia* enfrentam ameaças relacionadas à perda de habitat, fragmentação de ecossistemas e coleta indiscriminada, o que as torna alvos prioritários para estudos de conservação (Martinelli et al., 2008). Portanto, pesquisas que integrem abordagens morfológicas, ecológicas e moleculares são essenciais para a compreensão da diversidade e evolução desse gênero, bem como para a implementação de estratégias eficazes de conservação.

2 REVISÃO DA LITERATURA

2.1 Angiospermas da Caatinga

As angiospermas, plantas com flores e frutos envoltos por um tegumento, são um dos grupos mais diversos do reino vegetal (Forzza et al., 2010; Herendeen et al., 2017). Dominantes nos ecossistemas terrestres, compreendem desde pequenos arbustos até árvores de grande porte que se adaptaram a uma variedade de ambientes, desde florestas tropicais até ambientes de Caatinga (Bahadur et al., 2015). Essas plantas possuem adaptações morfológicas, fisiológicas e reprodutivas que garantem sua sobrevivência em diferentes condições ambientais, como folhas modificadas e estratégias de polinização altamente especializadas (Soltis et al., 2019).

De acordo com a classificação proposta pelo APG IV (2016), a filogenia das angiospermas é composta por quatro grandes clados principais: Grado ANA, Monocots, Eudicots, que são os grupos mais diversos, Magnoliid, que apresentam menor diversidade. Esses três clados, em conjunto com dois grupos, Chloranthaceae e Ceratophyllaceae, formam as Mesangiospermae, compreendem cerca de 99% de todas as espécies vivas de angiospermas (Cantino et al., 2007; Endress; Doyle, 2015). Sua origem remonta ao período Cretáceo, marcando um evento evolutivo de rápida radiação adaptativa que resulta em altas taxas de diversificação e ocupação de diversos nichos ecológicos (Soltis et al., 2019).

Na Caatinga ocorrem 3347 espécies de 962 gêneros e 153 famílias, das quais 526 espécies e 29 gêneros são endêmicos, evidenciando sua alta diversidade (Fernandes; Cardoso; Queiroz, 2020). A vegetação da Caatinga integra o bioma global conhecido como Florestas e Arbustais Tropicais Sazonalmente Secas (FATSS) as quais representam uma grande heterogeneidade florística, refletindo adaptações da flora às condições locais de clima e solo. Sua diversidade inclui uma ampla variedade

de espécies arbóreas, arbustivas e herbáceas, pertencentes a famílias como Fabaceae, Cactaceae, Bromeliaceae e Apocynaceae (Fernandes; Queiroz, 2018).

A família Bromeliaceae apresenta grande importância na Caatinga e possui adaptações morfológicas essenciais para a sobrevivência no clima semiárido. Os gêneros *Hohenbergia* Schult. & Schult. f. e *Encholirium* Forzza & Zappi, que são os mais representados, apresentam folhas dispostas em roseta, permitindo a retenção de água e beneficiando a fauna local (Medeiros; De Melo; De Melo, 2024; Gómez et al., 2025). Além da importância ecológica, a família possui relevância econômica e na produção de compostos bioativos (Furtado et al., 2024), reforçando a necessidade de sua conservação.

2.2 Bromeliaceae

A família Bromeliaceae é predominantemente endêmica dos neotrópicos, com exceção de uma espécie que ocorre na África (*Pitcairnia feliciana* Harms & Mildbr.), representando um caso de dispersão a longa distância (Givnish et al., 2004; Cascante-Marín; Núñez-Hidalgo, 2023). Com uma rica diversidade, a família Bromeliaceae compreende mais de 3.802 espécies distribuídas em cerca de 82 gêneros (Gouda et al., 2023).

Em sua primeira classificação, foi inicialmente dividida em três subfamílias: Pitcairnioideae, Bromelioideae e Tillandsioideae, com base na morfologia de flores, frutos e sementes (Smith; Downs, 1979). Posteriormente, estudos baseados em caracteres morfológicos e dados moleculares (Givnish et al., 1992; Clark et al., 1993), buscaram elucidar as relações filogenéticas entre as subfamílias. No entanto, as limitações causadas pelas homoplasias morfológicas e pela baixa resolução das regiões plastidiais, tornou-se necessário uma abordagem mais ampla, com a inclusão de novas regiões plastidiais e sequências nucleares a fim de melhorar a resolução filogenética dos estudos em Bromeliaceae (Cruz, 2013). Com isso, incluindo diferentes regiões plastidiais na análise, foi proposta a reconstrução filogenética mais aceita atualmente, que dividiu Bromeliaceae em oito subfamílias: Brocchinioideae, Bromelioideae, Hechtioideae, Lindmanioideae, Navioideae, Pitcairnioideae, Puyoideae e Tillandsioideae (Givnish et al., 2007, 2011).

No Brasil, são registradas aproximadamente 1.390 espécies de Bromeliaceae, das quais cerca de 1.190 são endêmicas (Forzza et al., 2014). O sucesso ecológico e evolutivo das Bromeliaceae está possivelmente vinculado ao surgimento recorrente

de adaptações essenciais, tanto fisiológicas, como o Metabolismo Ácido das Crassuláceas (CAM), quanto morfológicas, como o hábito de crescimento em forma de fitotelma (tanque) e a presença de tricomas especializados na absorção de água e nutrientes pelas folhas (Silvestro, Zizka & Schulte, 2014; Zizka et al., 2020). Além disso, as bromélias exibem uma notável diversidade, refletida em seus diferentes tipos de hábitos, que incluem espécies epífitas, rupícolas e terrestres (Sousa; Wanderley, 2015).

As bromélias desempenham um papel importante no aumento da biodiversidade local, atuando como reservatórios naturais de água devido às suas folhas organizadas em roseta, conhecidas como tanques (Rocha et al., 2004; Mageski et al., 2016). A água acumulada serve como recurso essencial para diversos organismos, especialmente para a fauna invertebrada, oferecendo abrigo e sítios de reprodução, criando micro-habitats que transformam o ambiente físico em sistemas biológicos ricos e interdependentes, essenciais para a manutenção da vida em condições adversas (Islair et al., 2015; Marteis et al., 2017; Laviski et al., 2021).

Essa família possui grande relevância econômica e cultural, devido ao seu uso como fonte de fibras, alimento, combustível, medicamentos e em artesanato, evidenciando sua versatilidade econômica (Benzing, 2000; Medri et al., 2021). Espécies como o abacaxi (*Ananas comosus* (L.) Merr) se destacam no setor alimentício, representando uma importante fonte de renda e alimento em diversas regiões (Debnath et al., 2023). Por outro lado, o extrato de bananinha-do mato (*Bromelia balansae* Mez) é utilizado na produção de xaropes medicinais e suas fibras são empregadas no artesanato (Castro et al., 2022). No entanto, muitas espécies enfrentam vulnerabilidade devido à degradação e fragmentação dos ecossistemas, o que torna essencial a conservação da família, garantindo sua sobrevivência e os benefícios que proporcionam (Zizka et al., 2020).

2.2.1 Bromelioideae no Nordeste Brasileiro

Bromelioideae, segunda subfamília mais diversa de Bromeliaceae, é composta por 44 gêneros com aproximadamente 900 espécies (Gouda et al., 2023). Um clado composto por Bromelioideae e Puyoideae foi proposto, sendo fortemente suportado por evidências filogenéticas (Givnish et al., 2011). A reconstrução também confirmou a monofilia de ambos os grupos, sugerindo uma origem comum clara dentro da família

Bromeliaceae. Entretanto, análises mais recentes utilizando métodos Bayesianos e de Máxima Verossimilhança (ML), com base em sequências de DNA plastidial e nuclear, indicam que a subfamília Bromelioideae pode não ser monofilética, tornando essencial incorporar diferentes informações em análises futuras utilizando métodos diferentes para elucidar a questão (Kessous et al., 2024).

A subfamília é dividida em dois principais grupos: Bromelioideae sem tanque e Core Bromelioideae (Schulte; Barfuss; Zizka, 2009). Bromelioideae sem tanque é caracterizado por grupos basais com a ausência de estruturas capazes de acumular água, que divergiram precocemente na evolução da subfamília e core Bromelioideae, que inclui espécies formadoras de tanques (Paule et al., 2020). Análises filogenéticas recentes baseadas em dados nucleares e plastidiais, destacam um total de 26 clados bem suportados, sendo considerados gêneros polifiléticos *Aechmea* Ruiz & Pav. *Canistrum* E.Morren, *Hohenbergia* Schultes & Schultes, *Neoregelia* L.B.Sm e *Quesnelia* Gaudich (Bratzel et al., 2023).

A subfamília Bromelioideae é morfologicamente e ecologicamente diversa, ocupando diversos habitats, compreendendo formas de vida terrestres, litófitas e epífitas (Goetze et al. 2016). No Nordeste brasileiro, espécies de Bromelioideae como, representantes do gênero *Hohenbergia* têm maior representação por suas adaptações ao ambiente da Caatinga e Mata Atlântica (Oliveira, 2016; Cavalcante et al., 2022). As plantas do gênero se destacam por variações e adaptações morfológicas resultantes de pressões ambientais, como a formação de rosetas que formam funil profundo e folhas longas em ambientes de Mata Atlântica, enquanto em ambientes mais secos desenvolvem folhas mais curtas que formam rosetas estreitas (Cavalcante et al. 2018).

Dessa forma, as espécies de Bromelioideae são importantes na manutenção da biodiversidade local, estabelecendo interações ecológicas com polinizadores, morcegos, pássaros e insetos, que garantem a polinização cruzada de suas flores (Piscina-Chalé et al., 2018). Na Caatinga, são espécies-chave para uma diversidade de organismos através dos micro-habitats e recursos vitais, como água e abrigo (Oliveira; Almeida Neto et al., 2017).

2.2.1.1 Complexos específicos e Bromeliaceae

Um complexo específico é definido como um agrupamento de espécies ou subespécies que apresentam características morfológicas semelhantes, possibilidade

de hibridização e proximidade molecular (Carvalho et al., 2001; Silva, 2024). São um grande desafio para a delimitação de espécies em diversos grupos vegetais, incluindo as Bromeliaceae que se destacam pela diversidade de espécies, hábitos variados e múltiplas relações ecológicas (Frankham et al., 2002; Oliveira, 2012).

A ocorrência de complexos específicos é frequente na família Bromeliaceae, refletindo a diversificação morfológica e genética dentro dos gêneros. Um exemplo é o complexo *Aechmea coelestis* (K.Koch) E.Morren, no gênero *Aechmea*, que abrange populações com variações morfológicas sutis e diferenças genéticas pouco expressivas, sugerindo processos em andamento de especiação ou fluxo gênico entre as linhagens (Abondanza, 2012). De modo semelhante, o complexo *Dyckia spectabilis* Mart. ex Schult.f. & Schult.f. reúne espécies adaptadas a ambientes rochosos, cuja distinção com base apenas na morfologia é desafiadora (Oliveira, 2012, 2016).

Dentro do gênero *Hohenbergia*, a plasticidade morfológica favorece a formação de complexos específicos, como o complexo *H. catingae* Ule., complexo *H. ridleyi* (Baker) Mez e complexo *H. capitata* Schultes & Schultes (Gonçalves-Oliveira; Wanderley, 2017; Jesus, 2018; Cavalcante et al., 2021). *Hohenbergia ridleyi* é a principal espécie do complexo e é característica da Floresta Atlântica, apresentando uma distribuição longitudinal que se estende desde o Rio Grande do Norte, ao norte, até São Paulo, ao sul. O complexo *H. ridleyi* inclui, além de *H. ridleyi*, as espécies *H. isepponae* R.Oliveira & Wand. e *H. ramageana* Mez, que apresentam diferenças morfológicas sutis, principalmente no padrão da inflorescência, na forma da espiga e no tamanho das brácteas florais (Gonçalves-Oliveira; Wanderley, 2017; Jesus, 2018). Enquanto o complexo *H. capitata*, formado pelas espécies *H. capitata* Schultes & Schultes, *H. belemii* Smith & Read e *H. nidularioides* BP Cavalcante, EH Souza, AP Martinelli & Versieux, apresentam inflorescência capitulada, roseta crateriforme e brácteas primárias suborbiculares basais (Cavalcante et al., 2021). Essas semelhanças tornam a delimitação taxonômica das espécies desafiadora e podem levar até mesmo a identificações errôneas (Gonçalves-Oliveira; Wanderley, 2017).

Hohenbergia catingae é o táxon mais polimórfico do gênero, com ampla distribuição geográfica e variabilidade morfológica extrema, o que resulta na descrição de diversas variedades como táxons infraespecíficos distintos, refletindo os desafios para a delimitação de espécies em complexos específicos (Baracho, 2005). O complexo *catinae* é composto por grande diversidade morfológica sendo descritas quatro variedades: *H. catingae* var. *catinae* Ule, *H. catingae* var. *elongata* M. B.

Foster e *H. catingae* var. *extensa* L. B. Sm. & R. W. Read (Baracho, 2005; Siqueira-Filho; Leme, 2006).

O complexo específico *H. catingae* enfrenta desafios para a conservação devido ao intenso processo de fragmentação de habitats, que atingem diversas espécies da família Bromeliaceae atualmente listadas no Livro Vermelho da Flora Brasileira como ameaçadas de extinção (Siqueira-Filho; Leme., 2006; Ladino et al., 2019). Nesse contexto, a falta de uma delimitação clara e da atribuição de nomes taxonômicos precisos para as entidades dentro do complexo dificulta o reconhecimento adequado das espécies, prejudicando a implementação de estratégias de conservação eficazes (Frankham; Briscoe; Ballou, 2002).

