

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

Henrique Mallmann Büneker

**Revisão taxonômica do complexo *Dyckia selloa* (Bromeliaceae,
Pitcairnioideae) baseada em caracteres morfológicos**

Porto Alegre
2021

HENRIQUE MALLMANN BÜNEKER

**Revisão taxonômica do complexo *Dyckia selloa* (Bromeliaceae,
Pitcairnioideae) baseada em caracteres morfológicos**

Dissertação apresentada como requisito parcial para obtenção do título de
Mestre em Botânica na Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Orientador: Prof. Dr. Jorge Ernesto de Araujo Mariath

Porto Alegre
2021

CIP - Catalogação na Publicação

Büneker, Henrique Mallmann
Revisão taxonômica do complexo *Dyckia selloa*
(Bromeliaceae, Pitcairnioideae) baseada em caracteres
morfológicos / Henrique Mallmann Büneker. -- 2021.
290 f.
Orientador: Jorge Ernesto de Araujo Mariath.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa
de Pós-Graduação em Botânica, Porto Alegre, BR-RS,
2021.

1. Botânica. 2. Taxonomia vegetal. 3. Morfologia
vegetal. 4. Bromeliaceae. 5. *Dyckia*. I. Mariath, Jorge
Ernesto de Araujo, orient. II. Título.

“Ao determinar se uma forma tem de ser classificada como espécie ou como variedade, a opinião dos naturalistas de bom senso e ampla experiência parece a única orientação a seguir.”

Darwin, 1859

Agradecimentos

Este estudo não estaria se concretizando se não fosse a presença constante de duas pessoas generosíssimas na minha vida, e que muito contribuíram para minha formação como bromeliólogo, para o meu conhecimento das bromélias na natureza e em cultivo: os grandes amigos Dr. Jones Caldas da Silva e Prof. Leopoldo Witeck Neto. Minha gratidão a eles não é somente imensa, pelo tempo deles investido em mim, como se estende a suas famílias, especialmente às amabilíssimas: Silvia, esposa de Jones, e Rosângela, esposa de Leopoldo.

O suporte para que minha dedicação seja exclusivamente voltada a minha formação exige imenso agradecimento, este suporte provém da minha família, e agradeço especialmente a minha amada mãe Adriane Mallmann, minha vó Geni Ilma Mallmann e minha tia-avó Romi Silma Johann. Minha vó, em especial, foi quem me ensinou a gostar das plantas, e é quem tem se dedicado a cultivar, no dia-a-dia, várias das espécies aqui estudadas. Também agradeço minha querida afilhada Lira Mallmann Simon e seus pais, Lucina e Gabriel, por frequentemente me ajudarem com questões relacionadas às plantas de minha coleção particular.

Os colegas do LAVeg. da UFRGS muito me ajudaram nas atividades de laboratório e aguentaram meus questionamentos e críticas intermináveis. Neste sentido agradeço especialmente ao colega Jordano Dorval Tavares de Carvalho, mas também: Keyla V.P. Boch, José F. Richit, Fernanda S. Silveira, Patrícia Gentz, Valeria C. Tavares, Vanessa R. dos Santos, Rhaniel Gonçalves, Tamara Pastori e Pedro S. Almeida. E também às laboratoristas Juliana Troleis e Juciana C. Cazarolli.

Agradeço aos colegas do PPG Botânica que me proporcionaram boas conversas e discussões: Cássio R. da Silva, Carolina C. Alff, Júlia F. Soares e Rafaella M. Marchioretto. Também aos grandes amigos Kelen Pureza Soares e Lucas Coelho de Assis, por nunca cansarem de falar sobre plantas, e muito se dedicarem a me ajudar.

Um agradecimento especial ao meu orientador, Prof. Jorge Ernesto Araujo Mariath, que me convidou, entusiasticamente, a ingressar no PPG da UFRGS sob sua orientação, e deu suporte a este trabalho através, não somente de seus conhecimentos e ensinamentos na área da anatomia e morfologia vegetal, como também em sua dedicação inesgotável na construção e manutenção da estrutura física do LAVeg. da UFRGS através de décadas, sem a qual, dificilmente o meu trabalho e de meus colegas poderia ser realizado. Também agradeço ao Prof. José Newton Cardoso Marchiori, que muito me ensinou sobre a *scientia amabilis* e cultura erudita.

Também agradeço: a Elton M.C. Leme e Walter Kranz, por me darem acesso às suas coleções de plantas e muito bem me receberem; a Luiz F. Varella por gentilmente me

ceder fotos; a Natividade Fagundes, Ari Nilson e Priscila Ferreira por me receberem na coleção viva de bromélias do Jardim Botânico de Porto Alegre; aos curadores dos diversos herbários que visitei; aos proprietários das áreas que foram visitadas nas expedições de campo, por autorizarem acesso às populações de *Dyckia*; e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado (Processo 88882.439447/2019-01) .

Resumo

Dentre as espécies do gênero *Dyckia stricto sensu* que ocorrem nos estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina (sul do Brasil), algumas são aqui apresentadas como formando um complexo de espécies, o complexo *D. selloa*. Outrora algumas dessas espécies foram consideradas em um gênero distinto (*Prionophyllum*) ou tidas como pertencentes a complexos com outros nomes. No capítulo I é apresentada uma investigação histórica sobre os tratamentos taxonômicos de *Dyckia* e das espécies do complexo estudado. Vistos problemas na taxonomia do gênero, e a necessidade de elucidação e maior detalhamento de algumas estruturas, sob viés de uso como caracteres morfológicos em *Dyckia*, no capítulo II são apresentados como objetivos desta dissertação: investigar, descrever e discutir caracteres morfológicos convencionalmente e não convencionalmente utilizados na taxonomia de *Dyckia*, com ênfase nas espécies do complexo *D. selloa*; circunscrever e descrever morfológicamente o complexo *D. selloa* e suas espécies; e apresentar uma revisão taxonômico-nomenclatural das espécies inseridas no complexo *D. selloa*. No capítulo III são apresentados os materiais e métodos e, no capítulo IV, o estudo sobre caracteres elencados como importantes, com ênfase nas espécies do complexo *D. selloa*. Foram abordados os caracteres relacionados a: lâminas foliares e espinhos; indumento das lâminas foliares; inflorescência: origem, arquitetura e tipologia; esporidade das flores; pedicelos; forma das flores; forma das pétalas; indumento no perianto; androceu e tubo pétalo-estamínico; rudimentos seminiais; estigma; e semente. O capítulo V consiste em uma revisão taxonômico-nomenclatural para o complexo *D. selloa*, considerando para esse quatro subcomplexos baseados nos caracteres morfológicos estudados. O subcomplexo *D. agudensis* incluindo duas espécies, o subcomplexo *D. selloa* incluindo 5 spp., o subcomplexo *D. tomentosa* incluindo 7 spp. e o subcomplexo *D. maritima* incluindo também 7 spp., assim incluindo no complexo o total de 21 spp., das quais 8 são novas para a ciência. São apresentadas chaves de identificação para os subcomplexos e espécies, cabeçalhos nomenclaturais, diagnoses, descrições morfológicas, dados de fenologia, distribuição geográficas e habitat, mapas de distribuição geográfica e figuras incluindo foto-, fotomacro- e fotomicrografias para todas espécies tratadas (exceto *D. macracantha*, que é reestabelecida, porém considerada *species dubiae*).

Palavras-chave: taxonomia, morfologia, *Dyckia*, bromélias, xerófitas

Abstract

Among the species of the genus *Dyckia stricto sensu* that occur in the states of Rio Grande do Sul and Santa Catarina (southern Brazil), some are presented here as forming a complex of species, the *D. selloa* complex. In the past, some of these species were considered to be in a distinct genus (*Prionophyllum*) or taken to belong to complexes with other names. In chapter I we present a historical investigation on the taxonomic treatments of *Dyckia* and the species in the studied complex. Having seen problems in the taxonomy of the genus, and the need for elucidation and greater detailing of some structures, under the bias of use as morphological characters in *Dyckia*, in chapter II we present the objectives of this dissertation: to investigate, describe and discuss morphological characters not conventionally used in *Dyckia* taxonomy, with emphasis on species of the *D. selloa* complex; circumscribe and morphologically describe the *D. selloa* complex and its species; and present a taxonomic-nomenclatural review of the species included in this complex. In chapter III we present the materials and methods and, in chapter IV, the study of characters listed as important, with emphasis on species of the *D. selloa* complex. We approached the characters related to: leaf blades and spines; leaf blades indumentum; origin, architecture and typology of the inflorescence; spority of flowers; pedicels; shape of flowers; petal shape; indument in perianth; androecium and petal-staminic tube; seminal rudiments; stigma; and seed. Chapter V presents a taxonomic-nomenclatural review for the *D. selloa* complex, considering four subcomplexes based on the studied morphological characters. The *D. agudensis* subcomplex including two species, the *D. selloa* subcomplex including 5 spp., the *D. tomentosa* subcomplex including 7 spp., and the *D. maritima* subcomplex also including 7 spp., thus including in the complex a total of 21 spp., of which 8 are new for science. Identification keys for subcomplexes and species, nomenclature headings, diagnosis, morphological descriptions, phenology data, geographic distribution and habitat, geographic distribution maps and photo-, photomacro- and photomicrographic figures for all treated species are presented (except *D. macracantha*, which is reestablished, however considered *species dubiae*).

Keywords: taxonomy, morphology, *Dyckia*, bromeliads, xerophytes

Lista de figuras

Figura 1	8
Figura 2	20
Figura 3	28
Figura 4	30
Figura 5	32
Figura 6	33
Figura 7	35
Figura 8	53
Figura 9	54
Figura 10	55
Figura 11	57
Figura 12	60
Figura 13	63
Figura 14	65
Figura 15	67
Figura 16	69
Figura 17	71
Figura 18	73
Figura 19	75
Figura 20	77
Figura 21	78
Figura 22	79
Figura 23	81
Figura 24	82
Figura 25	84
Figura 26	85
Figura 27	89
Figura 28	99
Figura 29	101
Figura 30	102
Figura 31	105
Figura 32	106
Figura 33	111
Figura 34	113
Figura 35	114

Figura 36	117
Figura 37	118
Figura 38	120
Figura 39	123
Figura 40	124
Figura 41	131
Figura 42	132
Figura 43	136
Figura 44	139
Figura 45	141
Figura 46	142
Figura 47	146
Figura 48	147
Figura 49	152
Figura 50	153
Figura 51	157
Figura 52	158
Figura 53	161
Figura 54	162
Figura 55	165
Figura 56	166
Figura 57	170
Figura 58	171
Figura 59	176
Figura 60	178
Figura 61	179
Figura 62	183
Figura 63	184
Figura 64	186
Figura 65	187
Figura 66	192
Figura 67	193
Figura 68	195
Figura 69	196
Figura 70	200
Figura 71	201
Figura 72	204
Figura 73	205

Lista de tabelas

Tabela 1 39

Lista de mapas

Mapa 1	98
Mapa 2	109
Mapa 3	137
Mapa 4	174

Lista de apêndices

Apêndice 1	220
Apêndice 2	224
Apêndice 3	225
Apêndice 4	264

Sumário

I. Introdução	1
Bromeliaceae	1
Sistemática	2
Pitcairnioideae	6
<i>Dyckia s.s.</i>	13
Distribuição & Habitat	13
Informações etnobotânicas	14
Histórico da sistemática	14
Macromorfologia de <i>Dyckia</i>	24
Complexo <i>Dyckia selloa</i>	25
Era Kochiana	25
Era Meziana	26
Era Smithiana	29
Era Strehliana à contemporaneidade	34
II. Objetivos & Justificativas	41
Objetivos gerais & Justificativas	41
Objetivos específicos	44
III. Materiais & Métodos	46
Amostragem & Material analisado	46
Coletas a campo	46
Espécimes vivos analisados	47
Fixação de flores, processamento e preparação para microscopia de luz	47
Análise de material herborizado	48
Microscopia & Tecnologia de imagem	48
Imagens fotográficas	48
Imagens estereoscópicas	48
Imagens de microscopia de luz transmitida	48
Tratamento de imagens	48

Geografia	49
Toponímias	49
Geomorfologia	49
Mapas	49
Morfologia	49
Taxonomia	50
Delimitação	50
Conceito de espécie e circunscrição das entidades	51
IV. Morfologia de <i>Dyckia</i> e do complexo <i>Dyckia selloa</i>	52
Folhas	53
Indumento das lâminas foliares	57
Inflorescência: origem, arquitetura e tipologia	58
Esporidade das flores e galhas de botão floral	62
Pedicelos	64
Forma das flores	65
Forma das pétalas	66
Indumento no perianto	67
Androceu e tubo pétalo-estamínico	74
Rudimentos seminiais	80
Estigma	83
Semente	87
V. Revisão taxonômica do complexo <i>Dyckia selloa</i>	92
Tratamento taxonômico	93
Complexo <i>Dyckia selloa</i>	93
Subcomplexo <i>Dyckia agudensis</i>	98
1. <i>Dyckia agudensis</i>	100
2. <i>Dyckia sp. nov. 1</i>	104
Subcomplexo <i>Dyckia selloa</i>	109
3. <i>Dyckia delicata</i>	111
4. <i>Dyckia sp. nov. 2</i>	115
5. <i>Dyckia selloa</i>	121
6. <i>Dyckia myriostachya</i>	129
7. <i>Dyckia macracantha</i>	134
Subcomplexo <i>Dyckia tomentosa</i>	137
8. <i>Dyckia alba</i>	139
9. <i>Dyckia sp. nov. 3</i>	144
10. <i>Dyckia tomentosa</i>	149
11. <i>Dyckia sp. nov. 4</i>	155
12. <i>Dyckia sp. nov. 5</i>	159
13. <i>Dyckia hebdingii</i>	163

14. <i>Dyckia retardata</i>	168
Subcomplexo <i>Dyckia maritima</i>	174
15. <i>Dyckia nigrospinulata</i>	176
16. <i>Dyckia retroflexa</i>	181
17. <i>Dyckia sp. nov. 6</i>	185
18. <i>Dyckia maritima</i>	190
19. <i>Dyckia rigida</i>	194
20. <i>Dyckia sp. nov. 7</i>	198
21. <i>Dyckia sp. nov. 8</i>	203
VI. Conclusões	207
Referências bibliográficas	210

I.

I

ntrodução

Bromeliaceae

Plantas da família Bromeliaceae são elementos florísticos característicos do fitocório do Reino Neotropical (Good 1947), ocorrendo desde o Golfo do México, no sul dos Estados Unidos da América, até a patagônia da Argentina. Raros são os táxons extraneotropicais, como por exemplo todas as espécies dos gêneros *Ochagavia* (*i.e.* *O. andina*, *O. carnea*, *O. elegans* e *O. litoralis*) e *Fascicularia* (*F. bicolor*), que ocorrem exclusivamente na costa pacífica do Chile, no Reino Antártico (subjacente ao Neotropical), ou como a única espécie da família que ocorre no continente africano, no Paleotrópico, *Pitcairnia feliciana*, que é endêmica de inselbergs do Golfo da Guiné, cuja ocorrência tem sido explicada por dispersão a longa distância (Gouda *et al.* 2018, continuamente atualizado; Smith & Downs 1974; Givnish *et al.* 2004).

Quanto aos centros de diversidade genética, Bromeliaceae pode apresentar dois ou três centros, dependendo do autor. O Escudo das Guianas e a costa leste do Brasil (no domínio da Mata Atlântica) são unanimemente considerados na literatura (Leme 1997; Forzza 2001), já o planalto Andino é também considerado por alguns autores (Monteiro & Forzza 2008; Martinelli *et al.* 2008).

A família atualmente apresenta um total de 79 gêneros e 3679 espécies (Gouda *et al.* 2018, continuamente atualizado). O Brasil é o país que contém a maior diversidade em número de espécies para a família, 1379 spp., o que corresponde a mais de 35% das espécies aceitas e conhecidas para a família, sendo que, destas, a sua maioria são endêmicas deste território, *i.e.* 1178 espécies. Ou seja, mais de 30% das

espécies de Bromeliaceae são endêmicas do Brasil. As bromélias brasileiras estão classificadas em 56 gêneros, dentre os quais 24 são endêmicos, revelando sua grande representatividade para a flora do país (Forzza *et al.* 2020). Na Mata Atlântica, Bromeliaceae é uma das famílias com maior diversidade taxonômica, sendo a maioria das espécies típicas dos corredores ecológicos desse bioma (Heringer & Montenegro 2000). Em virtude do seu grande potencial ornamental, do extrativismo excessivo, além da fragmentação e perda de habitats naturais, a perda de diversidade genética e a iminente extinção de diversas espécies é um cenário cada vez mais provável (Martinelli *et al.* 2008). Esse fato é evidenciado pelo elevado número de espécies ameaçadas de extinção, que somente no Brasil são 201 spp. segundo o *Livro Vermelho da Flora do Brasil* (Martinelli & Moraes 2013).

Macromorfologia de *Dyckia*

As espécies de *Dyckia s.s.*, segundo Büneker *et al.* (2020), são ervas suculentas; isoladas ou, mais frequentemente, formando touceiras; acaulescentes, rizomatosas e/ou estoloníferas.

As folhas são alternas-espíraladas, rosuladas, ou raramente alternas-dísticas, ereto-patentes a reflexas ou secundas. A bainha foliar, ampla, oval a orbicular, coriácea, totalmente alva, ou raramente com uma grande mácula castanha. A lâmina foliar, crassa, verde, avermelhada, amarelada, rosada, arroxeadada, castanha, esbranquiçada ou cinérea, estreito-triangular a triangular, raramente linear; face adaxial glabra a densamente lepidota ou pruinosa; face abaxial geralmente nervurado-estriada, lepidota; margens densamente espinhoso-serradas a inteiras, com ápice sempre espinesciente; espinhos das margens complanado-triangulares a aciculiformes, retos ou geralmente aduncos, retrorsos ou antrorsos, raramente patentes.

