



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS**

**MONNA MYRNNA MANGUEIRA RAMALHO**

**Estudos fitogeográficos no gênero *Guzmania* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae: Tillandsioideae)**

**FORTALEZA**

**2015**

**MONNA MYRNNA MANGUEIRA RAMALHO**

**Estudos fitogeográficos no gênero *Guzmania* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae: Tillandsioideae)**

Dissertação submetida ao curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Linha de Pesquisa: Ecologia Terrestre.

Orientador: Prof. Dr. Itayguara Ribeiro da Costa

Universidade Federal do Ceará - UFC

**FORTALEZA**

**2015**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Biblioteca de Ciências e Tecnologia

- 
- R135e Ramalho, Monna Myranna Mangueira.  
Estudos fitogeográficos no gênero *Guzmania* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae:  
Tillandsioideae) / Monna Myranna Mangueira Ramalho. – 2015.  
58 f.: il., color.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências,  
Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos  
Naturais, Fortaleza, 2015.  
Área de Concentração: Ecologia Terrestre.  
Orientação: Prof. Dr. Itayguara Ribeiro da Costa
1. Fitogeografia. 2. Biogeografia. 3. Vegetação. I. Título.

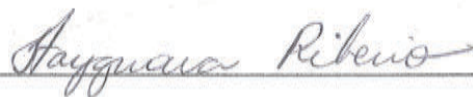
**Estudos fitogeográficos no gênero *Guzmania* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae: Tillandsioideae).**

Dissertação submetida à coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

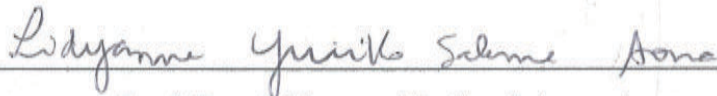
Área de concentração: Ecossistemas Terrestres

Avaliada em 04/09/2015

**BANCA EXAMINADORA**



Prof. Dr. Itayguara Ribeiro da Costa  
(Orientador)



Prof. Dra. Lidyanne Yuriko Saleme Aona

Universidade Federal do Recôncavo da Bahia

  
Prof. Dr. Christiano Franco Verola

Universidade Federal do Ceará

Prof. Dr. Rafael Costa Carvalho

Universidade Federal do Ceará (Suplente)

**FORTALEZA**

2015

*Dedico*

*Aos meus pais Ivaneide e Denys, por sempre  
acreditaram no estudo como a maior herança  
deixada aos filhos.*

*Ao meu querido Gustavo, por todo amor,  
carinho e incentivo.*

## **Agradecimentos**

A Deus pela dádiva da vida e por, em muitos momentos tristes, ter me proporcionado a sua paz e a serenidade para enfrentar os obstáculos, superar os desafios e coragem pra seguir em frente e não desistir.

Ao meu amigo e orientador, Prof. Itayguara Ribeiro da Costa, pela amizade, ensinamentos, confiança, orientação e muita paciência, agradeço por ter me dado o privilégio de conviver com esse ser humano maravilhoso que é você.

Ao Prof. Christiano Verola pela amizade, orientação e incentivo.

Aos meus pais, Ivaneide e Denys, minha irmã Maísa, por todo incentivo, dedicação e amor.

Aos meus sogros, Guilherme e Lúcia, pelo incentivo e carinho.

Ao meu querido esposo, Gustavo Nobre, por todo amor, carinho, incentivo, ajuda e dedicação em todos esses anos de convivência. É maravilhoso viver a vida ao seu lado!

Aos amigos do Laboratório de Citogenética e Evolução de Plantas, (Álvaro, Gabriella, Júnior, Rayanne, Ivan, Raisal, Beatriz, Sanna, Márcia, Heberon, Rafael Matos, Raquel, Rafael Guimarães) pela convivência durante esses anos de pesquisa, pelas tardes de café e muitas gargalhadas, pela ajuda no desenvolvimento desse trabalho, sem vocês não teria sido tão prazeroso.

Ao amigo Edvar Monteiro, por te me ensinado muito sobre biologia molecular, pela amizade, orientação e conselhos.

Aos amigos Clemir, Camila, Taysla e Dayse, pela amizade, ajuda, incentivos e momentos de muita diversão e gargalhadas.

Aos amigos e companheiros de residência (Maísa, Gustavo, Caetano e Dayse) foi ótimo conviver com vocês aprendi bastante e obrigada pela paciência.

Ao apoio financeiro da Funcap pela bolsa de estudo, que foi de fundamental importância para a realização e conclusão deste trabalho.

E a todos que de alguma maneira ajudaram na realização desse trabalho.

Muito Obrigada!

## Resumo

A distribuição geográfica de um táxon é determinada por sua capacidade de dispersão associada a um conjunto de fatores abióticos como temperatura, quantidade de luz e umidade, e bióticos, como as interações ecológicas i.e. competição e predação. Bromeliaceae é a segunda mais diversificada família de epífitas vasculares, contribuindo com a riqueza total de espécies nas florestas neotropicais, com a maior diversidade e endemismo em altitudes mais elevadas. Este trabalho tem como objetivo responder os seguintes questionamentos: i) Quais os padrões de distribuição das espécies de *Guzmania* Ruiz & Pav. e quais filtros ambientais são mantenedores desta distribuição? ii) Quais as áreas com maior riqueza e diversidade das espécies? iii) Partindo das premissas que a modelagem preditiva nos fornece, qual a área potencial de distribuição das espécies de *Guzmania*? Os dados de distribuição geográfica de *Guzmania* foram obtidos através do Centro de Referências de Informações Ambientais – CRIA, posteriormente foram produzidos os mapas de distribuição geográfica utilizando o *software* DIVA-GIS 7.5. A região Neotropical foi dividida em dez áreas fitogeográficas. As espécies foram classificadas em dois padrões de distribuição, ampla e restrita, sendo a distribuição ampla podendo ser contínua ou disjunta, e os padrões fitogeográficos descritos. Foram obtidos os dados das variáveis ambientais para verificar se há relação com os padrões de distribuição das espécies. Utilizamos o índice de Shannon (H') para determinar os padrões de riqueza e diversidade e, para a análise de similaridade (UPGMA) foi construída uma matriz binária com dados de presença =1/ ausência=0 visando determinar os blocos florísticos de espécie que apresentassem padrão semelhante. Através dessa matriz foi conduzida uma análise de PAE (*Parcimony Analysis of Endemicity*), que classifica áreas ou localidades com táxons análogos. A modelagem de distribuição preditiva foi realizada apenas para as espécies ocorrentes nos remanescentes de floresta ombrófila do estado do Ceará (Serras úmidas). As espécies estudadas de *Guzmania* apresentaram um padrão de distribuição amplo na região Neotropical com disjunções no nordeste do Brasil, nos Domínios fitogeográficos do Caribe, Amazônico, Guianas, Andino-Patagônico e Chaco. A área de maior diversidade do gênero foi na região do Andes, seguida da Amazônia, América Central, Escudo das Guianas e Serras úmidas do Ceará. Análise de similaridade (UPGMA) baseada na distribuição das espécies resultou na formação de três blocos florísticos. A modelagem de distribuição potencial prevê uma drástica redução nas áreas de ocorrência das espécies, principalmente nas Serras Úmidas.

**Palavras-Chave:** Região Neotropical, epífitas, modelagem, distribuição geográfica.

## **Abstract**

The geographical distribution of taxa is determined by its capability of dispersion together with a range of abiotic (e.g. temperature, light amount and humidity) and biotic factors (e.g. ecological interactions like competition and predation). Bromeliaceae is the second great family of vascular epiphytes, contributing with the total richness of species in Neotropical forests and with the greater diversity and endemism in high altitudes. This work aims to answer the following questions: i) What are the distribution patterns of *Guzmania* Ruiz & Pav. species and which environmental filters maintain this distribution? ii) Which areas present greater richness and diversity of species? iii) Taking into account the premisses offered by the predictive modeling, which is the potential area of distribution of *Guzmania* species? Data of geographical distribution of *Guzmania* were obtained at Centro de Referências de Informações Ambientais - CRIA - and later the maps of geographical distribution were produced using DIVA-GIS 7.5 program. The Neotropical region was divided into 10 phytogeographic areas. The species were classified into two distribution patterns, large and restrict, where the former could be continuous or disjunct, and the phytogeographic patterns were described. Shannon index ( $H'$ ) was used to determine the richness and diversity patterns and to similarity analysis (UPGMA) it was constructed a binary matrix with data concerning presence =1 and absence =0 aiming to determine the flower blocks of species presenting similar patterns. Based on this matrix it was conducted a PAE (Parcimony Analysis of Endemicity) analysis, which classifies areas or localities with analogous taxa. Modelling of predictive distribution was performed only to species occurring at ombrofila forest remnants in Ceará state (Humid Mountains). The studied *Guzmania* species presented a large distribution pattern at Neotropical region with disjunctions at Brazilian Northeast into the phytogeographic domains of Caribbean, Amazon, Guayana, Andes-Patagonia and Chaco. The greater diversity area of the gender was at Andes region, followed by Amazon, Central America, Guayana Shield and Humid Mountains of Ceará. Similarity analysis (UPGMA) based on species distribution revealed the formation of three flower blocks. The modeling of potential distribution predicts a drastically reduction in the areas where the species are found, specially at Humid Mountains.

**Keywords:** Neotropical region, epiphytes, modeling, geographical distribution.



## Lista de Tabelas

**Tabela 1.** Espécies de *Guzmania* Ruiz & Pav. Analisadas no presente estudo apresentando detalhes da distribuição em domínios fitogeográficos e áreas de ocorrência, baseado nas redes de Herbários do CRIA. Acrônimos adotados para os domínios Fitogeográficos e províncias de Cabrera e Willink, (1973): (DA = Domínio Amazônico, PP = Província Pacífico, PA= Província Amazônica, PR = Província Páramo; DAP = Domínio Andino-Patagônico, PAA = Província Altoandina, PAT= Província Atlântica; PS= Província Sabana; DG = Domínio das Guianas, PG = Província da Guiana, PPU = Província de Punan, PV= Província Venezuelana; DC=Domínio do Caribe, PC = Província do Caribe, PFMM=Província Floresta Montana Mesoamericana; DCh= Domínio do Chaco, PCa=Província Caatinga) e área de ocorrência (País/Estado). ..... 42

**Tabela 2.** Dados das variáveis ambientais extraídas dos pontos de ocorrência das espécies analisadas. Milímetros (mm), Metros (m) e Graus Celsius (°C). \* Resultado significativo nas análises estatísticas. .... 45

## Lista de Figuras

**Figura 1:** A - Mapa da região Neotropical mostrando as áreas de distribuição natural das espécies, quadrículas 1° x 1° cada; B - Distribuição geral do gênero *Guzmania*, baseado em redes de herbários do CRIA. .... 47

**Figura 2:** Dendograma resultante da análise de similaridade baseada no Índice de Jaccard/UPGMA. Espécies da América Central, Andes, Antilhas, Escudo das Guianas, Amazônia, Serra Úmidas do Ceará, Chapada do Araripe, Brejos de Altitudes de Pernambuco, Sergipe, Bahia (A); América Central, Andes e Amazônia (B); América Central (C). .... 48

**Figura 3:** Mapas de distribuição geral para os blocos florísticos evidenciados pela análise de UPGMA. A - Bloco (A) distribuição ampla com disjunções no nordeste do Brasil; B – Bloco (B) distribuição na América Central, Andes, Escudo das Guianas e Amazônia; C – Bloco (C) distribuição restrita a América Central. .... 49

**Figura 4:** Bloco (A) distribuição ampla com disjunções no nordeste do Brasil. A – Bloco (A1) distribuição restrita aos Andes (●) *Guzmania alborosea*, (■) *G. bakeri*, (○) *G. cuatrecasasii*, (□) *G. foetida*, (▲) *G. pearcei*, (Δ) *G. scherzeriana*, (●) *G. triangularis*, (+) *G. variegata*; B – Bloco (A2) (+) *G. altsonii*, (□) *G. coriostachya*, (▲) *G. sanguinea*; C – Bloco (A3) (+) *G. lingulata*, (●) *G. monostachia*. .... 50

**Figura 5:** Bloco (B) distribuição contínua da América Central, Andes e Amazônia. A – Bloco (B1) restrita a Amazônia: (▲) *G. brasiliensis*, (●) *G. calothyrsus*, (○) *G. melinonis*, (□) *G. minor*, (Δ) *G. nubicola*, (▲) *G. patula*, (+) *G. wittmackii*; B – Bloco (B2) distribuição contínua América central, Andes e Amazônia: (●) *G. dissitiflora*, (■) *G. musaica*; C – Bloco (B3) distribuição Andes, Escudo das guianas e Amazônia (●) *G. roezlii*, (■) *G. vittata*. .... 51

**Figura 6:** Bloco (C) América Central. (▲) *G. donnelsmithii*, (□) *G. rhonhofiana*, (■) *G. rosea*, (+) *G. sprucei*. .... 51

**Figura 7.** Distribuição da riqueza (A) e diversidade (B) das espécies de *Guzmania*. .... 52

**Figura 8.** Cladograma mais parcimonioso resultante da análise de PAE baseada nas quadrículas 1° x 1°. Os números acima do ramo representam o percentual de suporte de

*bootstrap*. As quadrículas correspondem as áreas indicadas nas análises de riqueza (R) e diversidade (D), apresentadas na Figura 7. .... 53

**Figura 9.** Mapas de distribuição potencial para *Guzmania lingulata*. Nas linhas: A, C e E representam a modelagem de distribuição para o presente; B, D e F representam a modelagem de distribuição em um cenário futuro. Nas colunas: A e B mostram possível área de distribuição total; C e D, cenário apresentado para a área de distribuição da espécie no Nordeste do Brasil; e E e F, cenário apresentado para a área de distribuição abrangendo as serras úmidas do estado do Ceará. .... 54

**Figura 10.** Mapas de distribuição potencial para *Guzmania monostachia*. Nas linhas: A, C e E representam a modelagem de distribuição para o presente; B, D e F representam a modelagem de distribuição em um cenário futuro. Nas colunas: A e B mostram possível área de distribuição total; C e D, cenário apresentado para a área de distribuição da espécie no Nordeste do Brasil; e E e F, cenário apresentado para a área de distribuição abrangendo as serras úmidas do estado do Ceará. .... 55

**Figura 11.** Mapas de distribuição potencial para *Guzmania sanguinea*. Nas linhas: A e C representam a modelagem de distribuição para o presente; B e D representam a modelagem de distribuição em um cenário futuro. Nas colunas: A e B mostram possível área de distribuição total; C e D, cenário apresentado para a área de distribuição abrangendo as serras úmidas do estado do Ceará. .... 56

## SUMÁRIO

<b>Introdução .....</b>	<b>12</b>
<b>Materiais e métodos .....</b>	<b>16</b>
<i>Análise do padrão de distribuição geográfica .....</i>	<b>16</b>
<i>Coleta de dados dos filtros ambientais .....</i>	<b>17</b>
<i>Análise dos padrões de riqueza e diversidade .....</i>	<b>18</b>
<i>Análise de PAE (Parcimony Analysis of Endemicity) .....</i>	<b>18</b>
<i>Modelagem de distribuição potencial .....</i>	<b>19</b>
<b>Resultados .....</b>	<b>19</b>
<i>Distribuição geográfica .....</i>	<b>19</b>
<i>Padrões de riqueza e diversidade .....</i>	<b>20</b>
<i>Análise de PAE (Parcimony Analysis of Endemicity) .....</i>	<b>21</b>
<i>Modelagem de distribuição potencial .....</i>	<b>21</b>
<b>Discussão .....</b>	<b>22</b>
<b>Considerações finais .....</b>	<b>29</b>
<b>Referências .....</b>	<b>30</b>
<b>Anexo .....</b>	<b>42</b>
<b>Normas da revista <i>Brazilian Journal of Botany</i> .....</b>	<b>57</b>

## Introdução

A extensão continental de toda a região neotropical teve origem ca. 100 milhões de anos, após a separação da América do Sul da África, o que resultou em um longo período de isolamento para América do Sul. O isolamento propiciou a evolução e irradiação de famílias de Angiospermas tropicais existentes como Bromeliaceae, Humiriaceae, Cactaceae e Caryocaraceae e conseqüentemente elevando a biodiversidade (Gentry, 1982; Bunham e Graham, 1999; McLoughlin, 2001).

No entanto, o isolamento como o principal motivo para a ocorrência de uma biota restrita, não explicaria as disjunções de alguns *táxons* na África, Oceania, Ásia e América do Norte (Morley, 2003). Diversas teorias apontam para a existência de conexões de terras formada por um conjunto de ilhas, atualmente submersas, que favoreceram a migração das espécies entre os continentes (Morley, 2003). Outro fator que explica as disjunções é a capacidade de dispersão a longa distância (Givnish e Renner, 2004; Pennington e Dick, 2004).

A diversificação de linhagens de plantas tropicais foi influenciada por três principais fatores (Burnham e Graham, 1999): a) a elevação dos Andes, que alterou o clima (Insel *et al.*, 2009) e acarretou em grandes impactos sobre a evolução das espécies, principalmente na região norte da América do Sul (Hoorn, 1993; Hoorn *et al.*, 2010); b) o fechamento do istmo do Panamá, criando uma conexão de terra da América Central com América do Sul, o que resultou em uma rota de dispersão que influenciou mudanças na biota (Coates *et al.*, 1992; Coates e Obando, 1996); e c) as flutuações climáticas do Quaternário, marcado por um período com longos intervalos de tempo com temperaturas muito baixas (as glaciações) intercalados com temperaturas mais quentes e de menor duração (os períodos interglaciais), durante essas flutuação as formações vegetacionais sofreram eventos variados e expansão e retração (Bigarella *et al.* 1975; Andrade-Lima, 1982; Biragella e Andrade-Lima, 1982; Gentry, 1982).