2.2.1.2 *Hohenbergia catingae*

O gênero *Hohenbergia*, pertencente à subfamília Bromelioideae, foi descrito por Schultes & Schultes f. em 1830, com base em características morfológicas distintas, como inflorescências vistosas e folhas com margens espinhosas (Baracho, 2005). A filogenia do gênero tem sido investigada no contexto mais amplo da evolução e diversificação das Bromeliaceae, utilizando principalmente dados moleculares para compreender suas relações evolutivas (Horres et al., 2007; Schulte; Barfuss; Zizka, 2009; Givnish, et al., 2011; Cruz, 2013; Oliveira, 2016).

As informações moleculares têm ajudado a esclarecer as relações evolutivas dentro da subfamília Bromelioideae e o posicionamento do gênero *Hohenbergia*. Estudos filogenéticos recentes, como o de Bratzel et al. (2023), esclareceram que o gênero *Hohenbergia* é polifilético e está estreitamente relacionado aos gêneros *Canistrum* e *Aechmea*, formando um clado designado como "grupo *Hohenbergia*". Essa descoberta reforça a necessidade de revisões taxonômicas para refletir melhor a diversidade e as relações evolutivas desse grupo dentro das Bromelioideae.

Dentro do gênero *Hohenbergia*, uma das espécies mais representativas é *H. catingae* Ule, nativa e endêmica do Brasil, onde apresenta distribuição abrangente na região Nordeste, nos estados de Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Rio Grande do Norte e Sergipe, além de Minas Gerais no Sudeste (Forzza et al., 2014; Gonçalves-Oliveira; Martins; Wanderley, 2020). Classificada como uma erva de substrato rupícola e terrícola, *H. catingae* é encontrada em Áreas Antrópicas, Caatinga, Floresta Estacional Decidual, Floresta Estacional Semidecidual, além de Vegetação sobre Afloramentos Rochosos (Flora do Brasil, 2022). No Agreste

Paraibano e Pernambucano, formam densos agrupamentos sobre lajedos graníticos, assim como nos inselbergues dos Brejos de Altitude (Siqueira Filho e Leme, 2006; Ferreira et al., 2015). Como observado na Figura 1, suas características morfológicas incluem distribuição vegetativa por brotações basais curtas, roseta crateriforme, folhas lineares com ápices acuminados, inflorescência com 2 a 3 ramificações e revestida por um indumento esbranquiçado (Cavalcante et. al., 2022).

Devido à sua distribuição predominante no Domínio da Caatinga, a espécie enfrenta importantes desafios relacionados a sua conservação. Atualmente, é considerada como vulnerável à perda de habitat impactada pelo desmatamento, expansão agrícola, urbanização e desertificação, que ameaçam as áreas de Caatinga (Santana, 2018; Tavares; Arruda; Silva, 2019). Além disso, a coleta para fins ornamentais também representa uma ameaça adicional à sua sobrevivência, o que ressalta a necessidade de medidas de conservação que incluam a proteção da espécie e de seus habitats (Rocha, 2010; Da Silva et al., 2024).

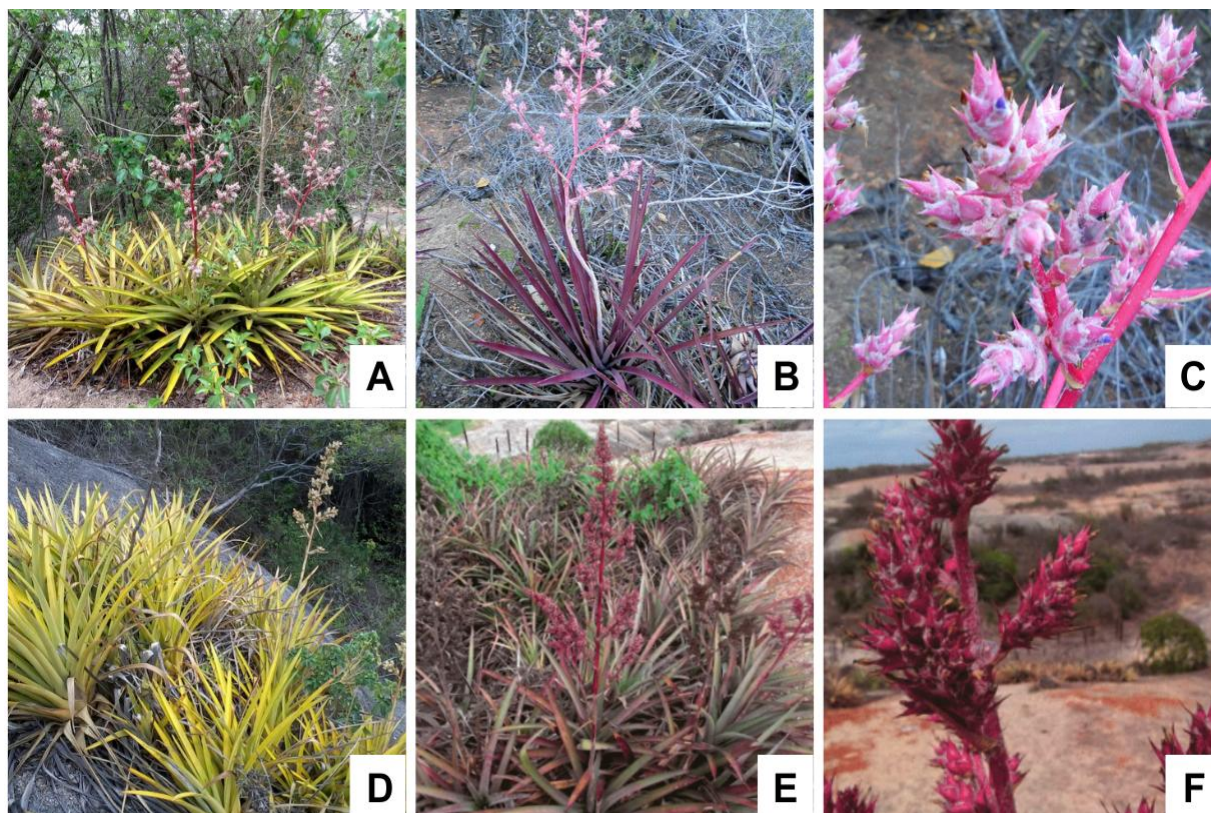
2.2.1.3 *Hohenbergia horrida*

Hohenbergia horrida Harms é uma espécie de Bromeliaceae nativa e endêmica do Brasil, com ocorrência confirmada nos estados de Paraíba e Pernambuco, dentro do domínio fitogeográfico da Caatinga (Baracho 2005, Gonçalves-Oliveira; Martins; Wanderley, 2020). *H. horrida* encontra-se em vegetações típicas de Floresta Estacional Semidecidual e sobre afloramentos rochosos, destacando-se nos complexos montanhosos do Planalto da Borborema, como na Serra do Ororubá e arredores de Brejo da Madre de Deus, em Pernambuco (Gonçalves-Oliveira; Martins; Wanderley, 2020). Apresenta hábito terrícola, formando rosetas tubulares que contribuem para sua adaptação às condições do semiárido brasileiro (Smith; Downs, 1979; Forzza et al. 2014).

A espécie apresenta características morfológicas marcantes (Figura 1), como folhas com margens serrilhadas e espinhos próximos entre si, exibindo coloração verde-avermelhada e textura marrom-lepidota na porção distal e a inflorescência composta por espigas cilíndricas ou piramidais, com flores sésseis, além de brácteas primárias longas e mucronadas (Smith; Downs, 1979; Baracho, 2005; Forzza et al. 2014; Sousa; Wanderley, 2015; Tomaz; Versieux, 2019). *H. horrida* apresenta uma relação morfológica com *H. catingae*, distingue-se por suas folhas verde-

avermelhadas, espinhos próximos, brácteas e pétalas mais curtas, sépalas menores e mucros mais curtos (Tomaz; Versieux, 2019).

Figura 1 – Aspectos morfológicos e hábitos de *Hohenbergia catingae* e *H. horrida*



Legenda: ABC - *Hohenbergia catingae*; DEF - *H. horrida*. AB - Morfologia típica de *H. catingae* (Fotografia: Andy Siekkinen; Lucas C. Marinho); C - Visão geral da Inflorescência de *H. catingae* (Fotografia: Lucas C. Marinho); DE - Morfologia típica de *H. horrida* (Fotografia: Basílio Maciel); F - Visão geral da Inflorescência de *H. horrida* (Adaptado de Silva; Félix; Melo, 2015).

2.2.2 Delimitação de espécies e estudos moleculares em *Hohenbergia*

O conceito de espécie tem sido amplamente debatido ao longo da história da biologia, com diferentes abordagens propostas por diversos pesquisadores ao longo dos anos. Tradicionalmente, o Conceito Biológico de Espécie (CBE), proposto por Mayr (1982), define uma espécie como um grupo de organismos intercrucantes, isolados reprodutivamente de outros grupos. Sites e Marshall (2004), por sua vez, sugerem que as espécies podem ser compreendidas como segmentos de linhagens evolutivas delimitadas no tempo e no espaço, refletindo a dinâmica populacional e os processos evolutivos que moldaram sua diversidade. Essa diversidade de conceitos

reflete o papel central das espécies na medição da biodiversidade e em diversas áreas da pesquisa biológica (Stuessy, 2009; Jackson et al., 2017).

A delimitação precisa de espécies é essencial para estudos na biologia evolutiva, entretanto, o reconhecimento de espécies tem implicações diretas para a conservação da biodiversidade (Dufresnes et al., 2023; Wu et al., 2023). A ausência de reconhecimento taxonômico dificulta a conservação, uma vez que as linhagens não identificadas enfrentam maiores riscos de extinção em comparação com os táxons descritos (Liu et al., 2022). Diante dessa complexidade, a delimitação de espécies torna-se uma atividade essencial para a conservação da biodiversidade, pois permite uma melhor compreensão da diversidade biológica e auxilia na formulação de estratégias de preservação (Morrison et al., 2009).

Em alguns grupos, como as plantas, a morfologia pode ser muito diversa e influenciada por fatores ambientais, fluxo gênico e pela plasticidade fenotípica intraespecífica, o que resulta em convergências ou divergências que não refletem a relação genética ou evolutiva entre os organismos (Rieseberg; Wood; Baack, 2006; Rannala; Yang, 2020). As delimitações morfológicas são baseadas na identificação de diferenças fixas entre espécies, no entanto, a detecção dessas diferenças requer um grande grupo amostral (Wiens; Servedio, 2000; Rannala; Yang, 2020). Por isso, a prática taxonômica na delimitação de espécies tem sido direcionada para a integração de evidências genéticas, morfológicas e ecológicas, buscando critérios diagnósticos mais precisos para identificar e delimitar espécies de forma confiável (Dufresnes et al., 2023).

A família Bromeliaceae apresenta grande diversidade morfológica, o que torna sua delimitação taxonômica um desafio (Monteiro et al., 2015). Diante dessa complexidade, os estudos de genética de populações associados a marcadores genéticos surgem como uma ferramenta essencial para compreender as relações filogenéticas e os padrões evolutivos dentro dessa família (Barcellos et al., 2023). A diversidade genética, avaliada por diversos tipos de marcadores moleculares derivados do DNA genômico, de cloroplastos e de sequências mitocondriais, permite identificar variações intra e interespecíficas, fornecendo informações cruciais sobre o fluxo gênico, estruturação populacional, taxas de mutação, deriva genética possíveis eventos de hibridização (Oliveira, 2012; Hohenlohe et al., 2021).

Entre os marcadores moleculares disponíveis, os microssatélites ou SSRs (Sequências Simples Repetidas - *Simple Sequence Repeats*) têm ganhado destaque

devido à sua alta taxa de polimorfismo, co-dominância, ampla distribuição no genoma e boa reprodutibilidade (Selkoe; Toonen, 2006). Esses marcadores são frequentemente usados em estudos de diversidade genética, estrutura populacional, genética da conservação, além de auxiliar na delimitação de espécies e em inferências filogeográficas (Avise, 2004; Santos, 2022; Domingos, 2022; Chaves, 2024). Embora ainda haja escassez de SSRs desenvolvidos especificamente para muitas espécies de Bromeliaceae, estratégias como a transferência de primers entre espécies próximas têm sido empregadas com relativo sucesso (Neri et al., 2015).

Como evidenciado na Tabela 1, estudos recentes têm empregado diversos marcadores moleculares para investigar as relações evolutivas e a diversificação dentro das subfamílias de Bromeliaceae, como Bromelioideae, Tillandsioideae e Pitcairnioideae. Para Bromelioideae, foram utilizados marcadores plastidiais, como *matK*, *rps16*, *trnL-trnF*, *rpl32-trnL* e *psbA-trnH*, além de marcadores nucleares, como *rpb2*, *g3pdh*, *phyC* e *Leafy* (Givnish et al., 2011; Evans et al., 2015; Aguirre-Santoro et al., 2016; Maciel et al., 2018; Gomes-da-Silva et al., 2019; Kessous et al., 2024). Adicionalmente, técnicas baseadas em polimorfismos, como Polimorfismo de Comprimento de Fragmentos Amplificados - *Amplified Fragment Length Polymorphism* (AFLP), têm sido aplicadas para analisar a variabilidade genética dentro do grupo (Cruz et al., 2017). Em Tillandsioideae, foram utilizados marcadores plastidiais, como *rps16*, *trnL*, *trnL-trnF*, *atpB-rbcL* e *matK* (Barfuss et al., 2005). Já em Pitcairnioideae, os principais marcadores incluem *matK*, *rps16*, *rps16-trnK* e *trnS-ycf3*, abrangendo tanto DNA plastidial quanto nuclear (Gomes-da-Silva et al., 2019). Além disso, metodologias genômicas avançadas, como *Angiosperms353*, vêm sendo aplicadas para ampliar a resolução filogenética dentro do grupo (Bratzel et al., 2023). Essas abordagens têm sido fundamentais para superar as limitações da morfologia tradicional e para propor novas hipóteses sobre a evolução e a taxonomia da família.

