



CARLOS ALBERTO GARCIA SANTOS

Revisão de *Axonopus* serie *Suffulti* G.A.  
Black (Poaceae: Paniceae) para o Brasil

São Paulo  
2007

CARLOS ALBERTO GARCIA SANTOS

REVISÃO DE *AXONOPUSSERIE SUFFULTIG.A. BLACK*  
(POACEAE: PANICEAE) PARA O BRASIL

Tese apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia da Universidade de São  
Paulo como parte dos requisitos para  
obtenção do título de Doutor em  
Ciências, área de Botânica.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Takeo Sano

São Paulo  
2007

**SANTOS, CARLOS ALBERTO GARCIA**  
**REVISÃO DE *AXONOPUS* serie *SUFFULTI* G.A.BLACK**  
**(POACEAE: PANICEAE) PARA O BRASIL**

Tese – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo  
Departamento de Botânica

1. Taxonomia 2. Poaceae 3. *Axonopus* 4. Brasil

---

I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências  
Departamento de Botânica

Comissão Julgadora

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof. Dr. Paulo Takeo Sano  
Orientador

*Dedicado à Simonia e Carol, meus dois grandes amores.  
As duas razões de minha vida*

*Homenagem ao primeiro grande amor da minha vida. Sua  
coragem foi um exemplo...*

*Minha saudosa mãe.*

## *Agradecimentos*

Ao meu orientador, Prof. Dr. Paulo Takeo Sano, um verdadeiro amigo.

Ao Prof. Dr. André Luiz Laforga Vanzela e sua equipe por dedicarem dias para me ajudar a solucionar os problemas taxonômicos por meio da Citogenética.

À Dra. Hilda M. Longhi-Wagner, meu exemplo de profissionalismo e amor ao que faz, por viabilizar às viagens de coleta no Rio Grande do Sul.

À Dra. Ilsi Boldrini, não menos querida e Dra. Sílvia Miotto,... aquelas amigas inesperadas.

Aos meus amigos, Cassiano, Ângelo e Darci, companheiros formidáveis.

Aos queridos Adriana Guglieri e Chico, pela amabilidade. Vocês não poderiam faltar!

Ao Dr. José Francisco Montenegro Valls, a maior autoridade em *Axonopus* que já conheci. Minha profunda admiração.

À Dra. Maria Tereza Schiffino Wittmann, por ter disponibilizado as instalações do Laboratório de Plantas Forrageiras da Faculdade de Agronomia da UFRGS, para cultivo e contagens cromossômicas.

À Nair e Ionara pelo tempo e atenção a mim dedicados durante minha passagem pela UFRGS.

À Parecis e Rogério. Seus desenhos me fazem parar para admirá-los todas as vezes que os vejo. Ficaram perfeitos!

Ao CNPQ e CAPES pelo suporte financeiro. Jamais poderia ter concluído este trabalho sem esse auxílio.

À Profa. Dra. Nanuza Luiza de Menezes, pelo carinho e apoio técnico para montagem das lâminas anatômicas, pelos conselhos e pela inspiradora paixão pela Botânica.

Especial gratidão à Cris, pela montagem das lâminas.

À Profa. Dra. Gladys Flávia. Você foi mais que uma amiga nesse final tão difícil. Também às suas alunas Deusa, Thais e Paula pela solidariedade e desprendimento.

À Profa. Dra. Mara Magenta, sempre companheira e amiga, mesmo distante.

Ao Prof. Dr. Abel Conceição por ter-me acompanhado nas coletas em Lençóis (BA).

Aos grandes nomes internacionais ligados à pesquisa em Poaceae, Dr. Gerrit Davidse, Dr. S.A. Renvoize, Dra. Elizabeth Kellog, Dr. Trevor Hodgkinson, Dr. Alastair Cunhan, Dr. Osvaldo Morrone, pelo esclarecimento às minhas dúvidas.

À Cíntia Vieira, minha amiga sempre presente e às colegas e pesquisadoras do Instituto de Botânica de São Paulo. Sempre me senti parte do grupo entre vocês. Somos uma família na Botânica.

À Profa. Dra. Márcia de Paula, coordenadora do curso de Ciências Biológicas do Centro Universitário Adventista de São Paulo, UNASP, minha nova casa de trabalho, pelo tempo concedido para a realização das etapas finais desta tese.

À Profa. Valda Ávila Vieira, querida diretora da E.E. Francisco Matarazzo Sobrinho, pelo apoio incondicional nesses três últimos anos.

À Profa. Márcia Azevedo do Colégio UNASP, pelo apoio e compreensão nos momentos finais.

Aos amigos, Profa. Dra. Teresa Marinho, Prof. Dr. Paulo Affonso e Prof. Dr. Marco Aurélio da UNISA, minha casa de origem, pela acolhedora amizade e auxílio. Jamais poderei esquecer vocês.

Aos colegas do laboratório de Sistemática, pelo apoio sempre presente.

"As respostas nos permitem andar sobre a terra firme. Mas somente as perguntas nos permitem entrar pelo mar desconhecido."

Rubem Alves



## Sumário

<b>Apresentação</b> .....	1
<b>Referências bibliográficas</b> .....	5
<b>Capítulo 1: Caracterização Morfo-anatômica e distribuição geográfica dos complexos específicos de <i>Axonopus</i> serie <i>Suffulti</i> G.A. Black (Poaceae: Paniceae) ocorrentes no Brasil.</b>	
<b>1. Introdução</b> .....	7
<b>2. Materiais e métodos</b>	
<b>2.1. Análise da morfologia externa e escolha dos caracteres</b> .....	8
<b>2.2. Análise multivariada</b> .....	12
<b>2.3. Análise dos caracteres anatômicos da lâmina foliar em secção transversal</b> .....	13
<b>2.4. Análise da epiderme da pálea superior em microscopia eletrônica de varredura (MEV)</b> .....	14
<b>2.5. Lista dos tipos examinados</b> .....	15
<b>3. Resultados e discussão</b>	
<b>3.1. Análise UPGMA</b> .....	18
<b>3.2. Análise de caracteres polimórficos para os grupos obtidos na análise UPGMA.</b>	
<b>3.2.1. Formas de crescimento</b> .....	21
<b>3.2.2. Folha</b> .....	25
<b>3.2.3. Padrões de organização na lâmina foliar em secção transversal</b> ..	26
<b>3.2.4. Inflorescência</b> .....	35
<b>3.2.5. Espiguetas</b> .....	38
<b>3.2.6. Análise da pálea superior em microscopia eletrônica de varredura (MEV)</b> .....	42
<b>3.3. Distribuição geográfica</b> .....	46
<b>4. Discussão final e conclusões</b> .....	65
<b>5. Referências bibliográficas</b> .....	76
<b>Capítulo 2: Diferenciação cariotípica no complexo <i>Axonopus</i> serie <i>Suffulti</i> G.A. Black (Poaceae) ocorrente no sul do Brasil: Há somente três espécies?</b>	
<b>1. Introdução</b> .....	79
<b>2. Materiais e métodos</b> .....	81
<b>3. Resultados</b> .....	83

4. Discussão e conclusões.....	93
5. Referências bibliográficas.....	96
<b>Capítulo 3: Delimitação das espécies de <i>Axonopus</i> serie <i>Suffulti</i> G.A. Black</b>	
<b>(Poaceae: Paniceae) ocorrentes no Brasil.</b>	
1. Introdução.....	98
2. Materiais e métodos.....	99
2.1. Revisão de herbários.....	100
2.2. Viagens de coleta e atividades no campo.....	101
3. Tratamento taxonômico	
3.1. <i>Axonopus</i> P. Beauv.....	102
3.2. <i>Axonopus</i> serie <i>Suffulti</i> G.A. Black.....	104
3.2.1. <i>A. arenarium</i> C.A. Garcia sp. nov.....	108
3.2.2. <i>A. argentinus</i> Parodi.....	110
3.2.3. <i>A. axilaris</i> C.A. Garcia sp. nov.....	113
3.2.4. <i>A. cartilagifolius</i> C.A. Garcia sp. nov.....	118
3.2.5. <i>A. comosus</i> C.A. Garcia sp. nov.....	119
3.2.6. <i>A. concavus</i> C.A. Garcia sp. nov.....	121
3.2.7. <i>A. flabelliformis</i> Swallen.....	125
3.2.8. <i>A. hirsutus</i> C.A. Garcia sp. nov.....	127
3.2.9. <i>A. hoehnei</i> G.A. Black.....	129
3.2.10. <i>A. iridaceus</i> (Mez)T. Rojas.....	130
3.2.11. <i>A. leptostachyus</i> (Flügge) Hitchc.....	135
3.2.12. <i>A. aff. paraguayensis</i> G.A. Black.....	137
3.2.13. <i>A. paraguayensis</i> G.A. Black.....	138
3.2.14. <i>A. polydactylus</i> (Steud.) Dedecca .....	140
3.2.15. <i>A. pratensis</i> C.A. Garcia stat. nov.....	142
3.2.16. <i>A. pressus</i> (Nees ex Steud.) Parodi.....	146
3.2.17. <i>A. ramboi</i> G.A. Black.....	152
3.2.18. <i>A. suffultus</i> (Mikan ex Trinius) Parodi.....	155
3.4. Referências bibliográficas.....	161
Considerações finais.....	163

# ÍNDICE DE FIGURAS E TABELAS

## Capítulo 1

Tabela 1 – Lista do material examinado e sua procedência.....	9
Tabela 2 – Caracteres e estados de caráter selecionados e codificados a partir do material examinado.....	13
Tabela 3 – Matriz básica de dados.....	17
Figura 1 – Dendograma resultante das médias aritméticas dos agrupamentos por pares não ponderados (UPGMA), a partir da matriz básica de dados, obtida através da análise dos 28 caracteres morfológicos quantitativos e qualitativos, codificados para 34 unidades taxonômicas de <i>Axonopus</i> serie <i>Suffulti</i> , utilizando-se o coeficiente de distância Manhattan.....	18
Figura 2 – Formas de crescimento encontradas em de <i>A. serie Suffulti</i> .....	23
Figura 3 – Tipos de inovações extravaginais encontrados em <i>A. serie Suffulti</i> .....	24
Figura 4 – Padrões de filotaxia observados em <i>A. serie Suffulti</i> .....	26
Figuras 5-8 – Padrões da anatomia foliar em <i>A. serie Suffulti</i> .....	31-34
Figura 9 – Padrões de organização dos ramos nas inflorescências de <i>A. serie Suffulti</i> .....	37
Figura 10- Morfologia das espiguetas e antécio superior em <i>A. serie Suffulti</i> .....	41
Figura 11 - Padrões morfológicos encontrados na epiderme da pálea superior nas unidades taxonômicas 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 15, 19, 20, 21, 24, 25, 28, 29, 30, 31, 32 e 33, incluídas em <i>A. serie Suffulti</i> , em MEV.....	44
Figura 12 - Padrões morfológicos encontrados na epiderme da pálea superior nas unidades taxonômicas, 13, 14, 16, 17, 18 e 23, nos tipos de <i>A. paranaensis</i> Parodi, <i>A. ramboi</i> G.A. Black e <i>A. hagenbeckianus</i> Kuntze var. <i>pratensis</i> G.A. Black e em frutos de <i>A. serie Suffulti</i> .....	45
Figura 13 – Distribuição geográfica das unidades 20 e 23.....	48
Figura 14 – Distribuição geográfica das unidades 15 e 16.....	49
Figura 15 – Distribuição geográfica das unidades 17 e 18.....	50
Figura 16 – Distribuição geográfica das unidades 13 e 14.....	51
Figura 17 – Distribuição geográfica das unidades 33 e 12.....	52
Figura 18 – Distribuição geográfica das unidades 11 e 19.....	53
Figura 19 – Distribuição geográfica das unidades 21 e 28.....	54
Figura 20 – Distribuição geográfica das unidades 10 e 24.....	55
Figura 21 – Distribuição geográfica das unidades 2 e 30.....	56

<b>Figura 22 – Distribuição geográfica das unidades 9 e 27.....</b>	<b>57</b>
<b>Figura 23 – Distribuição geográfica das unidades 1 e 26.....</b>	<b>58</b>
<b>Figura 24 – Distribuição geográfica das unidades 3 e 6.....</b>	<b>59</b>
<b>Figura 25 – Distribuição geográfica das unidades 4 e 29.....</b>	<b>60</b>
<b>Figura 26 – Distribuição geográfica das unidades 31 e 34.....</b>	<b>61</b>
<b>Figura 27 – Distribuição geográfica das unidades 5 e 32.....</b>	<b>62</b>
<b>Figura 28 – Distribuição geográfica das unidades 7 e 25.....</b>	<b>63</b>
<b>Figura 29 – Distribuição geográfica das unidades 8 e 22.....</b>	<b>64</b>
<b>Tabela 4 – Correlação entre as UTs e as respectivas espécies já definidas.....</b>	<b>74-75</b>

## Capítulo 2

<b>Tabela 1 – Caracteres morfológicos, geocológicos, tipo e distribuição de blocos de heterocromatina em cromossomos de sete entidades de <i>A. serie Suffulti</i>.....</b>	<b>87</b>
<b>Figura 1 – Nível de ploidia, classificação dos núcleos interfásicos e análise do padrão prometáfásico-metáfásico de condensação cromossômica em sete entidades de <i>A. serie Suffulti</i>.....</b>	<b>88-89</b>
<b>Figura 2 – Localização e classificação do padrão de heterocromatina prometáfásica-metáfásica em núcleos e cromossomos, por marcação com fluorocromos CMA<sub>3</sub>/DAPI nas unidades 1, 3, em <i>A. iridaceus</i> e <i>A. ramboi</i>.....</b>	<b>90</b>
<b>Figura 3 – Localização do sítio de DNAr (45S) por hibridação <i>in situ</i> (FISH) em <i>A. paraguayensis</i>, <i>A. iridaceus</i>, <i>A. pressus</i> e <i>A. ramboi</i>.....</b>	<b>91</b>
<b>Figura 4 – Comparação do padrão de homologia entre os genomas de <i>A. iridaceus</i>, <i>A. pressus</i> e <i>A. ramboi</i> por hibridação genômica <i>in situ</i> (GISH).....</b>	<b>92</b>

## Capítulo 3

<b>Quadro 1 – Herbários depositários dos materiais examinados.....</b>	<b>101</b>
<b>Tabela 1 – Roteiros e períodos de viagens realizadas.....</b>	<b>102</b>
<b>Figura 1 – Ilustrações de <i>A. arenarium</i> e <i>A. axilaris</i>.....</b>	<b>116</b>
<b>Figura 2 – Ilustrações de <i>A. argentinus</i>.....</b>	<b>117</b>
<b>Figura 3 – Ilustrações de <i>A. cartilagifolius</i> e <i>A. concavus</i>.....</b>	<b>123</b>
<b>Figura 4 – Prancha de <i>A. comosus</i>.....</b>	<b>124</b>
<b>Figura 5 – Ilustrações de <i>A. iridaceus</i> e <i>A. paraguayensis</i>.....</b>	<b>134</b>
<b>Figura 6 – Ilustrações de <i>A. polydactylus</i> e <i>A. pratensis</i>.....</b>	<b>145</b>
<b>Figura 7 – Ilustrações de <i>A. pressus</i>.....</b>	<b>151</b>

<b>Figura 8 – Ilustrações de <i>A. ramboi</i></b> .....	154
<b>Figura 9 – Ilustrações de <i>A. suffultus</i></b> .....	158
<b>Figura 10 – Prancha de <i>A. suffultus</i></b> .....	159
<b>Figura 11 – Ilustração do epítipo de <i>A. suffultus</i></b> .....	160

*Axonopus* is a neotropical genera with about 75 species occurring in Brazil which represents about 70% of the total number of the species of the genera. *Axonopus* serie *Suffulti* constitutes a small group including species of controversy taxonomy, characterized by plants with rhizomes, equitant or pseudoequitant, rigid or subrigid foliage and spikelets with brown upper antheridium. Thirty-four forms collection from several parts of the country, were grouped according its phenotypic similarities. Some species could be determined by this method. The karyotypes are composed by a basic number of  $x=10$  apparently constituted by meta and submetacentric chromosomes. The major ploidy level found in *A. serie Suffulti* was the tetraploid. Eight taxa performed using Giemsa C banding and  $CMA_3/DAPI$  staining probe showed terminal and proximal heterochromatic segments with strong evidences that each form analyzed constitutes a distinct species. Fluorescent *in situ* hybridization, FISH, was used to investigate the localization of the 45S rDNA site in five entities, revealing high homology between them. Genomic *in situ* hybridization, GISH, permitted identification of one parental genome in a allotetraploid. Data about ecological preferences and geographic distribution contributed for the species delimitation. This study permitted the establishment of the circumscription of 18 species and 6 varieties.

Keywords: Taxonomy, Poaceae, *Axonopus*, *Suffulti*.

*Axonopus* é um gênero neotropical com cerca de 75 espécies ocorrendo no Brasil, as quais representam cerca de 70% do número total de espécies do gênero. *Axonopus* serie *Suffulti* constitui um pequeno grupo incluindo espécies de taxonomia controversa, caracterizado por plantas com rizomas, folhagem equitante ou pseudoequitante, rígida ou subrígida e espiguetas com antécio superior castanho. Trinta e quatro formas coletadas em diversas partes do país, foram agrupadas de acordo com suas similaridades fenotípicas. Algumas espécies foram determinadas por esse método. Os cariótipos são compostos por um número básico  $x=10$  cromossomos, todos aparentemente meta ou submetacêntricos. O maior nível de ploidia encontrado em *A.* serie *Suffulti* foi o tetraplóide. Oito táxons submetidos à análise de bandeamento Giemsa C e CMA<sub>3</sub>/DAPI mostraram segmentos de heterocromatina terminal e proximal com fortes evidências de que cada forma analisada constitui uma espécie distinta. Foi utilizada a hibridização *in situ*, FISH, para investigar a localização do sítio 45S do DNAr em cinco entidades, revelando alta homologia entre elas. A hibridização genômica *in situ*, GISH, permitiu a identificação de um genoma parental em um alotetraplóide. Dados sobre preferências ecológicas e distribuição geográfica contribuíram para a delimitação das espécies. Este estudo possibilitou o estabelecimento da circunscrição de 18 espécies e 6 variedades.

Palavras-chaves: Taxonomia, Poaceae, *Axonopus*, *Suffulti*

## ***Apresentação***

*Axonopus* P. Beauv. é um gênero neotropical representado por cerca de 100 espécies com ampla distribuição em regiões tropicais e subtropicais da América e com pouquíssimas espécies ocorrendo também na Ásia, África, Austrália e Ilhas do Pacífico (Black 1963; Clayton & Renvoize 1986; Gómez-Martínez & Culham 2000; Giussani *et al.* 2001). Estima-se em 75 o número de espécies ocorrentes no Brasil que, em função de sua extensão e posição geográfica, é o país que apresenta maior riqueza de espécies (Giraldo-Cañas 2001; Rocha & Secco 2004).

O gênero é incluído na subfamília Panicoideae, em particular na tribo Paniceae que abrange 51,32% das espécies de Poaceae ocorrentes no Brasil (Burman 1985) e caracteriza-se por espécies com espiguetas pediceladas ou sésseis, acrótonas, que se desarticulam abaixo das glumas, constituídas por um ou dois antécios, sendo o superior geralmente de textura coriácea, cujo lema apresenta-se com as margens enroladas sobre a pálea. O gênero distingue-se morfológicamente pelas espiguetas solitárias, cujo lema inferior ocupa a posição adaxial, com ausência da pálea inferior com sua respectiva flor, numa combinação única de caracteres. Análises moleculares realizadas por Gómez-Martínez & Culham (2000) e Giussani *et al.* (2001), baseadas em dados de seqüenciamento dos marcadores *ndhF*, *rpl-16*, *rpoC2* e *trnL-F* do *cpDNA*, mostraram indícios de que *Axonopus* seja um gênero monofilético e que *Ophiochloa* Filgueiras, Davidse & Zuloaga e *Paspalum* L. sejam seus grupos irmãos. De acordo com Giussani *et al.* (2001), *Axonopus* faz parte de um clado constituído pelas paníceas com número cromossômico básico  $x=10$  e cujo parênquima foliar apresenta o padrão anatômico característico da síndrome Kranz, com fotossíntese C4, do subtipo MS e fisiologicamente NADP-ME (Brown 1977).

Apesar de sua aparente bem estabelecida posição, as relações infragenéricas estão, ainda, pouco esclarecidas. Dedecca (1956) apresentou duas



razões pelas quais *Axonopus* faz-se merecedor de estudos intensivos: por apresentar uma taxonomia extremamente confusa e pelo grande valor forrageiro de muitas espécies.

Chase (1911) estabeleceu três seções com base no indumento da ráquis e da espiguetas: *A. sect. Axonopus*, *A. sect. Cabrera* e *A. sect. Lappagopsis*, sendo que a maioria das espécies encontra-se reunida em *A. sect. Axonopus*, caracterizando-se pela ausência de tricomas tuberculados na ráquis e espiguetas. Dentro dessa seção, Black (1963) reconheceu cinco séries baseando-se principalmente nas particularidades morfológicas das espiguetas. *Axonopus* serie *Suffulti* G.A. Black está representada por espécies que se caracterizam por apresentar plantas perenes, robustas ou esguias, com rizomas ou estolões, bainhas conduplicadas, inflorescências com poucos até mais de 30 ramos, ráquis com ou sem tricomas longos e rijos, na altura da base do pedicelo, de onde provém o nome *Suffulti* (= sustentado) e pelo antécio superior lustroso, de cor castanha. Para o presente, reconhecemos a caracterização original da categoria, acrescentando a presença de filotaxia pseudoequitante ou equitante, prefoliação conduplicada, folhas subrígidas ou rígidas e lâminas lineares. Apesar da presença de tricomas rijos na base da espiguetas ser uma característica freqüente, mas não obrigatória em *A. serie Suffulti*, e de ocorrência eventual em *A. serie Axonopus* e em *A. serie Barbigeri*, considerou-se como secundária para delimitação.

A monografia de Black (1963) figura como obra de referência para o gênero. Nela, *Axonopus* foi tratado em sua distribuição global, sobre a qual é importante ressaltar que das 109 espécies e 20 variedades encontradas, 68,9% delas estão no Brasil e que das 20 espécies e 10 variedades de *A. serie Suffulti*, 12 espécies e 10 variedades ocorrem no território nacional. Merece também destaque a primeira monografia de *Axonopus* para o Brasil de autoria de Dedecca (1956), na qual foram descritas 38 espécies. Entretanto, outros trabalhos

regionais, porém de cunho florístico ou analítico, incluindo espécies de *Axonopus*, também devem ser mencionados por abordarem, particularmente, pontos críticos na taxonomia de algumas espécies de *A. serie Suffulti*. São eles os de Parodi (1938 e 1961) para a Argentina e o de Rosengurtt *et al.* (1970) para o Uruguai.

Há, no entanto, divergência quanto à importância dos caracteres diagnósticos reconhecidos pelos autores supra citados evidenciada na quantidade de táxons infraespecíficos, combinações novas e nas listas dos sinônimos que aparecem nesses trabalhos e em trabalhos posteriores. Em função desses eventos faz-se necessário reconhecer quais formas merecem o status de espécie, quais nomes são realmente válidos e que padrões de especiação geraram tal quadro para se estabelecer uma taxonomia mais realista. De acordo com Davidse (1987), é provável que algumas das espécies reconhecidas por Black (1963) devam eventualmente ser sinonimizadas tão logo as relações entre as populações intermediárias tornem-se conhecidas.

A hibridação e a poliploidia são fatores que podem influenciar a ocorrência de formas intermediárias. Hickenbick *et al.* (1975) realizaram estudos citológicos, análise meiótica e testes de viabilidade de pólen em plantas cultivadas, pertencentes à *A. serie Axonopus*, *A. serie Suffulti* e *A. serie Barbigeri*, provenientes do Rio Grande do Sul. Constataram que nas 11 entidades de *A. serie Suffulti* analisadas (10 provenientes do Rio Grande do Sul e uma de Minas Gerais), ocorriam plantas sexuais diplóides e plantas tetraplóides, com indícios de que as últimas tenham sido originadas por aloploidia segmentar, provavelmente envolvendo apomixia. Nesse mesmo trabalho, somente duas entidades estavam taxonomicamente bem definidas: *A. flabelliformis* Swallen var. *camporum* G.A. Black e *A. ramboi* G.A. Black. Por isso julgaram adequado não utilizar a nomenclatura específica para as demais a fim de evitar a elaboração de novo critério subjetivo de determinação, já que alguns dos exemplares cultivados e

analisados não puderam ser enquadrados perfeitamente em qualquer das espécies descritas (Hickenbick *et al.* 1975).

Esse universo não é restrito à região Sul do Brasil. Para o presente trabalho, não foram poucos os materiais cuja determinação, à princípio, teve caráter ambíguo. De modo geral, esse tipo de problema é nitidamente percebido quando a determinação se faz exclusivamente sobre material herborizado. A pouca descontinuidade morfológica dificulta o reconhecimento de linhagens e, portanto, não se pode atribuir maior grau de importância a um único caráter que represente uma descontinuidade. Com relação a esse critério, uma visão de campo por todo o país, recomenda cautela. As gramíneas são pródigas em estratégias adaptativas.

Pouca ênfase tem sido dada à evolução cromossômica e aos sistemas de reprodução que gerariam situações distintas em categorias infragenéricas e que certamente seriam responsáveis pela manutenção da distinção entre as espécies. De posse de tais informações, a expressão fenotípica demonstraria então, a dinâmica das modificações cariotípicas em processo, gerando variedades e subespécies ou revelaria se a espécie já atingira o grau máximo de diploidização, sendo, portanto, morfológicamente bem definida (Soltis *et al.* 2003; Schiffino-Wittmann 2004). Nesse caso, os métodos citogenéticos podem contribuir para a confirmação ou refutação de inferências obtidas através da morfologia e anatomia.

Tendo em vista buscar respostas para os problemas levantados, o presente trabalho tem como objetivos a redelimitação das espécies com base em padrões que demonstrem a individualidade das formas da categoria ocorrentes no Brasil e formular hipóteses que possam orientar futuros estudos filogenéticos.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BLACK, G.A. 1963.** Grasses of the genus *Axonopus*. *Advancing Front. Pl. Sci.* 5: 1-186.
- BROWN, W. V. 1977.** The kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. *Mem. Torrey Bot. Club* 23: 1-97.
- BURMAN, A.G. 1985.** Nature and composition of grass flora of Brazil. *Willdenowia* 15: 211-233.
- CHASE, A. 1911.** Notes on genera of Paniceae, IV. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 24: 103-160.
- CLAYTON, W.D. & RENVOIZE, S.A. 1986.** Genera graminum. *Grasses of the world*. Her Majesty's Stationary Office, London.
- DAVIDSE, G. 1987.** Four new species of *Axonopus* (Poaceae: Paniceae) from tropical America. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 74: 416-423.
- DEDECCA, D.M. 1956.** As espécies brasileiras do gênero *Axonopus* (Gramineae). *Bragantia* 15 (19): 251- 296.
- GIRALDO-CAÑAS, D. 2001.** Sinopsis de la sección Cabrera del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 25 (95): 207-223.
- GIUSSANI, L.M.; COTA-SÁNCHEZ, J.H.; ZULOAGA, F.O. & KELLOG, E.A. 2001.** A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of C<sub>4</sub> photosynthesis. *Amer. J. Bot.* 88(11): 1993- 2012.
- GOMÉZ-MARTINEZ, R. & CULHAM, A. 2000.** Phylogeny of the subfamily Panicoideae with emphasis on the tribe Paniceae: evidence from *trnF-L cpDNA* region. In S. Jacobs, and J. Everett [eds.], *Grasses, systematics and evolution*. CSIRO, Collingwood, Victoria, Australia.
- HICKENBICK, M.C.M.; VALLS, J.F.M.; SALZANO, F.M. & FERNANDES, M.I.B.M. 1975.** Cytogenetic and evolutionary relationships in the genus *Axonopus* (Gramineae). *Cytologia* 40: 185-204.
- PARODI, L.R. 1938.** Gramineas austroamericanas nuevas o criticas. *Notas Mus. La Plata* 3: 13- 33.
- PARODI, L.R. 1961.** Gramineas argentinas nuevas o criticas III. *Revista Argent. Agron.* 28: 100-125.
- ROCHA, A.E.S. da; SECCO, R.S. 2004.** Contribuição à taxonomia de *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae) no Estado do Pará, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 18 (2): 295-304.
- ROSENGURTT, B.; ARRILLAGA DE MAFFEI, B.R. & IZAGUIRRE DE ARTUCIO, P. 1970.** *Gramineas Uruguayas*. Dep. Publ. Univ. de la Rep. Montevideo.

- SCHIFINO-WITTMANN, M. T. 2004.** Poliploidia e seu impacto na origem e evolução das plantas silvestres e cultivadas. *R. bras. Agrociência* 10 (2): 151-157.
- SOLTIS, D.E.; SOLTIS, P.S.; TATE, J.A. 2003.** Advances in the study of polyploidy since plant speciation. *New Phytologist* 161: 173-191.
- ZULOAGA, F.; MORRONE, O.; GIUSSANI, L.M. 2000.** A cladistic analysis of the Paniceae: a preliminary approach. In S. Jacobs, and J. Everett [eds.], *Grasses, systematics and evolution*. CSIRO, Collingwood, Victoria, Australia.

**Caracterização Morfo-anatômica e Distribuição Geográfica dos  
Complexos Específicos de *Axonopus* serie *Suffulti* G.A. Black (Poaceae:  
Paniceae) Ocorrentes no Brasil**

## 1. Introdução

O ser humano depende da visão para reconhecimento e classificação. Portanto, do ponto de vista taxonômico, as características morfológicas são de mais fácil acesso que outros dados que exijam recursos adicionais. Apesar da controvérsia entre os critérios utilizados na escolha dos caracteres e dos métodos de análise, estudos sugerem que dados morfológicos, dependendo do tipo de problema investigado, podem fornecer pistas importantes para a compreensão de como se desenvolveram as relações genéticas e evolutivas e de como as plantas se adaptaram aos ambientes em que se estabeleceram (Stuessy 1990; Baker *et al.* 1998; Lee 2004).

*Axonopus* P. Beauv. pode ser considerado um exemplo de gênero com grupos que apresentam caracteres morfológicos bastante estáveis e, ao mesmo tempo, uma alta frequência de polimorfismo. Apesar de alguns sistemas minimizarem o impacto do polimorfismo em estudos filogenéticos, em função do aumento dos riscos de inclusão de homoplasias, Wiens (1999) sugeriu que o mesmo pode ter uma importante participação na delimitação de espécies e que métodos de distância e probabilidade podem ser superiores aos métodos de parcimônia para analisar dados polimórficos sob muitas condições. Em *A. serie Suffulti*, a organização do sistema caulinar subterrâneo e aéreo, a forma de inserção da lígula, a arquitetura da inflorescência, a forma das espiguetas e a continuidade de alguns caracteres polimórficos em populações de grupos de formas semelhantes, constituem os melhores indicadores morfológicos de possíveis linhagens. O atual tratamento tem, portanto, como objetivos: avaliar o grau de similaridade e distância relativa existente entre os morfotipos reconhecidos e agrupá-los, desde que os caracteres selecionados representem continuidades nas populações, ainda que geograficamente isoladas, para se

determinar quais são os complexos específicos da categoria, bem como delimitar as espécies que sejam passíveis de reconhecimento por esse método.

## **2. Materiais e Métodos**

### **2.1. Análise da morfologia externa e escolha dos caracteres**

Todos os caracteres vegetativos e reprodutivos observados foram detalhadamente analisados e comparados com os dados descritos em literatura a fim de se realizar uma busca acurada de caracteres de valor taxonômico. O ponto de partida para esse tipo de análise foi a observação das populações em campo com o objetivo de se definir os caracteres que são fixos, aqueles que se alteraram no material herborizado e os padrões de propagação vegetativa. O material de herbário foi examinado a seco, pois cada estrutura permitia assim fazê-lo com facilidade. O estudo foi feito sob estereomicroscópio Olympus SZ 60 e, para medidas de comprimento e largura das partes vegetativas e reprodutivas, foi utilizada régua milimetrada. Essas medidas correspondem aos limites máximos e mínimos encontrados. As medidas da bainha e lâmina foliar foram tomadas a partir da porção mediana da folha do segundo nó visível do colmo florífero. O comprimento da inflorescência foi considerado a partir do primeiro ramo portando espiguetas. A terminologia utilizada seguiu Radford *et al.* (1974). Foi selecionada uma amostragem de 115 indivíduos que representassem os intervalos entre os valores máximo, médio e mínimo dos caracteres quantitativos, encontrados nas populações, cuja procedência é apresentada na Tabela 1. Quando é relatado apenas um local de procedência, significa que apenas um exemplar daquele morfotipo foi encontrado. Os materiais cujo número é precedido da sigla CV, pertencem à coleção viva, mantidos na casa de vegetação

do Laboratório de Biodiversidade e Restauração de Ecossistemas da Universidade Estadual de Londrina e do Laboratório de Plantas Forrageiras da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Para seleção dos caracteres com seus respectivos estados foi utilizado o critério lógico ou estatístico (Stuessy 1990) cuja determinação foi posterior ao estudo dos táxons. Foi elaborada uma lista de 28 caracteres fixos, 14 quantitativos e 14 qualitativos, codificados arbitrariamente em dois estados (Tabela 2), baseado no modelo de Watson & Dallwitz (1992). Em seguida, foi construída manualmente uma matriz básica de dados a qual foi submetida à análise multivariada (UPGMA). Os caracteres polimórficos para os grupos obtidos, foram estudados por comparação visual, uma vez que num pequeno número de amostras, as diferenças de tamanho das estruturas estudadas podem ser apenas reflexo da influência de microhabitats ao invés de uma evidência taxonômica. Foram apresentadas ilustrações desse estudo.

**Tabela 1: Material examinado e sua procedência**

TÁXON	ESPECIME	COLETOR	Nº COL	HERB	PROCEDÊNCIA
1	1	CA Garcia	CV140		Porto Alegre (RS)
2	1	CA Garcia	CV152		Palmas (PR)
2	2	H. Longhi-Wagner <i>et al.</i>	1556	ICN	Dom Pedrito (RS)
2	3	Smith & Reitz	12839	HBR	Abelardo Luz (SC)
2	4	Rambo	53883	IAN	Bom Jesus (RS)
2	5	Valls	212	ICN	Rio Grande (RS)
2	6	W. Hoehne	599	SPF	São Paulo (SP)
2	7	Gilberto	43	ICN	Pelotas (RS)
2	8	W. Hoehne	599	SPF	São Paulo (SP)
3	1	CA Garcia	CV154		Porto Alegre (RS)
3	2	Dutra	642	ICN	Porto Alegre (RS)
4	1	CA Garcia	CV138		Porto Alegre (RS)
5	1	CA Garcia	CV139		Porto Alegre (RS)
6	1	s/coletor		ICN	São Gabriel (RS)
7	1	Valls & Barcelos	2922	ICN	Butiá (RS)
7	2	Valls	75	ICN	Vacaria (RS)
7	3	A. Araújo	102	BAA	Montenegro (RS)
7	4	A. Araújo		BAA	S. Sebastião do Caí



8	1	Eiten & Campos	3495	SP	São Carlos (SP)
9	1	CA Garcia	CV143		Quatro Barras (PR)
9	2	Valls	214	ICN	Cambará do Sul (RS)
9	3	L.B. Smith	15473	HBR	Curitibanos (SC)
9	4	Reitz & Klein	16434	HBR	Irani (SC)
9	5	Smith & Klein	8053	HBR	Lages (SC)
9	6	R. Klein	3549	HBR	Caçador (SC)
9	7	R. Klein	3798	HBR	Mafra (SC)
9	8	Reitz & Klein	12631	HBR	Santa Cecília (SC)
9	9	Reitz & Klein	7798	HBR	São Joaquim (SC)
9	10	Longhi-Wagner & Garcia	7364	ICN	Urubici (SC)
9	11	G. Hatschbach	30691	MBM	Campina Grande do Sul (PR)
9	12	G. Hatschbach		MBM	Guaratuba (PR)
10	1	CA Garcia	120	SPF	Santana do Riacho (MG)
11	1	G. Hatschbach & Haas	14010	MBM	Jaguariaiva (PR)
11	2	G. Hatschbach	6866	MBM	Arapoti (PR)
11	3	J. Marques de Lima	466	MBM	Campo Mourão (PR)
11	4	I. S. Gottsberger	982	SP	Botucatu (SP)
11	5	W. Mantovani	1711	SP	Mogi-Guaçu (SP)
11	6	T. Sendulsky	170	SP	Itirapina (SP)
11	7	T. Sendulsky	158	SP	Porto Ferreira (SP)
11	8	J. Mattos	13620	SP	São José dos Campos (SP)
11	9	M. Barreto	10637	IAN	Betim (MG)
11	10	A. Macedo		SP	Jataí (GO)
11	11	CA Garcia		UNISA	Carrancas (MG)
11	12	G. Davidse & W.G.D'Arcy	10804	SP	Congonhas (MG)
11	13	J. R. Pirani <i>et al.</i>		SPF	Diamantina (MG)
11	14	CA Garcia	CV75	SPF	Santana do Riacho (MG)
11	15	W.D. Clayton	4802	SP	Anápolis (DF)
11	16	G.P. Silva	2322	CEN	Caldas Novas (GO)
11	17	T. Filgueiras	2851	SP	Parque Nacional das Emas (GO)
11	18	G. Davidse & W.G.D'Arcy	11776	RB	Itapicuru (BA)
11	19	A. Allen & G. Vieira		CEN	Amambaí (MS)
11	20	M.S. Sillman	124	RB	Chapada dos Guimarães (MT)
11	21	T. Plowman <i>et al.</i>		MG	Imperatriz (MA)
11	22	T. Plowman <i>et al.</i>		INPA	Conceição do Araguaia (PA)
11	23	L. Arzivenco	573	ICN	Rondonópolis (MT)
11	24	CA Garcia	142	SPF	Corumbá (MS)
11	25	B. Stannard & R.F. Queiroz		SPF	Abaíra (BA)
11	25	N. Roque <i>et al.</i>		SPF	Caetité (BA)
12	1	G. Davidse <i>et al.</i>	17900	MG	Marapanim (PA)
12	2	T. Plowman <i>et al.</i>	9663	MG	Tucuruí (PA)
12	3	L. Coradin	154	MG	Maracanã (PA)
12	4	R.M. Harley	17075	RB	Santa Cruz de Cabrália (BA)
12	5	T. Plowman <i>et al.</i>		INPA	Imperatriz (MA)
12	6	H.S. Irwin <i>et al.</i>		SP	Barreiras (BA)
12	7	G. Davidse <i>et al.</i>	11742	MBM	Alagoinhas (BA)
12	8	J.R. Swallen	4143	SP	Carolina (MA)
12	9	Valls <i>et al.</i>	8489	SP	Timon (MA)
12	10	CA Garcia	152	UEFS	Lençóis (BA)
12	11	J.G. Jardim <i>et al.</i>	2028	SP	Una (BA)

12	12	J. Jones Viana	140	SP	Alto Longa (PI)
12	13	Valls <i>et al.</i>	8332	SP	Babaçulândia (TO)
12	1	S. Assunção & D. Coelho	66	INPA	Formoso (MG)
13	2	J. M. Poole	1781	INPA	Manaus (AM)
13	3	G. Hatschbach	42926	MBM	Grão Mogol (MG)
13	4	A. Macedo		SP	Araxá (MG)
13	5	A. Macedo		SP	Uberlândia (MG)
14	1	B. Skortzov	45	SP	São Paulo (SP)
14	2	G. A. Black	18908	IAN	Belém (PA)
14	3	A. Allen & G. Vieira	2544	SP	Barão de Melgaço (MS)
14	4	Bommer	8	SP	Corumbá (MS)
14	5	A. Allen <i>et al.</i>	2409	SP	Cáceres (MT)
15	1	Pott <i>et al.</i>		CEN	Corumbá (MS)
15	2	A. Allen <i>et al.</i>	2298	CEN	Aquidauana (MS)
16	1	A. Conffi	34	IAN	Belém (PA)
17	1	G. Hatschbach <i>et al.</i>	64894	MBM	Joaquim Felício (MG)
17	2	A. Macedo		SP	Cabo Verde (MG)
18	1	G.T. Prance <i>et al.</i>		MG	Manaus (AM)
19	1	Kuhlmann & Gehrt		SP	Cunha (SP)
20	1	M.L. Fonseca <i>et al.</i>		SP	Correntina (BA)
21	1	W.R. Anderson <i>et al.</i>		SP	Barreiras (BA)
21	2	G. Davidse & W.G.D'Arcy	11739	SP	Alagoinhas (BA)
22	1	D. Alvarenga <i>et al.</i>	1188	SP	Niquelândia (GO)
23	1	Willian R. Anderson	10908	IAN	Missão Velha (PA)
24	1	CA Garcia	82	SP	Santana do Riacho (MG)
24	2	T. Sendulsky		SP	Jaboticatubas (MG)
25	1	A. Araújo	102	BAA	Montenegro (RS)
25	2	A. Araújo		BAA	São Sebastião do Caí (RS)
25	3	Valls <i>et al.</i>	14904	CEN	Piratini (RS)
25	4	Dutra		ICN	São Leopoldo (RS)
25	5	Barreto		BAA	Alegrete (RS)
25	6	Hilda Longhi-Wagner	8027	ICN	Laguna (SC)
25	7	Valls & Pott	851	ICN	Missões (RS)
26	1	CA Garcia	CV150		Osório (RS)
27	1	CA Garcia	149	ICN	Porto Alegre (RS)
28	1	P.T. Sano <i>et al.</i>	3737	SPF	Mateiros (TO)
29	1	CA Garcia	CV157		Osório (RS)
29	2	Arzivenco		ICN	Xangri-lá (RS)
30	1	CA Garcia	CV137		Porto Alegre (RS)
31	1	CA Garcia	CV153		Porto Alegre (RS)
31	2	H. Longhi-Wagner & Welker		ICN	Porto Alegre (RS)
31	3	Valls	11	BLA	Guaíba (RS)
32	1	H. Longhi-Wagner & Welker	9929	ICN	Porto Alegre (RS)
33	1	I.S. Miranda & Silva	1207	INPA	Vilhena (RO)
34	1	CA Garcia	CV159		Porto Alegre (RS)

## 2.2. Análise multivariada

Dada a confusa circunscrição de algumas espécies e a ocorrência de um grande número de formas intermediárias ou inteiramente novas, os terminais foram tratados como morfotipos, em princípio, cada um recebendo um número ao invés do nome da espécie, evitando-se uma classificação pouco criteriosa. Apesar de algumas espécies poderem ser reconhecidas, não foram nomeadas até que um número suficiente de dados estivessem disponíveis a fim de por à prova a validade dos caracteres eleitos como diagnósticos e para que formas fenotipicamente semelhantes não fossem subjetivamente reunidas sob um mesmo nome, em função da supervalorização de determinado caráter como fizeram Parodi (1938, 1961), para a base da planta e Black (1963), para a espigueta. Cada morfotipo constituiu uma unidade taxonômica (UT). Com os 34 morfotipos e os 28 caracteres estudados construiu-se uma matriz básica de dados (MDB) de 34 UT's X 28 caracteres (Tabela 3). Com essa matriz efetuou-se a análise de agrupamentos aplicando-se o coeficiente de distância *Manhattan* (Sokal & Sneath 1963). As UT's foram agrupadas de acordo com esse coeficiente utilizando-se o método de pares não ponderados por médias aritméticas (UPGMA) (Sokal & Sneath 1963). Esta forma de análise tem por finalidade inferir a ocorrência de grupos muito coesos, com pouca variação morfológica e táxons isolados que podem tratar-se de espécies distintas. Para os cálculos de índice de similaridade e para análise de agrupamentos foi utilizado o aplicativo PAST 1.60 (Hammer *et al.* 2007). Os resultados dessa análise são mostrados na figura 1.