Essas flutuações climáticas foram importantes na recente diversificação de plantas tropicais, influenciando diretamente os padrões de riqueza, diversidade e endemismo, através de corredores ecológicos que favoreciam a troca de espécies entre diferentes formações vegetacionais (Haffer, 1969; Brown, 1982; Gentry, 1982; Prance, 1982; Behling *et al.*, 2000; Colinvaux *et al.*, 2000; Urrego *et al.*, 2005; Bush e de Oliveira, 2006; Graham *et al.*, 2006).

As florestas neotropicais (Florestas da América Central, Andina, Amazônica, Atlântica) são reconhecidas por apresentarem elevados níveis de biodiversidade, devido a heterogeneidade de habitats e sua história geológica complexa, influenciando os padrões de

distribuição geográfica das espécies (Cabrera e Willink, 1973; Myers *et al.* 2000; Morrone, 2014).

Atualmente, a Floresta Amazônica está separada da Floresta Atlântica por um corredor de vegetação seca, a Caatinga e o Cerrado, e o Chaco (vegetação de savana localizada no sul da América do sul), separa Floresta Atlântica dos Andes e Amazônia (Bigarella *et al.* 1975; Biragella e Andrade-Lima, 1982; Ab'Saber, 1990; Prado e Gibbs, 1993; Rizzini, 1997; Burnham e Graham, 1999; Silva e Cateletti, 2003; Fiaschi e Pirani, 2009).

Os processos de expansão e retração das florestas tropicais proporcionaram o intercâmbio de *táxons* e, após retornarem a sua distribuição original, formaram ilhas vegetacionais situadas em áreas de mesoclima favoráveis, ficando essas ilhas conhecidas como refúgios florestais (Andrade-Lima, 1982). O isolamento entre os refúgios florestais age como uma barreira para dispersão para *táxons* com distribuição limitados às áreas de refúgio, causando a perda de fluxo gênico e a especiação por vicariância (Haffer, 1982; Simpson e Haffer, 1978).

Segundo Andrade-Lima (1982), os refúgios florestais nordestinos têm influência da biota amazônica, decorrente da existência de um contínuo de vegetação que, no passado, teria conectado a Floresta Amazônica à Floresta Atlântica durante o Pleistoceno e o Holoceno (Borges-Nojosa; Caramashi, 2003). Atualmente encontram-se isoladas por uma matriz de Caatinga em baixas altitudes. Grande parte das espécies vegetais, incluindo as da família Bromeliaceae nas regiões mais elevadas, apresenta distribuição restrita e disjunta nas florestas úmidas (Andrade-Lima, 1982).

A distribuição geográfica de cada *táxon* é determinada por sua capacidade de dispersão combinada com um conjunto de fatores abióticos como temperatura, quantidade de luz e umidade; e bióticos como, interações ecológicas do tipo competição e predação (Gaston, 2009; Soberón, 2010). Determinar os padrões de distribuição geográfica das espécies é importante para compreender os processos responsáveis pela diversificação de diferentes grupos (Fiaschi e Pirani, 2009). Analisar os padrões de distribuição geográfica é uma importante ferramenta na definição de graus de endemismo e indicação de áreas prioritárias para conservação (Siqueira e Durigan, 2007).

Ferramentas de modelagem vêm sendo utilizadas para compreender o padrão de distribuição das espécies (Carnaval e Moritz, 2008; Siqueira e Durigan, 2007). A modelagem descreve para um determinado *táxon*, os limites espaciais de ocorrência e, em seguida, são capazes de simular sua distribuição geográfica potencial em tempos pretéritos, no presente e no futuro (Franklin, 2009).

Como importante componente destas formações florestais, as epífitas vasculares estão distribuídas em quase todas as florestais tropicais, representando 25% da riqueza de espécies (Kress, 1986; Wolf, 1994; Nieder *et al.*, 2001). Um dos principais componente da grande diversidade que torna as florestas tropicais o mais complexo ecossistema terrestre (Gentry e Dodson, 1987b).

A flora epifítica é de grande influência na dinâmica das florestas tropicais devido sua biomassa fotossintetizante ser igual ou maior a dos forófitos (Nadkarni, 1984; Benzing, 1990), a ciclagem de nutrientes nos ecossistemas, pois a serrapilheira produzida possui maior concentração de nutrientes do que as de origem arbóreas (Nadkarni e Matelson, 1991), fonte de umidade, diversificação dos nichos, microhabitat, alimento disponível e refúgios reprodutivos para muitas espécies de pequenos animais (Gentry e Dodson, 1987a; Benzing, 1990; Edwards e Grubb, 1977, Nadkarni, 1992; Lugo e Scatena, 1992). Considerando a diversidade das florestas tropicais na America do Sul, as florestas ombrófilas localizadas na porção norte do Andes são consideradas centro de origem e evolução das epífitas neotropicais (Gentry e Dodson, 1987a).

Caracterizado por um elevado número de espécies e altos níveis de endemismo (Brown e Kappelle, 2001), as florestas montanhosas úmidas neotropicais têm sido um dos principais focos de interesse científico para diferentes pesquisadores, que estudaram aspectos históricos, ecológicos e geográficos em muitos *táxons* vegetais (Toledo, 1982; Luna *et al.*, 1988; Luna; Almeida; Llorente, 1989; Luna; Ocegueda; Alcántara, 1994). Porém, estudos abordando explicitamente os aspectos biogeográficos de epífitas (Gentry e Dodson, 1987a; Benzing, 1989; Kelly *et al.*, 1994;. Nieder *et al.*, 1999; Kessler, 2001) são escassos.

Dentre as famílias mais diversificadas em espécies no componente epifítico estão: Orchidaceae, Bromeliaceae, Araceae, Cactaceae e Polypodiaceae (Gentry e Dodson, 1987a). Destas, Bromeliaceae é a segunda maior família de epífitas vasculares (mais de 50% são epífitas), contribuindo com a riqueza total de espécies nas florestas neotropicais, com a maior diversidade e endemismo em altitudes mais elevadas (Janzen, 1980; Benzing, 1990; Waechter, 1992; Breier, 1999; Kessler, 2001; Linares-Palomino e Kessler, 2009)

A família Bromeliaceae Juss. é um grupo monofilético cerca de 3.140 espécies, agrupadas em 58 gêneros (Givnish *et al.*, 2011). Tradicionalmente, é dividida em três subfamílias Pitcarnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae (Smith e Downs 1974, 1977, 1979), no entanto essa divisão infrafamiliar sofreu recentes alterações de circunscrição, com base em dados moleculares realizados por Givnish *et al.* (2007). Estes autores incluíram cinco

novas subfamílias: Brocchinioideae, Lindmanioideae, Hechtioideae, Navioideae e Puyoideae, a partir do desmembramento da parafilética subfamília Pitcarnioideae.

O surgimento da família é considerado recente, ocorrendo no Novo Mundo (Smith, 1934; Raven e Axelrod, 1974), uma vez que a quase totalidade das espécies possuem distribuição restrita a região neotropical (Leme e Marigo, 1993), com exceção apenas de *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.). Harms & Mildbr (Pitcarnioideae) encontrada no Oeste da África devido a sua capacidade de dispersar a longa distância (Givnish *et al.*, 2004).

As análises filogenéticas e a datação molecular recentes apontam que as bromélias tiveram origem a cerca de 100Ma no Escudo das Guianas, norte da América do Sul, sendo que as subfamílias Brocchinioideae e Lindmanioideae, considerados os grupos basais da família, surgiram 19.1Ma e 16.3Ma respectivamente; Tillandsioideae surgiu pouco depois 14.2Ma, nos Andes (Benzing, 2000; Givnish *et al.*, 2011). São reconhecidos três centros de diversidade para a família: a) do norte dos Andes, México e as Antilhas, b) o Escudo das Guianas e c) leste do Brasil, representado pela Floresta Atlântica e com alto grau de endemismo (Givnish *et al.*, 2004, 2011).

O Brasil é o maior centro de diversidade dessa família, representada por 42 gêneros e aproximadamente 1.207 espécies (Forzza *et al.* 2010). As Bromeliaceae passaram por uma ampla radiação adaptativa, e se adaptaram à diferentes hábitos de terrestre a epífitas (Ranker *et al.*, 1990). Sua distribuição geográfica é diversificada, ocupando ambientes extremos desde o nível do mar até altitudes 4000m e, ocorrem em diferentes tipos de vegetação como a Caatinga, Campos Rupestres, Restingas, Floresta Amazônica, Floresta Atlântica (Smith e Downs 1974, 1977 e 1979; Leme e Marigo, 1993; Martinelli, 2006; Forzza *et al.* 2015). A Floresta Atlântica é um grande centro de diversidade e endemismo da família (Smith 1955; Martinelli *et al.*, 2008) com 816 espécies (ca. 25% do total), sendo 651 destas endêmicas (80% do total).

A subfamília Tillandsioideae apresenta nove gêneros e aproximadamente 1100 espécies, os gêneros com maior número de espécies são *Tillandsia* (518), *Vriesea* (230) e *Guzmania* (200) (Luther, 2010).

As espécies de *Guzmania* estão distribuídas por quase toda região neotropical, sua distribuição estende-se desde América Central, Antilhas, Escudo das Guianas, Andes, Amazônia e disjunções no nordeste do Brasil. As espécies que possuem distribuição neotropical com disjunções no nordeste do Brasil ocorrem em florestas ombrófilas de altitudes e na Floresta Atlântica (Granville, 1992; Oliveira-Filho; Ratter, 2000; Safford, 2007).



Bromeliaceae vem sendo estudada por pesquisadores interessados em microevolução e especiação na região Neotropical (Sarhou *et al.*, 2001; Barfuss *et al.*, 2005; Cavallari *et al.*, 2006; Martinelli, 2006; Barbará *et al.*, 2007; 2008; 2009; Palma-Silva *et al.*, 2009; Versieux e Wendt, 2007; Versieux *et al.*, 2008; Versieux, 2009; Versieux *et al.*, 2013).

Portanto compreender os processos determinantes para a variação de riqueza e diversidade de espécies tem sido um desafio importante para toda a história da ecologia (Huston, 1996). Dentro deste contexto, este trabalho visa responder os seguintes questionamentos:

- i) Quais os padrões de distribuição das espécies selecionadas de *Guzmania* e quais filtros ambientais são mantenedores desta distribuição?
- ii) Quais as áreas com maior riqueza e diversidade das espécies?
- iii) Partindo das premissas que a modelagem preditiva nos fornece qual a área potencial de distribuição das espécies de *Guzmania* ocorrente no estado do Ceará?

## **Materiais e Métodos**

### *Análise do padrão de distribuição geográfica*

Os dados sobre a distribuição geográfica das espécies de *Guzmania* Ruiz & Pav. foram obtidos através de coleções depositadas nos principais herbários brasileiros e do exterior, no banco de dados do Centro de Referências de Informações Ambientais - CRIA (SpeciesLink, 2014), totalizando 40 herbários: AMAZ, ALCB, BBS, BHZB, CEN, CEPEC, CR, EAC, EAFM, FPR-COLOMBIA, GBIF, HBG, HCDAL, HERBAM, HOXA, HST, HUEFS, HUT, HVASF, INBio, INPA, IPA, LPB, MBM, MFS, MIRR, MO, NYBG, PEUFR, QCNE, R, RB, RBDNA, SEL, SLUI, SP, TEPB, UESC, UFACPZ, UFP, UFRN, USM,USZ (acrônimos de acordo com Holmgren *et al.* 2006).

Foram realizadas correções nomenclaturais nos binômios encontrados de acordo com o *Projeto Espécies Flora do Brasil* (2014) e *The Plant List: a working list of all plants species* (2014). Espécies cultivadas e com registros de ocorrência repetida e/ou duvidosa, foram excluídas. Para os registros válidos, as coordenadas geográficas foram obtidas e transformadas em graus decimais. Na inexistência de coordenadas geográfica, foi utilizada a ferramenta *GeoLoc* disponível no site do CRIA ([smlink.cria.org.br/geoloc](http://smlink.cria.org.br/geoloc)).

Para efeito de comparação a região neotropical foi dividida em 10 áreas geográficas de acordo com classificação de Cabrera e Willink (1973) que divide a América do Sul em 24 províncias biogeográficas, das quais há seis para o Brasil: Amazônia, Cerrado, Caatinga, Atlântica, Paranaense e Pampiana; as Serras Úmidas e Chapada do Araripe de

acordo com as adaptações locais de Figueiredo (1997) e os Brejos de Altitudes de Pernambuco segundo Tabarelli; Melo; Lira (2006) conforme segue abaixo e ilustrada na Figura 1A:

- América Central (Honduras, Nicarágua, Costa Rica, Panamá, Isla del Coco) (Cabrera e Willink, 1973);
- Antilhas (República Dominicana, Haiti, Porto Rico, Guadalupe) (Cabrera e Willink, 1973);
- Andes (Colômbia, Equador, Peru, Bolívia) (Cabrera e Willink, 1973);
- Escudo das Guianas (Venezuela, Guiana, Suriname, Guiana Francesa, Trinidad e Tobago) (Cabrera e Willink, 1973);
- Amazônia (Sudeste da Colômbia, Leste do Peru, Nordeste da Bolívia, Sul da Venezuela, Amazonas, Acre, Amapá, Pará, Mato Grosso, Rondônia) (Cabrera e Willink, 1973);
- Serras Úmidas do Ceará (Serra da Meruoca, Serra de Uruburetama, Serra de Baturité e Serra de Maranguape); Chapada do Araripe (Barbalha - Ceará) (Figueiredo, 1997);
- Brejos de Altitudes de Pernambuco; Sergipe e Bahia (Tabarelli; Melo; Lira, 2006);

As espécies foram enquadradas em dois padrões de distribuição geográfica: ampla e restrita, sendo a distribuição ampla contínua ou disjunta (Fiaschi e Pirani, 2009). Os mapas de distribuição geográfica das espécies foram produzidos usando o *software* DIVA-GIS 7.5 (Hijmans *et al.*, 2012). Baseando-se nestes mapas descrevemos e discutimos os padrões biogeográficos para as espécies seguindo a classificação Cabrera e Willink (1973) para os Domínios e Províncias.

#### *Coleta de dados dos filtros ambientais*

Os dados ambientais selecionados como possíveis filtros ambientais foram extraídos dos pontos de ocorrência das espécies foram altitude e clima (temperatura e precipitação), extraídos através do *software* DIVA-GIS. As variáveis climáticas selecionadas foram: temperatura e precipitação média anual (BIO1 e BIO12), variação de temperatura anual (BIO7). A Análise de Variância (ANOVA) foi utilizada para verificar se há diferença significativa das variáveis climáticas e altitude entre os grupos estabelecidos pela UPGMA, e o teste de Tukey para saber quais variáveis foram significativas, realizados através do *software* R (2011).

### *Análise dos padrões de riqueza e diversidade*

Foram plotadas quadrículas de 1° x 1° de latitude/longitude sobre os mapas de distribuição total de *Guzmania*, posteriormente foram codificadas de acordo com as províncias fitogeográficas de Cabrera e Willink (1973), adaptações locais de Figueiredo (1997) e Tabarelli; Melo; Lira (2006) (Figura 1A). Foram determinados os padrões de riqueza (que leva em consideração o total de espécies por quadrículas) e diversidade (calcula o número de espécies e equitabilidade das espécies) pelo índice de Shannon (H') (Magurram, 2004) por meio de mapas gerados e analisados pelo *software* DIVA-GIS 7.5. (Hijmans *et al.*, 2012).

As 137 quadrículas foram utilizadas para a construção de uma matriz com dados binários (presença=1/ausência=0), verificando em qual das quadrículas determinada espécie ocorreu. A matriz foi utilizada para análise de similaridade (Índice de Jaccard) visando determinar os blocos florísticos de espécies (UPGMA) que apresentassem padrão de distribuição semelhante. Essas análises foram conduzidas no *software* Fitopac Shell (v.2) (Shepherd, 2010).

### *Análise de PAE (Parcimony Analysis of Endemicity)*

A partir da matriz binária (dados presença e ausência) foi estabelecida a análise de PAE, que classifica áreas ou localidades com *táxons* análogos, essa análise leva em consideração a distribuição das espécies nas quadrículas. Usamos como grupo externo (Outgroup) preenchidos com um (presença) para todas as espécies. Para a análise de PAE utilizamos o *software* PAUP 4.0 (Swofford, 1998) através do método TBR (*Tree bisection-reconnection*), o nível de suporte da árvore obtido foi testado por meio da análise de *bootstrapping* (Felsenstein, 1981). A árvore obtida através desse método foi utilizada para indicar centro de origem para as espécies, onde somente terminais dicotômicos foram considerados relevantes para conservação de áreas com maior diversidade de espécies (adaptado Verola, 2008).

### *Modelagem de distribuição potencial*

A geração de modelos ecológicos consiste em associar os pontos de ocorrência de determinada espécie ou gênero a variáveis ambientais formando um envelope climático. Os modelos preditivos utilizam algoritmos específicos conectado a variáveis ambientais mais adequadas para a ocorrência de um grupo ou espécie (Verola, 2008; Menini Neto e Forzza, 2013; Giannini *et al.*, 2012).

Modelagem de distribuição preditiva de espécies ocorrentes no estado do Ceará. Para a produção de modelos de distribuição foram utilizados os pontos georreferenciados para as espécies *Guzmania lingulata* (L.) Mez, *G. monostachia* (L.) Rusby ex Mez e *G. sanguinea* (André) André ex Mez. Foram utilizadas as bases climáticas disponibilizados pelo *BioClim* (Hijmans *et al.*, 2006) com resolução 5 Km, com algoritmos para distribuição potencial presente (*WordClim*) e predição de um cenário futuro (*wc\_ccm3*).

## Resultados

### *Distribuição geográfica*

Foram estudadas 30 espécies, correspondendo a 15% da diversidade geral de *Guzmania*, todas distribuídas na região neotropical, estendendo-se desde América Central, Antilhas, Escudo das Guianas, Andes, Amazônia e com disjunção no nordeste do Brasil. As espécies ocorreram nos Domínios fitogeográficos do Caribe, Amazônico, Guianas, Andino-Patagônico e Chaco (Tabela 1). Todas em formações ombrófilas com elevados níveis de precipitação e uma ampla variação altitudinal (Tabela 2).