Tabela 1 - Principais filogenias envolvendo as Bromeliaceae, marcadores usados e grupo alvo

Artigo	Marcador(s)	Subfamília	Fonte dos Marcadores de DNA usados
Barfuss et al., 2005	rps16, trnL, trnL-trnF, atpB-rbcL, rbcL+rbcL-accD, matK+trnK	Tillandsioideae	Plastidial
Givnish et al., 2007	ndhF	Bromeliaceae	Nuclear
Schulte; Barfuss; Zizka, 2009	PRK, matK, trnL, trnL-trnF, atpB-rbcL	Bromelioideae	Plastidial
Givnish et al., 2011	matK, rps16, atpB-rbcL, psbA-trnH, rpl32-trnL, trnL-trnF, trnL	Bromeliaceae	Plastidial
Silvestro et al., 2014	atpB, rbcL, trnL-trnF, matK, phyC	Bromelioideae	Nuclear/Plastidial
Evans et al., 2015	matK, psbA-trnH e trnL-trnF	Bromelioideae	Plastidial
Aguirre-Santoro et al. 2016	ETS, rpb2, g3pdh, matK, rps16-trnK, trnL-F	Bromelioideae	Nuclear/Plastidial
Cruz et al., 2017	AFLP	Bromelioideae	Nuclear
Maciel et al., 2018	matK, ETS e phyC	Bromelioideae	Nuclear/Plastidial
Gomes-da-Silva et al., 2019	matK, rpl32-trnL, rps16, rps16-trnK, trnS-ycf3	Pitcairnioideae	Nuclear/Plastidial
Bratzel et al., 2023	Angiosperms353	Bromelioideae	Nuclear/Plastidial
Kessous et al., 2024	gt1, ycf1, rps16-intron, rps16-trnK, rpl32, matK, nadH, petD, trnL-trnF, rpoB, atpB-rbcL, psbA-trnH, trnC-petN, Phyc, Prk, Leafy	Bromeliaceae	Nuclear/Plastidial

Estudos recentes da subfamília Bromelioideae enfatizaram a relevância de abordagens combinadas para a delimitação de espécies. Em *Aechmea* Ruiz & Pav, um dos gêneros mais diversos da subfamília, estudos utilizando sequenciamento de DNA demonstraram que muitos grupos morfológicamente definidos são, na verdade, polifiléticos, indicando que características semelhantes evoluíram independentemente em diferentes linhagens (Bratzel et al., 2023). Enquanto *Cryptanthus* Otto & A. Dietr., uma combinação de dados moleculares e morfológicos possibilitou uma revisão das relações entre as espécies, destacando a necessidade de critérios diagnósticos mais consistentes para sua delimitação (Cruz et al., 2017).

Análises moleculares recentes aprimoraram a compreensão da filogenia e taxonomia do gênero *Hohenbergia*. Uma análise das relações filogenéticas dentro da

Aliança *Ronnbergia*, que inclui espécies de *Hohenbergia*, com base em sequências de DNA plastidial e nuclear, demonstrou que esse grupo é monofilético e bem sustentado. Além disso, abrange espécies dos gêneros *Aechmea*, *Hohenbergia* e *Ronnbergia* (Aguirre-Santoro et al., 2016). Além disso, uma análise filogenética de bromélias da Caatinga e da Mata Atlântica do nordeste brasileiro, incluindo espécies de *Hohenbergia*, utilizando marcadores plastidiais e nucleares, esclareceu as relações filogenéticas infragenéricas do gênero, correlacionando seus representantes aos grupos de Bromelioideae (Oliveira, 2016). Desse modo, essas pesquisas destacam a importância de abordagens moleculares na elucidação das relações evolutivas e na conservação das espécies de *Hohenbergia* e dos demais gêneros de Bromelioideae.

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivo Geral

O presente trabalho tem como objetivo analisar a estrutura genética populacional do complexo *Hohenbergia catingae*, visando compreender seus processos microevolutivos que moldam sua variação genética e sua possível diferenciação entre linhagens.

3.2 Objetivos Específicos

- Analisar os níveis de fluxo gênico histórico entre populações de *H. horrida* e *H. catingae*;
- Averiguar a diversidade genética dentro e entre populações do complexo *catingae*;
- Correlacionar a estrutura genética e inferir quanto aos possíveis eventos de especiação;
- Quantificar a diversidade genética populacional, gerando informação relevante para estratégias de conservação.

4 REFERÊNCIAS

- ABONDANZA, B. F. **Estudos populacionais do complexo *Aechmea coelestis* (K. Koch) E. Morren (Bromeliaceae)**. 2012. Tese (Doutorado) – Instituto de Botânica, São Paulo, 2012.
- AGUIRRE-SANTORO, J. et al. Phylogenetic relationships within the *Ronnbergia* Alliance (Bromeliaceae: Bromelioideae) based on molecular and morphological data. **Systematic Botany**, v. 41, n. 2, p. 354-364, 2016.
- APG IV – GRUPO DE FILOGENIA DAS ANGIOSPERMAS. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 1, p. 1-20, 2016. DOI: 10.1111/boj.12385.
- BAHADUR, B. et al. **Angiosperms: An overview**. In: Plant Biology And Biotechnology: Volume I: Plant Diversity, Organization, Function And Improvement. p. 361-383, 2015.
- BARACHO, G. S. **Revisão taxonômica de *Hohenbergia* Schult. & Schult. f. subg. *Hohenbergia* (Bromeliáceas)**. 2005. Tese (Doutorado em Botânica) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2005.
- BARFUSS, M. H. J et al. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. **American Journal of Botany**, v. 92, n. 2, p. 337-351, 2005.
- BENZING, D. H. **Bromeliaceae: perfil de uma radiação adaptativa**. 1. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Portaria MMA nº 148, de 7 de junho de 2022. Estabelece diretrizes e critérios para a implementação da Política Nacional de Educação Ambiental. **Diário Oficial da União**, seção 1, Brasília, DF, n. 108, p. 127, 8 jun. 2022. Disponível em: <https://www.in.gov.br/web/dou/-/portaria-mma-n-148-de-7-de-junho-de-2022-406272733>. Acesso em: 13 jan. 2025.
- BRATZEL, F. et al. Target-enrichment sequencing reveals for the first time a well-resolved phylogeny of the core Bromelioideae (family Bromeliaceae). **TAXON**, v. 72, n. 1, p. 47–63, 2023.
- CANTINO, P. D. et al. Towards a phylogenetic nomenclature of *Tracheophyta*. **Taxon**, v. 56, p. 822–846, 2007.
- CARCAVALLO, R. U. et al. Nova espécie do complexo *oliveirai* (nova denominação para o complexo *matogrossensis*) (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 96, n. 1, p. 71-79, 2001.

CASCANTE-MARÍN, A.; NÚÑEZ-HIDALGO, S. A Review of Breeding Systems in the Pineapple Family (Bromeliaceae, Poales). **The Botanical Review**, v. 89, n. 3, p. 308-329, 2023.

CASTRO, T. L. A. et al. **Revisão dos usos e composição química de *Bromelia balansae* Mez (Bromeliaceae)**. In: FITOQUÍMICA: POTENCIALIDADES BIOLÓGICAS DOS BIOMAS BRASILEIROS. Editora Científica Digital, 2022

CAVALCANTE, B. P. et al. As Bromélias do Parque Natural Municipal Dom Nivaldo Monte. **UNISANTA Biociências**, v. 7, p. 73–77, 2018.

CAVALCANTE, B. P. et al. Establishment of the *Hohenbergia capitata* complex (Bromeliaceae) with notes on leaf anatomy and description of a new endangered species. **Phytotaxa**, v. 518, n. 3, p. 196-208, 2021.

CAVALCANTE, B. P. et al. *Hohenbergia erecta* (Bromeliaceae: Bromelioideae), a New Once-branched Species from Chapada Diamantina, Bahia State, Brazil. **Biol de Plantas Tropicais**, v. 15, p. 319–325, 2022.

CHAVES, C. L. **Estrutura genética de populações de *Hypochaeris catharinensis* Cabrera (Asteraceae) utilizando marcadores de microsatélites**. 2024. Dissertação (Mestrado) — Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Londrina, 2024.

CLARK, W. D. et al. Phylogenetic Relationships of the Bromeliiflorae-Commeliniflorae Zingiberiflorae Complex of Monocots Based on rbcL sequence comparisons. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 80, p. 987–998, 1993.

CRUZ, G. A. S. **Filogenia molecular, evolução e biogeografia do gênero *Cryptanthus* Otto & Dietr. (Bromeliaceae)**. 2013. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2013.

CRUZ, G. A. S. et al. Molecular phylogeny, character evolution and historical biogeography of *Cryptanthus* Otto & A. Dietr.(Bromeliaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 107, p. 152–165, 2017.

DA SILVA, T. A. et al. Pollen morphology, viability, and stigma receptivity of *Hohenbergia* (Bromeliaceae) species occurring in the Atlantic Forest biome with potential for landscaping and cut flowers. **Genetic Resources and Crop Evolution**, p. 1–23, 2024.

DOMINGOS, C. V. **Análises filogenéticas e filogeográficas em *Bothrops* do grupo *neuwiedii*, com destaque para *B. diporus* Cope, 1862 e *B. pubescens* Cope, 1870 (Serpentes, Viperidae, Crotalinae)**. 2022. 41 f. Dissertação (Mestrado) — Instituto Butantan, São Paulo, 2022.

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

FURTADO, M. F. M. et al. Investigations on the chemical and bioactivity profile of Bromeliaceae Juss. **Observatório De La Economía Latinoamericana**, v. 22, n. 1, p. 2037–2058, 2024.

DEBNATH, B.; SINGH, W. S.; MANNA, K. A phytopharmacological review on *Ananas comosus*. **Advances in Traditional Medicine**, v. 23, n. 2, p. 291–298, 2023.

DUFRESNES, C. et al. Acknowledging more biodiversity without more species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 120, n. 40, 2023.

ENDRESS, P. K.; DOYLE, J. A. Ancestral traits and specializations in the flowers of the basal grade of living angiosperms. **Taxon**, v. 64, n. 6, p. 1093–1116, 2015.

EVANS, T. M. et al. Phylogenetic Relationships in Bromeliaceae Subfamily Bromelioideae based on Chloroplast DNA Sequence Data. **Systematic Botany**, v. 40, n. 1, p. 116-128, 2015.

FERNANDES, M. F.; CARDOSO, D.; QUEIROZ, L. P. An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. *Journal of Arid environments*, v. 174, p. 104079, 2020.

FERNANDES, M. F.; QUEIROZ, L. P. Vegetação e flora da Caatinga. **Ciência e Cultura**, v. 70, n. 4, p. 51-56, 2018.

FERREIRA, J. V. A. et al. Checklist preliminar de Bromeliaceae do Parque Nacional do Catimbau, Pernambuco, Brasil. **Natureza Online**, v. 13, n. 2, p. 93-97, 2015.

FLORA DO BRASIL 2022. *Hohenbergia catingae* Ule. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2022. Disponível em: <https://floradobrasil2020.jbrj.gov.br/FB124236>. Acesso em: 4 abr. 2025.

FORZZA, R. C. et al. **Bromeliaceae**. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2014.

FORZZA, R. C. et al. **Catálogo de plantas e fungos do Brasil** [online]. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio: Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2010. Introdução: as angiospermas do Brasil, p. 78-89. v. 1. ISBN 978-85-8874-242-0.

GIVNISH, T. J. et al. Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 71, p. 55-78, fev. 2014.

GIVNISH, T. J. et al. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? inferences about phylogeny and South American–African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on ndh F sequence data. **International Journal of Plant Sciences**, v. 165, n. S4, p. S35-S54, 2004.

GIVNISH, T. J. et al. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from an eight-locus plastid phylogeny. **Am. J. Bot.**, v. 98, p. 872-895, 2011.

GIVNISH, T. J; et al. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from ndhF sequence data. **Aliso**, v. 23, p. 3-26, 2007.

GIVNISH, T. J. et al. Molecular evolution, phylogeny, and geography in the *Pitcairnioideae* (Bromeliaceae). **Am. J. Bot.**, v. 79, p. 145, 1992.

GOETZE, M. et al. Diversification of Bromelioideae (Bromeliaceae) in the Brazilian Atlantic rainforest: A case study in *Aechmea* subgenus *Ortgiesia*. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 98, p. 346-357, 2016.

GOMES-DA-SILVA, J. et al. Does nomenclatural stability justify para/polyphyletic taxa? A phylogenetic classification in the xeric clade *Pitcairnioideae* (Bromeliaceae). **Systematics and Biodiversity**, v. 17, n. 5, p. 467-490, 2019.