13

**Tabela 2. Caracteres e estados de caráter selecionados e codificados a partir do material examinado**

- 
1. **Altura máxima da planta:** até 70cm ( 0 ); mais de 70cm ( 1 )
  2. **Hábito:** cespitoso congesto ( 0 ); cespitoso difuso ( 1 )

3. **Forma de apresentação dos colmos:** achatados ( 0 ); subcilíndricos ou cilíndricos ( 1 )
  4. **Filotaxia:** pseudoequitante ( 0 ); equitante ( 1 )
  5. **Textura das folhas:** rígidas ( 0 ); subrígidas ( 1 )
  6. **Tonalidade das folhas:** glaucas ( 0 ); não glaucas ( 1 )
  7. **Inovações extravaginais:** ausentes ( 0 ); presentes ( 1 )
  8. **Estolhos:** ausentes ( 0 ); presentes ( 1 )
  9. **Altura máxima das folhas basais:** menos da metade da altura da planta ( 0 ); metade ou mais ( 1 )
  10. **Largura máxima das bainhas basais:** até 6mm ( 0 ); mais de 6mm ( 1 )
  11. **Altura máxima da lígula:** até 0,5mm ( 0 ); mais de 0,5mm ( 1 )
  12. **Forma da inserção da lígula:** convexa ( 0 ); côncava ( 1 )
  13. **Lígula abaxial:** ausente ( 0 ); presente ( 1 )
  14. **Comprimento máximo da lâmina do 1º nó visível no colmo:** até 20cm ( 0 ); mais de 20cm ( 1 )
  15. **Largura máxima da lâmina do 1º nó visível no colmo:** até 6mm ( 0 ); mais de 6mm ( 1 )
  16. **Apresentação da lâmina:** ascendente ( 0 ); arqueada ( 1 )
  17. **Forma da base da lâmina:** linear ( 0 ); expandida ( 1 )
  18. **Largura da base da lâmina em relação ao ápice da bainha:** mais estreita ( 0 ); igual ou mais larga ( 1 )
  19. **Ápice da lâmina:** subagudo ( 0 ); obtuso ( 1 )
  20. **Comprimento máximo da inflorescência:** até 12cm ( 0 ); mais de 12cm ( 1 )
  21. **Posição dos ramos na inflorescência:** ascendente ( 0 ); divergente ( 1 )
  22. **Número máximo de ramos:** até 12 ramos ( 0 ); mais de 12 ramos ( 1 )
  23. **Largura máxima da ráquis:** até 0,5mm ( 0 ); mais de 0,5mm ( 1 )
  24. **Escavações na ráquis, onde se alojam as espiguetas:** ausentes ( 0 ); presentes ( 1 )
  25. **Comprimento máximo do pedicelo:** até 0,3mm ( 0 ); mais de 0,3mm ( 1 )
  26. **Comprimento máximo da espiguetas:** até 2mm ( 0 ); mais de 2mm ( 1 )
  27. **Número máximo de nervuras nas brácteas:** duas ( 0 ); mais de duas ( 1 )
  28. **Tamanho do antécio superior em relação ao tamanho do lema inferior:** 3/5 do tamanho do lema ( 0 ); mais de 3/5 do tamanho do lema ( 1 )
- 

### 2.3. Análise de caracteres anatômicos da lâmina foliar em secção transversal.

As amostras foram obtidas da coleção viva ou de material de herbário (tabela 1), re-hidratado com água destilada e glicerina à temperatura de cerca de 100°C, durante 15 a 20 minutos, tendo sido feitos cortes transversais, à mão livre, no terço médio da penúltima lâmina foliar do colmo florífero, ainda tratados com hipoclorito de sódio à 3%, por 3min., lavados em água destilada e corados com uma mistura de safranina (5%), azul de astra (5%) e etanol 50, para posterior observação ao microscópio. Para essa análise, foram utilizadas as instalações do Laboratório de Anatomia Vegetal do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Os caracteres selecionados como diagnósticos foram analisados como caracteres polimórficos, já que entre as populações dos grupos obtidos a partir da análise UPGMA, alguns caracteres como tal se comportaram. A terminologia

utilizada segue a proposta de Metcalfe (1960) e Ellis (1976). As imagens mostradas nos resultados foram obtidas por meio de um microscópio Leica modelo DMLB acoplado a uma câmera digital, cujas imagens foram capturadas com o programa Leica IM50.

#### **2.4. Análise da epiderme da pálea superior em microscopia eletrônica de varredura (MEV).**

As páleas de todas as amostras obtidas a partir do material de herbário ou da coleção viva foram submetidas a esta análise. Selecionou-se 2 a 4 exemplares por população, montados diretamente em porta-amostras sem tratamento prévio e, em seguida, metalizadas com ouro-paládio. As observações foram realizadas com o auxílio de um microscópio eletrônico de varredura ZEISS DMS 940A do Laboratório de Microscopia Eletrônica do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo e depois escanerizadas para obtenção de imagens. A terminologia utilizada nesta seção está baseada em Clark & Gould (1975), Thomasson (1978), Shaw & Webster (1983), Thompson & Estes (1986) e Jordan *et al.* (1983).

Para efeito de comparação, foi realizada varredura das páleas de três tipos, obtidos sob permissão da curadoria dos herbários BAA e IAN, que correspondem à *A. paranaensis* Parodi, *A. ramboi* G.A. Black e *A. hagenbeckianus* Kuntze var. *pratensis* G.A. Black.

15

#### **2.5. Lista dos tipos examinados**

Para confirmação dos resultados obtidos nesta análise foram examinados os seguintes tipos:

- *Axonopus arcuatus* (Mez) G.A. Black, Brasil, sem especificação do local de coleta, col. *Glazion 17933*, s.d. (holótipo: B).
- *Axonopus argentinus* Parodi, Argentina, Concórdia, Entre Rios, col. *L.R. Parodi 4649*, I.1922 (holótipo: BAA)
- *Axonopus flabelliformis* Swallen, Guiana Inglesa, rio Demerara, entre Wismar e Rockstone, col. *Hitchcock 17275*, s.d. (holótipo: US).
- *Axonopus hagenbeckianus* Kuntze var. *pratensis* G.A. Black, Porto Alegre, Morro da Glória, col. *Rambo 29313*, 26.X.1945 (holótipo: US).
- *Axonopus hoebnei* G.A. Black, Pará, Lageado, rio Tapajós, col. *F.C. Hoebne 5310*, II.1912 (holótipo: IAN).
- *Axonopus iridaceus* (Mez) T. Rojas, Paraguai, Serra do Amambaí, col. *E. Hassler 11413*, X.1912 (holótipo: B).
- *Axonopus leptostachyus* (Flügge) Hitchc., América do Sul, sem especificação do local de coleta, col. *Humboldt & Bonpland s.n.*, s.d. (isótipo: US).
- *Axonopus paranaensis* Parodi, Argentina, Misiones, puerto “La Mina”, col. *L.R. Parodi 4266*, 22.I.1922 (holótipo: BAA).
- *Axonopus polydactylus* (Steud.) Dedecca, Bahia, sem especificação do local de coleta, col. *Salzmann s.n.*, s.d. (isótipo: US).
- *Axonopus pressus* (Nees) Parodi, Brasil, sem especificação do local de coleta, col. *Sellow 5638*, s.d. (holótipo: B).
- *Axonopus ramboi* G.A. Black, Rio Grande do Sul, Cambará do Sul col. *Rambo 36460*, s.d. (isótipo: BAA).

**Tabela 3. Matriz Básica de Dados**

---

	CARACTERES																											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
UT1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
UT2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0

UT3	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	
UT4	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	
UT5	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
UT6	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
UT7	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	
UT8	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	
UT9	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	
UT10	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
UT11	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	
UT12	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	
UT13	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	
UT14	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	
UT15	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	
UT16	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	
UT17	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	
UT18	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	
UT19	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	
UT20	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
UT21	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0
UT22	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0
UT23	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0
UT24	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
UT25	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0
UT26	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
UT27	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
UT28	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0
UT29	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
UT30	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
UT31	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
UT32	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0
UT33	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
UT34	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0

## 2. Resultados e discussão:

### 2.1. Análise UPGMA

A partir da matriz básica de dados, aplicando-se o coeficiente de distância Manhattan (Sokal & Sneath 1963) obteve-se o seguinte resultado:



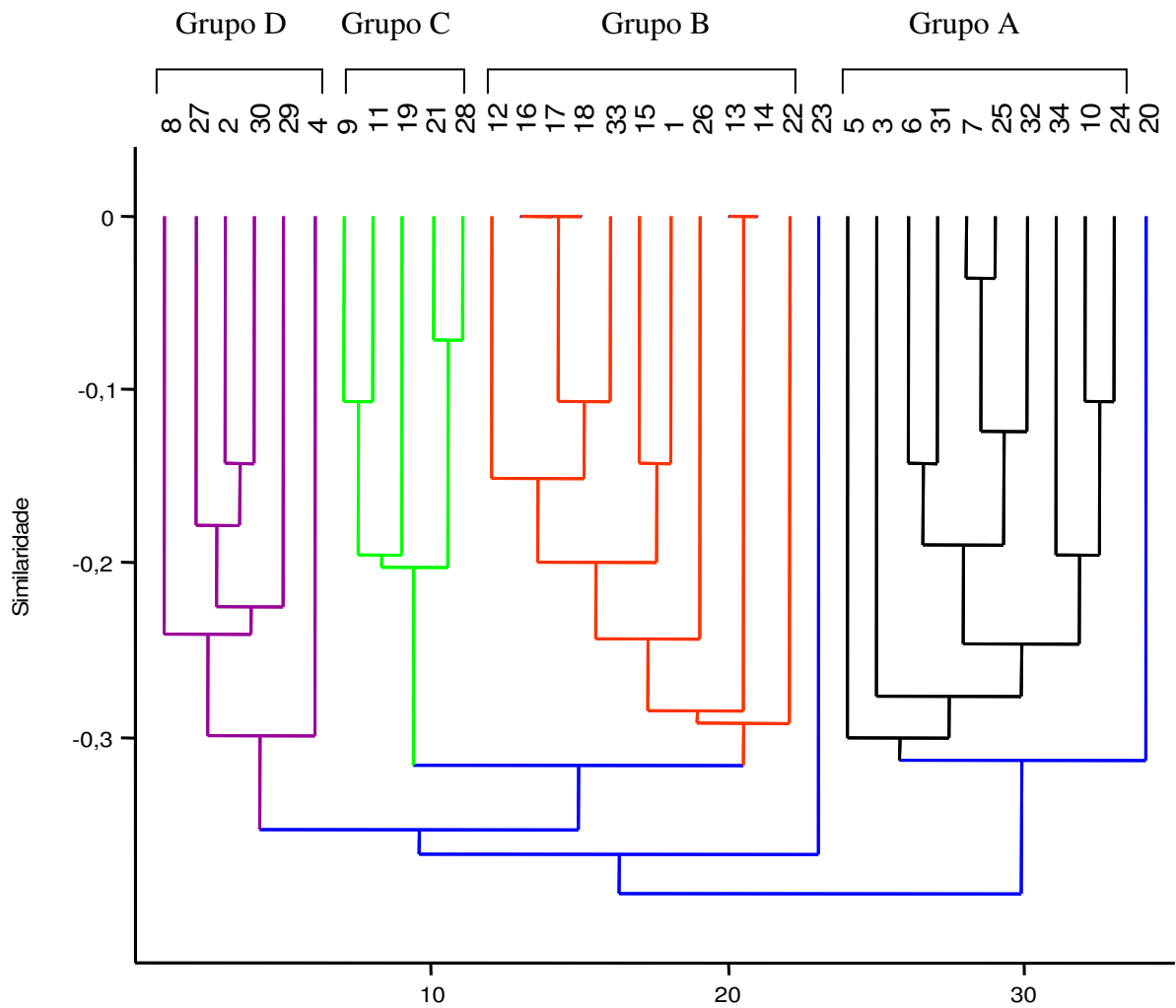


Figura 1. Dendrograma resultante das médias aritméticas dos agrupamentos por pares não ponderados (UPGMA), a partir da matriz básica de dados, obtida através da análise dos 28 caracteres morfológicos quantitativos e qualitativos, codificados para 34 unidades taxonômicas de *Axonopus* serie *Suffulti*, utilizando-se o coeficiente de distância Manhattan.

Pode-se observar que há quatro complexos morfológicos distintos e algumas formas isoladas que guardam certas afinidades com tais complexos. O grupo **A**, constituído pelos morfotipos 3, 5, 6, 7, 10, 24, 25, 31, 32 e 34 é

caracterizado exclusivamente por plantas cespitosas difusas. A julgar pelas distâncias relativas entre suas subunidades, trata-se de um grupo bastante heterogêneo em que 7-25 e 10-24, apresentam grande similaridade, indicando que duas espécies podem estar aí representadas. As unidades 10 e 24 diferenciam-se das unidades 7 e 25 pelas folhas arqueadas. A unidade 3 é semelhante a 10-24, porém a inflorescência possui ramos divergentes, as folhas possuem crescimento irregular e não são arqueadas. O mesmo ocorre com as unidades 5, 6, 31 e 32 em relação às unidades 7 e 25; porém, nas unidades 5 e 32 faltam inovações extravaginais. A unidade 6 possui folhas basais de comprimento atingindo a metade da altura da planta. A unidade 31 diferencia-se pela altura da planta, menor e a base da lâmina mais estreita que o ápice da bainha, que em 7 e 25.

O grupo **B**, constituído pelas unidades 1, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 22, 26 e 33 é também muito heterogêneo. É formado por plantas de grande porte, de hábito cespitoso congesto ou difuso, que mostram distâncias relativas significativas entre elas, com exceção das unidades 13-14 e 16-17-18 que, respectivamente, são duas espécies distintas. A primeira espécie, (UTs 13 e 14) possui antécios que medem até 3/5 do comprimento total da espiguetta, enquanto a segunda, (UTs 16, 17 e 18) possui folhas equitantes. A unidade 33 possui grande similaridade com este último subgrupo, contudo, diferencia-se pelas lâminas mais estreitas, pela base da lâmina, mais estreita que a bainha e pelos ramos divergentes da inflorescência. As unidades 12, 22 e 26, pela distância dos subgrupos aos quais estão ligadas, podem ser entidades distintas.

O grupo **C**, das unidades 9, 11, 19, 21 e 28 é constituído por plantas cespitosas difusas de grande porte e folhagem glauca. É um grupo independente e muito coeso, apesar dos diferentes graus de similaridade observados entre elas. Ainda necessitam de outras análises para comparação.

As unidades 2, 4, 8, 27, 29 e 30 constituem um grupo **D**, mais homogêneo, com plantas cespitosas congestas, de folhas longas e estreitas que atingem mais da metade da altura do indivíduo. A unidade 2 apresenta inflorescência pluriracemosa com ramos divergentes. As unidades 4, 27, 29 e 30 possuem inflorescências pauciracemosas. A unidade 29 é a única que possui lígula com inserção côncava e inflorescência. A unidade 30 possui maior afinidade com a unidade 2, contudo, esta última possui lâminas mais estreitas e inflorescência com ramos ascendentes. A unidade 4 possui lâmina foliar de base linear e tão larga quanto a bainha e escavações na ráquis onde se alojam as espiguetas. A unidade 27 é a que mais se aproxima das unidades 2 e 30, entretanto possui a base da lâmina tão larga quanto a bainha.

O conjunto de caracteres escolhidos para essa análise não é exclusivo e, portanto, são necessárias outras abordagens para o reconhecimento dessas linhagens. As unidades 20 e 23, dada a distância que se encontram dos grupos com os quais se relacionam, provavelmente são táxons distintos.

## **2.2. Análise de caracteres polimórficos para os grupos obtidos na análise UPGMA**

### **2.2.1. Formas de crescimento**

As características do eixo principal bem como o arranjo espacial e a variação morfológica dos perfilhos constituem os maiores determinantes na variação da arquitetura da forma de crescimento de uma gramínea (Briske, 1991; Vegetti 1997) e, portanto, possuem valor taxonômico. Dahl (1995) observou que inovações extravaginais, em algumas gramíneas, crescem horizontalmente até uma determinada distância antes que o crescimento vertical tenha início e que isto varia de acordo com a espécie.

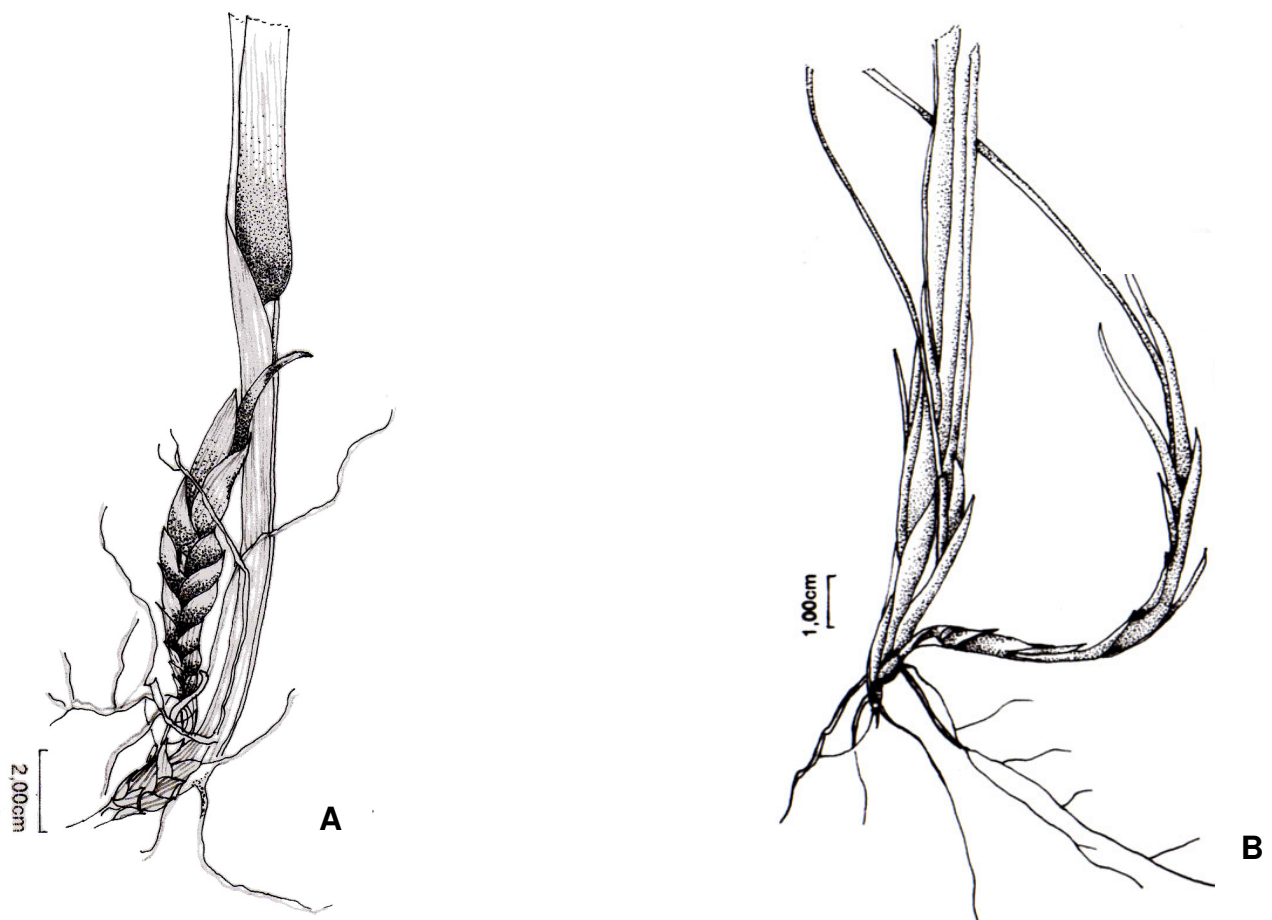
Entre as unidades taxonômicas analisadas, foram observados dois tipos de hábito: o cespitoso congesto e o cespitoso difuso. No primeiro caso, formam-se ramos ortotrópicos, concentrados junto ao eixo principal dos afilhos, originados a partir de gemas terminais, com rizomas paquimórficos, tal como ocorre nas unidades 2, 4, 8, 12, 23, 27, 29 e 30 (Fig. 2A). A partir dos rizomas, crescem ramos plagiotrópicos que se desenvolvem subterraneamente durante certo tempo e depois emergem na superfície do solo, à curta distância do eixo principal. As inovações extravaginais podem estar ou não presentes. No hábito cespitoso difuso formam-se ramos plagiotrópicos, originados a partir de gemas axilares (inovações extravaginais) e de rizomas leptomórficos, produzindo perfilhos mais individualizados. As unidades 1, 5, 7, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 25, 28, 31, 32 e 33 possuem rizomas leptomórficos com inovações extravaginais, algumas vezes de crescimento horizontal profícuo (Fig. 2B). As unidades 3, 6, 24 e 34 possuem hábito cespitoso difuso com rizomas leptomórficos e não apresentam inovações extravaginais (Fig. 2C), enquanto a unidade 20 apresenta inovações extravaginais estoloniformes. A unidade 26 possui hábito cespitoso difuso e apresenta um sistema subterrâneo vertical, longo e lignificado que produz estolhos (Fig. 2D-F). Nas unidades 3 e 7 verificou-se a presença de

estolhos, porém estes desenvolvem-se a partir de gemas laterais, em lugar das inovações extravaginais.



**Figura 2: Formas de crescimento: sistema subterrâneo, hábito e inovações extravaginais encontrados em *A. serie Suffulti*.** **A.** hábito cespitoso congestionado com rizomas paucimorfos observados no grupo D e na unidade 12; **B.** hábito cespitoso difuso com rizomas leptomórficos e inovações extravaginais de crescimento à certa distância da planta-mãe observados nos grupos A, B e C; **C.** hábito cespitoso difuso sem inovações extravaginais observado nas unidades 3, 6, 24 e 34; **D.** sistema subterrâneo da unidade 30; **E-F.** estolões que crescem a partir do sistema subterrâneo da unidade 30.

Quanto ao crescimento das inovações extravaginais, podem apresentar desenvolvimento inicial com catafilos escamiformes imbricados equitantes (Fig. 3A). Este tipo de arquitetura é característico do gupo C, que reúne as unidades 11, 19, 21, 22 e 28 e das unidades 16, 17, 18 e 33 do grupo B; ou apresentar uma série de catafilos não equitantes, típico das demais unidades que as possuam (Fig. 3B). As unidades 7, 9 e 25 possuem inovações extravaginais falciformes (Fig. 3B). A unidade 20 possui inovações extravaginais equitantes e estoloniformes.

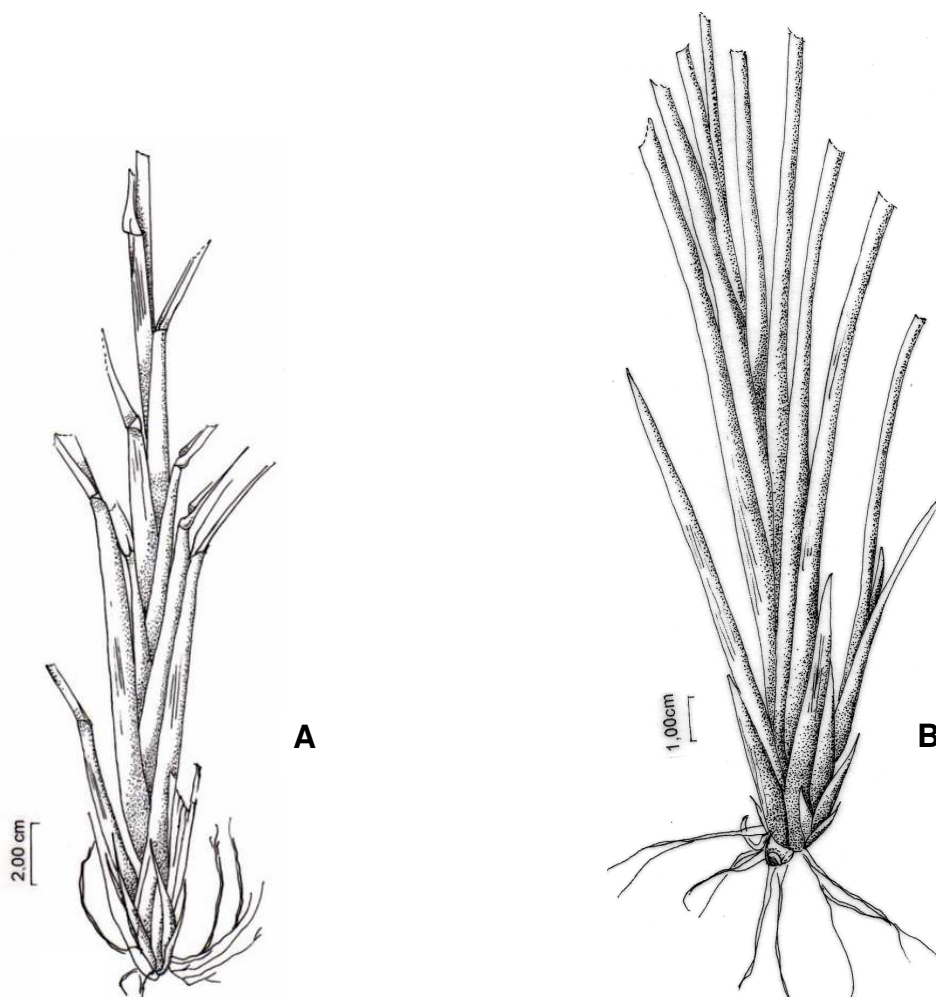


**Figura 3. Tipos de inovações extravaginais encontradas em A. serie Suffulti:** **A.** inovações extravaginais com catafilos de crescimento equitante, características do grupo C; **B.** inovações extravaginais com catafilos de crescimento não equitante, características dos grupos A, B e D.

### 2.2.2. Folha

As formas estudadas possuem, em geral, folhas pseudoequitantes, isto é, a medida que os entrenós se alargam no colmo, a aparência é tipicamente dística, planas ou dobradas, com lâminas articuladas no colo (Fig. 4A). As unidades 16, 17, 18 e 26 apresentam folhas equitantes de aspecto flabeliforme, cujas lâminas não são articuladas (Fig. 4B). As unidades 12, 30 e 33 possuem folhas equitantes, com lâminas não articuladas, mas o aspecto da disposição não é flabeliforme. As unidades 13 e 14 possuem folhas pseudoequitantes, com lâminas não articuladas. As lâminas nas unidades 5, 7, 25 e 32 podem tornar-se revolutas, enquanto que na unidade 29 são involutas em resposta à concentração de umidade do ambiente. As unidades 11, 16, 19, 21, 22 e 28 apresentam folhas perceptivelmente ásperas, relacionadas com a presença de microtricomas rígidos, em forma de ganchos, que se distribuem amplamente por toda a epiderme. Quanto à forma do ápice da lâmina há duas exceções que constituem variações dos estados subagudo ou obtuso, observados na maioria das unidades. A unidade 22 apresenta o ápice agudo e a unidade 23 apresenta o ápice acuminado. As unidades 10 e 24 possuem folhas equitantes, de aspecto flabeliforme, com orientação do crescimento em arco.





**Figura 4. Padrões de filotaxia observados em *A. serie Suffulti*: A.** folhas pseudoequitantes com lâminas articuladas observadas no grupo A, nas unidades 1, 15 e 22 do grupo B, no grupo C e nas unidades 2, 4, 8, 27 e 29 do grupo D; **B.** folhas equitantes de aspecto flabeliforme observadas nas unidades 16, 17 e 18 do grupo B.

### 2.2.3. Padrões de organização na lâmina foliar em secção transversal

As lâminas foliares em *A. serie Suffulti* são geralmente quilhadas (Fig. 5A) e ocasionalmente a superfície é ondulada (Fig. 5B). Possuem feixes vasculares de diferentes ordens, arranjados em uma seqüência regular (Fig. 5C) ou irregular

através do mesofilo (Fig. 5B) elipsóides (Fig. 5C) ou obovais (Fig. 5B). Os de primeira e segunda ordens são, geralmente, circundados por uma faixa de esclerênquima que vai de uma extremidade da epiderme à outra (Fig. 5A-D). Mauseth (1988) designou esses cordões de esclerênquima como extensão da bainha do feixe. No entanto, pode-se verificar que em alguns morfotipos essa característica faz-se presente e, em outros, a bainha mestomática circunda somente o feixe e o cordão de fibras se origina a partir do mesofilo (Fig. 5A). O clorênquima é quase sempre abaxial, radiado, típico da síndrome Kranz, com células arredondadas ou oblongas, com paredes com diferentes graus de espessamento. Grupos de células incolores estão distribuídos em blocos contínuos, ao longo da superfície adaxial e interfasciculares (5A, C e D) ou ocupando uma única faixa abaixo das células buliformes (Fig. 5B). A bainha vascular, ou mestoma, é contínua e possui células de paredes espessadas (Fig. 5C), originadas a partir do meristema fundamental, representando a continuação da endoderme (Van Fleet, 1961). Uma segunda bainha perifloemática, constituída por fibras (Caro, 1961) aparece em todas as unidades (Fig. 5B). Monteiro & Pace (1984) e Anton (1986), observaram a mesma bainha nas espécies que estudaram, o que denota ser uma característica do gênero. Células buliformes, quando presentes, estão distribuídas em cordões ou estratificadas, sempre acompanhando a epiderme adaxial (Fig. 5C), ou apenas na dobradura da nervura central (Fig. 5D).

A unidade 9 possui lâminas foliares com epiderme discretamente ondulada em ambas as faces, em correspondência aos feixes de segunda ordem e possui células com paredes periclinais e anticlinais espessadas. A cutícula é geralmente delgada em ambas as faces ou, às vezes, mais espessa na face abaxial. O clorênquima é constituído de uma camada de células com grandes vacúolos e paredes espessadas, em corte circular em volta dos feixes de primeira ordem,

elipsóide, com um de segunda ordem entre dois deles. Ocupa cerca de 70% do mesofilo. Entre o feixe de primeira ordem e o de segunda, há um feixe de terceira ordem, acompanhado de um feixe de quarta ordem abaixo de cada um deles. A bainha mestomática circunda apenas o feixe, com fibras do mesofilo diferenciando-se posteriormente para formar o cordão esclerenquimático, sendo estas de maturação centrípeta. As células incolores são abundantes principalmente na face adaxial, podendo aparecer também na face abaxial, mas nunca como naquela. O esclerênquima é contínuo nos feixes de primeira e segunda ordens. As células buliformes são grandes e situam-se em uma única camada regular na face adaxial, na altura da quilha (Figs. 5A e 6A).

As unidades 13 e 14 possuem a mesma organização anatômica da unidade 9, com exceção da bainha endodérmica que acompanha o cordão esclerenquimático, este de maturação centrífuga.

As unidades 11, 16, 17, 18, 19, 21 e 28 apresentam lâminas foliares com epiderme ondulada em ambas as faces, em correspondência com os feixes de primeira e segunda ordens, cujas células possuem paredes periclinais e anticlinais espessadas. A cutícula é espessa em ambas as faces. Os feixes de primeira ordem são elipsóides. Os feixes de quarta ordem são dois, de cada lado dos feixes de terceira ordem e paralelos a estes. O clorênquima possui células grandes, sem notável espessamento, suboblongas ao redor dos feixes e ocupa cerca de 70% do mesofilo. As células incolores possuem grandes vacúolos e paredes espessadas. O esclerênquima é contínuo ao redor dos feixes de primeira e segunda ordens e forma apenas uma faixa na face abaxial, nos feixes de terceira ordem. A bainha mestomática acompanha as fibras do cordão esclerenquimático, este de maturação centrípeta. As células buliformes podem estar diferenciadas ou não.

A unidade 22 possui organização semelhante à do grupo acima, com exceção da epiderme adaxial constituída de células buliformes e do número de

feixes de segunda e terceira ordem. São três feixes de segunda ordem, sem cordão esclerenquimático e dois feixes de terceira ordem, um de cada lado dos de segunda ordem. A bainha mestomática circunda apenas o feixe e o esclerênquima diferencia-se posteriormente no mesofilo com maturação centrípeta. Células incolores estão presentes em uma única faixa, abaixo das células buliformes (Fig. 7).

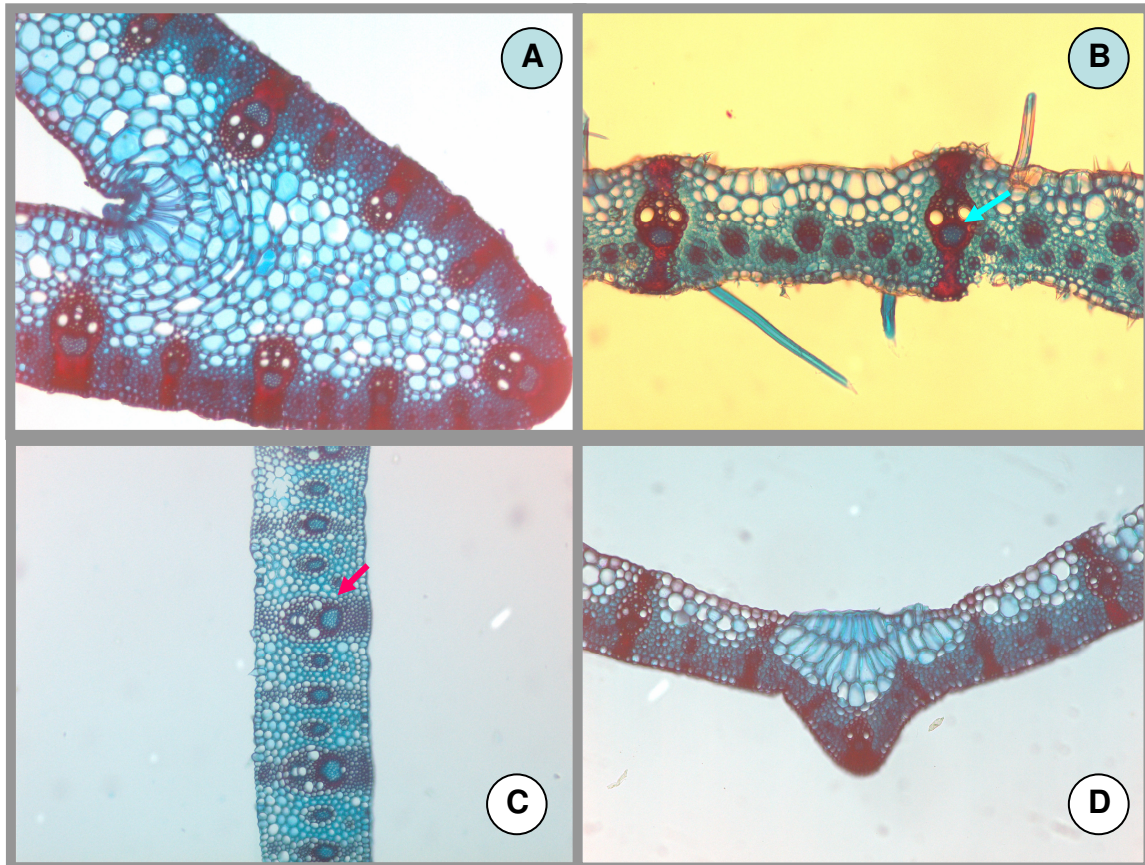
As unidades 2, 8, 10, 15, 24, 29, 30 e 34 apresentam lâminas foliares sem epiderme na face adaxial. A face abaxial apresenta epiderme sem ondulações, cujas células possuem espessamento somente nas paredes anticlinais. A cutícula é espessa em ambas as faces. O clorênquima segue a mesma organização encontrada nas unidades 11, 16, 17, 18, 19, 21 e 28, com células suboblongas grandes, de paredes espessadas. A organização dos feixes segue o modelo do grupo das unidades 11, 16, 17, 18, 19, 21 e 28, diferenciando-se apenas pelo fato de ocupar cerca de 50% do mesofilo. Os feixes de primeira ordem são obovais. A bainha mestomática acompanha o cordão esclerenquimático, que possui fibras de maturação centrípeta. As células incolores são abundantes na face adaxial e ausentes na abaxial e são interfasciculares. As células buliformes formam três camadas regulares na altura da quilha (Fig 8A).

As unidades 1, 3, 4, 5, 6, 7, 25, 26 e 32 apresentam lâminas foliares com epiderme em ambas as faces, sem ondulações, cujas células, com paredes periclinais e anticlinais espessadas. A cutícula é espessa em ambas as faces. O clorênquima ocupa uma faixa mais estreita que a do grupo anterior e possui células pequenas e arredondadas, sem notável espessamento. Os feixes de primeira ordem são elipsóides. A bainha endodérmica é alongada até a superfície abaxial. As fibras internas a essa bainha são de maturação centrífuga. O esclerênquima é contínuo entre os feixes de primeira ordem. As células incolores

são abundantes na face adaxial e ausentes na face abaxial. Há uma camada curta de células buliformes na face adaxial, na altura da quilha (Fig. 8B)

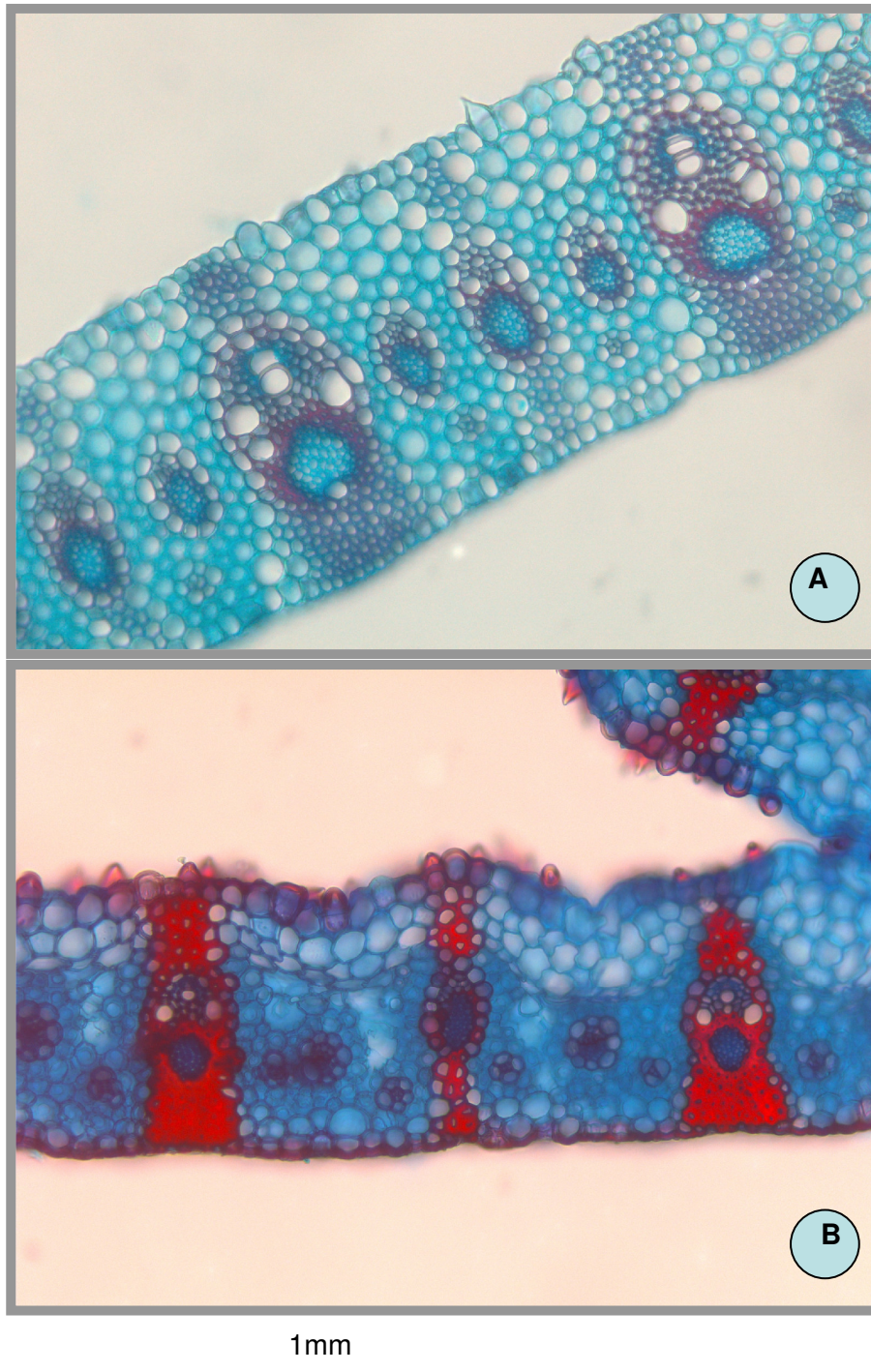
As unidades 12 e 31 apresentam clorênquima ocupando quase todo o mesofilo, endoderme alongada até a superfície abaxial, com cordões de esclerênquima de maturação centrípeta, um feixe de segunda ordem entre os de primeira, acompanhado de um feixe de terceira ordem de cada lado.

Além dos resultados aqui relatados, constam na literatura apenas cinco trabalhos sobre anatomia de *Axonopus*: o de Monteiro & Pace (1984) sobre a anatomia foliar de *A. compressus* (Sw.) P. Beauv; o de Anton (1986), que caracterizou a lâmina foliar em secção transversal de seis espécies pertencentes a *A. serie Axonopus*, *A. serie Barbigeri* e *A. serie Suffulti*, concluindo que as variações encontradas proviam não só valiosa informação taxonômica como também revelaram distintos tipos de estratégias adaptativas a diferentes ambientes; os de Giraldo-Cañas (2001 & 2002) sobre caracteres micromorfológicos e anatômicos da epiderme foliar e do antécio superior, respectivamente, inferindo que tais caracteres possuem um grande potencial como marcadores filogenéticos para o nível específico; e o de Silva & Alquini (2003) que comparou as características estruturais de folhas e caules de *A. scoparius* (Flügge) Kuhl. e *A. fissifolius* (Raddi) Kuhl., com a finalidade de fornecer subsídios para avaliação do valor forrageiro dessas espécies.

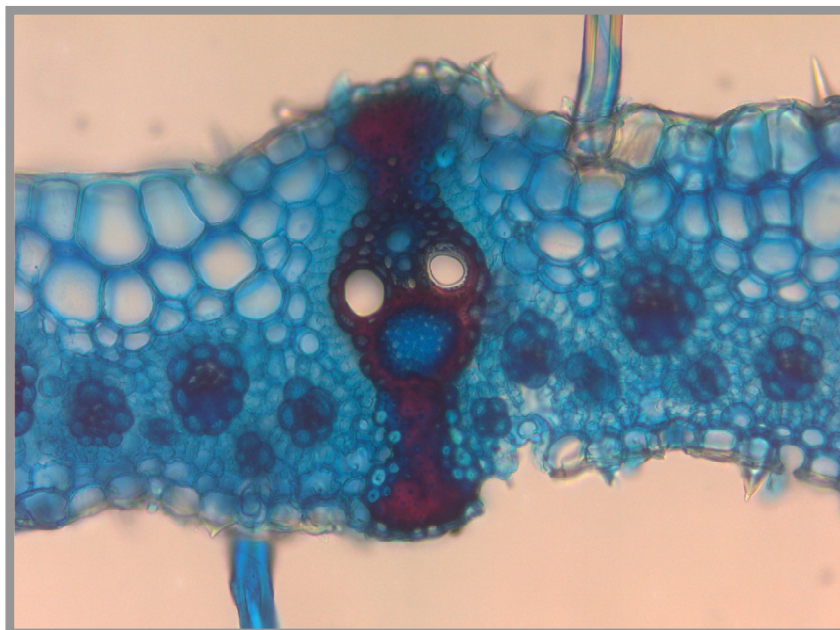


1mm

**Figura 5. Padrões da anatomia foliar em *A. serie Suffultus*.** **A.** UTs 1, 3, 4, 5, 6, 7, 25 e 32: vista da região da quilha; **B.** UT 22: epiderme com ondulações, células buliformes em camadas ocupando toda a superfície adaxial, células incolores ocupando apenas uma faixa abaixo das células buliformes, feixes de primeira ordem obovais, seta indica a bainha perifloemática; **C.** UT 9: epiderme sem ondulações, arranjo regular dos feixes, feixes de primeira ordem elipsóides, seta indica a bainha mestomática circundando apenas o feixe; **D.** UTs 2, 8, 10, 15, 24, 29, 30 e 34: células buliformes em camadas na altura da nervura central.