A inflorescência se origina em uma gema axilar, e apresenta duas regiões distintas, uma porção estéril e uma porção fértil, geralmente simples ou composta até primeira ordem, raramente composta até quarta ordem de ramificação (espécies do complexo *Dyckia selloa*); pauciflora a multiflora, laxa a congesta. O pedúnculo é provido de brácteas polísticas, verde, avermelhado, amarelado, rosado, arroxeadado ou castanho, conspicuo, ereto ou subereto, glabro, pruinoso, ou indumento constituído por tricomas de coloração branca, cinérea ou castanho-ferrugínea. As brácteas do pedúnculo são foliáceas e/ou não, densamente a esparsamente dispostas, menores, igualando ou excedendo os entrenós, triangulares, lanceoladas ou ovais, com ápice agudo, atenuado, acuminado ou caudado, de margens inteiras a densamente espinhosas, eretas, patentes ou reflexas, frequentemente estramíneas. As brácteas de primeira ordem são idênticas às da porção apical do pedúnculo. As brácteas de segunda a quarta ordem (espécies do complexo *D. selloa*) apresentam morfologia intermediária entre as de primeira ordem até às brácteas florais, consecutivamente menores. As brácteas florais variam de conspicuas até muito reduzidas, inconspícuas, são frequentemente estramíneas, verdes, amareladas, alaranjadas, avermelhadas, rosadas, castanhas, estreito-triangulares, triangulares, lanceoladas, ovais, elípticas ou suborbiculares, com margem inteira ou serrilhada, glabras ou indumentadas.

As flores são actinomorfas ou, raramente, levemente zigomorfas, monoclinas, podendo apresentar forma tubulosa, trígona, urceolada ou campanulada; são pediceladas ou sésseis; suberetas a reflexas. Apresentam nectários nupciais ginopleurais, na região infralocular-receptacular. O hipanto é reduzido, menor que 3 mm de comprimento; o cálice, actinomorfo ou levemente zigomorfo, com as sépalas adaxiais carenadas e a abaxial ecarenada. As sépalas são livres, ou raramente brevemente conatas na base; verdes, amareladas, alaranjadas, avermelhadas, rosadas, castanhas ou vináceas; ovais, oval-triangulares, elípticas, obovadas ou orbiculares, com margem inteira, simétricas ou raramente levemente assimétricas, carenadas a ecarenadas, glabras a densamente indumentada; e geralmente apresentam estômatos modificados para exsudação de néctar (nectário extranupcial) na face abaxial. As pétalas são livres acima do hipanto; geralmente amareladas ou alaranjadas, mas também podem ser esverdeadas, avermelhadas ou vináceas; são frequentemente

unguiculadas; e apresentam forma oblonga, estreito-elíptica, oblanceolada, obovada, trulada, obtulada, romboide, obromboide ou orbicular, com as margens inteiras ou provida de emergências; são completamente sobrepostas a não sobrepostas; simétricas ou raramente assimétricas; glabras a densamente indumentadas nas margens e face abaxial (complexo *D. ferruginea* e algumas espécies do complexo *D. selloa*). Os estames são inclusos, ou às vezes com anteras parcialmente exsertas ou totalmente exsertas; os filetes são livres ou conatos acima do hipanto, os antessépalos geralmente parcialmente adnatos as sépalas ou livres; os antepétalos adnatos às pétalas na porção basal acima do hipanto (tubo ou anel pétalo-estamínico), livres a totalmente concrecidos acima da liberação das pétalas; as anteras são amarelas, castanho-amareladas ou amarelo-arroxeadas, e frequentemente rostradas. O pistilo é incluso ou raramente exserto; o ovário semi-ífero ou raramente súpero; o estilete muito desenvolvido a ausente; o estigma conduplicado-espiralado, conduplicado-contorto ou conduplicado-ereto. Os rudimentos seminiais são muito numerosos a poucos, geralmente placentados em duas fileiras, raramente em até quatro fileiras (algumas espécies do complexo *D. selloa*), patentes em relação ao eixo longitudinal do pistilo, ou raramente suberetos (complexo *D. selloa*).

Os frutos são do tipo cápsulas, com deiscência septicida até a base e loculicida na porção apical, frequentemente vernicosos, globosos ou ovoides; castanhos a pretos. As sementes são castanhas; achatadas discoides, com ala desenvolvida, arredondada, ou assimétrica, calazalmente falciforme; ou oblanceoloides, com ala reduzida meridionalmente (complexo *D. selloa*).

Discussões e mais detalhes sobre alguns aspectos da morfologia das espécies do gênero, e do seu uso como caracteres na taxonomia, serão abordados no capítulo IV.

Complexo *Dyckia selloa*

Diferentes circunscrições, do que é aqui entendido como complexo *D. selloa* e suas espécies, durante a evolução do conhecimento do grupo no decorrer da história, assim como diferentes nomes, formais ou informais, foram propostas por pesquisadores de Bromeliaceae. A fim de sistematizar a apresentação destas propostas, é fornecida uma análise subdividida em eras. Estas eras, definidas pelas circunscrições relativas que foram propostas e que predominaram por certos períodos ao longo da história dos tratamentos taxonômicos e estudos realizados para o complexo. Uma compilação destas informações, sobre os diferentes tratamentos, circunscrições e principais caracteres diagnósticos propostos para o complexo *D. selloa*, é apresentada na Tabela 1, que consta no final deste capítulo.

Era Kochiana (1873-1894)

No quarto apêndice do *Index Seminum* de 1873, do Jardim Botânico de Berlin, Koch (1873) fez várias propostas taxonômicas para Bromeliaceae, incluindo a organização da família em quatro tribos (*i.e.* Tillandsiæ, Pitcairniæ, Pourretieæ

(inclui *Dyckia*) e Cottendorfieae), e vários novos táxons. Um deles foi um gênero novo, *Prionophyllum* (incluído em Cottendorfieae), que abrigaria uma só espécie, também descrita na ocasião, *P. selloum*. O autor se baseou em uma coleta do naturalista prussiano Friedrich Sellow, proveniente da então província brasileira de São Pedro do Rio Grande do Sul. Ao descrevê-la Koch comenta que o hábito da nova espécie se parece com o de espécies de *Dasyilirion* Zucc. (Dracaenaceae) e *Hechtia* Klotzsch (Bromeliaceae), mas difere muito por suas flores “hermafroditas” (“*Planta Dasyilirii et Hechtiae specierum habitum prae se fert, sed floribus hermaphroditis longe difert.*”). Nas diagnoses preparadas para os gêneros pelo autor, alguns caracteres morfológicos importantes para este trabalho são ressaltados comparativamente: *Prionophyllum* é descrito com inflorescência composta, as pétalas são ereto-espalhadas, filetes filiformes, pistilo alongado, os lobos estigmáticos são espiralados, contortos, e os “óvulos” inseridos somente na porção inferior do lóculo, desprovidos de apêndice; já *Dyckia* é descrita com inflorescência simples ou composta, sempre lateral, com estames com filetes epipétalos, anteras eretas, recurvadas e pistilo pequeno.

Na obra de Bentham & Hooker (1883), *Prionophyllum* é colocado como sinônimo de *Encholirium*, por sua vez incluído na tribo Pitcairnieae. Entretanto a descrição fornecida para *Encholirium* não continha características morfológicas de *Prionophyllum*. Como a obra não propunha tratamentos específicos, nenhuma nova combinação foi proposta, e *P. selloum* não foi nem mesmo mencionado. Wittmack (1888) segue Bentham & Hooker (1883) e também não apresenta tratamento a nível de espécie. Já na revisão de Baker (1889), uma circunscrição mais ampla para *Dyckia* foi proposta, sendo o até então gênero *Prionophyllum*, considerado como *Dyckia* subgen. *Prionophyllum*. Este subgênero poderia ser diagnosticado pelas flores dispostas em espigas simples ou paniculadas, filetes filiformes e pétalas com lâminas oblongas (vs. em *Dyckia* subgen. *Dyckia* pelas flores dispostas em espigas ou racemos alongados, simples ou paniculados, filetes grossos, carnosos, achatados). Foram propostas neste tratamento uma nova combinação genérica, *D. selloa*, e descritas *D. maritima*, *D. grandifolia*, *D. macracantha* e *D. myriostachya*, todas incluídas no complexo *D. selloa* no presente trabalho. Entretanto também foram incluídas por Baker algumas espécies do que hoje é considerado *Encholirium* (i.e. *E. subsecundum*), *Connellia* (i.e. *C. augustae*), *Deuterocohnia* (i.e. *D. longipetala*) e *Dyckia* do complexo *D. floribunda* (i.e. *D. gilliesii*, sinônimo de *D. floribunda*).

Era Meziana (1894-1943)

Foi publicada, em 1894, incluída na *Flora Brasiliensis*, a primeira das três amplas monografias apresentadas por Carl Mez, que viriam a ser os pilares da sistemática moderna de Bromeliaceae concebida posteriormente por Lyman B. Smith, e que ainda se perpetua, em parte, até a atualidade. Mez (1894) considerou *Prionophyllum* e *Dyckia* como gêneros distintos, os incluindo na tribo Pitcairnieae e, pela primeira vez, estes gêneros são diferenciados por apresentarem flores homomórficas, em *Dyckia*, e dimórficas, “hermafroditas” ou “femininas”, em *Prionophyllum*. É considerada apenas *P. selloum* para o gênero, sendo citadas *D.*

macracantha e *D. myriostachya* como possíveis integrantes do gênero. Nesta obra é apresentada a primeira ilustração para *P. selloum* já publicada (Figura 3).

Um ano depois, veio a público uma nova monografia de Mez (1896) para Bromeliaceae inteira, em um dos volumes de *Monographiae Phanerogamarum*, agora sendo propostas três subtribos para tribo Pitcairnieae, sendo *Dyckia* e *Prionophyllum*, inseridas em Puyinae. As flores de *Prionophyllum* também foram descritas como dimórficas, “hermafroditas” ou “femininas”. Na chave de identificação dos gêneros, tribos e subtribos, desta obra, ao entrar em Puyinae a primeira dicotomia é: a. Flores homomórficas (levando a *Deuterocohnia*, *Puya*, *Dyckia*, *Cottendorfia*, *Lindmania* e *Encholirium*), e; b. Flores dimórficas (levando a *Prionophyllum* e *Hechtia*); sendo este caráter novamente muito ressaltado na diagnose fornecida para *Prionophyllum*. O tratamento específico também foi incrementado, sendo consideradas duas espécies para o gênero: *P. selloum*, diagnosticado pelas folhas denso-lepidotas e inflorescência glabra, e; *P. maritimum* (nesta ocasião recombinação ao gênero), diagnosticado pelas folhas subglabras e inflorescência denso furfurácea-tomentosa. Nesta obra, Mez também sinonimiza em *P. selloum*, *D. grandifolia*, *D. macracantha* e *D. myriostachya*. Ele esclarece em nota que, diferente dos outros espécimes analisados, com flores “hermafroditas”, o espécime tipo de *D. myriostachya* apresentaria somente flores “femininas”. Possivelmente o ramo com flores “femininas” apresentado na Figura 3, seja baseado no espécime tipo de *D. myriostachya*. Entretanto, vê-se na rica e detalhada ilustração (Figura 3) do ramo que apresentaria flores “femininas”, que as flores do ramo possuíam estames, e nenhum pistilo está visível.

Em conflito com este tratamento, nesta mesma obra, é descrita em *Dyckia*, *D. tomentosa*, que no presente estudo está inserida no complexo *D. selloa*. Possivelmente esta proposta conflitante deve-se ao holótipo da espécie, o único material analisado pelo autor para descrevê-la, que não permitia a análise de muitas características morfológicas, visto que consiste em um fragmento de folha e o ápice da inflorescência frutificada, o que explica a pobre descrição fornecida. O autor também cita erroneamente a origem do material tipo de *D. selloa*, *F. Sellow 3339*, para o Uruguai. Cabe observar que existiam grandes confusões até o final do século XIX sobre as localidades de coleta de Sellow, visto que muitos materiais eram provenientes da até então província brasileira da Cisplatina, que estava em processo de emancipação para se tornar a República Oriental do Uruguai. Além disso, apenas décadas depois em Urban (1893) que foram amplamente divulgados os locais de coleta dos espécimes numerados de Sellow. Segundo os itinerários de Sellow remontados por Urban (1893), Herter (1945) e Marchiori *et al.* (2018) o espécime *F. Sellow 3339* (tipo de *D. selloa*) foi coletado na região de São Gabriel, no Rio Grande do Sul, em Janeiro de 1826, um ano após declarada a emancipação do Uruguai do Império do Brasil.

Na última monografia para Bromeliaceae apresentada por Mez (1935), *Prionophyllum* agora é incluído na subfamília Pitcairnioideae, tribo Puyeeae, e nenhuma alteração na circunscrição de *Prionophyllum* e de suas espécies é proposta, e *D. tomentosa* foi mantida no seu gênero original.



PRIONOPHYLLUM Selloum.

Figura 3. Primeira ilustração publicada de *Prionophyllum selloum*, extraída da *Flora Brasiliensis*, v. 3, n. 3, Tabula 92.

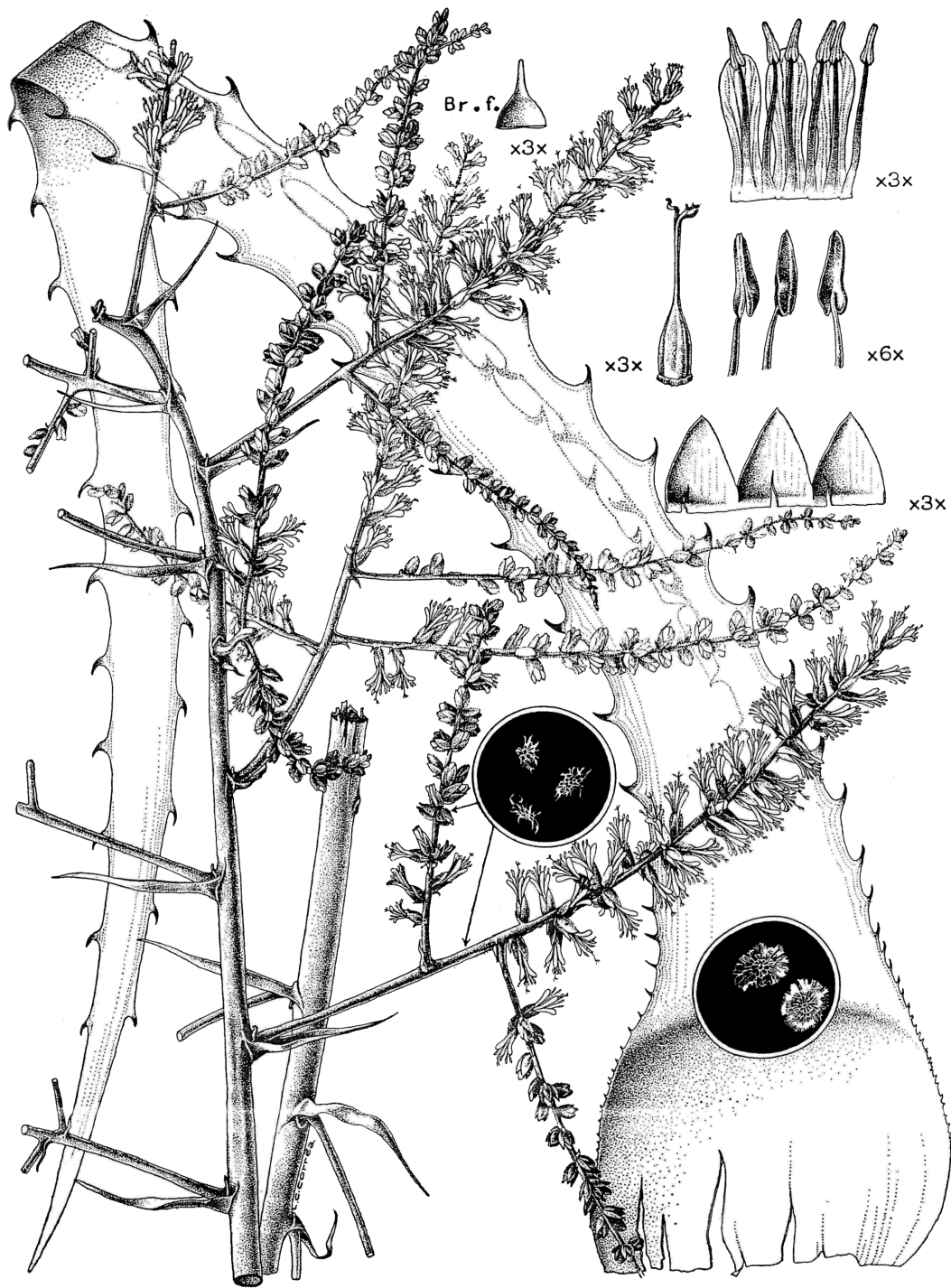
Era Smithiana (1943-2004)

Em uma das suas primeiras publicações sobre Bromeliaceae brasileiras, Smith (1943) relata que por mais de um século o único espécime conhecido de *D. maritima* disponível em um herbário, era seu holótipo. Após ele ter acesso a coletas mais recentes do sul do Brasil, que ele atribui à espécie supracitada, e ao verificar apenas flores “hermafroditas”, ele questiona *Prionophyllum*, e argumenta que nada há que distinga este de *Dyckia*. Ele propõem que se trate as espécies situadas em *Prionophyllum* como *D. maritima* e *D. selloa*. Nesta obra é apresentada uma ilustração inédita, com base no espécime *J.E. Leite 220* (SP 46535!), do que supostamente seria *D. maritima* (Figura 4), entretanto, a partir do nosso tratamento taxonômico, este se trata de *Dyckia sp. nov. 7*.