GÓMEZ, I. N. et al. Uso de microambientes (fitotelmata) como estratégia de sobrevivência de los anfibios y reptiles en el bosque tropical de Bonyic, Bocas del Toro. **Centros: Revista Científica Universitária**, v. 1, p. 83-103, 2025.

GONÇALVES-OLIVEIRA, R. C. et al. *Hohenbergia catingae* Ule. In: **Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2020. Disponível em: <http://floradobrasil2020.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB6103>. Acesso em: 17 jan. 2025.

GONÇALVES-OLIVEIRA, R. C.; MARTINS, S. E.; WANDERLEY, M. G. L. ***Hohenbergia***. In: **Flora do Brasil 2020**. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2020. Disponível em: <https://floradobrasil2020.jbrj.gov.br/FB124236>. Acesso em: 4 abr. 2025.

GONÇALVES-OLIVEIRA, R. C.; WANDERLEY, M. G. L. A new species of *Hohenbergia* (Bromeliaceae) from the Atlantic Forest of Northeast Brazil. **Phytotaxa**, v. 302, n. 3, p. 285-289, 2017.

GOUDA, E. J. **Encyclopaedia of Bromeliads**. Disponível em: <https://bromeliad.nl/encyclopedia/>. Acesso em: 4 jan. 2025.

HERENDEEN, P. S. et al. Redux Paleobotanical: revisiting the age of angiosperms. **Nature Plants**, v. 3, n. 3, p. 1-8, 2017.

HOHNLOHE, P. A.; FUNK, W. C.; RAJORA, O. P. Population genomics for wildlife conservation and management. **Molecular Ecology**, v. 30, p. 62-82, 2021.

HORRES, R. et al. Systematics of Bromelioideae (Bromeliaceae) – evidence from molecular and anatomical studies. **Aliso**, v. 23, p. 27-43, 2007.

ISLAIR, P. et al. Bromeliads in Caatinga: an oasis for invertebrates. **Revista Biotemas**, v. 28, p. 67-77, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2015v28n1p67>. Acesso em: 4 janeiro 2025.

LIU, J. et al. Undescribed species have higher extinction risk than known species. **Conservation Letters**, v. 15, e12876, 2022.

JACKSON, N. D. et al. Delimitação de espécies com fluxo gênico. **Biologia Sistemática**, v. 66, n. 5, p. 799-812, 2017.

JESUS, J. F. C. **Genética populacional do complexo *Hohenbergia ridleyi* (Baker) MEZ no nordeste brasileiro**. 2018. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco, 2018.

JORGE, J. S. et al. Associação de *Strymon serapio* (Lycaenidae: Theclinae) e *Castnia invaria* (Castniidae: Castniini) com a bromélia formadora de habitat *Encholirium spectabile* (Bromeliaceae: Pitcairnioideae) na Caatinga semiárida brasileira. **The Journal of the Lepidopterists' Society**, v. 1, pág. 37-43, 2021.

KESSOUS, I. M. et al. New insights into the classification, diversification, and evolutionary dynamics of bromeliads. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 2024.

LADINO, G. et al. Ecosystem services provided by bromeliad plants: A systematic review. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 12, p. 7360-7372, 2019.

LAGOMARSINO, L. P.; FROST, L. A. The central role of taxonomy in the study of neotropical biodiversity. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 105, p. 405-421, 2020.

LAVISKI, B. F. S. et al. Bromeliad habitat regulates the richness of associated terrestrial and aquatic fauna. **Austral Ecology**, v. 46, n. 5, p. 860-870, 2021.

LUCENA, E. O. **Fenologia, regeneração natural e adaptações estruturais de *Aspidosperma pyrifolium* Mart. em área de caatinga na Mesorregião de Patos - PB**. 2016. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) – Universidade Federal de Campina Grande – Campus de Patos, Paraíba, 2016.

MACIEL, J. R. et al. Polyphyly and morphological convergence in Atlantic Forest species of *Aechmea* subgenus *Chevaliera* (Bromeliaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 188, n. 3, p. 281-295, 2018.

MAGESKI, M. M. et al. Bromeliad selection by *Phyllodytes luteolus* (Anura, Hylidae): the influence of plant structure and water quality factors. **Journal of Herpetology**, v. 50, n. 1, p. 108-112, 2016.

MARTEIS, L. S. et al. Mosquitoes of the Caatinga: 2. species from periodic sampling of Bromeliads and tree holes in a dry Brazilian Forest. **Acta Tropica**, v. 171, p. 114-123, 2017. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.actatropica.2017.03.031>. Acesso em: 4 dez. 2024.

MARTINELLI, G. et al. Bromeliaceae da Mata Atlântica brasileira: lista de espécies, distribuição e conservação. **Rodriguésia**, v. 1, pág. 209-258, 2008.

MARTINELLI, G. et al. **Bromeliaceae**. In: STEHMANN, J. R. et al. (Org.). Plantas da Floresta Atlântica. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2009.

MAYR, E. **Systematics and the Origin of Species** (1942). Place: Publisher, 1982.

MEDEIROS, Í. L. S.; DE MELO, A. L. DE MELO, M. Diversidade de invertebrados aquáticos em bromélias-tanque em um enclave de floresta úmida na região semiárida

do Brasil. **Estudos sobre Fauna Neotropical e Meio Ambiente**, v. 59, n. 1, p. 84-98, 2024.

MEDRI, C. TARTARI, L. G.; SILVA, J. M. *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae): postharvest durability and potential as ornamental cut flower. *Revista Ceres*, v. 68, n. 6, p. 609-616, 2021.

MONTEIRO, R. F.; MANTOVANI, A.; FORZZA, R. C. Morphological phylogenetic analysis of two early-diverging genera of Bromelioideae (Bromeliaceae). **Rodriguésia**, v. 66, n. 2, p. 505-521, 2015.

MORO, M. F. et al. A phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. **The Botanical Review**, v. 82, p. 91-148, 2016.

MORRISON, W. R. et al. The impact of taxonomic change on conservation: Does it kill, can it save, or is it just irrelevant? **Biological Conservation**, v. 142, n. 12, p. 3201–3206, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.07.019>. Acesso: 06 de dez., 2024.

NERI, J. et al. 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.

OLIVEIRA, R. C. G. **Análise populacional e evolução de Bromeliaceae da Caatinga e da Floresta Atlântica do Nordeste Brasileiro**. 2016. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2016.

OLIVEIRA, R. C. G. **Estudos moleculares populacionais com o complexo específico *Encholirium spectabile* Mart. ex Schult. f. em ‘inselbergs’ do Nordeste Brasileiro**. 2012. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2012.

OLIVEIRA, V. C.; ALMEIDA NETO, L. C. Ocorrência de *Aedes aegypti* e *Aedes albopictus* em bromélias cultivadas no Jardim Botânico Municipal de Bauru, São Paulo, Brasil. **Cadernos de Saúde Pública**, v. 33, p. e00071016, 2017.

PAULE, J. et al. Early Diverging and Core Bromelioideae (Bromeliaceae) Reveal Contrasting Patterns of Genome Size Evolution and Polyploidy. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, 2020.

PISCINA-CHALÉ, M. et al. Reproductive biology of *Aechmea bracteata* (Sw.) Griseb. (Bromelioideae: Bromeliaceae). **Plant Biology (Stuttgart)**, v. 20, n. 1, p. 113-120, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/plb.12645>. Acesso: 02 de jan. de 2025.

QUEIROZ, L. P. et al. **Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga domain**. In: DA SILVA, J. C.; LEAL, I.; TABARELLI, M. (eds.), *Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America*. Cham: Springer, 2017.

RANNALA, B.; YANG, Z. **Delimitation of species**. In: SCORNAVACCA, C.; DELSUC, F.; GALTIER, N. (ed.). *Phylogenetics in the Genomic Era*, 2020. Capítulo 5.5, p. 5.5:1–5.5:18. Disponível em: <https://hal.inria.fr/PGE>. Acesso em: 10 fev. 2025.

RIESEBERG, L. H.; WOOD, T. E.; BAACK, E. J. A natureza das espécies vegetais. **Natureza**, v. 440, p. 524-527, 2006.

ROCHA, C. F. D. et al. Habitat disturbance in the coastal sand dune vegetation and related richness and diversity of bromeliad species. **Vidalia**, v. 2, p. 49–55, 2004.

ROCHA, M. A. C. **Multiplicação e conservação de Bromeliáceae Ornamentais**. 2010. Tese (Doutorado Acadêmico em Ciências Agrárias) – Centro de Ciências Agrárias, Ambientais e Biológicas, Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, Cruz das Almas, 2010.

SANTANA, D. M. A. **Micropropagação e etnobotânica de espécies de Bromeliaceae nativas de Sergipe**. 2018. 76 f. Dissertação (Mestrado em Desenvolvimento e Meio Ambiente) – Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, SE, 2018.

SANTOS, J. S. **Efeito da distância de cruzamentos sobre o sucesso reprodutivo e estrutura genética populacional em uma espécie de vereda**. 2022. 61 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia, Conservação e Biodiversidade) - Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2022.

SCHULTE, K.; BARFUSS, M. H. J.; ZIZKA, G. Phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) inferred from nuclear and plastid DNA loci reveals the evolution of the tank habit within the subfamily. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 51, p. 327–339, 2009.

SCHÜRER, T. **Anatomia e ontogenia de frutos em Bromelioideae (Bromeliaceae Juss.)**. 2023. 125 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2023.

SELKOE, K. A.; TOONEN, R. J. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. **Ecology Letters**, v. 9, n. 5, p. 615–629, 2006.

SILVA, A. B. **Filogenia e evolução de estados de caráter ancestral do complexo gravisia (Bromelioideae, Bromeliaceae)**. 2024. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2024.

SILVA, T. S.; FÉLIX, L. P.; MELO, J. I. M. Bromeliaceae and Orchidaceae on rocky outcrops in the Agreste Mesoregion of the Paraíba State, Brazil. **Hoehnea**, v. 42, p. 345-365, 2015.

SILVESTRO, D.; ZIZKA, G.; SCHULTE, K. Disentangling the effects of key innovations on the diversification of Bromelioideae (Bromeliaceae). **Evolution**, v. 68, n. 1, p. 163–175, 2014.

SIQUEIRA FILHO, J. A.; LEME, E. M. C. Taxonomia das bromélias dos fragmentos de Mata Atlântica de Pernambuco e Alagoas. In: SIQUEIRA FILHO, J. A.; LEME, E. M. C. (org.). **Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste – biodiversidade, conservação e suas bromélias**. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio, 2006.

SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. Flora Neotropica. Bromelioideae (Bromeliaceae). **New York: New York Botanical Garden**, p. 1493–2142, 1979.

SOLTIS, P. S.; SOLTIS, D. E. Darwin review: angiosperm phylogeny and evolutionary radiations. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 286, n. 1899, p. 20190099, 2019.

SILVA, T. S.; FELIX, L. P.; DE MELO, J. I. M. Bromeliaceae and Orchidaceae on rocky outcrops in the Agreste Mesoregion of the Paraíba State, Brazil. **Hoehnea**, v. 42, n. 2, p. 345-365, 2015.

SOUSA, G. M.; WANDERLEY, M. G. L. **Bromeliaceae**. In: PRATA, A. P. N. et al. Flora de Sergipe. Sergipe: Editora Criação, 2015. p. 115-142.

SOUZA, J. K. U. **Potencial de peptidases extraídas do látex da Calotropis procera como agente imunoterápico contra Salmonella spp.** 2022. 54 f. Dissertação (Programa de Pós-Graduação em Biociência Animal) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2022.

STANTON, D. W. G et al. More grist for the mill? Species delimitation in the genomic era and its implications for conservation. **Conservation Genetics**, v. 20, p. 101-113, 2019.

STUESSY, T. F. Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data. **Columbia University Press**, 2009.

TAVARES, V. C.; ARRUDA, I. R. P.; SILVA, D. G. Desertificação, Mudanças Climáticas e Secas no Semiárido Brasileiro: Uma Revisão Bibliográfica. **Geosul**, v. 34, n. 70, p. 385-405, 2019.

TOMAZ, E. C.; VERSIEUX, L. M. Bromeliaceae from Rio Grande do Norte State, Northeastern Brazil. **Phytotaxa**, v. 422, n. 2, p. 113–143, 2019.

WIENS, J. J.; SERVEDIO, M. R. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. **Proceedings of the Royal Society of London. Série B: Ciências Biológicas**, v. 267, p. 631–636, 2000.

WU, Y. et al. Improving the delimitation of species for effective conservation: a case study in the endemic carvalho (*Quercus acerifolia*). **New Phytologist**, v. 238, n. 3, p. 1278-1293, 2023.

ZACHOS, F. E. et al. Inflação de espécies e artefatos taxonômicos - Um comentário crítico sobre tendências recentes na classificação de mamíferos. **Mammalia**, v. 78, n. 1, p. 1–6, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2012.07.083>. Acesso em: 03 de jan. 2025.

ZIZKA, A. et al. Biogeography and conservation status of the pineapple family (*Bromeliaceae*). **Diversity and Distributions**, v. 26, n. 2, p. 183-195, 2020.