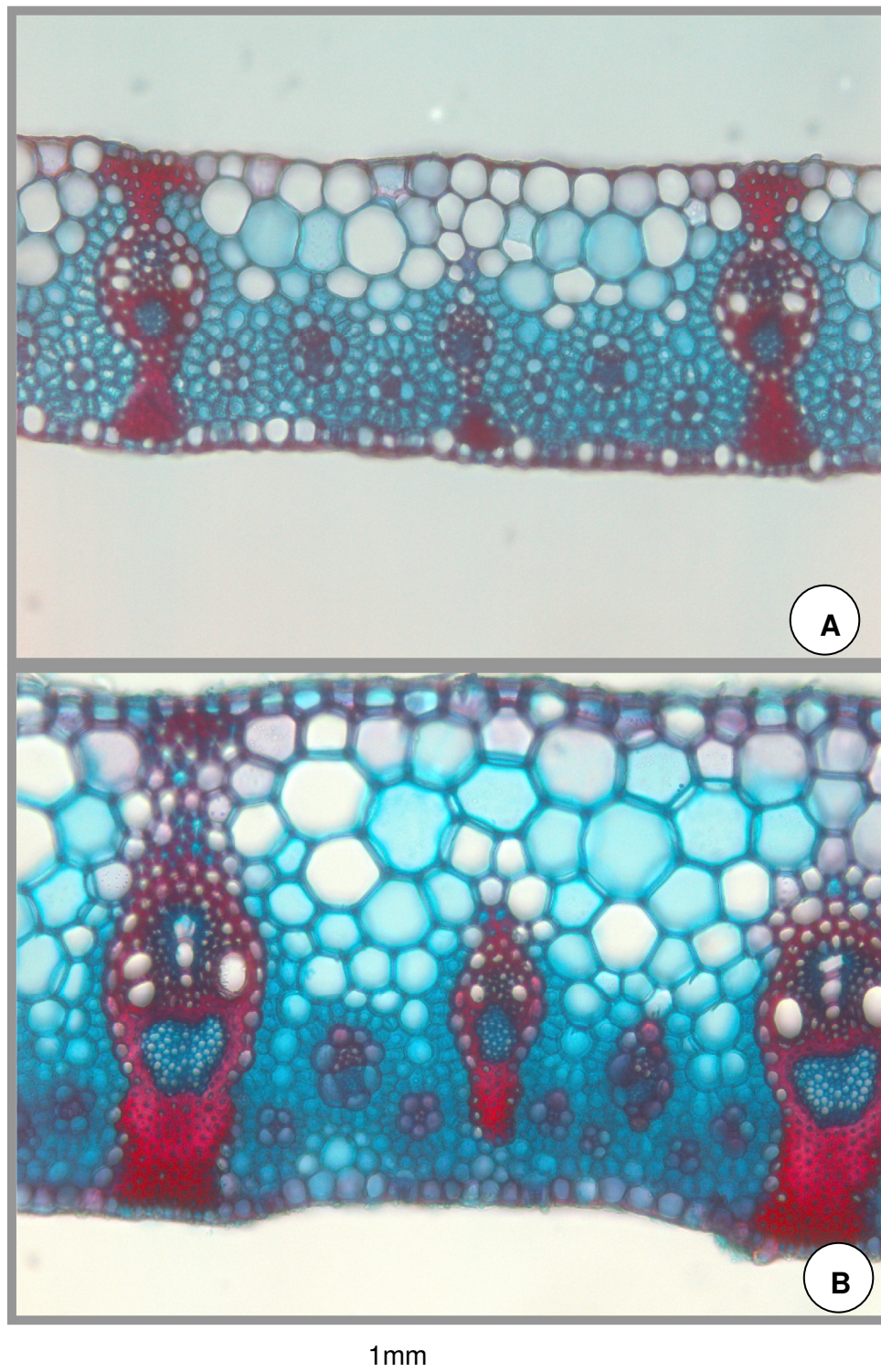


**Figura 6. Padrões da anatomia foliar em A. serie *Suffulti*:** **A. UT 9:** epiderme adaxial e abaxial com células de paredes periclinais e anticlinais espessadas; parênquima incolor com células com paredes espessadas e vacúolos grandes; clorênquima ocupando ca. 70% do mesofilo; células da bainha parenquimática, arredondadas, com paredes espessadas; feixes vasculares de primeira ordem elipsóides; bainha mestomática circundando apenas o feixe vascular; cordão esclerenquimático com fibras de maturação centrípeta. **B. UTs 11, 16, 17, 18, 19, 21 e 28:** epiderme adaxial e abaxial com paredes periclinais e anticlinais espessadas; parênquima incolor com células com paredes espessadas e vacúolos grandes; clorênquima ocupando ca. 70% do mesofilo; células da bainha parenquimática suboblongas, com paredes espessadas; feixes vasculares de primeira ordem elipsóides; bainha mestomática acompanhando as fibras do cordão esclerenquimático com fibras de maturação centrípeta.



**Figura 7. Padrões da anatomia foliar em A. serie *Suffulti*. UT 22:** epiderme adaxial ausente e abaxial com células de paredes periclinais e anticlinais espessadas; parênquima incolor reduzido a uma faixa de células com paredes espessadas e vacúolos grandes abaixo das camadas de células buliformes que ocupam toda a superfície adaxial da lâmina; clorênquima ocupando ca. 70% do mesofilo; células da bainha parenquimática, suboblongas, com paredes espessadas; feixes vasculares de primeira ordem obovóides; bainha mestomática circundando apenas o feixe vascular; cordão esclerenquimático com fibras de maturação centrípeta.





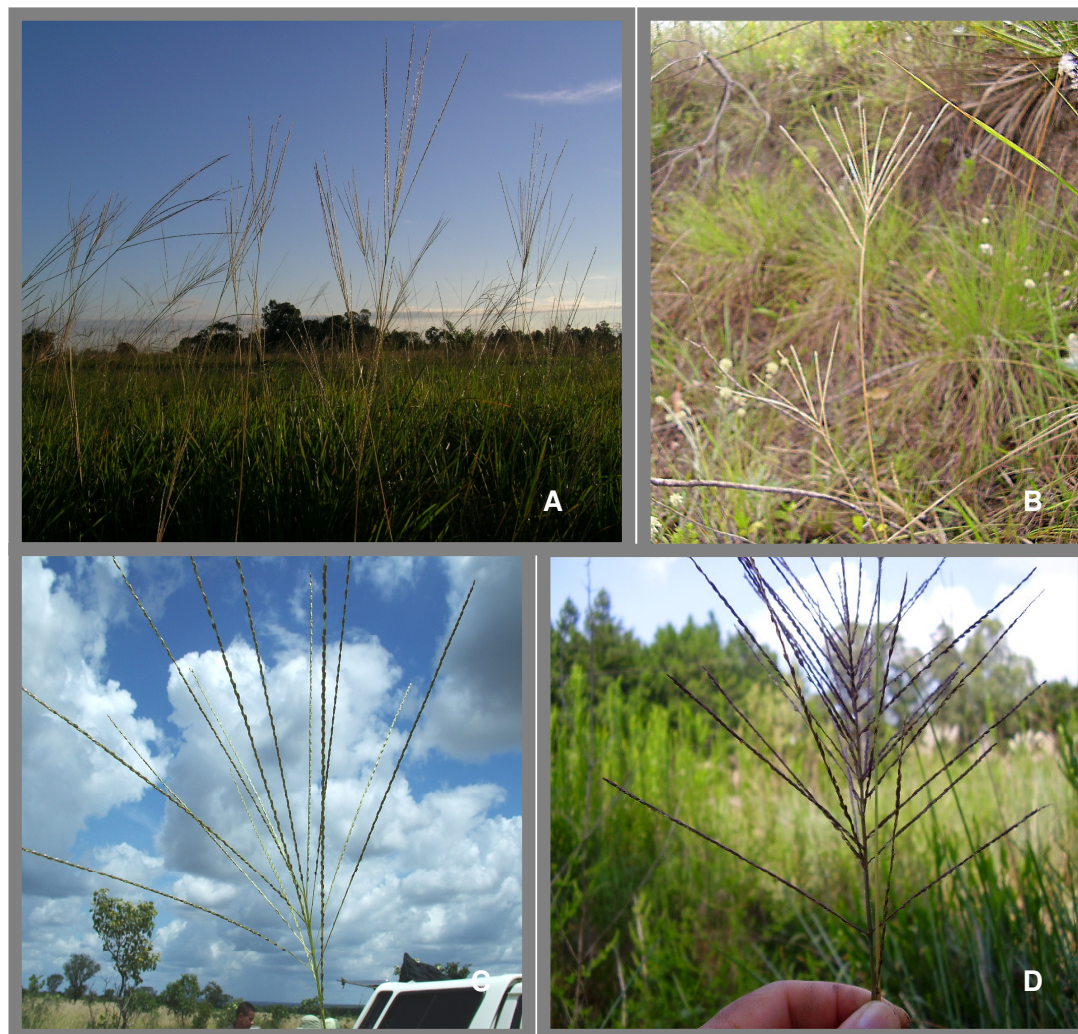
**Figura 8. Padrões da anatomia foliar em A. serie *Suffulti*. A. UTs 2, 8, 10, 15, 24, 29, 30 e 34:** epiderme adaxial ausente, epiderme abaxial presente com espessamento mais evidente nas paredes anticlinais; parênquima incolor abundante; clorênquima ocupando ca. 50% do mesofilo; células da bainha parenquimática suboblongas com paredes espessadas; feixes vasculares de primeira ordem obovais; bainha mestomática acompanhando o cordão esclerenquimático, com fibras de maturação centrípeta. **B. UTs 1, 3, 4, 5, 6, 7, 25, 26 e 32:** epiderme presente em ambas as faces com paredes periclinais e anticlinais espessadas; parênquima incolor abundante; clorênquima ocupando ca. 30% do mesofilo; células da bainha parenquimática suboblongas, com paredes espessadas; feixes de primeira ordem elipsóides; bainha mestomática acompanhando o cordão esclerenquimático, com fibras de maturação centrífuga.

#### 2.2.4. Inflorescência

Em *Axonopus* serie *Suffulti* as inflorescências são quase sempre terminais, com exceção da unidade 31 que apresenta também inflorescências axilares, de uma até três unidades. Os paracládios são sempre de primeira ordem, em número que varia de quatro até 30. A zona paracladial pode ser fasciculada ou pseudoverticilada. As formas com inflorescências fasciculadas podem apresentar paracládios longos e somente o primeiro internó mais longo que os demais, como pode ser observado nas unidades 1, 5, 6, 7, 10, 12, 13, 14, 20, 22, 24, 25, 29, 30, 31 e 32 (Fig. 8A). As formas pseudoverticiladas podem apresentar paracládios corimbiformes com o primeiro e o segundo internós mais alongados, curtos, como ocorre nas unidades 3, 4 e 34 (Fig. 8B) ou longos, como ocorre nas unidades 2, 8, 11, 15, 19, 21, 23, 26, 27 e 28 (Fig. 8C), ou ainda com paracládios não corimbiformes, sendo os basais mais longos que os apicais como nas unidades 9, 16, 17, 18 e 33 (Fig. 8D). A unidade 1 possui uma inflorescência terminal e até duas axilares. A ráquis possui as faces glabras ou pubérulas, em sua grande maioria apresentando tricomas rijos na base da espiguetas, na altura do pedicelo, podendo, em alguns casos, cair na maturação dos antécios. As unidades 4, 15 e 29 possuem ráquis conspicuamente escabras. Nas unidades 3, 4, 23 e 34 ocorrem escavações na ráquis onde as espiguetas estão alojadas (Fig. 9J). A inflorescência da unidade 2 destaca-se das demais de seu grupo pela grande quantidade de ramos que pode apresentar. Somente nas unidades 17 e 18 os tricomas ultrapassam o comprimento da espiguetas (Fig. 9I). Não foi observada a presença de tricomas na base da espiguetas em nenhum estágio do ciclo de vida das unidades 13, 14 e 23.

A inflorescência das gramíneas tem sido alvo de estudos filogenéticos e fonte de caracteres diagnósticos para identificação (Vegetti & Anton 2000).

Estudos tipológicos dessas verdadeiras sinflorescências e da arquitetura da planta como um todo, desenvolvidos por Rua & Weberling (1995), Vegetti & Anton (1996) e Rua & Gróttola (1997), permitiram o estabelecimento de hipóteses sobre a evolução da variação estrutural nas mesmas. As panículas de espiguetas representam a unidade plesiomórfica de floração em Paniceae (Hsu 1965; Clayton & Renvoize 1986). Giraldo-Cañas (2000) sugeriu que as unidades de floração em *Axonopus* podem ser derivadas desse tipo de inflorescência por um processo de truncamento da florescência principal e, posteriormente, de uma pseudoflorescência (espiguetas laterais que teriam adotado a posição pseudoterminal) deixando somente paracládios longos, seguido de redução do comprimento dos internós do eixo principal e, finalmente, redução do comprimento da zona paracladial. Essa unidade de floração, portanto, é denominada panícula de ramos unilaterais espiciformes.



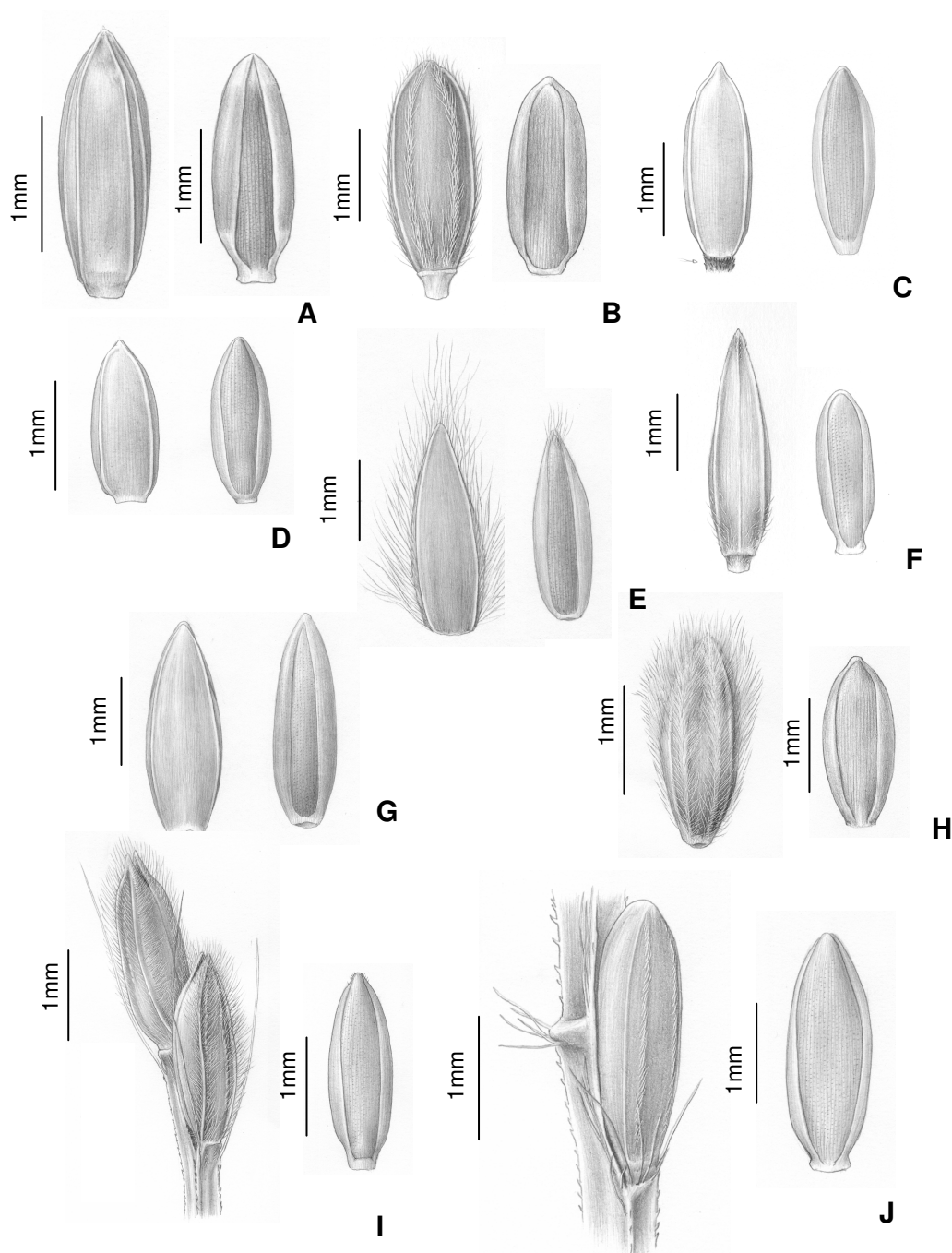
**Figura 9. Padrões de inflorescência em A. serie Suffulti:** **A.** fasciculada, com paracládios longos e primeiro internó alongado como ocorre nas formas do grupo A, exceto unidades 3 e 34, nas unidades 1, 12, 13, 14, e 22 do grupo B e unidades 29 e 30 do grupo D (foto: Osvaldo Morrone); **B.** pseudoverticilada, corimbiforme, com paracládios curtos, como ocorre nas unidades 3, 4 e 34 do grupo A; **C.** pseudoverticilada, corimbiforme, com paracládios longos, o primeiro e o segundo internós alongados como ocorre nas forma do grupo C, exceto a unidade 9, as formas do grupo D, exceto as unidades 29 e 30, nas formas 15 e 26 do grupo B (foto: Marcelo Trovo); **D.** pseudoverticilada, não corimbiforme, com mais de dois internós alongados, com ramos basais mais longos que os apicais, como ocorre na unidade 9 do grupo C e nas unidades 16, 17, 18 e 33 do grupo B.

### 2.2.5. Espiguetas

São características em todas as espécies do gênero: a gluma inferior está ausente bem como a pálea inferior, estando o lema inferior voltado para a face adaxial. Possuem tamanhos que variam entre 1,3mm até 3mm. Uma variação de 0,1-0,3mm pode ocorrer num mesmo morfotipo. Quanto à forma podem ser oblongo-elípticas, agudas, medindo 2,0-2,5mm de comprimento, com 2-4 nervuras laterais conspícuas, às vezes uma central e antécio superior com base estipitada, medindo 1,8-2,3mm como ocorre na unidade 9 do grupo C (Fig. 10A); elipsóides subagudas ou obtusas, medindo entre 2,0-2,3mm de comprimento, com 2 nervuras laterais cobertas ou não por tricomas e antécio superior não estipitado, de mesmo comprimento que a espiguetas como nas unidades 5, 7, 25, 31 e 32 do grupo A (Fig. 10B); oblongo-elípticas, agudas, medindo entre 2,0-2,8mm de comprimento, com 2 nervuras laterais glabras e antécio superior com base estipitada como nas unidades 10 e 24 (Fig. 10C), ou não estipitada como nas unidades 2, 4, 27 e 30 do grupo D; 11, 19, 21 e 28 do grupo C; 15 e 26 do grupo B, medindo o mesmo comprimento da espiguetas; elipsóides, subagudas, medindo entre 1,3-2,0mm de comprimento, com 2 nervuras laterais glabras ou pilosas e antécio superior não estipitado, do mesmo comprimento da espiguetas como ocorre nas unidades 12, 16, 18 e 33 do grupo B (Fig. 10D); elíptico-lanceoladas, medindo 2,6-3,0mm de comprimento, com duas nervuras laterais pilosas e antécio superior não estipitado medindo 2,5-2,9mm de comprimento como ocorre na unidade 20 (Fig. 10E); oblongo-lanceoladas, medindo 2,3-3,0mm de comprimento, com duas nervuras laterais, às vezes uma central, glabras ou pilosas e antécio superior estipitado, medindo 2,0-2,5mm de comprimento como ocorre nas unidades 13 e 14 do grupo B (Fig. 10F); elipsóides, agudas, medindo 2,2-2,5mm de comprimento, com duas nervuras laterais glabras e antécio

superior não estipitado medindo o mesmo comprimento da espiguetta como ocorre na unidade 22 do grupo B (Fig. 10G); elipsóides, obtusas, medindo 1,7-1,9mm de comprimento, com 2-3 nervuras hirsutas e antécio superior não estipitado, do mesmo comprimento da espiguetta como ocorre na unidade 23 (Fig. 10H); oblongo-elípticas, agudas, medindo 2mm de comprimento, com duas nervuras laterais pilosas e antécio superior estipitado, medindo 1,7mm de comprimento como ocorre na unidade 17 do grupo B (Fig. 10I); elipsóides, obtusas, medindo 1,8-2,0mm de comprimento, com 2-4 nervuras laterais glabras ou pilosas e antécio superior estipitado, medindo o mesmo comprimento da espiguetta como ocorre nas unidades 3 e 34 (Fig. 10J). O indumento da gluma e do lema inferior parece de pouco valor taxonômico, uma vez que em alguns morfotipos podem ou não estar presentes na mesma planta ou na população. Além do mais, os morfotipos podem ocupar habitats em diferentes índices pluviométricos e solos de variados níveis de umidade ou de quantidade de elementos essenciais. Entretanto, como diagnóstico, o indumento pode assumir caráter secundário quando acompanhado de outra característica que determine o estabelecimento de táxons infraespecíficos. A cor varia desde o transparente até o castanho, vináceo ou roxo, muitas vezes, em populações da mesma unidade taxonômica. O número de nervuras pode variar de dois até, raramente, cinco, porém sempre com duas ou, raramente, quatro nervuras laterais mais evidentes como também aparecem em *A. serie Axonopus*. Os antécios são sempre castanhos e lustrosos, de diferentes tonalidades. Apresentam maior discrepância no tamanho do antécio superior em relação à gluma e ao lema inferior as unidades 13 e 14. Na unidade 22 a gluma é menor que o antécio, deixando o ápice deste descoberto. A ocorrência de tricomas no ápice do antécio é comum, não representando um caráter significativo para delimitação de espécies, salvo

para os que ocorrem no ápice da unidade 20, que chamam a atenção pelo tipo, tamanho e quantidade.



**Figura 10. Morfologia das espiguetas em A. serie Suffulti:** **A.** oblongo-elípticas, agudas, com 2-4 nervuras laterais conspícuas, e antécio superior com base estipitada (UT 9, grupo C); **B.** elipsóides subagudas ou obtusas, com 2 nervuras laterais cobertas ou não por tricomas e antécio superior não estipitado (UTs 5, 7, 25, 31 e 32, grupo A); **C.** oblongo-elípticas, agudas, com 2 nervuras laterais glabras e antécio superior com base estipitada (UTs 10 e 24 do grupo A); **D.** elipsóides, subagudas, com 2 nervuras laterais glabras ou pilosas e antécio superior não estipitado (UTs 12, 16, 18 e 33 do grupo B); **E.** elíptico-lanceoladas, com duas nervuras laterais pilosas e antécio superior não estipitado (UT 20); **F.** oblongo-lanceoladas, com duas nervuras laterais, glabras ou pilosas e antécio superior estipitado (UTs 13 e 14 do grupo B); **G.** elipsóides, agudas, com duas nervuras laterais glabras e antécio superior não estipitado (UT 22 do grupo B); **H.** elipsóides, obtusas, com 2-3 nervuras hirsutas e antécio superior não estipitado (UT 23); **I.** oblongo-elípticas, agudas, com duas nervuras laterais pilosas e antécio superior estipitado (UT 17 do grupo B); **J.** elipsóides, obtusas, com 2-4 nervuras laterais glabras ou pilosas e antécio superior estipitado (UTs 3 e 34), espiguetas em escavações na ráquis, característica que também ocorre nas unidades 4 e 23.

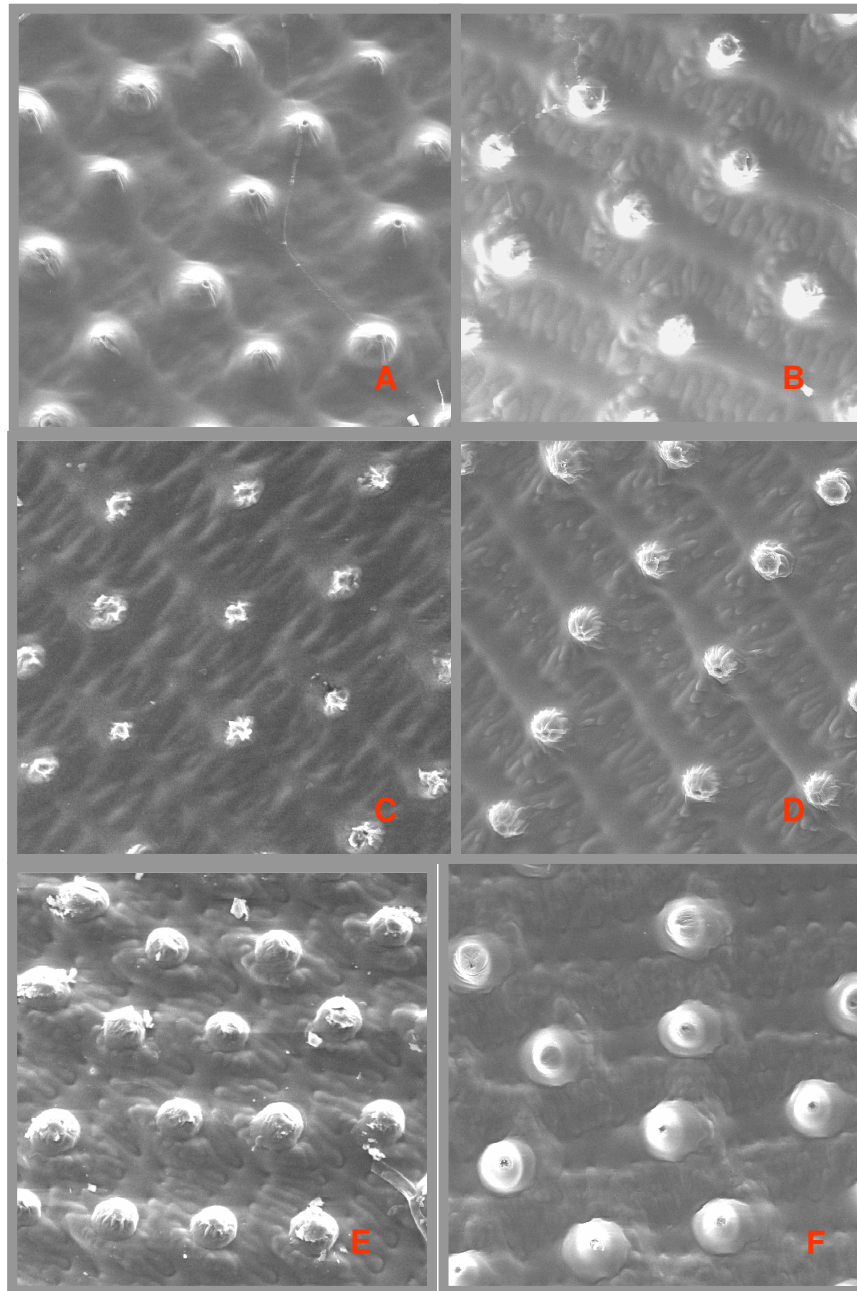


### 2.2.6. Análise da epiderme da pálea superior em microscopia eletrônica de varredura (MEV).

Em *Axonopus* serie *Suffulti*, a pálea apresenta-se com papilas com ampla variação de tamanho e dispostas em fileiras mais ou menos regulares sobre áreas da epiderme com células alongadas, apresentando cinco lobos laterais brachiformes, de cada lado, que se encaixam com as reentrâncias das células adjacentes. A largura dessas células bem como a forma de seus lobos mostraram padrões significativos para espécies ou complexos específicos, conforme são apresentados nas figuras 11 e 12A-B. Essas células epidérmicas podem ser largas com quatro lobos longos, estreitos de cada lado, com terminações largas e dicotômicas como ocorre nas unidades 2, 3, 4, 9, 15 e 29 (Fig. 11B); estreitas, com cinco lobos longos, estreitos, de cada lado, com terminações lobuladas como ocorre na unidade 20 (Fig. 11D); largas, com quatro lobos longos, estreitos, de cada lado, com terminações regulares, como ocorre nas unidades 6, 8, 10, 24 e 30 (Fig. 11E); largas, com cinco lobos longos, estreitos, de cada lado, com terminações largas e regulares, como ocorre nas unidades 11, 19, 21, 26 e 28 (Fig. 11F); largas, com cinco lobos longos de base larga, de cada lado, com terminações estreitas e regulares, como ocorre na unidade 12 (Fig. 11C); largas, com cinco lobos longos, estreitos e regulares de cada lado, com terminações regulares, como ocorre nas unidades 1, 5, 7, 25, 31 e 32 (Fig. 11A); estreitas, com cinco lobos longos, estreitos, com terminações largas e regulares, de cada lado, como ocorre nas unidades 13 e 14 (Fig. 12B). Nestas unidades, as papilas que cobrem a epiderme são conspícuas, sendo bem evidentes mesmo sob estereomicroscópio. Nas unidades 16, 17, 18, 23 e 33 as células são estreitas, com cinco lobos curtos, estreitos, de cada lado, com terminações regulares (Fig. 12A).

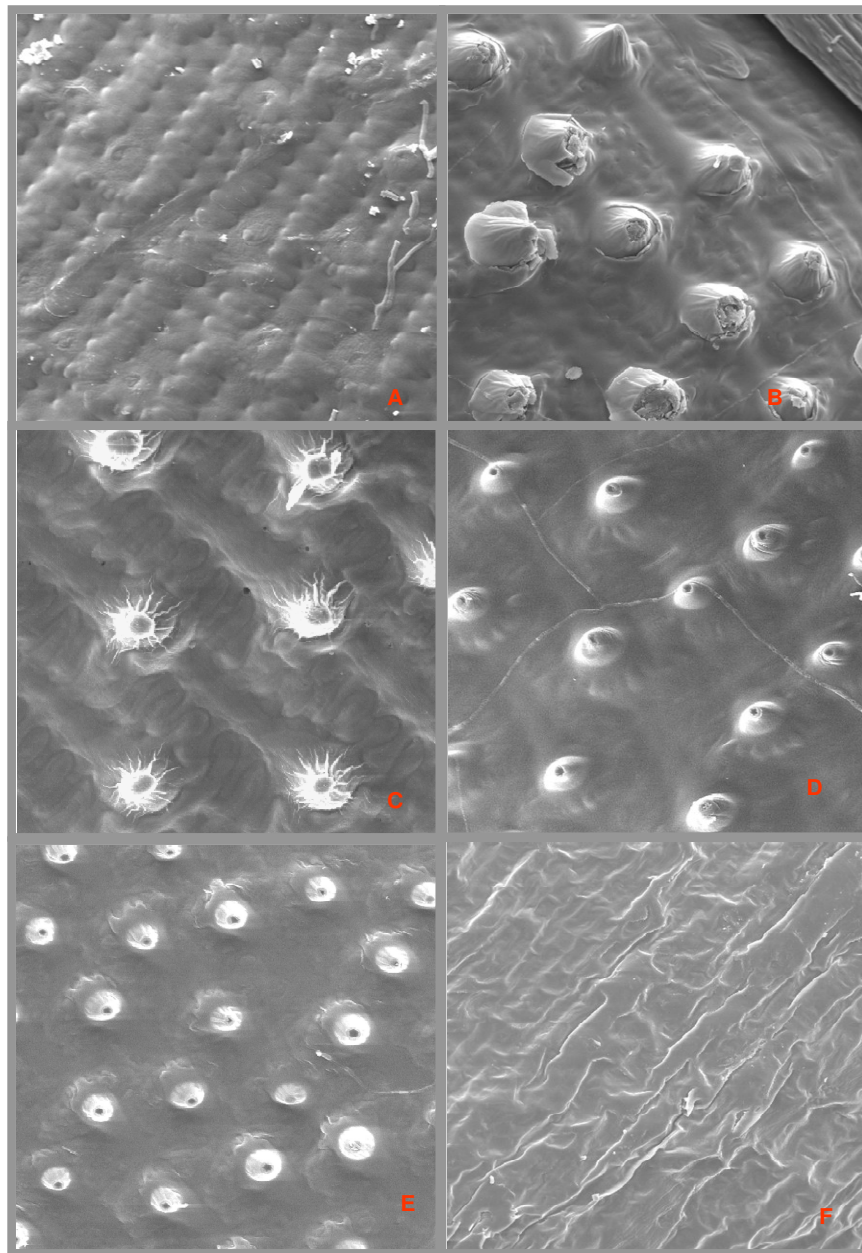
O padrão encontrado na pálea do material tipo de *A. paranaensis* mostrou equivalência aos padrões apresentados pelas unidades 13 e 14, enquanto que para *A. ramboi* e *A. hagenbeckianus* var. *pratensis* a equivalência foi encontrada nas unidades 2, 3, 4, 9, 15 e 29 (Fig. 12C-E).

Com relação aos frutos, foram encontrados somente nas unidades 9, 11, 13 e 23. Ao que parece, a sua baixa produção é um fenômeno natural, relacionado com a provável ocorrência de apomixia na série (Hickenbick *et al.* 1975). Todos os que puderam ser examinados, apresentam o padrão de epiderme reticulada com células de parede ondulada (Jordan *et al.* 1983) como se pode ver na figura 12F.



10μm

**Figura 11. Padrões de epiderme da pálea em A. serie *Suffuti*, MEV (x1000):** **A.** UTs 1, 5, 7, 25, 31, 32: células largas, com cinco lobos longos, estreitos, de cada lado, com terminações regulares; **B.** UTs 2, 3, 4, 9, 15, 29: células largas, com quatro lobos longos, estreitos, de cada lado, com terminações largas e dicotômicas; **C.** UT 12: células largas com cinco lobos longos de base larga, de cada lado, com terminações estreitas e regulares; **D.** UT 20: células estreitas, com cinco lobos longos, estreitos, de cada lado, com terminações lobuladas; **E.** UTs 6, 8, 10, 24 e 30: células largas com quatro lobos curtos, estreitos, de cada lado, com terminações largas e regulares; **F.** UTs 11, 19, 21, 26 e 28: células estreitas, com cinco lobos longos, de cada lado, com terminações largas e regulares.



10µm

**Figura 12. Padrões de epiderme da pálea e fruto em *A. serie Suffulti*, MEV (x1000):** G. UTs 16, 17, 18, 23 e 33: células estreitas, com cinco lobos curtos, estreitos, de cada lado, com terminações regulares; H. UTs 13 e 14: células estreitas, com cinco lobos longos, estreitos, de cada lado, com terminações largas e regulares; I. holótipo: *A. paranaensis* (BAA, L.R. Parodi 4266): células estreitas, com cinco lobos longos, estreitos, de cada lado, com terminações largas e regulares; J. isótipo: *A. ramboi* (BAA, Rambo 36460): células largas, com quatro lobos longos, estreitos, de cada lado, com terminações largas e dicotômicas; K. isótipo: *A. hagenbeckianus var. pratensis* (IAN, Rambo 29313): células largas, com quatro lobos longos, estreitos, de cada lado, com terminações largas e dicotômicas L. epiderme da cariopse: padrão reticulado com paredes onduladas.

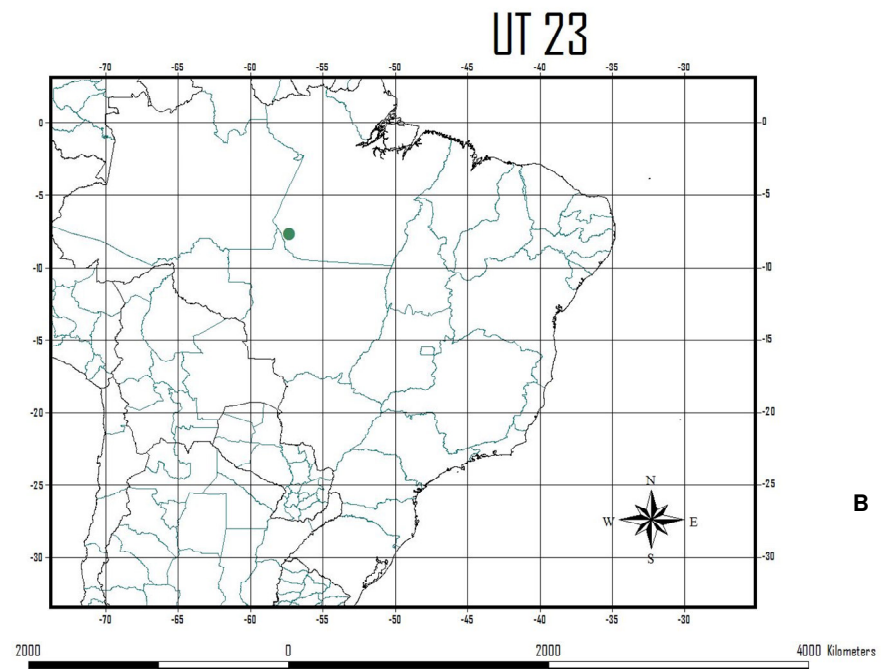
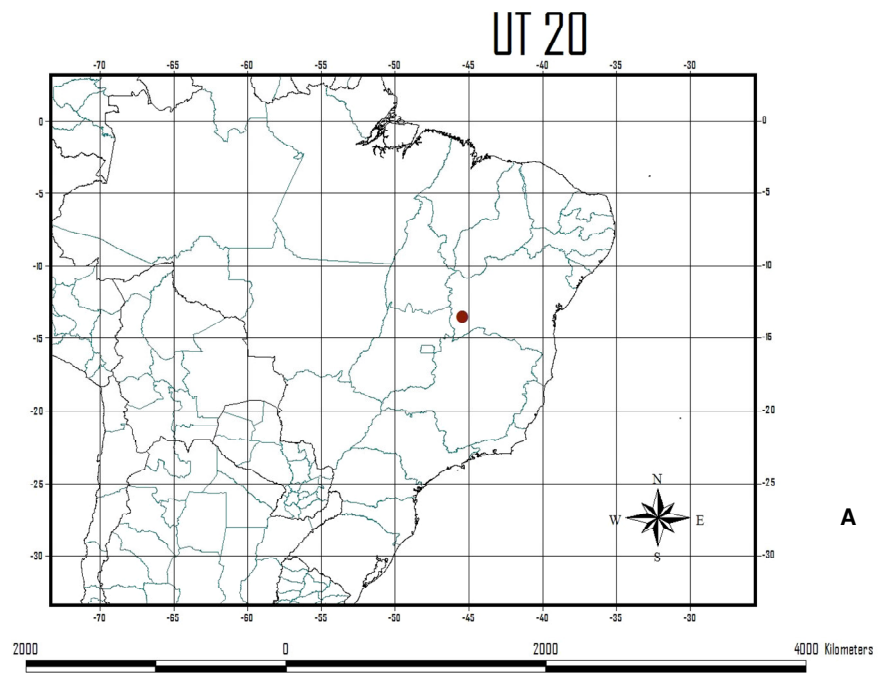
### 3. Distribuição Geográfica

As formas estudadas de *A. serie Suffulti*, no Brasil, ocupam campos de várzea da Floresta Amazônica, as formações savânicas secas e úmidas do Norte, Centro-Oeste, Nordeste e Sudeste, os campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, os campos do Sul e restingas e dunas do litoral. Podem ser enquadradas em dois padrões gerais de distribuição, o tropical e o subtropical. Entre as correspondentes ao grupo magatérmico de Burkart (1975), destacam-se: a unidade 20, de distribuição até o momento restrita, só coletada no Cerrado do município de Correntina, no estado da Bahia (Fig. 13A); as unidades 16 (Fig. 14B), 18 (Fig. 15B) e 23 (Fig. 13B), ocorrentes em campos arenosos de várzea e cerrados amazônicos, a unidade 17, que ocorre nas formações savânicas de Minas Gerais (Fig. 15A) que constitui uma disjunção, caso seja a mesma espécie que inclui as unidades 16 e 18; a unidade 33 ocorre em campos arenosos secos de Rondônia (Fig. 17A); as unidades 13 e 14 que ocorrem, preferencialmente, em bancos de areia à margem de rios, nas regiões Centro-Oeste, Sudeste e Norte (Fig. 16). A unidade 14 apresenta maior concentração nas regiões Centro-Oeste e Sudeste (Fig. 13B); a unidade 15 ocorre em campos pedregosos secos do Pantanal Mato-grossense, em borda de Cerrado (Fig. 14A); a unidade 12, em campos arenosos secos das formações savânicas, restingas e dunas do Norte e Nordeste (Fig. 17B); a unidade 11, de ampla distribuição nos cerrados brasileiros, estendendo-se até o Paraná, apresentando maior concentração nos estados das regiões Centro-Oeste, Nordeste e Sudeste (Fig. 18A); as unidades 19, 21 e 28 ocorrem também no domínio do Cerrado, sendo que 19 ocorre nos campos de altitude em Cunha, no estado de São Paulo (Fig. 18B), enquanto que 21 e 28 estão concentradas, respectivamente no estado da Bahia (Fig. 19A) e planície do Jalapão em Tocantins (Fig. 19B); as unidades 10 e 24 ocorrem em afloramentos

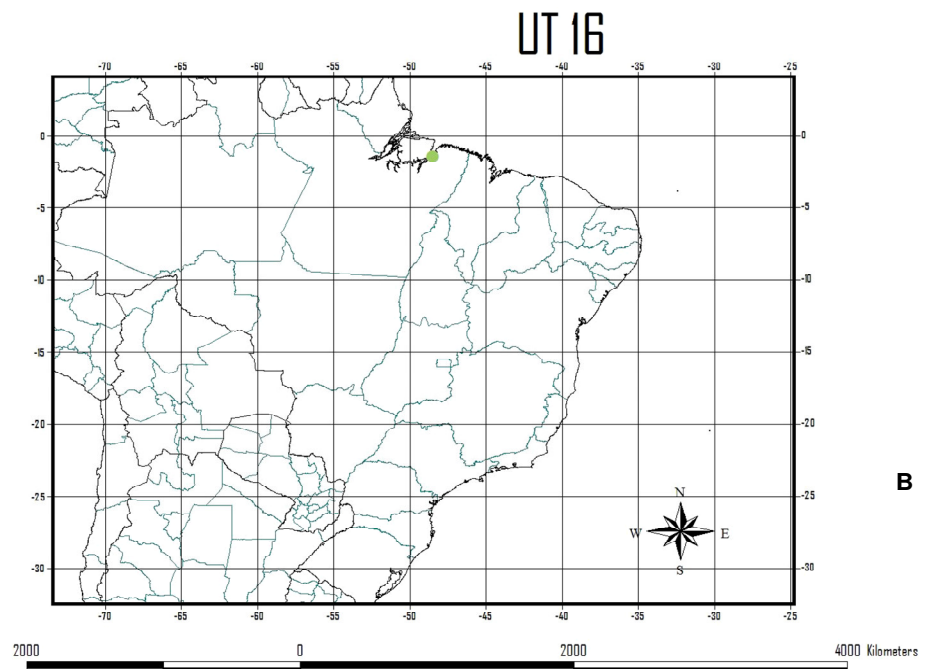
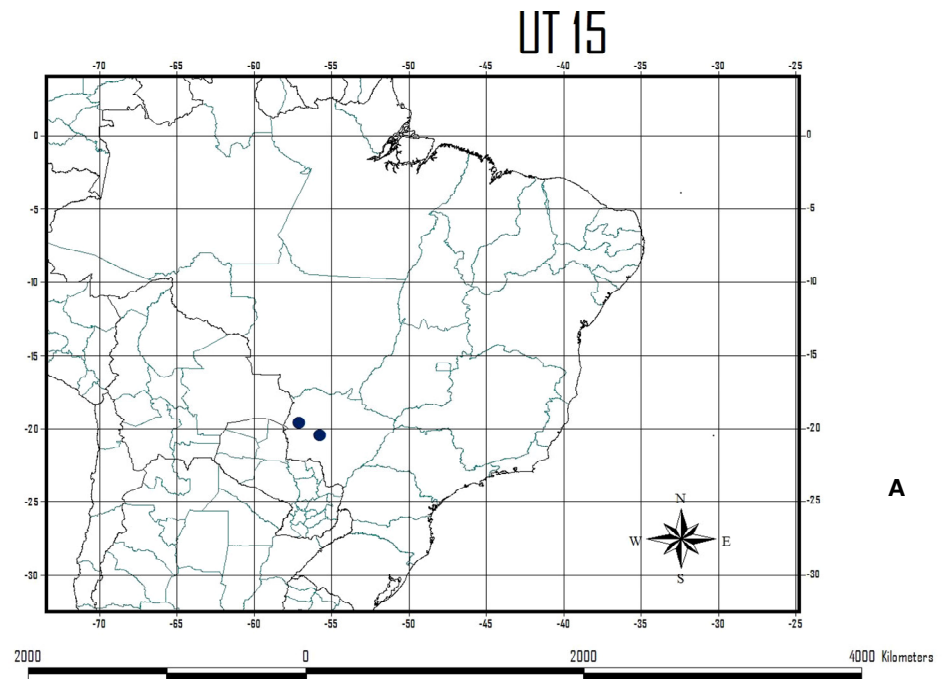
graníticos e quartzíticos da Serra do Cipó, em Minas Gerais (Fig. 20), porém, é provável que a distribuição desses morfotipos seja mais ampla na região Sudeste. A unidade 8 ocorre em campos úmidos no domínio do Cerrado, às margens do Rio Mogi-Guaçu, no distrito de Santa Eudoxia, próximo à São Carlos, no estado de São Paulo (Fig. 29A). A unidade 22 ocorre também no domínio do Cerrado, em solo argiloso-pedregoso, em regiões perturbadas por atividade de mineração em Niquelândia, no estado de Goiás (Fig. 29B).

As formas subtropicais correspondentes ainda ao grupo megatérmico são: a unidade 2, ocorrente em campos de solos argilosos semi-úmidos ou secos, desde o Rio Grande do Sul até São Paulo, com maior concentração na região Sul (Fig. 21A); a unidade 9 ocorre nos Campos de Cima da Serra, no Rio Grande do Sul, estendendo sua distribuição até o Paraná, sempre em altitudes que variam entre 800m a 1200m, em solos úmidos, ricos em matéria orgânica (Fig. 22A); as unidades 1 (Fig. 23A), 3 (Fig. 24A), 4 (Fig. 25A), 27 (Fig. 22B), 30 (Fig. 21B), 31 (Fig. 26A), 32 (Fig. 27B) e 34 (Fig. 26B), foram coletadas nos morros de Porto Alegre, faltando ainda informações sobre a extensão dessa distribuição. As unidades 1 e 27 ocorrem em afloramentos no alto do Morro Santana e Morro da Glória. As unidades 4 e 30 ocorrem em campos de solo argiloso na base do Morro Santana, em borda de capoeira. As unidades 3 e 34 ocorrem em afloramentos graníticos nessa área. As unidades 26 (Fig. 23B) e 29 (Fig. 25B), até o momento, são de ocorrência restrita ao litoral do Rio Grande do Sul.

A unidade 5, coletada no Morro Santana, em Porto Alegre (Fig. 27A), a unidade 6 coletada em São Gabriel (RS) (Fig. 24B) e as unidades 7 e 25 são de ocorrência restrita à região Sul, tendo estas duas últimas, maior distribuição nos campos úmidos e semi-úmidos de solo argiloso do sul do Rio Grande do Sul, tornando-se mais rara em direção ao Paraná (Fig. 28). Por isso podem ser enquadradas entre os grupos mesotérmicos de Burkart (1975).