Em obra posterior, Smith (1956) mantêm este posicionamento, e *D. tomentosa* aparece na chave próxima a *D. selloa* e *D. maritima*, entretanto o autor questiona a circunscrição da primeira, visto que não é possível se extrair informações morfológicas detalhadas da espécie pelo seu pobre material tipo. Posteriormente, depois de sua expedição de campo no sul do Brasil, em um artigo, Smith (1966) relata que *D. maritima* é abundante nas falésias de Torres, Rio Grande do Sul, e que existem relatos da passagem de J. Tweedie, o coletor do holótipo da espécie, nesta região, e que este seria o local tipo da espécie. Neste mesmo artigo ele propõem a sinonimização de *D. tomentosa* em *D. maritima*.

Smith (1972) foi autor da monografia de Bromeliaceae para *Flora del Uruguay*, citando duas espécies para *Dyckia* (i.e. *D. selloa* e *D. remotiflora*). Nesta obra as flores *D. selloa* são tratadas como “funcionalmente unissexuais”, de forma muito similar ao publicado por Mez (1935), sendo elas dimórficas, existindo flores maiores, perfeitas, e menores, pistiladas. O autor cita que o material tipo, *Sellow 3339*, seria supostamente originário do Uruguai, entretanto levanta dúvida sobre sua procedência.

No primeiro volume, de três, da revisão de Bromeliaceae para *Flora Neotropica*, Smith & Downs (1974) apresentam tratamento taxonômico para as Pitcairnioideae. Nessa obra, *Prionophyllum* é mantido na sinonímia de *Dyckia*, e na chave para identificação das espécies de *Dyckia*, uma das primeiras entradas levam a *D. selloa* e *D. maritima*, sendo a dicotomia: inflorescência tripinada ou mais dividida; brácteas forais menores que 3 mm compr.; sépalas menores que 5 mm; algumas flores “unissexuais” (vs. inflorescência não mais do que bipinada ou brácteas florais e sépalas maiores). A entrada para estas espécies traz ao final do passo “(*Prionophyllum*)”. As duas espécies são diferenciadas pelas inflorescências denso tomentoso-lepidotas em *D. maritima* e inflorescências totalmente glabras em *D. selloa*, seguindo, em parte, os caracteres explorados por Mez (1896, 1935). São citados, para *D. maritima*, como materiais analisados, oito espécimes, dois deles provenientes do estado de Santa Catarina, que no presente trabalho são identificados como *D. rigida*, e os demais, do Rio Grande do Sul, em que vários deles correspondem a *Dyckia sp. nov. 7* pelo presente trabalho. Já para *D. selloa* é citado além do lectótipo inadvertido, *Sellow 3339*, e equivocadamente citado como proveniente do Uruguai, o espécime *Sellow 1615*, que teria sido visto por Mez



Dyckia maritima BAKER

Figura 4. Segunda ilustração publicada de uma espécie do Complexo *D. selloa*, *Dyckia* sp. nov. 7, identificada por L.B. Smith como *D. maritima*, extraída de *Arquivos de Botânica do Estado de São Paulo*, v.1, n. 5, Tabula 108.

(espécime atualmente perdido), e *Pereira 8468*, que por sua vez aqui é tratado como *D. nigrospinulata*. Após mais de 70 anos sem que fosse descrita nenhuma nova espécie para o grupo, várias vieram a lume nas últimas décadas do século XX. Smith (1971) propôs *D. hebdingii*, a comparando com *D. maritima*. Na descrição o autor enfatiza a forma das sementes da nova espécie, fornecendo a primeira ilustração de uma semente de uma espécie do grupo (Figura 5).

Posteriormente Winkler (1983), em *Die Bromeliaceae von Rio Grande do Sul*, segue o tratamento proposto por Smith (1974), entretanto fez um amplo levantamento a campo das populações de Bromeliaceae do Rio Grande do Sul, especialmente *Dyckia*, em especial para as do complexo tratado nesta dissertação. O autor descreveu quatro novas espécies, das quais três pertencem ao complexo (*i.e.* *D. alba* (Figura 6A), *D. retroflexa* (Figura 6D) e *D. retardata* (Figura 6C)), e uma notoespécie atualmente considerada um híbrido natural entre *D. hebdingii* e *D. choristaminea* (*i.e.* *D. ×elisabethae* (Figura 6B) segundo Büneker *et al.* 2020). Foram fornecidas ilustrações relativamente detalhadas das flores das novas espécies (Figura 6). Alguns anos depois, Irgang & Sobral (1987) descreveram *D. agudensis*. Os autores traçam afinidade dela com *D. encholirioides*, possivelmente pelo indumento ferrugíneo e flores relativamente maiores que as demais conhecidas para o grupo na época. Entre os principais caracteres diagnósticos citados, entre nova espécie e *D. encholirioides*, está a morfologia da semente, que teriam “espessamento periférico homogêneo” na primeira, e na segunda teriam “espessamento periférico formando uma aleta lateral”.

Em dois artigos consecutivos no *Journal of the Bromeliad Society*, Smith (1988, 1989) veio a descrever duas novas espécies “gigantes” e “misteriosas” inseridas no grupo, ambas baseadas em espécimes cultivados na coleção viva de Racine Foster. No primeiro foi descrita *D. racinae* (atualmente considerada *D. ×racinae* segundo Büneker *et al.* 2020), sendo comparada com *D. selloa*. O autor comenta que o grupo ao qual a nova espécie está inserida, por um longo tempo foi classificado como um gênero distinto de *Dyckia*, *Prionophyllum*, composto por sete espécies com tubo pétalo-estamínico muito curto. Em artigo posterior foi descrita *D. polyclada* (erroneamente “*polycladus*” na descrição original), e também foi comparada com *D. selloa*, sendo ressaltada a inflorescência “amplamente paniculada, tripinada”. Ambas espécies não tinham locais de coleta exatos e foram referidos como “almost certainly Rio Grande do Sul”.

No início do presente século, Larocca & Sobral (2002) propuseram *D. delicata*. Os autores traçaram afinidade dela com *D. hebdingii*, as diferenciando pelas folhas com espinhos flexíveis e não pungentes (*vs.* rígidos e pungentes), inflorescência simples ou com ramificações de segunda ordem (*vs.* com ramificações de até terceira ordem), brácteas do pedúnculo esverdeadas e não divergentes em relação ao eixo (*vs.* avermelhadas e divergentes), pedúnculo glabro (*vs.* lepidoto), flores glabras (*vs.* pilosas), brácteas florais menores a maiores que o comprimento das sépalas (*vs.* sempre menores que as sépalas), e sementes com forma triangular (*vs.* lineares).

Plate II

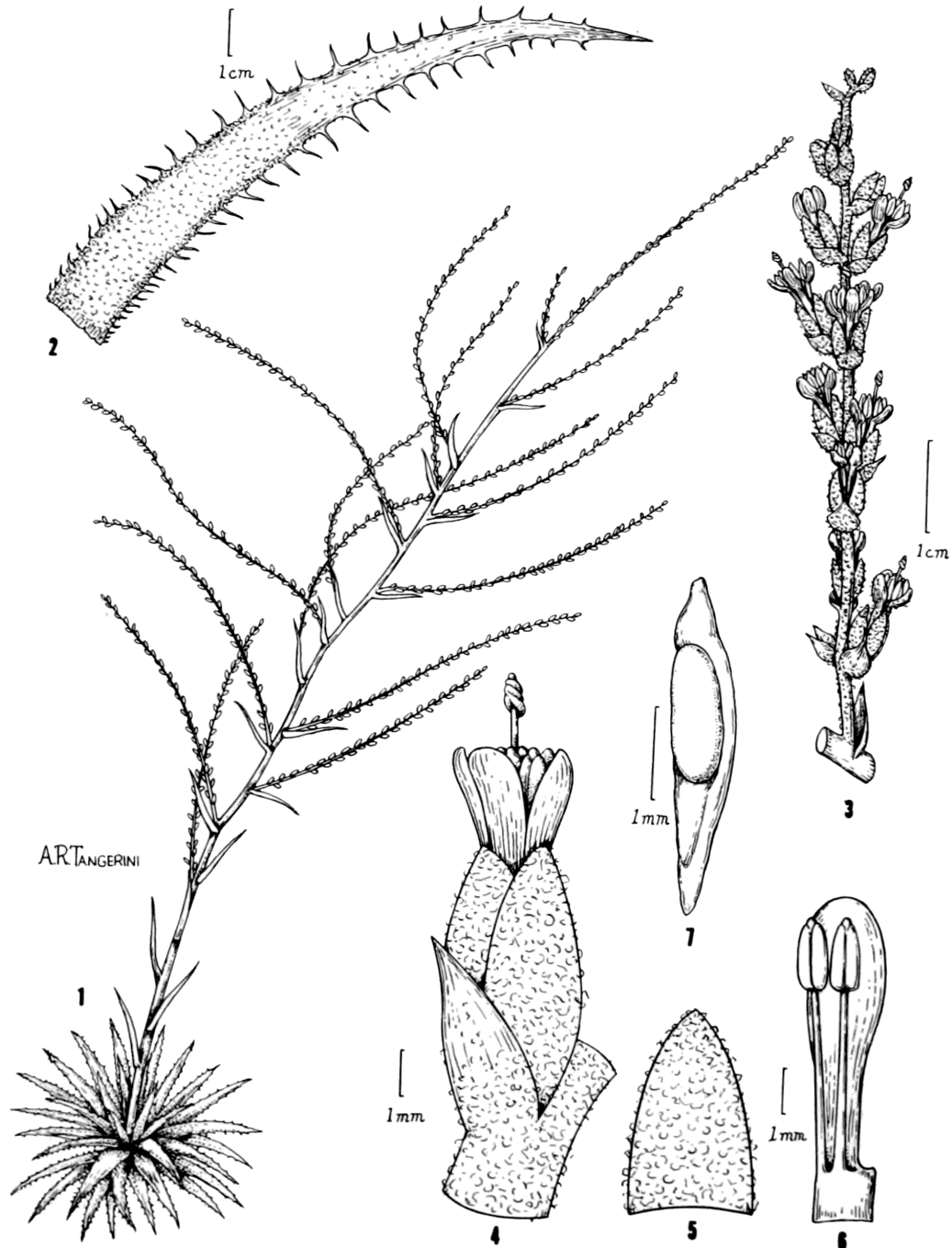


Fig. 1-7: *Dyckia hebdingii*.

Figura 5. Terceira ilustração publicada de uma espécie do Complexo *D. selloa*, fornecida na obra onde foi originalmente descrita *D. hebdingii*, extraída de *Notes on Bromeliaceae, XXXII. Phytologia*, v. 21, p. 95, Tabula 2.

Abb. 2

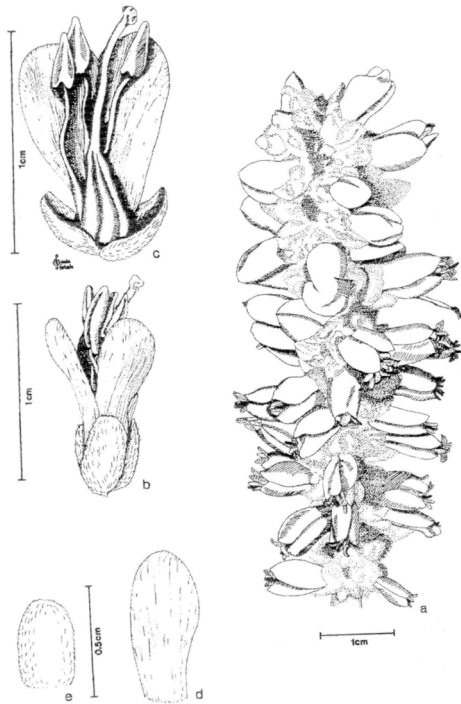


Abb. 3

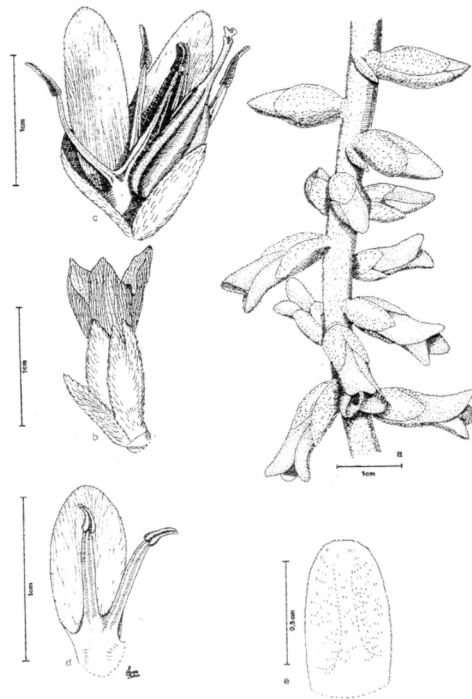


Abb. 4

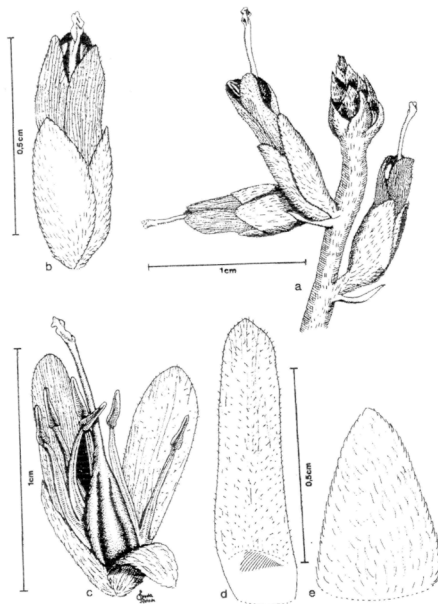


Abb. 5

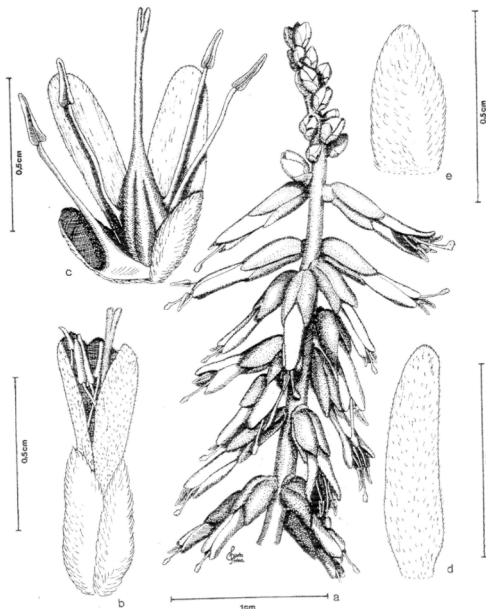


Figura 6. Ilustrações das novas espécies do Complexo *D. selloa* fornecidas por Winkler (1983). **A.** Abb. 2. *D. alba*. **B.** Abb. 3. *D. elisabethae*. **C.** Abb. 4. *D. retardata*. **D.** Abb. 5. *D. retroflexa*. Extraídas de *Documenta Naturae*, v. 3, Tabulas (2, 3, 4 e 5).

Era Strehliana à contemporaneidade (2004-)

Após vários anos estudando Bromeliaceae do Rio Grande do Sul, através de observações e coletas a campo e estudo de plantas cultivadas, Strehl (2004) propôs duas novas espécies do grupo, *D. domfelicianensis* e *D. rigida*. A primeira foi comparada com *D. hebdingii*, e foi distinguida basicamente por dados quantitativos, como porte da planta e das rosetas, e tamanho das brácteas florais. Já *D. rigida*, foi comparada com *D. retroflexa* e *D. maritima*. Os principais caracteres diagnósticos foram a presença (*D. rigida*) ou ausência (*D. retroflexa*) de pedicelos nas flores e a presença (*D. retroflexa*) ou ausência (*D. rigida*) de indumento nas pétalas. Ao comparar *D. rigida* com *D. maritima*, a autora diz que a primeira teria espinhos das margens foliares pretos (vs. verdes ou castanhos), sépalas branco-escamosas (vs. vermelho-escamosas), entre outros caracteres, e que a primeira ocorre na “Serra Gaúcha” e a segunda no “litoral gaúcho”. Esta comparação e determinações de herbário da autora, revelam que possivelmente ela considerava uma circunscrição ampla para *D. maritima*, visto que na comparação supracitada, o que corresponderia a morfologia de *D. maritima*, no presente estudo se enquadraria na circunscrição de *D. tomentosa*. Na mesma obra a autora descreveu *D. julianae*, que atualmente é considerada uma notoespécie (*D. ×julianae*) resultante de hibridação entre *D. hebdingii* e *D. choristaminea* (Hirsch *et al.* 2020; Büneker *et al.* 2020).