Foram gerados mapas com o padrão de distribuição geográfica das espécies (Figura 1). De todas as 30 espécies de *Guzmania* estudadas, 21 (70%) possuem distribuição restrita, sendo quatro (19%) ocorrendo exclusivamente na América central, nove (42,8%) aos Andes, sete (33,3%) a Amazônia e uma (4,7%) ao Escudo das Guianas. Nove espécies (30%) têm distribuição ampla, e destas, três (33,3%) *Guzmania lingulata*, *G. monostachia* e *G. sanguinea* ocorrem com distribuição disjunta no nordeste do Brasil, sendo *G. sanguinea* a única espécie, no Brasil, restrita as Serras Úmidas do Ceará (Baturité, Maranguape, Uruburetama e Pacatuba).

Das 10 áreas de ocorrência do gênero, a maior diversidade delas, 17 espécies (56,6%) na região dos Andes; seguidas por 11 (36,6%) na Amazônia; 10 (33,3%) na América Central; sete (23,3%) no Escudo das Guianas; três (13,3%) nas Serra Úmidas do Ceará; duas (6,6%) nas Antilhas e Brejos de Pernambuco; uma única espécie, *G. monostachia* (3,3%) na Chapada do Araripe e *G. lingulata* em Sergipe e Bahia.

Com base na análise de similaridade, é possível observar a formação de três blocos florísticos distintos, estabelecidos de acordo com a distribuição geral das espécies nas quadrículas (UPGMA/Índice de Correlação Cofenética Jaccard = 0,85) (Figura 2).

O nível de corte para os blocos foram 75% e os subblocos 45% de similaridade. O primeiro bloco (A) agrupa 15 espécies (Figura 3A), dividindo-se em três subblocos: (A1) englobando nove espécies restritas ao norte dos Andes (Figura 4A); o (A2) com três espécies

com distribuição ampla desde a América Central, norte dos Andes, Escudo das Guianas, Amazônia extra brasileira e uma espécie com disjunção no Ceará (Figura 4B), (A3) duas espécies amplamente distribuídas nas áreas estudadas e com disjunção no nordeste do Brasil (Figura 4C), *G. squarrosa* (Mez & Sodiro) L.B. Smith & Pittendr. foi a única espécie que não formou subloco.

O segundo bloco (B) é formado por 11 espécies (Figura 3B), subdividindo-se em três sublocos: (B1) possui sete espécies restritas a Amazônia (Figura 5A), (B2) com duas espécies distribuídas a América Central, Andes e Amazônia (Figura 5B), (B3) duas espécies nos Andes, Escudo das Guianas e Amazônia (Figura 5C). O terceiro bloco (C) engloba quatro espécies com distribuição restrita a América Central (Figura 6).

As espécies do grupo A e B apresentaram uma ampla variação altitudinal (7 a 4084m), precipitação (1 a 888mm) e maiores médias de temperatura 22 e 24°C, respectivamente, o grupo C teve uma faixa altitudinal de 43 a 2746m, precipitação de 3 a 397mm e temperatura média de 17°C (Tabela 2). A ANOVA aponta diferença significativa entre as variáveis de altitude, temperatura e precipitação dos grupos e o teste de Tukey revelou que as variáveis foram significativamente diferentes para os Grupos A e B: altitude ( $F= 6,645$ ,  $p=0,0092$ ), temperatura média anual ( $F= 8.394$ ,  $p= 0,0041$ ) e precipitação média anual ( $F= 5.323$ ,  $p= 0,036$ ).

#### *Padrões de Riqueza e Diversidade*

As regiões com maior riqueza em espécies são: América Central com cinco espécies, os Andes com quatro, seguida pelas regiões Amazônica, Escudo das Guianas e Serras úmidas cearenses com três espécies cada e as demais regiões apresentam baixa riqueza de espécies variando de uma a duas (Figura 7A).

A análise de diversidade, de acordo com o índice de Shannon ( $H'$ ), revelou que as áreas de maior diversidade correspondem a América Central e norte do Andes com  $H'$  entre 1.28-2.0. Outros importantes centros de diversidades são o Escudo das Guianas, Amazônia e Serras Úmidas do Ceará com  $H'$  entre 0.96-1.28 (Figura 7B).

#### *Análise de PAE (Parcimony Analysis of Endemicity)*

A árvore de consenso mais parcimoniosa revelou a região dos Andes com posição basal entre as áreas de ocorrência de espécies de *Guzmania* e também como grupo irmão das demais áreas, sendo esta região a detentora nos maiores valores de riqueza e diversidade de espécies.

Foi formado um único clado com moderado suporte de *bootstrap*, de 65% (clado 1). No entanto sem resolução entre as áreas da Amazônia e América Central, e o subclado 1' que agrega a região das Antilhas; Escudo Guiano; as serras úmidas do Ceará - Baturité, Maranguape, Meruoca e Uruburetama; a chapada do Araripe; os brejos de altitude no estado de Pernambuco e os remanescentes de floresta atlântica nos estados da Bahia e Sergipe. Este subclado 1' não apresentou resolução suficiente para evidenciar eventos de cladogênese entre essas áreas, reveladas pela politomia obtida neste clado (Figura 8).

#### *Modelagem de distribuição potencial*

De forma geral, os modelos preditivos para o presente apontaram para uma possível área de distribuição mais ampla do que as áreas próximas aos pontos de ocorrência. As previsões para o futuro mostram uma redução nestas áreas de ocorrência. No entanto, com uma tendência de deslocamento de área no sentido norte-sul do continente sulamericano. De forma mais específica, para as espécies ocorrentes no nordeste do Brasil, principalmente nas áreas aqui denominadas de serras úmidas, tem-se a seguinte situação:

a) *Guzmania lingulata* - O modelo de distribuição potencial para o presente apontou as áreas com maiores probabilidades de ocorrência (*High, very high and excellent*) como as Antilhas, Escudo das Guianas (Venezuela, Guiana Francesa e Guiana), no território brasileiro (ao norte do Brasil no Amapá e Pará) e costa leste do Brasil (Rio Grande do Norte até a Bahia) estas áreas apresentam condições favoráveis para ocorrência da espécie. O modelo foi capaz de prever a expansão da área de ocorrência próxima dos pontos localizados, como no estado do Pará, Paraíba e Alagoas (Figura 9A, C e E).

Em um cenário futuro, *G. lingulata* sofre uma redução na amplitude de sua distribuição potencial quando comparado ao modelo anterior (Figura 9B, D e F) principalmente nas áreas do Escudo das Guianas (Guiana) e no estado do Amapá, apresentam um deslocamento no sentido centro-norte do estado do Pará, centro-sul do Amazonas, enquanto na costa leste do Brasil o modelo prevê uma redução nas áreas com maiores probabilidades de ocorrência.

b) *Guzmania monostachia* - O modelo de distribuição potencial presente aponta a grande parte das áreas com maiores probabilidades de ocorrência (*High, very high and excellent*) em território brasileiro (estados do Amazonas, Amapá e região Centro-norte do Pará) e no Escudo das Guianas (Venezuela, Guiana, Guiana Francesa e Suriname) sem a ocorrência de coletas *in loco*, no entanto são áreas que apresentam as condições favoráveis para a ocorrência da espécie. O modelo foi capaz de prever a expansão da área de ocorrência

próxima dos pontos localizados fora da região amazônica, no entanto as probabilidades estão nas faixas de menor valor (baixa e média), como exemplo na região da América Central, Escudo das Guianas, Antilhas e oeste do estado do Acre, no Brasil (Figura 10A, C e E).

Em um cenário futuro, a quase totalidade das áreas de maior ocorrência evidenciada no modelo para a distribuição presente sofre um aumento e um deslocamento no sentido norte-sul, atingindo territórios na Bolívia, enquanto no Brasil, surgem áreas com probabilidades mais elevadas nos estados no Maranhão, Bahia e Ceará (região das serras úmidas de Maranguape, Baturité, Meruoca e Uruburetama) (Figura 10B, D e F).

c) *Guzmania sanguinea* - O modelo de distribuição potencial presente aponta a grande parte das áreas com maiores probabilidades de ocorrência (*High, very high and excellent*) sem a ocorrência de coletas os Andes (Colômbia), Escudo das Guianas (excelentes condições na Guiana Francesa e Guiana) e norte do Brasil (Roraima, Amapá, Centro-norte do Pará) e oeste da Amazônia (Figura 11A, C).

Em um cenário futuro, o modelo prevê um deslocamento na região norte do Brasil do estado do Pará para Roraima e um aumento na região norte dos Andes (Colômbia), ambas as regiões de elevadas altitudes (Figura 11B, D).

## **Discussão**

As 30 espécies aqui estudadas representam 15% da diversidade total do gênero *Guzmania*. A representatividade amostral cobre todo o território brasileiro e países circunvizinhos na América Latina, cujos dados encontravam-se disponíveis em bases de dados *on line* e cuja identificação fora confirmada por especialistas (Forzza *et al.*, 2015). A utilização destas bases de dados de herbários virtuais tem se mostrado uma ferramenta útil para estudos fitogeográficos voltados a conservação de espécies tropicais (Lioselle *et al.*, 2008, Shett *et al.*, 2008).

Segundo Siqueira-Filho e Leme (2006), a família Bromeliaceae possui várias espécies que são tipicamente amazônicas e que alcançam o nordeste brasileiro, podendo ocupar tanto as matas de terras baixas, especialmente os *táxons* com ampla distribuição geográfica como aqui relatada para *G. lingulata*, quanto o alto das serras, neste caso, apresentando um padrão de distribuição disjunto, como exemplo de *G. monostachia* e *G. sanguinea*, corroborando com o padrão descrito. Este resultado também foi descrito por Martinelli *et al.* (2008) ao estudar a distribuição de espécies de Bromeliaceae na Mata Atlântica brasileira. Estes autores listaram as disjunções do gênero *Guzmania* no nordeste do Brasil.

Para o gênero *Guzmania*, 18 espécies possuem distribuição restrita a pequenas áreas nos Andes (Sul da Colômbia e/ou norte do Equador) e 14 espécies são amplamente distribuídas em ambas às vertentes dos Andes (Província Pacífico e Amazônica), o que corrobora com o afirmado por Betancur e Jamarillo (1998), de que a região dos Andes seja um importante centro de diversidade de espécies de Bromeliaceae, principalmente para o gênero *Guzmania*.

O padrão de distribuição geográfica para algumas espécies de *Guzmania* foi semelhante a descrito por Betancur e Jamarillo (1998): a) endêmica dos Andes - Espécies restritas a pequenas áreas do Andes (*G. bakeri*, *G. squarrosa*); b) América Central (*G. dissitiflora*); América Central e Andes (*G. coriostachya*); c) Neotropical - espécies distribuídas em mais de região biogeográfica (*G. lingulata* e *G. sanguinea*); d) Chocó biogeográfico - corresponde as espécies da planície ocidental da Colômbia e noroeste do Equador (*G. musaica*).

As florestas neotropicais apresentam uma elevada riqueza de espécies de Bromeliaceae, sendo estas o segundo maior grupo taxonômico em diversidade do componente epifítico e endemismo dessas florestas, principalmente em áreas de altitudes elevadas, sendo superada apenas por Orchidaceae que concentra 70% das espécies epífitas (Janzen, 1980; Gentry e Dodson, 1987b; Benzing, 1990; Waechter, 1992; Breier, 1999; Kessler, 2001; Linares-Palomino e Kessler, 2009).

A riqueza e diversidade de espécies na região neotropical estão associadas, geralmente, a cinco fatores: latitudinal, precipitação, edáfico, altitudinal e intercontinental (Gentry, 1988; Clinebell *et al.*, 1995). Nesse estudo, fatores como a altitude e a precipitação foram fortemente correlacionadas à distribuição das espécies de *Guzmania*, sendo as áreas de maior altitude regiões úmidas localizadas nos topos das serras, a exemplo dos remanescentes florestais no Nordeste do Brasil (Maranguape, Baturité e Uruburetama) que concentraram a maior riqueza de espécies de *Guzmania* no Leste do Brasil.

Baseado em estudos filogenéticos e datação molecular (Barfuss *et al.*, 2005; Givnish *et al.* 2011), a região dos Andes é sugerida como o centro de origem da subfamília Tillandsioideae, enquanto que para a família como um todo essa região é tida um centro secundário de distribuição da família Bromeliaceae (Smith e Downs, 1974). Estas áreas foram aqui consideradas como os principais centros de riqueza e diversidade do gênero, juntamente com a América Central.

Betancur e Jamarillo (1998) estudaram a riqueza, o padrão de distribuição geográfica e altitudinal de espécies ocorrentes da região Sul da Colômbia, encontrando maior



riqueza de espécies na faixa altitude de 600 – 2000m (48 espécies de *Guzmania*). Nesse trabalho o centro de riqueza do gênero está acima de 1000m de altitude, localizados na América Central e Andes. O pico de diversidade de epífitas nos Andes está na faixa altitudinal de 1000 e 2000 m, maior do que a encontrada na Costa Rica e Panamá (Gentry e Dodson, 1987b). Esta riqueza de espécies nessa faixa altitudinal está relacionada com as variáveis de precipitação e temperatura que proporcionam condições favoráveis para as epífitas (Kessler, 2001; Küper *et al.*, 2004)

A explicação mais utilizada para o alto grau de endemismo nos Andes é a existência de barreiras geográfica como vales e montanhas (vicariância), entretanto se esperaria que as famílias com maior grau de endemismo possuíssem sementes grandes e de difícil dispersão, porém as famílias com maior índice de endemismo são as que possuem maior facilidade em superar essas barreiras como as Bromeliaceae, que são essencialmente anemocóricas, apresentando sementes pequenas e leves, muitas vezes portando plumas para facilitar a dispersão pelo vento (Till, 2000; Cascante-Marín *et al.*, 2009; Hoorn *et al.* 2013). Dessa forma as condições ambientais como altitude, precipitação, umidade e temperatura podem explicar o elevado endemismo na região (Kessler, 2001; Küper *et al.*, 2004).

A costa leste do Brasil, que abrange toda a extensão da Floresta Tropical Atlântica, é um dos principais centros de diversidade e endemismo de Bromeliaceae (Smith, 1955; Martinelli *et al.*, 2008). Os gêneros *Aechmea*, *Tillandsia* e *Vriesea* estão distribuídas ao longo de todo domínio Atlântico, que é considerado um dos principais centro de diversidade e endemismo da família Bromeliaceae, localizado ao sul da Bahia e os estados da região sudeste com 407 (50,7%) espécies (Martinelli *et al.*, 2008) e no centro Pernambucano com 93 (45,5%) *táxons* endêmicos (Siqueira-Filho *et al.*, 2008). Além da floresta atlântica, outro importante centro de endemismo de bromélias é a Cadeia do Espinhaço, com 62% de *táxons* endêmicos (Versieux e Wendt, 2007). O gênero *Vriesea* Lindl. possui maior diversidade entre os estados da Bahia e Santa Catarina (Martinelli *et al.*, 2008), é o gênero mais rico em áreas de campos rupestres do estado de Minas Gerais (Versieux e Wendt, 2006, 2007; Versieux, 2008; Versieux e Wanderley, 2008).

A análise de similaridade entre as espécies de *Guzmania* resultou na formação de três blocos florísticos distintos ao longo de toda região neotropical, o grupo A compõe *táxons* com distribuição restrita aos Andes (grupo A1), como também *táxons* com distribuição ampla (*G. lingulata*) (grupo A2 e A3) e no Brasil as espécies *G. sanguinea* possuem distribuição restrita as Serras Úmidas do Ceará e *G. monostachia* as Serras Úmidas e aos Brejos de altitudes de Pernambuco. Este padrão amplo de distribuição com disjunções no Nordeste do

Brasil corresponde ao mesmo apresentado por *Aechmea mertensii*, ocorrendo nos Andes, Escudo das Guianas, Amazônia brasileira e nordeste do Brasil (Pernambuco, Alagoas, Sergipe e Bahia) por Siqueira-Filho (2006). Ainda neste contexto de distribuição restrita ao nordeste brasileiro tem-se *A. muricata* (Arruda) L.B. Sm., ocorrendo em áreas arenosas próxima do litoral no estado do Rio Grande do Norte (Magalhães *et al.*, 2014), ocorrendo também nos estados de Pernambuco e Alagoas (Forzza *et al.*, 2015), padrão semelhante ao encontrado para *G. monostachia* e *G. sanguinea* nesse trabalho, sendo que até o momento não foi encontrado registro de *Guzmania* nos estados do Rio Grande do Norte e Alagoas.

As espécies que compõe o grupo B estão distribuídas em baixas altitudes e temperatura mais elevadas, no grupo B1, restritas a Amazônia, são encontradas com maiores frequência em locais de vegetação de baixios, campinarana e igapó conforme relatado por Sousa e Wanderley (2007). A região de campinarana é a área de maior precipitação anual no Brasil, cerca 4000mm, possui três formações vegetacionais campinarana florestada, arborizada e gramíneas lenhosas, a bacia do Rio Negro foi o centro de dispersão dessa vegetação (Veloso *et al.*, 1991). Neste estudo, a porção amazônica, ao norte do Rio negro concentra a maior riqueza de espécies de *Guzmania*, semelhante à diversidade encontrada nos encraves florestais ombrófilos (Serras Úmidas) do Nordeste do Brasil.

As espécies do grupo B2 (*G. dissitiflora* e *G. musaica*) estão distribuídas na América Central, Andes e Amazônia e as espécies do grupo B3 (*G. roezlii* e *G. vittata*) com pontos de ocorrência nos Andes e na Amazônia. A análise da diversidade e biogeografia de epífitas vasculares da Amazônia Ocidental, realizada por Kreft *et al.* (2004), no Parque Nacional do Yasuní - Equador, evidenciou que o clima úmido proporcionou: i) condições adequadas para as epífitas corroborando com a hipótese de Gentry e Dodson (1987b) indicando que a riqueza de espécies epífitas está relacionada a regiões com alta pluviosidade anual; ii) durante as oscilações climáticas do pleistoceno o clima úmido diminuiu as extinções e/ou especiações nas planícies vizinhas; iii) o clima úmido e proximidade com a cordilheira dos Andes propiciou uma área rica em espécies andinas, como pode-se constatar aqui para as espécies de *Guzmania*. Essa posição biogeográfica entre os Andes e a Floresta Amazônica é considerada uma combinação única de elementos florísticos andinos e da Amazônia, podendo fornecer refúgios florestais em possíveis alterações climáticas globais (Kreft *et al.*, 2004).