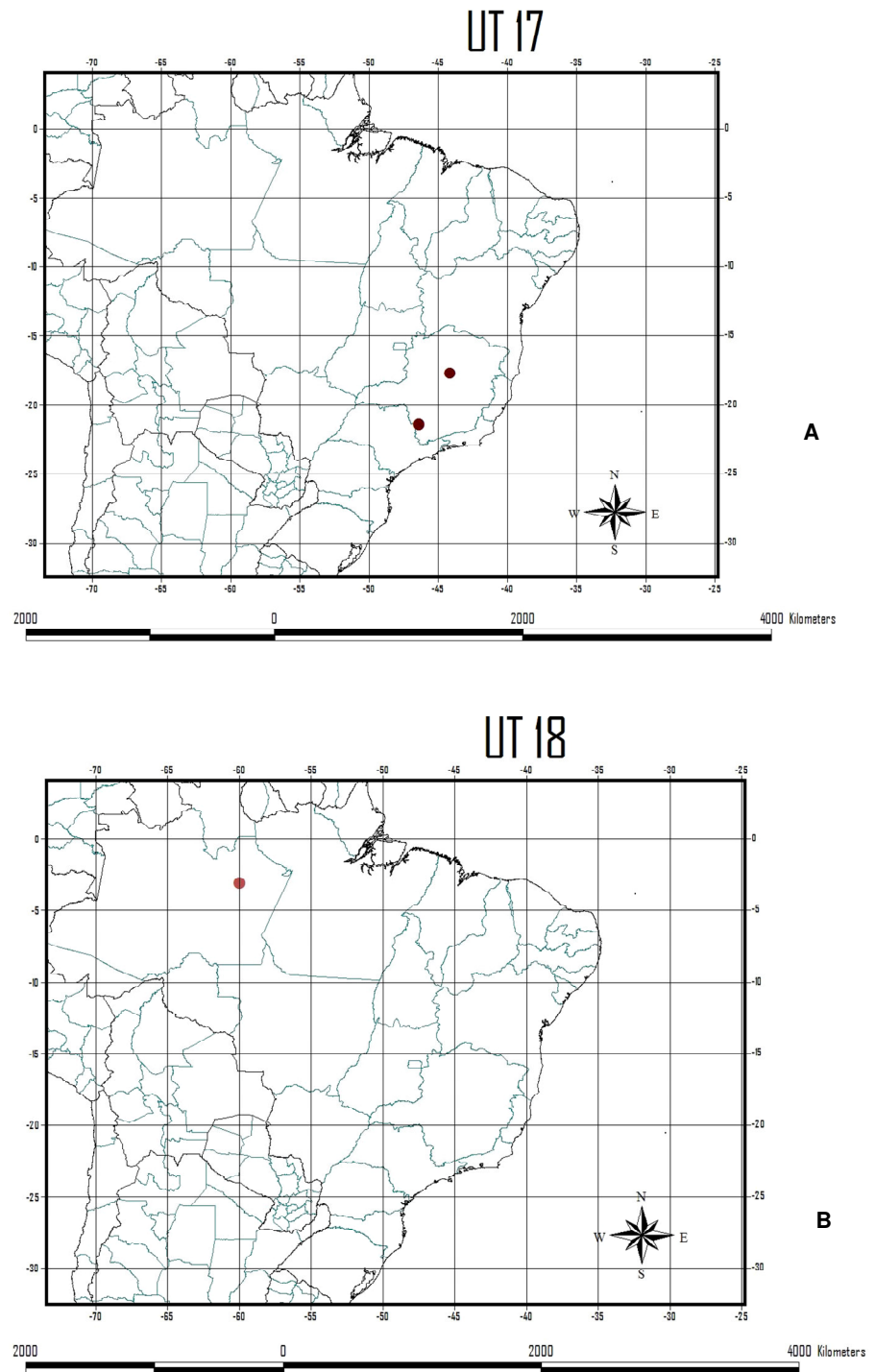


**Figura 13. Distribuição geográfica das unidades 20 e 23. A.UT 20 em Cerrado, Correntina (BA); B. UT 23 em campos arenosos de várzea na região Norte.**

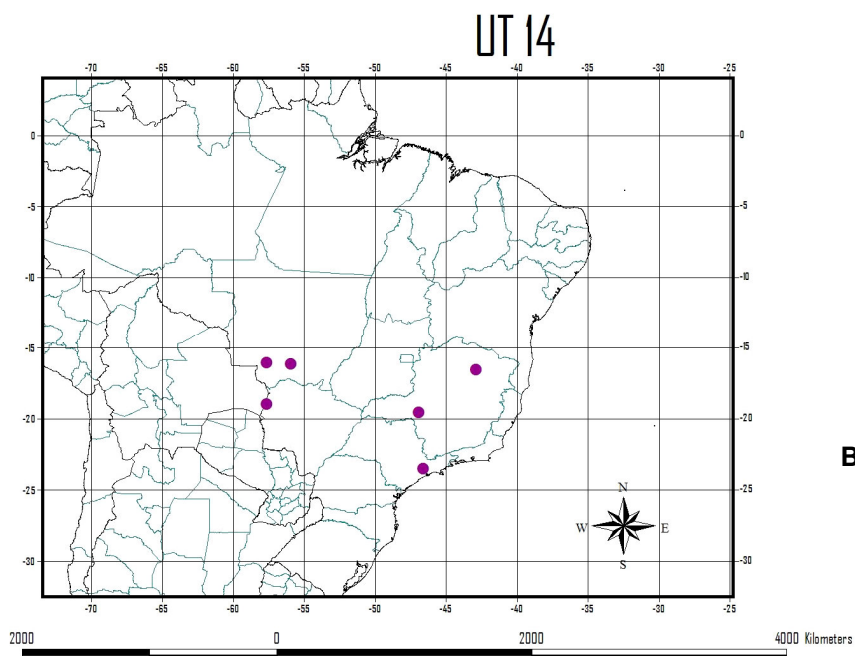
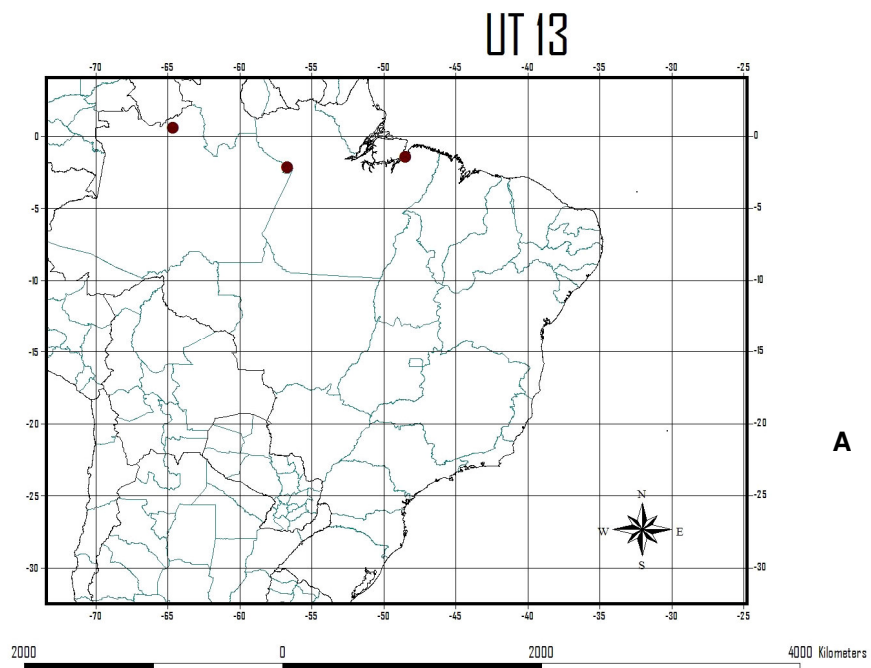


**Figura 14. Distribuição geográfica das unidades 15 e 16. A.** UT 15 em campos pedregosos secos do Pantanal Matogrossense, em borda de Cerrado; **B.** UT16 em campos secos e arenosos das savanas amazônicas (ponto mostra posição de exemplar cultivado no Instituto Agrônomo do Norte, Belém, PA).

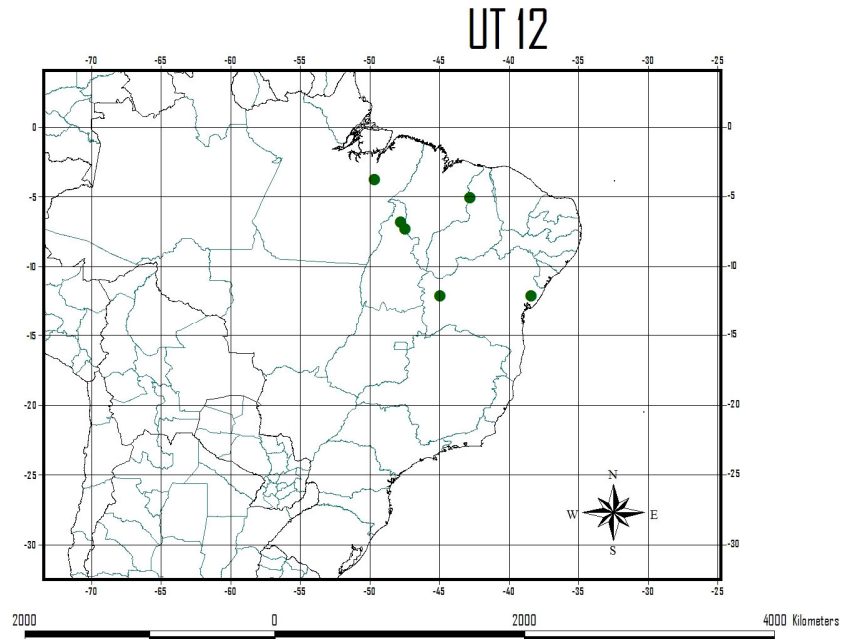
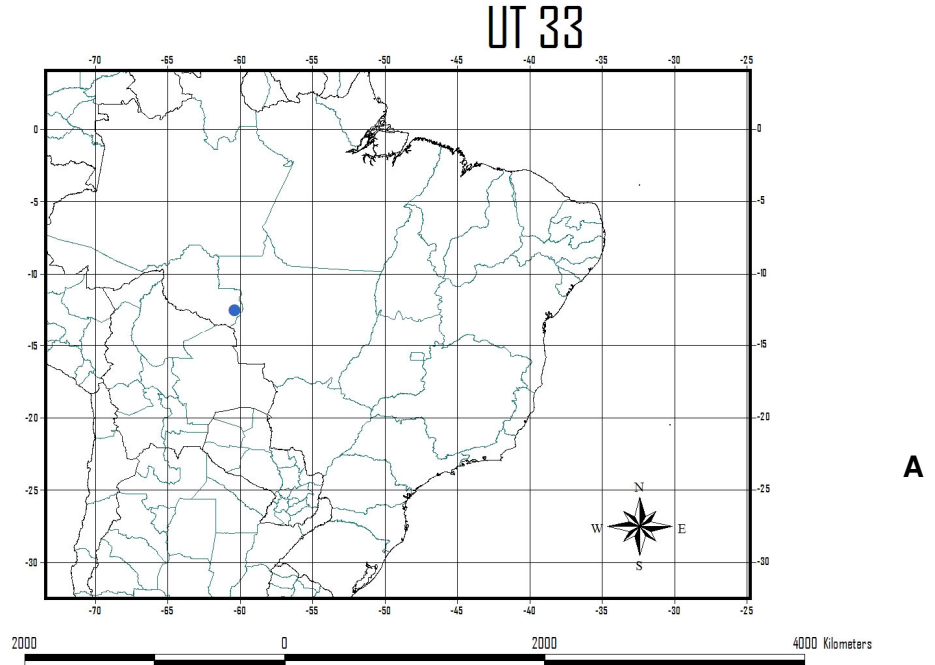




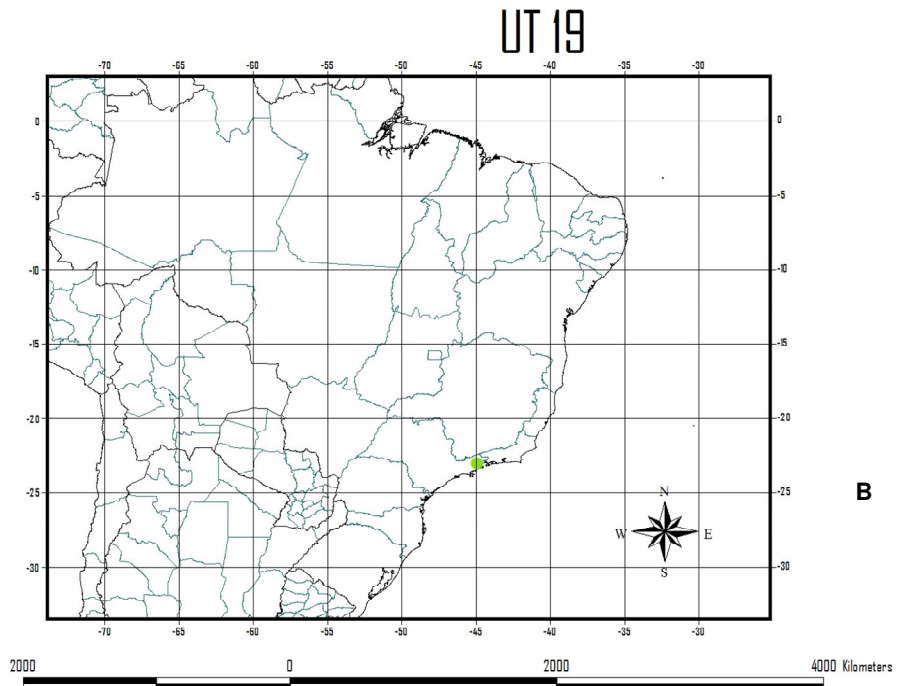
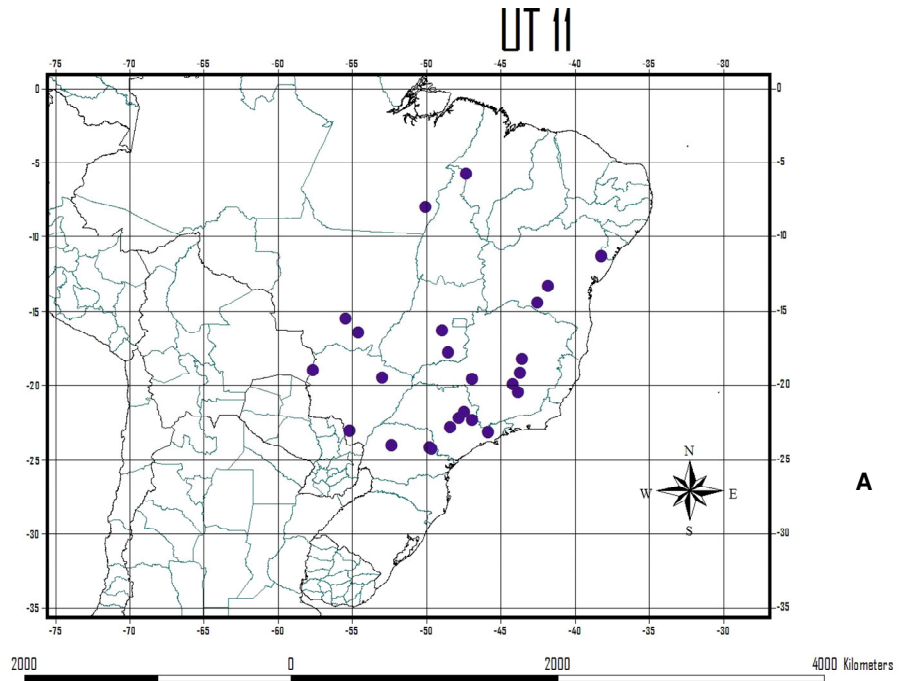
**Figura 15: Distribuição geográfica das unidades 17 e 18. A.** UT 17 em formações savânicas de Minas Gerais, mostra disjunção em relação as unidades 16 e 18; **B.** UT 18 em formações savânicas amazônicas



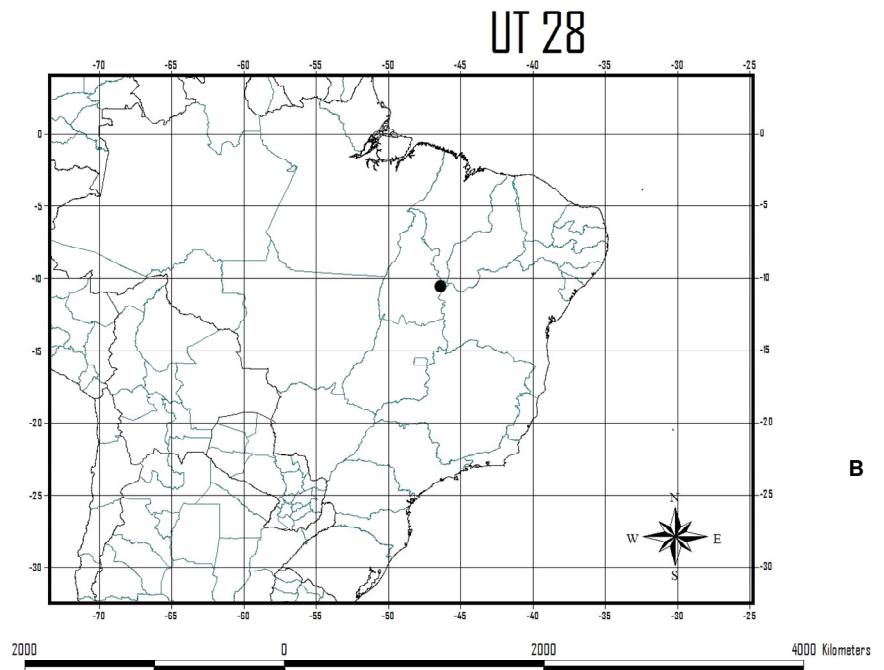
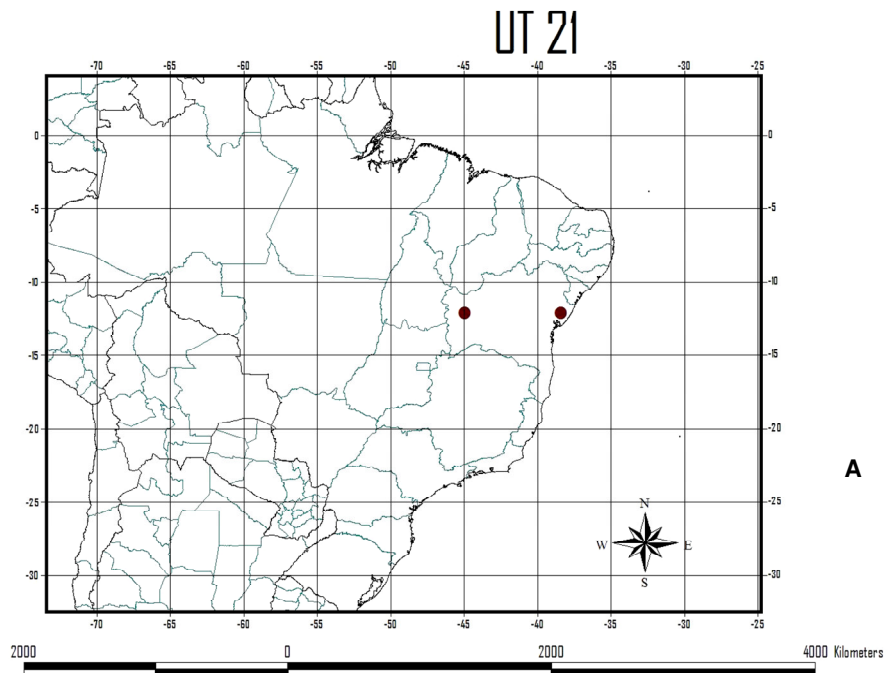
**Figura 16. Distribuição geográfica das unidades 13 e 14. A. UT13 em bancos de areia às margens de rios na região Norte. B. UT 14, idem, com maior concentração nas regiões Centro-Oeste e Sudeste.**



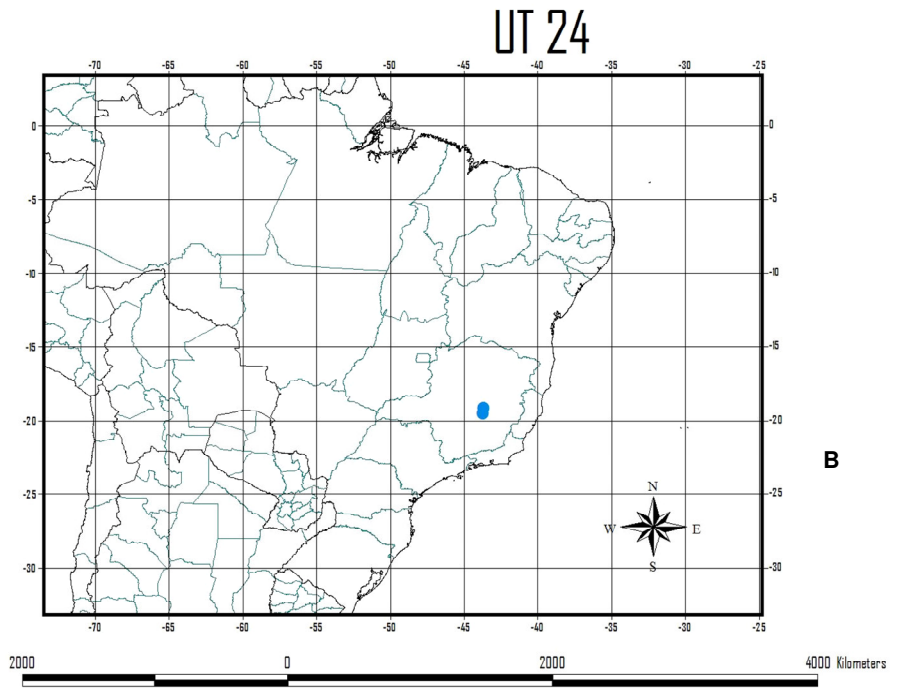
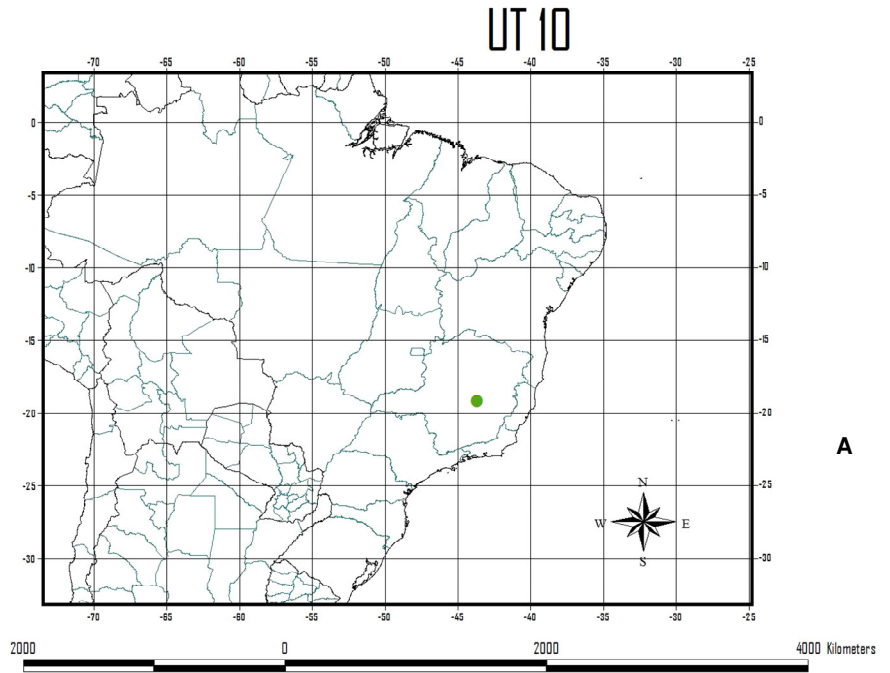
**Figura 17. Distribuição geográfica das unidades 33 e 12. A.** UT 33 em campos arenosos secos em Rondônia; **B.** UT 12 em campos arenosos secos do Cerrado, restingas e dunas das regiões Norte e Nordeste



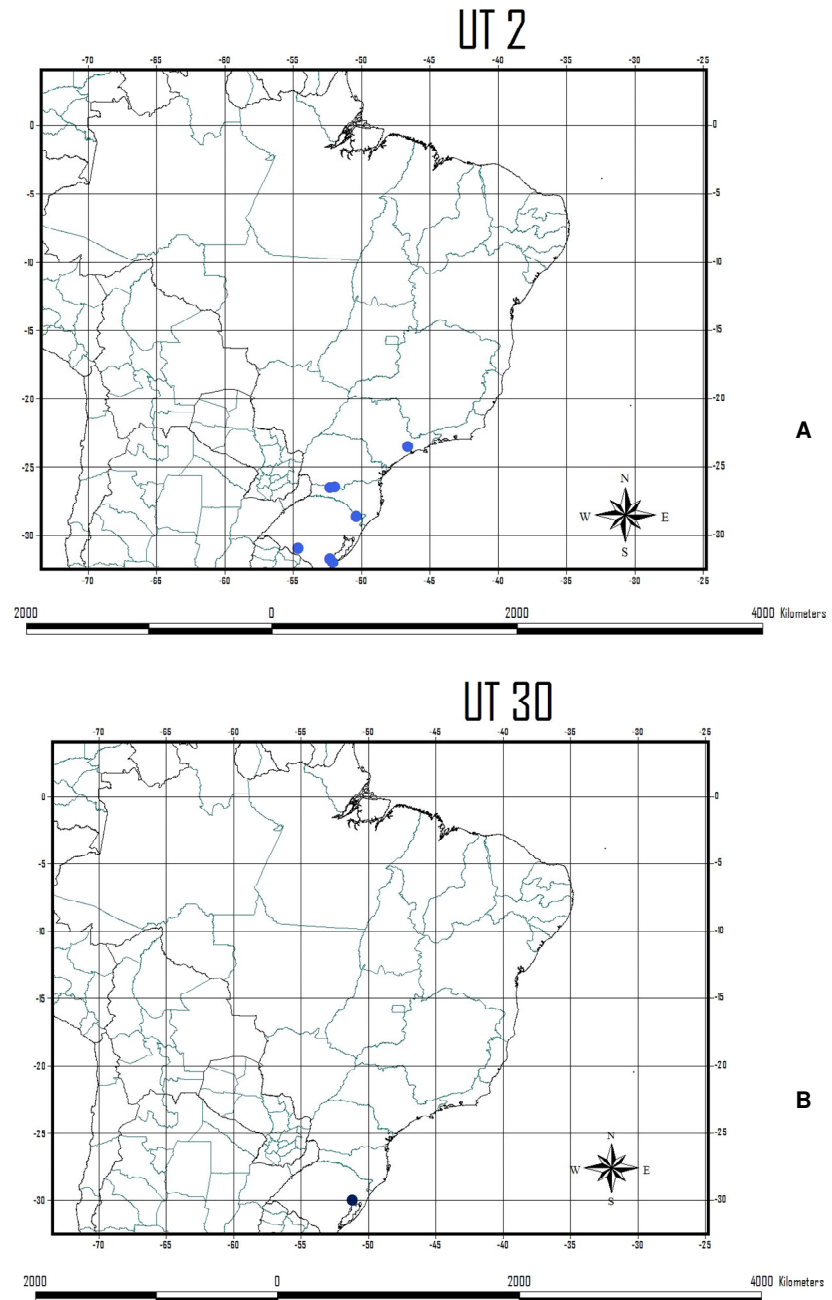
**Figura 18: Distribuição geográfica das unidades 11 e 19. A. UT 11 em Cerrado nas regiões Norte, Centro-Oeste, Sudeste e Sul, com concentração nas regiões Centro-Oeste, Nordeste e Sudeste; B. UT 19 em Cerrado nos campos de altitude em Cunha (SP).**



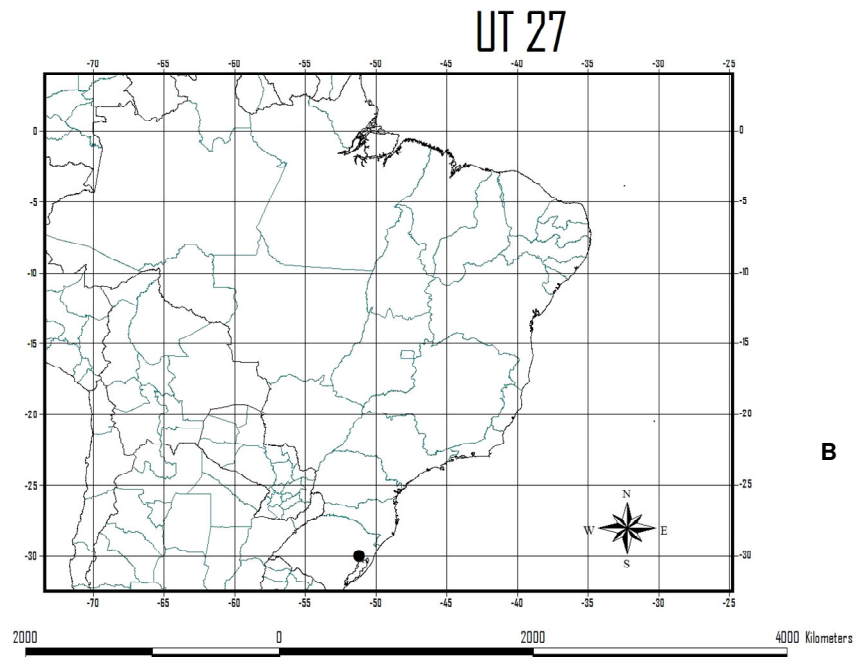
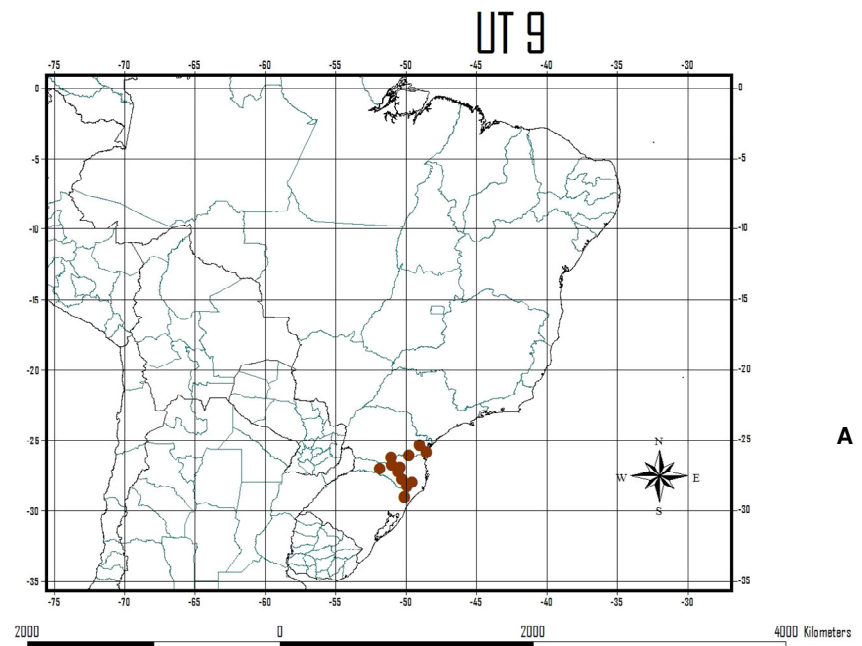
**Figura 19. Distribuição geográfica das unidades 21 e 28. A. UT 21 em Cerrado na Bahia; B. UT 28, idem, Jalapão (TO).**



**Figura 20. Distribuição geográfica das unidades 10 e 24. A. UT 10 em afloramentos graníticos ou quartzíticos nos campos rupestres da Serra do Cipó (MG); B. UT 24, idem.**

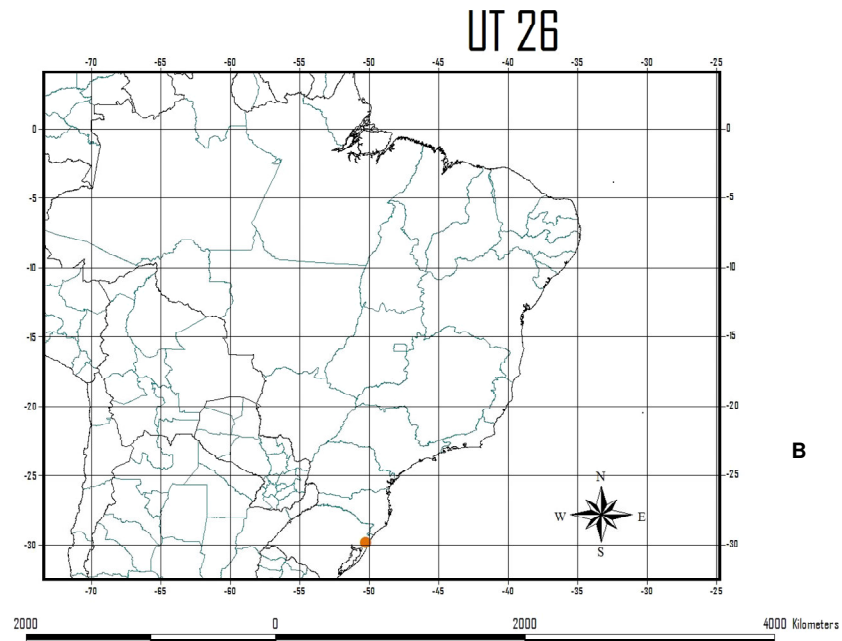
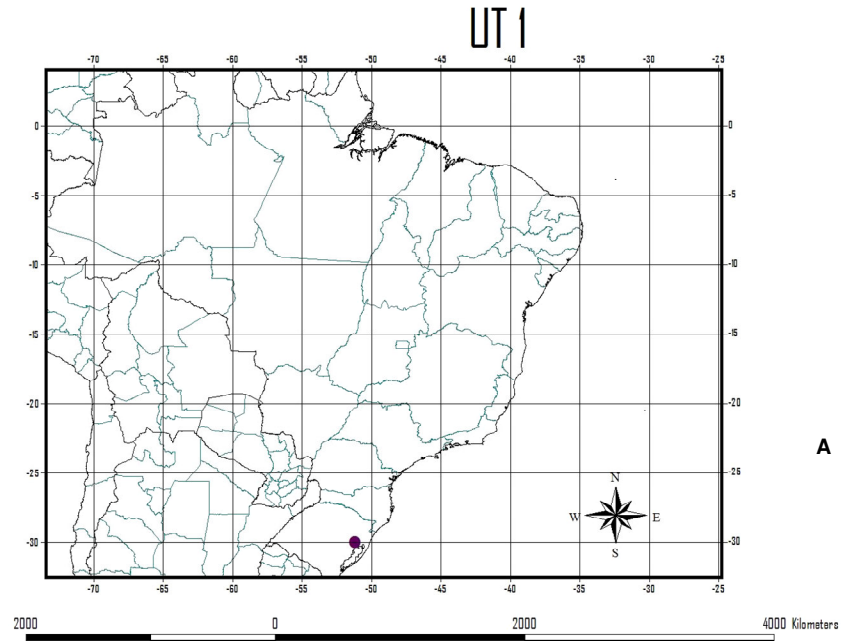


**Figura 21. Distribuição geográfica das unidades 2 e 30. A.** UT 2 em campos de solo argiloso semi-úmidos ou secos do Rio Grande do Sul até São Paulo, mostrando concentração na região Sul; **B.** UT 30 em campos semi-úmidos de solo argiloso, em borda de capoeira, na base do Morro Santana em Porto Alegre (RS)

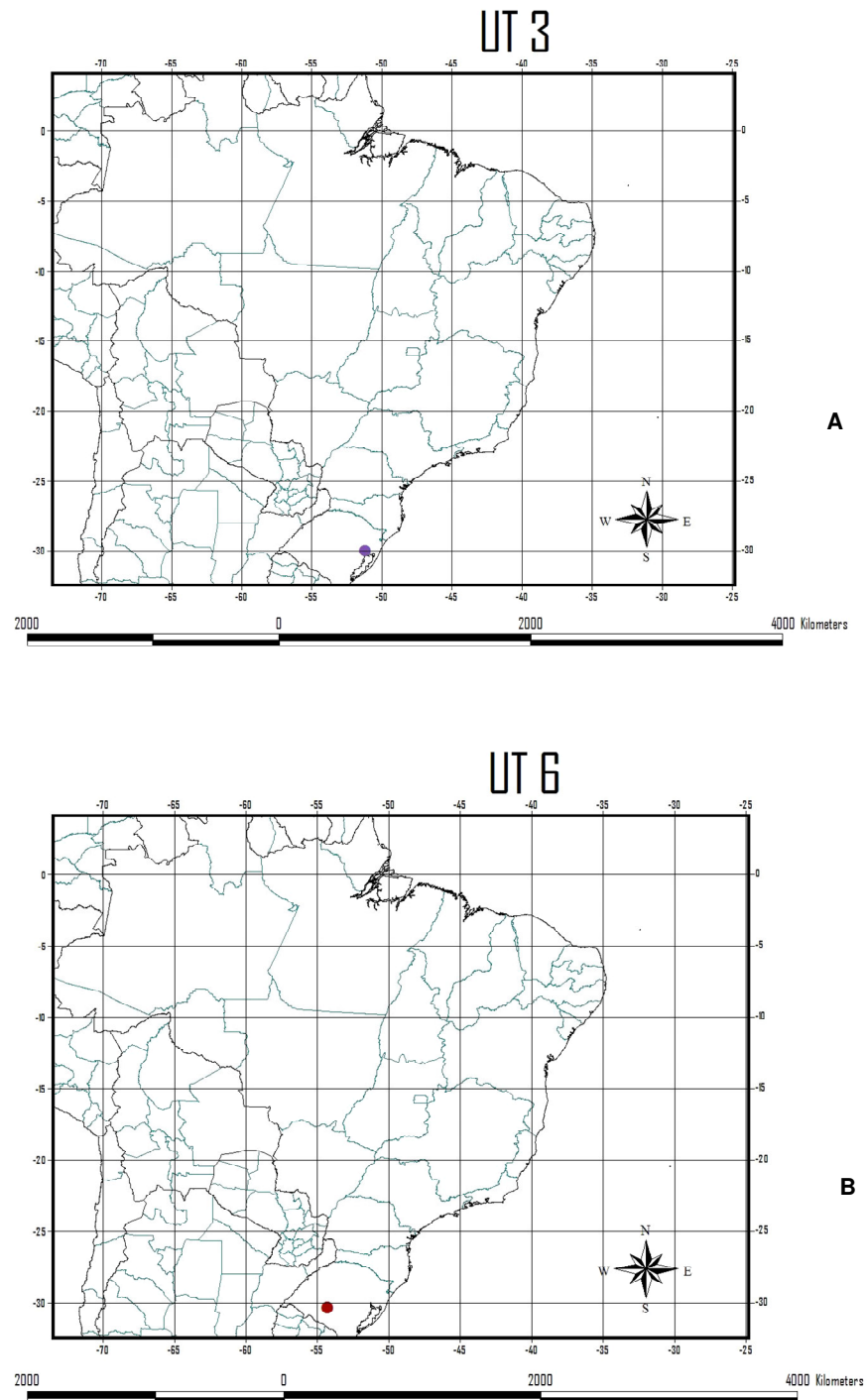


**Figura 22. Distribuição geográfica das unidades 9 e 27. A. UT 9 mostra concentração em campos úmidos de altitude na Serra Geral; B. UT 27 em campos semi-úmidos no Morro Santana, Porto Alegre.**

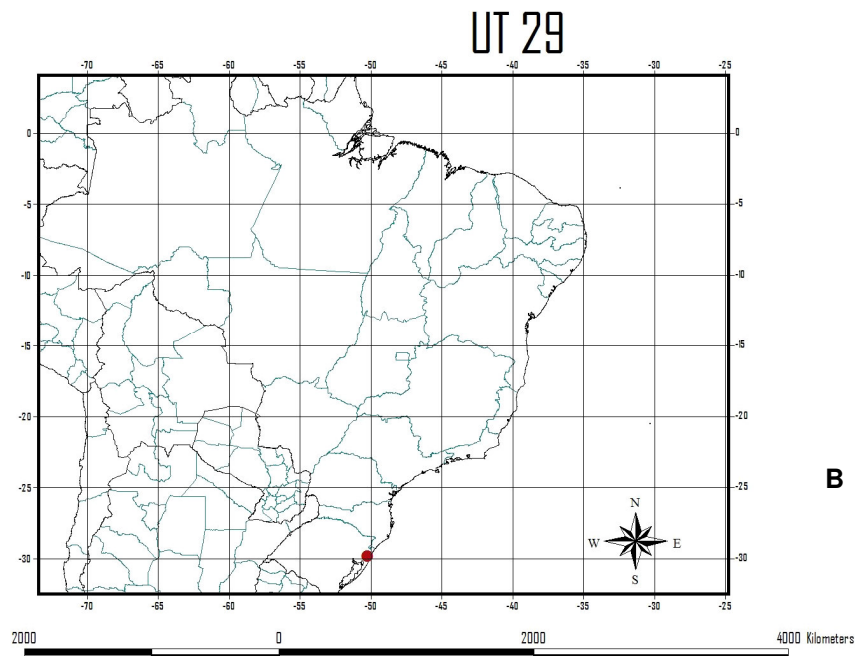
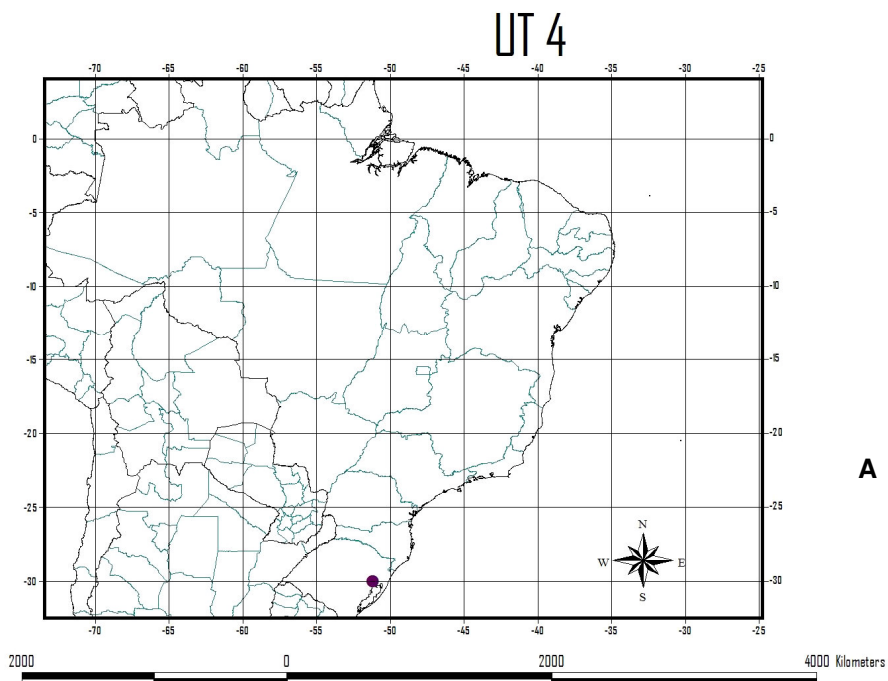




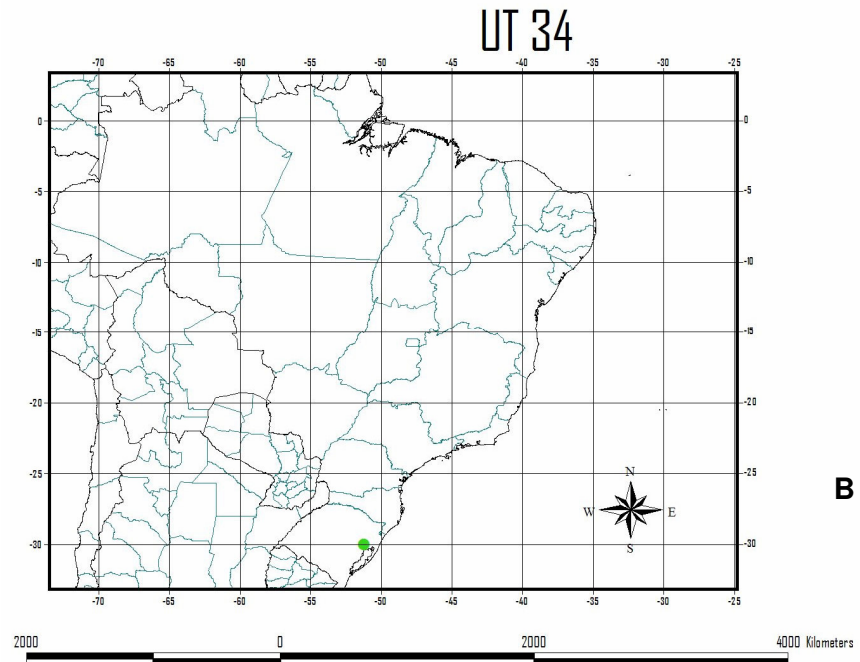
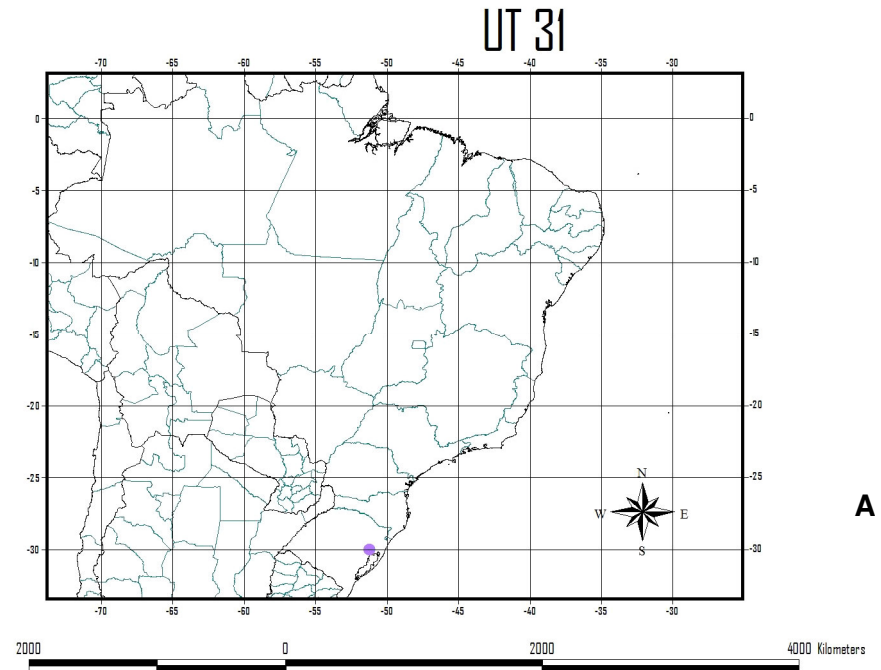
**Figura 23. Distribuição geográfica das unidades 1 e 26. A. UT 1 em afloramentos no alto do Morro Santana e Morro da Glória em Porto Alegre (RS); B. UT 26 em duna no litoral do Rio Grande do Sul.**