Strehl & Beheregaray (2006) publicaram um estudo sobre a morfologia das sementes de *Dyckia*, e propuseram classificar as sementes das espécies estudadas em dois grupos: grupo 1 (Figura 7A) - Sementes tipo longo-ovalado, não achatado, de aspecto triangular e; grupo 2 (Figura 7B) - Sementes tipo ovalado, achatado, discoide. O estudo trouxe a primeira descrição mais detalhada das sementes de várias espécies de *Dyckia*, e a primeira imagem em microscopia eletrônica de varredura das sementes de espécies do grupo aqui estudado (Figura 7). Os autores concluíram que estas diferentes morfologias de sementes eram um importante caractere a ser considerado na taxonomia, visto ser possível a distinção de sementes ao nível de gênero, e até de diferenciações entre espécies. Nesse sentido propuseram o estabelecimento de três complexos de espécies baseados na morfologia de sementes: “complexo remotiflora” para espécie com sementes discoides, quase circulares, onde a calaza une-se à ala num bordo largo até a região do hipocótilo; “complexo leptostachya” para espécies com sementes discoides que apresentam uma calaza longa unida a uma ala que se distribui até a porção mediana da semente; e “complexo maritima” para espécies com sementes alongadas de aspecto triangular. Para o “complexo maritima” foram estudadas sementes de *D. maritima* (HAS 30579), *D. retardata* (*I. Fernandes* 40 (ICN 86855), aqui identificada como *D. tomentosa*) e *Dyckia* sp. (*T. Strehl* 1602 & *J.C. Silva* 198 (HAS 66113), descrita posteriormente como *D. nigrospinulata*), porém salientam que *D. selloa* também pertence ao complexo, e relatam que não observaram flores “unissexuais” nesta, em contraste como relatado na literatura.

Posteriormente Strehl (2008) descreveu quatro novas espécies de *Dyckia* para o Rio Grande do Sul, uma delas, *D. nigrospinulata*, que pertence ao grupo aqui tratado. A autora apresentou uma detalhada descrição morfológica, e comparou a nova espécie com *D. maritima*, da qual diferenciou pelas folhas cinéreo-lepidotas,

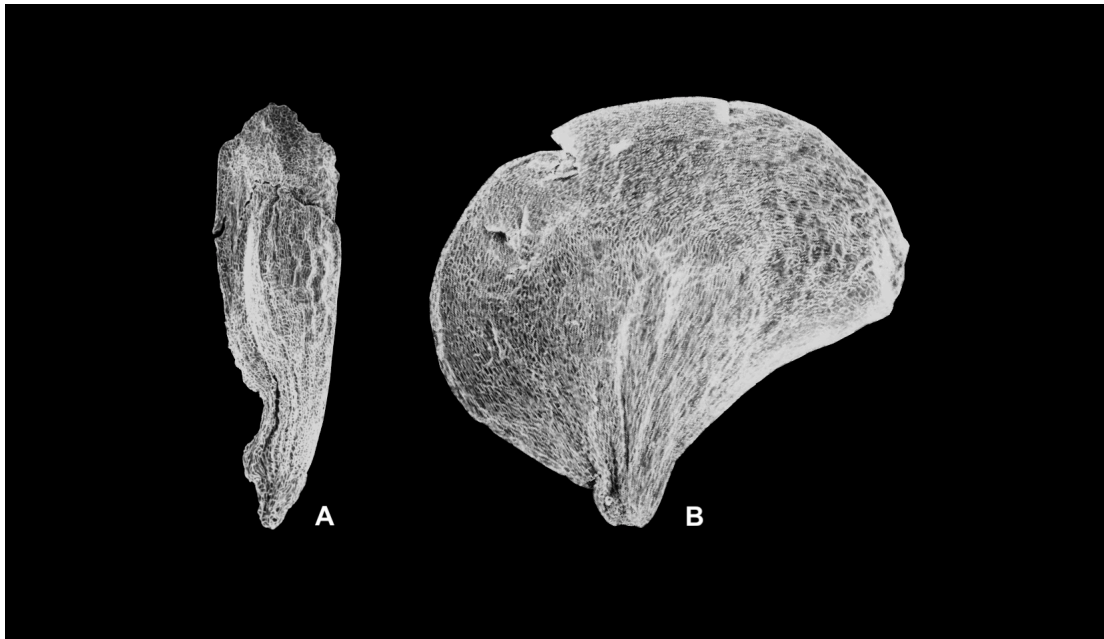


Figura 7. Eletromicrografias modificadas dos dois grupos morfológicos de sementes descritos por Strehl & Beheregaray (2006) para *Dyckia*. **A.** Semente do Grupo 1 - tipo longo-ovalado, não achatado, de aspecto triangular. Provavelmente *D. tomentosa*. **B.** Semente do Grupo 2 - tipo ovalado, achatado, discoide. Provavelmente *D. remotiflora*. Imagens fora de escala. Modificado a partir de *Pesquisas Botânicas*, v. 57, pp. 115 e 116.

inflorescência maior e cor das pétalas. Cabe relatar que, durante o desenvolvimento do presente estudo, verificou-se em espécimes do Herbário Dr. Alarich Schultz (HAS), ao qual Strehl era associada, diversos nomes não publicados em etiquetas manuscritas pela pesquisadora. Em comunicação pessoal com colaboradores de Strehl (Jones Caldas da Silva e João Luiz de Nardin), eles afirmaram a intenção da pesquisadora em publicar mais espécies novas do complexo, e que ela estava avançada no desenvolvimento de estudos de taxonomia de *Dyckia*, cujo resultado principal seria considerar seu “complexo maritima” como um gênero distinto. Entretanto a pesquisadora veio a falecer antes da publicação dos estudos, e não conseguimos resgatá-los até o momento. Além disso, diversos espécimes de *Dyckia* tombados no Herbário HAS, incluindo alguns espécimes tipo de espécies publicadas por Strehl, estão ausentes, pois a pesquisadora os tinha em empréstimo para estudo, e após seu falecimento em 2009, não retornaram ao herbário.

Ao proporem 10 novas espécies de *Dyckia* para o Brasil, Leme *et al.* (2012) reuniram diversas informações sobre o gênero, e aceitaram a classificação das sementes do gênero proposta por Strehl & Beheregaray (2006), entretanto tratando os dois grupos propostos originalmente como “tipos” distintos de semente. Os autores levantam a hipótese de que os tipos de sementes podem ser correlacionados à distribuição geográfica e morfologia floral das espécies. O tipo 1 (grupo 1 de Strehl & Beheregaray (2006)) seria característico do complexo “*Prionophyllum*”, constituído por espécies do sul do Brasil (estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina), que também apresentam as lâminas das pétalas estreitas e cápsulas nitidamente menores, enquanto as espécies de *Dyckia* típicas, apresentam sementes do tipo 2 (grupo 2 de

Strehl & Beheregaray 2006), e estão geograficamente espalhados, possuindo lâminas das pétalas largas e cápsulas distintamente maiores. Neste artigo, foi descrita *D. walteriana* como morfológicamente similar a *D. agudensis* e *D. selloa*. Entretanto a nova espécie não foi indicada como pertencente ao complexo *Prionophyllum*, posicionamento adotado pelos autores possivelmente devido as sementes da espécie serem do tipo 2. Em trabalho ainda inédito, Büneker *et al.* (em preparação) situa *D. walteriana* no complexo *D. microcalyx*.

A partir de 2013 Büneker *et al.* iniciaram um estudo taxonômico do que chamaram de “complexo *D. maritima*”, tendo como principal objetivo relatar quais as espécies que a ele pertenciam, tendo em vista como principal caractere diagnóstico as sementes caracterizadas no grupo 1 de Strehl & Beheregaray (2006). Como objetivo secundário: verificar a circunscrição das espécies e suas relações. Büneker *et al.* (2015a, 2015b) situaram 13 espécies como pertencentes ao complexo, e seus estudos apontaram a existência de um grupo de espécies intimamente relacionadas dentro do complexo (chamado de “complexo *Dyckia maritima sensu stricto*”) composto por: *D. maritima*, *D. myriostachya*, *D. retroflexa*, *D. rigida* e *D. nigrospinulata*. Além destas, citaram outras espécies como também pertencentes ao “complexo *D. maritima sensu lato*”: *D. selloa*, *D. agudensis*, *D. polyclada*, *D. alba*, *D. tomentosa*, *D. domfelicianensis*, *D. hebdingii* e *D. delicata*. Os autores sugeriram que *D. retardata* possa ser considerada sinônimo de *D. tomentosa*, e verificaram a existência de duas espécies novas para o complexo (ainda hoje não descritas, porém incluídas neste trabalho). Vista a inclusão de *D. selloa* no complexo, verificou-se que sua circunscrição correspondia em grande parte ao que originalmente foi proposto como gênero *Prionophyllum*.

Em anos posteriores, três estudos anatômicos e/ou morfológicos foram realizados, focando as espécies tidas no complexo *D. maritima*, no grupo de pesquisa do Laboratório de Anatomia Vegetal do UFRGS (*i.e.* Breitsameter 2017, Troleis 2018 e Almeida 2020). Breitsameter (2017) apresenta a caracterização de aspectos do botão floral e ontogenia morfoanatômica do rudimento seminal de espécies do complexo *D. maritima* (incluindo: *D. agudensis*, *D. alba*, *D. delicata*, *D. domfelicianensis*, *D. hebdingii*, *D. maritima*, *D. myriostachya*, *D. nigrospinulata*, *D. polyclada*, *D. rigida*, *D. selloa* e *D. tomentosa*). A autora relata que o padrão de desenvolvimento embriológico, tanto da esporogênese quanto da gametogênese, do rudimento seminal das espécies do complexo é similar ao descrito para a família Bromeliaceae. E que o ovário apresenta nectários septais, idioblastos com ráfides no mesofilo carpelar e estômatos em sua epiderme, e possui placentação axial, é súpero, tricarpelar e trilocular. O rudimento seminal apresenta primórdio trizonado e, durante seu desenvolvimento, é anátropo, bitementado e crassinucelado, com formação de tétrade linear de ginósporos, desenvolvimento monospórico com ginósporo calazal funcional e ginófito do tipo *Polygonum*. O estudo aponta como caracteres de potencial uso na taxonômica das espécies, em conclusão: a distribuição dos tricomas sobre a superfície do botão floral; a morfologia da bráctea floral, com ênfase no seu ápice; a distribuição dos rudimentos seminais no ovário, com destaque ao número de colunas por lóculo, o número de rudimentos seminais por coluna e o número dessas estruturas

por lóculo ovariano; e também o número de camadas celulares do tegumento externo, que pode variar de três a sete no gênero. O estudo ainda aponta que *D. agudensis* e *D. delicata* apresentam diferenças muito significativas, dentre as estruturas analisadas, das demais espécies do complexo.

Troleis (2018) conduziu estudo sobre morfoanatomia foliar do complexo, incluindo as mesmas espécies que Breitsameter (2017). Seu objetivo foi analisar a morfologia externa e interna das folhas das espécies do complexo, com o intuito de estabelecer caracteres que auxiliem na melhor circunscrição destes táxons, e do complexo. A autora caracterizou detalhadamente aspectos da morfologia externa (e.g. dimensões e forma das folhas, espinhos, tipo de estômatos e tricomas) e interna das folhas (e.g. parênquima aquífero adaxial, parênquima clorofiliano, parênquima aerífero brachiforme, parênquima aquífero, abaxial, hipoderme aquífera adaxial, hipoderme mecânica abaxial, feixes), além de características histoquímicas. Foram realizadas análises estatísticas dos dados morfoanatômicos reunidos, estas revelaram que *D. delicata* e *D. hebdingii*, apresentam características significativamente distintas das demais espécies do complexo. Em conclusão, a autora ressalta a significância que a coloração dos espinhos teve na análise, que permite o agrupamento das espécies originalmente tidas no complexo *D. maritima* por Büneker *et al.* (2015a) em dois grupos. Um grupo de espécies que se caracterizam por apresentarem espinho de cor predominantemente preta, e que parcialmente correspondente ao grupo de espécies do complexo *D. maritima sensu stricto* de Büneker *et al.* (2015) (i.e. *D. agudensis*, *D. maritima*, *D. myriostachya*, *D. nigrospinulata* e *D. rigida*), e outro grupo de espécies com espinhos de cor castanha a verde (i.e. *D. alba*, *D. domfelicianensis*, *D. hebdingii*, *D. selloa*, *D. retroflexa*, *D. polycladus*, *D. tomentosa* e *D. delicata*). Foi sugerido que este segundo grupo seja tratado como um grupo independente do “complexo maritima”, podendo ser denominado “complexo alba”.

Almeida (2020) conduziu um estudo palinológico que, assim como Troleis (2018), também com as mesmas espécies consideradas por Breitsameter (2017). O estudo teve como objetivo geral analisar e comparar a morfologia da esporoderme das 13 espécies de *Dyckia* situadas no complexo. O autor caracteriza os grãos de pólen das espécies do complexo como heteropolares, possuindo forma oblada e tamanho médio (26-50 µm). Um caractere que se revelou importante na distinção do pólen das espécies é o tipo de ornamentação, sendo: microrreticulado em *D. agudensis*, *D. delicata* e *D. maritima*; reticulado em *D. domfelicianensis*, *D. hebdingii*, *D. nigrospinulata*, *D. polyclada*, *D. retroflexa*, *D. rigida* e *D. selloa*; reticulado com grânulos livres ou birreticulado em *D. alba*; reticulado com regiões com descontinuidades no retículo em *D. myriostachya*; e reticulado com generalizada descontinuidade no retículo em *D. tomentosa*. Vistas as diferenças na ornamentação, incentivou-se a aceitação, como espécies distintas, de *D. myriostachya* e *D. tomentosa*, anteriormente consideradas sinônimos respectivamente de *D. selloa* e *D. maritima*. Com base em análises estatísticas de dados quantitativos do pólen, também verificaram significativa discrepância de *D. agudensis*, *D. selloa* e *D. tomentosa* do restante das espécies. O autor concluiu que os dados polínicos analisados para as espécies do complexo não representam caracteres significativamente distintos em

comparação às outras espécies do gênero analisadas, não endossando que as espécies formem um complexo a partir de dados palinológicos.

Um amplo trabalho de taxonomia referente ao gênero *Dyckia*, consta em um capítulo de *Illustrated Handbook of Succulent Plants: Monocotyledons*, em que Krapp & Eggli (2019) denominam o grupo aqui estudado como “complexo *Prionophyllum*”, possivelmente seguindo Leme *et al.* (2012). Na descrição morfológica apresentada para *Dyckia* são ressaltados como características das espécies do complexo: as plantas serem ginomonóicas, com as flores “hermafroditas” maiores que as flores “femininas” que ocorrem na mesma inflorescência (flores “femininas” geralmente confinadas às partes distais dos eixos da inflorescência); e sementes oblongas. Os autores ainda relatam (livre tradução): “Algumas das espécies atribuídas ao subgen. *Prionophyllum* por Smith & Downs (1974), *i.e.* *D. maritima* e *D. selloa*, destacam-se pela presença de ginomonoiccia, com algumas flores pistiladas (com sépalas e pétalas menores que as flores hermafroditas) em parte de suas inflorescências. As flores unissexuais são raras na família, mas algumas espécies de *Cryptanthus* são andromonóicas, e *Hechtia* é completamente dióico. Ao longo dos anos, mais espécies foram atribuídas ao informal “Complexo *Prionophyllum*”, a maioria delas com flores hermafroditas, no entanto. Resta a ser investigado se ginomonoiccia é um caráter diagnóstico para algumas espécies, ou para o grupo de espécies, ou se ocorre esporadicamente em apenas algumas populações.”

Cabe salientar que algumas informações apresentadas por Krapp & Eggli (2019) neste trecho do texto, provavelmente, não são análises provindas de dados primários (*i.e.* espécimes vivos ou herborizados), mas sim da literatura da Era Meziana. Além disto, em Smith & Downs (1974), *Prionophyllum* foi tratado como sinônimo de *Dyckia*, e não como subgênero. Por fim, os autores incluem no complexo somente: *D. hebdingii*, *D. maritima*, *D. nigrospinulata*, *D. polyclada*, *D. racinae*, *D. retroflexa*, *D. rigida* e *D. selloa*.

O último amplo tratamento taxonômico para *Dyckia* (que aborda a maioria das espécies descritas para o gênero), consta na *Flora do Brasil 2020* (Büneker *et al.* 2020), e no que diz respeito ao complexo de espécies aqui estudado, já se integra na obra, em parte, alguns resultados apresentados preliminarmente em Büneker *et al.* (2015a, 2015b), e da pesquisa de mestrado de Henrique M. Büneker, apresentada na presente dissertação, sobretudo quanto ao reestabelecimento de espécies. O gênero *Prionophyllum* foi considerado sinônimo de *Dyckia*, e o grupo estudado foi denominado de complexo *D. selloa*, e inclui: *D. agudensis*, *D. alba*, *D. delicata*, *D. hebdingii* (sin.: *D. domfelicianensis*), *D. maritima*, *D. myriostachya*, *D. nigrospinulata*, *D. retardata*, *D. retroflexa*, *D. rigida*, *D. selloa* (sin.: *D. grandifolia*), *D. tomentosa*; e *D. macracantha* foi considerada como nome de aplicação incerta. Nesta obra o complexo *D. selloa* foi caracterizado por apresentar flores com pétalas oblongas ou oblanceoladas, não unguiculadas e sementes oblanceoloide (*vs.* pétalas obovadas, obtruladas ou obrombóides, unguiculadas e sementes discoides nas espécies não pertencentes a este complexo).

Tabela 1. Resumo histórico dos principais tratamentos dados ao complexo *D. selloa* e suas espécies.