As espécies do grupo C, restritas a América Central, são espécies distribuídas em vegetação de altitude, com exceção de *G. donnelsmithii*. Rossi *et al.* (1997) relata que a distribuição do gênero *Guzmania* na Costa Rica é mais frequente em vegetação de altitude. Neste trabalho as áreas com maior riqueza e diversidade são as áreas de elevada altitude,

precipitação e temperatura, esse resultado corroborado pelas análises estatísticas, que aponta uma diferença significativa entre os grupos A (áreas de elevada altitude e precipitação) e B (áreas de baixa altitude e elevada temperatura) como também encontrado por Betancur e Jamarillo (1998) para *Guzmania*. Resultado semelhante encontrado por Kreft *et al.* (2004) para as epífitas vasculares da Amazônica Ocidental, que áreas com maior riqueza e diversidade são de elevada altitude e maior precipitação.

De forma geral, a distribuição da família Bromeliceae é fortemente influenciada pela umidade (Gómez, 1986; Brown, 1990; Gómez e Winkler, 1991; Benzing, 1994) com a maior diversidade e endemismo em altitude mais elevadas (Janzen, 1980; Benzing, 1990; Waechter, 1992; Breier, 1999; Kessler, 2001; Linares-Palomino e Kessler, 2009). A distribuição restrita de epífitas em vegetações de altitude pode ser explicada pela necessidade de umidade e luz, por exemplo, as famílias Orchidaceae, Bromeliaceae e Araceae (Gómez, 1986; Picado 1911, 1913, Gentry e Dodson, 1987a; Benzing 1994; Benzing, 2000). A necessidade de alta umidade é uma característica para muitas espécies de *Tillandsia*, gênero este bastante diversificado quanto ao habitat (García-Franco e Peters 1987, Brown, 1990). Para algumas espécies de *Vriesea* conhecidas por exigir alta umidade, níveis baixos de luz e forófitos com ramos finos, são amplamente distribuídas nas terras altas e úmidas da Costa Rica, condições também encontradas para *Guzmania* (Brown 1990, Fontoura 1995).

No domínio Atlântico e Amazônico são encontradas diversas formações florestais, neles estão inseridos os enclaves florestais do Nordeste (Schäffer e Prochnow, 2002) que formam verdadeiras "ilhas" florestais, conhecidas como brejos de altitude ou florestas serranas. Esses ecossistemas são refúgios atuais para espécies da floresta atlântica nordestina, dentro do domínio da Caatinga e espécies amazônicas (Tabarelli e Santos, 2004).

A politomia resultante do subclado 1' sugere que essas áreas foram interligadas por um contínuo de vegetação úmida, formadas pelas flutuações climáticas durante a expansão da vegetação no Pleistoceno. As Serras Úmidas do Ceará e os brejos de altitudes de Pernambuco são caracterizados por apresentar vegetação com distribuição amazônica e atlântica (Tabarelli, 2001) e são regiões de refúgios para a biota, proporcionado por um clima mais frio em meio ao semiárido (Haffer, 1969).

Estudos fitogeográficos explicam que as formações florestais do nordeste do Brasil tiveram sua origem no passado, por meio da distribuição das espécies entre a Floresta Amazônica e a Mata Atlântica (Cole, 1960, Andrade-Lima, 1966, 1982, Ab'Saber, 1977). No estado do Ceará, as serras úmidas (Figueiredo e Nunes, 1996) são encontradas nos topos e nas vertentes a barlavento (que recebem as chuvas orográficas) (Figueiredo e Barbosa, 1990),

consideradas um centro de riqueza e diversidade (Prance, 2000; Behling *et al.*, 2000) e concentram a maior riqueza e diversidade de espécies de *Guzmania* no nordeste do Brasil.

No Brasil, *Guzmania sanguinea* possui distribuição restrita as serras úmidas do Ceará (Maranguape, Baturité, Uruburetama e Aratanha), sendo que Siqueira-filho e Leme (2006) encontraram registro apenas para Serra de Maranguape e Baturité. É considerada uma espécie amazônica-nordestina, que habita áreas superúmidas, exposta a intensa nebulosidade, das cumeeiras das serras (Siqueira-Filho; Leme, 2006). A espécie possui o padrão de distribuição disjunto proposto por Andrade-Lima (1982) sendo o exemplo mais impressionante de disjunção (Siqueira-Filho; Leme, 2006), ocorrendo na América Central (Costa Rica, Panamá, Caribe) e na região amazônica da América do Sul (Venezuela, Colômbia, Equador). No Brasil, possui distribuição restrita às serras úmidas do Estado do Ceará (Martinelli *et al.*, 2008). *Guzmania sanguinea* encontra-se em perigo e com ausência de dados sobre a espécie para orientar medida de conservação (MMA, 2008). Alguns exemplos de broméliaceas com distribuição amazônico-nordestina são *Aechmea aquilega*, *Catopsis berteroniana*, *C. sessiliflora*, *Racinaea spiculosa*, *Tillandsia anceps*, *T. Kegeliana*, *T. juncea* e *Vriesea oleosa* (Siqueira-Filho; Leme, 2006).

*Guzmania monostachia* está amplamente distribuída desde América Central, Andes, Escudo das Guianas, Antilhas, sendo restrita ao Brasil e disjunta nas Serras Úmidas do Ceará (Serra da Meruoca, Uruburetama, Baturité, Maranguape e Aratanha), Chapada do Araripe e nos Brejos de altitude de Pernambuco, inseridas no domínio caatinga, resultado semelhante encontrado por Siqueira-Filho e Leme (2006). Nesse trabalho apresentou uma faixa altitudinal de 35 a 3162m, com precipitação mínima de 12 a 476 mm, segundo Benzing (2000), é a espécie de maior extensão geográfica do gênero, com grande versatilidade ecológica, (tolerante a variação altitudinal, exposição solar alto ou baixa) essa flexibilidade pode ser explicada em parte devido ao seu metabolismo facultativo CAM (Freschi *et al.*, 2010).

*Guzmania lingulata*, espécie amplamente distribuída por toda região neotropical, no Brasil ocorre ao norte (Amapá, Pará, Amazonas, Manaus e Mato Grosso), no Pará foi registrada por Quaresma e Medeiros (2009), na Área de Proteção Ambiental (APA) Ilha do Cambu (Floresta de Várzea) (Quaresma e Jardim, 2012; 2013), na Amazônia central sendo a espécie mais abundante (Irueme *et al.*, 2013) e na Floresta Nacional do Caxiuanã é uma espécie rara, esciófila, ocorrente nas margens dos rios e locais sombreados (Rocha, 2005; Koch *et al.*, 2013) e disjunta no nordeste (Bahia, Ceará, Pernambuco e Sergipe), resultado também encontrado por diversos autores (Smith; Downs 1977; Holst, 2003; Martinelli *et al.*

2008; Leitman *et al.*, 2014). Este padrão é congruente com aquele encontrado para as Bromeliaceae epífitas em floresta de várzea na Costa Rica, onde *Guzmania monostachia* foi abundante totalizando 98% dos indivíduos (Merwin *et al.* 2003).

A modelagem de distribuição potencial tornou-se uma ferramenta bastante utilizada para determinar a amplitude da distribuição geográfica das espécies (Diniz-Filho *et al.*, 2008). A determinação de padrões de distribuição e de condições ambientais para determinada espécie possibilita prever os locais nos quais essas espécies podem ser encontradas, tanto em tempo pretérito quanto no futuro (Diniz-Filho *et al.*, 2008). Especificamente, para *G. lingulata*, *G. monostachia* e *G. Sanguínea*, a modelagem preditiva para as espécies revela uma redução drástica nas áreas de ocorrência no nordeste do Brasil (Domínio Atlântico), principalmente nas Serras Úmidas do Ceará. Este fato demonstra a importância de se estabelecer metas conservacionistas mais eficientes para esta região, que vem se mostrando uma região detentora de uma elevada diversidade de espécies de bromélias (Versieux *et al.*, 2013) e que sofre intensa ação do extrativismo local, com espécies sendo comercializadas de forma indiscriminada. Aliado a isso, estudos que vem sendo realizados com foco na reprodução de bromélias nessa região por Fortunato (2013).

Fortunato (2013) estudando a biologia reprodutiva em espécies de Bromeliaceae nas serras úmidas do Ceará constatou que populações de *G. sanguinea* apresentam sistema reprodutivo por cleistogamia, esse mecanismo reprodutivo pode estar associado às condições ambientais e por estar inserida em um ambiente isolado. Reforçando assim a urgência de medidas conservacionista que evitem a extinção local das espécies de Bromeliaceae em curto prazo.

### **Considerações finais**

As espécies do gênero *Guzmania* apresentaram uma distribuição neotropical, destas 70% com distribuição restrita e 30% de distribuição ampla, sendo 3% com disjunção no nordeste do Brasil. Essa distribuição está associada a ambientes com maior precipitação e algumas espécies estão restritas a ambientes de elevada altitude.

Na América Central e nos Andes estão localizados os centros de maiores riqueza e diversidade das espécies concentrando a maioria dos *táxons*, seguidos da Amazônia, Escudo das Guianas e as Serras Úmidas (Baturité e Maranguape) do estado do Ceará. A modelagem prevê uma redução nas áreas de ocorrência das espécies, principalmente nas Serras Úmidas do Ceará. Diante dessas informações evidenciamos a necessidade de medidas conservacionistas eficientes para a região.

## Referências

- Ab'Sáber A. 1990. Um plano diferencial para o Brasil. *Estudos Avançados*, v.4 (9).
- Andrade-Lima D. 1964. Contribuição a dinâmica da flora do Brasil. *Arquivo Instituto Ciência da Terra*, 2, 15-20.
- Andrade-Lima D. 1966. Contribuição ao paralelismo da flora amazônico-nordestina. *Boletim Técnico IPA*, 19, 1-30.
- Andrade-Lima D. 1982. *Present-day forest refuges in Northeastern Brazil*. In: Prance GT ed. *Biological diversification in the tropics*. New York: Columbia University Press. 247–251.
- Barbará T, Martinelli G, Fay MF, Mayo SJ, Lexer C. 2007. Population differentiation and species cohesion in two closely related plants adapted to neotropical high-altitude ‘inselbergs’, *Alcantarea imperialis* and *Alcantarea geniculata* (Bromeliaceae). *Molecular Ecology* 16:1981-1992.
- Barbará T, Martinelli G, Palma-Silva C, Fay MF, Mayo SJ, Lexer C. 2009. Genetic relationships and variation in reproductive strategies in four closely related bromeliads adapted to neotropical ‘inselbergs’: *Alcantarea glaziouana*, *A. regina*, *A. geniculata* and *A. imperialis* (Bromeliaceae). *Annals of Botany* 103:65-77.
- Barfuss MHJ, Samuel R, Till W, Stuessy T. 2005. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany* 92:337-351.
- Behling H, Valverde-Jiménez A, Niccolini G. 2007. Late quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil inferences from marine core GeoB3104-1. *Quaternary Science Reviews*, 19: 981-994.
- Benzing, D.H. 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge. 354p
- Benzing, D.H. 1994. How much is known about Bromeliaceae in 1994? *Selbyana* 15: 1-7.
- Benzing DH. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climate Change*, 39, 519–540.
- Benzing DH. 2000. *Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, 690 pp.

- Betancur J, Jaramillo. 1998. Distribucion de la familia Bromeliaceae em dos vertentes andinas del sur de Colombia. *Selbyana*, v.19, (1): 52-65.
- Bigarella JJ, Andrade-Lima D. 1982. Paleoenvironmental changes in Brazil. *Biological diversification in the tropics* (ed. por G.T. Prance), pp. 27-40. Columbia University Press, New York.
- Bigarella JJ, Andrade-Lima D, Riehs PJ. 1975. Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de alguma espécies vegetais e animais no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciência*, 47, 411-464.
- Borges-Nojosa DM, Caramaschi U. 2003. Composição e análise comparativa da diversidade e das afinidades biogeográficas dos lagartos e anfisbenídeos (Squamata) dos brejos nordestinos. *Ecologia e conservação da Caatinga* (ed. by I.R. Leal, M. Tabarelli and J.M.C. Silva), pp. 463–512. Editora Universitária-UFPE, Recife.
- Brown KR. 1982. Paleoecology and regional patterns of evolution in Neotropical forest butterflies. In: Prance GT ed. *Biological diversification in the tropics*. New York: Columbia University Press. 255–308.
- Brown AD. 1990. El epifitismo en las selvas montañas del Parque Nacional “El Rey”, Argentina: Composición florística y patrón de distribución. *Rev. Biol. Trop.* 38: 155-166.
- Brown AD, Kappelle M. 2001. Introducción a los bosques nublados del Neotrópico: una síntesis regional. *Bosques nublados del neotrópico* (ed. by M. Kappelle and A.D. Brown), pp. 25–40. INBio, Santo Domingo de Heredia.
- Bush MB, Oliveira PE de. 2006. The rise and fall of the refugial hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biota Neotropica* 6: 1–17.
- Burnham RJ, Graham A. 1999. The history of Neotropical vegetation: new developments and status. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 546–589.
- Breier TB. 1999. Florística e ecologia de epífitos vasculares em uma Floresta Costeira do Sul do Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

- Cabrera AL, Willink A. 1973. *Biogeografia da América Latina*. Washington, D.C.: Secretariat General OEA.
- Cracraft J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South America avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36: 49–84.
- Cracraft J, Prum RO. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution* 42: 603–620.
- Carnaval AC, Moritz C. 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal Biogeograph* 35:1187–1201
- Campanili M, Prochnow M. 2006. Mata Atlântica: uma rede pela floresta. Brasília: RMA.
- Cascante-Marín A, Von Meijenfeldt N, de Leeuw HMH, Wolf JHD, Oostermeijer JGB, Den Nijs JCM. 2009. Dispersal limitation in epiphytic bromeliad communities in a Costa Rican fragmented montane landscape. *Journal of Tropical Ecology* 25: 63-73.
- Cavallari MM, Forzza RC, Veasey EA, Zucchi MI and Oliveira GCX. 2006. Genetic variation in three endangered species of *Encholirium* (Bromeliaceae) from Cadeia do Espinhaço, Brazil, detected using RAPD Markers. *Biodiversity and Conservation* 15:4357-4373.
- Coates AG, Obando JA. 1996. The geologic evolution of the central American Isthmus. In: Jackson, J.B.C., Budd, A.F., Coates, A.G. (Eds.), *Evolution and Environment in Tropical America*. Univ. Chicago Press, Chicago, pp. 21 – 56.
- Coates AG, Jackson JBC, Collins LS, Cronin TM, Dowsett HJ, Bybell LM, Jung P, Obando JA. 1992. Closure of the Isthmus of Panama: the near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 104, 814 – 828.
- Cole MM. 1960. Cerrado, caatinga and pantanal: The distribution and origin of the savanna vegetation of Brazil. *Journal of Biogeography*, 22:1023-1034.
- Colinvaux PA, Oliveira PE de, Bush MB. 2000. Amazonian and Neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews* 19: 141–169.



- Clinebell RR, Phillips OL, Gentry AH, Stark N, Zuuring H. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation*, 4:56-90.
- Diniz-Filho JAF, Rangel TFLVB, Bini LM. 2008. Model selection and information theory in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 479–488.
- Franklin J. 2009. *Mapping species distributions: spatial inference and predictions*. Cambridge, Cambridge University Press, 329 p.
- Fiaschii P, Pirani JR. 2009. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal Systematic and Evolution* 47: 477–496
- Freschi L, Takahashi CA, Cambui CA, Semprebom TR, Cruz AB, Mito PT, Versieux LM, Calvente A, Latansio-Aidar SR, Aidar MPM, Mercier H. 2010. Specific leaf areas of the tank bromeliad *Guzmania monostachia* perform distinct functions in response to water shortage. *Journal of Plant Physiology*, 167: 526-533.
- Figueiredo MA. 1997. A cobertura vegetal do Estado do Ceará (unidades fitoecológicas). Pp. 28-29. In: Governo do Ceará (Org.). **Atlas do Ceará, vol. 1**. Fortaleza, Edições IPLANCE.
- Forzza RC., org., et al. INSTITUTO DE PESQUISAS JARDIM BOTÂNICO DO RIO DE JANEIRO. Catálogo de plantas e fungos do Brasil [online]. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio: Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2010. 871 p. Vol. 1. ISBN 978-85- 8874-242-0. Available from SciELO Books <http://books.scielo.org>
- Forzza RC.; Costa, A.; Siqueira Filho, J.A.; Martinelli, G.; Monteiro, R.F.; Santos-Silva, F.; Saraiva, D. P.; Paixão-Souza, B.; Louzada, R.B.; Versieux, L. *Bromeliaceae* in **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB6092>>. Acesso em: 11 Ago. 2015
- Fontoura T. 1995. Distribution patterns of five Bromeliaceae genera in Atlantic rainforest, Rio de Janeiro State, Brazil. *Selbyana* 16: 79-93.
- Fortunato MEM. 2013. Ecologia floral e reprodutiva de espécies de Bromeliaceae de remanescentes florestais em serras úmidas do estado do Ceará. 104p. Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Dissertação. Orientador Christiano Franco Verola.