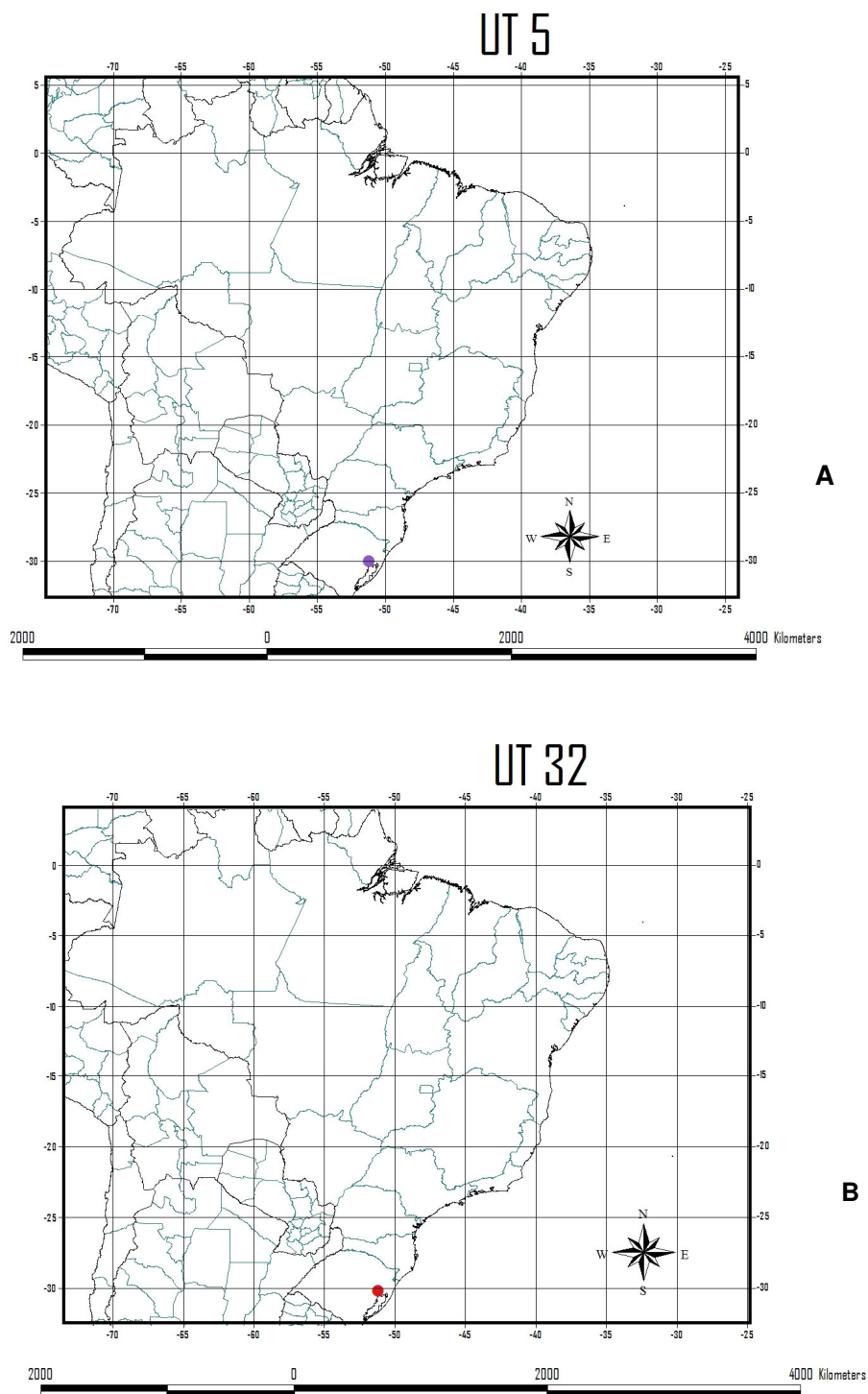
**Figura 24. Distribuição geográfica das unidades 3 e 6. A. UT 3 em afloramentos graníticos no Morro da Glória em Porto Alegre (RS); B. UT 6 em campos úmidos do sul do Rio Grande do Sul**



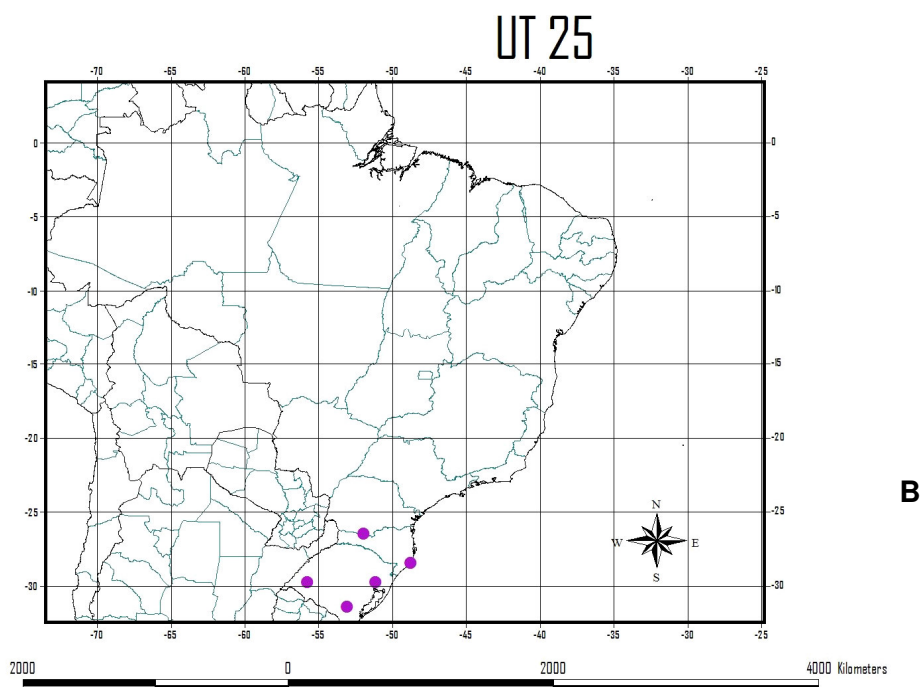
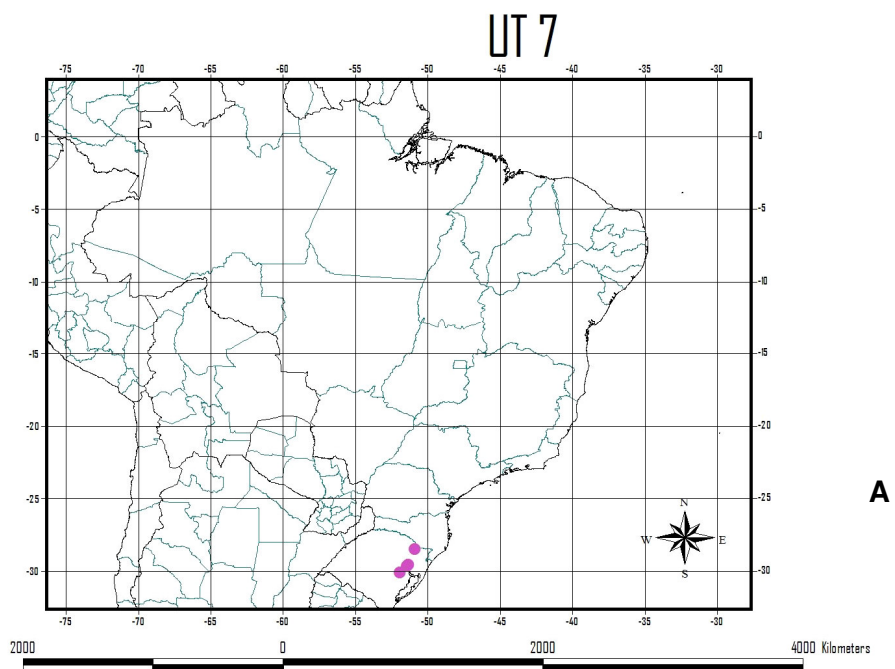
**Figura 25. Distribuição geográfica das unidades 4 e 29. A.** UT 4 em campo semi-úmido na base do Morro Santana em Porto Alegre, em borda de capoeira. **B.** UT 29 em duna no litoral do Rio Grande do Sul.



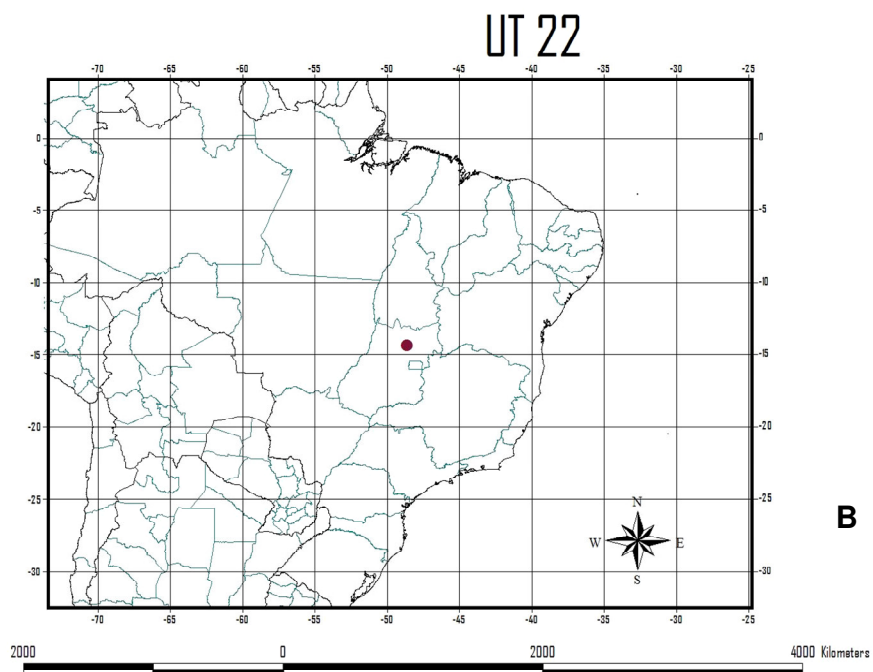
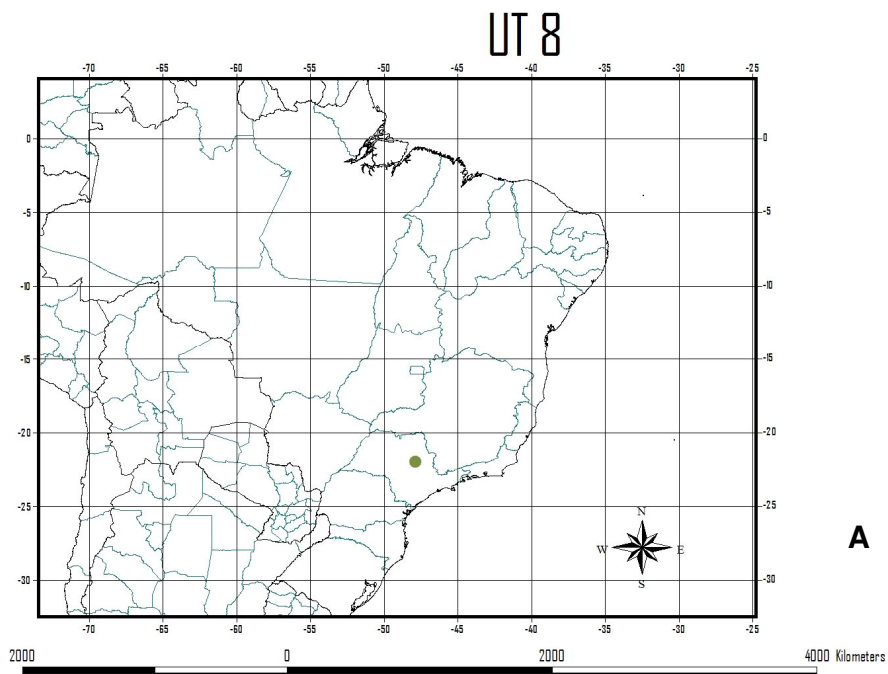
**Figura 26. Distribuição geográfica das unidades 31 e 34. A. UT 31 em afloramentos graníticos no alto do Morro Santana, em Porto Alegre (RS); B. UT 34, idem.**



**Figura 27. Distribuição geográfica das unidades 5 e 32. A. UT 5 em campo semi-úmido com solo argiloso, no alto do Morro Santana em Porto Alegre; B. UT 32, idem.**



**Figura 28. Distribuição geográfica das unidades 7 e 25. A. UT 7 em campos úmidos ou semi-úmidos do Rio Grande do Sul; B. UT 25 em campos úmidos ou semi-úmidos do Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná. Ambas mostram superposição de áreas de ocorrência.**



**Figura 29. Distribuição geográfica das unidades 8 e 22. A.** UT 8 em solo úmido à beira do rio Mogi-Guaçu, próximo à São Carlos (SP); **B.** UT 22 em solo argiloso-pedregoso, em Niquelândia (GO).

#### 4. Discussão final e conclusões

No atual estudo, as características observadas na anatomia foliar e no padrão de organização celular da epiderme da pálea, deram suporte aos resultados obtidos na análise fenética dos subgrupos formados pelas unidades 11, 19, 21, 28; 13, 14; 16, 17, 18 e 5, 7, 25 e 32, indicando, portanto, que cada um deles constitui uma espécie, pois todos compartilham de um grande número de estados de caráter. Para outras unidades pertencentes à esses subgrupos, em que houve discordância em um ou outro caráter, faz-se necessária uma análise citogenética e ecológica a fim de se verificar o grau de relacionamento com tais formas. Os caracteres, espessamento das células da bainha parenquimática, extensão da bainha mestomática, orientação da maturação das fibras do cordão esclerenquimático e ausência da epiderme adaxial mostraram-se de especial valor taxonômico e potencial valor filogenético para a série ora em estudo, uma vez que podem ser menos afetados pelo ambiente. Quanto ao tipo de mecanismo fotossintético das formas estudadas, ainda são necessários estudos em microscopia de transmissão das células da bainha do feixe para uma posição definitiva. Quanto à varredura da epiderme da pálea foi constatada a ocorrência de células longas sempre com cinco lobos braciiformes de cada lado, em todas as unidades cuja análise foi possível, o que pode indicar uma provável relação de unidade entre tais formas.

O morfotipo 9, apesar de ter sido agrupado junto com as unidades 11, 19, 21 e 28, por possuir hábito cespitoso difuso com rizomas leptomórficos, inovações extravaginais que crescem à distância e folhagem glauca, diferencia-se pela inflorescência pseudoverticilada, não corimbiforme, com espiguetas oblongo-elípticas, agudas, com antécio superior estipitado, medindo  $3/4$  do comprimento do lema. Na anatomia foliar, apresenta como características



diferenciais a bainha mestomática circundando apenas os feixes, com formação posterior do cordão de fibras, cuja maturação é centrípeta. Esta forma é endêmica dos campos de altitude da Serra Geral, periodicamente alagados, com solos ricos em matéria orgânica e geralmente acompanhados de turfeiras de *Sphagnum*. Por comparação com o isótipo observado no herbário BAA (*col. Rambo 36460*), essa unidade trata-se de *Axonopus ramboi* G.A. Black.

O grupo B formado pelas unidades 1, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 22, 26 e 33 é bastante heterogêneo em relação aos caracteres polimórficos. Os morfotipos 13 e 14, são claramente parte de uma única espécie. Possuem hábito cespitoso difuso, com rizomas leptomórficos, com inovações extravaginais e folhagem verde-clara. As inflorescências são fasciculadas, com espiguetas oblongo-lanceoladas, sem tricomas na base, de antécios estipitados, medindo 3/5 do comprimento do lema. Em relação à anatomia foliar apresentam abundante parênquima incolor, o que só ocorre na unidade 9, indicando ser este um caráter ecológico, relacionado com ambientes úmidos. As células desse parênquima podem armazenar, uma vez que, pelo menos durante as cheias dos rios, toda a planta o parte dela fica submersa (Esaú 1985, Fahn 1990). Ocorrem em bancos de areia à margem de rios no Sudeste, Centro-Oeste e Norte do Brasil. Por comparação com o holótipo, observado no herbário BAA (*col. L.R. Parodi 4266*), correspondente à unidade 14 e o isótipo visto por imagem disponível no banco de imagens do herbário US (*col. Humboldt & Bonpland s.n.*), correspondente à unidade 13, tratam-se respectivamente de *A. paranaensis* Parodi e *A. leptostachyus* (Flügge) Hitchc. Concordamos com Zuloaga *et al.* (2003) que consideram *A. paranaensis* sinônimo de *A. leptostachyus*.

Os morfotipos 12, 16, 17, 18 e 33, já mostram uma distância relativa significativa entre si e as demais unidades. Os morfotipos 16, 17 e 18 possuem sempre organização flabeliforme da folhagem, com lâminas não articuladas na

bainha e espiguetas que podem atingir 1,3mm, o menor comprimento dentre as unidades da série. Os tricomas na base da espiguetas sempre ultrapassam o comprimento das mesmas nas populações que os apresentam. A unidade 33 possui folhas equitantes e só se diferencia por não apresentar o aspecto flabeliforme do hábito. A julgar pelo comportamento no dendograma fenético, a concordância nos caracteres da anatomia foliar e na varredura da epiderme da pálea tratam-se, de acordo com o holótipo visto por imagem, depositado no US (col. Hitchcock 17275) de *A. flabelliformis* Swallen. Com relação à unidade 33, Black (1963) não considerou o hábito flabeliforme como obrigatório na espécie. As unidades 16, 18 e 33 ocorrem em solos arenosos bem drenados, nas formações savânicas da Amazônia e a unidade 17 constitui uma disjunção no Cerrado de Minas Gerais.

A unidade 12 guarda afinidades morfológicas e ecológicas com *A. flabelliformis*, distinguindo-se pelas folhas mais estreitas, não flabeliformes e pelo clorênquima ocupando quase todo o mesófilo. Ocorre sempre em campos arenosos secos das formações savânicas, restingas e dunas do Norte e Nordeste do país. Pela comparação com o isótipo, visto por imagem, depositado no US (col. Salzmann s.n.) trata-se de *A. polydactylus* (Steud.) Dedecca.

A unidade 26 possui folhagem equitante, flabeliforme e um sistema subterrâneo vertical, alongado e lignificado, gerador de raízes e de estolhos. É, portanto, uma nova espécie, até o momento, de distribuição restrita às dunas do litoral gaúcho, a qual denominou-se *A. arenarium* C.A. Garcia.

A unidade 15 compartilha da mesma anatomia das unidades 2, 8, 10, 24, 29, 30 e 31, porém o padrão da epiderme da pálea é o mesmo ocorrente em *A. ramboi*. Os exemplares analisados são de herbário e foram identificados como *A. paraguayensis* G.A. Black. São algo semelhante ao material tipo, porém não se enquadram perfeitamente na descrição da espécie, a não ser pelo indumento da

ráquis e espiguetas, caracteres estes que só têm significado taxonômico se sua ocorrência não for constatada como resposta ecológica. Além disso, o hábito em vivo não foi visto. Para o presente, foi considerada como *A. aff. paraguayensis*. Ocorre em campos arenosos secos em borda de cerradão no Pantanal Matogrossense.

A unidade 1 possui hábito esguio e ráquis conspicuamente escabra. Esta diferencia-se da unidade 15 tanto pelas características do mesófilo quanto pelo padrão da epiderme da pálea e na ocorrência de inflorescências axilares. A anatomia indicou afinidades com as unidades 5, 7 e 25. Ocorre nos morros de Porto Alegre (RS) e pode ser uma nova espécie.

As unidades 2, 4, 8, 27, 29 e 30 estão representadas por plantas de médio porte, cepitosas congestas. Os morfotipos 2, 29 e 30 compartilham as mesmas características na anatomia foliar, sendo que 2 e 29 compartilham também as características da epiderme da pálea. A unidade 8 foi coletada em campo ao lado de um brejo, à margem do rio Mogi-Guaçu, no distrito de Santa Eudoxia, no município de São Carlos, estado de São Paulo. As unidades 4, 27 e 30 são provenientes dos campos da Depressão Central, no Rio Grande do Sul. O morfotipo 2 está amplamente distribuído desde o extremo sul do Rio Grande do Sul até o Estado de São Paulo. A unidade 29 é, até o momento, de ocorrência restrita às dunas do litoral gaúcho. Possui porte médio, lâminas foliares não quilhadas, involutas, lígula de inserção côncava e ráquis conspicuamente escabra. É, portanto, uma nova espécie que recebe o nome de *A. concavus* C.A. Garcia. A princípio, 2 e 30 parecem pertencer a uma mesma espécie, porém o hábito equitante em 30 e pseudoequitante em 2, a inflorescência pluriracemosa e divergente em 2 e pauciracemosa, e ascendente em 30, negam tal evidência. A unidade 2 corresponde ao holótipo de *A. iridaceus* (Mez) T. Rojas, visto por imagem (B, col. E. Hassler 11413). Parodi (1938), no entanto, efetuou a

sinonimização em *A. suffultus* (Mikan) Parodi, sem ter analisado o material tipo da espécie e Black (1963) analisou o tipo de *A. suffultus*, porém este, apenas um fragmento da ráquis com espiguetas, baseado no comprimento da espiguetas e do pedicelo, discordou da opinião de Parodi. Há ainda a descrição original de Trinius (1821) e uma ilustração publicada posteriormente (Trinius, 1828) que aponta um hábito diferente dos exemplares de herbário atualmente sob esse nome. A unidade 30 corresponde à descrição de *A. paraguayensis* G.A. Black.

A unidade 8 possui espiguetas medindo 1,8mm de comprimento e o material de herbário examinado não é muito informativo. Não foi possível obter material vivo da unidade 8 para testes citológicos. A planta não foi encontrada no local indicado no rótulo de coleta. Apesar da concordância dos caracteres da anatomia foliar e morfologia das células da epiderme da pálea com *A. iridaceus*, não há congruência em outros caracteres morfológicos. Esta forma foi, portanto, excluída da análise final.

A unidade 27, apesar da similaridade morfológica com o complexo em questão, apresenta um hábito bastante distinto das unidades anteriores, com folhas largas e longas, rígidas, glaucas, com uma tonalidade branco-vinácea na base das bainhas. Não há distinção nítida entre a bainha e a lâmina e as inflorescências possuem um eixo curto e são pseudoverticiladas, de ramos curtos, pouco divergentes, semi-incluídas na folhagem. Foi registrada sua ocorrência no Morro Santana, em Porto Alegre, contudo suas características não correspondem a qualquer descrição feita em literatura. Portanto é reconhecida, como uma nova espécie, recebendo o nome de *A. cartilaginifolius* C.A. Garcia, em função de suas folhas rígidas, mas flexíveis.

A unidade 4, que apresentou maior distância relativa do grupo, compartilha as mesmas características da epiderme da pálea que 2 e 29, porém a anatomia foliar mostrou um padrão mais semelhante ao encontrado nas unidades

1, 3, 5, 6, 7, 25, 28 e 32. A inflorescência é divergente, com poucos ramos. Compartilha com as unidades 1, 15 e 29, a ráquis conspicuamente escabra e apresentando também escavações na ráquis, onde se alojam as espiguetas, como ocorre nas unidades 3 e 34. Há indícios de hibridação nesta entidade. Deverá ser submetida à análise citogenética para confirmação do status.

A unidade 22 possui colmos subcilíndricos, folhas verde-escuro, hirsutas, com lâminas de ápice agudo, espiguetas com gluma menor que o lema inferior, expondo o ápice do antécio e mesofilo constituído de feixes de várias ordens, só apresentando cordões esclerenquimáticos nos feixes de primeira ordem. Esta é uma espécie nova, proveniente dos campos pedregosos de Niquelândia, no estado de Goiás. Recebe o nome de *A. hirsutus* C.A. Garcia.

As unidades 11, 19, 21 e 28 formam um grupo muito coeso e independente dos demais. Seus caracteres mais marcantes estão na forma de crescimento das inovações extravaginais, na filotaxia pseudoequitante, nas folhas ásperas e na inflorescência pseudoverticilada, corimbiforme, com ramos longos. A anatomia foliar apresenta cordões esclerenquimáticos presentes também em feixes de terceira ordem e células incolores com vacúolos grandes e paredes espessadas. O padrão encontrado na epiderme da pálea é o que menos sofre variações de todas as unidades analisadas. Estão amplamente distribuídas em campos pedregosos de todas as formações savânicas do Nordeste, Sudeste, Centro-Oeste até o Paraná, o que, provavelmente, explica a variação morfológica nos caracteres selecionados para a análise numérica. Portanto, trata-se de uma só espécie que encontra equivalência com o material-tipo de *A. pressus* (Nees) Parodi, visto por imagem enviada pelo herbário de Berlim (holótipo, *col. Sellow 5638*) com uma variedade portadora de uma lígula externa e inovações extravaginais falciformes (unidades 21 e 28).

O grupo formado pelas unidades 3, 5, 6, 7, 10, 24, 25, 31, 32 e 34 é também muito heterogêneo na morfologia. De todo esse complexo, chamam a atenção a presença de rizomas leptomórficos lignificados e delgados, as inovações extravaginais de crescimento horizontal mais longo, a folhagem basal não atingindo metade da altura da planta, folhas subrígidas e inflorescência fasciculada, pauciracemosa, encontrados nas unidades 5, 6, 7, 10, 24 e 28. As unidades 10 e 24, além dessas características, possuem folhas equitantes e arqueadas. Foram coletadas em afloramentos quartizíticos nos campos rupestres da Serra do Cipó, em Minas Gerais (10 e 24). A unidade 34 foi coletada em afloramentos graníticos no Morro Santana e no Morro da Glória. Possui folhas patentes, de crescimento irregular. É muito semelhante à unidade 3. A unidade 24 possui maior porte e não foram observadas inovações extravaginais. É provável que a influência de microhabitats e o período de coleta tenham sido fatores diferenciais. Todas correspondem à descrição de *A. suffultus* (Mikan ex Trinius) Parodi. Comparando-se as descrições originais e o tipo recebido por imagem do herbário de Berlim (holótipo, col. *Glazion 17933*) correspondentes à *A. arcuatus* (Mez) G.A. Black com a descrição original de *A. suffultus* e, ainda, com a ilustração de Trinius (1828) desta última, pode-se dizer que *A. arcuatus* é sinônimo de *A. suffultus*.

As unidades 5, 7, 25 e 32 diferenciam-se de *A. suffultus* pelas folhas ascendentes, planas, com ápice obtuso e pelos rizomas cutinizados, com entrenós mais curtos. A anatomia foliar mostrou ainda, mais similaridade com *A. pressus*. Ocorrem principalmente nos campos úmidos ou semi-úmidos da Depressão Central, no Rio Grande do Sul. Pelo exame do material tipo, estas unidades correspondem a *A. argentinus* Parodi (holótipo! L. R. Parodi 4649, BAA).

As unidades 3 e 31 são provenientes do Morro Santana, Morro da Glória e Morro da Polícia, em Porto Alegre e a unidade 6 é proveniente de São Gabriel

(RS). As características divergem em alguns pontos de *A. argentinus* como, por exemplo, as lâminas subagudas, com base reta, mais estreita que o ápice da bainha e lígula de inserção retilínea na unidade 31; plantas de porte baixo e lâminas rígidas, com inflorescências pseudoverticiladas nas unidades 3 e 34; folhagem basal atingindo mais da metade da altura da planta, como na unidade 6. As unidades 3 e 6 partilham as mesmas características da anatomia foliar encontradas em *A. argentinus*. Entretanto, a varredura da epiderme separa esses morfotipos em dois grupos diferentes do que participa essa espécie. Ao que tudo indica, a unidade 6 é um híbrido, talvez, com participação do genoma de *A. iridaceus* e *A. argentinus*. Uma análise citogenética pode ajudar a esclarecer se essa evidência é ou não um fato.

A unidade 20 possui pequeno porte, hábito esguio e inovações extravaginais estoloniformes cobertas de escamas. Sua distribuição é, por enquanto, restrita ao Cerrado de Correntina (BA). Pelas características singulares também observadas no padrão da epiderme da pálea e pelo ápice comoso da lâmina e do antécio superior é reconhecida como espécie nova sendo denominada *A. comosus* C.A. Garcia.

A unidade 23 possui colmos cilíndricos, com folhas pseudoequitantes, hirsutas na face adaxial, de nervuras conspícuas, ápice acuminado e espiguetas hirsutas. O padrão da epiderme da pálea é constituído de células longas com lobos curtos como em *A. flabelliformis* e *A. pressus*. Ocorre em margem de rios da Amazônia. Por comparação com o holótipo, proveniente do IAN (*col. F. C. Hoebne 5310*) corresponde a *A. hoebnei* G.A. Black.

Um caráter ou conjunto de caracteres só podem ser diagnósticos quando é mantido seu estado característico em toda a área de distribuição da espécie. É o caso, por exemplo, das inovações extravaginais equitantes e das asperezas nas folhas de *A. pressus*; dos rizomas leptomórficos delgados e cutinizados e dos

ápices obtusos das lâminas foliares de *A. argentinus*; das inflorescências púrpuras, pseudoverticiladas, com ramos da base maiores que os do ápice em *A. ramboi*; da folhagem de organização flabeliforme e das lâminas não articuladas de *A. flabelliformis* e das lâminas arqueadas de *A. suffultus*.

Quanto ao caráter posição dos ramos da inflorescência (ascendente ou divergente), conclui-se que é secundário em relação à organização fasciculada ou pseudoverticilada e à presença ou ausência de inovações extravaginais secundária em relação ao tipo.

Com relação ao comprimento dos escapos verificou-se ser de pouca importância taxonômica pelo fato de que seu comportamento depende das condições de exposição ao vento. Em campos onde o crescimento da vegetação é profícuo, os escapos florais são mais longos. A mesma espécie pode apresentar inflorescência curtamente exserta em campos em que o crescimento da vegetação não seja tão vigoroso.

Rizomas podem desenvolver-se em períodos de ativo crescimento vegetativo e cessar seu crescimento quando as condições ambientais sejam desfavoráveis. Quando isto acontece em espécies para as quais são características de referência, como *A. argentinus* e *A. pressus*, os caracteres da parte aérea da planta ainda são recomendáveis.

Black (1963) reconheceu dois padrões distintos de distribuição das espécies da série para América do Sul, um ao norte, caracterizado por plantas com colmos de internós curtos e ráquis geralmente glabra e outro ao sul, com folhas concentradas em um ou dois nós basais, sendo os internós subseqüentes mais longos que os do padrão norte e ráquis pilosa, que encontra sua maior expressão nos campos da Argentina, Uruguai e sul do Brasil. Com relação a esses padrões de hábito, os caracteres morfológicos aferidos demonstraram que não há nítida correlação. Entretanto, verificou-se que as espécies de ocorrência restrita



ao norte do Trópico de Capricórnio possuem mais afinidades morfológicas e ecológicas, de um modo geral, entre si, o mesmo ocorrendo com as espécies restritas ao subtropical. Isto pode ser um indício de que a série possua dois centros de especiação. *A. pressus* é a espécie de mais ampla distribuição e cujos caracteres da anatomia foliar e o padrão celular da epiderme da pálea mostraram afinidades tanto com as espécies tropicais quanto com as subtropicais.

A tabela 4 mostra a correlação entre UTs, caracteres e espécies já delimitadas.

Tabela 4: Correlação entre UTs, caracteres morfo-anatômicos e espécies de *A. serie Suffulti*

Espécies	UT	Hábito	Forma das inovações extravaginais	Filotaxia	Orientação do crescimento da folha	Forma do ápice da lâmina	Forma da inflorescência
<i>A. argentinus</i>	5, 7, 25 e 32	Cespitoso difuso	Não equitantes/falciformes/não estoloniformes	Pseudoequitante	Ascendente	Obtuso	Fasciculada
<i>A. arenarium</i>	26	Cespitoso difuso	Não equitantes/não falciformes/não estoloniformes	Equitante/flabeliforme	Ascendente	Subagudo	Pseudoverticilada
<i>A. cartilagifolius</i>	27	Cespitoso congesto	Não observadas	Pseudoequitante	Ascendente	Subagudo	Pseudoverticilada
<i>A. concavus</i>	29	Cespitoso congesto	Não observadas	Pseudoequitante	Ascendente	Subagudo	Fasciculada
<i>A. comosus</i>	20	Cespitoso difuso	Equitantes/ falciformes/estoloniformes	Pseudoequitante	Ascendente	Agudo	Fasciculada
<i>A. flabelliformis</i>	16, 17, 18 e 33	Cespitoso difuso	Equitantes/ não falciformes/não estoloniformes	Equitante/flabeliforme	Ascendente	Subagudo	Pseudoverticilada
<i>A. hirsutus</i>	22	Cespitoso difuso	Equitantes, não falciformes/não estoloniformes	Pseudoequitante	Ascendente	Agudo	Pseudoverticilada
<i>A. hoehnei</i>	23	Cespitoso congesto	Não equitantes/não falciformes/não estoloniformes	Pseudoequitante	Ascendente	Acuminado	Pseudoverticilada
<i>A. iridaceus</i>	2	Cespitoso congesto	Não observadas	Pseudoequitante	Ascendente	Subagudo	Pseudoverticilada
<i>A. leptostachyus</i>	13 e 14	Cespitoso difuso	Não equitantes/ não falciformes/não estoloniformes	Pseudoequitante	Ascendente	Subagudo	Fasciculada
<i>A. aff. paraguayensis</i>	15	Cespitoso difuso	Não equitantes/não falciformes/não estoloniformes	Pseudoequitante	Ascendente	Subagudo	Pseudoverticilada
<i>A. paraguayensis</i>	30	Cespitoso congesto	Não observadas	Equitante/não flabeliforme	Ascendente	Subagudo	Fasciculada
<i>A. polydactylus</i>	12	Cespitoso congesto	Não observadas	Equitante/ não flabeliforme	Ascendente	Obtuso	Fasciculada
<i>A. pressus</i>	11, 19, 21 e 28	Cespitoso difuso	Equitantes/ às vezes falciformes/ não estoloniformes	Pseudoequitante	Ascendente	Subagudo	Pseudoverticilada
<i>A. ramboi</i>	9	Cespitoso difuso	Não equitantes/falciformes/não estoloniformes	Pseudoequitante	Ascendente	Subagudo	Pseudoverticilada
<i>A. suffultus</i>	10 e 24	Cespitoso difuso	Não equitantes/falciformes/não estoloniformes	Equitante/flabeliforme	Arqueada	Agudo/ Subagudo	Fasciculada

Tabela 4: Correlação entre UTs, caracteres morfo-anatômicos e espécies de *A. serie Suffulti* (continuação)

Espécies	UT	Forma da espiguetta	Forma das células da epiderme da pálea	Limite da endoderme na lâmina foliar	Orientação da maturação do esclerênquima
<i>A. argentinus</i>	5, 7, 25 e 32	Elipsóide	Largas c/5 lobos longos, estreitos c/terminações regulares	Alongada até a superfície abaxial	Centrífuga
<i>A. arenarium</i>	26	Oblongo-elíptica	Estreitas c/5 lobos longos, estreitos c/terminações regulares	Alongada até a superfície abaxial	Centrífuga
<i>A. cartilagifolius</i>	27	Oblongo-elíptica	Não observadas	Não observada	Não observada
<i>A. concavus</i>	29	Oblonga	Não observadas	Alongada até a superfície abaxial	Centrípeta
<i>A. comosus</i>	20	Elíptico-lanceolada	Estreitas c/5 lobos longos, estreitos c/terminações lobuladas	Não observada	Não observada
<i>A. flabelliformis</i>	16, 17, 18 e 33	Elipsóide	Estreitas c/5 lobos curtos, estreitos c/terminações regulares	Alongada até a superfície abaxial	Centrípeta
<i>A. hirsutus</i>	22	Elipsóide	Não observadas	Circunda apenas o feixe	Centrípeta
<i>A. hoehnei</i>	23	Elipsóide	Estreitas c/5 lobos curtos, estreitos c/terminações regulares	Não observada	Não observada
<i>A. iridaceus</i>	2	Oblongo-elíptica	Largas c/ 4 lobos longos estreitos c/ terminações largas e dicotômicas	Alongada até a superfície abaxial	Centrípeta
<i>A. leptostachyus</i>	13 e 14	Oblongo-lanceolada	Estreitas c/ 5 lobos longos, estreitos c/ terminações largas	Alongada até a superfície abaxial	Centrífuga
<i>A. aff. paraguayensis</i>	15	Oblongo-elíptica	Largas c/ 4 lobos longos estreitos c/ terminações largas e dicotômicas	Alongada até a superfície abaxial	Centrípeta
<i>A. paraguayensis</i>	30	Oblongo-elíptica	Largas c/4 lobos longos, estreitos c/ terminações regulares	Alongada até a superfície abaxial	Centrípeta
<i>A. polydactylus</i>	12	Elipsóide	Largas c/ 5 lobos longos, de base larga e terminações regulares estreitas	Alongada até a superfície abaxial	Centrípeta
<i>A. pressus</i>	11, 19, 21e 28	Oblongo-elíptica	Largas c/ 5 lobos longos, estreitos c/ terminações largas e regulares	Alongada até a superfície abaxial	Centrípeta
<i>A. ramboi</i>	9	Oblongo-elíptica	Largas c/ 4 lobos longos, estreitos c/ terminações largas e dicotômicas	Circunda apenas o feixe	Centrípeta
<i>A. suffultus</i>	10 e 24	Oblongo-elíptica	Largas c/4 lobos longos, estreitos c/terminações regulares	Alongada até a superfície abaxial	Centrípeta

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- ANTON, A.M. 1986.** Contribución al conocimiento de la anatomía foliar del género *Axonopus* (Poaceae). *Darwiniana* 27(1-4): 157-168.
- BAKER, R.H.; XIAOBO, Y. & De SALLE, R. 1998.** Assessing the relative contribution of molecular and morphological characters in simultaneous analysis trees. *Mol. Phylogenet. Evol.* 9: 427-436.
- BLACK G.A. 1963.** Grasses of the genus *Axonopus*. *Advancing Front. Pl. Sci.* 5: 1-186.
- BRISKE, D.D. 1991.** Developmental morphology and physiology of grasses. In: R.K. Heitschmidt and J.W. Stuth (eds). *Grazing management: an ecological perspective*. Timber Press, Portland.
- BURKART, A. 1975.** Evolution of grasses and grasslands in South America. *Taxon* 24(1): 53-56.
- CARO, J.A. 1961.** Las especies de *Aristida* (Gramineae) del centro de la República Argentina. *Kurtziana* 1: 123-206.
- CLARK, C.A. & GOULD, F.W. 1975.** Some epidermal characteristics of paleas of *Dichanthelium*, *Panicum* and *Echinochloa*. *Amer. J. Bot.* 62(7): 743-748.
- CLAYTON, W.D. & RENVOIZE, S.A. 1986.** Genera Graminum : Grasses of the world. Kew Bull. Add. Series XII. H.M. Stationary Office, London.
- DAHL, B.E. 1995.** Development morphology of plants. In D.J. Bedunah & R.E. Sosebee (eds.), *Wildland plants: physiological ecology and developmental morphology*. Soc. for Range Manage, Denver, Colorado.
- ELLIS, R.P. 1976.** A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf blade as viewed in transverse section. *Bothalia* 12(1): 65-109.
- ESAU, K. 1985.** Anatomía vegetal. 3ª ed. Omega, Barcelona.
- FAHN, A. 1990.** Plant anatomy. 4ª ed. Pergamon Press, Oxford.
- GIRALDO-CAÑAS, D. 2000.** Estudios sobre la variación estructural de la sinflorescencia en el género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae): tipología y tendencias evolutivas. *Darwiniana* 38 (3-4): 209-218.
- GIRALDO-CAÑAS, D. 2001.** Estudios micromorfológicos y anatómicos en el género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). I. Epidermis foliar. *Caldasia* 23 (1): 119-133.

- GIRALDO-CAÑAS, D. 2002.** Estudios micromorfológicos y anatómicos en el género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). I. Antecio superior. *Caldasia* 24 (2): 293-316.
- HAMMER, O.; HARPER, D.A.T. & RYAN, P.D. 2007.** PAST – Paleontological Statistics. ver. 1.60
- HICKENBICK, M.C.M.; VALLS, J.F.M.; SALZANO, F.M. & FERNANDES, M.I.B.M. 1975.** Cytogenetic and evolutionary relationships in the genus *Axonopus* (Gramineae). *Cytologia* 40: 185-204.
- HSU, C.C. 1965.** The classification of *Panicum* (Gramineae) and its allies with special reference to the characters of lodicule, style base and lemma. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo* 9: 43-150.
- JORDAN, J.L.; JORDAN, L.S.; JORDAN, C.M. 1983.** Prominent spermoderm patterns of Poaceae. *Bot. Mag. Tokyo* 96: 269-272.
- LEE, M.S.Y. 2004.** Molecular and morphological datasets have similar numbers of relevant phylogenetic characters. *Taxon* 53(4): 1019-1022.
- MAUSETH, J.D. 1988.** Plant anatomy. Benjamin Cummings, California.
- METCALFE, C.R. 1960.** Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae. Clarendon Press, Oxford.
- MONTEIRO, M.C.C. & PACE, L.B. 1984.** Anatomia foliar de *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. GRAM. *Atas da Sociedade Botânica do Brasil* 2: 37-44.
- PARODI, L.R. 1938.** Gramineas austroamericanas nuevas o criticas. *Notas Mus. La Plata* 3: 13-33.
- RADFORD, E.A.; DICKSON, W.D.; MASSEY, J.R.; BELL, C.R. 1974.** Vascular plant systematics. Harper & Row, New York.
- RUA, G. & GRÓTTOLA, C. 1997.** Growth form models within the genus *Paspalum* L. (Poaceae: Paniceae). *Flora* 192: 65-80.
- RUA, G. & WEBERLING, F. 1995.** Growth form and inflorescence structure of *Paspalum* L. (Poaceae: Paniceae): a comparative morphological approach. *Beitr. Biol. Pflanzen* 69: 363-431.
- SHAW, R.B. & WEBSTER, R.D. 1983.** Characteristics of the upper anthercia of *Ichnanthus* (Poaceae: Paniceae). *Bot. Gaz.* 144(3): 363-370.

- SILVA, L.M. & ALQUINI, Y.A. 2003.** Anatomia comparativa de folhas e caules de *Axonopus scoparius* (Flügge) Kuhl. e *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhl. (Poaceae). *Revista Brasil. Bot.* 26(2): 185-192.
- SOKAL, R.R. & SNEATH, P.H. 1963.** Principles of numerical taxonomy. Freeman & Cia, S. Francisco & London.
- STUESSY, T.F. 1990.** Plant Taxonomy: The systematic evaluation of comparative data Columbia University Press, New York.
- THOMASSON, J.R. 1978.** Observations of the characteristics of the lemma and palea of the late cenozoic grass *Panicum elegans*. *Amer. J. Bot.* 65(1): 34-39.
- THOMPSON, R.A. & ESTES, J.R. 1986.** Anthecial and foliar micromorphology and foliar anatomy of *Brachiaria* (Poaceae: Paniceae). *Amer. J. Bot.* 73(3): 398-408.
- TRINIUS, C.B. 1821.** Agrostographische beyträge. vol. 2. In: K. Sprengel, Neue Entdeckungen im Ganzen Umfang der Pflankundezen. Leipzig.
- TRINIUS, C.B. 1828.** Species graminum iconibus et descriptonibus illustravit. v.1, tab. 108 Impensis Academiae Imperialis scientiarum, Petropoli.
- VAN FLEET, D.S. 1961.** Histochemistry and function of endodermis. *Bot. Rev.* 27(2): 165-214.
- VEGETTI, A. & ANTON, A. 1996.** The synflorescence concept in Poaceae. *Flora* 191: 231 – 234.
- VEGETTI, A.C. 1997.** Formas de crecimiento en *Bromus catharticus* y *Bromus auleticus* (Poaceae). *Kurtziana* 25: 165-182.
- VEGETTI, A. & ANTON, A. 2000.** The grass Inflorescence. In: Grasses, Systematics and Evolution. 1 ed. CSIRO, Sydney.
- WATSON, L. & DALLWITZ, M.J. 1992.** The grass genera of the world. University Press, Cambridge.
- WIENS, J.J. 1999.** Polymorphism in systematics and comparative Biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 327-362.
- ZULOAGA, F. O.; MORRONE, O.; DAVIDSE, G.; FILGUEIRAS, T. S.; PETERSON P.M.; SORENG, R.J. AND JUDZIEWICZ, E. J. 2003.** Catalogue of New World grasses (Poaceae): III. subfamilies Panicoideae, Aristidoideae, Arundinoideae, and Danthonioideae. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 46: 1-662.