Era	Obra	Tratamento	Circunscrição das espécies	Principais caracteres diagnósticos para o grupo
Kochiana (1873-1894)	Koch (1873)	gênero <i>Prionophyllum</i>	<i>P. selloum</i>	Morfologia: inflorescência composta, pétalas ereto-espalhadas, filetes filiformes, pistilo alongado, lobos estigmáticos espiralados, contortos, e “óvulos” inseridos somente na porção inferior do lóculo, desprovidos de apêndice
	Bentham & Hooker (1883)	sinônimo do gênero <i>Encholirium</i>	Não apresentada	Não apresentada
	Wittmack (1888)	sinônimo do gênero <i>Encholirium</i>	Não apresentada	Não apresentada
	Baker (1889)	<i>Dyckia</i> subgênero <i>Prionophyllum</i>	<i>D. selloa</i> , <i>D. maritima</i> , <i>D. grandifolia</i> , <i>D. macracantha</i> , <i>D. myriostachya</i> , <i>D. subsecunda</i> , <i>D. augustae</i> , <i>D. longipetala</i> , <i>D. floribunda</i> e <i>D. gilliesii</i>	Morfologia: flores dispostas em espigas simples ou paniculadas, filetes filiformes e pétalas com lâminas oblongas
Meziana (1894-1943)	Mez (1894)	gênero <i>Prionophyllum</i>	<i>P. selloum</i> , citação como possíveis integrantes: <i>D. macracantha</i> e <i>D. myriostachya</i>	Esporidade das flores: dimórficas, “hermafroditas” ou “femininas”
	Mez (1896)	gênero <i>Prionophyllum</i>	<i>P. selloum</i> (sin.: <i>D. grandifolia</i> , <i>D. macracantha</i> e <i>D. myriostachya</i>) e <i>P. maritimum</i>	Esporidade das flores: dimórficas, “hermafroditas” ou “femininas”
	Harms (1930)	gênero <i>Prionophyllum</i>	<i>P. selloum</i> e <i>P. maritimum</i>	Esporidade das flores: dimórficas, “hermafroditas” ou “femininas”
	Mez (1935)	gênero <i>Prionophyllum</i>	<i>P. selloum</i> (sin.: <i>D. grandifolia</i> , <i>D. macracantha</i> e <i>D. myriostachya</i>) e <i>P. maritimum</i>	Esporidade das flores: dimórficas, “hermafroditas” ou “femininas”
Smithiana (1943-2004)	Smith (1943)	espécies do gênero <i>Dyckia</i>	<i>D. selloa</i> e <i>D. maritima</i>	Não apresentada
	Smith (1956)	espécies do gênero <i>Dyckia</i>	<i>D. selloa</i> , <i>D. maritima</i> e <i>D. tomentosa</i>	Morfologia: inflorescência 2-3 pinada, brácteas florais < 3 mm compr. e excedendo os pedicelos, sépalas < 5 mm compr.
	Smith (1972)	espécies do gênero <i>Dyckia</i>	<i>D. selloa</i> e <i>D. maritima</i>	Esporidade das flores: “funcionalmente unissexuais”, dimórficas, existindo flores maiores, perfeitas, e menores, pistiladas
	Smith & Downs (1974)	espécies do gênero <i>Dyckia</i>	<i>D. selloa</i> (sin.: <i>D. grandifolia</i> , <i>D. macracantha</i> e <i>D. myriostachya</i>), <i>D. hebbingii</i> e <i>D. maritima</i> (sin.: <i>D. tomentosa</i>)	Morfologia e esporidade das flores: inflorescência tripinada ou mais dividida; brácteas forais < 3 mm compr.; sépalas < 5; algumas flores “unissexuais”
	Winkler (1983)	espécies do gênero <i>Dyckia</i>	<i>D. selloa</i> , <i>D. maritima</i> , <i>D. alba</i> , <i>D. retardata</i> , <i>D. retroflexa</i> , <i>D. hebbingii</i>	Morfologia: ordem de ramificação das inflorescências
	Smith (1988)	espécies do gênero <i>Dyckia</i>	<i>D. selloa</i> , <i>D. racinae</i> e indiretamente: <i>D. maritima</i> , <i>D. alba</i> , <i>D. hebbingii</i> , <i>D. retardata</i> e <i>D. retroflexa</i>	Morfologia: tubo pétalo-estamínico muito curto

Strehliana (2004-)	Strehl & Beheregaray (2006)	espécies do gênero <i>Dyckia</i> , complexo <i>maritima</i>	<i>D. maritima</i> , <i>D. retardata</i> e <i>D. selloa</i> , indiretamente: <i>D. alba</i> , <i>D. domfelicianensis</i> , <i>D. hebdingii</i> , <i>D. retroflexa</i> e <i>D. rigida</i>	Morfologia: sementes tipo longo-ovalado, não achatado, de aspecto triangular
	Leme et al. (2012)	espécies do gênero <i>Dyckia</i> , complexo “ <i>Prionophyllum</i> ”	Não apresentada	Morfologia: lâminas das pétalas estreitas, cápsulas menores, semente do tipo 1
	Büneker et al. (2015)	espécies do gênero <i>Dyckia</i> , complexo <i>D. maritima</i>	<i>D. agudensis</i> , <i>D. alba</i> , <i>D. delicata</i> , <i>D. domfelicianensis</i> , <i>D. hebdingii</i> , <i>D. maritima</i> , <i>D. myriostachya</i> , <i>D. nigrospinulata</i> , <i>D. polyclada</i> , <i>D. retroflexa</i> , <i>D. rigida</i> , <i>D. selloa</i> , <i>D. tomentosa</i> (syn.: <i>D. retardata</i>)	Morfologia das sementes: oblanceolado
	Breitsameter (2017)	espécies do gênero <i>Dyckia</i> , complexo <i>D. maritima</i>	<i>D. agudensis</i> , <i>D. alba</i> , <i>D. delicata</i> , <i>D. domfelicianensis</i> , <i>D. hebdingii</i> , <i>D. maritima</i> , <i>D. myriostachya</i> , <i>D. nigrospinulata</i> , <i>D. polyclada</i> , <i>D. rigida</i> , <i>D. selloa</i> e <i>D. tomentosa</i>	Morfoanatomia: de rudimentos seminais
	Troleis (2018)	espécies do gênero <i>Dyckia</i> , complexo <i>maritima</i> , complexo <i>alba</i>	complexo <i>maritima</i> : <i>D. agudensis</i> , <i>D. maritima</i> , <i>D. myriostachya</i> , <i>D. nigrospinulata</i> e <i>D. rigida</i> . Complexo <i>alba</i> : <i>D. alba</i> , <i>D. domfelicianensis</i> , <i>D. hebdingii</i> , <i>D. selloa</i> , <i>D. retroflexa</i> , <i>D. polycladus</i> , <i>D. tomentosa</i> e <i>D. delicata</i>)	Morfoanatomia (fenética): dados quantitativos de anatomia foliar e coloração dos espinhos
	Krapp & Eggli (2019)	espécies do gênero <i>Dyckia</i> , “complexo <i>Prionophyllum</i> ”	<i>D. hebdingii</i> , <i>D. maritima</i> (sin.: <i>D. tomentosa</i>), <i>D. nigrospinulata</i> , <i>D. polyclada</i> , <i>D. racinae</i> , <i>D. retroflexa</i> , <i>D. rigida</i> e <i>D. selloa selloa</i> (sin.: <i>D. grandifolia</i> , <i>D. macracantha</i> e <i>D. myriostachya</i>)	Morfologia e esporidade das flores: flores “hermafroditas” maiores que as flores “femininas” que ocorrem na mesma inflorescência (flores “femininas” geralmente confinadas às partes distais dos eixos da inflorescência); e sementes oblongas
	Büneker et al. (2020)	espécies do gênero <i>Dyckia</i> , complexo <i>D. selloa</i>	<i>D. agudensis</i> , <i>D. alba</i> , <i>D. delicata</i> , <i>D. hebdingii</i> (sin.: <i>D. domfelicianensis</i>), <i>D. maritima</i> , <i>D. myriostachya</i> , <i>D. nigrospinulata</i> , <i>D. retardata</i> , <i>D. retroflexa</i> , <i>D. rigida</i> , <i>D. selloa</i> (sin.: <i>D. grandifolia</i>), <i>D. tomentosa</i>	Morfologia: flores com pétalas oblongas ou oblanceoladas, não unguiculadas e sementes oblanceolado

II.

O bjetivos & Justificativas

Objetivos gerais & Justificativas

As espécies do gênero *Dyckia* tem suscitado amplo interesse na atualidade, tanto no contexto científico-acadêmico, em estudos ecológicos (e.g. Wiesbauer 2012), morfoanatômicos (e.g. Santos-Silva *et al.* 2015; Carvalho *et al.* 2016, 2017; Troleis 2018), taxonômicos (e.g. Büneker *et al.* 2013, 2015c, 2016, 2018), genéticos (e.g. Hirsch *et al.* 2020; Ruas *et al.* 2020), evolutivos (e.g. Santos-Silva *et al.* 2013) e de conservação (e.g. Rogalski 2007; Zimmermann 2011; Janke 2014; Wiesbauer 2012), quanto pelos seus usos práticos, sobretudo no contexto horticultural, como planta suculenta ornamental.

A morfologia é uma ferramenta fundamental para a taxonomia vegetal, sobretudo a floral, vista a importância de seus componentes no ciclo de vida e na evolução das angiospermas. Porém, os estudos atuais de morfologia floral para as espécies do gênero são extremamente escassos, abordando o assunto sob visão generalista (e.g. Santos-Silva *et al.* 2013; Fagundes & Mariath 2010), ou em estudos de caso para algumas espécies, sem ampla amostragem (e.g. Carvalho *et al.* 2016, 2017; Santos-Silva *et al.* 2015; Guarçoni *et al.* 2014; Paggi *et al.* 2015).

Dentre os caracteres florais mais promissores a serem investigados amplamente, destacam-se: o indumento das peças do perianto, principalmente quanto à distribuição e morfologia dos tricomas; morfologia da antera; morfologia dos

estigmas; e a disposição, placentação e morfologia dos rudimentos seminiais. Mesmo muito superficiais, descrições do indumento do perianto são pouco frequentes e estão diluídas na literatura clássica do gênero *Dyckia* (Mez 1894, 1896, 1935; Smith & Downs 1974), apesar de algumas características de indumento serem um caráter utilizado para diagnóstico em nível específico (Smith & Downs 1974; Winkler 1982). Forzza (1997) foi a primeira a estudar mais detalhadamente os tricomas do perianto de espécies do gênero, e considerou o caractere como relevante para a diagnose de algumas espécies. Posteriormente, Forzza (2001) abordou o indumento das sépalas de espécies da antiga tribo Puyeeae em um contexto filogenético, porém não analisou espécies do sul do Brasil. Em trabalho preliminar, Büneker *et al.* (2015a, 2015b) consideraram a presença de tricomas nas pétalas, um estado de caráter importante na circunscrição do complexo *D. selloa*. Porém Carvalho *et al.* (2016) foram os primeiros a investigarem mais profundamente a morfologia dos tricomas do perianto de espécies de *Dyckia*, revelando importantes diferenças morfológicas entre os tricomas, suscitando que haja uma abordagem mais ampla deles como caráter diagnóstico. Nessa perspectiva um estudo mais amplo sobre os tricomas do perianto de espécies do gênero parece ser um caminho alvissareiro na busca de caracteres para melhores circunscrições específicas.

A androginosporia é dominante em Bromeliaceae, entretanto, apesar de Koch (1873) originalmente relatar flores “hermafroditas” para *Prionophyllum*, Mez (1896, 1935) usa como principal caráter diagnóstico a presença de flores dimórficas, “femininas” e “hermafroditas” para *Prionophyllum*. As obras de Mez serviram de alicerce para Smith & Downs (1974) e, apesar de, diferente de Mez, não aceitarem *Prionophyllum*, e incluir suas espécies em *Dyckia*, eles reproduziram a informação da existência de flores “unissexuais”. Provavelmente a partir destas obras, originaram-se todas outras citações de flores dimórficas ou “unissexuais” para espécies do complexo aqui estudado. Entretanto Strehl & Beheregaray (2006) foram incisivas em relatar que não foram verificadas flores “unissexuais” para o complexo, e descrições de espécies novas para o complexo relatam, todas, flores completas. Já Krapp & Eggli (2019), relatam ginodioiccia e flores “unissexuais”, porém, questionam ao levantar a possibilidade de ser algo que ocorra somente em algumas populações ou espécimes. Assim, esta é uma questão ainda a ser verificada nas espécies do complexo.

A altura do androceu perante os outros verticilos florais e a morfologia das anteras foram considerados caracteres importantes na taxonomia de *Dyckia*, tanto para caracterizar grupos de espécies intimamente relacionadas (Büneker *et al.* 2020), quanto para distinguir espécies (Büneker *et al.* 2020; Carvalho *et al.* 2016). Entretanto, descrições mais precisas do androceu, e suas peças, não estão presentes na literatura taxonômica e carecem de ampla investigação em nível específico.

Em Bromeliaceae muitas informações taxonômicas e interpretações sobre aspectos reprodutivos residem na morfologia do aparelho estigmático (Brown & Gilmartin 1984, 1989; Forzza 2001; Benzing 2000). Baker (1889) e Mez (1894, 1896, 1935) foram os primeiros a descrever sistematicamente com mais detalhes as estruturas estigmáticas e suscitar seu uso na taxonomia, entretanto foi apenas a partir de Brown & Gilmartin (1984, 1989) que a morfologia estigmática foi amplamente

estudada e aplicada na taxonomia da família. A morfologia dos estigmas foi caracterizada em tipos, sendo alguns deles caracteres considerados importantes apomorfias morfológicas, e principais na diagnose de gêneros, como o tipo cupulado (exclusivo do gênero *Werauhia* J.R.Grant segundo Utley (1983)) e o tubolacineado (exclusivo do gênero *Stigmatodon* Leme, G.K.Br. & Barfuss segundo Barfuss *et al.* (2016)), entre outros. Apesar do tipo recorrente de estigma para todo o gênero *Dyckia* ser o conduplicado-espiralado, Brown & Gilmartin (1984), expõem que Mez (1935) caracterizou o estigma das espécies de *Prionophyllum* (aqui chamado de complexo *D. selloa*) como apresentando lobos eretos ou ligeiramente contortos, e não espiralados. Também Carvalho *et al.* (2017) relataram diferenças significativas na morfologia estigmática das espécies do complexo *D. selloa* em comparação a outras espécies de *Dyckia* que não são do complexo *D. selloa*. A investigação da morfologia estigmática parece ser um importante caminho para caracterizar grupos de espécies do gênero.

Estudos recentes (*i.e.* Breitsameter 2017; Carvalho *et al.* 2017; Kuhn *et al.* 2020), que investigaram alguns aspectos do gineceu, trouxeram à tona questões importantes quanto à disposição, placentação e morfologia dos rudimentos seminiais dentro de um contexto taxonômico e evolutivo/filogenético para *Dyckia*. Estes caracteres apresentam potencial importante para delimitação de espécies, grupos delas e inferências acerca da evolução das espécies e destes caracteres.

Já a revisão taxonômica das espécies de *Dyckia* figura, em trabalhos de diversos autores (*e.g.* Forzza 2001; Krapp *et al.* 2014; Pinangé *et al.* 2016; Moura *et al.* 2018), como urgente para que hajam avanços efetivos na sistemática do gênero. Para o sul do Brasil os estudos taxonômicos mais amplos em *Dyckia* estão desatualizados (*i.e.* Smith & Downs 1974; Reitz 1983; Winkler 1982), e trabalhos publicados na última década se restringem somente a descrições de espécies novas (*e.g.* Braun & Gastaldi 2019; Büneker *et al.* 2013, 2015c, 2018; Leme *et al.* 2012), pouco esclarecendo sobre problemas taxonômicos que vêm se perpetuando. Apesar da última revisão taxonômica do gênero, conduzida por Lyman B. Smith, que culminou na notória obra de Smith & Downs (1974), ter apresentado ampla resolução de questões nomenclaturais e de tipificação, algumas persistem, principalmente porque novas regras retroativas foram incluídas nos antecessores até o atual Código Internacional de Nomenclatura (Turland *et al.* 2018), sobretudo quanto às tipificações. Sendo a revisão nomenclatural dos binômios, a verificação da identidade das espécies, a tipificação e a correta aplicação dos binômios, essencial ao avanço na taxonomia de *Dyckia*.

Vistos os problemas a serem enfrentados quanto a taxonomia do gênero, e a necessidade de elucidação e maior detalhamento de algumas estruturas, sob viés de uso como caracteres morfológicos, em *Dyckia* e no complexo *D. selloa*, expostos anteriormente, se propõem três objetivos gerais nesta dissertação:

1. Investigar, descrever e discutir caracteres morfológicos convencionalmente e não convencionalmente utilizados na taxonomia de *Dyckia*, com ênfase nas espécies do complexo *D. selloa*;

2. Circunscrever e descrever morfológicamente o complexo *D. selloa* e suas espécies;
3. Apresentar uma revisão taxonômico-nomenclatural das espécies inseridas no complexo *D. selloa*.

Objetivos específicos

No contexto do desdobramento do objetivo geral 1, investigar a gama de variação e importância de algumas estruturas sob viés de uso como caracteres diagnósticos, como:

- 1a. Coloração e forma dos espinhos das margens das lâminas foliares;
- 1b. Densidade e tipo de indumentos das lâminas foliares;
- 1c. Arquitetura da inflorescência/ padrão de ramificação e tipologia;
- 1d. Presença de flores ginospórangidas e androginospórangidas;
- 1e. Presença ou ausência de pedicelos nas flores;
- 1f. Forma das flores;
- 1g. Indumento do perianto;
- 1h. Forma das pétalas;
- 1i. Forma e proporções das anteras;
- 1j. Posição e disposição relativas dos rudimentos seminiais;
- 1k. Estigmas: classificação tipológica e morfologia, e;
- 1l. Morfologia das sementes.