- García-Franco CM, Peters. 1987. Patrón espacial y abundancia de *Tillandsia* spp. a través de un gradiente altitudinal en los altos de Chiapas, México. *Brenesia* 27: 35-45.
- Gaston KJ. 2009. Geographic range limits: achieving synthesis. *Proceedings of The Royal Society*, 276: 1395-1406.
- Gentry 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals Missouri Botanical Garden* 69: 557-593.
- Gentry AH, Dodson CH. 1987a. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanic Gardens*, 74, 205–233.
- Gentry AH, Dodson CH. 1987b. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*, 19, 149–156.
- Gentry AH. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v.75(1): 1-34.
- Givnish TJ, Renner SR. 2004. Tropical intercontinental disjunctions: Gondwana breakup, immigration from the Boreotropics, and transoceanic dispersal. *International Journal of Plant Sciences* 165: S1–S6.
- Givnish TJ, Barfuss, MHJ, Ee BV, Riina R, Schulte K, Horres R, Gonsiska PA, Jabaily RS, Crayn DM, Smith JAC, Winter K, Brown GK, Evans TM, Holst BK, Luther H, Till W, Zizka G, Berry PE, Sytsma KJ. 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, 98(5): 872-895.
- Gómez MA, Winkler S. 1991. Bromelias en manglares del Pacífico de Guatemala. *Rev. Biol. Trop.* 39: 207- 214.
- Gómez P., L.D. 1986. Vegetación de Costa Rica. Apuntes para una biogeografía costarricense, p. 1-328. *In* L.D. Gómez P. (ed.). Vegetación y clima de Costa Rica. vol. 1. Universidad Estatal a Distancia, San Jose, Costa Rica.

- Grant JR, Maas PJM, Struwe L. 2006. *Yanomamua araca* (Gentianaceae), a new genus and species from Serra do Aracá, an outlier of the Guayana region in Amazonas state, Brazil. *Harvard Papers in Botany* 11: 29–37.
- Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131–137.
- Hijmans RJ, Guarino L, Bussink C, Mathur P, Cruz M, Barrentes I, Rojas E. 2012. DIVA-GIS: A geographic information system for the analysis of species distribution data. Versão 7.5.
- Holst BK. 2003. Bromeliaceae. In: Steyermark *et al.* (ed.). Flora of the Venezuelan Guayana (Araliaceae-Cactaceae). Vol. 1. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Hoorn C. 1993. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 105, 267.
- Hoorn C, Wesselingh FP, Ter-Steege H *et al* 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330:927–931
- Irume MV, Morais MLCS, Zartman CE, Amaral IL. 2013. Floristic composition and community structure of epiphytic angiosperms in a terra firme forest in central Amazonia. *Acta Botanica Brasilica* 27: 378-393.
- Insel N, Poulsen CJ, Ehlers TA. 2009. Influence of the Andes Mountains on South American moisture transport, convection, and precipitation. *Climate Dynamics*, [doi:10.1007/s00382-009-0637-1](https://doi.org/10.1007/s00382-009-0637-1).
- Kelly DL, Tanner EVJ, Nic Lughada EM, Kapos V. 1994. Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography*, 21, 421–440.
- Kessler M. 2001. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1897– 1921.
- Koch AK, Santos JUM, Ilkiu-Borges AL. 2013. Bromeliaceae epífitas de uma área de conservação da Amazônia brasileira. *Rodriguésia* 64: 17-24.
- Küper W, Kreft H, Köster N, Nieder J, Barthlott W. 2004. Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *Journal of Biogeography*, 31, 1477–1487.

- Leme EMC, Marigo, LC. 1993. Bromélia na natureza. Marigo Comunicação Visual Ltda, Rio de Janeiro.
- Loiselle BA, Jorgensen PM, Consiglio T, Jiménez I, Blake JG, Lohmann LG, Montiel OM. 2008. Predicting species distributions from herbarium collection sampling influence model outcomes? *Journal of Biogeography*. 35, 102-116.
- Linhares-Palomino R, Kessler M. 2009. The role of dispersal ability, climate and spatial separation in shaping biogeographical patterns os phylogenetically distant plant groups in seasonally dry Andean forests of Bolivia. *Journal of Biogeography*, 36: 280-290.
- Luther HE. 2010. An alphabetical list of bromeliad binomials. Twelfth edition. Sarasota Bromeliad Society and Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota, Fla.
- Luna VI, Almeida L, Villers L, Lorenzo L. 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 48: 35–56.
- Luna VI, Almeida L, Llorente J. 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, estados de Morelos y México. *Anales Instituto de Biología UNAM Serie Botánica* 59: 63–87.
- Luna VI, Ocegueda S, Alcántara O. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Instituto de Biología UNAM Serie Botánica* 65: 31–62.
- Magalhães R, Versieux LM, Calvente A. 2014. *Aechmea muricata* (Arruda) L.B. Sm. (Bromeliaceae: Bromelioideae), Northeastern Brazil. *Check List*, v. 10(2): 434-435.
- Magurran AE. 2004. **Measuring Biological Diversity**. Blackwell Publishing, Oxford.
- Martinelli G. 1997. Biologia reprodutiva de Bromeliaceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima, pp. 213-250. In: Lima, H. C. & Guedes-Bruni, R. R. (org.). Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em Mata Atlântica. *Instituto de Pesquisas do Jardim Botânico*, Rio de Janeiro.

- Martinelli G. 2006. Manejo de populações e comunidades vegetais: um estudo de caso de conservação de Bromeliaceae, pp. 479-504. In: **Biologia da Conservação: Essências**. Rocha CFD, Bergallo HG, Sluys MV, Alves MAS, Eds. Rima – Rio de Janeiro.
- Martinelli G, Magalhães CV, Gonzalez M, Leitman P, Piratininga A, Costa AF, Forzza RC. 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica Brasileira: Lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* 59 (1): 209-258.
- Merwin MC, Rentmeester SA, Nadkarni NM. 2003. The influence of host tree species on the distribution of epiphytic bromeliads in experimental monospecific plantations, La selva, Costa Rica. *Biotropica* 35(1): 37-47.
- McLoughlin S. 2001. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany* 49: 271-300.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GA, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Morrone JJ. 2014. Biogeographical regionalization of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782: 1-110
- Morley RJ. 2003. Interplate dispersal paths for megathermal angiosperms. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 5-20.
- MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE (MMA). 2008. Áreas prioritárias para a conservação, uso sustentável e repartição de benefícios da Biodiversidade Brasileira: atualização -Portaria MMA n. 9, de 23 de janeiro de 2007. 2ª ed. Brasília: MMA/SBF.
- Nieder J, Engwald S, Barthlott W. 1999. Patterns of Neotropical epiphyte diversity. *Selbyana*, 20, 66–75.
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA. 1995. A study of the origin of Central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinb J Bot* 52:41–194
- Pabst GFJ, Dungs F. 1975. **Orchidaceae Brasiliensis**. v.1. Hildesheim: Kurt Schmiersow
- Palma-Silva C, Lexer C, Paggi GM, Barbará T, Bered F, Bodanese-Zanettini MH. 2009. Range-wide patterns of nuclear and chloroplast DNA diversity in *Vriesea gigantea* (Bromeliaceae), a Neotropical forest species. *Heredity* 103:503-512.

- Pennington RT, Dick CW. 2004. The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B: Biological Sciences* 359: 1611-1622.
- Prance GT. 1982. A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 594–624.
- Prance GT. 1982. *Forest refuges: evidence from woody angiosperms*. Biological diversification in the tropics (ed. by G.T. Prance), pp. 137–158. Columbia University Press, New York.
- Prado DE, Gibbs PE. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902–927.
- Picado C. 1911. Les broméliacées épiphytes comme milieu biologique. *Compt. Rend. Acad. Sci.* 153: 960- 963.
- Picado C. 1913. Les broméliacées epiphytes considérées comme milieu biologique. *Bull. Sci. France Belgique* 47:1-398.
- Quaresma AC, Medeiros TDS. 2009. As bromélias. Pp.71-77 In: M.A.G. Jardim (org.), *Diversidade biológica das Áreas de Proteção Ambiental Ilhas do Combu e Algodual-Maiandeuá, Pará, Brasil*. Belém, MPEG/MCT/CNPq (Coleção Adolpho Ducke).
- Quaresma AC, Jardim MA. 2012. Diversidade de Bromeliáceas epífitas na Área de Proteção Ambiental Ilha do Combu, Belém, Pará, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* v. 26(2): 290-294.
- Quaresma AC, Jardim MA. 2012. Fitossociologia e Distribuição Espacial de Bromélias epifíticas em uma Floresta de Várzea Estuarina Amazônica. *Brazilian Journal of Biosciences*. v.11(1):1-6.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Raven PH.; Axelrod DI. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 539–673.

Rizzini CT. 1997. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. 2ª Edição. Âmbito Cultural Edições Ltda, Rio de Janeiro.

Rocha PK. 2005. Desenvolvimento de bromélias cultivadas em ambientes protegidos com diferentes alturas e níveis de sombreamento. 84 p. (Dissertação de Mestrado). Escola superior de agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.

Rossi MR, Mendez VH, Monge-Nájera J. 1997. Distribution of Costa Rica epiphytic bromeliads and the holdridge life zone system. *Revista Biologia Tropical*, v.45(3): 1021-1031.

Tabarelli M, Santos AMM. 2004. Uma breve descrição sobre a história natural dos brejos nordestinos. Pp. 99-110. In: K.C. Pôrto; J.J.P. Cabral & M. Tabarelli (orgs.). Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, ecologia e conservação. Brasília, Ministério do Meio Ambiente.

Toledo VM. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: Prance GT, ed. *Biological diversification in the tropics*. New York, NY: Columbia University Press, 93–111.

Safford HF. 2007. Brazilian Páramos IV. Phytogeography of the campos de altitude. *Journal of Biogeography*, 34:1701-1722.

Sarthou C, Samadi S, Boisselier-Dubayle MC. 2001. Genetic structure of the saxicole *Pitcairnia geyskesii* (Bromeliaceae) on inselbergs in French Guiana. *American Journal of Botany* 88:861-868.

Sheth SN, Lohmann LG, Consiglio T, Jiménez I. 2008. Effects of detectability on estimates of geographic range size in Bignoniaceae. *Conservation Biology*, v.22(1): 200-211.

Shepherd GJ. 2010. Fitopac Shell versão 2.1.2. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. Departamento de Botânica.

Silva JMC da; Castelletti CHM. 2003. Status of the biodiversity of the Atlantic forest of Brazil. In: Galindo-Leal C, Câmara IG eds. *The Atlantic forest of South America*. Washington, D.C.: Center for Applied Biodiversity Science and Island Press. 43–59.

Simpson BB, Haffer J. 1978. Speciation patterns in the amazonian forest biota. *Annual Reviews Ecology Systematic*, 9: 497-518.

- Siqueira MF; Durigan G. 2007. Modelagem da distribuição geográfica de espécies lenhosas de cerrado no Estado de São Paulo. *Brazilian Journal of Botany*, v.30 (2).
- Soberón JM. 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, 33:159-167.
- Sousa GM, Wanderley MGL. 2007. *Aechmea rodriguesiana* (L.B. Sm) L.B. Sm. (Bromeliaceae) uma espécie endêmica da Amazônia. *Acta Amazonica* 37(4): 517-520.
- Siqueira Filho JA; Leme MC. 2006. Fragmentos de Mata Atlântica do Nordeste: Biodiversidade, Conservação e suas Bromélias. Andrea Jakobson Estúdio, Rio de Janeiro. Pp. 406.
- Schäffer WB, Prochnow M. 2002. A Mata Atlântica e você: como preservar, recuperar e se beneficiar da mais ameaçada floresta brasileira. Apremavi, Brasília, Brasil, 156p.
- Smith LB. 1934. Geographical evidence on the lines of evolution in Bromeliaceae. *Bot Jahrb Syst, Pflanzengesch Pflanzengeogr* 66:446-468.
- Smith LB, Downs RJ. 1974. Bromeliaceae (Pitcarnioideae). *Flora Neotropica Monograph* 14:1-662.
- Smith LB, Downs RJ. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* 14: 663–1492.
- Smith LB, Downs RJ. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). In: *Flora Neotropica Monograph* 14. Hafner Press, New York, pp 1658-1660.
- Tabarelli M, Melo MDVC, Lira, OC. 2006. Os estados da Mata Atlântica: Nordeste. In *Mata Atlântica uma rede pela floresta* (M. Campanili & M. Prochnow, eds.). RMA, Brasília, p.149-164.
- Till W. 2000. *Tillandsia* and *Racinaea*. Pp. 573–585 in: *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*, ed. D. H. Benzing. Cambridge: Cambridge University Press
- Veloso HP, Rangel Filho ALR, Lima JCA. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 1991. 124 p



- Verola FC. 2008. Estudos Biosistemáticos em Espécies de *Hoffmannseggella* H.G. Jones (Orchidaceae: Laeliinae) ocorrentes em Complexos Rupestres de Altitudes. Tese de dDoutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Versieux LM, Wendt T. 2006. Checklist of Bromeliaceae of Minas Gerais, Brazil with notes on taxonomy and endemism. *Selbyana* 27: 107-146.
- Versieux LM, Wendt T. 2006. Checklist of Bromeliaceae of Minas Gerais, Brazil, with notes on taxonomy and endemism. *Selbyana* 27: 107-146.
- Versieux LM, Wendt T. 2007. Bromeliaceae diversity and conservation in Minas Gerais state, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 16:2989-3009.
- Versieux LM, Wendt T, Louzada RB, Wanderley MGL. 2008. Bromeliaceae da Cadeia do Espinhaço. *Megadiversidade* 4:98-110.
- Versieux LM, Wanderley MGL. 2008. A new species of *Vriesea* Lindl. (Bromeliaceae, Tillandsioideae) from serra da Canastra, Minas Gerais State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 22: 71-74.
- Versieux LM, Wanderley MGL. 2009. *Vriesea piscatrix* (Bromeliaceae): uma nova epífita da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. *Hoehnea* 36:455-458.
- Versieux LM, Tomaz EC, Fortunato M, Verola C. 2013. A new yellow-flowered ornithophilous *Vriesea* and an illustrated collection of the bromeliads from Pico Alto, Serra do Baturité, Ceará State, Northeastern Brazil. *Phytotaxa* 117(2): 42-50.
- Urrego DH, Silman MR, Bush MB. 2005. The Last Glacial Maximum: stability and change in a western Amazonian cloud forest. *Journal of Quaternary Science*, 20 (7-8): 693-701.
- Waechter JL. 1992. O epifitismo vascular na planície costeira do Rio Grande do Sul. Tese de Doutorado. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 163p.

## ANEXO

**Tabela 1.** Espécies de *Guzmania* Ruiz & Pav. Analisadas no presente estudo apresentando detalhes da distribuição em domínios fitogeográficos e áreas de ocorrência, baseado nas redes de Herbários do CRIA. Acrônimos adotados para os domínios Fitogeográficos e províncias de Cabrera e Willink, (1973): (DA = Domínio Amazônico, PP = Província Pacífico, PA= Província Amazônica, PR = Província Páramo; DAP = Domínio Andino-Patagônico, PAA = Província Altoandina, PAT= Província Atlântica; PS= Província Sabana; DG = Domínio das Guianas, PG = Província da Guiana, PPU = Província de Punan, PV= Província Venezuelana; DC=Domínio do Caribe, PC = Província do Caribe, PFMM=Província Floresta Montana Mesoamericana; DCh= Domínio do Chaco, PCa=Província Caatinga) e área de ocorrência (País/Estado).

Padrão de distribuição Espécie	Domínio: Província	Área de ocorrência
<b>Espécies com distribuição restrita</b>		
<i>G. donnellsmithii</i> Mez ex Donnel Smith	DA: PP	Nicaragua
<i>G. rhonhofiana</i> Harms	DA: PP	Costa Rica
<i>G. rosea</i> L.B. Smith	DA: PP	Panamá
<i>G. sprucei</i> (André) L.B. Smith	DA: PP	Costa Rica
<i>G. alborosea</i> H.E. Luther ●	DA: PA	Equador: Pastaza
<i>G. bakeri</i> (Wittm.) Mez	PP	Equador: Esmeraldas
<i>G. cuatrecasasii</i> L.B. Smith	PP	Colômbia: Antioquia
<i>G. foetida</i> Rauh +	PR	Equador
<i>G. longibracteata</i> Betencur & Salina	PA	Colômbia: Mitú
<i>G. pearcei</i> (Baker) L.B. Smith	PP	Colômbia: Chocó
<i>G. triangularis</i> L.B. Smith	PP	Colômbia: Antioquia
<i>G. variegata</i> L.B. Smith	DAP: PAA	Equador, Peru: Huancabamba
<i>G. scherzeriana</i> Mez	PP	Colômbia
<i>G. brasiliensis</i> Ule	DA: PA	Brasil: Amazonas, Roraima, Amapá e Rondônia
<i>G. calothyrsus</i> Mez*	PA	Brasil: Amazonas
<i>G. melinonis</i> Regel	PA	Brasil: Acre e Amazonas
<i>G. minor</i> Mez	PA	Brasil: Pará; Amapá

<i>G. nubicola</i> L.B. Smith	PA	Brasil: Amazonas
<i>G. patula</i> Mez & Wecklé	PA	Brasil: Amazonas
<i>G. wittmackii</i> (André) André ex Mez	PA	Bolívia
<i>G. squarrosa</i> (Mez & Sodiro) L.B. Smith & Pittendr.	PA	Venezuela: Amazonas
<b>Espécies com distribuição ampla</b>		
<i>G. altsonii</i> L.B. Smith	<b>DA:</b> PA <b>DG:</b> PG	Equador Venezuela: Amazonas, Bolívar; Guiana
<i>G. roezlii</i> (E. Morren) Mez	<b>DAP:</b> PAA, PPU <b>DA:</b> PA	Colômbia: Amazonas; Equador: Napo; Peru: Pasco; Bolívia: La Paz Venezuela: Amazonas e Delta Amacuro Brasil: Amazonas
<i>G. vittata</i>	<b>DA:</b> PA	Colômbia: Mitú Brasil: Acre e Amazonas.
<i>G. coriostachya</i> ((Griseb.) Mez)	<b>DA:</b> PP, PV, PR, PA	Panamá: Chiquirí, Costa Rica: Guanacaste Colômbia: Amazonas; Equador: Napo e Morona-Santiago; Venezuela: Anzoategui e Yaracuy
<i>G. sanguinea</i> (André) André ex Mez ■	<b>DC:</b> PFMM <b>DA:</b> PP, PA <b>DAP:</b> PAA <b>DCh:</b> PCa	Costa Rica: Guanacaste, Puntarenas - Isla del Coco; Panamá: Chiquirí Colômbia: Nariño; Equador: Esmeraldas, Pichincha, Pastaza; Peru: Loreto Venezuela; Caribe: Trinidad e Tobago, Tobago Brasil: Ceará (Serras Úmidas)
<i>G. dissitiflora</i> (Andre) L.B. Smith	<b>DC:</b> PFMM <b>DAP:</b> PAA <b>DA:</b> PP, PA, PS	Costa Rica: Cartago, Alajuela; Panamá: Colón, Chiquirí, Darien, Bocas del Toro Colômbia; Equador: Quito, Garchi;