## Diferenciação Cariotípica no Complexo *Axonopus* serie *Suffulti* G.A. Black (Poaceae) Ocorrente no Sul do Brasil: Há somente três espécies?

### 1. Introdução

As espécies de *Axonopus* serie *Suffulti*, segundo Black (1963), possuem grande representatividade nos campos sul-brasileiros. Apesar de apenas três espécies serem atualmente reconhecidas: *A. iridaceus* (Mez) T. Rojas, erroneamente tratada como *A. suffultus* (Mikan ex Trin.) Parodi, *A. argentinus* Parodi e *A. ramboi* G.A. Black, uma gama de formas é encontrada na região Sul do Brasil. Parodi (1938) reconheceu quatro entidades taxonômicas para o Rio Grande do Sul e Black (1963) reconheceu sete. Posteriormente, Hickenbick *et al.* (1975) reconheceram para o estado 10 entidades taxonômicas, algumas morfológica, ecológica e citologicamente muito similares, entre as quais era possível distinguir, com maior ou menor precisão, as espécies com suas variedades descritas pelos autores citados e outras que não se enquadravam perfeitamente em qualquer descrição validamente publicada para as espécies de *A. serie Suffulti*.

Ainda não está claro se tais formas são expressões polimórficas de uma ou duas espécies ou se são complexos de híbridos entre as três espécies. Na verdade pouco é conhecido sobre a estrutura cariotípica desses táxons. Apenas quatro trabalhos abordando o número cromossômico e o comportamento meiótico de espécies de *Axonopus* foram publicados até o momento: os de Gledhill (1962, 1966), o de Davidse & Pohl (1972) e o de Hickenbick *et al.* (1975). Este último

trouxe uma importante contribuição, pois tratou das possíveis relações entre as espécies de *A. serie Suffulti* ocorrentes no Rio Grande do Sul. Nele, Hickenbick *et al.* (1975) verificaram a ocorrência de plantas diplóides sexuais e tetrapóides, talvez originadas por aloploidia segmentar e apomíticas. Em contrapartida às quatro entidades reconhecidas por Parodi (1938) e às sete, reconhecidas por Black (1963) para o estado, foi constatada a ocorrência de 10 entidades, algumas morfológica, ecológica e citologicamente muito similares, entre as quais era possível distinguir, com maior ou menor precisão, as espécies com suas variedades e outras que não se enquadravam perfeitamente em qualquer descrição anterior (Hickenbick *et al.* 1975).

No capítulo anterior, algumas formas coletadas em Porto Alegre (RS) ficaram indeterminadas por sua ambigüidade taxonômica. Estas foram respectivamente identificadas, à princípio, como unidades taxonômicas 1, 3, 4, 6 e 31. Tal fato pode estar relacionado com a diversidade genômica já constatada na categoria ora em estudo.

O presente capítulo tem por objetivo o estudo morfológico dos cariótipos de oito formas do complexo *Suffulti*, seis provenientes do Rio Grande do Sul, uma proveniente do Paraná e outra de Minas Gerais. Cruzando-se dados resultantes da caracterização e a localização física dos segmentos heterocromáticos e do DNAr 45S, bem como os tipos de núcleos interfásicos, padrão de condensação profásico-prometafásico e o nível de ploidia, com os dados morfológicos e ecogeográficos disponíveis, foram feitas inferências taxonômicas. Como análise complementar foram testadas as relações genômicas entre duas espécies diplóides, possíveis parentais de uma tetraplóide por hibridização genômica *in situ* (GISH).



## 2. Materiais e Métodos

Oito formas de *Axonopus* serie *Suffulti*, entre elas *A. arenarium*, *A. iridaceus*, *A. paraguayensis*, *A. pressus* e *A. ramboi*, de determinação reconhecida, mais três formas de determinação desconhecida, coletadas no estado do Rio Grande do Sul, duas delas provenientes do Morro Santana (UTs 1 e 4) e uma do Morro da Glória (UT 3), em Porto Alegre, foram cultivadas no viveiro do Laboratório de Biodiversidade e Restauração de Ecossistemas (LABRE) do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina (UEL), no Paraná (Tabela 1).

Para as análises citogenéticas, raízes jovens foram pré-tratadas com 8-hydroxiquinolina 2mM por 24h e então fixados em uma solução composta por etanol absoluto: ácido acético PA (3:1, v/v) por 1-24h. Para análise convencional, as amostras foram lavadas com água destilada, digeridas em uma solução composta por celulase 4%; pectinase 40% (v/v) por 12h a 37°C e hidrolizadas em HCl 1M a 60°C por 10min. Em seguida os meristemas foram dissecados e esmagados em uma gota de ácido acético (45%). Após a retirada das lamínulas por congelamento em nitrogênio líquido, as lâminas foram coradas com Giemsa 2% e montadas em Entellan. Para o bandeamento C-CMA<sub>3</sub>/DAPI e a hibridação *in situ* (FISH e GISH), as lâminas foram preparadas como descrito acima, porém sem a hidrólise. No primeiro tratamento (bandeamento cromossômico), foi aplicado o procedimento proposto por Schwarzscher *et al.* (1980), com modificações. Para isso, as preparações foram tratadas com ácido acético 45% a 60°C por 10 min, BaOH 5% a temperatura ambiente por 10 min. e 2xSSC, pH=7,0 à 60°C por 1h e 20min. Em seguida as lâminas foram coradas com uma gota de 0,5mg/mL de CMA<sub>3</sub>, em tampão Mc Ilvaine, pH 7,0/água destilada (1:1) e 2,5mM de MgCl<sub>2</sub> por 1h, lavado em água destilada e subseqüentemente corado com uma gota de 2 µg/mL de DAPI, em tampão Mc Ilvaine, pH 7,0 por 30min,

como proposto por Schweizer (1976). Por fim as lâminas foram montadas em uma solução composta por glicerina/ tampão Mc Ilvaine (1:1, v/v) e 2,5mM de  $MgCl_2$  e cobertas com lamínula.

Para hibridação *in situ* (FISH), com sonda de DNAr 45S as lâminas foram tratadas com RNase (100  $\mu g/mL$ ), pós-fixadas em paraformaldeído (4%) e desidratadas em uma série de etanol (70-100%). A FISH foi realizada de acordo com os procedimentos descritos por Heslop-Harrison *et al.* (1991) e Cuadrado e Jouve (1994), com modificações. Foi utilizada a sonda do trigo pTa71 contendo a seqüência de DNAr 45S (Gerlach & Bedbrook 1979) marcada com biotina-14-dATP. Sobre cada lâmina foi aplicada uma mistura de hibridação (30 $\mu L$ ) contendo 100-200ng de sonda marcada, 15 $\mu L$  de formamida a 50%, 6mL de polietilenoglicol a 50%, 3 $\mu L$  de 20xSSC (pH 7,0), 1 $\mu L$  de DNA de timo de bezerro fragmentado (100ng) e 1 $\mu L$  SDS a 10%. A mistura da hibridação foi desnaturada a 70% por 10min. e imediatamente colocada no gelo. Os cromossomos e a sonda foram desnaturados simultaneamente em um termociclador a 90°C por 10min., 50°C por 10min. e 38°C por 5min. Em seguida as lâminas foram colocadas em uma câmara úmida a 37°C por, pelo menos 12h. As lavagens pós-hibridação foram feitas em 2xSSC a 42°C por 5min., formamida 20% (20mL de formamida e 80mL de 0,1xSSC) a 42°C por 10min., 0,1xSSC a 42°C por 5min., 2xSSC a 42°C por 5min., 4xSSC/Tween 20 0,2% a 42°C por 5min. e 4xSSC/Tween 20 0,2% à temperatura ambiente 5min., todos feitos sob agitação. A sonda foi detectada com uma solução de avidina-FITC (verde) 1:100 (em BSA 5%), seguido por duas lavagens pós-deteccção em 2xSSC/Tween 20 0,2%, por 10min. à temperatura ambiente. Por fim as lâminas foram contra-coradas e montadas simultaneamente com antifade: 23  $\mu L$  de antifade (1,4-diaza-bicyclo(2.2.2)-octane (2,3%), Tris HCl 20mM pH 8,0 (2%) e glicerol (90%), em água destilada, 1  $\mu L$  de DAPI (2 $\mu g/mL$ ) e 1 $\mu L$  de  $MgCl_2$  (50mM).

Para hibridação genômica *in situ* (GISH), DNA total de *A. pressus* e *A. iridaceus* foi extraído a partir de 0,5-1,0g de folhas frescas de acordo com o procedimento de Doyle & Doyle (1987), tratado com RNase (100µg/mL) e precipitado em etanol (100%) por aproximadamente 24h a -20°C. O DNA foi centrifugado até a formação do *pellet*, lavado em etanol (70%) e eluído em TE. O DNA foi quantificado em gel de agarose 0,8% utilizando padrões quantitativos de fago lambda (25ng, 50ng, 100ng e 200ng). Em seguida, 2 µg de cada amostra de DNA foram fragmentados por choque de temperatura e marcados com biotina-14-dATP por nick translation. As sondas de DNA genômico, já marcadas com biotina-14-dATP, foram utilizadas para hibridação *in situ* nas lâminas-alvo seguindo a seguinte seqüência: 1) DNA genômico de *A. pressus* x lâminas de *A. ramboi* e 2) DNA genômico de *A. iridaceus* x lâminas de *A. ramboi*. A hibridação *in situ* aconteceu como descrita anteriormente para as reações de FISH.

As análises foram feitas em um microscópio de epifluorescência Leica DM 4500B, equipado com uma câmera DFC 300FX e com o programa IM50 4.0, também da Leica. As pranchas foram montadas no programa Corel Draw 12.

### 3. Resultados

#### 3.1. Análise convencional

A análise convencional mostrou que todas as espécies e formas possuem  $2n=20$ , excepto *A. ramboi* que exibiu  $2n=40$ . Apesar desta estabilidade no número cromossômico, considerando o poliplóide, os cariótipos mostraram diversas diferenças que envolvem a organização dos núcleos interfásicos, padrão de condensação na transição prófase-metáfase e na fórmula cariotípica. *Axonopus paraguayensis* mostrou  $2n=20$ , núcleos arreticulados, prometáfase com

condensação cromossômica proximal (Fig. 1A). Em metáfase esta espécie exibiu cinco pares de cromossomos maiores, dentre os quais quatro são submetacêntricos (sm) e um par metacêntrico (M); e cinco pares menores com quatro pares metacêntricos e um par submetacêntrico (Fig. 1B), compondo uma fórmula cariotípica com 5M+5sm. *Axonopus iridaceus* também com  $2n=20$  mostrou núcleos interfásicos do tipo arreticulado, porém com cromocentros bem evidentes. Em prometáfase foi observada uma condensação heterogênea (Fig. 1C). Em metáfase foi observada a mesma fórmula cariotípica da espécie anterior (Fig. 1D). A UT 3 também mostrou  $2n=20$ , contudo, os núcleos interfásicos foram do tipo arreticulado/semi-reticulado (Fig. 1E). Em prometáfase, alguns cromossomos mostraram condensação inicialmente pela região proximal, porém com cromatina condensada nas extremidades, provavelmente associadas aos blocos de heterocromatina (Fig. 1F). Nesta espécie a metáfase repetiu a fórmula cariotípica das espécies anteriores com 5M+5sm (Fig. 1G). A UT 1 mostrou  $2n=20$ , núcleos interfásicos do tipo arreticulado, sem cromocentros evidentes (Fig. 1H). Em prometáfase os cromossomos mostraram condensação proximal, sem blocos de heterocromatina nas extremidades (Fig. 1I). Em metáfase, este táxon exibiu uma fórmula cariotípica aparentemente diferente das demais, com três pares de cromossomos metacêntricos e sete submetacêntricos, compondo 3M+7sm (Fig 1 J). *Axonopus arenarium* ( $2n=20$ ) mostrou metáfase com a mesma fórmula cariotípica das três primeiras espécies (Fig. 1K) e prometáfase com condensação proximal com cromossomos com as extremidades descondensadas (Fig. 1L). A UT 4 também com  $2n=20$ , mostrou núcleos arreticulados/semi-reticulados, sem cromocentros evidentes (Fig. 1M), prometáfase com cromossomos de condensação heterogênea (Fig. 1N), muito semelhante ao que ocorre em *A. iridaceus*. Em metáfase também foi observada a fórmula apresentada pela maioria das espécies 5M+5sm (Fig. 1O). *Axonopus pressus* ( $2n=20$ ) mostrou

núcleos arreticulados, sem cromocentros evidentes (Fig. 1P), prometáfase com condensação proximal (Fig. 1Q) e metáfase com fórmula cariotípica 5M+5sm (Fig. 1R). *Axonopus ramboi* foi a única espécie amostrada com  $2n=40$ . Contudo, nesta espécie os núcleos interfásicos foram do tipo arreticulado/semi-reticulado com cromocentros evidentes (Fig. 1S), prometáfase com alguns cromossomos de condensação proximal com extremidades mais condensadas, provavelmente associadas aos blocos heterocromáticos terminais (Fig.1T). Em metáfase foi encontrada uma fórmula cariotípica, aparentemente com dez pares de cromossomos metacêntricos e dez pares submetacêntricos (Fig. 1U).

### 3.2. Bandeamento cromossômico (C-CMA<sub>3</sub>/DAPI)

O bandeamento C-CMA<sub>3</sub>/DAPI foi realizado em *A. iridaceus*, *A. ramboi* e nas UTs 1 e 3. Para a UT 1 o bandeamento mostrou prófase e núcleo unicamente com heterocromatina terminal rica em CG (CMA<sub>3</sub><sup>+</sup>) (Figs. 2A-C). Para a UT 3, o bandeamento mostrou prometáfase com blocos de heterocromatina ricos em AT (DAPI<sup>+</sup>), nas regiões terminais de 12 cromossomos e bandas proximais (centromérica/pericentromérica) em cerca de quatro cromossomos (Figs. 2D-F). Blocos de heterocromatina ricos em CG (CMA<sub>3</sub><sup>+</sup>) também aparecem nas regiões terminais quanto proximais na maioria dos cromossomos do complemento (Figs. 2E-F). Pelo menos oito bandas terminais e proximais aparecem tanto ricas em AT quanto em CG, sendo assim consideradas neutras (Fig. 2F). *Axonopus iridaceus*, mostrou em metáfase, heterocromatina terminal neutra em nove pares cromossômicos e blocos exclusivamente ricos em AT em três pares (Figs. 2G-I). *Axonopus ramboi* mostrou, baixa frequência de blocos de heterocromatina ricos em AT (DAPI<sup>+</sup>) com apenas seis pares com bandas terminais e cerca de quatro pares com blocos pericentroméricos (Fig. 2J). Contudo, blocos de

heterocromatina ricos em CG (CMA<sub>3</sub><sup>+</sup>), foram mais comuns, aparecendo nas extremidades de pelo menos 15 pares. Vale notar que blocos pericentroméricos ricos em CG não foram encontrados nesta espécie. Blocos neutros foram observados apenas nas extremidades de dois pares cromossômicos. Há, portanto, predominância de bandas ricas em CG em relação às bandas neutras e as ricas em AT (Fig. 2L).

### 3.3. Hibridação *in situ* (FISH e GISH)

A hibridação *in situ* com fluorocromos (FISH), com a sonda de DNA ribossomal (45S) de trigo, realizada em *A. paraguayensis*, *A. iridaceus*, na UT 4 e *A. pressus* mostrou para esses diplóides sempre dois sinais de hibridação localizados nas extremidades dos cromossomos (Figs. 3A-F). Já o poliplóide *A. ramboi* mostrou quatro sinais também nas regiões terminais (Figs. 3G-H).

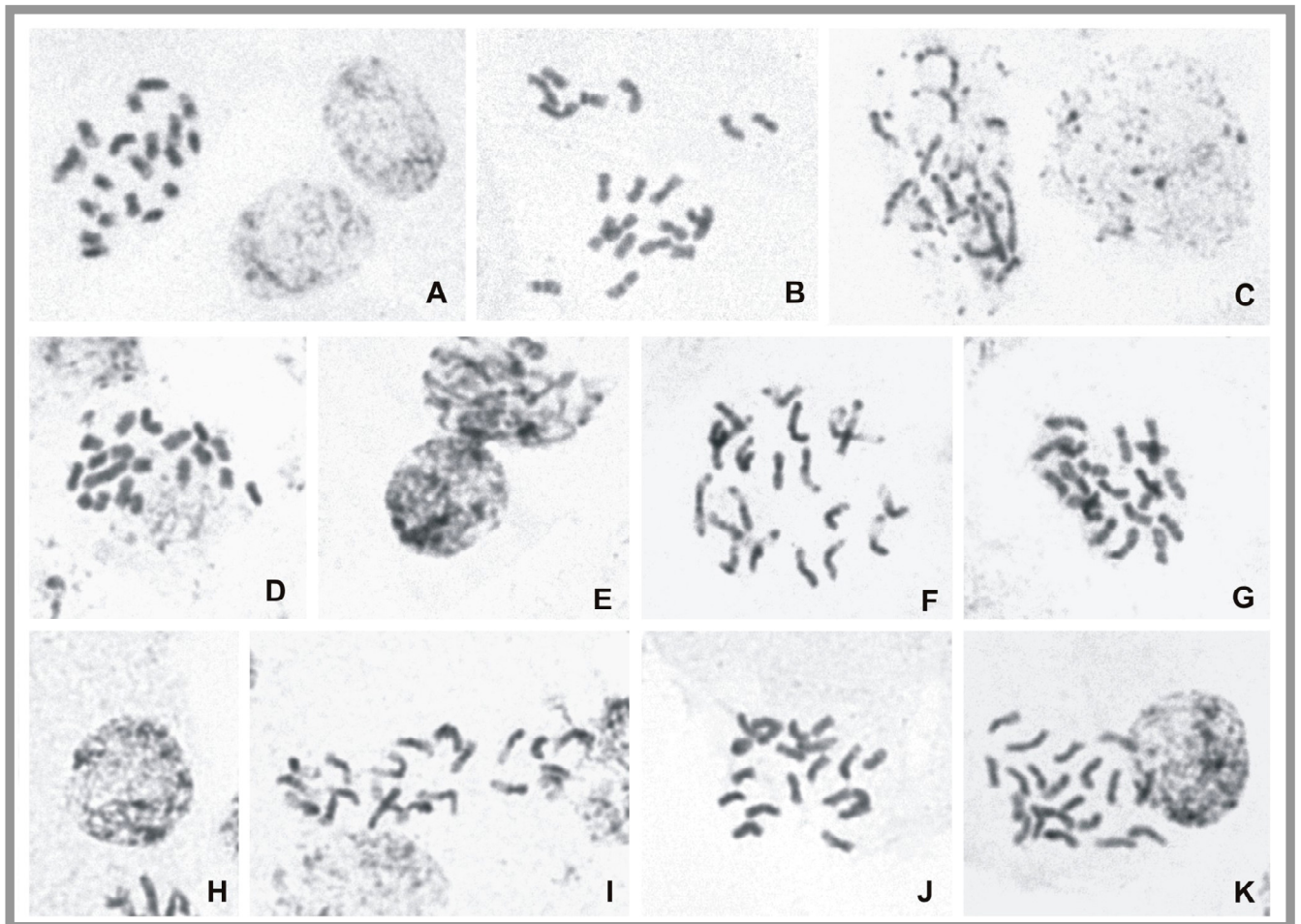
A hibridação genômica *in situ* (GISH) mostrou resultado negativo para a sonda de DNA genômico de *A. iridaceus* hibridado com os cromossomos de *A. ramboi* (Figs. 4A-C), contudo a hibridação com sonda genômica de *A. pressus* sobre os cromossomos de *A. ramboi*, mostrou sinais bem evidentes sobre parte dos cromossomos ou mesmo cromossomos inteiros (Figs. 4A-F).

Informações adicionais e comparativas sobre a morfologia, geoeologia e citogenética destas sete entidades aqui estudadas são encontradas na Tabela 1.

Tabela 1: Caracteres morfológicos, geocológicos, tipo e distribuição de blocos de heterocromatina em cromossomos de oito entidades de *A. serie Suffulti*.

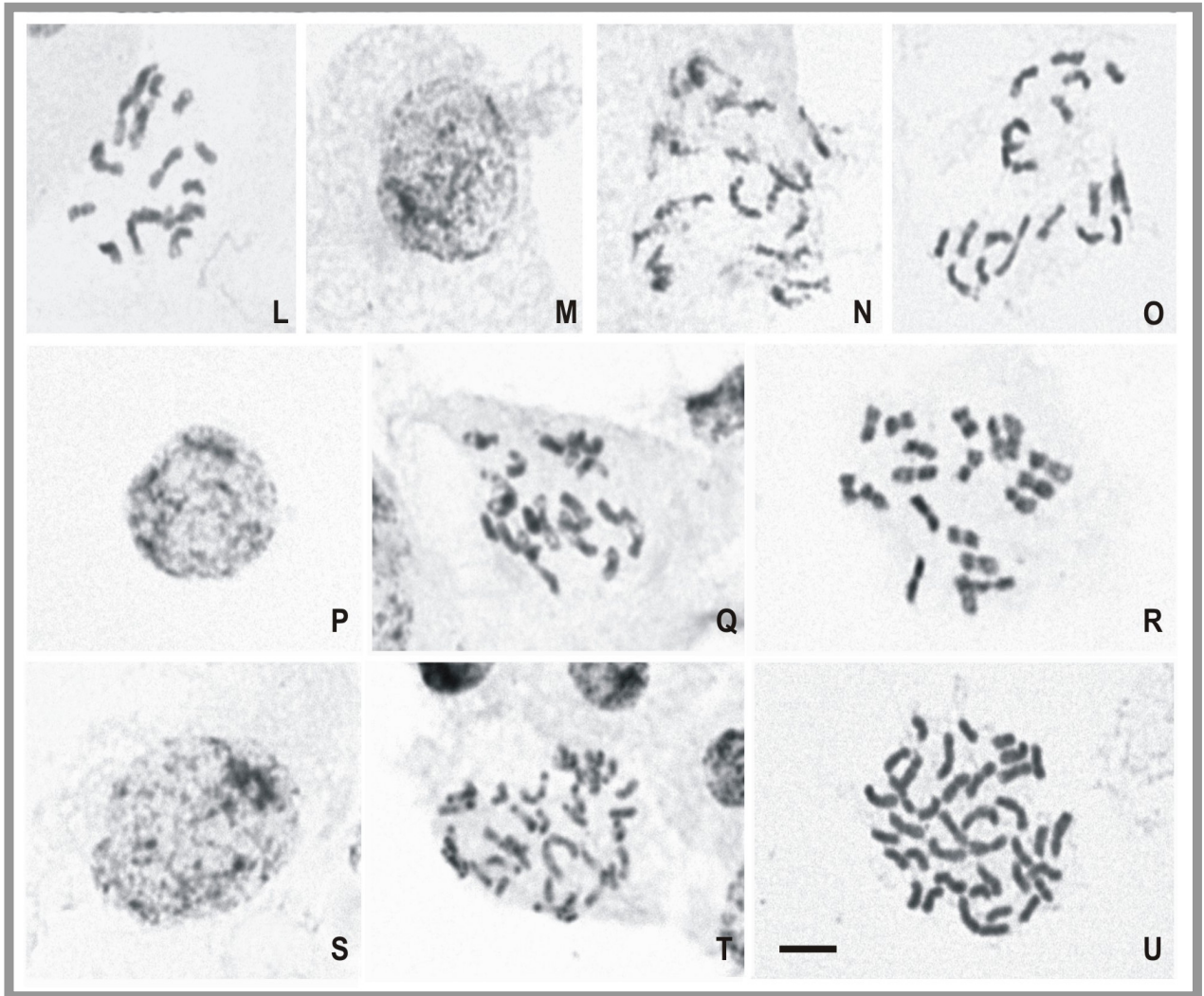
<i>Epécies ou formas</i>	<i>Localidade</i>	<i>Voucher</i>	<i>Hábito</i>	<i>Filotaxia</i>	<i>Forma da inflorescência</i>	<i>Ambiente</i>	<i>2n</i>	<i>Banda-C</i>	<i>CMA<sub>3</sub><sup>+</sup>/DAPI<sup>o</sup></i>	<i>CMA<sub>3</sub><sup>+</sup>/DAPI</i>	<i>CMA<sub>3</sub>/DAPI</i>
<b>UT 1</b>	P. Alegre-RS	CA Garcia 140	Cespitoso difuso	Pseudoequitante	Fasciculada	Campo semi-úmido	20	P	T	*	*
<b>UT 3</b>	P. Alegre-RS	CA Garcia 154	Cespitoso difuso	Pseudoequitante	Pseudoverticilada	Encosta	20	P	*	T/P	T/P
<b>UT 4</b>	P. Alegre-RS	CA Garcia 138	Cespitoso congesto	Pseudoequitante	Pseudoverticilada, corimbiforme	Campo semi-úmido	20	P/T	*	*	*
<b><i>A. arenarium</i></b>	Osório-RS	CA Garcia 150	Cespitoso difuso	Equitante	Pseudoverticilada, corimbiforme	Dunas	20	P	*	*	*
<b><i>A. iridaceus</i></b>	Palmas-PR	CA Garcia 152	Cespitoso congesto	Pseudoequitante	Pseudoverticilada, corimbiforme	Campo semi-úmido	20	P/T	*	T	T
<b><i>A. paraguayensis</i></b>	P. Alegre-RS	CA Garcia 137	Cespitoso congesto	Equitante	Fasciculada	Campo semi-úmido	20	P	*	*	*
<b><i>A. pressus</i></b>	Serra do Cipó- MG	CA Garcia 75	Cespitoso difuso	Pseudoequitante	Pseudoverticilada, corimbiforme	Campo seco	20	P	*	*	*
<b><i>A. ramboi</i></b>	S. Francisco de Paula-RS	CA Garcia 143	Cespitoso difuso	Pseudoequitante	Pseudoverticilada, não corimbiforme	Campo úmido	40	P/T	*	T	P

**P** = banda proximal      **T** = banda terminal

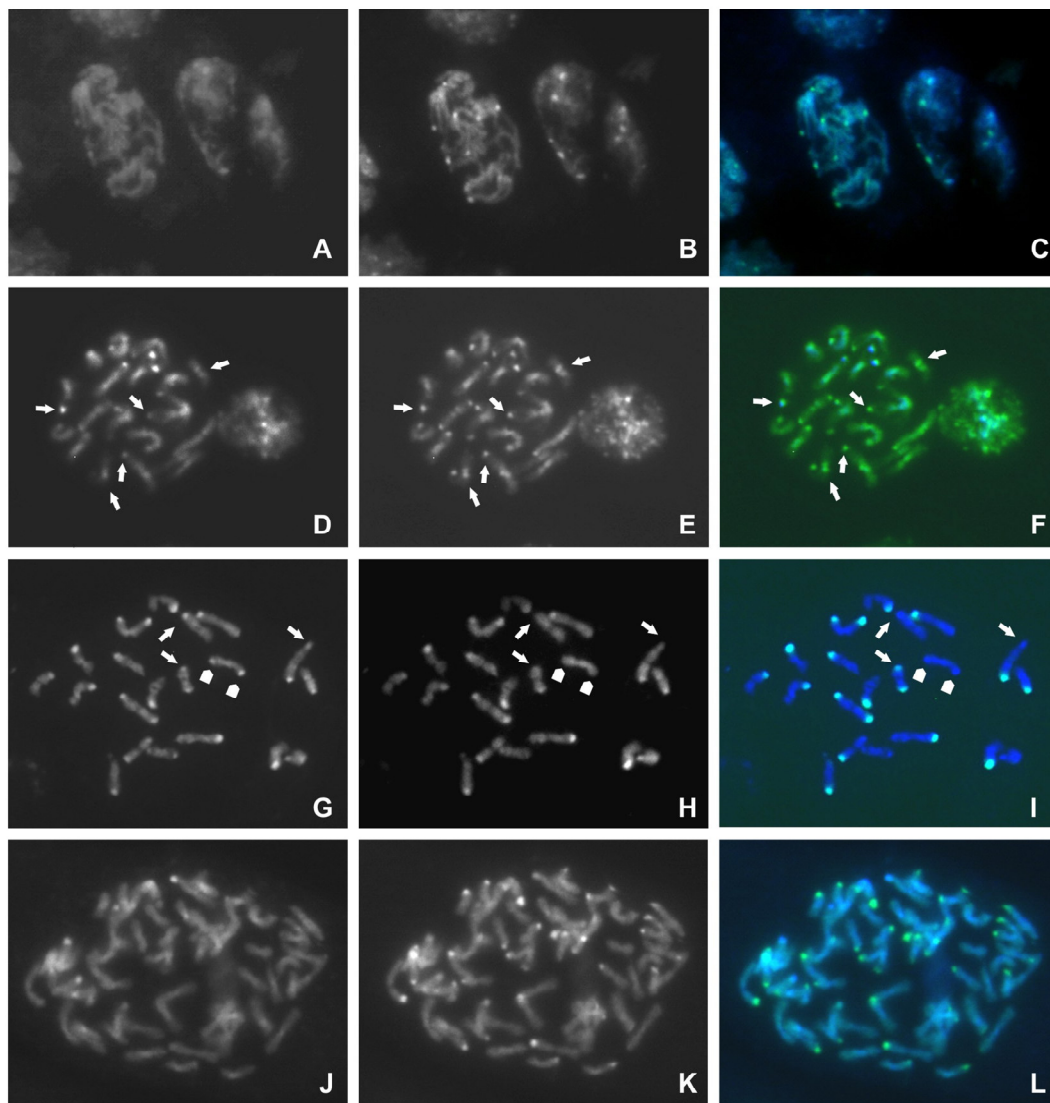


**Figura 1. Análise do cariótipo por bandeamento C de oito táxons de A. serie Suffulti.** A. *A. paraguayensis*: núcleos arreticulados e prometáfase com condensação proximal; B. *A. paraguayensis*: metáfase; C. *A. indaceus*: núcleo arreticulado com cromocentros evidentes e prometáfase com condensação heterogênea; D. *A. iridaceus*: metáfase; E. UT 3: núcleo arreticulado/semi-reticulado; F. UT 3: prometáfase com alguns cromossomos se condensando, inicialmente pela região proximal e alguns blocos terminais de heterocromatina. G. UT 3: metáfase; H. UT 1: núcleos arreticulados sem cromocentros evidentes; I. UT 1: prometáfase com cromossomos de condensação proximal, sem blocos terminais de heterocromatina; J. UT 1: metáfase; K. *A. arenarium*: metáfase.

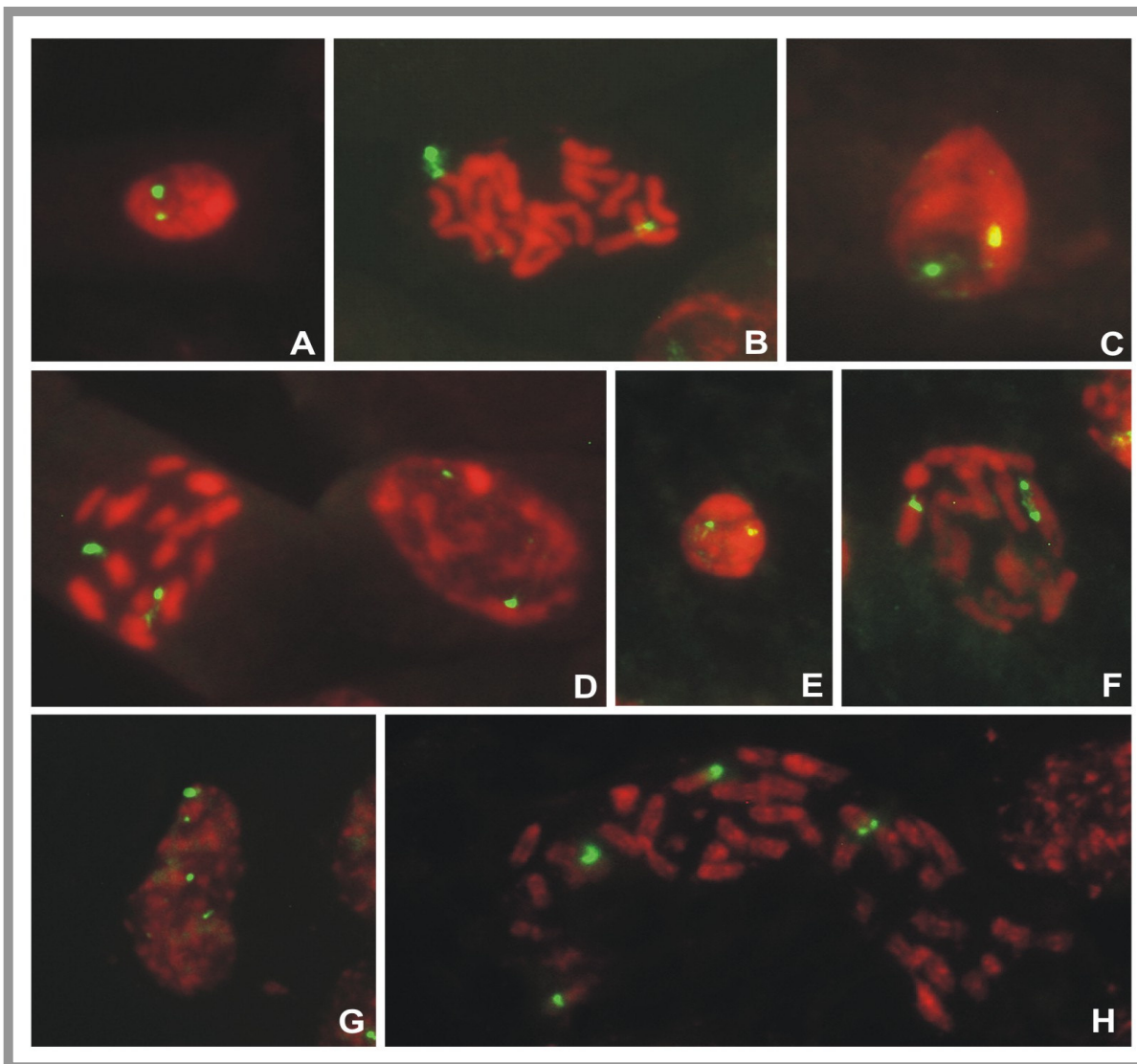




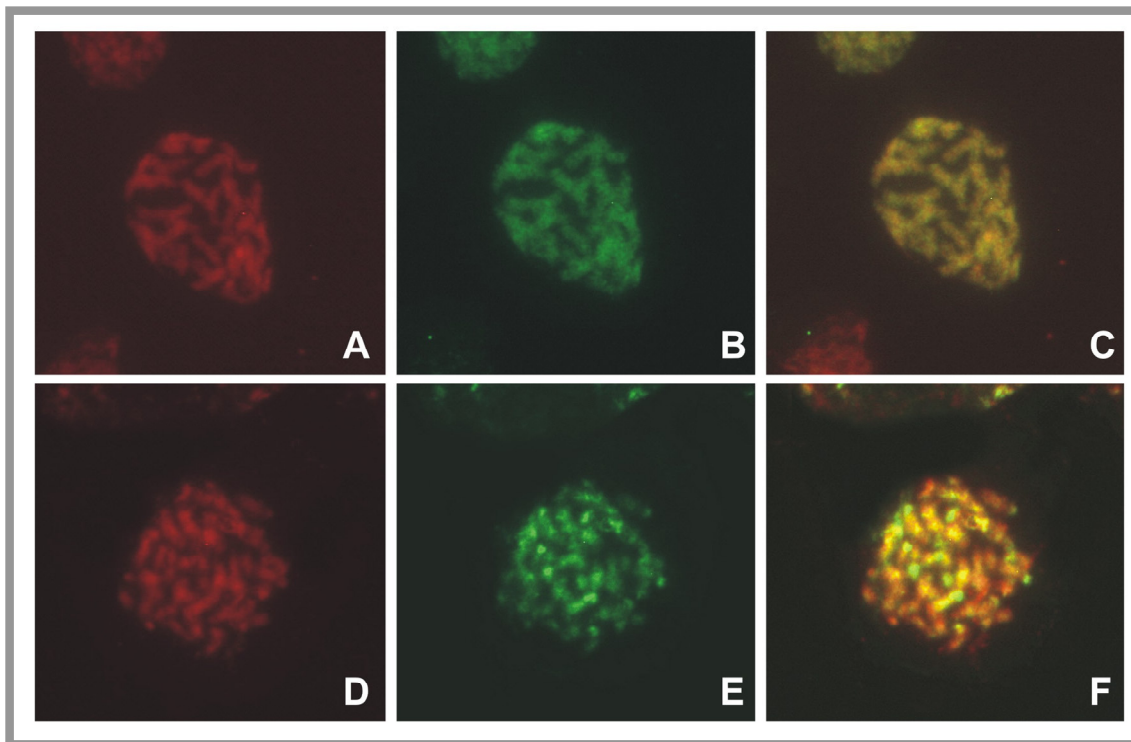
**Figura 1. Análise do cariótipo por bandeamento C em oito táxons de *A. serie Suffulti*.** L. *A. arenarium*: prometáfase mostrando cromossomos em condensação, alguns cromossomos com terminações descondensadas; M. UT 4: núcleos arreticulados/semi-reticulados sem cromocentros evidentes; N. UT 4: prometáfase com cromossomos de condensação heterogênea; O. UT 4: metáfase; P. *A. pressus*: núcleos arreticulados, sem cromocentros evidentes; Q. *A. pressus*: prometáfase: cromossomos com condensação proximal; R. *A. pressus*: metáfase S. *A. ramboi*: núcleos arreticulados/semi-reticulados sem cromocentros evidentes; T. *A. ramboi*: prometáfase mostrando cromossomos com condensação proximal e terminações mais condensadas; U. *A. ramboi*: metáfase.



**Figura 2. Análise do cariótipo por bandeamento CMA<sub>3</sub>/DAPI em quatro entidades de *A. serie Suffulii*. A.** UT. 1: prófase e núcleo mostrando ausência de heterocromatina rica em AT (DAPI); **B.** prófase e núcleo mostrando a ocorrência de heterocromatina terminal rica em CG (CMA<sub>3</sub>); **C.** sobreposição das duas figuras anteriores; **D.** UT 3: prometáfase mostrando blocos e heterocromatina ricos em AT, tanto terminais (ca. 10 blocos), quanto proximais (ca. 4 cromossomos); **E.** prometáfase mostrando blocos de heterocromatina ricos em CG (CMA<sub>3</sub>) tanto terminais quanto proximais na maioria dos cromossomos do complemento; **F.** sobreposição das figuras **D** e **E**, mostrando a ocorrência de oito bandas terminais neutras e quatro bandas proximais neutras; **G-H.** *A. iridaceus*: metáfase mostrando a ocorrência de heterocromatina terminal neutra em todos os cromossomos do complemento, exceto por um par contendo apenas bandas DAPI terminais; **I.** sobreposição das duas figuras anteriores mostrando a sobreposição de bandas ricas em AT e CG, exceto pelo par contendo bandas ricas em AT. **J.** *A. ramboi*: metáfase mostrando pobreza em blocos de heterocromatina ricos em AT terminais, mas com um número elevado de blocos ricos em AT proximais; **K.** ocorrência de blocos de heterocromatina ricos em CG sempre terminais na maioria dos cromossomos do complemento; **L.** sobreposição das duas figuras mostrando a predominância de bandas ricas em CG e ausência de bandas neutras.



**Figura 3. Hibridação *in situ* com fluorocromos, utilizando a sonda de DNAr 45S em táxons de A. serie Suffulti.** *A. paraguayensis*: **A.** núcleo mostrando dois sinais de hibridação; **B.** metáfase mostrando dois sinais de hibridação terminais. *A. iridaceus*: **C.** Núcleo mostrando dois sinais de hibridação. UT 4: **D:** metáfase e núcleo mostrando dois sinais de hibridação. *A. pressus*: **E.** núcleo mostrando dois sinais de hibridação; **F** metáfase mostrando dois sinais de hibridação terminais. Um dos sinais aparece duplo, isto ocorre por que ele é grande e parte aparece descondensada, muito parecido com a figura B. *A. ramboi* (**poliplóide**): **G.** núcleo mostrando quatro sinais de hibridação, sendo dois grandes e dois pequenos; **H.** metáfase mostrando quatro sinais terminais de hibridação, sendo também dois grandes e dois pequenos.



**Figura 4. Hibridação genômica *in situ* (GISH) com a sonda de DNA genômico de *A. iridaceus* com os cromossomos de *A. ramboi*: A.** cromossomos contra-corados com iodeto de propídeo. **B.** cromossomos esverdeados sem sinais de hibridação **C.** sobreposição das imagens mostrando que o DNA genômico de *A. iridaceus* não encontrou homologia nos cromossomos de *A. ramboi*.

**D, E e F: Hibridação genômica *in situ* (GISH) com a sonda de DNA genômico de *A. pressus* com os cromossomos de *A. ramboi*. D.** cromossomos contra-corados com iodeto de propídeo. **E.** cromossomos esverdeados com sinais de hibridação bem evidentes (blocos mais brilhantes) **F.** sobreposição das imagens mostrando que o DNA genômico de *A. pressus* encontrou homologia em parte dos cromossomos de *A. ramboi*, sugerindo assim que *A. pressus* é um dos parentais de *A. ramboi* (sinais mais brilhantes, terminais).

#### 4. Discussão e Conclusões

A análise citogenética convencional mostrou similaridades cariotípicas como o número cromossômico  $2n=20$  para sete das oito entidades analisadas aqui e apenas uma com  $2n=40$  (*A. ramboi*). Além disso, os núcleos interfásicos foram sempre do tipo arreticulado e semi-reticulado, sem grandes variações, exceto pela presença de cromocentros em algumas entidades como as UTs 1 e 4, *A. iridaceus* e *A. pressus*. Quando analisamos cada amostra separadamente e comparamos suas características morfológicas e cariotípicas, é possível reconhecer elementos para sugerir que cada uma dessas formas é um táxon distinto.

Na UT 1 as extremidades dos cromossomos apareceram descondensadas e o bandeamento cromossômico mostrou apenas poucos blocos ricos em CG, diferentemente das outras formas. A análise morfológica mostrou que esta entidade é a única que apresentou inflorescências axilares. Assim, se juntarmos as informações morfológicas com as citogenéticas podemos sugerir que esta forma difere de *A. iridaceus* (espécie morfológicamente mais próxima), podendo-se tratar de uma espécie nova dentro do complexo *A. serie Suffulti* sendo denominada *A. axilaris* C.A. Garcia.

A UT 3 também se diferenciou das demais entidades pela ocorrência de núcleos interfásicos arreticulados/semi-reticulados e ocorrência de cromatina condensada nas extremidades dos cromossomos. Esta forma, apesar de próxima à *A. iridaceus*, parece enquadrar-se melhor na descrição do tipo de *A. hagenbeckianus* var. *pratensis* G.A. Black. Os resultados obtidos nesta análise somados aos obtidos nas análises anteriores permitem-nos sugerir um novo status para esta entidade: *A. pratensis* C.A.Garcia.

A UT 4 tem um cariótipo semelhante ao de *A. iridaceus*, já que ambas possuem  $2n=20$  com  $5M+5sm$ , núcleos arreticulados (variando na quantidade de cromocentros), prometáfase mostrando condensação heterogênea dos cromossomos, sendo esta última, característica singular a estes dois táxons. Além disso, ambas entidades compartilham o hábito cespitoso congesto, filotaxia pseudoequitante, inflorescência pseudoverticilada, o habitar campos semi-úmidos com solo argiloso e mesmo padrão da epiderme da pálea. Assim é possível que a UT 4 seja uma variedade de *A. iridaceus* T. Rojas. Como foi encontrada mais uma característica diagnóstica, escavações na ráquis onde se alojam as espiguetas sugerimos que este táxon seja denominado *A. iridaceus* T. Rojas var. *escavatus* C.A. Garcia.

*Axonopus pressus* possui cariótipo semelhante ao apresentado por *A. axilaris* com núcleos interfásicos arreticulados, sem cromocentros evidentes, contudo divergem quanto à fórmula cariotípica, sendo  $5M+5sm$  para *A. pressus* e  $3M+7sm$  para *A. axilaris*. A análise por hibridação genômica *in situ* mostrou que o DNA genômico de *A. pressus* encontrou homologia em parte dos cromossomos de *A. ramboi*, sugerindo que *A. pressus* seja um de seus parentais. Apesar da divergência na morfologia do cariótipo, há muitas semelhanças morfológicas que sustentam tal inferência. Ambas incluem plantas robustas com hábito cespitoso difuso, rizomas leptomórficos e inovações extravaginais que crescem a certa distância da planta-mãe, filotaxia pseudoequitante, inflorescência pseudoverticilada, espiguetas oblongo-elípticas e apresentam células da epiderme da pálea largas com lobos longos, estreitos de terminações largas.