No contexto do desdobramento do objetivo geral 2:

- 2a. Utilizar os caracteres morfológicos convencionalmente e não convencionalmente utilizados na taxonomia de *Dyckia* para circunscrever e descrever morfológicamente o complexo *D. selloa* e suas espécies;
- 2b. Verificar se todas as espécies citadas para o complexo realmente a ele pertencem, ou devem ser excluídas e situadas em outros complexos ou grupos a partir da morfologia. Ou se há alguma espécie que deva ser incluída nele, e;
- 2c. Verificar a existência de agrupamentos de espécies dentro do complexo com base em morfologia.

No contexto do objetivo geral 3:

- 3a. Verificar a conformidade da tipificação das espécies com o Código Internacional de Nomenclatura de Algas Fungos e Plantas;
- 3b. Verificar as diferentes circunscrições taxonômicas atribuídas às espécies do complexo e seus sinônimos ao decorrer da história;
- 3c. Propor circunscrições/delimitação padronizada para as espécies, através de descrições e diagnoses baseadas em morfologia;
- 3d. Verificar a existência de espécies novas dentro do paradigma de circunscrição morfológica proposto para as espécies do complexo *D. selloa*;
- 3e. Apresentar chaves dicotômicas para identificação das espécies e grupos de espécies;
- 4f. Apresentar imagens de características macro e micromorfológicas, que subsidiem a identificação das espécies do complexo, e;
- 5g. Apresentar informações sobre distribuição geográfica e habitat das espécies estudadas.

III.

Materiais & Métodos

Amostragem & Material analisado

Foram estudados espécimes de populações naturais *in situ*, cultivados e de herbários. Diversas expedições a campo no Rio Grande do Sul e Santa Catarina (sul do Brasil) foram organizadas com a finalidade de verificar a distribuição geográfica das espécies, registrando locais de ocorrências de suas populações, e para coleta de espécimes para estudo em cultivo, e herborização.

Coletas a campo

Com intuito de evitar impactos nas populações naturais, para cultivo foram coletados 1–2 espécimes adultos de algumas populações, e geralmente 1–2 espécimes jovens para cultivo. Espécimes férteis, quando encontrados, foram coletados e herborizados conforme técnicas usuais. Restringimos a coleta de no máximo 3 inflorescências por população. Estas coletas consistem apenas no material necessário para diagnóstico específico (geralmente não é coletada a planta toda), no caso de espécimes de grande porte (>1,5 m de altura): 1–2 lâminas foliares adultas, e a parte apical da porção fértil da inflorescência. Alguns espécimes, com o objetivo de obtenção de dados quantitativos (*e.g.* tamanho do pedúnculo e da porção fértil, número e tamanho de ramos), tiveram suas inflorescências coletadas integralmente e seccionadas em partes compatíveis com o tamanho usual de uma exsicata. Para

espécimes de pequeno porte (<1,5 m de altura) inflorescências foram coletadas na íntegra. Os espécimes coletados foram numerados sequencialmente e suas procedências registradas no caderno de coleta de Henrique Mallmann Büneker, e serão incluídos no acervo do Herbário ICN.

Espécimes vivos analisados

Para análise em laboratório, descrição e obtenção de imagens, foram coletados espécimes das coleções vivas: Planeta Bromélia (gerenciada por Jones Caldas da Silva localizada em Viamão, RS) aqui citada como Col. Viv. PB; a do Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, aqui citada como Col. Viv. LAVeg. UFRGS; a do Jardim Botânico de Porto Alegre, aqui citada como Col. Viv. JBPA; a do Jardim Botânico do Colégio Politécnico da Universidade Federal de Santa Maria, aqui citada como Col. Viv. JBCPUFSM; e a particular de Henrique Mallmann Büneker, localizada em Estrela, RS) aqui citada como Col. Viv. HB.

Fixação de flores, processamento e preparações para microscopia de luz

Para os estudos morfoanatômicos florais, sobretudo dos tricomas e rudimentos seminiais, foram destacadas, de espécimes vivos das coleções e de populações naturais *in situ*, flores inteiras em três estádios de desenvolvimento: em botão/pré-antese; em antese; e em pós-antese/iniciando o desenvolvimento do fruto. Estas flores foram coletadas, de ao menos 2 indivíduos de cada população (quando possível), e fixadas em solução de 4% de glutaraldeído e 1% de formaldeído (McDowell & Trump 1976) em tampão de fosfato de sódio 0,1 M, pH 7,2 (Gabriel 1982) sob vácuo. Algumas semanas depois o material fixado foi submetido a lavagens no mesmo tampão, e em água destilada. O material excedente, não utilizado, foi submetido a desidratação em série etílica (O'Brien & McCully 1981), até 70% de etanol, e incluídas na coleção em meio líquido do LAVeg UFRGS.

Para análise dos tricomas do perianto, ao menos 5 flores lavadas de dois indivíduos de populações diferentes (quando disponível) foram dissecadas e analisadas. O material foi corado em Azul de Toluidina 0,1% em tampão fosfato de sódio 0,1 M pH 4,4 (Feder & O'Brien 1968); ou desidratado através de série etílica até 50% para posteriormente ser corado em safranina 1% em etanol 50% (Johansen 1940). Os materiais corados foram posteriormente lavados em água destilada e montados em lâminas temporárias com solução de etanol/glicerina 1:1, etanol/glicerina 1:4, água/glicerina 1:5 ou etanol/água/glicerina 1:1:4 (Johansen 1940) para análise e obtenção de imagens em microscopia de luz transmitida, em campo claro, e de contraste de interferência diferencial (DIC).

Para análise da posição e disposição dos rudimentos seminiais foram seccionados (transversalmente e longitudinalmente) mais de 5 ovários de ao menos dois indivíduos de populações diferentes (quando disponível) à mão livre. As seções foram desidratadas através de série etílica até 50% para posteriormente serem coradas em safranina 1% em etanol 50% (Johansen 1940). As seções foram lavadas em água

destilada e, posteriormente, imersas em água destilada, em Placas de Petri, para serem analisadas e obtidas imagens em estereomicroscopia.

Para análise em estereomicroscopia de material fresco, sobretudo das antereas, ao menos 5 flores de dois indivíduos de populações diferentes (quando disponível) foram dissecadas e analisadas.

Análise de material herborizado

Os herbários, cujas coleções de espécimes de *Dyckia*, foram revisadas presencialmente são: HAS, HBR, HDCF, HPBR, HUUCS, HVAT, ICN, MBM, MPUC, PACA, PEL, R, RB, SMDB, SP, SPF e UPCB. Também foram revisadas os acervos digitais dos herbários: B, G, GH, K, L, M, MO, NY, P, S, US, ULM e WU (acrônimos segundo Thiers 2017, continuamente atualizado).

Microscopia & Tecnologia de imagem

Imagens fotográficas

As imagens macroscópicas dos espécimes a campo, e dos ramos e folhas com fundo preto, foram obtidos através das câmeras fotográficas digitais: Nikon D5300 e D90 com lente Nikon AF-S DX Nikkor 18-105mm, ou com Nikon D3100, com lente Nikon AF-P DX Nikkor 18-55mm.

Imagens estereoscópicas

Imagens de detalhes dos espinhos, flores, anteras e estigmas, entre outras, foram obtidas através de microscópio estereoscópio Leica M165 FC, com câmera digital acoplada Leica DFC 500, utilizando o software LAS V4.5, disponibilizados pelo LAVeg UFRGS.

Imagens de microscopia de luz transmitida

Imagens de microscopia de luz transmitida, em campo claro, e em DIC, foram obtidas através de microscópio Leica DMR HC, com câmera digital Zeiss AxioCam HRc acoplada, utilizando o software de captura de imagens Carl Zeiss ZEN LITE 2012, disponibilizados pelo LAVeg UFRGS.

Tratamento de imagens

As imagens das estruturas em vários planos focais (2–85) obtidas através dos microscópios, acima citados, foram reconstruídas no software Zerene Stacker 1.04. As imagens reconstruídas das estruturas tiveram suas bordas vetorizadas para homogeneização dos fundos pretos (estereoscópicas), ou cinzas (de microscopia de DIC), e foram redimensionadas e organizadas em figuras compostas através do software Adobe Photoshop CS5 Extended 12.0, 64x. As imagens fotográficas também foram agrupadas em figuras compostas com uso do software já citado.

Geografia

Toponímias

Os nomes de regiões orográficas e fisiográficas do Rio Grande do Sul seguiram Fortes (1959). As regiões hidrográficas e suas subdivisões seguem Rio Grande do Sul (2018).

Geomorfologia

Dois termos são frequentemente utilizados no Capítulo V, e seu entendimento pode ser dúbio, por isso aqui os esclarecemos. Eles são “afloramentos rochosos”, aqui entendidos somente como áreas horizontalizadas de superfície rochosa, associadas a relevos mais ou menos planos ou pouco movimentados, frequentemente chamados coloquialmente de lajedos; e o termo “escarpas rochosas”, que é entendido como áreas verticalizadas (com mais de 45° de inclinação) de superfície rochosa, associadas a encostas de morros.

Mapas

Para a elaboração dos mapas de distribuição das espécies, as coordenadas geográficas selecionadas das populações foram obtidas durante o trabalho de campo, ou aproximadas pelas localizações mencionadas nas exsicatas (Apêndice 1). Para a confecção do mapa, foram adquiridas imagens SRTM (Shuttle Radar Topography Mission) com os valores de altitude do terreno; e shapefiles do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) com a delimitação dos estados do Brasil. No ambiente do software QGIS 2.18.11, as imagens SRTM passaram pelo processo de união (mosaico) para criar a camada hipsométrica, a imagem resultante foi redesenhada para o Datum SIRGAS 2000; sobrepôs-se a delimitação política dos estados e pontos de ocorrência das populações das espécies, posteriormente foi recortada a área de interesse.

Morfologia

Para o capítulo IV e V foi utilizada a terminologia morfológica contida em Beentje (2010), Gonçalves & Lorenzi (2011) e Font Quer (1973). Como base para as descrições das espécies, utilizamos como modelo Smith & Downs (1974), com adaptações sugeridas por Scharf & Gouda (2008). Nos capítulos IV e V foram discutidos e utilizados também terminologia específica para algumas estruturas, contidas em Weberling (1989) e Endress (2010), a respeito de inflorescências; Barfuss *et al.* (2016) e Brown & Gilmartin (1984, 1989), a respeito da morfologia estigmática; e Bernardello *et al.* (1991) e Forzza (2001), a respeito de hipanto e adnação e conação de filetes.

As descrições morfológicas das espécies do capítulo V e os dados morfológicos citados e discutidos no capítulo IV foram obtidos através da análise dos espécimes vivos e/ou herborizados citados para cada espécie do complexo *Dyckia*

selloa no capítulo V, sendo alguns dados micromorfológicos obtidos apenas através dos materiais coletados e fixados, como especificado acima, durante a execução do estudo. No apêndice 2 é apresentada uma lista com as espécies e procedência dos espécimes vivos analisadas que não são do complexo *D. selloa* e forma apresentadas imagens no capítulo IV.

Taxonomia

Delimitação

Entendo que a Sistemática é a área da biologia que objetiva circunscrever/delimitar entidades biológicas, dar nomes a elas e entender suas relações. A Taxonomia e a Nomenclatura fazem parte da Sistemática Biológica, sendo a Taxonomia, a disciplina que trata da circunscrição/delimitação idealizada das entidades biológicas através de diversas metodologias e linhas de evidências, e; a Nomenclatura, a disciplina que trata: da nomeação das entidades biológicas hierarquicamente (conforme um sistema/método); e a vinculação dos nomes (e de sua idealização no mundo inteligível/das ideias) a determinados espécimes (objetos do mundo sensível/real/material), através de convenções baseadas em princípios, regras e recomendações internacionalmente estabelecidas pelas comunidades de cientistas com interesse na área. No caso das plantas aqui tratadas, o Código Internacional de Nomenclatura para Algas Fungos e Plantas.

A Sistemática extirpada da Taxonomia e da Nomenclatura trata apenas das relações entre entidades biológicas. Estas relações expressas na prática através de sistemas de classificação que utilizam determinados critérios transitórios (e vários deles foram explorados durante a história), que por sua vez, são dependentes da Taxonomia e da Nomenclatura. Nem sempre, na história da biologia, os sistemas de classificação tiveram como objetivo a classificação através de relações evolutivas entre as entidades, entretanto, após o estabelecimento do paradigma da Evolução dos seres vivos, em meados do século XIX, com consolidação no século XX, e perpetuação até a atualidade, é dominante a ideia de que os sistemas de classificação biológicos devam refletir as relações evolutivas/filogenéticas das entidades que o compõem, ao menos nos níveis específico e supraespecíficos. Esta ideia culmina na convenção de que apenas são nomeadas formalmente entidades supraespecíficas verificadas através de métodos filogenéticos. Por este motivo, aqui foi utilizada nomenclatura informal para as entidades supraespecíficas delimitadas, complexos e subcomplexos de espécies, visto que as evidências que as sustentam têm base nos critérios de descontinuidade morfológica (similares aos utilizados aqui em nível específico), e não em filogenéticos. Porém é possível, que as hipóteses lançadas através da proposta de complexos e subcomplexos naturais se reflitam na realidade filogenética a ser estudada futuramente.

Conceito de espécie e circunscrição das entidades

Em linha com a digressão acima exposta, considerando como premissa a distinção entre o conceito de espécie e os critérios de delimitação de espécies (*i.e.* critérios operacionais, linhas de evidência na definição de propriedades (necessárias)) proposta por Queiroz (2007), anticonvencionalmente adotamos uma variante do conceito taxonômico de espécie (Regan 1926), com adaptações à teoria filosófica conceitualista (Stamos 2003; Zachos 2016), em parte seguindo preceitos de Rapini (2004) e Fitzhugh (2009). Foi usada a descontinuidade morfológica como principal critério de delimitação. A idealização dos limites e variação morfológica das espécies tratadas baseou-se em dados quantitativos e qualitativos obtidos por meio da observação dos espécimes. Da mesma forma, a circunscrição do complexo estudado foi feita por meio da análise de protólogos, tipos nomenclaturais, espécimes de coleções e populações em habitat de todas as espécies que o compõem. A nomenclatura formal usada aqui segue o Código de Shenzhen (Turland *et al.* 2018) e os binômios das espécies seguem o International Plant Name Index (IPNI) (2021). A nomenclatura informal (nomes dos complexos) segue a convenção de utilizar para o nome do complexo, ou subcomplexo, o nome específico mais antigo contido na circunscrição dada a ele.

IV.

Morfologia de *Dyckia* e do complexo *Dyckia selloa*

A taxonomia de *Dyckia s.s.* em nível específico está fundamentada em caracteres macromorfológicos, na maior parte estabelecidos no século XIX, nas obras de C. Mez, e no século XX, nas obras de L. Smith, como apresentado no capítulo I. Dentre os principais caracteres estão: o nível de ramificação das inflorescências, o tamanho relativo das brácteas pedunculares, o indumento dos ramos da inflorescência, a forma das brácteas florais e seu tamanho relativo bráctea floral/flor, a presença ou ausência de pedicelo nas flores, a forma e tipo de indumento das sépalas, o nível de concreção dos filetes e a altura relativa estames/corola. De fato, vários desses caracteres são extremamente importantes na taxonomia do gênero, entretanto, vários deles apresentam aplicabilidade questionável, devido a variabilidade deles em algumas espécies, tornando a taxonomia do gênero complicada.

Estudos detalhados macromorfológicos, micromorfológicos e anatômicos, com o viés de avaliar e explorar caracteres mais estáveis, ainda são relativamente raros para *Dyckia*, se destacando: Carvalho *et al.* 2016, 2017; Breitsameter 2017 e Troleis 2018. A partir do que foi proposto nesses estudos, aliado a uma abordagem taxonômica comparativa entre dezenas de espécies de vários complexos, pudemos constatar uma série de caracteres, sobretudo micromorfológicos, não usuais, de grande importância para a taxonomia de *Dyckia s.s.* Alguns deles, especialmente

diagnósticos a nível específico para o complexo *D. selloa* foram abordados neste capítulo, como morfologia de tricomas do perianto, morfologia das anteras e disposição e posição de rudimentos seminiais, além de um aprofundamento maior em uma série de caracteres usuais, como indumento de folhas e arquitetura da inflorescência. Além disso, discutimos a aplicação de alguns termos morfológicos, e propomos uma terminologia adequada às espécies do complexo *D. selloa*.

V.

Revisão taxonômica do **complexo *Dyckia selloa***

A partir da análise dos caracteres morfológicos convencionalmente utilizados na literatura taxonômica de *Dyckia*, relatadas no capítulo I, e do estudo de outros caracteres morfológicos, não usuais, apresentados e discutidos no capítulo IV, foi realizada a revisão taxonômico-nomenclatural das espécies do complexo *D. selloa*, sendo proposto o reestabelecimento de algumas, e verificadas e propostas oito novas espécies para a ciência, totalizando 21 para este complexo. Em nível supraespecífico também propomos uma circunscrição mais clara para o complexo, que difere, em parte, com o que foi proposto por outros autores e, além disso propusemos o estabelecimento de subcomplexos constituídos por espécies que, nesta análise, apresentam maior similaridade morfológica.

São apresentados cabeçalhos taxonômicos com dados de tipificação para as espécies já publicadas, sinonímia, seguido pela etimologia dos epítetos específicos. Foram elaboradas diagnoses com base na morfologia, com ênfase em características qualitativas, para diferenciar tanto as espécies dentro dos subcomplexos, de forma que cada espécie apresente uma combinação única de elementos que permitam sua fácil identificação, quanto para os subcomplexos. Descrições morfológicas foram elaboradas para as espécies e o complexo como um todo e, também são fornecidas chaves de identificação para os subcomplexos e suas espécies. Dados obtidos a campo

e nos herbários sobre o habitat, distribuição geográfica e fenologia são apresentados, além de observações e discussões sobre a variação morfológica das espécies observadas nas populações, e as afinidades entre elas, e como podem ser reconhecidas dentre as mais similares morfológicamente.