ARTIGO**Aspectos microevolutivos do complexo *Hohenbergia catingae*: filogeografia, especiação e genética da conservação da espécie**

A ser submetido ao periódico
Flora (0367-2530), Impact Factor 1.7

Aspectos microevolutivos do complexo *Hohenbergia catingae*: filogeografia, especiação e genética da conservação da espécie

Jailene Kelley Umbelino dos Santos¹; Laura Maria Rodrigues-Paixão¹; Rodrigo César Gonçalves-Oliveira²; Ana Maria Benko-Iseppon¹

¹Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Genética, Lab. de Genética e Biotecnologia Vegetal, Recife – PE

²Universidade de Pernambuco, Campus Petrolina, Rodovia BR 203, Km 2 s/n - Vila Eduardo, 56328-900, Petrolina - PE

RESUMO

A família Bromeliaceae é uma das mais dominantes da Caatinga, desempenhando um papel crucial na manutenção da biodiversidade. Nesse sentido, estudos de diversidade genética são fundamentais para elucidar os processos evolutivos e a diferenciação entre espécies, como no complexo que envolve *Hohenbergia horrida* Harms e *H. catingae* Ule, que prestam importantes serviços ecossistêmicos na região. Assim, este trabalho teve como principal objetivo testar a hipótese de que *H. horrida* possui populações em processo de diferenciação e possivelmente de especiação dentro do complexo *H. catingae*. Para isso, foram utilizados quatro marcadores microsatélites nucleares em amplificação heteróloga para a análise da diversidade genética, empregando o software ARLEQUIN 3.5, e a estrutura genética foi avaliada por meio do teste AMOVA e do agrupamento bayesiano no programa STRUCTURE 3.5. Foi revelada uma baixa diversidade genética pelos marcadores nucleares. A análise bayesiana dos dados nucleares indicou fortemente a presença de dois clusters ($K = 2$), com pouca mistura entre os indivíduos. Consistente com essa descoberta, a primeira AMOVA mostrou uma clara estruturação genética nas populações, com uma divisão em dois grupos principais e evidenciando diferenciação genética principalmente entre indivíduos. Os resultados da segunda AMOVA, realizada para testar a hipótese do presente estudo, sugerem que *H. catingae* e *H. horrida* compartilham o mesmo pool gênico e não exibem a estrutura genética esperada para duas espécies distintas. Assim, apesar da identificação de dois grupos principais nas análises bayesianas, a variação genética significativa ocorre predominantemente dentro das populações, e não entre os grupos ou espécies.

Palavras-chave: Bromeliaceae, Estrutura Genética, SSR

1. INTRODUÇÃO

Os complexos específicos representam um desafio taxonômico significativo, pois são formados por entidades biológicas com características morfológicas semelhantes, bem como particularidades que dificultam a delimitação precisa das espécies (Carstens et al., 2013). A complexidade da família Bromeliaceae é intensificada por frequentes radiações adaptativas, incluindo hibridização e introgressão em populações isoladas, processos que moldam significativamente a diversidade genética de suas espécies (Benzing, 2000; Seehausen, 2004; Hirsch, 2016). Dentro da família Bromeliaceae, a subfamília Bromelioideae passou por um rápido processo de especiação impulsionado por diversificações e dispersões a partir da Floresta Atlântica para outras regiões da América do Sul e Central (Schulte et al., 2009; Sass; Specht, 2010). Esse processo resultou em adaptações como o hábito de tanque e fotossíntese CAM (Silvestro et al., 2014). Análises filogenéticas indicam que vários gêneros dentro da subfamília são polifiléticos, sugerindo eventos complexos de diversificação (Bratzel et al., 2023).

O complexo *H. catingae* compreende espécies com pouca diferença morfológica entre si, dificultando sua taxonomia e levantando questões sobre os processos evolutivos que moldaram sua diversidade (Baracho, 2004). Duas espécies são destacadas dentro do complexo: *H. horrida* Harms por muito tempo foi considerada como uma variedade de *H. catingae* Ule. (*H. catingae* var. *horrida*), porém, foi elevada ao nível taxonômico de espécie no início do século (Baracho, 2004). Embora seja uma espécie fortemente integrada ao complexo *H. catingae*, que inclui as espécies: *H. catingae* var. *catinae* Ule, *H. catingae* var. *elongata* M. B. Foster e *H. catingae* var. *extensa* L. B. Sm. & R. W. Read, devido às características fenotípicas compartilhadas. No entanto, a distinção proposta por Harms (1935) de tratar *H. horrida* como uma espécie separada de *H. catingae* continua amplamente aceita e defendida (Baracho, 2004). Distinguindo-se de *H. catingae* principalmente por apresentar folhas verde-avermelhadas com espinhos muito próximos entre si. Além desse caráter, possui uma inflorescência em forma de pirâmide, ereta, com brácteas primárias alongadas que variam de 2 a 10 centímetros de comprimento (Silva; Felix; Melo, 2015). No entanto, a diferenciação genética entre essas espécies ainda não foi totalmente esclarecida, tornando necessário um estudo mais detalhado sobre sua variabilidade genética e estrutura populacional.

O gênero *Hohenbergia*, possui uma plasticidade morfológica que contribui para a formação de complexos específicos, apresentando diversos grupos de espécies morfológicamente próximas, como os complexos *H. ridleyi* (Baker) MEZ (Jesus, 2018), *H. capitata* Schultes & Schultes (Cavalcante et al., 2022) e *H. catingae*. Estes complexos evidenciam a necessidade de abordagens integrativas, combinando dados morfológicos e moleculares para a correta delimitação das espécies (Mason-Gamer & Kellogg, 1996; Karanth, 2017). A filogeografia, neste sentido, compreende uma ferramenta essencial para investigar a estrutura espacial das linhagens genéticas e identificar possíveis processos de especiação (Avice, 2009; Hickerson et al., 2010). Entre os marcadores moleculares amplamente utilizados nesses estudos, destacam-se os microssatélites, como mais utilizados, permitindo uma compreensão detalhada do potencial adaptativo e evolutivo das espécies em diferentes regiões, auxiliando na elucidação de padrões filogeográficos e evolutivos (Sunnucks, 2000; Medeiros; Cardoso; Ferreira, 2006; Nassau, 2022).

A Caatinga, onde essas espécies estão inseridas, é um domínio fitogeográfico caracterizado por florestas secas, alta temperatura e baixa umidade, apresentando altos níveis de endemismo e biodiversidade adaptada a condições ambientais extremas (Barbosa; Gomes Filho, 2022). A heterogeneidade desse bioma favorece processos de adaptações ecológicas específicas, moldando a distribuição e diferenciação das populações de diversas espécies vegetais (Araújo et al., 2022). Nesse contexto, a especiação na Caatinga é frequentemente impulsionada pelo isolamento geográfico e pelas condições ambientais extremas, que limitam o fluxo gênico entre populações. O isolamento genético pode levar à especiação alopátrica, na qual linhagens evoluem separadamente devido à barreira geográfica (Gonçalves-Oliveira et al., 2017).

Portanto, o presente estudo objetiva testar a hipótese de que as populações de *H. horrida* estão em processo de diferenciação dentro do complexo *H. catingae*, possivelmente seguindo um caminho de especiação. Além disso, busca quantificar a diversidade genética populacional e gerar informações relevantes para estratégias de conservação, contribuindo para a compreensão da evolução e manutenção da biodiversidade na Caatinga.

2. METODOLOGIA

2.1 Coleta de Material

Coletas foram realizadas em campo, onde amostras vegetais de 96 indivíduos pertencentes a nove populações de *H. horrida* e *H. catingae* foram obtidas em localidades distintas (Figura 1), conforme descrito na Tabela 1. Todo o material foi armazenado em tampão de Brometo de Cetiltrimetilamônio – Cetyltrimethylammonium Bromide (CTAB) (Rogstad, 1992).



Figura 1 - Mapa de coleta de amostras vegetais dos indivíduos de *Hohenbergia horrida* e *H. catingae*. Elaborado no QGIS (Qgis Development Team, 2023).

2.2 Extração de DNA

Para o isolamento de DNA, foi empregado o protocolo CTAB conforme descrito por Weising et al. (2005). Após a extração, o DNA foi submetido a um processo de limpeza de polissacarídeos, seguindo o método de Michaels et al. (1994), para garantir a pureza e integridade do material genético obtido.

2.3 Procedimentos Moleculares

Um conjunto de quatro marcadores nucleares (Ac11, Ac25, Ac40 e Ac55), desenvolvidos para *Aechmea caudata* Lindm. (Goetze et al., 2013). Cada ensaio continha 1x Fermentas TAQ Buffer, 0,25 mM Fermentas MgCl₂, 0,025 mM dNTPs (Fermentas), 1 pMol de cada primer e DNA alvo na concentração de 1ng/μl. Para estes primers, as amplificações foram feitas em termociclador TECHNEE®, aplicando o programa de ciclagem Touchdown que constituiu em desnaturação inicial de 3 min a 95 °C, seguido de 10 ciclos de 94 °C por 30 s, 58 °C diminuindo para 48 °C a 1 °C por ciclo por 30 s, 72 °C por 30 s, seguido por 30 ciclos de 94 °C por 30 s, 48 °C por 30 s, 72 °C por 30 s, seguido por uma extensão final de 10 minutos a 72 °C segundo o disposto em Aoki-Gonçalves et al. (2014). Os produtos da reação foram separados por meio de eletroforese em gel de agarose 1,5%, as amostras coradas com GelRed® e fotografadas com o auxílio de um transiluminador UV onde foram atribuídos valores de tamanhos por comparação com DNA de referência (DNA ladder 100pb). Por último, os produtos amplificados foram submetidos à eletroforese vertical em gel de poliacrilamida 6% não desnaturante, corados com nitrato de prata de acordo com Creste et al. (2001) com algumas modificações, sendo o tampão SB a solução de eletrólito tampão utilizada.

2.4 Análises dos Dados Moleculares

As fotografias dos géis foram analisadas manualmente, onde foram atribuídos valores de tamanhos por comparação com DNA de referência (DNA ladder 100pb).

2.5 Análises estatísticas

Uma matriz de dados brutos contendo as informações alélicas de quatro loci nSSR foi utilizada para a verificação da diversidade genética e estrutura populacional no programa ARLEQUIN 3.5 (Excoffier; Lischer, 2010). No programa quantificamos Heterozigosidade observada e esperada (H_E e H_o), análise molecular de variância (AMOVA) e valores de diferenciação genética calculando a diferença genética populacional (F_{ST}) (Slatkin, 1995). A estrutura genética populacional foi determinada por meio do método bayesiano de agrupamento implementado no programa STRUCTURE 3.5 (Pritchard et al., 2000). Por fim, também foi utilizado o programa Arlequin 3.5 para estimar os valores de F_{ST} par a par.

Tabela 1 - Identificação e localização das populações de *H. catingae* e *H. horrida* coletadas

População	Espécie	Localização
C-FPL	<i>H. catingae</i>	Jaguarari - BA
H-HSR	<i>H. horrida</i>	Monteiro - PB
C-QUM	<i>H. catingae</i>	Queimadas – PB
C-MPT	<i>H. catingae</i>	Esperança – PB
C-LGA	<i>H. catingae</i>	Lagoa dos Gatos – PE
C-ARB	<i>H. catingae</i>	Areia Branca – SE
C-PIR	<i>H. catingae</i>	Pirambu - SE
C-CAR	<i>H. catingae</i>	Caruaru - PE
H-HCET	<i>H. horrida</i>	Arcoverde - PE
C-SCRU	<i>H. catingae</i>	Caruaru - PE

3.RESULTADOS

3.1 Diversidade Genética

Ao todo, foram testados quatro conjuntos de oligonucleotídeos iniciadores (*primers*) de SSR, todos desenvolvidos originalmente para *Aechmea caudata* Lindm. (Goetze et al., 2013), os quais demonstraram amplificação positiva e um alto grau de polimorfismo tanto para indivíduos da população de *H. catingae* quanto para *H. horrida*.

Os quatro loci de microssatélites nucleares (nSSR) analisados revelaram um total de 11 alelos distintos entre os 91 indivíduos estudados (Tabela 2). A variabilidade genética foi observada em diferentes populações, com o número total de alelos por *locus* variando entre 2 e 4, resultando em uma média de 2,125 alelos por locus. A distribuição dos alelos entre as populações mostrou uma variação significativa, com a média de alelos por população variando de 1,750 (H-HSR, C-QUM, C-LGA, H-HCET) a 3 (C-CAR). Além disso, a heterozigosidade observada (H_O) variou consideravelmente entre as populações, com valores que oscilaram entre 0,200 (C-LGA) e 0,619 (H-HSR). A heterozigosidade esperada (H_E), que reflete a diversidade genética teórica com base nas frequências alélicas, também apresentou variação, indo de 0,4444 (C-LGA) a 0,6111 (C-QUM).

Tabela 2 - Diversidade genética em populações de *H. catingae* e *H. horrida*. revelada por quatro marcadores nSSR.