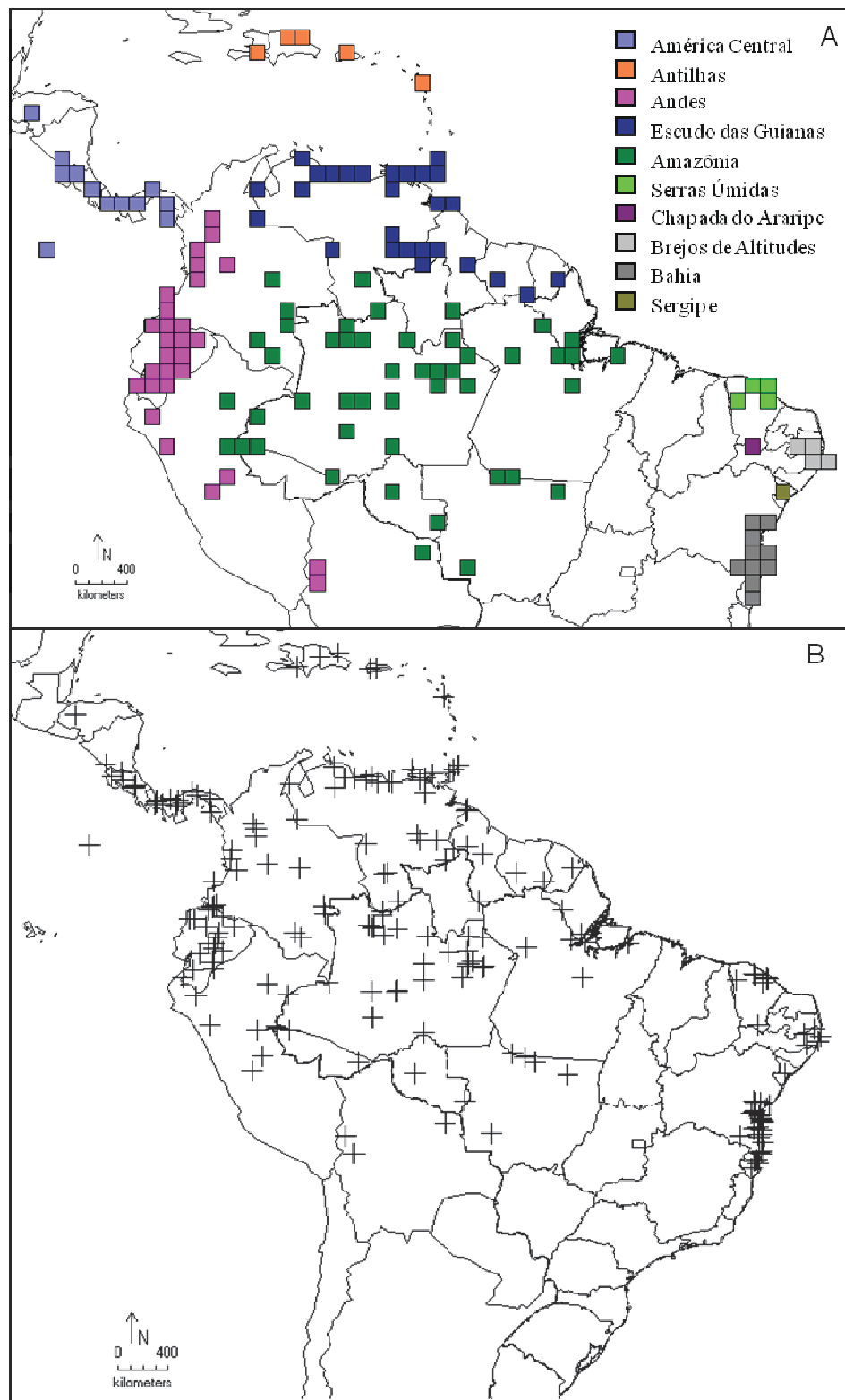
		Brasil: Acre.
<i>G. musaica</i> Mez	<b>DA:</b> PP, PA	Panamá Brasil: Amazonas
<i>G. lingulata</i> (L.) Mez	<b>DC:</b> PC <b>DA:</b> PP, PS, PG PA, PAT <b>DAP:</b> PAA <b>DCh:</b> PCa	Panamá República Dominicana: Samaná; Porto Rico: Ciales; Caribe: Guadalupe Colômbia: Chocó; Equador: Pastaza, Pochincha; Bolívia: La Paz Venezuela: Amazonas, Bolívar, Gran Sabana, Sucre, Miranda. Brasil: Amapá, Amazonas, Bahia, Ceará (Serras Úmidas), Manaus, Mato Grosso, Pernambuco, Pará e Sergipe.
<i>G. monostachia</i> (L.) Rusby ex Mez ●	<b>DC:</b> PFMM <b>DAP:</b> PAA <b>DA:</b> PP, PA <b>DCh:</b> PCa	Honduras: Lago Yojoa; Costa Rica: Alajuela, Cartago; Panamá: Coclé, Ngöbe-Buglé Haiti: Porto Príncipe; República Dominicana; Puerto Rico; Caribe: Jamaica, Tobago Colômbia: Valle del Cuaca, Antioquia; Equador: Esmeraldas, Pastaza, Guayas; Peru: Cajamarca, Loreto; Bolívia: La Paz. Venezuela: Amazonas, Aragua, Falcon, Monagas, Nueva Esparta, Delta Amacuro, Zuilá, Tachira, Lara, Carabobo, Miranda. Brasil: Ceará (Serras Úmidas e Chapada do Araripe) e Pernambuco

*Status* de conservação IUCN: \* Menos Preocupante, ● Vulnerável, ■ Em Perigo, + Quase ameaçada

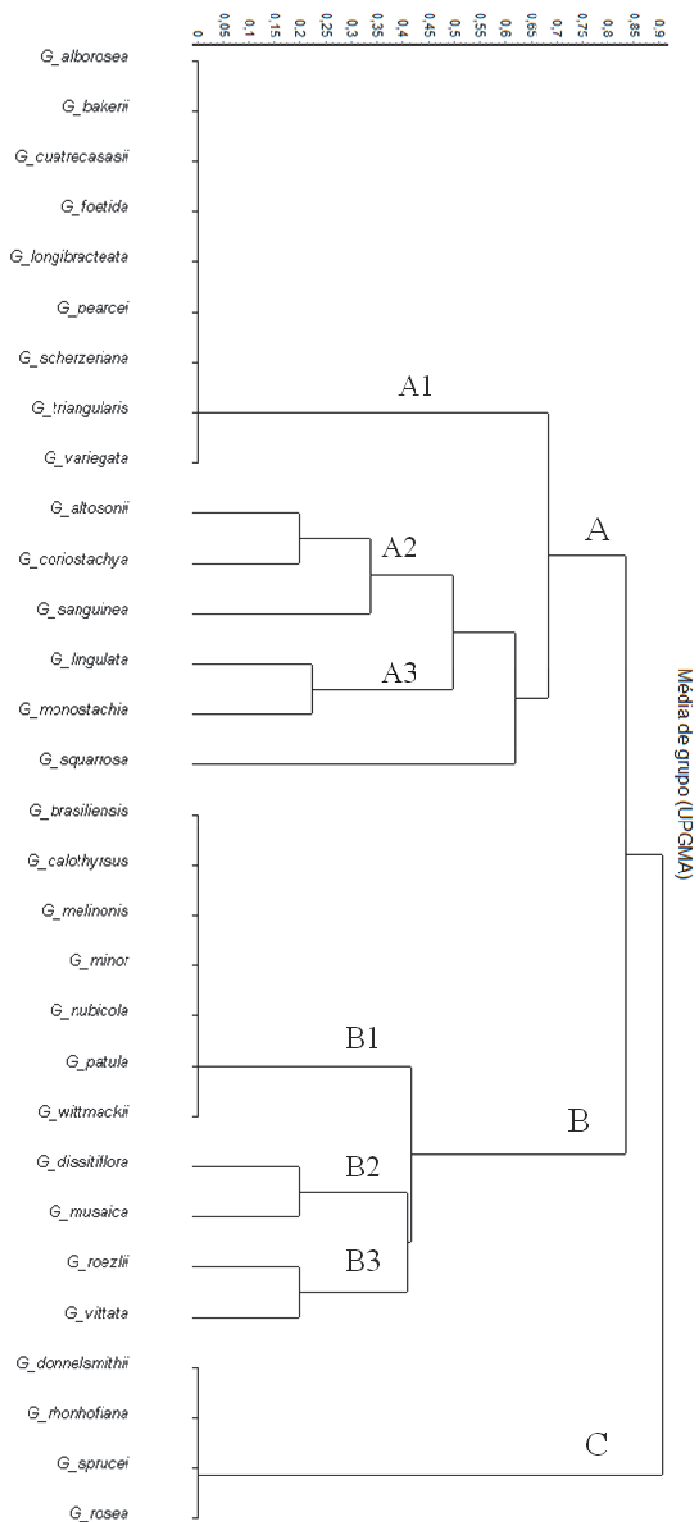
**Tabela 2.** Dados das variáveis ambientais extraídas dos pontos de ocorrência das espécies analisadas. Milímetros (mm), Metros (m) e Graus celsius (°C). \* Resultado significativo nas análises estatísticas.

<b>Grupo/Espécies</b>	<b>Altitude (mínima/máxima)</b>	<b>* Altitude média (m)</b>	<b>* Temperatura Média Anual (°C)</b>	<b>Variação de Temperatura Anual</b>	<b>Precipitação (mínima/máxima)</b>	<b>* Precipitação Anual (mm)</b>
<b>* Grupo A1</b>						
<i>G. alborosea</i>	-	465	24,1	11,3	213 - 332	3282
<i>G. bakeri</i>	-	890	21,6	9,5	132 - 385	3444
<i>G. cuatrecasasii</i>	-	2077	17,2	9,9	148 - 415	3588
<i>G. foetida</i>	-	1385	19,6	11,7	201 - 376	3160
<i>G. longibracteata</i>	-	186	25,6	11,7	174 - 368	3283
<i>G. pearcei</i>	-	78	26,2	9,1	462 - 888	7640
<i>G. scherzeriana</i>	-	49	25,6	7,9	240 - 567	4697
<i>G. triangularis</i>	-	791	23,3	12	99 - 462	4020
<i>G. variegata</i>	-	1876	18,1	12,9	30 - 308	3160
<b>* Grupo A2</b>						
<i>G. altsonii</i>	202 - 2018	1024	21,7	11,9	59 - 466	2746
<i>G. coriostachya</i>	48 - 3386	988	21,8	12,6	1 - 548	2157
<i>G. sanguinea</i>	48 - 2746	831	21,9	11,2	1 - 385	2061
<b>* Grupo A3</b>						
<i>G. lingulata</i>	7 - 4084	288	22,7	11,4	21 - 646	1773
<i>G. monostachya</i>	35 - 3162	700	24,3	12,4	12 - 476	1889
<i>G. squarrosa</i>	-	323	26,5	13,5		2614
<b>* Grupo B1</b>						
<i>G. brasiliensis</i>	18 - 591	138	26,2	11,9	152 - 355	2377
<i>G. calothyrsus</i>	-	62	26,9	10,4	97 - 347	2471

<i>G. melinonis</i>	145 - 382	218	25,9	13,1	39 - 388	2205
<i>G. minor</i>	9 - 172	63	26,2	11,2	40 - 381	2463
<i>G. nubicola</i>	-	74	26,3	10,2	166 - 327	2747
<i>G. patula</i>	-	138	26,6	10,7	178 - 355	3037
<i>G. wittmackii</i>	-	235	24,1	18,8	14 - 244	1402
<b>* Grupo B2</b>						
<i>G. dissitiflora</i>	145 - 2432	839	22,4	11,6	9 - 372	2872
<i>G. musaica</i>	39 - 1339	372	24,7	11,0	9 - 342	2391
<b>* Grupo B3</b>						
<i>G. roezlii</i>	35 - 4084	1208	21,1	13,6	7 - 453	2310
<i>G. vittata</i>	73 - 274	177	25,9	12,4	47 - 396	2604
<b>Grupo C</b>						
<i>G. donnellsmithii</i>	-	43	26,5	13,9	3 - 308	1441
<i>G. rhonhofiana</i>	-	2746	10,9	10,3	45 - 397	2638
<i>G. rosea</i>	-	1339	10,9	10,3	77 - 402	2638
<i>G. sprucei</i>	-	2746	19,4	11,9	45 - 397	2771

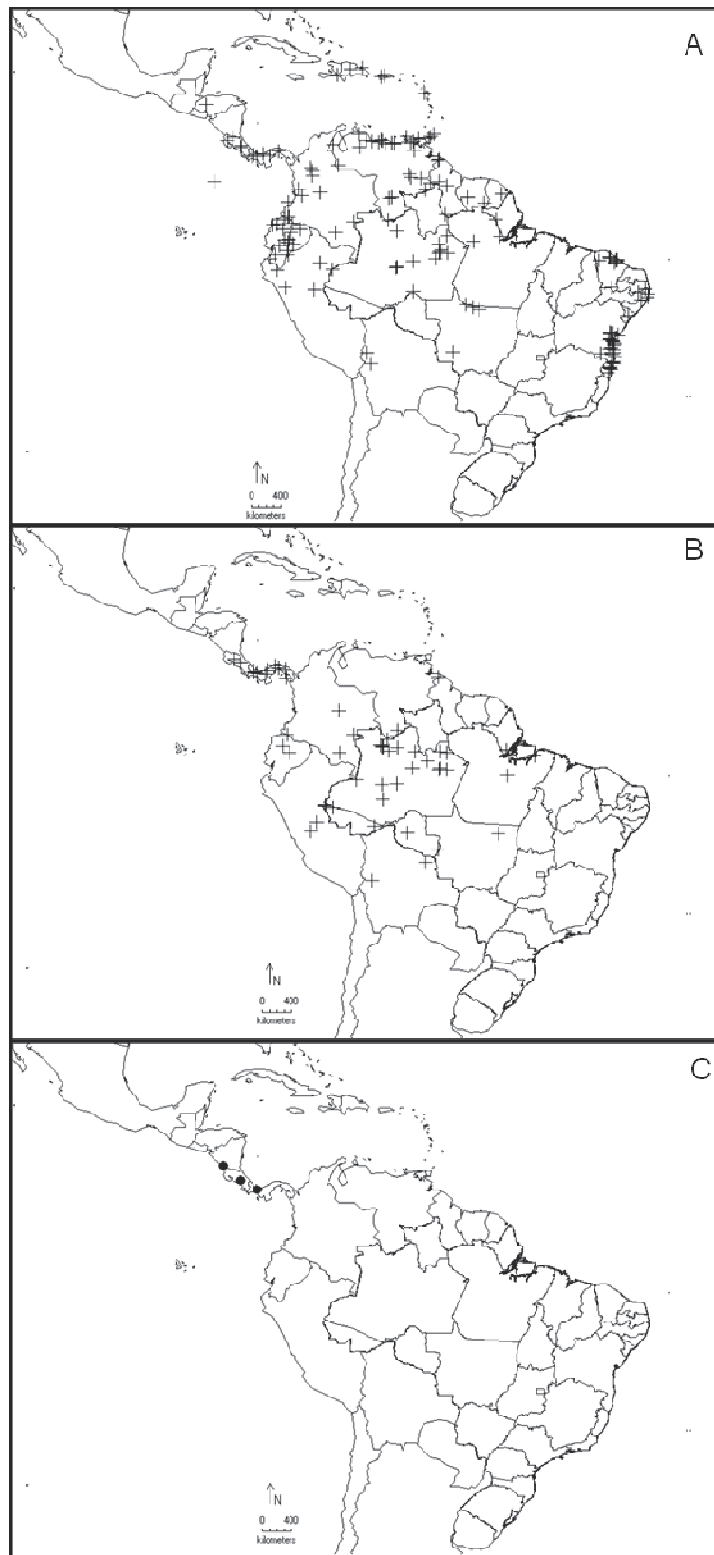


**Figura 1:** A - Mapa da região Neotropical mostrando as áreas de distribuição natural das espécies, quadrículas 1° x 1° cada; B - Distribuição geral do gênero *Guzmania*, baseado em redes de herbários do CRIA.