O bandeamento CMA<sub>3</sub>/DAPI mostrou completa falta de homologia entre as entidades analisadas, indicando que, juntamente com os dados demonstrados no bandeamento C, sejam, provavelmente, causas indiretas da diferenciação fenotípica entre elas, sugerindo também serem fatores responsáveis indiretos pela

ausência de fluxo gênico, mantendo a individualidade desses táxons que a exemplo de *A. axilaris* e *A. pratensis* compartilham a mesma área de ocorrência.

A hibridação *in situ* com a sonda de DNAr 45S mostrou sempre dois sinais terminais em todas as formas diplóides analisadas e quatro sinais no poliplóide, ou seja, um número de sítios de DNAr dobrado, quando todo o genoma foi dobrado. Esta constância no número de sítios, juntamente com a constância na fórmula cariotípica e no tamanho cromossômico podem ser indícios de que *A. serie Suffulti* seja um grupo monofilético com poliploidia recente. Além disso, a ocorrência de oito tetraplóides em São Gabriel, no sul do estado do Rio Grande do Sul (Hickenbick *et al.*, 1975) e de pelo menos um, *A. ramboi*, nos Campos de Cima da Serra, com ampla distribuição em direção ao Paraná, bem como a concentração de diplóides na faixa da Depressão Central pode indicar que esta região seja um centro de especiação de *A. serie Suffulti* no sul do país. A preferência desses tetraplóides pela região do domínio mesotérmico e sua similaridade morfológica com *A. argentinus*, cuja distribuição abrange também os campos úmidos do Uruguai e a região mesopotâmica da Argentina, pode ser um indício de suas relações com essa espécie. Porém, com respeito a *A. argentinus*, ainda não foi realizada análise citogenética. Segundo as características morfológicas apresentadas por Hickenbick *et al.* (1975) para as formas tetraplóides “F” e “G”, esta última coletada em São Gabriel, ambas podem pertencer à *A. argentinus*.

O fato de ocorrerem mais diplóides em uma área mais ampla de distribuição, com genoma constituído de um grande número de sítios de DNA altamente repetitivo, favorece a hipótese de que estes sejam possivelmente híbridos originados primeiro, a partir de poliplóides, pelo menos apomíticos facultativos e que, mais recentemente, deram início a um novo ciclo de poliploidia, visto que o nível de ploidia mais alto encontrado na série até o

momento, é o tetraplóide. Há grande similaridade morfológica entre certas espécies poliplóides de *A. serie Axonopus* como, por exemplo, *A. affinis* Chase e *A. polystachyus* G.A. Black, ambas de comportamento meiótico normal (Hickenbick *et al.*, 1975) e *A. serie Suffulti*. É interessante notar que no estudo de Hickenbick *et al.* (1975), os diplóides da série *Suffulti* mostraram meiose normal e uma frequência relativamente alta de grãos de pólen possivelmente não funcionais. Os tetraplóides mostraram anormalidades meióticas pouco acentuadas e muito similares, indicando que a diferenciação cariotípica é recente.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- BLACK G.A. 1963.** Grasses of the genus *Axonopus*. *Advancing Front. Pl. Sci.* 5: 1-186.
- CUADRADO, A. & JOUVE, N. 1994.** Mapping and organization of highly repeated DNA sequences by means of simultaneous and sequential FISH and C-banding in 6x-*Triticale*. *Chrom. Rev.* 2: 231-238.
- DAVIDSE, G. & POHL, R.W. 1972.** Chromosome numbers and notes on some Central American grasses. *Can. J. Bot.* 50: 273-283.
- DOYLE, J.J. & DOYLE, J.L. 1987.** A rapid DNA isolation procedures for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin of the Botanical Society of America* 19: 11-15.
- GERLACH, W.L. & BEDBROOK, J.R. 1979.** Cloning and characterization of ribosomal RNA from wheat and barley. *Nucleic Acids Research* 7: 1869-1885.
- GLEDHILL, D. 1962.** Biosystematic studies of the *Axonopus compressus* complex: a new subspecies from West Africa. *Phytomorphology* 12: 412-418.
- GLEDHILL, D. 1966.** Cytotaxonomic revision of the *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. Complex. *Boletim da Sociedade Broteriana* 49: 125-147.
- HESLOP-HARRISON, J.S.; SCHWARZARCHER, T.; ANAMTHAVAT-JONSSON, K.; LEITCH, A.R.; SHI, M. & LEITCH, I.J. 1991.** *In situ* hybridization automated chromosome denaturation. *Technique* 3: 106-109.



- HICKENBICK, M.C.M.; VALLS, J.F.M.; SALZANO, F.M. & FERNANDES, M.I.B.M. 1975.** Cytogenetic and evolutionary relationships in the genus *Axonopus* (Gramineae). *Cytologia* 40: 185-204.
- PARODI, L.R. 1938.** Gramineas austroamericanas nuevas o criticas. *Notas Mus. La Plata* 3: 13-33.
- SCHWARZACHER, T.; AMBROS, P. & SCHWEITZER, D. 1980.** Application of Giemsa banding to orchid karyotype analysis. *Plant. Syst. Evol.* 134: 293-297.
- TAKAHASHI, C.; LEITCH, I.J. ; RYAN, A.; BENNETT, M.D. & BRANDHAM, P.E. 1997.** The use of genome *in situ* hybridization (GISH) to show transmittion of recombinant chromosomes by a partially fertile bigeneric hybrid, *Gasteria lutzii* x *Aloe aristata* (Aloaceae), to its progeny. *Chromosoma* 105: 342-348.
- TAKAHASHI, C.; MARSHAL, J.A.; BENNETT, M.D. & LEITCH, I.J. 1999.** Genomic relationships between maize and its wild relatives. *Genome* 42: 1201-1207.

## Delimitação das Espécies de *Axonopus* serie *Suffulti* G.A. Black (Poaceae: Paniceae) Ocorrentes no Brasil

### 1. Introdução

Espécies são linhagens cujo genoma possibilite a expressão e a manutenção da continuidade de características morfológicas, nem sempre únicas, mas que, preservando sua identidade, garantam às mesmas o sucesso reprodutivo no ambiente em que se estabeleceram, independente de outra linhagem ou de seus parentais (Wiley 1981, de Queiros 1992). Uma população de uma espécie pode estar geograficamente isolada de outra população da mesma espécie, contudo, há uma identidade morfológica e ecológica que as une. Igualmente, duas espécies podem ser reconhecidas num mesmo habitat por seus atributos morfológicos singulares.

*Axonopus* serie *Suffulti* reúne, atualmente, 18 espécies e seis variedades que demonstram especificidade nas preferências geoecológicas e que ocorrem sempre em pequenos agregados populacionais. Em função das relações genômicas ainda pouco esclarecidas na categoria, esse número ainda pode sofrer alteração.

As primeiras espécies da série descritas para o Brasil foram *A. suffultus* Mikan na obra de Trinius (1821) e *A. pressus* por Nees (descrição original) na obra de Steudel (1855). Ambas ainda figuravam como *Paspalum suffultum* e *Paspalum pressum* respectivamente. Na *Flora Brasiliensis*, Döll (1877) sinonimizou sob *Paspalum scoparium* Flügge, além das espécies citadas, outras como *P. leptostachyum* HBK, *Agrostis polydactyla* Salzmann e *P. polydactylon* Steud., talvez por todas elas terem em comum o antécio superior castanho.

Parodi (1938) citou *A. argentinus* var. *glabriflorus* (exemplar Araújo 175) e supôs a ocorrência de *A. argentinus* var. *genuinus*. Araújo (1941, 1942), citou *A. argentinus*, *A. iridaceus* e *A. suffultus*. Rambo (1954) citou *A. suffultus*.

Dedecca (1956) foi o autor da primeira monografia de *Axonopus* para o Brasil descrevendo 38 espécies, dentre elas *A. argentinus*, *A. polydactylus*, *A. pressus* e *A. suffultus*. Apesar de não incluir *A. arcuatus*, por considerá-la “pouco conhecida e aguardando estudos posteriores para ser considerada válida ou não”, mencionou sua ocorrência no Rio de Janeiro e em Santa Catarina e reconheceu sua semelhança com *A. suffultus*.

Sete anos mais tarde, Black (1963) reconheceu em *A. sect. Axonopus* Chase um conjunto de espécies caracterizado por apresentar plantas perenes com rizomas ou estolões, bainhas conduplicadas, ráquis com ou sem tricomas rijos situados na altura da base dos pedicelos e antécios superiores castanhos e lustrosos, denominando-o *Axonopus* serie *Suffulti*. Naquele momento, esse grupo incluía ao todo 20 espécies e 10 variedades, sendo que 12 espécies e 10 variedades ocorriam no Brasil. A partir de então, pouco progresso foi feito no sentido de esclarecer a taxonomia da série.

## 2. Materiais e Métodos

Esta revisão foi baseada na literatura, revisão de herbários e coletas nas regiões Centro-Oeste, Nordeste, Sudeste e Sul do Brasil. A abreviatura dos autores das espécies seguiu o modelo de Brummit & Powell (1992). As citações de *Opus Princeps* foram feitas de acordo com Stafleu & Cowan (1976-1988), e as citações dos periódicos, de acordo com Bridson & Smith (1991). Foram incluídas em sinonímia, além dos basionimos, apenas as espécies citadas para o Brasil, cujos tipos foram vistos. As descrições das espécies novas não estão

acompanhadas da diagnose, pois este trabalho ainda não é uma publicação válida. Os estados de procedência do material examinado aparecem em ordem alfabética.

## 2.1. Revisão de herbários

Foram feitas consultas às coleções de *Axonopus* e dos materiais indeterminados na categoria família, depositados nos principais herbários do país onde as coletas em áreas campestres tiveram grande ênfase. Os tipos das espécies de *A.* serie *Suffulti* depositados em herbários internacionais foram vistos pessoalmente ou por imagens digitalizadas. O quadro 1 apresenta a relação dos herbários depositários dos materiais examinados com a respectiva indicação da categoria de contato com os mesmos. As siglas dos herbários estão de acordo com Holmgren *et al.* 1990. Os exemplares-tipo examinados foram indicados por “!”, sendo também feita referência aos vistos por imagem.

### Quadro 1. Herbários depositários dos materiais examinados

(Categorias de contato com o material: **V** = visita; **E** = empréstimo; **I** = imagem; **T** = tipo)

<b>NOME DA INSTITUIÇÃO</b>	<b>SIGLA</b>	<b>CATEGORIA</b>
Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem	<b>B</b>	<b>I</b>
Universidad de Buenos Aires	<b>BAA</b>	<b>V</b>
Fundação Estadual de Pesquisa Agropecuária – Porto Alegre – RS	<b>BLA</b>	<b>V</b>
EMBRAPA Recursos Genéticos e Biotecnologia – CENARGEN – DF	<b>CEN</b>	<b>V</b>
Herbário Barbosa Rodrigues – Itajaí – SC	<b>HBR</b>	<b>V</b>
Instituto Agrônômico de Campinas	<b>IAC</b>	<b>V</b>
Embrapa Amazônia Oriental – Belém – PA	<b>IAN</b>	<b>E</b>
Universidade Federal do Rio Grande do Sul – Porto Alegre – RS	<b>ICN</b>	<b>V</b>
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – Manaus – AM	<b>INPA</b>	<b>E</b>
Museu Paraense Emílio Goeldi – Belém – Pará	<b>MG</b>	<b>E</b>
Universidade Federal do Rio de Janeiro	<b>R</b>	<b>V</b>
Jardim Botânico do Rio de Janeiro	<b>RB</b>	<b>V</b>
Instituto de Botânica – São Paulo – SP	<b>SP</b>	<b>V</b>
Universidade de São Paulo	<b>SPF</b>	<b>V</b>
Universidade Estadual de Campinas	<b>UEC</b>	<b>V</b>
Smithsonian Institution – Washington – DC	<b>US</b>	<b>I</b>

## 2.2. Viagens de coleta e atividades no campo

Os locais de coleta foram escolhidos com base nas informações contidas nas etiquetas dos materiais examinados. Deu-se preferência às localidades de origem do material-tipo e áreas vizinhas, visando-se obter maiores aproximações nas análises. Quanto ao período de coleta deu-se nos anos de 2004, 2005 e 2006, sempre entre os meses de novembro a abril, época em que a maioria das espécies de *Axonopus* florescem. O material foi coletado e tratado segundo as normas usuais, procurando incluir as variações encontradas nas populações, nas partes

vegetativas e reprodutivas. A tabela 1 apresenta os roteiros e períodos das viagens realizadas.

**Tabela 1. Roteiros e períodos das viagens realizadas**

Região	Estado	Área Geográfica	Localidades	Período
SUL	RS	Campos de Cima da Serra	Cambará do Sul, S. Francisco de Paula, Bom Jesus, Vacaria	janeiro/2006, novembro/2006
		Serras do Sudeste Depressão Central Litoral	Caçapava do Sul Bagé, Porto Alegre Osório, Rio Grande	março/2005, março/2005 fevereiro/2005,
	PR	Noroeste Sul	Quatro Barras Palmas	março/2005 novembro/2006
SUDESTE	SP	Central Serra do Mar	Santa Eudóxia Itanhahém	novembro/2006 janeiro/2005
	MG	Centro Cadeia do Espinhaço	Carrancas Santana do Riacho, Diamantina	junho/2004 dezembro/2006 janeiro/2004
	RJ	Região dos Lagos	Ponta Negra, Jaconé	janeiro/2007
NORDESTE	BA	Chapada Diamantina	Lençóis	julho/2006
CENTRO-OESTE	MS	Pantanal	Corumbá	abril/2005

### 3. Tratamento Taxonômico

#### *Axonopus P. Beauv.*

**Plantas** anuais ou perenes, cespitosas, freqüentemente com rizomas, ou estoloníferas, colmos achatados a cilíndricos, prefoliação conduplicada ou convoluta. **Bainhas** foliares glabras ou pilosas, colo raramente com lígula externa; lâminas lineares ou linear-lanceoladas, base reta ou arredondada, ápice agudo a obtuso; lígula membranoso-ciliolada. **Inflorescência** com 2-muitos

ramos unilaterias espiciformes, conjugados até pseudoverticilados. **Espiguetas** unifloras, 2 antécios; gluma e pálea inferiores ausentes; lema inferior adaxial; antécio superior papiloso, castanho ou estramíneo. Estames 3. **Cariopse** elipsóide.

### Chave para as seções de *Axonopus*

1. Ráquis e espiguetas sem tricomas tuberculados.....*A. sect. Axonopus*
- 1'. Ráquis e, às vezes, as espiguetas hispido-tuberculados.
  2. Ráquis com tricomas dourados localizados na margem e na base dos pedicelos..... *A. sect. Cabrera*
  - 2'. Ráquis com tricomas alvos localizados na margem e nas espiguetas .....*A. sect. Lappagopsis*

### Chave para as séries de *Axonopus sect. Axonopus* G.A. Black

1. Gluma com margem longo-ciliada, tricomas pectinados; lema inferior glabro ou esparsamente piloso.....*A. serie Fastigiati*
- 1'. Gluma com margem glabra ou ciliada, tricomas nunca pectinados; lema inferior semelhantemente glabros ou pilosos.
  2. Espiguetas com glumas e lemas inferiores com mais de duas nervuras conspícuas distribuídas em sua superfície.....*A. serie Barbigeri*
  - 2'. Espiguetas com duas nervuras laterais conspícuas, ocasionalmente mais de duas, estas porém inconspícuas.
    3. Ráquis 0,2-0,4mm larg.....*A. serie Capillares*

3'. Ráquis 0,5-0,7mm larg.

4. Antécio superior estramíneo.....*A. serie Axonopus*

4'. Antécio superior castanho.....*A. serie Suffulti*

***Axonopus serie Suffulti* G.A. Black**, Advancing Front. Pl. Sci. 5: 1-186. 1963.

*Axonopus suffultus* (Mikan ex Trin.) Parodi, Notas Museo La Plata, Bot. 3: 23. 1938.

Basiônimo: *Paspalum suffultum* Mikan ex Trin. in Sprengel, Neue Entd. 2:46. 1821.

Tipo: Brasil, *col. Mikan* (lectótipo: LE, aqui designado).

**Plantas** cespitosas difusas ou congestas, com rizomas paquimórficos ou leptomórficos; colmos achatados, menos freqüentemente subcilíndricos ou cilíndricos; inovações extravaginais, quando presentes, falciformes, estoloniformes ou ascendentes, às vezes são estolhos verdadeiros; prefoliação conduplicada, folhagem equitante ou pseudoequitante, rígida ou subrígida; colo evidente ou não, flexível ou não, raramente apresentando lígula externa. **Bainhas** conduplicadas; lâminas lineares, quilhadas, agudas a obtusas, base reta, expandida ou não, mais estreita, mesma largura ou mais larga que o ápice da bainha; lígula de inserção convexa ou retilínea, raramente côncava. **Inflorescência** fasciculada ou pseudoverticilada, corimbiforme ou não, 4-muitos ramos, alternos, ascendentes ou divergentes; ráquis com tricomas alvos e rijos freqüentemente presentes, na altura da base dos pedicelos. **Espiguetas** oblongas a elipsóides, agudas a obtusas gluma e lema inferior 2-nervados, nervuras laterais conspícuas, raramente mais de duas, estas inconspícuas; antécio superior castanho. **Anteras** vináceas 1,2-1,5mm compr. **Cariopse** raramente vista.



### Chave para as espécies de *A. serie Suffulti* ocorrentes no Brasil

1. Ráquis com tricomas rijos na base das espiguetas ausentes; antécio superior medindo  $3/5$  do comprimento da espiguetta.....11. *A. leptostachyus*
- 1'. Ráquis com tricomas rijos na base das espiguetas presentes ou caducos na maturação dos antécios; antécio superior medindo  $3/4$  até igual ao comprimento da espiguetta.
2. Plantas com folhas equitantes.
  3. Hábito cespitoso difuso; folhas de aspecto flabeliforme.
    4. Plantas estoloníferas.....1. *A. arenarium*
    - 4'. Plantas não estoloníferas.
      5. Folhas arqueadas; ráquis com tricomas na base das espiguetas, quando presentes, nunca ultrapassando a metade do comprimento das mesmas.....18. *A. suffultus*
      - 5'. Folhas ascendentes; ráquis com tricomas na base das espiguetas, quando presentes, ultrapassando o comprimento das mesmas.....7. *A. flabelliformis*
  - 3'. Hábito cespitoso congesto; folhas nunca flabeliformes.
    6. Planta glauca na base, plurifolia; inflorescência com até 12 ramos .....13. *A. paraguayensis*
    - 6'. Planta não glauca, paucifolia; inflorescência com até 25 ramos .....14. *A. polydactylus*
- 2'. Plantas com folhas pseudoequitantes (equitantes nos nós inferiores e dísticas nos superiores).
  7. Inflorescências fasciculadas.
    8. Plantas com inovações extravaginais estoloniformes; ápice do antécio superior comoso.....5. *A. comosus*

- 8'. Plantas com inovações extravaginais, quando presentes, não estoloniformes.
9. Inovações extravaginais ausentes; lígula de inserção côncava.....6. *A. concavus*
- 9'. Inovações extravaginais presentes; lígula de inserção convexa.
10. Rizomas leptomórficos delgados, cutinizados; lâminas não divergentes; inflorescências sempre terminais.....  
.....2. *A. argentinus*
- 10'. Rizomas leptomórficos espessados, não cutinizados; lâminas divergentes; inflorescências terminais e axilares  
..... 3. *A. axilaris*
- 7'. Inflorescências pseudoverticiladas.
11. Ramos não corimbiformes.....17. *A. ramboi*
- 11'. Ramos corimbiformes.
12. Inovações extravaginais com desenvolvimento inicial a partir de catafilos escamiformes equitantes.
13. Folhas glaucas, glabras ou pilosas, mas não hirsutas, lâminas com ápice subagudo.....15. *A. pressus*
- 13'. Folhas não glaucas, hirsutas; lâminas com ápice agudo  
.....8. *A. hirsutus*
- 12'. Inovações extravaginais, quando presentes, com desenvolvimento inicial a partir de catafilos escamiformes não equitantes.
14. Plantas com colmos cilíndricos; lâminas com ápice acuminado.....9. *A. boehnei*

- 14'. Plantas com colmos achatados; lâminas com ápice subagudo.
15. Plantas com folhas de crescimento irregular, às vezes patentes, as basais alcançando menos da metade da altura da planta.....16. *A. pratensis*
- 15'. Plantas com folhas de crescimento regular, nunca patentes, as basais alcançando metade ou mais da metade da altura da planta.
16. Hábito cespitoso difuso.....  
.....12. *A. aff. paraguayensis*
- 16'. Hábito cespitoso congesto.
17. Folhas cartilaginosas; base da lâmina tão larga quanto a bainha; inflorescência com ramos ascendentes.....4. *A. cartilagifolius*
- 17'. Folhas cartáceas; base da lâmina mais estreita que a bainha; inflorescência com ramos divergentes.....10. *A. iridaceus*

1. *Axonopus arenarium* C.A. Garcia, sp. nov.

Tipo: Brasil, Rio Grande do Sul, Osório, Balneário Atlântida, C.A. Garcia, Welker & Schneider 150 (holótipo: SPF, aqui designado).

Fig. 1A-E

**Plantas** 50-70cm alt., cespitosas difusas, sistema subterrâneo vertical, lignificado, longo, ca. 10-20cm compr., que produzem estolhos, colmos achatados, entrenós glabros, folhagem rígida, lisa, equitante, flabeliforme, não glauca, folhas basais alcançando mais da metade da altura da planta, inovações extravaginais crescendo à curta distância da planta-mãe. **Bainhas** foliares 8-10mm larg., conduplicadas, glabras, com tricomas submarginais só na porção distal, de ambos os lados; colo marcado por uma delgada linha castanha não chegando até a nervura mediana, sem lígula externa, glabro, não flexível; lígula 0,2mm compr., membranoso-ciliolada, inserção convexa, quase retilínea; lâminas 30-40cm compr., 6-8mm larg., ascendentes, glabras em ambas as faces, margens ciliadas na base, base expandida, mais estreita que o ápice da bainha, ápice subagudo. **Inflorescência** fasciculada, 14-17cm compr. terminal, ramos 12-16, alternos, ascendentes; ráquis 0,5mm larg., margens inconspicuamente escabras, entrenós 2mm compr., tricomas na altura da base dos pedicelos, não ultrapassando a metade do comprimento da espiguetas; pedicelos 0,2mm compr. **Espiguetas** 2,0-2,2mm compr., 0,8-1,0mm larg., oblongo-elípticas, subagudas, glabras; gluma superior e lema inferior iguais, 2-nervados; antécio superior 2,0-2,2mm compr., 0,8-1,0mm larg., mesmo comprimento da espiguetas, ápice obtuso. **Cariopse** não vista.

Material examinado: **RIO GRANDE DO SUL, Osório**, entrada do Balneário Atlântida, col. *C.A. Garcia, Welker & Schneider 150*, 15.VI.2006 (**SPF**); col. *J.F.M.Valls et al. 2636*, 06.III.1973 (**CEN 4087**).

Espécie que guarda afinidades com *A. argentinus* na forma da inflorescência e com *A. pressus* no aspecto geral do hábito, forma da espiguetta e na forma das células da epiderme da pálea. Diferencia-se, entretanto de *A. argentinus* pela filotaxia equitante e flabeliforme, pela ausência de rizomas leptomórficos delgados cutinizados, pelas lâminas com ápice subagudo e pela inflorescência pseudoverticilada. Quanto a *A. pressus*, diferencia-se por não apresentar filotaxia pseudoequitante (equitante nos nós inferiores e dística nos superiores), pela ausência das asperezas na folha e das inovações extravaginais de crescimento inicial a partir de catafilos imbricados e equitantes. A análise citogenética desta espécie mostrou cromossomos com extremidades descondensadas, situação não observada nas demais espécies estudadas. Cresce em dunas produzindo estolhos a partir de uma longa estrutura subterrânea lignificada, lembrando um xilopódio, ainda não identificada, como estratégia adaptativa em resposta ao movimento dos montes de areia. É provável que floresça de novembro a junho. As populações são relativamente frequentes, com crescimento vegetativo profícuo ao final do período de floração. O local foi visitado em junho de 2005 e novembro de 2006 e pôde-se verificar, nesta última visita, que o sistema subterrâneo característico dessa espécie não estava presente e os estolhos eram mais visíveis que os próprios céspedes. Estes se encontravam em plena floração.

2. *Axonopus argentinus* Parodi, Notas Mus. La Plata, Bot. 3:23. 1938.

Tipo: Concordia, Entre Rios, Argentina, janeiro, 1922, L.R. Parodi 4649 (holótipo: BAA!).

Tipo da variedade: *Axonopus argentinus* var. *glabriflorus*, Montevideo, Salto, Uruguai, janeiro, 1937, G. Orihuela 60 (BAA!).

Fig. 2A-F

**Plantas** 0,50-1m alt., rizomas leptomórficos, delgados, cutinizados, colmos achatados, entrenós glabros; folhagem subrígida, lisa, pseudoequitante, glauca ou não, folhas basais não alcançando a metade da altura da planta, inovações extravaginais falciformes, crescendo a certa distância da planta-mãe, algumas vezes como estolhos. **Bainhas** foliares 0,8-1,0cm larg., glabras, margem ciliada em toda a extensão ou só na porção distal, tricomas não tuberculados; colo marcado por uma cicatriz castanha ou amarelada, em forma de cunha a partir das margens, não alcançando a nervura mediana, sem lígula externa, piloso ou glabro, geralmente flexível; lígula 0,5mm compr., membranoso-ciliolada, inserção convexa, quase retilínea; lâminas 10-35cm compr., 6-8mm larg., ascendentes, não divergentes, pilosas na face adaxial, tricomas contornando a nervura mediana, dobradas ou planas, margens escabras, esparsamente ciliadas, tricomas tuberculados, base discretamente arredondada, pouco mais estreita que a bainha, ápice obtuso. **Inflorescência** em geral, longamente exserta, fasciculada, 9-17cm compr., terminal, ramos 4-13, alternos, ascendentes; ráquis 0,6-0,7mm larg., faces pubérulas, margens escabriúsculas, entrenós 2,5mm compr., tricomas situados na altura da base dos pedicelos não ultrapassando a metade do comprimento da espiguetas; pedicelos 0,1-0,3mm compr. **Espiguetas** 2,0-2,5mm compr., 1mm larg., oblongo-elípticas, obtusas ou subagudas; gluma superior e lema inferior iguais, 2-nervados, glabros ou pilosos, tricomas ao longo das nervuras; antécio

superior 2,0-2,5mm compr., 1mm larg., mesmo comprimento da espiguetta, ápice obtuso. **Cariopse** não vista.

Material examinado: **ARGENTINA**: caminho de Reconquista a Dr. Barros Pazos, *col. Maria M. Job 760*, 01.II. 1936 (**SP** 38815). **Corrientes**: Dept. Murubucuya, Estancia de Santa Maria, *col. Troels Myndel Pedersen 5876*, 18.III.1961 (**RB** 260669).

**URUGUAI**: Lavalleja Dept. Villa Serrana, *col. Millot 732*, 26.XI.1961 (**SP** 98520).

**BRASIL**: **PARANÁ**: **Palmas**, Sete Butieiros, *col. G. Hatschbach 30766*, 20.XI.1972 (**MBM** 23357). **RIO GRANDE DO SUL**: Alegrete, posto velho, *col. Barreto*, 10.XII.1955 (**BLA** 1317); **Butiá**, BR 290, km 79,9, *col. J.F.M. Valls & A. Barcelos 2922*, 19.XI.1973 (**ICN** 24682); **Esmeralda**, Estação Ecológica de Aracuri, *col. S. Miotto*, 12.XII.1982 (**ICN** 64917); **Montenegro**, *col. A. Araújo 102*, XI. 1932 (**BAA**); **Pelotas**, *col. M.H. Hemrich*, 07.III.1956 (**ICN** 68834); **Piratini**, após a ponte na saída da cidade para Pinheiro Machado, *col. J.F.M. Valls et al. 14904*, 16.XI.2003 (**CEN** 51183); **Porto Alegre**, Morro Santana, *col. C.A. Garcia & Welker 120*, III.2005 (**SPF**), *col. H. Longhi-Wagner & Welker 9929*, 04.I.2006 (**ICN** 142392); **Quaraí**, BR 290, km 89, *col. J.F.M. Valls et al. 4266*, 18.XII.1978 (**CEN** 5291); km 515 da rodovia Quaraí à BR 290 pelo Cerro Jaraú, 30° 21' 08" S e 56° 27' 24" W, *col. J.F.M. Valls et al.* 18.XI.2003 (**CEN** 51201); **Santo Ângelo**, S. João Velho, s/col., 16.XI.1976 (**MBM** 11498); **São Francisco de Assis**, rodovia S. Francisco-Alegrete, 10km após S. Francisco, *col. J.F.M. Valls et al. 3059*, 06.XII.1973 (**CEN** 3977); **São Gabriel**, Estação Experimental de Forragem, *col. Barreto*, 07.XII.1955 (**BLA** 1264); **São Jerônimo**, Polo Carboquímico, campo a 4km após a Fazenda Flor do Conde, *col. T. Strehl 518*, 15.XII.1982 (**CEN** 7664); **São Leopoldo**, *col. J. Dutra 466b*, XI.1920 (**ICN** 14466); **São Sebastião do Caí**, *col. Araújo 175*, XII.1934 (**BAA** 301); São Simão,

depósito de remonta **Vacaria**, rodovia Vacaria-Lagoa Vermelha, km 61, *col. J.F.M. Valls* 75, 28.XII.1966 (ICN). **SANTA CATARINA: Laguna**, em restinga, *col. H. Longhi-Wagner* 8027, III.2002 (ICN 122914)

Espécie que floresce no período compreendido entre novembro e março. Ocorre em campos úmidos ou semi-úmidos na Argentina, sul do Brasil, Paraguai e Uruguai, em solos argilosos ou pedregosos. Segundo Rosengurtt *et al.* (1970) é de valor forrageiro. Seu rizoma delgado e cutinizado, juntamente com a inflorescência fasciculada, paucirracemosa e lâminas obtusas são suas principais marcas de identificação. Possui afinidades anatômicas com algumas formas ou espécies do sul do país. Seu hábito cespitoso difuso, com inovações extravaginais falciformes, crescendo a certa distância da planta-mãe lembram também *A. pressus*. Seu cariótipo é ainda desconhecido.

A forma cujas espiguetas são glabras coincide com a ocorrência de estolhos extravaginais. A preferência ecológica por campos pedregosos, com solos mais drenados pode explicar a presença dessa estratégia. Por tais razões a variedade *A. argentinus* var. *glabriflorus* Parodi foi mantida no presente trabalho. Black (1963) sinonimizou essa variedade sob *A. suffultus*, examinando apenas um fragmento da ráquis do que parece ter restado do holótipo desta. Considerando apenas as medidas tomadas desse fragmento, outras espécies também poderiam ser aí sinonimizadas. Os registros de coleta dessa variedade são os de Butiá, Esmeralda, Montenegro, Piratini, Quaraí, Santo Ângelo, São Gabriel, São Sebastião do Caí e Vacaria. O material citado para as demais localidades pertence à *A. argentinus* Parodi var. *argentinus* G.A. Black. *A. argentinus* var. *glabripes* Parodi, variedade cujos tricomas rijos da ráquis, localizados na base dos pedicelos estão ausentes, não possui registro de ocorrência no Brasil, nos herbários visitados. A menção de Black (1963) à ocorrência dessa variedade em Corumbá (MS) pode



estar equivocada. A referência a uma planta robusta com inovações flabeliformes está em desacordo com a forma típica da espécie. Plantas desse tipo foram encontradas na região citada, porém pertencem à *A. pressus*. Parodi (1938) coletou esta variedade em Santa Fé, Argentina, associada à variedade típica, o que sugere ser *A. argentinus* var. *glabripes* uma forma com os tricomas na base da espiguetas ausentes ou caducos, característica também encontrada em populações de *A. pressus*.

### Chave para as variedades de *A. argentinus* ocorrentes no Brasil

1. Plantas com inovações extravaginais falciformes; espiguetas pilosas.....*A. argentinus* var. *argentinus*
- 1'. Plantas cujas inovações extravaginais são estolhos; espiguetas glabras .....*A. argentinus* var. *glabriflorus*

### 3. *Axonopus axilaris* C.A. Garcia, sp. nov.

Tipo: Brasil, Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Morro Santana, C.A. Garcia & Welker 140 (holótipo: SPF, aqui designado).

Fig. 1F-H

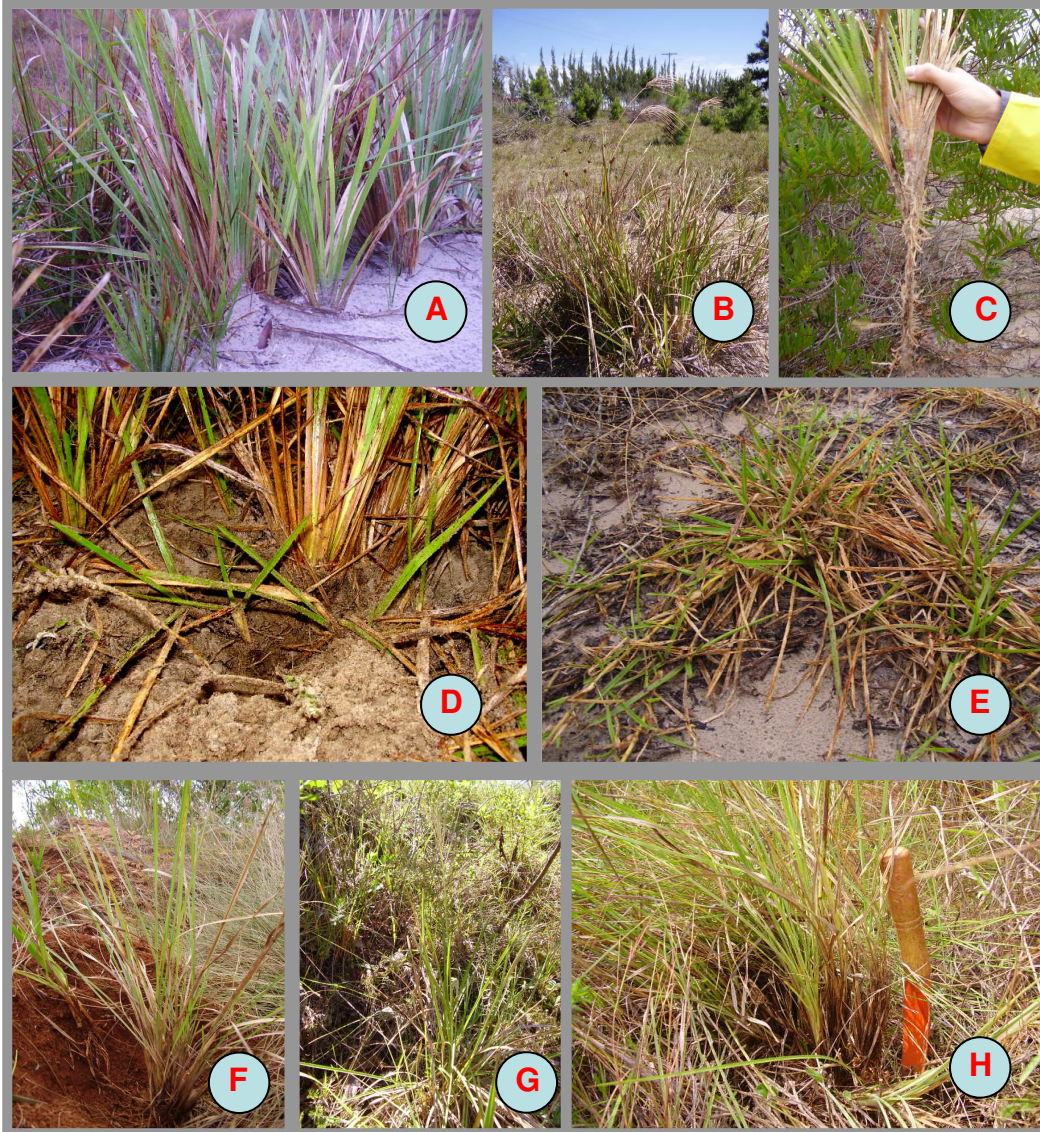
**Plantas** 0,7-1,0m alt., rizomas leptomórficos, espessados, não cutinizados, colmos achatados, entrenós glabros; folhagem subrígida, lisa, pseudoequitante, não glauca, folhas basais alcançando a metade da altura da planta, inovações extravaginais falciformes, crescendo a certa distância da planta-mãe. **Bainhas** foliares 6mm larg., pilosas na porção distal, margem ciliada só na porção distal; colo marcado por uma cicatriz castanha em forma de cunha a partir das margens, não alcançando a nervura mediana, sem lígula externa, glabro, não flexível; lígula

0,2mm compr., membranoso-ciliolada, inserção convexa; lâminas 35-40cm compr., ca. 4mm larg., ascendentes, divergentes, glabras, dobradas ou planas, margem esparsamente ciliada, tricomas não tuberculados, base reta, discretamente expandida, mais estreita que a bainha, ápice agudo. **Inflorescência** fasciculada, 12-20cm compr., terminal e axilar, ramos 8-12, alternos, ascendentes; ráquis 0,5mm larg., sem escavações, faces glabras, margens escabriúsculas, entrenós 2mm compr., tricomas situados na altura da base dos pedicelos não ultrapassando a metade do comprimento da espiguetas; pedicelos 0,1-0,2mm compr. **Espiguetas** 2mm compr., 0,8-1,0mm larg., elipsóides, obtusas, glabras; gluma superior e lema inferior iguais, 2-nervados; antécio superior 2mm compr., 1mm larg., mesmo comprimento da espiguetas, ápice obtuso. **Cariopse** não vista.

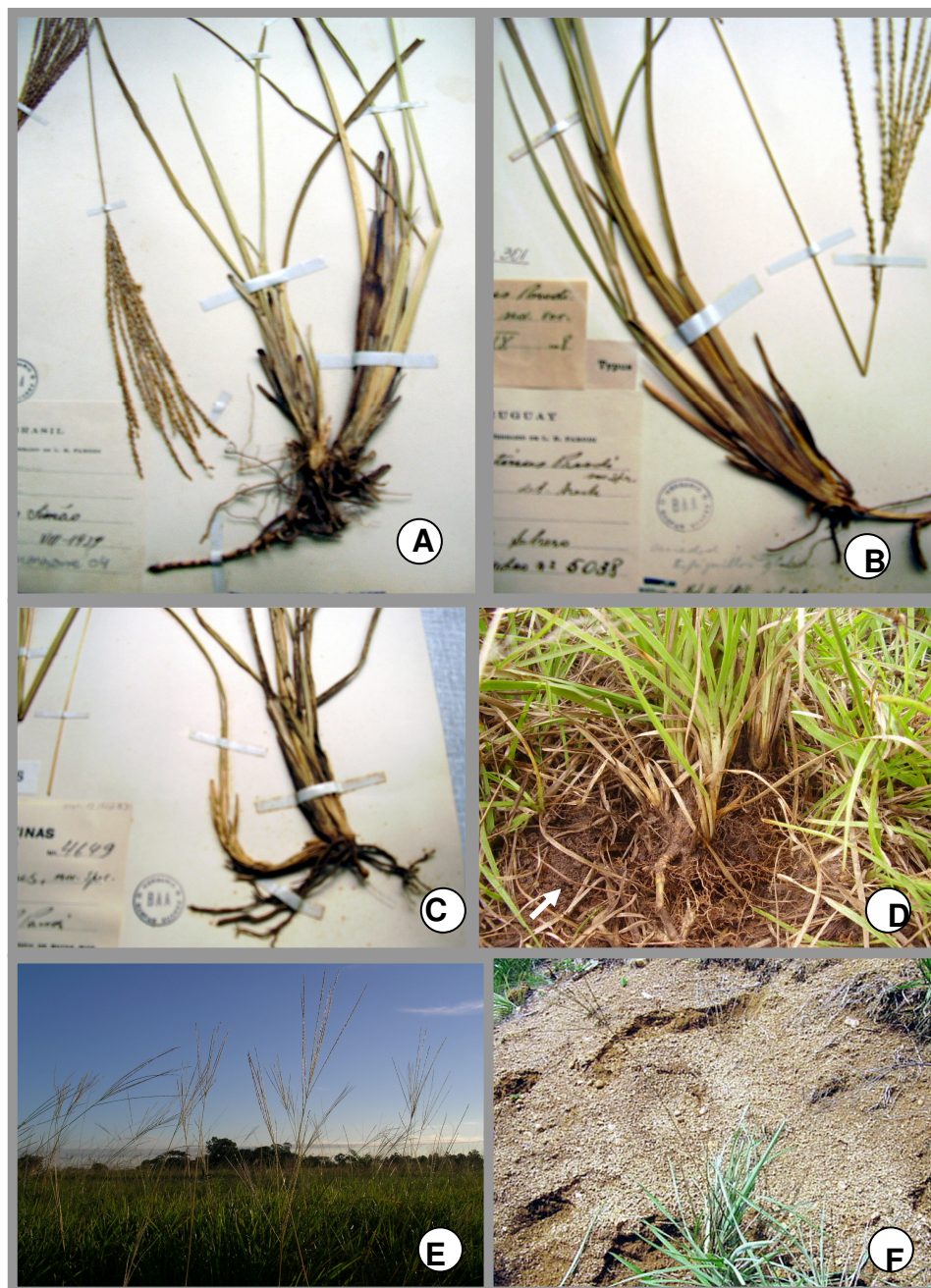
Material examinado: **RIO GRANDE DO SUL: Porto Alegre**, Morro Santana, col. *C.A. Garcia & Welker 140*, 03.III.2006 (SPF); Morro da Glória, *C.A. Garcia & Simonato 155*, 07.XI.2006 (SPF)

Essa espécie guarda afinidades com *A. argentinus* na forma da inflorescência, na forma de crescimento das inovações extravaginais, no padrão do mesofilo e no padrão celular da epiderme da pálea. No entanto, diferencia-se pela formação de inflorescências axilares e pelo rizoma leptomórfico espessado, não cutinizado. A análise citogenética por bandeamento C mostrou núcleos arreticulados sem cromocentros evidentes e cromossomos em com condensação proximal sem blocos de heterocromatina nas extremidades, exibindo, neste ponto, similaridade com *A. arenarius*. O bandeamento CMA<sub>3</sub>/DAPI mostrou núcleo unicamente com blocos de heterocromatina terminais ricos em CG, diferente de *A. iridaceus* que exibiu, em metáfase, heterocromatina terminal neutra em todos os cromossomos do complemento, exceto por um par contendo

apenas bandas terminais ricas em AT, de *A. ramboi* que exibiu blocos ricos em AT proximais e blocos de heterocromatina ricos em CG terminais e de *A. pratensis* que exibiu blocos de heterocromatina ricos em CG tanto terminais como proximais na maioria dos cromossomos. Cresce em campos de solos argilosos, pouco profundos e floresce entre novembro e fevereiro. Até o momento não há registro de coleta em outra região.



**Figura 1.** *A. arenarium*: Local - Osório (RS), em dunas; **A-B.** hábito; **C.** sistema subterrâneo produtor de estolhos; **D.** formação dos estolhos; **E.** estolho; *A. axilaris*: Local - Morro Santana, Porto Alegre (RS), em campo gramíneo, junto a afloramentos graníticos **F-H.** hábito.



**Figura 2. A. *A. argentinus* var. *argentinus***: exemplar de herbário coletado em São Simão (RS), destaca o rizoma leptomórfico delgado e as folhas basais não alcançando a metade da altura da planta (V. del Mazzo 8, BAA); **B. *A. argentinus* var. *glabriflorus***: exemplar de herbário coletado em Montevidéo (Uruguai), destaca o rizoma leptomórfico delgado e a inflorescência fasciculada (Orihuela 60, BAA); **C. *A. argentinus* var. *argentinus*** Concórdia (AR), destaca a inovação extravaginal falciforme (L.R. Parodi 4649, holótipo: BAA); **D. *A. argentinus* var. *argentinus***: Local - Morro Santana, Porto Alegre (RS): hábito, seta aponta o rizoma; **E. *A. argentinus* var. *argentinus*** Local - Concórdia (AR), inflorescências (foto: Osvaldo Morrone); **F. idem, figura D**, mostrando planta e destacando o solo.

4. *Axonopus cartilagifolius* C.A. Garcia, sp. nov.

Tipo: Brasil, Rio Grande do Sul, Porto Alegre, *C.A. Garcia & Welker 149* (holótipo: ICN, aqui designado).