VI.

C onclusões

Quanto à morfologia comparada das espécies de *Dyckia* e do complexo *D. selloa* e sua aplicação na taxonomia:

1. A macromorfologia e a micromorfologia de espécies de *Dyckia* pode ser melhor explorada para o estabelecimento de caracteres para uso na taxonomia. Caracteres não convencionais, como coloração dos espinhos das margens das lâminas foliares, morfologia e distribuição de tricomas do perianto, proporções das anteras, posição e disposição de rudimentos seminiais e presença de tricomas nas margens dos ramos estigmáticos, se mostraram extremamente relevantes para circunscrição das espécies do complexo *D. selloa*.
2. Caracteres como arquitetura da inflorescência, forma das flores, forma das pétalas e morfologia da semente se revelaram importantes na diagnose e na circunscrição do complexo *D. selloa* e dos seus subcomplexos, aqui propostos.
3. Os caracteres que levantamos no capítulo IV apresentam grande potencial para uso em análises filogenéticas.
4. Algumas estruturas aqui investigadas foram descritas na literatura através de terminologia equivocada, como as ordens de ramificação das inflorescências, por exemplo. Essa terminologia equivocada é amplamente adotada na taxonomia de Bromeliaceae, e precisa ser revista.
5. A característica mais importante para diagnose de *Prionophyllum*, sustentada a

partir da Era Meziana, as flores dimórficas, não foram verificadas em qualquer espécime do complexo *D. selloa* analisado, sendo julgada aqui como improcedente.

6. Estudos micromorfológicos e anatômicos, como os voltados aos tricomas do perianto, a anatomia das anteras e dos rudimentos seminiais, com ampla amostragem, podem trazer mais avanços, não somente ao conhecimento dessas estruturas em *Dyckia*, como para o estabelecimento de ainda mais caracteres para uso taxonômico no futuro.

Quanto à taxonomia do complexo *D. selloa*:

1. Foi corroborada a circunscrição do complexo *D. selloa* proposta por Büneker *et al.* (2015a) a partir de uma análise morfológica mais ampla, porém a circunscrição de algumas espécies, como *D. polyclada* e *D. retardata*, não.
2. As espécies do complexo *D. selloa* se mostraram subamostradas em coleções de herbário. Isso possivelmente pela dificuldade de coleta de espécimes, pois ocorrem em grande parte em escarpas rochosas de difícil acesso, mas também pela dificuldade de herborização devido às folhas suculentas e inflorescências de tamanho muito avantajado.
3. Expedições de campo com intuito de localizar novas populações de espécies e populações tipo, e o estudo de espécimes cultivados, isto é, observação de espécimes vivos, são extremamente importantes para fundamentar revisões taxonômicas de grupos complicados, sobretudo para plantas que ocorrem em relictos vegetacionais xerofíticos e são altamente endêmicas.
4. Os caracteres convencionalmente utilizados na circunscrição taxonômica de espécies de *Dyckia* (*e.g.* forma e tamanho relativo de brácteas, intensidade da concreção entre filetes) apresentam importância reduzida nas espécies do complexo *D. selloa*.
5. O processo de identificação de espécies no complexo *D. selloa* exige análise criteriosa de caracteres florais, e vários deles micromorfológicos. Presença ou ausência de indumento nas folhas, ramos da inflorescência e flores, e arquitetura da inflorescência, são importantes na determinação específica (caracteres avaliados no processo de determinação na literatura clássica para o grupo), porém devem ser contextualizados ao cenário complexo de análise dos demais caracteres aqui propostos, sendo o aspecto geral da planta pouco informativo, ou se não, só para constatar que é uma espécie do complexo *D. selloa*.
6. Podem ser reconhecidos quatro subcomplexos de espécies, com base na morfologia, dentre as que compõem o complexo *D. selloa*, e eles são relativamente coesos geograficamente.
7. O número de espécies do complexo *D. selloa* estava subestimado (13 spp. segundo Büneker *et al.* 2020), e a maioria delas eram erroneamente identificadas como *D. maritima* e *D. selloa* nos herbários e publicações. A partir da análise deste estudo, propomos 21 espécies para o complexo, das

quais 8 são novas para a ciência. O número de espécies pode ser ainda maior, visto que podem existir muitas microendêmicas que não foram localizadas.

8. Várias espécies que foram consideradas como sinônimos (*e.g.* *D. tomentosa* e *D. myriostachya*), algumas desde o final do século XIX, se revelaram aceitáveis dentro do paradigma de espécies adotado na presente dissertação, e se propõem seu reestabelecimento.
9. A investigação histórica dos itinerários de naturalistas do século XIX que coletaram espécimes do complexo enviados a instituições europeias (principalmente F. Sellow) foi fundamental para determinar a procedência, que até então era duvidosa, do material tipo de *D. selloa*, *D. myriostachya* e *D. tomentosa*. Isso permitiu a redescoberta dessas plantas na natureza e a verificação e aplicação desses binômios. Todavia, a procedência do holótipo de *D. macracatha* continua duvidosa, e a espécie não foi localizada na natureza, porém se propõem seu reestabelecimento através da sua morfologia verificada nesse único espécime conhecido.
10. A maioria dos binômios inseridos no complexo estão adequadamente tipificados, entretanto alguns espécimes, que são tipos nomenclaturais, não foram localizados (*e.g.* holótipo de *D. rigida*), ou estavam em herbários de outras instituições que não as citadas nos protólogos (*e.g.* *D. alba*), ou ainda carecem de mais estudos históricos para que se proceda com um segundo passo de lectotipificação (*i.e.* *D. selloa*).
11. Apesar de várias espécies serem aparentemente microendêmicas de determinados locais (*e.g.* *D. retroflexa* e *D. delicata*), várias delas apresentam distribuição relativamente ampla (*e.g.* *D. tomentosa*, *D. rigida*, *D. myriostachya*, *D. nigrospinulata* e *D. selloa*), com inúmeras populações. A distribuição das espécies em geral pode ser vinculada a determinadas formações rochosas com tipo específico de rocha, ou bacias hidrográficas.
12. O estabelecimento de categorias informais, como complexos, que retratem grupos de espécies estritamente relacionadas morfologicamente, na taxonomia de *Dyckia*, parece ser um importante avanço no entendimento infragênico. O complexo *D. selloa* é morfologicamente muito distinto das demais *Dyckia s.s.*, sendo sustentado por uma série de características combinadas. Estudos filogenéticos mais detalhados, com base em caracteres moleculares, podem vir a corroborar que suas espécies constituam uma linhagem monofilética significativa. A posição do complexo dentro da filogenia de Pitcairnioideae (vistas as reconstruções filogenéticas publicadas) ainda é duvidosa, porém vários caracteres aqui analisados (*e.g.* arquitetura da inflorescência, forma das pétalas, posição e disposição de rudimentos seminiais e morfologia das sementes) sugerem que tenha uma posição pouco derivada dentro de *Dyckia s.s.*, o que, no futuro, possa levar a sua aceitação como subgênero, ou como um gênero distinto de *Dyckia* em uma hipótese mais segregada ao nível genérico para o clado xérico de Pitcairnioideae.

R

Referências bibliográficas

- Aguirre-Santoro, J. (2017) Taxonomy of the *Ronnbergia* Alliance (Bromeliaceae: Bromelioideae): new combinations, synopsis, and new circumscriptions of *Ronnbergia* and the resurrected genus *Wittmackia*. *Plant Systematic and Evolution* 303: 615–640.
- Almeida, P.S. de (2020) *Morfologia polínica no gênero Dyckia (Bromeliaceae) - espécies pertencentes ao grupo informal “maritima”*. Dissertação de Mestrado. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Antar, G.M.; Faria, J.E.Q.; Rosa, P.O.; Soares, A.C.A.; Forzza, R.C. (2021) Novelties in *Dyckia* (Pitcairnioideae-Bromeliaceae) from the South America dry diagonal: Two new species, a new combination and a new name. *Feddes Repertorium* 132: 269–278.
- APG II (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399–436.
- Baker, J.G. (1889) *Handbook of the Bromeliaceae*. G. Bell & Sons, London.
- Barfuss, M.H.J.; Till, W.; Leme, E.M.C.; Pinzón, J.P.; Manzanares, J.M.; Halbritter, H.; Samuel, R.; Brown, G.K. (2016) Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa* 279: 1–97.
- Beentje, H. (2010) *The Kew Plant Glossary: an illustrated dictionary of plant terms*. Richmond, Royal Botanic Gardens.
- Bentham, G.; Hooker, J.D. (1883) *Genera Plantarum: ad exemplaria imprimis in Herbariis Kewensibus servata definita*, v. 3(2). Londini, L. Reeve & Co. e Williams & Norgate.
- Benzing, D.H. (2000) *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bernardello, L.M.; Galetto, L.; H.R. Juliani. (1991) Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean Bromeliaceae. *Annals of Botany* 67: 401–411.
- Bouchenak-Khelladi, Y.; Muasya, A.M.; Linder, H.P. (2014) A revised evolutionary history of Poales: origins and diversification. *Botanical Journal of the Linnean*

- Society* 175: 4–16.
- Braun, P.J.; Pereira E.E. (2018) A new Isolated growing species of *Encholirium* from Northern Goiás (Central Brazil): *Encholirium josinoi-narcisae*. *Die Bromelie* 2018(1): 32–38.
- Braun, P.J.; Pereira, E.E.; Pereira, R.E. (2020) A new species in the genus *Encholirium* from Central Brazil: *Encholirium anteroi*. *Die Bromelie* 2020(1): 20–27.
- Breitsameter, C.J. (2017) *Caracterização de aspectos do botão floral e ontogenia morfoanatômica do rudimento seminal de espécies do complexo Dyckia maritima (Bromeliaceae: Pitcairnioideae)*. Dissertação, Banco de Dissertações do LAVeg UFRGS. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Brown, G.K.; Gilmartin, A.J. (1984) Stigma structure and variation in Bromeliaceae - Neglected taxonomic characters. *Brittonia* 36: 364–374.
- Brown, G.K.; Gilmartin, A.J. (1989) Stigma types in Bromeliaceae - A systematic survey. *Systematic Botany* 14: 110–132.
- Büneker, H.M.; Guarçoni, E.A.E.; Santos-Silva, F.; Forzza, R.C. (2020) *Dyckia in Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.br/reflora/floradobrasil/FB6046>. Acesso em: 16 Janeiro 2021.
- Büneker, H.M.; Pontes, R.C.; Soares, K.P.; Witeck-Neto, L.; Longhi, S.J. (2013) Uma nova espécie reófito de *Dyckia* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) para a flora do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 11: 284–289.
- Büneker, H.M.; Pontes, R.C.; Witeck-Neto, L.; Soares, K.P. (2015a) Taxonomic study of *Dyckia maritima* complex (Bromeliaceae, Pitcairnioideae): preliminary results. In: *Annals of 1st World Congress on Bromeliaceae Evolution*.
- Büneker, H.M.; Soares, K.P.; Assis, L.C. (2016) The *Dyckia sordida* complex (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) and a new species from Minas Gerais, Brazil. *Phytotaxa* 244: 57–68.
- Büneker, H.M.; Soares, K.P.; Witeck-Neto, L. (2018) *Dyckia pampeana*, a new species of Bromeliaceae (Pitcairnioideae) from Pampa grasslands of Brazil and Uruguay. *Phytotaxa* 362: 97–104.
- Büneker, H.M.; Witeck-Neto, L.; Soares, K.P. (2015c) *Dyckia pontesii* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae), uma nova espécie do Rio Grande do Sul, Brasil. *Rodriguésia* 66: 499–504.
- Büneker, H.M.; Witeck-Neto, L.; Soares, K.P.; Pontes, R.C. (2015b) Estudo taxonômico do complexo *Dyckia maritima* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae): um grupo negligenciado. In: *Anais do XVI Encontro Estadual de Botânicos do Rio Grande do Sul*.
- Carvalho, J.D.T.; Essi, L.; Oliveira, J.M.S. (2017) Flower and floral trichome morphology of species of *Dyckia* Schult. f. (Bromeliaceae, Pitcairnioideae), and their importance to species characterization and genus taxonomy. *Acta Botanica Brasilica* 31: 19–28.
- Carvalho, J.D.T.; Oliveira, J.M.S. (2021) Structural anomalies in pollen grains of *Dyckia racinae* L.B.Sm. (Bromeliaceae). *Brazilian Journal of Botany* 44:

- 179–185.
- Carvalho, J.D.T.; Oliveira, J.M.S.; Freitas, C.C.; Martins, M.S. (2016) Stamen morphoanatomy of *Dyckia* Schult.f. (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) species: new data for taxonomic use. *Acta Botanica Brasilica* 30: 389–400.
- Celedon, J.M.; Whitehill, J.G.A.; Madilao, L.L.; Bohlmann, J. (2020) Gymnosperm glandular trichomes: expanded dimensions of the conifer terpenoid defense system. *Nature, Scientific Reports* 10, 12464. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69373-5>
- Dumortier, B.C.J. (1829) *Analyse des Familles des Plantes*. Tournay, Imprimerie de Casterman.
- Endress, P.K. (2010) Disentangling confusions in inflorescence morphology: patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. *Journal of Systematics and Evolution* 48: 225–239.
- Endress, P.K. (2011) Angiosperm ovules: diversity, development, evolution. *Annals of Botany* 107: 1465–1489.
- Fagundes, N.F.; Mariath, J.E.A. (2010) Morphoanatomy and ontogeny of fruit in Bromeliaceae species. *Acta Botanica Brasilica* 24: 765–779.
- Feder, N.; O'Brien, T.P. (1968) Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* 55: 123–142.
- Fitzhugh, K. (2009) Species as Explanatory Hypotheses: Refinements and Implications. *Acta Biotheor* 57: 201–248.
- Font Quer, P. (1973) *Diccionario de botânica*. Barcelona, Labor.
- Fortes, A.B. (1959) *Geografia física do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, ed. Globo.
- Forzza, R.C. (1997) *Pitcairnioideae (Bromeliaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Forzza, R.C. (2001) *Filogenia da tribo Puyeeae Wittm. e revisão taxonômica do gênero Encholirium Mart. ex Schult. & Schult.f. (Pitcairnioideae-Bromeliaceae)*. Tese de Doutorado. São Paulo, Universidade de São Paulo.
- Forzza, R.C. (2005) Revisão taxonômica de *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f. (Pitcairnioideae – Bromeliaceae). *Boletim de Botânica* 23: 1–49.
- Forzza, R.C. (2020) *Encholirium* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB6086>>. Acesso em: 31 jul. 2021.
- Forzza, R.C.; Costa, A.F.; Maciel, J.R.; Kessous, I.M.; Monteiro, R.F.; Faria, A.P.G.; Tardivo, R.C.; Büneker, H.M.; Saraiva, D.P.; Moreira, B.A.; Jacques, S.S.A.; Almeida, M.M.; Santos-Silva, F.; Louzada, R.B.; Moura, R.L.; Couto, D.R.; Neves, B.; Oliveira, F.M.C.; Araújo, C.C.; Gonçalves-Oliveira, R.C.; Versieux, L.M.; Romanini, R.P.; Machado, T.M.; Silva, R.S.A.d.; Paixão Souza, B.; Gomes-da-Silva, J.; Uribe, F.P.; Guarçoni, E.A.E.; Sousa, L.O.F.; Pontes, R.A.S.; Nogueira, M.G.C.; Sousa, G.M.; Koch, A.K.; Picanço, W.L.; Cardoso, P.H.; Martins, S.E.; Barbosa-Silva, R.G.; Wanderley, M.G.L. (2020) Bromeliaceae in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB66>>.