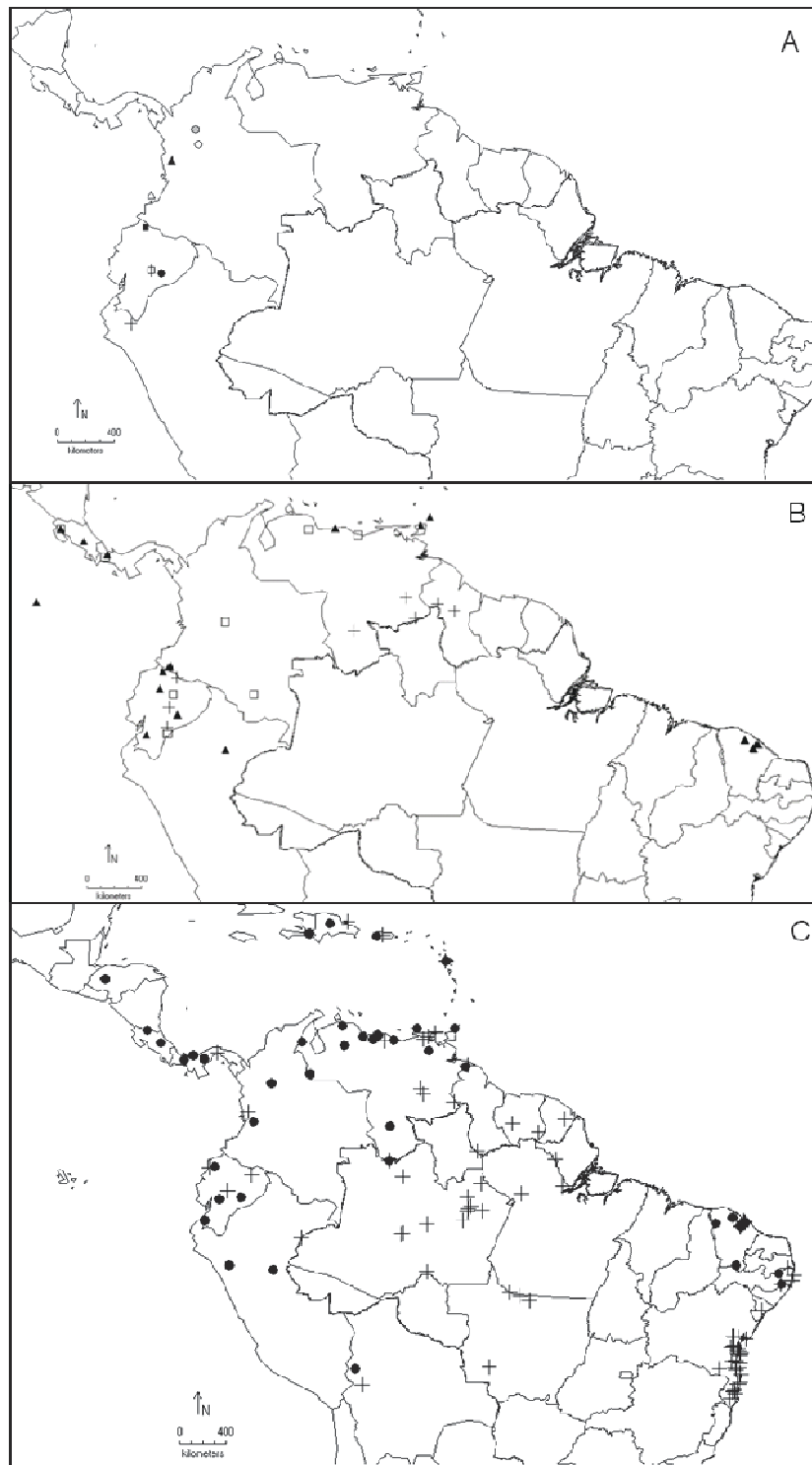


**Figura 2:** Dendrograma resultante da análise de similaridade baseada no Índice de Jaccard/UPGMA. Espécies da América Central, Andes, Antilhas, Escudo das Guianas, Amazônia, Serra Úmidas do Ceará, Chapada do Araripe, Brejos de Altitudes de Pernambuco, Sergipe, Bahia (A); América Central, Andes e Amazônia (B); América Central (C).

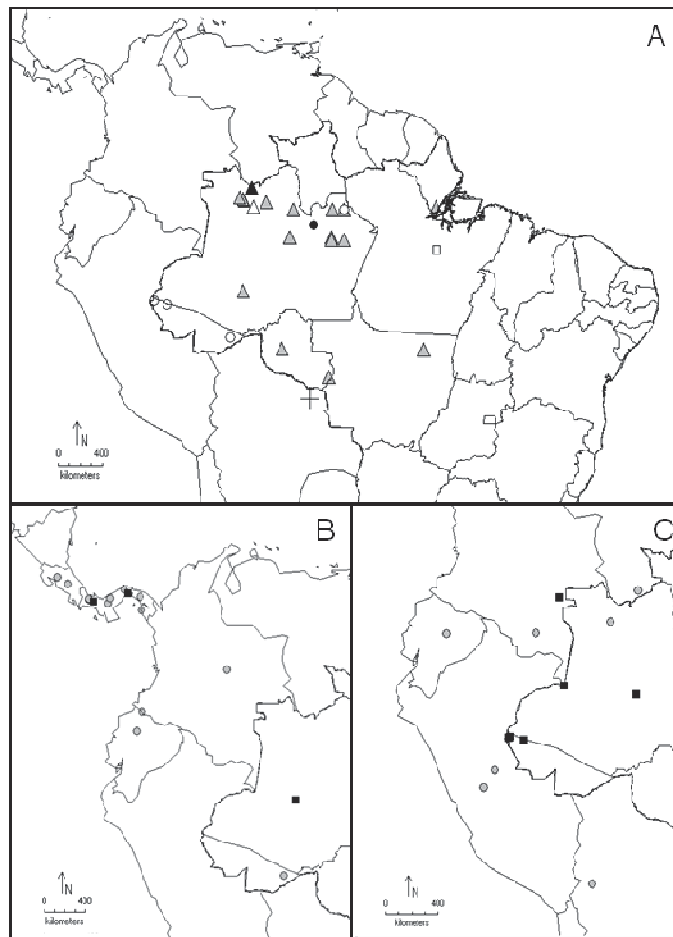




**Figura 3:** Mapas de distribuição geral para os blocos florísticos evidenciados pela análise de UPGMA. A - Bloco (A) distribuição ampla com disjunções no nordeste do Brasil; B – Bloco (B) distribuição na América Central, Andes, Escudo das Guianas e Amazônia; C – Bloco (C) distribuição restrita a América Central.



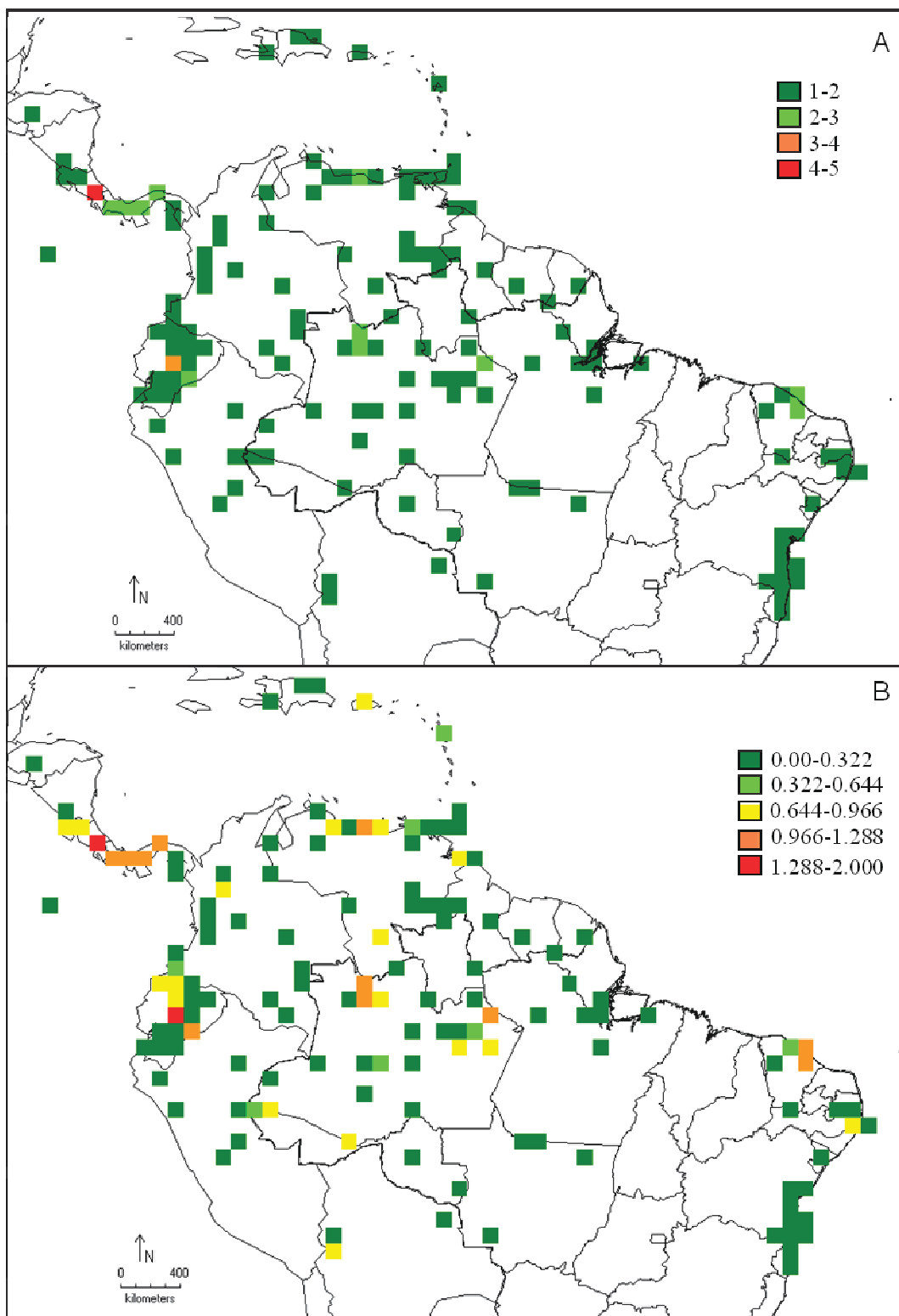
**Figura 4:** Bloco (A) distribuição ampla com disjunções no nordeste do Brasil. A – Bloco (A1) distribuição restrita aos Andes (●) *Guzmania alborosea*, (■) *G. bakeri*, (○) *G. cuatrecasasii*, (□) *G. foetida*, (▲) *G. pearcei*, (△) *G. scherzeriana*, (●) *G. triangularis*, (+) *G. variegata*; B – Bloco (A2) (+) *G. altsonii*, (□) *G. coriostachya*, (▲) *G. sanguinea*; C – Bloco (A3) (+) *G. lingulata*, (●) *G. monostachia*.



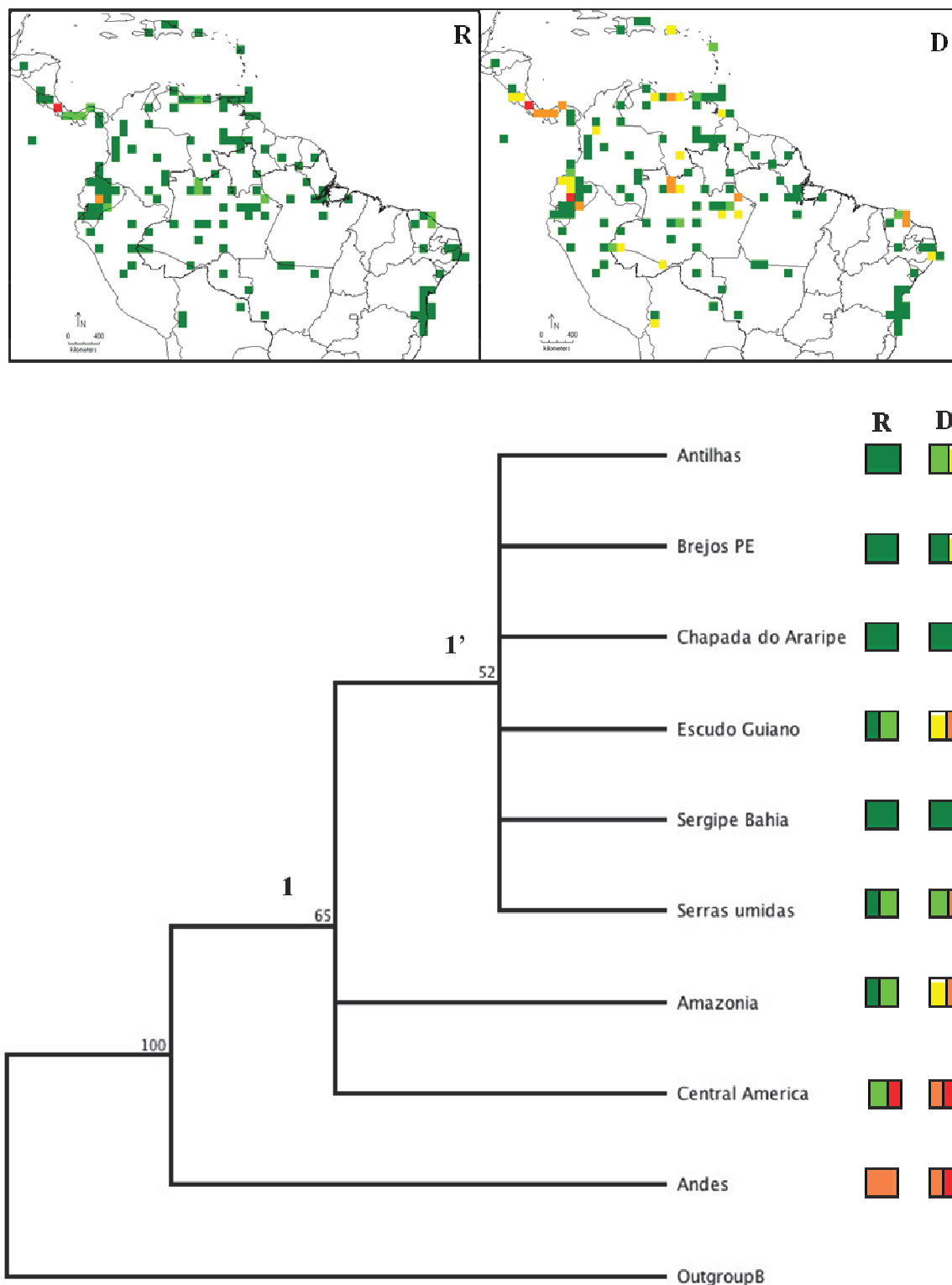
**Figura 5:** Bloco (B) distribuição contínua da América Central, Andes e Amazônia. A – Bloco (B1) restrita a Amazônia: (▲ ) *G. brasiliensis*, (●) *G. calothyrsus*, (○) *G. melinonis*, (□) *G. minor*, (Δ) *G. nubicola*, (▲) *G. patula*, (+) *G. wittmackii*; B – Bloco (B2) distribuição contínua América central, Andes e Amazônia: (●) *G. dissitiflora*, (■) *G. musaica*; C – Bloco (B3) distribuição Andes, Escudo das guianas e Amazônia (●) *G. roezlii*, (■) *G. vittata*.



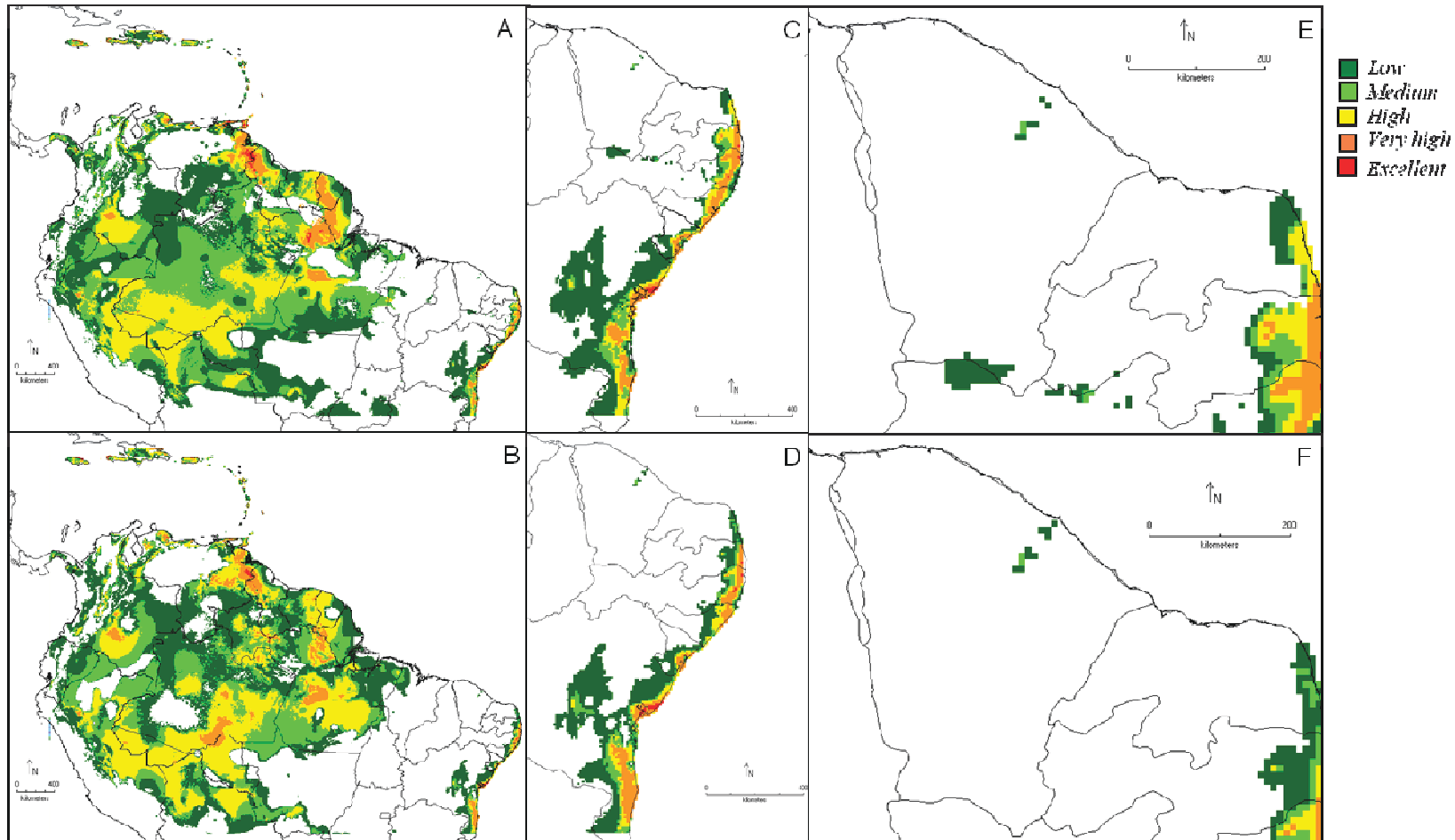
**Figura 6:** Bloco (C) América Central. (▲) *G. donnelsmithii*, (□) *G. rhonhofiana*, (■) *G. rosea*, (+) *G. sprucei*.