Táxon	População	N	A	H _o	H _E
<i>H. horrida</i>	H-HCET	11	2.500	0.36364	0.46970
<i>H. horrida</i>	H-HSR	14	1.750	0.61905	0.49206
<i>H. catingae</i>	C-QUM	4	1.750	0.50000	0.61111
<i>H. catingae</i>	C-MPT	12	2.250	0.54167	0.44565
<i>H. catingae</i>	C-LGA	6	1.750	0.20000	0.44444
<i>H. catingae</i>	C-ARB	13	2.250	0.39744	0.46756
<i>H. catingae</i>	C-PIR	9	2.250	0.27778	0.44526
<i>H. catingae</i>	C-CAR	18	3.000	0.50572	0.52066
<i>H. catingae</i>	C-FPL	4	1.750	0.44444	0.50159
<i>H. catingae</i>	C-SCRU	2	2.000	0.25000	0.58333

Legenda: N = número de indivíduos; A = número médio de alelos por locus; H_o = heterozigosidade observada; H_E = heterozigosidade esperada;

3.3 Estrutura genética

Foram realizadas duas análises de variância molecular (AMOVA) neste estudo. A primeira análise utilizou os agrupamentos sugeridos pelo programa STRUCTURE. O resultado da análise bayesiana do conjunto de dados nSSR indicou fortemente a presença de dois *clusters* (K = 2) (Figura 2), com pouca mistura entre os indivíduos (Figura 3). O *cluster* 1 incluiu as populações C-FPL, C-QUM, C-MPT, H-HSR, C-ARB, C-PIR e C-CAR, enquanto o *cluster* 2 abrangeu as populações H-HCET, C-SCRU e C-LGA. Esses dois *clusters* foram definidos como grupos para a primeira AMOVA (Tabela 3). Os resultados, entretanto, não recuperaram as populações das espécies como diferenciadas.

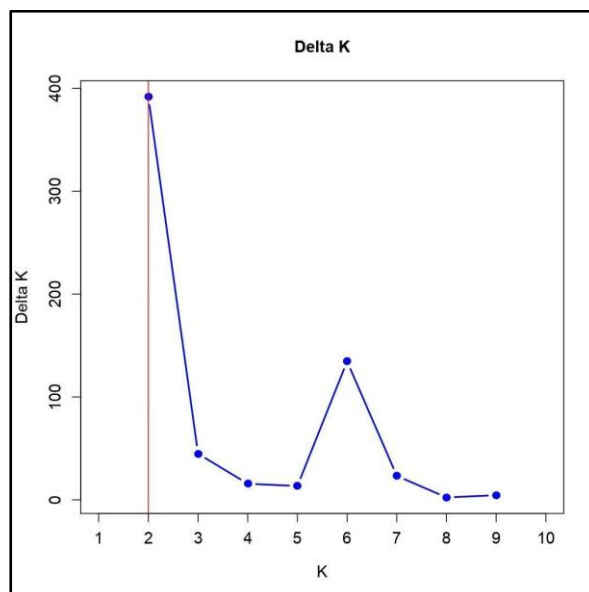


Figura 2 - Magnitude de K de acordo com uma análise do STRUCTURE baseada em quatro marcadores nSSR

Na análise de variância molecular, a maior proporção de variação genética, de 67,45%, foi encontrada dentro das populações ($F_{ST} = 0.32546$). Enquanto, um percentual considerável de 19,35% da variação total foi atribuído à diferenciação entre os dois grupos revelados pela estrutura ($F_{CT} = 0.19352$). Além disso, 13,19% da variação genética foi explicada pela diferenciação entre populações dentro de cada grupo ($F_{SC} = 0.16361$).

Tabela 3 - Análise de variância molecular (AMOVA) e graus de liberdade (df), de acordo com a análise do STRUCTURE para quatro marcadores nSSRs em populações de *H. catinae* e *H. horrida*.

Fonte de Variação	d. f.	%Variação	Estatísticas F
Entre Grupos	1	19,35	$F_{CT} = 0.163616^1$
Entre Populações Dentro de Grupos	8	13,19	$F_{SC} = 0.19352^1$
Dentro de Populações	172	67,45	$F_{ST} = 0.32546^1$

Legenda: F_{CT} = diferenciação entre grupos; F_{SC} = diferenciação entre populações dentro dos grupos; F_{ST} = diferenciação entre populações; ¹ valores significativos com $P < 0,0001$.

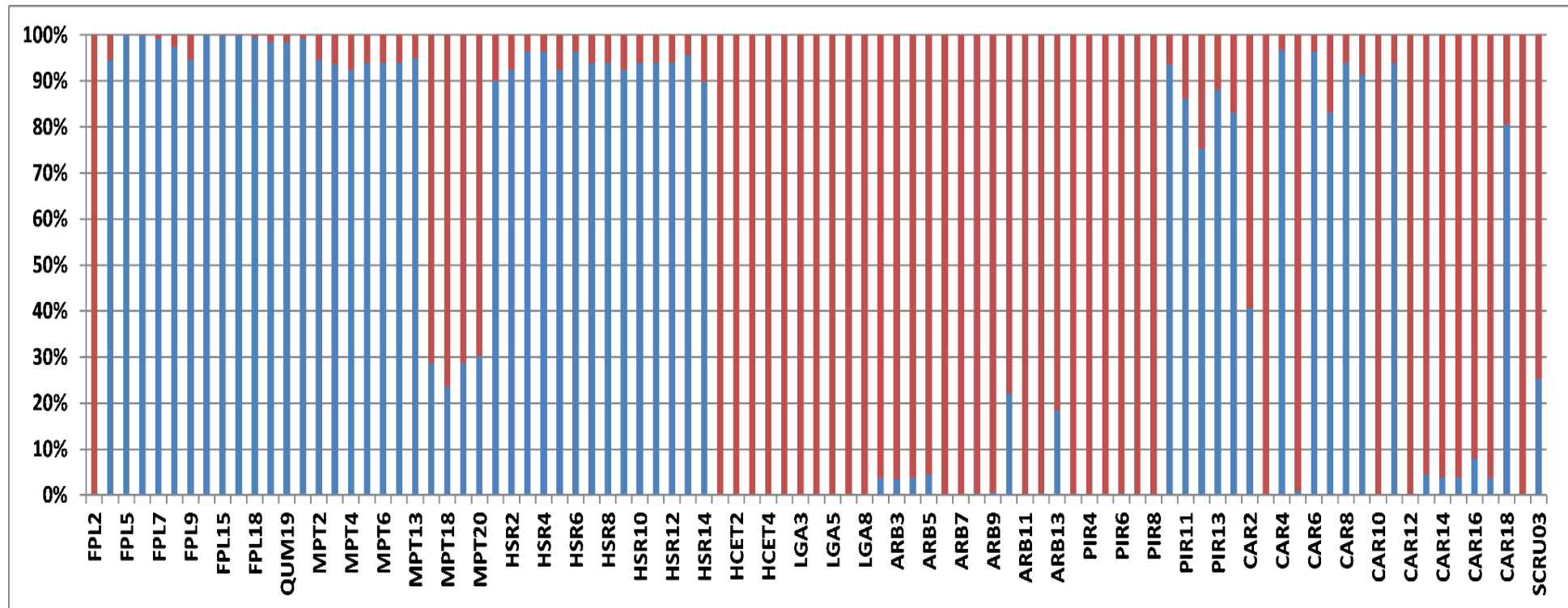


Figura 3 - Gráfico de barras de dois *clusters* ($K = 2$) de acordo com uma análise do STRUCTURE baseada em quatro marcadores nSSR: o cluster 1 é mostrado em vermelho e o cluster 2 em azul.

Na segunda análise de AMOVA (Tabela 4), foi usada a estrutura de dois *clusters* para testar a hipótese de que as populações de *H. horrida* e *H. catingae* possam estar em um processo de especiação. O grupo 1 incluiu as populações de *H. catingae* (C-FPL, C-QUM, C-MPT, C-ARB, C-PIR, C-CAR, C-SCRU, C-LGA), enquanto o grupo 2 incluiu as populações de *H. horrida* (H-HCET e H-HSR). A maior parte da variação genética (82,54%) foi observada dentro das populações ($F_{ST} = 0.17461$), enquanto 25,24% da variação total foi atribuída à diferenciação entre populações dentro dos clusters ($F_{SC} = 0.23416$). Em contrapartida, a variação entre os dois grupos apresentou um percentual negativo de -7,78% ($F_{CT} = -0.07776$). Adicionalmente, a análise de F_{ST} par a par, que representa uma análise mais detalhada, revelou variações genéticas significativas entre algumas populações não observadas na análise global (Tabela 5).

Tabela 4 - Análise de Variância Molecular (AMOVA) e Graus de Liberdade (df) para testar a hipótese de especiação em populações de *Hohenbergia catingae* e *H. horrida* usando quatro marcadores nSSR

Fonte de Variação	d. f.	%Variação	Estatísticas F
Entre Grupos	1	-7,78	$F_{CT} = -0.07776^2$
Entre Populações Dentro de Grupos	8	25,24	$F_{SC} = 0.23416^1$
Dentro de Populações	172	82,54	$F_{ST} = 0.17461^1$

Legenda: F_{CT} = diferenciação entre grupos; F_{SC} = diferenciação entre populações dentro dos grupos; F_{ST} = diferenciação entre populações; ¹ valores significativos com $P < 0,0001$; ² valores não significativos com $P < 0.83773$.

Tabela 5 - Valores de F_{ST} par a par em populações de *H. catingae* e *H. horrida*.

Pop.	C-FLP	C-QUM	C-MPT	C-ARB	C-PIR	C-CAR	C-LGA	H-HCET	H-HSR	C- SCRU
C-FPL	-									
C-QUM	0,1842	-								
C-MPT	0,2175*	0,1269	-							
C-ARB	0,2415*	0,3151*	0,2982*	-						
C-PIR	0,1856*	0,2123	0,2131*	0,0596	-					
C-CAR	0,2108*	0,0702	0,0763*	0,1115*	0,0922*	-				
C-LGA	0,4208*	0,4681	0,4442*	0,2735*	0,3447*	0,2483*	-			
H-HCET	0,3859*	0,3953	0,3723*	0,2451*	0,3107*	0,2101*	0,0315	-		
H-HSR	0,2270*	0,2247*	0,0369	0,2757*	0,2014*	0,0844*	0,5241*	0,4889*	-	
C- SCRU	0,1000	0,0740	0,1655	-0,0018	-0,0793	0,0103	0,1276	0,0848	0,2128	-

Legenda: * Significante $p > 0.001$.

4. DISCUSSÕES

4. 1 Diversidade genética no complexo *H. catingae*

A análise da diversidade genética (Tabela 2) revelou uma variabilidade considerável entre as populações estudadas, com uma variação entre 0.20000 (C-LGA) e 0.61905 (H-HSR). A heterozigosidade observada (H_o) inferior à esperada (H_e) na maioria das populações sugere uma diversidade genética de moderada a baixa, devido a possíveis fatores como endogamia e fluxo gênico, que levam à redução da diversidade genética (Gonçalves-Oliveira et al., 2017). Além disso, a distribuição dos alelos entre as populações mostrou variações significativas, com algumas populações apresentando menor diversidade alélica, enquanto outras, como a população C-CAR (Caruaru), exibiram maior riqueza genética (Tabela 2). Essas diferenças podem ser atribuídas a fatores como isolamento geográfico, variação ambiental e dinâmica populacional, que influenciam diretamente a diversidade genética nas populações (Tumi et al., 2022). Esses fenômenos são comuns em populações pequenas ou isoladas, onde a deriva genética pode levar à perda de alelos e à fixação de outros,

reduzindo a variabilidade genética ao longo do tempo (Cole, 2003; Bittencourt et al., 2019).

Estes resultados são semelhantes aos observados anteriormente no gênero *Hohenbergia* por Jesus (2018), que ao estudar espécies do gênero, encontrou padrões semelhantes de diversidade genética, com altos valores de heterozigosidade esperada e baixos valores de heterozigosidade observada em algumas populações. Esse padrão também foi reportado em estudos com outras espécies de bromélias (Soares et al., 2018; Palma-Silva et al., 2011; Barbará et al., 2007, Brandão, 2016), reforçando a ideia de que trata-se de uma tendência comum na família Bromeliaceae.

A diversidade genética em populações de *Aechmea distichantha* Lem. revelou desvios significativos do equilíbrio de Hardy-Weinberg, diminuindo um déficit de heterozigotos, associado a processos como autofertilização e endogamia biparental (Godoy et al., 2023). Eventos como a adaptação a ambientes específicos e o isolamento populacional podem influenciar os padrões genéticos observados em Bromeliaceae (Givnish et al., 2014). Assim, eventos como a autofertilização facultativa, cruzamentos entre indivíduos geneticamente relacionados e a fragmentação de habitats podem contribuir para reduzir a diversidade genética em populações de Bromeliaceae. Esses fatores são comuns em ambientes com baixa densidade populacional, isolamento geográfico ou limitação de polinizadores, favorecendo o aumento de homozigotos e alterando a estrutura genética populacional.

4. 2 Estrutura Genética e Dinâmica Populacional

4.2.1 Agrupamento Sugerido pelo STRUCTURE

A primeira AMOVA, baseada nos agrupamentos sugeridos pelo STRUCTURE, revelou uma estruturação genética clara nas populações estudadas, com a divisão em dois grupos principais. Esse padrão de estrutura genética, com uma proporção significativa da variação genética em 19,35% (Tabela 3), pode ser explicado pela diferenciação entre os dois grupos, a qual sugere que o fluxo gênico entre esses clusters é limitado, possivelmente influenciados por fatores geográficos ou ecológicos. Além disso, os resultados indicam o percentual de 13,19% para variação genética entre populações dentro de cada grupo ($F_{sc} = 0.16361$), demonstrando que, embora haja uma estruturação geral em dois grupos principais, ainda existem subestruturas populacionais adicionais dentro de cada *cluster*. Entretanto, a maior proporção

(67,45%) foi encontrada dentro das populações ($F_{ST} = 0.32546$), indicando que a maior parte da diferenciação genética ocorre em nível intrapopulacional. Esses resultados são consistentes com padrões frequentemente observados em plantas, onde uma alta proporção de variação genética é retida dentro das populações devido à mistura genética local e ao fluxo gênico reduzido entre populações geograficamente isoladas (Bastías et al., 2020).