Acesso em: 03 ago. 2021

- Gilmartin, A.J.; Brown, G.K. (1987) Bromeliales, related monocots, and resolution of relationships among Bromeliaceae subfamilies. *Systematic Botany* 12: 493–500.
- Givnish, T.J.; Ames, M.S.; McNeal, J.R.; McKain, M.R.; Steele, P.R.; Pamphilis, C.W.de; Graham, S.W.; Pires, J.C.; Stevenson, D.W.; Zomlefer, W.B.; Briggs, B.G.; Duvall, M.R.; Moore, M.J.; Heaney, J.M.; Soltis, D.E.; Soltis, P.S.; Thiele, K.; Leebens-Mack, J.H. (2010) Assembling the tree of the monocotyledons: Plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97: 584–616.
- Givnish, T.J.; Barfuss, M.H.J.; Van Ee, B.; Riina, R.; Schulte, K.; Horres, R.; Gonsiska, P.A.; Jabaily, R.S.; Crayn, D.M.; Smith, J.A.C.; Winter, K.; Brown, G.K.; Evans, T.M.; Holst, B.K.; Luther, H.; Till, W.; Zizka, G.; Berry, P.E.; Sytsma, K.J. (2011) Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* 98: 872–895.
- Givnish, T.J.; Millam, K.C.; Berry, P.E.; Sytsma, K.J. (2007) Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso* 23: 3–26.
- Givnish, T.J.; Millam, K.C.; Evans, T.M.; Hall, J.C.; Pires, J.C.; Berry, P.E.; Sytsma, K.J. (2004) Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South-American disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on *ndhF* sequence data. *International Journal of Plant Sciences* 165: 35–54.
- Gomes-da-Silva, J.; Santos-Silva, F.; Forzza, R.C. (2019) Does nomenclatural stability justify para/polyphyletic taxa? A phylogenetic classification in the xeric clade Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Systematics and Biodiversity* 17: 467–490.
- Gonçalves, E.G. & Lorenzi, H. (2007) *Morfologia vegetal: organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares*. São Paulo, Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- Good, R. (1947) *The Geography of Flowering Plants*. Nova Iorque, Longmans, Green and Co.
- Guarçoni, E.A.E.; Azevedo, A.A.; Costa, A.F. (2014) *Dyckia sulcata* (Bromeliaceae), a new species from Minas Gerais, Brazil, with notes on leaf anatomy. *Phytotaxa* 188: 169–175.
- Guarçoni, E.A.E.; Azevedo, A.A.; Costa, A.F. (2017) The reestablishment of *Dyckia oligantha* and *D. nana* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae), belonging to the *D. macedoi* complex. *Phytotaxa* 306: 49–65.
- Harms, H. (1930) Bromeliaceae. In: Engler, A.; Prantl, K. (Eds). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, v. 15a. Leipzig: Verlag Wilhelm Engelmann, pp. 65–159.
- Hassler, E. (1919) Bromeliacearum paraguariensiam conspectus. *Annuaire du Conservatoire et du Jardin Botaniques de Genève* 20: 268–341.
- Heringer, H.; Montenegro, M.M. (Org.). (2000) *Avaliação e ações prioritárias para a*

- conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos*. Brasília: MMA/SBF. 46 p.
- Herter, W. G. (1945) Auf den Spuren der Naturforscher Sellow und Saint-Hilaire. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 74: 119–149.
- Hirsch, L.D.; Zanella, C.M.; Aguiar-Melo, C.; Costa, L.M.S.; Bered, F. (2020) Interspecific gene flow and an intermediate molecular profile of *Dyckia julianae* (Bromeliaceae), an endemic species from southern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* 192(4): 675–690.
- Horres, R. (2003) *Untersuchungen zur Systematik und Phylogenie der Bromeliaceae unter besonderer Berücksichtigung molekularer Merkmale*. Tese de Doutorado. Johann Wolfgang Goethe-Universität, Frankfurt am Main, Germany.
- Horres, R.; Zizka, G.; Kahl, G.; Weising, K. (2000) Molecular Phylogenetics of Bromeliaceae: evidence from trnL (UAA) ontron sequences os the chloroplast genome. *Plant Biology* 2: 306–315.
- IPNI (2021). International Plant Names Index. Published on the Internet <http://www.ipni.org>, The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Botanic Gardens. [Retrieved 01 October 2021].
- Irgang, B.E. & Sobral, M. (1987) *Dyckia agudensis* (Bromeliaceae), nova espécie do Rio Grande do Sul, Brasil. *Napaea* 3: 5–7.
- Jabaily, R.S.; Sytsma, K.J. (2010) Phylogenetics of *Puya* (Bromeliaceae): placement, major lineages, and evolution of Chilean species. *American Journal of Botany* 97: 337–356.
- Janke, A. (2014) *Sucesso reprodutivo, diversidade genética e fluxo de pólen de Dyckia distachya Hassler (Bromeliaceae), uma espécie altamente ameaçada de extinção*. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Johansen, D.A. (1940) *Plant microtechnique*. New York, MacGraw-Hill.
- Jussieu, A.L. de (1789) *Genera plantarum, secundum ordines naturales disposita*. Paris, Herrisant & Barrois.
- Koch, K. (1873) Index seminum in horto botanico berolinensi anno 1873 collectorum. *Appendix quarta ad indicem seminum horti botanici Berolinenensis anni 1873*, [s.n.], Berlin, pp. 1–7.
- Krapp, F & Eggli, U. (2019) *Dyckia*, Bromeliaceae. Pp. 1–71 in *Illustrated Handbook of Succulent Plants: Monocotyledons*. U. Eggli & R. Nyffeler (eds.).
- Krapp, F.; Pinangé, D.S.B.; Benko-Iseppon, A.M.; Leme, E.M.C.; Weising, K. (2014) Phylogeny and evolution of *Dyckia* (Bromeliaceae) inferred from chloroplast and nuclear sequences. *Plant Systematics and Evolution* 300: 1591–1614.
- Kuhn, S.A., Nogueira, F.M., Chauveau, O. & Mariath, J.E.deA. (2020) Diversity and evolutionary trends of the ovary and ovule in Bromeliaceae. *Flora* 272: 151691.
- Lanjouw, J.; Sprague, T.A. (1935) Additions and Amendments to the International Rules of Botanical Nomenclature, Ed. 3. *Bulletin of Miscellaneous*

- Information* 1935(2): 79–82.
- Larocca, J. & Sobral, M. (2002) *Dyckia delicata* (Bromeliaceae), a new species from Rio Grande do Sul, Brazil. *Novon* 12: 234–236.
- Lawn, G. (2011) *Dyckia* 'Leopoldo Witeck'. *Journal of the Bromeliad Society* 61: 136–137.
- Leme, E.M.C. (1997) *Canistrum, Bromélias da Mata Atlântica*. Ed. Salamandra, Rio de Janeiro.
- Leme, E.M.C. (2007) Improving taxa and character sampling to support generic status of *Alcantarea*. *Journal of the Bromeliad Society* 57: 208–214.
- Leme, E.M.C. (2009) Notes on *Alcantarea*: A new medium-sized species and additions to *A. roberto-kautskyi*. *Journal of the Bromeliad Society* 59: 19–27.
- Leme, E.M.C., Halbritter, H.; Barfuss, M.H. (2017) *Waltillia*, a new monotypic genus in Tillandsioideae (Bromeliaceae) arises from a rediscovered, allegedly extinct species from Brazil. *Phytotaxa* 299: 1–35.
- Leme, E.M.C.; Heller, S.; Zizka, G.; Halbritter, H. (2017) New circumscription of *Cryptanthus* and new Cryptanthoid genera and subgenera (Bromeliaceae: Bromelioideae) based on neglected morphological traits and molecular phylogeny. *Phytotaxa* 318: 1–88.
- Leme, E.M.C.; Ribeiro, O.B.C.; Miranda, Z.J.G. (2012) New species of *Dyckia* (Bromeliaceae) from Brazil. *Phytotaxa* 67: 9–37.
- Leme, E.M.C.; Zizka, G.; Paule, J.; Aguirresantoro, J.; Heller, S.; Ramírez-Morillo, I.M.; Halbritter, H.; Mariath, J.E.A.; Carvalho, J.D.T. de; Forzza, R.C. (2021) Re-evaluation of the Amazonian *Hylaeicum* (Bromeliaceae: Bromelioideae) based on neglected morphological traits and molecular evidence. *Phytotaxa* 499: 1–60.
- Louzada, R.B.; Versieux, L.M. (2010) *Lapanthus* (Bromeliaceae, Bromelioideae): a new genus from the southern Espinhaço range, Brazil. *Systematic Botany* 35: 497–503.
- Louzada, R.B.; Wanderley, M.G.L. (2017) Re-establishment of *Sincoraea* (Bromeliaceae). *Journal of the Bromeliad Society* 66: 6–19.
- Maciel, R.J.; Sousa, G.M. de; Wanderley, M.G.L.; Zizka, G.; Alves, M. (2019) A new genus of Bromeliaceae endemic to Brazilian Atlantic Forest. *Systematic Botany* 44: 519–535.
- Maia, V.C. (2021) Cecidomyiidae (Diptera, Insecta): richness of species and distribution in Brazil. *Biota Neotropica* 21(2): e20201038.
- Marchiori, J.N.C.; Büneker H.M.; Marchiori-Neto D.L. (2018) Textos inéditos de Friedrich Sellow. 3 – Viagem pela Província de São Pedro do Rio Grande do Sul (1823-1825). *Balduinia* 61: 1–22.
- Martinelli, G; Vieira, C.M.; Gonzalez, M.; Leitman, O.; Piratininga, A.; Costa, A.F.; Forzza, R.C. (2008) Bromeliaceae da Mata Atlântica brasileira: lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* 59: 209–258.
- Martinelli, G.; Moraes, M.A. (Orgs.) (2013) *Livro Vermelho da Flora Ameaçada do Brasil*. Centro Nacional de Conservação da Flora, Rio de Janeiro.
- McDowell, E.M.; Trump, B.F. (1976) Histologic fixatives suitable for diagnostic light

- and electron microscopy. *Archives of Pathology & Laboratory Medicine* 100: 405–414.
- Mez, C. (1894) Bromeliaceae. In: Martius, C.F.P., Eichler, A.G. & Urban, I. (Eds.). *Flora Brasiliensis* 3(3): 464–502.
- Mez, C. (1896) Bromeliaceae. In: Candolle, A.P.P. de & Candolle, A.C.P. de (Eds.) *Monographiae phanerogamarum*. Masson & Cie., Paris, v. 9, pp. 1–990.
- Mez, C. (1935) Bromeliaceae. In: Engler, A. *Das Pflanzenreich, Regni Vegetabilis Conspectus*, v.4.
- Monteiro, R.; Forzza, R. (2008) A família Bromeliaceae no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Boletim de Botânica* 26: 7–33.
- Moura, M.N.; Forzza, R.C.; Cristiano, M.P. (2018) Reconstruction of ancestral genome size in Pitcairnioideae (Bromeliaceae): What can genome size tell us about the evolutionary history of its five genera? *Botanical Journal of the Linnean Society* 186: 321–333.
- O'Brien, T.P.; McCully, M.E. (1981) *The study of plant structure principles and selected methods*. Melbourne, Termarcaphi Pty Ltd.
- Paggi, G.M., Louzada, R.B., Ishii, I.H., Takahasi, A., Arruda, R.C.O.; Lorenz-Lemke, A.P. (2015) Rediscovering *Dyckia excelsa* (Bromeliaceae) in Mato Grosso do Sul, Brazil: taxonomy, geographic distribution, and notes on leaf anatomy. *Systematic Botany* 40(1): 129–135.
- Queiroz, K.de (2007) Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56: 879–886.
- Ramírez-Morillo, I.M.; Romero-Soler, K.; Carnevali, G.; Pinzón, J.P.; Raigoza, N.; Hornung-Leoni, C.; Duno, R.; Tapia-Muñoz, J.L. (2018). The reestablishment of *Bakerantha*, and a new genus in Hechtioideae (Bromeliaceae) in Mesoamerica, *Mesoamerantha*. *Harvard Papers in Botany* 23: 301–312.
- Ranker, T.A.; Soltis, P.P.; Gilmartin, A.J. (1990) Subfamilial phylogenetic relationships of Bromeliaceae: evidence from chloroplast DNA restriction site variation. *Systematic Botany* 15: 423–434.
- Rapini, A. (2004) Classes or individuals? The paradox of systematics revisited. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 35: 675–695.
- Regan, C.T. (1926) Organic evolution. *Report of the British Association for the Advancement of Science* 1925: 75–86.
- Reitz, R. (1983) *Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica*. In: *Flora ilustrada catarinense* (R. Reitz, ed.). Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues.
- Rex, M.; Schulte, K.; Zizka, G.; Peters, J.; Vásquez, R.; Ibsch, P.L.; Weising, K. (2009) Phylogenetic analysis of *Fosterella* L.B. Sm. (Pitcairnioideae, Bromeliaceae) based on four chloroplast DNA regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 472–485.
- Rio Grande do Sul (2018) Decreto N° 53.885, de 16 de janeiro de 2018. Institui subdivisão das Regiões Hidrográficas do Estado do Rio Grande do Sul em Bacias Hidrográficas. *Diário Oficial*, Porto Alegre, Quarta-feira, 17 de Janeiro de 2018, p. 5.

- Ruas, R.de B., Paggi, G.M.; Aguiar-Melo, C; Hirsch, L.D.; Bered, F. (2020) Strong genetic structure in *Dyckia excelsa* (Bromeliaceae), an endangered species found on ironstone outcrops in Pantanal, Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society* 192: 691–705.
- Santos-Silva, F.; Saraiva, D.P.; Monteiro, R.F.; Pita, P.; Mantovani, A.; Forzza, R.C. (2013) Invasion of the South American dry diagonal: what can the leaf anatomy of Pitcairnioideae (Bromeliaceae) tell us about it? *Flora* 208: 508–521.
- Scharf, U.; Gouda, E.J. (2008) Bringing Bromeliaceae back to homeland botany. *Journal of the Bromeliad Society* 58: 123–129.
- Schulte, K.; Silvestro, D.; Kiehlmann, E.; Vesely, S.; Novoa, P.; Zizka, G. (2010) Detection of recent hybridization between sympatric Chilean *Puya* species (Bromeliaceae) using AFLP markers and reconstruction of complex relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 1105–1119.
- Schütz N. (2013) *Systematics, morphology and taxonomy of the genus Deuterocohnia L. B. Sm. Bromeliaceae*. Tese de Doutorado, University of Kassel, Germany.
- Schütz, N.; Krapp, F.; Wagner, N.; Weising, K. (2016) Phylogenetics of Pitcairnioideae ss (Bromeliaceae): Evidence from nuclear and plastid DNA sequence data. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 323–342.
- Smith, L.B. (1943) Bromeliaceas novas ou interessantes do Brasil – II. *Arquivos de Botânica do Estado de São Paulo* 1(5): 101–157.
- Smith, L.B. (1956) The Bromeliaceae of Brazil. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 126(1): 12–290.
- Smith, L.B. (1966) Notes on Bromeliaceae XXIII. *Phytologia* 13(2): 85–161.
- Smith, L.B. (1971) Notes on Bromeliaceae, XXXII. *Phytologia* 21: 73–96.
- Smith, L.B. (1972) Bromeliaceae In: *Flora del Uruguay*, v. IV. Montevideo: R.O. del U.
- Smith, L.B. (1989) Another giant *Dyckia* mystery. *Journal of the Bromeliad Society* 39: 206–207.
- Smith, L.B.; Downs R.J. (1974) Bromeliaceae (Pitcairnioideae). *Flora Neotropica Monograph* 14: 1–662.
- Smith, L.B.; Downs R.J. (1977) Bromeliaceae (Tillandsioideae). *Flora Neotropica Monograph* 14: 663–1492.
- Smith, L.B.; Downs R.J. (1979) Bromeliaceae (Bromelioideae). *Flora Neotropica Monograph* 14: 1493–2142.
- Stamos, D.M. (2003) *The species problem. Biological species, ontology, and the metaphysics of biology*. Lanham, Lexington Books.
- Strehl, T. (1998) Flora Fanerogâmica da Reserva Biológica do Ibicuí Mirim, Santa Maria, Rio Grande do Sul. Bromeliaceae. *Iheringia. Série Botânica* 51: 17–37.
- Strehl, T. (2004) Novas espécies de Bromeliaceae do Rio Grande do Sul, Brasil. *Vidalia* 2(2): 19–25.
- Strehl, T. (2008) New bromeliads, genus *Dyckia*, from Rio Grande do Sul, Brazil. *Bromeliaceae* 42(5): 8–22.

- Strehl, T.; Beheregaray, L.B. (2006) Morfologia de sementes do Gênero *Dyckia* subfamília Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Pesquisas Botânicas* 57: 103–120.
- Terry, R.G.; Brown, G.K.; Olmstead, R.G. (1997) Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *American Journal of Botany* 84: 664–670.
- Thiers, B. (2020[continuously updated]) *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed January 2020).
- Toma, T.S.P.; Maia, V.C. (2012) Representatividade do gênero *Clinodiplosis* Kieffer (Diptera, Cecidomyiidae) no Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 52: 223–231.
- Troleis, J. (2018) *Morfoanatomia foliar de espécies de Dyckia do “complexo maritima” (Pitcairnioideae-Bromeliaceae)*. Dissertação de Mestrado. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Turland, N.J., Wiersema, J.H., Barrie, F.R., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z., Marhold, K., May, T.W., McNeill, J., Monro, A.M., Prado, J., Price, M.J. & Smith, G.F. (eds.). (2018) International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile* 159.
- Urban, I. (1893) Biographische Skizzen. 1. Friedrich Sellow (1789-1831). *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, Leipzig* 17: 177–198.
- Varadarajan, G.S.; Gilmartin, A.J. (1988) Seed morphology of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae) and its systematic implications. *American Journal of Botany* 75: 808–818.
- Wagner, N.; Silvestro, D.; Brie, D.; Ibsch, P.L.; Zizka, G.; Weising, K.; Schulte, K. (2013) Spatiotemporal evolution of *Fosterella* (Bromeliaceae) in the central Andean biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography* 40: 869–880.
- Wanderley, M.G.L., Sousa, G.M.; Alves, A. (2014) *Dyckia tubifilamentosa* (Pitcairnioideae-Bromeliaceae): a new species from Northeastern Brazil. *Hoehnea* 41(2): 315–319.
- Weberling F. (1989) *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Wiesbauer, M.B. (2012) *Biologia reprodutiva e diversidade genética de Dyckia distachya Hassler (Bromeliaceae) como subsídio para conservação e reintrodução de populações extintas na natureza*. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Santa Catarina.
- Winkler, S. (1982) Die Bromeliaceae von Rio Grande do Sul. *Documenta Naturae* 3: 1–90.
- Wittmack, L. (1888) Bromeliaceae In: Engler, A. & Prantl, K. (Eds.). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten*, Nachträge zu Teil II, Abteilung 4. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, pp. 32–59.
- Zachos, E.F. (2016) *Species Concepts in Biology. Historical Development*,

Theoretical Foundations and Practical Relevance. Cham: Springer.

Zimmermann, T.G. (2011) *Conservação e introdução da bromélia *Dyckia distachya* Hassler, uma reófita ameaçada de extinção*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina.

Apêndices