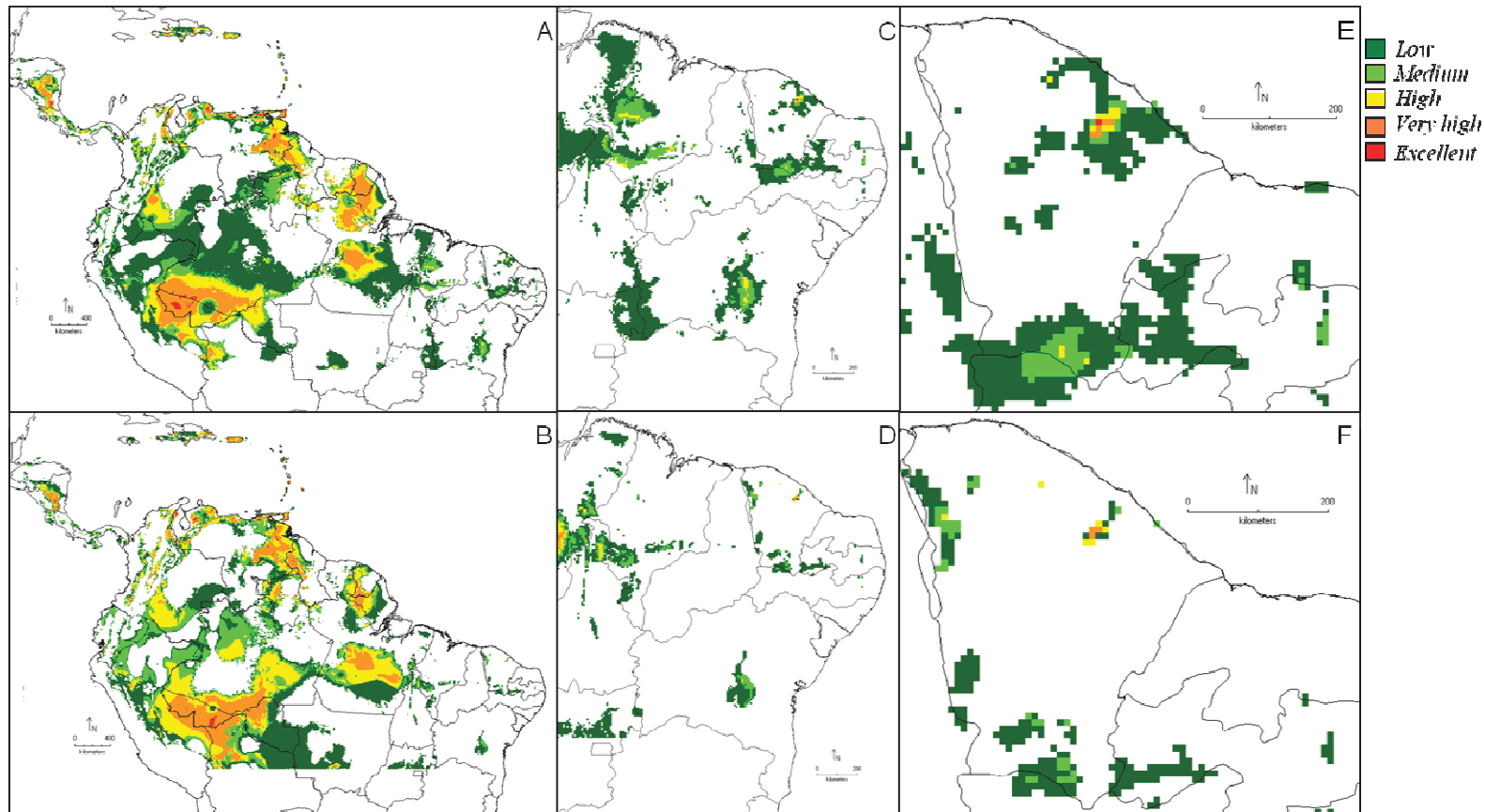
**Figura 7.** Distribuição da riqueza (A) e diversidade (B) das espécies de *Guzmania*.



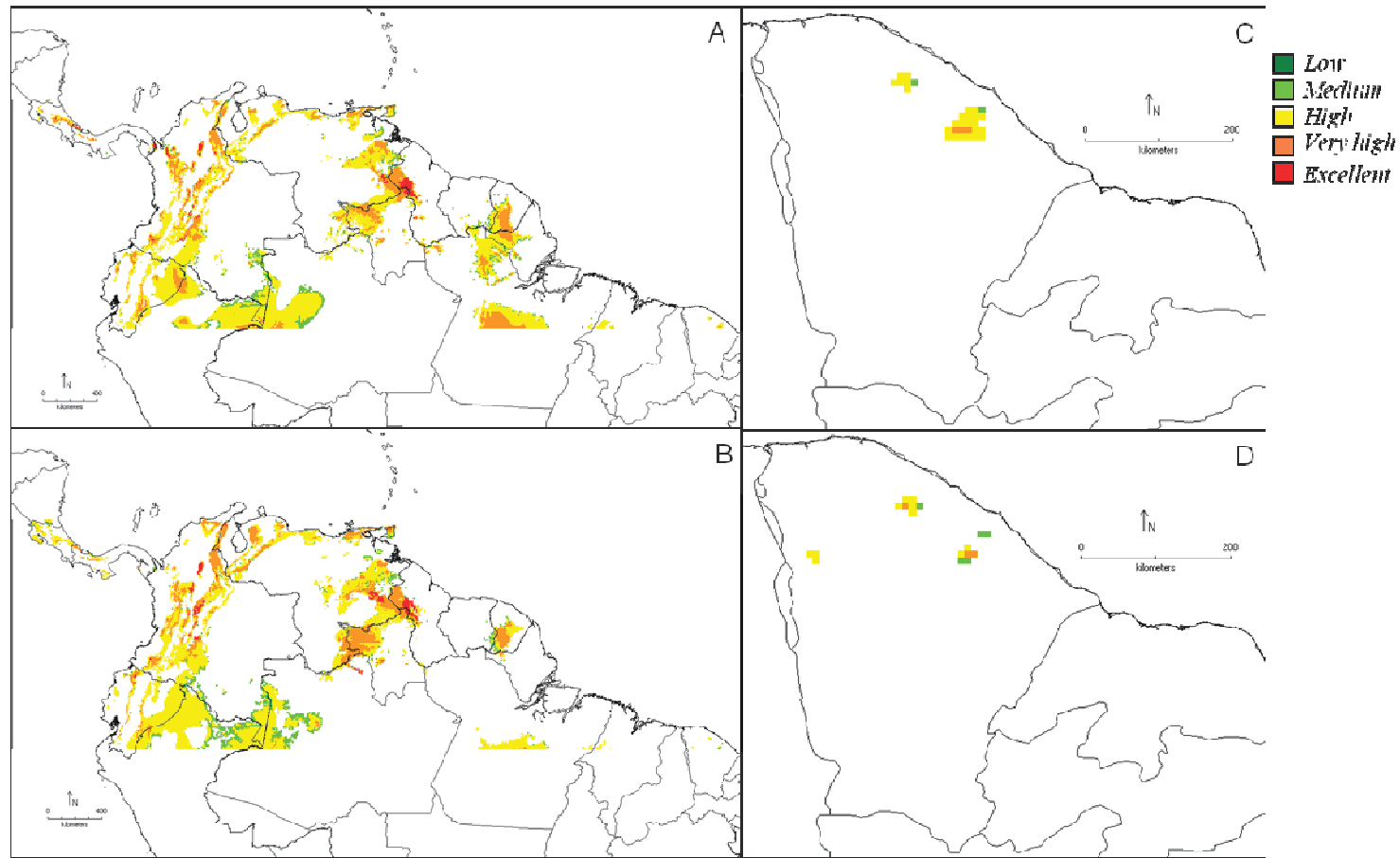
**Figura 8.** Cladograma mais parcimonioso resultante da análise de PAE baseada nas quadrículas  $1^\circ \times 1^\circ$ . Os números acima do ramo representam o percentual de suporte de *bootstrap*. As quadrículas correspondem às áreas indicadas nas análises de riqueza (R) e diversidade (D), apresentadas na Figura 7.



**Figura 9.** Mapas de distribuição potencial para *Guzmania lingulata*. Nas linhas: A, C e E representam a modelagem de distribuição para o presente; B, D e F representam a modelagem de distribuição em um cenário futuro. Nas colunas: A e B mostram possível área de distribuição total; C e D, cenário apresentado para a área de distribuição da espécie no Nordeste do Brasil; e E e F, cenário apresentado para a área de distribuição abrangendo as serras úmidas do estado do Ceará.



**Figura 10.** Mapas de distribuição potencial para *Guzmania monostachia*. Nas linhas: A, C e E representam a modelagem de distribuição para o presente; B, D e F representam a modelagem de distribuição em um cenário futuro. Nas colunas: A e B mostram possível área de distribuição total; C e D, cenário apresentado para a área de distribuição da espécie no Nordeste do Brasil; e E e F, cenário apresentado para a área de distribuição abrangendo as serras úmidas do estado do Ceará.



**Figura 11.** Mapas de distribuição potencial para *Guzmania sanguinea*. Nas linhas: A e C representam a modelagem de distribuição para o presente; B e D representam a modelagem de distribuição em um cenário futuro. Nas colunas: A e B mostram possível área de distribuição total; C e D, cenário apresentado para a área de distribuição abrangendo as serras úmidas do estado do Ceará.



## **INSTRUCTIONS TO AUTHORS**

- [Scope](#)
- [Preparation of manuscripts](#)
- [Instructions to the Authors](#)

ISSN 1806-9959 *versión online*

### **Scope**

The **Brazilian Journal of Botany** is a periodical published by the Sociedade Botânica de São Paulo - SBSP reporting the results of original botanical research written in **English**.

Submission of a manuscript implies: that the work described has not been published before; that it is not under consideration for publication in any other journal; that its publication has been approved by all of the co-authors, if any, as well as by the responsible authorities - tacitly or explicitly - at the institute where the work was carried out. The publisher will not be held legally responsible should there be any claims for compensation. Authors are responsible for all the informations contained in their papers.

The complete manuscript (including figures and tables) must be sent to the Editor-in-Chief online (<http://submission.scielo.br/index.php/rbb/index>).

### **Preparation of manuscripts**

All manuscripts are peer-reviewed, and their acceptance depends on the decision of the Editorial Board. Manuscripts should only contain information essential to understanding their content. Articles longer than 15 printed pages (approximately 30 typed pages, including figures and tables) may be published at the discretion of the Editorial Board, **although the author(s) will be charged for extra pages. The costs of color figures in the printed version, if approved by the Editorial Board, will also be charged to the author(s)**. Colour art is free of charge for online publications. Scientific notes should represent original contributions to scientific research. Instructions for organizing scientific notes are the same as described for complete articles; they should not exceed 10 typed pages including up to three figures or tables. Review papers can be solicited by the Editorial Board.

### **Instructions to the Authors**

The Brazilian Journal of Botany (BrazJBot) is a periodical published by the Sociedade Botânica de São Paulo (SBSP) reporting the results of original botanical research as complete articles or scientific notes in English. Either British English or American English spelling and terminology may be used, but must be consistent throughout the text.

Manuscripts should be double-spaced throughout, with consecutive page numbering. Use Word for Windows 2000 (or later versions), font Times New Roman, size 12. Place only one space between words and do not

hyphenate them at the end of a line. Do not use tabulation (Tab key) except at the beginning of each paragraph. Do not use bold or underline (except in subtitles). Restrict italics to scientific names, descriptions or diagnosis of new taxa, the names and numbers of collectors, and for genetic or statistical symbols.

#### **Manuscript format**

**First page** - Title: concise and informative (in bold); authors' full names (**in capital letters**); affiliation, complete address, corresponding author and respective e-mail, all as footnotes; running title.

**Second page** - **ABSTRACT** (include title), Key words (up to 5, in alphabetical order without repeating any title words).

**Text** - Start a new page each according to the following sequence of items: **INTRODUCTION, MATERIAL**

**METHODS, RESULTS, DISCUSSION,** and **REFERENCES.**

Acknowledgements should be placed before the references.

First-level headings - capitalize the first letter, bold, not centered.

Second-level headings- italic, bold, same font as the first-level heading, followed by the text on the same line but separated by dash (-).

Do not use third-level headings.

Cite each figure and table in the text in numerical order.

Present references according to the following examples: Smith (1960) or (Smith 1960); Smith (1960, 1973); Smith (1960a, b); Smith & Gomez (1979) or (Smith & Gomez 1979); Smith et al. (1990) or (Smith et al. 1990); (Smith 1989, Liu & Barros 1993, Araujo et al. 1996, Sanches 1997).

In taxonomic papers, cite botanical material in detail in the following sequence: place and date of collection, collector's name and number, and herbarium abbreviation, according to the samples below: BRAZIL. Mato Grosso: Xavantina, s.d., *HS Irwin s.n.* (HB3689). São Paulo: Amparo, 23-XII-1942, *JR Kuhlmann & ER Menezes 290* (SP); Matão, BR 156, 8-VI-1961, *G Eiten et al. 2215* (SP, US).

All other papers should cite vouchers.

Authors of scientific names of vascular plants should be abbreviated according to IPNI (<http://www.ipni.org/ipni/plantnamesearchpage.do>). Species author(s) name(s) should be included when first mentioned in the text; in the title only when essential. Abbreviations of original works on taxonomy must follow BPH.

References to unpublished results or submitted papers should appear as follows: (SE Sanchez, unpublished data).

Provide numbers and units as follows:

- Numbers up to nine should be written in full, except if followed by units, or if indicating tables or figures (Examples: 21 L, 20.32 mg, Table 1).

- Separate units from values by placing a space (except for percentages, or geographical degrees, minutes and seconds); use abbreviations whenever possible.

- For compound units, use exponentiation, not slash (Example: mg day<sup>-1</sup> instead of mg/day,  $\mu\text{mol min}^{-1}$  instead of  $\mu\text{mol/min}$ ).

**Do not insert spaces** to move to the next line if the unit does not fit into the same line. **Do not insert figures into the text file.**

#### **References**

Adopt the format used in the examples as follows:

Zar JH. 1999. Biostatistical analysis. 4th ed., Prentice Hall, Upper Saddle River.

Yen AC, Olmstead RG. 2000. Phylogenetic analysis of *Carex* (Cyperaceae): generic and subgeneric relationships based on chloroplast DNA. *In* Monocots: systematics and evolution (KL Wilson, DA Morrison, eds.). CSIRO Publishing, Collingwood, p.602-609.

Bentham G. 1862. Leguminosae. Dalbergiae. *In* Flora brasiliensis (CFP Martius, AG Eichler, eds.). F. Fleischer, Lipsiae, v.15, pars 1, p.1-349.

Döbereiner J. 1998. Função da fixação de nitrogênio em plantas não leguminosas e sua importância no ecossistema brasileiro. *In* Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros (S Watanabe, coord.). Aciesp, São Paulo, v.3, p.1-6.

Farrar JF, Pollock CJ, Gallagher JA. 2000. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. *Plant Science* 154:1-11.

Punt W, Blackmore S, Nilsson S, Le Thomas A. 1999. Glossary of pollen and spore terminology. <http://www.biol.ruu.nl/~palaeo/glossary/glosint.htm> (accessed 2003 Apr 10).

Cite dissertations or theses **only in exceptional cases**, when the information provided is essential for a better understanding of the paper, and when the information has not been published as a scientific paper. In this case, use the format below:

Sano PT. 1999. Revisão de *Actinocephalus* (Koern.) Sano - Eriocaulaceae. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Do not cite meeting abstracts.

### **Tables**

Use Word for Windows design resources and table formatting.

Avoid abbreviations (except for units).

Tables should be placed on separate pages, with their titles positioned above them, according to the example:

Table 1. Total flavonoids and total phenol production (% of dry mass) in leaves of *Pyrostegia venusta*.

Do not insert vertical lines; use horizontal lines only to stress the header and close the table.

### **Figures**

Submit **a set of high-resolution original figures. Send digital images with a minimum of 300 dpi. Send the original file (in a CorelDraw, Photoshop, or similar format) as well as a .tif file of each digital image.** The space available for plates (photographs, drawings, charts, maps, or diagrams) is 23.0 × 17.5 cm at most, including when possible the space required for the legend. Any figure exceeding these dimensions will be resized. These should never be attached to MS Word or Power Point files. Charts or other figures may be reduced to fit into a single column (8.5 cm); therefore, be sure that the numbers or font sizes will remain visible even after reduction. The font type and size of both the legends and charts should be the same as used in the text. Charts and figures made using Excel spreadsheets must be accompanied by the file with the original sheet. Each plate must appear on a separate page. Type all figure legends

together (numbered sequentially) on another page. Use bar scales to indicate size. Bar scales should be placed at the bottom of the page on the left hand side. The right hand side should contain the figure number. Avoid the use of letters that are used for internal legends. Failure to correctly follow these instructions concerning illustrations may result in poor quality figures in the printed version; in such cases, the Editorial Board can decide on their elimination or the rejection of manuscripts already accepted. Each figure should have a concise caption accurately describing what the figure depicts. Include the captions in the text file of the manuscript, not in the figure file.

### **Permission**

Authors wishing to include figures, tables, or text passages that have already been published elsewhere are required to obtain permission from the copyright owner(s) for both printed and online formats, and to include evidence that such permission was granted when submitting their papers. Any material received without these qualifications will be assumed to be original.

### **Additional information**

Details of manuscript organization can be found in the final pages of every journal issue. For further information, refer to the journal's latest issue. The authors will only be informed of the final acceptance of a paper after its approval by the Editorial Board, both in terms of scientific merit and graphic format. For further information please contact us: [brazjbot@gmail.com](mailto:brazjbot@gmail.com)