Esse resultado está alinhado com estudos anteriores em Bromeliaceae, que revelaram um fluxo gênico reduzido entre populações de *Dyckia spectabilis* Mart. ex Schult.f. & Schult.f, atribuído à distribuição fragmentada dos habitats adequados (Gonçalves-Oliveira et al., 2017). Da mesma forma, foi evidenciado altos níveis de diferenciação genética entre subpopulações do complexo *Cryptanthus zonatus* (Vis.) Vis, devido à presença de barreiras geográficas históricas (Ferreira et al. 2021). Enquanto que, com *Aechmea distichantha*, foi relevada uma alta estrutura genética entre as populações, sugerindo fluxo gênico restrito via sementes e pólen (Godoy et al., 2023). Esses estudos destacam que fatores como a fragmentação de habitats, o isolamento geográfico e a limitada capacidade de dispersão desempenham um papel crucial na diversificação genética e na especiação (Frankham et al., 2017). No caso do complexo *H. catingae*, os padrões de diferenciação genética podem estar relacionados a fatores semelhantes, como barreiras geográficas, isolamento reprodutivo e por adaptações locais, o que pode estar contribuindo para a diferenciação entre as populações.

A maior proporção da variação genética (67,45%) ocorrendo em nível intrapopulacional (Tabela 3), compreende um padrão frequentemente observado em estudos de genética de populações de plantas (Soares et al., 2018; Ribeiro et al., 2013). Esse padrão pode ser explicado pela mistura genética local e pelo fluxo gênico reduzido entre populações geograficamente isoladas (Tumi et al., 2022). No entanto, a presença de uma variação significativa entre os dois grupos principais ($F_{CT} = 0.19352$), sugere que esses clusters representam agrupamentos genéticos distintos, possivelmente influenciados por fatores geográficos ou ecológicos. Essa subestruturação populacional é comum em espécies com distribuição fragmentada, como observado em outras Bromeliaceae como *Vriesea botafogensis* Mez (Carvalho, 2015) e *Dyckia leptostachya* Baker (Brandão, 2016), onde a diferenciação genética entre populações foi atribuída a diferenças na dispersão e ao isolamento geográfico.

Estudos em outras espécies de bromélias reforçam a importância de fatores geográficos e ecológicos na estruturação genética das populações. Na subfamília Tillandsioideae, foram identificados dois grupos genéticos moderadamente diferenciados em *Tillandsia landbeckii* Phil no deserto de Atacama, atribuída à limitação do fluxo gênico entre as populações devido à distância geográfica e à presença de barreiras naturais, como vales costeiros transversais (Bastías et al., 2020). Da mesma forma, em *Vriesea scalaris* E.Morren foi observada uma alta diferenciação genética entre os quatro clusters identificados (Neri et al. 2021). A diferença nos padrões de diversidade genética dessa espécie foi atribuída ao sistema de reprodução predominante de autofecundação, que limita o fluxo gênico e intensifica a diferenciação entre as populações (Neri et al., 2021).

4.2.2 Integridade específica entre *H. catingae* e *H. horrida*

A segunda AMOVA (Tabela 4), realizada para testar a hipótese de especiação entre *H. catingae* e *H. horrida*, não apoiou a ideia de que essas espécies estão estruturadas em grupos genéticos distintos, apresentando um percentual negativo de -7,78% ($F_{sc} = -0,07776$), o que difere da morfologia observada (Baracho, 2004). Os resultados apontam que há pouca ou nenhuma diferenciação genética significativa entre os dois grupos definidos. Por outro lado, a variação entre as populações dentro de cada grupo é significativa (25,24%). Esse resultado sugere que, apesar das espécies não apresentarem uma diferenciação clara entre si, existe uma considerável variação genética em níveis locais.

A maior parte da variação genética (82,54%) foi encontrada dentro das populações, o que indica que esta variação está distribuída entre os indivíduos de cada população. Esse resultado é consistente com estudos anteriores em Bromeliaceae que relataram uma maior proporção da variação genética dentro das populações do que entre elas (Lavor et al., 2013; Brandão et al., 2016). De forma semelhante, no complexo *Cryptanthus zonatus* (Vis.) Vis. a maior parte da variação genética (72%) ocorreu dentro das subpopulações, o que pode ser explicado pela reprodução predominantemente cruzada da espécie, favorecendo a alta diversidade genética intrapopulacional (Ferreira et al., 2021). Da mesma maneira, *Vriesea simplex* (Vell.) Beer apresentou 87,96% da variação genética dentro das populações, indicando que os padrões genéticos dessa espécie estão fortemente influenciados por fatores

intrapopulacionais, como o fluxo gênico local e a dispersão de sementes limitada (Neri et al., 2021). Esses resultados reforçam a tendência de alta variação intrapopulacional observada em Bromeliaceae e sugerem que processos reprodutivos e ecológicos têm um papel fundamental na estrutura genética dessas espécies.

Embora o F_{CT} tenha apresentado um valor negativo, os resultados de F_{ST} par a par representam uma análise mais refinada, capaz de identificar variações não observadas na análise global (Tabela 5), indicando que existe diferenciação genética entre algumas populações. A maior diferenciação foi observada entre as populações de Lagoa dos Gatos (C-LGA) e Arcoverde (H-HCET), com um F_{ST} de 0.52410, apontando uma alta estruturação genética e isolamento genético significativo entre essas populações. Além disso, a população de Jaguarari (C-FPL) apresenta diferenciação genética significativa em relação às populações de Esperança (C-MPT), Areia Branca (C-ARB), Pirambu (C-PIR), Caruaru (C-CAR), Lagoa dos Gatos (C-LGA), Arcoverde (H-HCET) e Monteiro (H-HSR), com variação de F_{ST} entre 0.18563 e 0.42080 ($p < 0,00001$), o que indica uma clara estruturação genética entre C-FPL e as demais populações mencionadas devido ao baixo fluxo gênico ou a diferenças genéticas acumuladas ao longo do tempo.

Por outro lado, Pirambu (C-PIR) e Caruaru (C-SCRU) apresentaram o menor valor de estruturação com F_{ST} de -0,07937 ($p > 0,0001$), sugerindo ausência de diferenciação genética entre essas populações e um provável fluxo gênico contínuo. Da mesma forma, Caruaru (C-SCRU) e Queimadas (C-QUM) não apresentaram diferenciação genética significativa em relação à maioria das outras populações analisadas, o que reforça a hipótese de fluxo gênico constante entre essas populações.

A ausência de diferenciação genética significativa entre *H. catingae* e *H. horrida* sugere um elevado fluxo gênico entre as populações, levando a uma estrutura genética compartilhada (Wendt et al., 2008). Resultados semelhantes foram encontrados no complexo *H. ridleyi* Baker, sugerindo que a eficiência de polinização e a adaptação local podem desempenhar um papel importante na manutenção da diversidade genética dentro das populações de *Hohenbergia*, mesmo na ausência de diferenciação genética significativa entre espécies (Jesus, 2018). A variação genética significativa entre as populações dentro de cada grupo pode estar associada a fatores ambientais específicos e à adaptação local, um fenômeno comum em bromélias que ocupam nichos ecológicos diversos (Vailati et al., 2012). Tal variabilidade local pode

ser resultado de pressões seletivas distintas em diferentes habitats, levando à adaptação das populações a condições ambientais específicas. Esse padrão sugere que, apesar das diferenças morfológicas observadas (Baracho, 2004), *H. catingae* e *H. horrida* podem compartilhar um pool gênico, o que pode ter implicações importantes para a taxonomia e conservação dessas espécies.

5. CONCLUSÕES

O presente estudo fornece evidências sobre a estrutura genética e o fluxo genético entre *H. catingae* e *H. horrida*, mostrando que há baixa variação genética entre elas e que ambas compartilham o mesmo pool gênico. Apesar da presença de dois grupos principais identificados nas análises bayesianas, a variação genética significativa ocorre principalmente dentro das populações e não entre os grupos ou espécies, como observado também em outras espécies de Bromeliaceae. Os resultados aqui apresentados rejeitam a hipótese de que as populações de *H. horrida* Harms estão em processo de diferenciação dentro do complexo *H. catingae* e em possível processo de especiação, sugerindo que cada morfotipo compreende a uma única entidade biológica do ponto de vista genético, devendo receber esforços para sua conservação.

Agradecimento

Agradecemos o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), da Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE) e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Processo 313581/2020-7) pelo apoio financeiro e bolsas de estudo de membros do projeto.

Declaração de contribuição de autoria do CRediT

Jailene Kelley Umbelino dos Santos: Escrita – rascunho original, Escrita – revisão e edição, Curadoria de dados, Metodologia. **Laura Maria Rodrigues da Paixão:** Escrita – revisão e edição, Curadoria de dados, Metodologia. **Rodrigo César Gonçalves-Oliveira:** Escrita – revisão e edição, Curadoria de dados, Conceitualização, Metodologia. **Ana Maria Benko-Iseppon:** Escrita – revisão e edição, Aquisição de financiamento, Supervisão.

Declaração de conflito de interesses

Os autores declaram que não têm interesses financeiros ou relacionamentos pessoais conflitantes conhecidos que possam ter influenciado o trabalho relatado neste artigo.

Disponibilidade de dados

Os dados serão disponibilizados no ato da publicação do manuscrito de artigo incluído nesse exemplar.

Financiamento

Esta pesquisa foi apoiada pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE) e pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Processo 313581/2020-7).

6. REFERÊNCIAS

- ABONDANZA, B. F. Revisão Taxonômica do complexo *Aechmea coelestis* (K. Koch) E. Morren (Bromeliaceae). Unpublished Master's dissertation, **Instituto de Botânica de São Paulo**, 2012.
- ALBUQUERQUE, U. P. et al. Caatinga revisited: ecology and conservation of an important seasonal dry forest. **The Scientific World Journal**, v. 2012, 2012.
- ALCOFORADO-FILHO, F. G.; SAMPAIO, E. V. S. B.; RODAL, M. J. N. Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifólia espinhosa arbórea em Caruaru, Pernambuco. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17, 2, p. 287-303, 2003.
- AOKI-GONÇALVES, F. et al. Microsatellite loci for *Orthophytum ophiuroides* (Bromelioideae, Bromeliaceae) species adapted to neotropical rock outcrops. **Applications in Plant Sciences**, v. 2, n. 3, p. 1300073, 2014.
- ARAÚJO, F. S.; OLIVEIRA, R. F.; LIMA-VERDE, L. W.. Composição, espectro biológico e síndromes de dispersão da vegetação de um *inselberg* no domínio da caatinga, Ceará. **Rodriguésia**, v. 59, p. 659-671, 2008.
- ARAÚJO, H. F. P. et al. The Caatinga region is a system and not an aggregate. **Journal of Arid Environments**, v. 203, 2022.
- AVISE, J. C. Phylogeography: retrospect and prospect. **Journal of biogeography**, v. 36, n. 1, p. 3-15, 2009.
- BASTÍAS, E. et al. Genetic diversity and population structure of the Chilean native, *Tillandsia landbeckii* (Bromeliaceae), from the Atacama Desert. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 91, p. e913090, 2020.
- BARACHO, G. S. **Revisão Taxonômica de *Hohenbergia* Schult. & Schult.f. subg. *Hohenbergia* (Bromeliaceae)**. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2004.

BARBARA, T. et al. Population differentiation and cohesion of species in two intimately related plants adapted to high -altitude neotropical inselbergs, *alcantarera imperialis* and *alcantarea geniculata* (bromeliaceae). **Molecular Ecology**, v. 16, n. 10, p. 1981-1992, 2007.

BARBOSA, T. A.; FILHO, R. R. G. Biodiversity and conservation of Caatinga: systematic review. **Journal of Environmental Analysis and Progress**, v. 7, n. 4, p. 177-189, 2022.

BENZING, D. H. Bromeliaceae: perfil de uma radiação adaptativa. **Cambridge University Press**, 2000.

BITTENCOURT, R. et al. Diversidade genética e estrutura de populações de *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. na floresta ombrófila mista do estado de Santa Catarina. **Ciência Florestal**, v. 29, n. 1, p. 63-74, 2019.

BRANDÃO, B. B. Conservação, diversidade e estrutura genética de populações de *Dyckia leptostachya* Baker (Bromeliaceae). **Unpublished Masters Thesis**, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, 2016.

BOMBONATO, J. R. et al. Cross-genera SSR transferability in cacti revealed by a case study using *Cereus* (Cereeae, Cactaceae). **Genetics and Molecular Biology**, v. 42, n. 1, 2019

BRATZEL, F. et al. Target-enrichment sequencing reveals for the first time a well-resolved phylogeny of the core Bromelioideae (family Bromeliaceae). **Taxon**, v. 72, n. 1, 2023.

BUNEKER, H. M. **Revisão taxonômica do complexo *Dyckia selloa* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) baseada em caracteres morfológicos**. 2021. Dissertação (Mestre em Botânica) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2021.

CARSTENS, B. C.; PELLETIER, T. A.; REID, N. M.; SATLER, J. D. How to fail at species delimitation. **Molecular ecology**, 22(17), 4369-4383, 2013.

CARVALHO, M. B. **Diversidade genética da *Vriesea botafogensis* Mez (Bromeliaceae): uma espécie endêmica de inselbergs ameaçada de extinção**. 2015. Dissertação (Mestre em Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2015.

CAVALCANTE, B. P. et al. *Hohenbergia erecta* (Bromeliaceae: Bromelioideae), a new once-branched species from Chapada Diamantina, Bahia state, Brazil. **Tropical Plant Biology**, p. 1-7, 2022.

CEITA, G. O. et al. Cytogenetics of Brazilian species of Bromeliaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 158, n. 1, p. 189-193, 2008.

COLE, C. T. Variação genética em plantas raras e comuns. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, n. 1, p. 213-237, 2003.

COSTA, A. F. **Revisão taxonômica do complexo *Vriesea paraibica* Wawra (Bromeliaceae)**. 2003. Tese (Doutorado) – Universidade de São Paulo, São Paulo, 2003. Acesso em: 10 set. 2024.

COSTA, J. L. P. O.; CAVALCANTI, A. P. B. Pressupostos teóricos e metodológicos nos estudos da *Caatinga Piauiense*. **Revista Eletrônica de Geografia**, v. 7, n. 19, p. 116-127, 2016.

CRESTE, S.; TULMANN NETO, A.; FIGUEIRA, A. Detection of single sequence repeat polymorphisms in denaturing polyacrilamide sequencing gels by silver staining. **Plant Molecular Biology Reporter**, Athens, v.19, n.4, p.299-306, 2001.

EXCOFFIER, L.; LISCHER, H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. **Molecular Ecology Resources**, v.10, p. 564-567, 2010.

FERNANDES, M. F; QUEIROZ, L. P. Vegetação e flora da Caatinga. **Cienc. Cult.**, v.70, n. 04, 2018.

FERREIRA, D. M. C. **Delimitação de espécie e filogeografia do complexo *Cryptanthus zonatus* (Vis.) Vis. (BROMELIACEAE)**. 2016. Dissertação (Mestre em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2016.

FERREIRA, D. M. C. et al. Estrutura genética populacional e delimitação de espécies no complexo *Cryptanthus zonatus* (Bromeliaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 196, n. 1, p. 123-140, 2021.

FORZZA, R.C. et al. **Bromeliaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB6096>>. Acesso em: 28 jun. 2023.

FRANKHAM, R. et al. A fragmentação populacional causa fluxo gênico inadequado e aumenta o risco de extinção, Manejo Genético de Populações Animais e Vegetais Fragmentadas. **Oxford**, 2017.

GIULIETTI, A. M. et al. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. **Ministério do Meio Ambiente**, 2004.

GIVNISH, T. J. et al. Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 71, p. 55-78, fev. 2014.

GIVNISH, T. J. Adaptive radiation versus ‘radiation’ and ‘explosive diversification’: why conceptual distinctions are fundamental to understanding evolution. **New Phytologist**, v. 207, n. 2, p. 297-303, 2015.

GIVNISH, T. J. et al. 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. 1654, n. 04, p. 35-54, 2004.

GIVNISH, T. J. et al. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. **American journal of botany**, v. 98, n. 5, p. 872-895, 2011.

GODOY, F. M. R. et al. Genetic diversity and population structure of the bromeliad *Aechmea distichantha* Lem. **Brazilian Journal of Botany**, 2023.

GOETZE, M. et al. Development of microsatellite markers for genetic diversity analysis of *Aechmea caudata* (Bromeliaceae) and cross-species amplification in other bromeliads. **Biochemical Systematics and Ecology**, 48, 194–198, 2013.

GONÇALVES-OLIVEIRA, R. C. **Análise Populacional e Evolução de Bromeliaceae da Caatinga e da Floresta Atlântica do Nordeste Brasileiro**. 2016. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2016.

GONÇALVES-OLIVEIRA, R. C. et al. 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. 868-878, 2017.

GONÇALVES-OLIVEIRA, R. C. et al. Genome size and chromosome number conservation contrasting with karyotype diversity in *Hohenbergia* (Bromelioideae, Bromeliaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 192, n. 4, p. 900-909, 2020.

GONÇALVES-OLIVEIRA, R. C., Martins, S.E., Wanderley, M.G.L. 2020. **Hohenbergia in Flora do Brasil** 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<https://floradobrasil2020.jbrj.gov.br/FB6108>).

GOUDA, E. J. et al. **Encyclopaedia of Bromeliads**, version 5. Utrecht University Botanic Gardens. <http://bromeliad.nl/encyclopedia>, 2023. Acessado: 4 dez. 2024.

GOUDA, E. J.; BUTCHER, D.; GOUDA, C. S. **A list of accepted Bromeliaceae names**. Available at: <http://bromeliad.nl/bromNames>. Accessed on: May, v. 26, 2020.

HARMS, H. Bromeliaceae novae V. Notizblatt Des Königl. **Botanischen Gartens Und Museums Zu Berlin**, n. 115, pág. 525-539, 1935.

HICKERSON et al. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 54, p. 291-301, 2010.

HIRSCH, L. D. **Origem híbrida e padrões de fluxo gênico entre três espécies simpátricas de *Dyckia* (Bromeliaceae) endêmicas do Rio Grande do Sul: implicações evolutivas e conservacionistas**. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular) — Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2016.

ISLAIR, P. et al. Bromeliads in Caatinga: an oasis for invertebrates. **Biotemas**, v. 28, n. 1, p. 67-77, 2015.

JESUS, J. F. C. **Genética Populacional Do Complexo *Hohenbergia Ridleyi* (Baker) Mez No Nordeste Brasileiro**. 2018. Dissertação (Mestre em Ciências Biológicas) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2018.

JORGE, J. S. et al. Living among thorns: herpetofaunal community (*Anura* and *Squamata*) associated to the rupicolous bromeliad *Encholirium spectabile* (Pitcairnioideae) in the Brazilian semi-arid Caatinga. **Zoologia** (Curitiba), v. 37, 2020.

KARANTH, K. P. Species complex, species concepts and characterization of cryptic diversity: vignettes from Indian systems. **Current Science**, v. 112, n. 7, p. 1320-1324, 2017.

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**, v. 36, n. 2, p. 165-168, Jul. 2013.

LEAL, I. R. et al. Mudando o curso da conservação da biodiversidade na Caatinga do Nordeste do Brasil. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 139-146, 2005.

MICHAELS, S. D. et al. Removal of polysaccharides from plant DNA by ethanol precipitation. **Biotechniques**, v. 17, n. 2, p. 274, 276, 1994.

MIRANDA, G. M. Genética da conservação e fluxo gênico de *Dyckia ferruginea* Mez (Bromeliaceae). 2017. Dissertação (Mestre em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, 2017.

MEDEIROS, C. F. L.; CARDOSO, M. A.; FERREIRA, P. C. G. Uso de microssatélites em estudos de biologia da conservação. **Floresta e Ambiente**, v. 13, n. 2, p. 25-36, 2006.

MARTEIS, L. S. et al. Mosquitoes of the Caatinga: 2. Species from periodic sampling of bromeliads and tree holes in a dry Brazilian forest. **Acta Tropica**, v. 171, p. 114-123, 2017.

MARTINS, F. M.; DOMINGUES, M. V. Phylogeography. **Revista da Biologia**, v. 7, n. 1, p. 26-30, 2011.

MIRANDA, F. D., et al. Transferability and Characterization of Microsatellite Markers in five Bromeliaceae species belonging to the subfamilies Pitcairnioideae and Bromelioideae. **Biota Neotrop.** 12(3), 2012.

MASON-GAMER, R. J.; KELLOGG, E. A. Testing for phylogenetic conflict among molecular data sets in the tribe *Triticeae* (Gramineae). **Systematic biology**, v. 45, n. 4, p. 524-545, 1996.

NASSAU, B. R. R. M.. **Distribuição espacial e diversidade genética de *Mauritia flexuosa***. 2022. 41 f. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, Diamantina, 2022.

NERI, J. et al. Comparative phylogeography of bromeliads suggests distinct evolutionary histories in the Brazilian Atlantic Forest. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 197, n. 2, p. 263–276, 2021.

OLIVEIRA, R. C. G. **Estudos moleculares populacionais com o complexo específico *Encholirium spetctabile* Mart. Ex Shult. F. em “inselbergs” do Nordeste brasileiro**. 2012. Dissertação (Mestre em Ciências Biológicas) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2012.

OLKOSKI, D. **Filogeografia e dinâmica da diversidade genética de *Acca sellowiana* (O. Berg) Burret (Myrtaceae)**. 2014. Tese (Doutorado em Ciência) – Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2014.

PALMA-SILVA, C.; FAY, M. F. Bromeliaceae as a model group in understanding the evolution of **Neotropical biota**. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 192, n. 4, p. 569-586, 2020.

PALMA-SILVA, C. et al. Espécies de bromélias simpátricas (*Pitcairnia* spp.) facilitam testes de mecanismos envolvidos na coesão de espécies e isolamento reprodutivo em *inselbergs* neotropicais. **Molecular Ecology**, v. 20, n. 15, p. 3185-3201, 2011.

PRITCHARD, J. K. et al. Inference of population structure using multilocus genotype data. **Genetics**, v. 155, n. 2, p. 945-959, 2000.

POREMBSKI, S. Tropical inselbergs: habit types, adaptive strategies and diversity patterns. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, 4, p. 579 - 586, 2007.

QGIS DEVELOPMENT TEAM. QGIS Geographic Information System. Version 3.32. Open Source Geospatial Foundation, 2023. Disponível em: <https://qgis.org>. Acesso em: 12 dez de 2024.

RIBEIRO, P. C. C. et al. Genetic diversity of *Vriesea cacuminis* (Bromeliaceae): an endangered and endemic Brazilian species. **Genetics and Molecular Research**, v. 12, n. 2, p. 1934–1943, 2013.

ROCHA, L. P. et al. Florística, aspectos fenológicos e agrupamentos ecológicos de Bromeliaceae na Caatinga em Sergipe. **Journal of Environmental Analysis and Progress**, v. 6, n. 3, p. 248-258, 2021.

ROGSTAD, S. H. Saturated NaCl-CTAB solution as a means of field preservation of leaves for DNA analyses. **Taxon**, v. 41, 701–708, 1992.

ROMERO-SOLER, K. J. et al. Historical biogeography and comparative phylogeography of the Mexican genus *Bakerantha* (Bromeliaceae): insights into evolution and diversification. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 199, n. 1, p. 109–127, 2022

SASS, C.; SPECHT, C. D. Phylogenetic estimation of the core Bromelioids with an emphasis on the genus *Aechmea* (Bromeliaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 53, p 559 - 571, 2010.

SCHULTE, K.; BARFUSS, M. H. J.; ZIZKA, G. Phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) inferred from nuclear and plastid DNA loci reveals the evolution of the tank habit within the subfamily. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 51, n. 2, p. 327-339, 2009.

SEEHAUSEN, O. Hybridization and adaptive radiation. **Trends in ecology & evolution**, v. 19, n. 04, p. 198-2007, 2004.

SILVA, T. S.; FELIX, L. P.; MELO, J. I. M. Bromeliaceae and Orchidaceae on rocky outcrops in the Agreste Mesoregion of the Paraíba State, Brazil. **Hoehnea**, v. 42, n. 2, p. 345-365, 2015.

SILVESTRO, D.; ZIZKA, G.; SCHULTE, K. Disentangling the effects of key innovations on the diversification of Bromelioideae (Bromeliaceae). **Evolution**, v. 68, n. 1, p. 163-175, 2014.

SLATKIN, M. Uma medida de subdivisão populacional baseada em frequências de alelos de microssatélites. **Genetics**, v. 139, n. 1, p. 457-462, 1995.

SMITH, L. B. DOWNS, R. J. Bromeliaceae (Pitcairnoideae). **Flora Neotropica Monograph**: 1-662. Hafner Press. New York, 1974.

SOARES, L. E. et al. 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 1, p. 308-317, 2018.

SUNNUCKS, P. Efficient genetic markers for population biology. **Trends in Ecology & Evolution**, 15(5), 199–203, 2000.

TABARELLIL, M. et al. Caatinga: legado, trajetória e desafios rumo à sustentabilidade. **Cienc. Cult.**, v. 70, n. 04, 2018.

TOMAZ, E. C.; VERSIEUX, L. M. Bromeliaceae do Estado do Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil. **Phytotaxa**, v. 422, n. 2, pág. 113–143-113–143, 2019.

TUMI, L. et al. Genetic diversity and structure of the endangered *Puya raimondii* (Bromeliaceae) using microsatellite markers. **Revista Peruana de Biología**, v. 29, n. 3, p. 1-10, 2022.

VAILATI, M. G. **Morfoanatomia de três espécies de Bromeliaceae de restingas do Estado de Santa Catarina, Brasil**. 2012. Dissertação (Mestre em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2012.

VELLOSO, A. L. Ecorregiões propostos para o bioma da caatinga. Instituto de Conservação Ambiental The Nature Conservancy do Brasil; Recife; **Associação Plantas do Nordeste**. 2002.

WEISING, K. et al. DNA fingerprinting in plants: principles, methods, and applications. **CRC press**, 2005.

WENDT, T. et al. Selfing facilita o isolamento reprodutivo entre três espécies simpátricas de *Pitcairnia* (Bromeliaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 232, p. 201-212, 2002.

ZANELLA, C. M. Genetics, evolution and conservation of Bromeliaceae. **Genetics and Molecular Biology**, v. 35, p. 1020-1026, 2012.