Fig. 3A

**Plantas** ca. 50cm alt., rizomas paquimórficos, colmos achatados, entrenós glabros; folhagem rígida, cartilaginosa, lisa, pseudoequitante, glauca, vinácea na base, crescimento regular, nunca patentes, folhas basais alcançando mais da metade da altura da planta, inovações extravaginais ausentes. **Bainhas** foliares 8mm larg., glabras, margem glabra, conspicuamente quilhadas; colo marcado por uma cicatriz castanha, em forma de cunha a partir das margens, não alcançando a nervura mediana, sem lígula externa, glabro, não flexível; lígula 0,5mm compr., membranoso-ciliolada, inserção convexa, quase retilínea; lâminas 20-30cm compr., ca. 8mm larg., ascendentes, glabras, dobradas ou planas, margem glabra, base reta, tão larga quanto a bainha, ápice subagudo. **Inflorescência** pseudoverticilada, corimbiforme, curtamente exserta, ca. 10cm compr., terminal, ramos 8, alternos, ascendentes; ráquis 0,5mm larg., sem escavações, faces glabras, margens escabras, entrenós 2mm compr., tricomas situados na altura da base dos pedicelos não ultrapassando a metade do comprimento da espiguetas; pedicelos 0,3mm compr. **Espiguetas** 2mm compr., 0,8-1,0mm larg., elipsóides, subagudas, glabras; gluma superior e lema inferior iguais, 2-nervados; antécio superior 2mm compr., 0,8-1,0mm larg., mesmo comprimento da espiguetas, ápice obtuso. **Cariopse** não vista.

Material examinado: **RIO GRANDE DO SUL: Porto Alegre**, Morro Santana, campo de encosta, *col. C.A. Garcia & Welker 149*, 14.VI.2006 (ICN).

Esta espécie assemelha-se a *A. iridaceus*, conforme já demonstrado na análise multivariada, com a qual compartilha o hábito cespitoso congesto, com folhas glaucas e inflorescência pseudoverticilada. Entretanto, diferencia-se de *A. iridaceus* por possuir lâminas foliares com base tão larga quanto o ápice da bainha e inflorescências pouco exsertas. A inserção da lígula é quase retilínea, enquanto em *A. iridaceus*, esta é totalmente reta. Sua característica morfológica mais marcante é a folhagem cartilaginosa glabra e macia, com expressiva nervura na bainha, que continua na lâmina com a mesma expressão. Cresce próximo a *A. axilaris* e *A. argentinus*, no alto do Morro Santana, e na base deste, junto a *A. paraguayensis*. É notável também a coloração arroxeadada observada na base das plantas que crescem em ambas as áreas (Fig. 3A). Floresce, provavelmente, no fim do verão até o início do inverno. Diferenciando-se também nesse aspecto de *A. argentinus*, *A. axilaris* e *A. paraguayensis*, com as quais compartilha o mesmo habitat. Foi encontrada na fase final da floração.

##### 5. *Axonopus comosus* C.A. Garcia, sp. nov.

Tipo: Brasil, Bahia, Correntina, M.L. Fonseca *et al.* 482 (holótipo: SP, aqui designado).

Fig. 4A-C

**Plantas** ca. 70cm alt., rizomas leptomórficos, delgados, cutinizados, colmos subcilíndricos, entrenós glabros; folhagem rígida, lisa, pseudoequitante, glauca, folhas basais alcançando mais da metade da altura da planta, inovações extravaginais estoloniformes, falciformes. **Bainhas** foliares 6mm larg., hirsutas na face abaxial, margem ciliada só na porção distal; colo imperceptível, sem lígula externa, glabro, não flexível; lígula 0,5mm compr., membranoso-ciliolada, inserção convexa, quase retilínea; lâminas 6-10cm compr., 4-6mm larg.,

ascendentes, glabras, dobradas ou planas, margem ciliada, tricomas tuberculados, base reta, não expandida, mais estreita que a bainha, ápice agudo, comoso. **Inflorescência** fasciculada, longamente exserta, ca. 12cm compr., terminal, ramos 5-6, alternos, ascendentes; ráquis 0,5mm larg., sem escavações, faces pubérulas, margens escabras, entrenós 3mm compr., tricomas situados na altura da base dos pedicelos não ultrapassando a metade do comprimento da espiguetas; pedicelos 0,5mm compr. **Espiguetas** 2,6-3,0mm compr., 0,6-0,8mm larg., elíptico-lanceoladas, agudas, hirsutas ao logo das nervuras; gluma superior e lema inferior iguais, 2-(3)-nervados; antécio superior 2,4-2,8mm compr., 0,6-0,8mm larg., mais de 3/4 do comprimento da espiguetas, ápice agudo, comoso. **Cariopse** não vista.

Material examinado: **BAHIA: Correntina**, Velha da Galinha, 13° 31' 24" S e 45° 22' 24" W, *col. M.L. Fonseca et al. 482*, 25.VIII.1995 (**SP** 298333).

Espécie encontrada em solo arenoso, hidromórfico, à 689m de altitude. Não encontra correspondência em nenhuma espécie já descrita. De acordo com o dendograma apresentado no primeiro capítulo deste trabalho, possui índice de similaridade mais próximo do grupo A, que inclui *A. argentinus* e *A. suffultus*, pelos caracteres encontrados na base da planta como a ocorrência de rizomas leptomórficos delgados e das inovações extravaginais falciformes que crescem a certa distância da planta-mãe. Seu porte esguio, colmos subcilíndricos e as características inovações estoloniformes, com crescimento inicial a partir de uma longa fileira de catafilos imbricados (Fig. 4A), aliados ao ápice comoso do antécio superior são suas principais características diagnósticas. A análise da epiderme da pálea por MEV, revelou também um padrão distinto das demais espécies por apresentar células com lobos braciiformes com terminações lobuladas. Seu



período de floração também é distinto das demais espécies, pois, ao que tudo indica, floresce na estação seca, já que foi coletada com flores em agosto.

**6. *Axonopus concavus*** C.A. Garcia, sp. nov.

Tipo: Brasil, Rio Grande do Sul, Osório, Balneário Atlântida, *C.A. Garcia & Simonato 157* (holótipo: SPF, aqui designado).

Fig. 3B-C

**Plantas** 0,6-1,0cm alt., rizomas paquimórficos, colmos achatados, entrenós glabros; folhagem subrígida, lisa, pseudoequitante, não glauca, folhas basais alcançando mais da metade da altura da planta, inovações extravaginais ausentes.

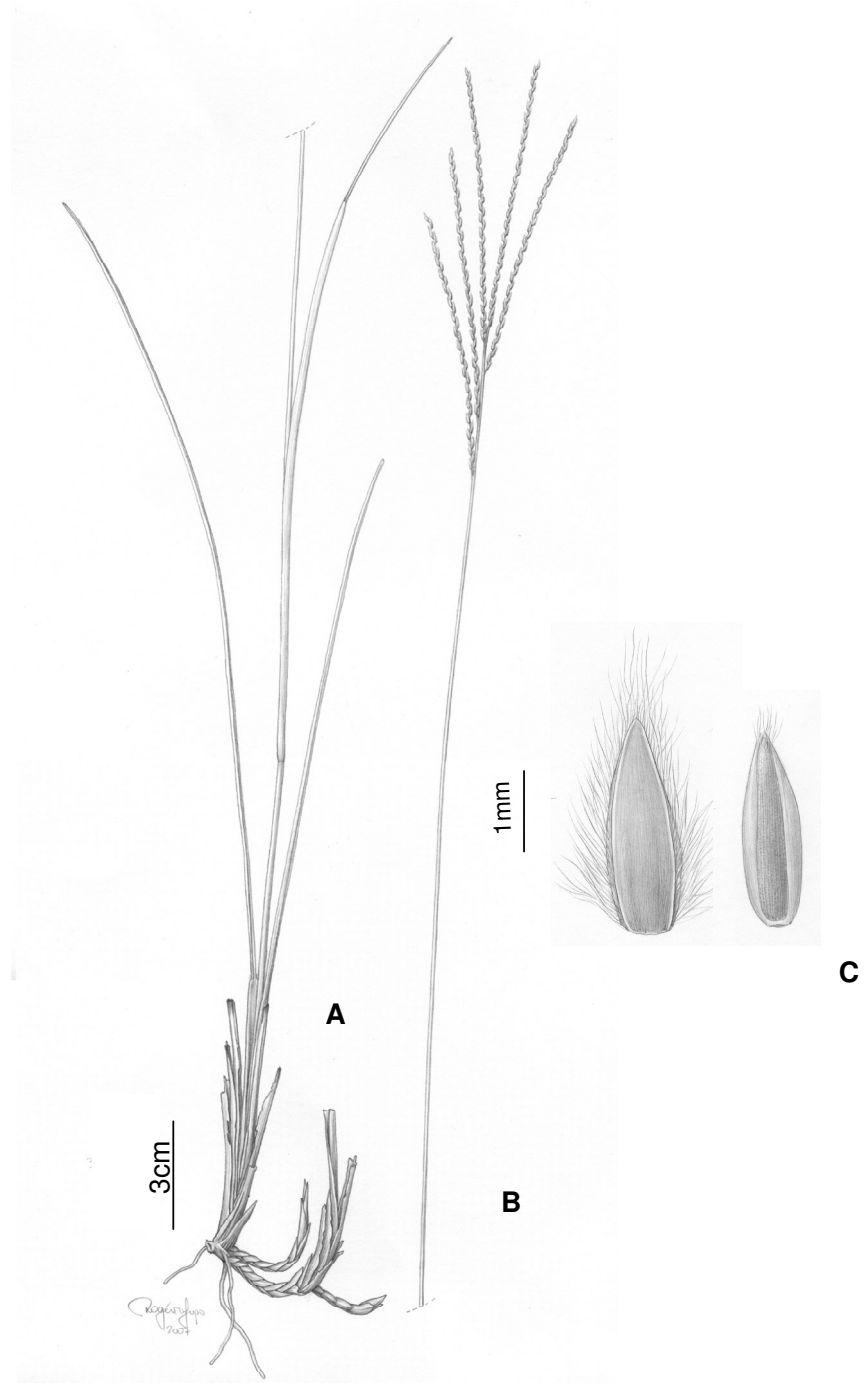
**Bainhas** foliares 6mm larg., glabras, margem ciliada só na porção distal; colo imperceptível, sem lígula externa, glabro, não flexível; lígula 0,2mm compr., membranoso-ciliolada, inserção côncava; lâminas 30-40cm compr., ca. 4mm larg., ascendentes, logo patentes, glabras, dobradas ou planas, margem esparsamente ciliada, tricomas não tuberculados, base reta, não expandida, mais estreita que a bainha, ápice subagudo. **Inflorescência** fasciculada, ca. 16cm compr., terminal, ramos 10-12, alternos, ascendentes; ráquis 0,5mm larg., sem escavações, faces glabras, margens conspicuamente escabras, entrenós 2mm compr., tricomas situados na altura da base dos pedicelos não ultrapassando a metade do comprimento da espiguetas; pedicelos 0,1-0,2mm compr. **Espiguetas** 2,2mm compr., 0,8mm larg., oblongas, agudas, glabras; gluma superior e lema inferior iguais, 2-nervados; antécio superior 2mm compr., 1mm larg., mais de 3/4 do comprimento da espiguetas, ápice subagudo. **Cariopse** não vista.

Material examinado: **RIO GRANDE DO SUL: Osório**, Balneário Atlântida, col. *C.A. Garcia & Simonato 157*, 08.XI.2006 (SPF); **Xangri-lá**, col. *L. Arzivenco*, 31.XII.1973 (ICN 93977).

Espécie com registro apenas para as dunas do litoral do Rio Grande do Sul. É bastante distinta de *A. arenarius* com a qual compartilha o mesmo habitat. Forma touceiras folhosas com lâminas verde-escuras, longas e estreitas que logo se tornam patentes. Não forma estolões e sua característica diferencial é a lígula de inserção côncava. O padrão anatômico da lâmina foliar é o mesmo encontrado em *A. iridaceus*, resultado corroborado pela análise fenética que reuniu as duas espécies no mesmo grupo. Porém, diferencia-se desta pela folhagem não glauca e inflorescência fasciculada constituída de ramos ascendentes, enquanto *A. iridaceus* apresenta folhas glaucas e inflorescência pseudoverticilada flabeliforme, com ramos divergentes.



**Figura 3.** **A. *A. cartilagifolius***: hábito; local: Morro Santana, Porto Alegre (RS), em campo garminoso no alto do morro; **B. *A. concavus***: hábito; local: Osório (RS), em duna; **C. *A. concavus***: local: Osório (RS), idem; mostrando folhas longas e patentes; **D. *A. paraguayensis***: hábito com inflorescências fasciculadas; local: base do Morro Santana, Porto Alegre (RS), em borda de capoeira; **E. *A. paraguayensis***: base da planta mostrando a filotaxia equitante sobre um rizoma paquimórfico muito curto.



**Figura 4. *A. comosus*:** **A.** hábito, vista das inovações extravaginiais falciformes e estoloniformes; **B.** inflorescência; **C.** espiguetas, vista gluma e antécio superior, vista da pálea. (M. L. Fonseca et al. 482, SP)

7. *Axonopus flabelliformis* Swallen, Bull. Torrey Bot. Club 75:82. 1948.

Tipo: Estação na metade do caminho entre Wismar e Rockstone, Rio Demerara, Guiana Inglesa, Hitchcock 17275 (holótipo: US – visto por imagem).

*Axonopus kaietukensis* Swallen, Bull. Torrey Bot. Club 75: 83. 1948. (holótipo: US – visto por imagem).

**Plantas** 0,6-1,0m alt., rizomas paquimórficos, colmos achatados, entrenós glabros, folhagem rígida, lisa ou áspera, equitante, geralmente flabeliforme, não glauca, folhas basais não alcançando a metade da altura da planta, inovações extravaginais crescendo à curta distância da planta-mãe. **Bainhas** foliares, 4-10mm larg., margens ciliadas em toda a extensão ou só no terço superior, em ambos os lados, tricomas não tuberculados; colo imperceptível, glabro, sem lígula externa; lígula 0,4-0,6mm compr., inserção convexa, quase retilínea; lâminas 15-37cm compr., 4-10mm larg., lineares, ascendentes, não articuladas na bainha, dobradas ou planas, glabras, às vezes com microtricomas na face abaxial, tornando áspera sua textura, margens escabras, esparsamente ciliadas, base reta, tão largas quanto as bainhas, ápice subagudo. **Inflorescência** pseudoverticilada, não corimbiforme, algo exserta, 9-20cm compr., ramos 11-20, alternos, divergentes, os basais mais longos que os apicais; ráquis 0,3-0,5mm larg., sem escavações, faces glabras ou pubérulas, margens escabras, entrenós 3,5mm compr., tricomas na altura da base dos pedicelos, quando presentes, ultrapassando o comprimento da espiguetas, pedicelos 0,2-0,5mm compr. **Espiguetas** 1,3-1,8mm compr., 0,6mm larg., elipsóides, subagudas ou obtusas, glabras ou pilosas ao longo das nervuras; gluma superior igual ao lema inferior, 2-nervados; antécio superior 1,3-1,8mm compr., 0,6mm larg., mesmo comprimento da espiguetas, ápice subagudo ou obtuso. **Cariopse** não vista.

Material examinado: **AMAZONAS: Manaus**, norte da rodovia Manaus-Itacoatiara, margem direita do rio Urubu, *col. G.T. Prance et al.*, 04.IV.1967 (**MG** 34954); **Tumuí**, margens do rio Içana, pé-da-serra, *col. J. Murça Pires* 729, 24.X.1947 (**IAN** 30202). **MINAS GERAIS: Cabo Verde**, *col. A. Macedo.*, 26.II.1949 (**SP** 69413); **Joaquim Felício**, Serra do Cabral, *col. G. Hatschbach et al.* 64910, 16.IV.1996 (**MBM** 192757). **PARÁ: Missão Velha**, Alto Tapajós, *col. Egler* 984 (**IAN**); **Belém**, Instituto Agrônômico do Norte, *col. G.A. Black*, 27.XI.1956 (**IAN** 95392). **RONDÔNIA: Vilhena**, Fazenda Planalto, 12°28'41"S e 60°25'10"W, *col. I.S. Miranda & P.S.D. Silva* 1236, 02.IV.1997 (**INPA** 201296).

Ocorre no Brasil, Guiana, Suriname e Venezuela. Tem preferência por solos arenosos, bem drenados, em margens de rios na Amazônia ou em campos rupestres das Guianas, Venezuela e Brasil (Minas Gerais). Guarda afinidades com *A. pressus*, possuindo o mesmo padrão de organização do mesofilo e forma de crescimento das inovações extravaginais. Com *A. polydactylus* assemelha-se no comprimento da espiguetas, no colo imperceptível e na preferência ecológica. Porém diferencia-se de *A. pressus* pelas folhas equitantes não articuladas na bainha e pelo comprimento das espiguetas e de *A. polydactylus* pelo aspecto flabeliforme que geralmente se observa na folhagem, por apresentar folhas que alcançam 1cm de largura e pelo clorênquima que ocupa 70% do mesofilo, enquanto *A. polydactylus* ocupa 100%. Floresce entre outubro e abril. Black (1963) reconheceu duas variedades novas, *A. flabelliformis* Swallen var. *camporum* e *A. flabelliformis* Swallen var. *decipiens* como táxons válidos, entretanto não há evidências morfológicas suficientes para aceitá-las. Black (1963) baseou seu diagnóstico na diferença de tamanho e no indumento das espiguetas e na forma como as folhas coalescem junto ao colmo, caracteres estes, muito susceptíveis a variação dentro das espécies. Hickenbick *et al.* (1975) constataram que *A.*

*flabelliformis* var. *camporum* é diplóide ( $2n=20$ ), com morfologia e comportamento cariotípico distintos das formas da *A. serie Suffulti*, por eles estudadas no Rio Grande do Sul.

**8. *Axonopus hirsutus*** C.A. Garcia sp. nov.

Tipo: GOIÁS, Niquelândia, Macedo, ca. 18km ao norte de Niquelândia., *col. T.S. Filgueiras 2278* (holótipo: SP, aqui designado).

**Plantas** ca.1m alt., rizomas leptomórficos, espessados, não cutinizados, colmos subcilíndricos a cilíndricos, entrenós pilosos, folhagem áspera, não glauca, rígida, pseudoequitante, folhas basais alcançando a metade da altura da planta, inovações extravaginais equitantes, crescendo a curta distância da planta-mãe.

**Bainhas** foliares achatadas ou subcilíndricas, 1,0-1,3cm larg., hirsutas na face abaxial, colo evidente, piloso, sem lígula externa, não flexível; lígula 0,3-0,5mm compr., membranoso-ciliolada, inserção convexa; lâminas 7-20cm compr., 8-10mm larg., linear-lanceoladas, ascendentes, planas, hirsutas em ambas as faces, margens ciliadas em toda a extensão, tricomas não tuberculados, base discretamente arredondada, logo ligeiramente atenuada, discretamente mais estreitas que a bainha, pubérula na face adaxial, ápice agudo. **Inflorescência** pseudoverticilada, corimbiforme, longamente exserta, 11-22cm compr., ramos 4-20, alternos, ascendentes; ráquis 0,5-0,7mm larg., sem escavações, faces pubérulas, margem escabra, entrenós 2mm compr., tricomas na altura da base dos pedicelos não ultrapassando a metade do comprimento das espiguetas, pedicelos 0,2mm compr. **Espiguetas** 2,2-2,5mm compr., 1mm larg., elipsóides, subagudas, glabras; gluma superior 0,1-0,2mm mais curta que o lema inferior, 2-

nervados; antécio superior 2,2-2,5mm compr., 1mm larg., mesmo comprimento da espiguetas, ápice subagudo. **Cariopse** não vista.

Material examinado: **GOIÁS: Niquelândia**, Macedo, ca. 18km ao norte de Niquelândia., *col. T.S. Filgueiras 2278*, 13.IV.1992 (**SP 262088**); 14° 18' S e 48° 23' W, *col. T.S. Filgueiras & R.D. Lopes 2407*, 03.VIII.1992 (**SP 262075**); Cia. de Níquel Tocantins ca. 1km abaixo da mina de níquel, *col. F.C.A. Oliveira et al. 596*, 29.V.1996 (**SP 308613**); 14° 21' 29" S e 48° 23' 11" W, *col. D. Alvarenga et al. 1188*, 07.V.1998 (**SP 344722**).

Espécie distinta, especialmente, pelo colmo subcilíndrico, folhas hirsutas, com lâmina de ápice agudo e espiguetas com gluma menor que o lema inferior. A presença de pares de feixes secundários e terciários sem cordões de esclerênquima, a ocorrência de camadas de células buliformes ao longo de toda a epiderme adaxial e o período de floração compreendido entre abril e agosto, complementam a singularidade dessa espécie. As inovações extravaginais equitantes correspondem à forma encontrada em *A. pressus*. Porém, está associada ao grupo fenético B, juntamente com *A. polydactylus*, *A. flabelliformis* e *A. leptostachyus*, conforme a figura 1 do primeiro capítulo. Entretanto, como foi demonstrado nas análises subseqüentes neste mesmo trabalho, com exceção das espécies supra citadas, são duvidosas as relações entre os demais táxons incluídos no grupo B. Numa categoria em que a homogeneidade de estados de caracteres é algo notável, como em *A. serie Suffulti*, qualquer alteração no padrão da forma do colmo, das folhas ou espiguetas, ou mesmo na presença do indumento em uma parte específica de uma estrutura, sugere a evidência de tratar-se o caso de uma nova linhagem. Em relação a isso, *A. hirsutus* reúne alterações no padrão de todos esses caracteres.



**9. *Axonopus hoehnei*** G.A. Black, *Advancing Front. Pl. Sci.* 5: 1-186. 1963.

Tipo: Brasil, Pará, Lageado, rio Tapajós, *col. F.C. Hoebne 5310*, II.1912 (holótipo: IAN!).

**Plantas** 0,6-1m alt., rizomas leptomórficos, espessados, não cutinizados, colmos cilíndricos, entrenós glabros, folhagem lisa, não glauca, rígida, pseudoequitante, folhas basais não alcançando a metade da altura da planta, inovações extravaginais não equitantes, crescendo a curta distância da planta-mãe. **Bainhas** foliares achatadas, 0,8-1cm larg., hirsutas na face adaxial, glabras na face abaxial, margens ciliadas em toda a extensão, em ambos os lados, colo marcado por duas pequenas cicatrizes escuras, uma em cada margem, glabro, sem lígula externa, não flexível; lígula ca. 0,2mm compr., membranoso-ciliolada, a parte membranosa inconspícua, inserção retilínea; lâminas 10-30cm compr., 6-8mm larg., lineares, ascendentes, convolutas ou planas, hirsutas na face adaxial, glabras na face abaxial, margens esparsamente ciliadas só na base, tricomas tuberculados, base reta, mais estreita que a bainha, ápice acuminado; **Inflorescência** pseudovercicilada, corimbiforme, longamente exserta, 11-40cm compr., ramos 9-20, alternos, divergentes; ráquis 0,5mm larg., com escavações, faces pubérulas, margem escabra, entrenós 2mm compr., tricomas na altura da base dos pedicelos ausentes, pedicelos 0,1mm compr. **Espiguetas** 1,7-1,9mm compr., 0,6-0,8mm larg., elipsóides, obtusas, hirsutas ao longo das nervuras; gluma superior e lema inferior iguais, 2-3-nervados; antécio superior 1,7-1,9mm compr., 0,6-0,8mm larg., mesmo comprimento da espiguetas, ápice subagudo. **Cariopse** elipsóide, 1mm compr.

Material examinado: **PARÁ: Lageado**, rio Tapajós, *col. F.C. Hoebne 5310*, II.1912 (IAN 134); **Serra do Caximbo**, *col. J.M. Pires et al. 6156A*, 12.XII.1956 (SP

221007); **Missão Velha**, Alto Tapajós, rio Cururu, 7°45'S e 57°20'W, *col. W.R. Anderson 10908*, 13.II.1974 (**IAN** 147319).

Espécie endêmica da região amazônica. Habita em solos arenosos úmidos, em formações savânicas dessa região. Floresce no verão. É distinta de todas as demais espécies descritas pelos colmos cilíndricos, as folhas hirsutas só na face adaxial com lâminas de ápice acuminado e espiguetas hirsutas. No padrão celular da epiderme da pálea apresentou células estreitas com cinco lobos curtos e estreitos com terminações regulares, mostrando associação com *A. flabelliformis*, espécie de maior distribuição também na região Norte.

**10. *Axonopus iridaceus*** (Mez) T. Rojas, nom. cons. Rev. Jard. Bot. Mus. Hist. Nat. Paraguay 2: 160. 1930.

Tipo: Paraguai: Serra do Amambai, em altiplanície, *col. E. Hassler 11413*, X.1912 (holótipo: B – visto por imagem).

Basiônimo: *Paspalum iridaceum* Mez, Bot. Jahrb. 56, Beibl.125:10. 1921.

*Panicum hagenbeckianum* Kuntze, Rev. Gen. Plant. 3 (2): 361. 1898.

*Axonopus hagenbeckianus* Kuntze var. *iridaceus* (Mez) G.A. Black, Advancing Front. Pl. Sci. 5: 1-186. 1963.

Fig. 5A-B

**Plantas** 0,4-1,0m alt., com rizomas paquimórficos, colmos achatados, entrenós glabros, folhagem lisa, glauca, subrígida, cartácea, pseudoequitante, crescimento regular, nunca patententes, folhas basais alcançando mais da metade da altura da planta, inovações extravaginais ausentes. **Bainhas** foliares achatadas, 0,6-1,0cm larg., glabras ou pilosas na face abaxial, margens ciliadas só na porção distal, colo imperceptível ou marcado por duas pequenas cicatrizes escuras, uma em cada

margem, glabro, sem lígula externa, não flexível; lígula 0,3-0,5mm compr., membranoso-ciliolada, inserção retilínea; lâminas 10-40cm compr., 5-8mm larg., lineares, ascendentes, dobradas ou planas, glabras ou pilosas, margens glabras ou esparsamente ciliadas só na base, tricomas tuberculados, base reta, mais estreita que a bainha, ápice subagudo; **Inflorescência** pseudovercicilada, corimbiforme, longamente exserta, 10-22cm compr., ramos 12-25, alternos, divergentes; ráquis 0,5mm larg., sem escavações, faces pubérulas, margem escabra, entrenós 2mm compr., tricomas na altura da base dos pedicelos não ultrapassando a metade do comprimento da espiguetas, pedicelos 0,2-0,4mm compr. **Espiguetas** 2,0-2,3mm compr., 0,8-1,0mm larg., elipsóides, subagudas ou obtusas, glabras; gluma superior e lema inferior iguais, 2-nervados; antécio superior 2,0-2,3mm compr., 0,8-1,0mm larg., mesmo comprimento da espiguetas ápice subagudo. **Cariopse** não vista.

Material examinado: **PARANÁ: Araucária**, col. *L.T. Dombrowski & Y.S. Kunyoshi* 2294, I.1967 (ICN 81008); **Palmas**, caminho para Ubaldino Taques, 16km de Palmas, próximo à ponte sobre o rio Chopim, col. *C.A. Garcia & Simonato* 152, 06.XI.2006 (SPF); **RIO GRANDE DO SUL: Bagé**, estrada de Bagé-S. Gabriel, após a bifurcação para Lavras, col. *J.F.M. Valls et al.* 4320, 21.XII.1978 (ICN 43694); **Bom Jesus**, 12 km de S. José dos Ausentes, col. *H. Longhi-Wagner et al.* 1861, 28.XI.1988 (ICN 84142); **Dom Pedrito**, BR 293, km 212, col. *H. Longhi-Wagner et al.* 1556 (ICN 67933); **Pelotas**, col. *Gilberto M.* 43, 24.I.1950 (ICN 18156); Instituto Agrônômico do Sul, beira da estrada, col. *Sacco* 230, 12.XI.1954 (RB 120524); col. *W.D. Clayton*, 29.I.1965 (SP 84249); **Porto Alegre**, Morro do Osso, col. *B. Rambo* 44003, 21.X.1949 (IAN 116713); **Quaraí**, 21km da cidade em direção à Santana do Livramento, col. *A. Zanin* 391B, s.d. (ICN 112038); **Rio Grande**, col. *J.F.M. Valls & BLA* 212, 15.X.1968 (ICN 68535); **Ronda Alta**, em

diração à Passo Fundo, *col. S. Miotto 80*, 14.XI.1976 (**ICN** 34002); **São Gabriel**, km 297 da BR 290, *col. J.F.M. Valls & A. Barcelos 2951*, 19.XI.1973 (**ICN** 24710); **São Pedro do Sul**, rodovia S. Pedro-Jaguari, 34km após S. Pedro, junto ao rio Toropi, *col. J.F.M. Valls et al. 3018*, 03.XII.1973 (**ICN** 24776). **SANTA CATARINA**: Abelardo Luz, 12km ao Norte da cidade, *col. L.B. Smith & R. Reitz 12839*, 23.X.1964 (**HBR** 43210). **SÃO PAULO**: São Paulo, Cidade Jardim, *col. F.C. Hoebne 599*, II.1940 (**SPF** 11002).

Parodi (1938) transferiu *Paspalum suffultum* Mikan para o gênero *Axonopus*, incluindo *A. iridaceus* (Mez) T. Rojas em sua sinonímia, com base na semelhança entre o tipo de *A. iridaceus* com a ilustração de Trinius (1828) para *P. suffultum* (Fig. 8). Entretanto, constam na descrição original de *P. suffultum* (Trinius 1822), algumas características que divergem do tipo de *A. iridaceus* (Fig. 5) como *folia...obtusum incurvo-patula* e *ob folia pauca ac breviter culmi scapum refert*. As folhas de *A. iridaceus* são longas, mesmo as basais alcançam mais da metade da altura da planta e são ascendentes. Além disso, as inflorescências são sempre flabeliformes e as espiguetas são elipsóides, enquanto que em *A. suffultus* as folhas não alcançam a metade da altura da planta, as inflorescências não são flabeliformes e as espiguetas são oblongo-elípticas. Por esta razão e também com base no princípio da prioridade de publicação, conservamos o nome *Axonopus iridaceus* (Mez) T. Rojas.

Esta espécie é de ampla distribuição no norte da Argentina, Paraguai, Uruguai e Sul do Brasil, alcançando também a região Sudeste. Ocorre preferencialmente em afloramentos graníticos ou em campos úmidos ou semi-úmidos, cujos solos são derivados de granito ou basalto. Forma touceiras folhosas, glaucas, com inflorescências pluriracemosas, corimbiformes, com ramos divergentes. Floresce entre outubro e março.

A similaridade cariotípica encontrada entre a forma proposta a princípio como UT 4, proveniente do Morro Santana em Porto Alegre, com a espécie em questão sugere seu reconhecimento como uma nova variedade de *A. iridaceus*. Difere da variedade típica por apresentar a base foliar da mesma largura que a bainha, esta pilosa na porção distal e ráquis com escavações onde se alojam as espiguetas.

#### Chave para as variedades de *A. iridaceus*

1. Base da lâmina foliar mais estreita que a bainha; ráquis sem escavações  
 .....*A. iridaceus* var. *iridaceus*
- 1'. Base da lâmina foliar tão larga quanto a bainha; ráquis com escavações  
 .....*A. iridaceus* var. *escavatus*

*Axonopus iridaceus* var. *escavatus* C.A. Garcia var. nov.

Tipo da variedade: Brasil, Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Morro Santana, col. C.A. Garcia & Welker 146, 13.VI.2006 (SPF: holótipo, aqui designado).

**Plantas** 40-60cm alt. **Bainhas** ca. 6mm larg, pilosas na porção distal; lâminas 20-30cm compr., ca. 6mm larg., tão largas quanto a bainha. **Inflorescência** pseudoverticilada, 17 ramos divergentes; ráquis escavada, internó 2mm compr. **Espiguetas** 2mm compr., elipsóides.



**Figura 5: A-B. *A. iridaceus*, A. hábito, B. inflorescência; C-D: *A. paraguayensis*, C. hábito, B. base da planta mostrando a filotaxia equitante sobre um rizoma paquimórfico muito curto.**

**11. *Axonopus leptostachyus*** (Flüggue) Hitchc., Contr. U.S. Nat. Herb. 22: 471. 1922. Tipo: America Meridionalis, Humboldt & Bonpland (isótipo: US – visto por imagem).

*Paspalum leptostachyus* Flüggue, Monogr. Pasp. 122. 1810.

*Axonopus paranaensis* Parodi, Revista Argent. Agron. 28(3-4): 111-113. 1961. Tipo: Misiones, rio Paraná, porto La Mina, col. R.L.Parodi 4266, 22.I.1922 (holótipo: BAA!).

**Plantas** 0,8-1,2m alt., rizomas leptomórficos, espessados, não cutinizados, colmos achatados, entrenós glabros, folhagem lisa, não glauca, subrígida, pseudoequitante, folhas basais não alcançando a metade da altura da planta, inovações extravaginais não equitantes crescendo a curta distância da planta-mãe.

**Bainhas** foliares conduplicadas, 0,6-1,4cm compr., margens glabras, colo imperceptível, sem lígula externa; lígula 0,3-0,5mm compr., membranoso-ciliolada, inserção retilínea; lâminas 20-50cm compr., 0,6-1cm larg., lineares, ascendentes, dobradas, glabras em ambas as faces, margens glabras, base reta, expandida, tão larga quanto a bainha, ápice subagudo. **Inflorescência** fasciculada, 20-30cm compr., algo exserta, ramos 7-23, alternos, ascendentes; ráquis 0,5mm larg., sem escavações, faces glabras, margens escabras, entrenós 2,5-3,0mm compr., tricomas na altura da base dos pedicelos ausentes; pedicelos 0,5-0,6mm compr., **Espiguetas** 2,3-3,0mm compr., 0,7mm larg., oblongo-lanceoladas, agudas, glabras ou pilosas ao longo das nervuras e na base espiguetas; gluma e lema inferior iguais, 2-(3)-nervados, terceira nervura, quando presente, inconspícua; antécio superior 2,0-2,5mm compr., 3/5 do comprimento da espiguetas, 0,4-0,6mm larg., ápice agudo. **Cariopse** elipsóide, 1,5-1,8mm compr.

Material examinado: **ARGENTINA: Formosa**, col. *Kermes* 407, 26.XI.1900 (IAC 24269); **Misiones**, puerto La Mina, rio Paraná, col. *L.R. Parodi* 4266, 22.I.1929 (BAA).

**BRASIL: AMAZONAS: Guaporé**, Serra da Conceição, rio Guaporé, col. *G.A. Black e E. Cordeiro* 52-14780, 08.VI.1952 (IAN 75570); **Manaus**, margem do rio Negro, entre Manaus e São Gabriel, 0°35'S e 64°40'W, col. *Jackie M. Poole* 1781, 29-30.VI.1979 (INPA 89612). **MATO GROSSO: Cáceres**, fazenda Descalvados, col. *A. Allen et al.* 2409, 05.XI. 1978 (SP 320639); **Poconé**, km 13 da rodovia Transpantaneira, col. *A. Allen & G. Vieira* 1621, 09.II.1978 (ICN 47995). **MATO GROSSO DO SUL: Barão de Melgaço**, fazenda Santa Lúcia, col. *A. Allen & G. Vieira* 2544, 05.VIII.1979 (SP 320423); **Corumbá**, fazenda São Gonçalo, margem norte do rio Taquari, 100km à Oeste de Coxim, 18°12'S e 55°45'W, col. *Dieter F.R. Bommer* 8, 01.III.1967 (SP 106153); fazenda Santa Delfina, col. *A. Allen et al.* 2337, 02.XI.1978 (SP 320590). **MINAS GERAIS: Araxá**, Barreiro, col. *A. Macedo*, 10.II.1951 (SP 69203); **Grão-Mogol**, col. *G. Hatschbach* 42926, 24.III.1980 (MBM 64291); **Uberlândia**, Estação de Sucupira, margens do Rio Uberlândia, col. *A. Macedo*, 24.I.1951 (SP 69318); rio Uberabinha, margem do rio, col. *A. Macedo*, 22.VII.1956 (SP 69203). **PARÁ: Belém**, Instituto Agrônômico do Norte, col. *G.A. Black* 56-18908, 17.XI.1956 (IAN 95397). **SÃO PAULO: São Paulo**, rio Pinheiros, lado oposto ao Jockey Club, col. *B. Skortzov* 45, 04.XI.1962 (SP 154148).

Espécie originalmente tratada em *A. serie Axonopus* (Black, 1963), atualmente está posicionada em *A. serie Barbigeri* (Zuloaga *et al.*, 2003), pela ocorrência ocasional de uma terceira nervura mediana ou mais de três. Sua inclusão em *A. serie Suffulti* é justificada pelo hábito pseudoequitante, cespitoso difuso, com folhas subrígidas em colmos achatados e espiguetas com duas



nervuras laterais conspícuas, com antécio superior castanho. A ausência dos tricomas rijos na ráquis, na altura da base do pedicelo, como ocorre em *A. argentinus* var. *glabripes* Parodi, não tratada aqui, e em *A. hoehnei*, endossa este procedimento. Seu hábito pode ser confundido com o de *A. ramboi*, no entanto, a inflorescência fasciculada, com ramos basais tão longos quanto os apicais e a preferência por solos arenosos úmidos resolvem o problema.

Ocorre também na Argentina, Colômbia, Trinidad e Venezuela. Floresce entre os meses de novembro e julho.

## 12. *Axonopus* aff. *paraguayensis* G.A. Black

**Plantas** 0,9-1,2m alt., rizomas leptomórficos, espessados, não cutinizados, colmos achatados, entrenós glabros, folhagem lisa, não glauca, rígida, pseudoequitante, folhas basais não alcançando a metade da altura da planta, inovações extravaginais não equitantes crescendo a curta distância da planta-mãe.

**Bainhas** foliares conduplicadas, 6-8mm compr., margens glabras ou ciliadas só na porção distal, colo marcado por uma linha escura não alcançando a nervura mediana, sem lígula externa; lígula 0,2-0,3mm compr., membranoso-ciliolada, inserção retilínea; lâminas 20-30cm compr., 2-6mm larg., lineares, ascendentes, dobradas, glabras em ambas as faces, margens glabras ou ciliadas só na base, base reta, expandida, tão larga quanto a bainha, ápice agudo; **Inflorescência** pseudoverticilada, corimbiforme, 20-25cm compr., algo exserta, ramos 5-15, alternos, divergentes; ráquis 0,4mm larg., sem escavações, faces pubescentes, margens escabras, entrenós 5mm, tricomas na altura da base dos pedicelos não ultrapassando a metade do comprimento da espiguetas; pedicelos 0,2mm compr., **Espiguetas** 2,0-2,5mm compr., 0,5mm larg., oblongo-elípticas, agudas, pilosas

ao longo das nervuras; gluma e lema inferior iguais, 2-nervados; antécio superior 1,7-2,3mm compr., 0,5mm larg., 3/4 do comprimento da espiguetas ápice agudo.

**Cariopse** não vista.

Material examinado: **MATO GROSSO DO SUL: Aquidauana**, fazenda Rio Negro, *col. A. Allen et al.* 2298, 31.X.1978 (**SP** 320584); **Corumbá**, fazenda Acurizal, km 664 da BR 262, 19°38'S e 57°08'W, *col. A. Pott et al.*, 01.XI.1987 (**CEN** 49457).

Espécie de distribuição restrita ao Pantanal Matogrossense. Ocorre em solo arenoso seco, em áreas mais elevadas, em borda de Cerrado. Tanto o padrão da anatomia foliar quanto o da morfologia da epiderme da pálea é o mesmo encontrado em *A. iridaceus*. Porém diferencia-se pelo hábito cespitoso difuso e pelas espiguetas oblongo-elípticas, pilosas e pelo antécio superior medindo 3/4 do comprimento da espiguetas. Floresce durante o verão. Ainda aguarda coleta de material vivo e estudo citogenético para definição de seu status.

**13. *Axonopus paraguayensis*** G.A. Black, *Advancing Front. Pl. Sci.* 5: 1-186. 1963. Tipo: Paraguai, Estancia Barrerita, Caapucú, Campo Orillas Montes, *col. T. Rojas 13103A*, I.1949 (holótipo: US – visto por imagem).

Fig. 5C-D

**Plantas** ca. 70cm alt., rizomas paquimórficos, colmos achatados, entrenós glabros, plurifolias, folhagem lisa, base glauca, subrígida, equitante, não flabeliforme, folhas basais alcançando mais da metade da altura da planta,

inovações extravaginais ausentes. **Bainhas** foliares conduplicadas, 6-8mm compr., margens glabras ou ciliadas só na porção distal, colo indistintamente marcado por uma tênue linha escura na margem de cada lado, sem lígula externa; lígula 0,2-0,3mm compr., membranoso-ciliolada, inserção retilínea; lâminas 30-40cm compr., 2-4mm larg., lineares, ascendentes, dobradas, glabras em ambas as faces, margens glabras ou ciliadas só na base, base reta, expandida, mais estreita que o ápice da bainha, ápice subagudo; **Inflorescência** fasciculada, 14-17cm compr., longamente exserta, ramos 8-12, alternos, ascendentes; ráquis 0,5mm larg., sem escavações, faces pubérulas, margens conspicuamente escabras, entrenós 2mm compr., tricomas na altura da base dos pedicelos não ultrapassando a metade do comprimento da espiguetas; pedicelos 0,2mm compr., **Espiguetas** 2,0-2,2mm compr., 0,7mm larg., oblongas, subagudas, glabras à esparsamente pilosas ao longo das nervuras; gluma e lema inferior iguais, 2-nervados; antécio superior 2,0-2,2mm compr., 0,7mm larg., mesmo comprimento da espiguetas, ápice subagudo. **Cariopse** não vista.

Material examinado: **RIO GRANDE DO SUL: Porto Alegre**, Morro Santana, col. *C.A. Garcia & Welker 137*, 13.III.2006 (SPF).

Espécie semelhante à *A. iridaceus* no porte, no comprimento e largura das folhas, porém distingue-se pelas folhas equitantes, na morfologia dos cromossomos e no padrão da epiderme da pálea. Ocorre em campos marginais à florestas, em solos argilosos. Ocorre no sul do Brasil, Paraguai (Black 1963) e, provavelmente, na Argentina e Uruguai. Floresce no verão.

14. *Axonopus polydactylus* (Steud.) Dedecca, *Bragantia* 15: 273. 1956.

Tipo: Bahia, col. *Salzmann* (isótipo: US – visto por imagem).

*Paspalum polydactylon* Steud. Syn. Pl. Glum. 1:19. 1854.

Fig. 6A-B

**Plantas** 0,8-1,20m alt., com rizomas paquimórficos, colmos achatados, entrenós pilosos na altura dos nós, paucifolias, folhagem lisa, não glauca, rígida, equitante, folhas basais alcançando mais da metade da altura da planta, inovações extravaginais não equitantes. **Bainhas** foliares conduplicadas, 0,6-1,0cm larg., velutinas na face abaxial ou glabras em ambas as faces, margens ciliadas em toda a extensão, tricomas tuberculados; colo imperceptível, sem lígula externa; lígula 0,3-0,5mm compr., membranoso-ciliolada, inserção convexa, quase retilínea; lâminas 20-50cm compr., 4-6mm larg., lineares, ascendentes, dobradas ou planas, glabras ou velutinas só na face abaxial, margens ciliadas em toda a extensão, tricomas tuberculados, base reta, tão larga quanto a bainha, ápice obtuso. **Inflorescência** fasciculada, longamente exserta, 11-25cm compr., ramos 10-17, alternos, ascendentes; ráquis 0,3-0,5mm larg., sem escavações, faces pubérulas, margens escabriúsculas, entrenós 3,5mm, tricomas na altura da base dos pedicelos não ultrapassando a metade do comprimento da espiguetas; pedicelos 0,3-0,5mm compr. **Espiguetas** 1,5-2,0mm compr., 0,6-1,0mm larg., elipsóides, subagudas, glabras a esparsamente pilosas ao longo das nervuras; gluma superior e lema inferior iguais, 2-nervados; antécio superior 1,5-2,0mm compr., 0,6-1mm larg., mesmo comprimento da espiguetas, ápice subagudo. **Cariopse** elipsóide, 1,3mm compr.

Material examinado: **BRASIL: BAHIA: Barreiras**, Espigão Mestre, vale do rio das Ondas, ca. 32 km W de Barreiras, *col. H.S. Irwin et al.*, 05.III.1971 (**SP** 122281); 51km a oeste de Barreiras, ao longo da rodovia BR 242, *col. G. Davidse et al. 12125*, 07.IV.1976 (**SP** 161029); **Correntina**, rio Piau, ca. 225km SW de Barreiras, *col. H.S. Irwin et al.*, 12.IV.1966 (**SP** 121581); **Lençóis**, Chapadinha 12° 27' 01" S e 41° 25' 03" W, *col. J. Costa et al. 1822*, 26.IV.1995 (**SPF**); **Maraú**, Ponta de Mutá, (Porto de Campininhas), *col. S.A. Mori et al.*, 06.II.1979 (**RB** 220870); **Palmeiras**, *col. A.A. Grillo & C. Aquino 151*, 19.III.1997 (**SPF** 123080); **Salvador**, *col. G. Bondar 2690*, s.d. (**SP** 45583); **Santa Cruz de Cabrália**, 11km ao sul da cidade, 16° 22' S e 39° 01' W, *col. R.M. Harley 17075*, 17.III.1974 (**RB** 190845); **São Desidério**, 12° 28' S e 45° 12' W, *col. A.O. Scarit et al. 506*, 10.IV.1989 (**SP** 238636); **Una**, rodovia Ilhéus-Una, ca. 38km ao sul de Ilhéus, *col. J.G. Jardim et al. 2028*, 22.II.1999 (**SP** 363724). **MARANHÃO**: rodovia Carolina-Santo Antônio de Balsas, *col. J.R. Swallen 3646*, 01-05.III.1934 (**SP** 35834); idem 4034 (**SP** 35830), 4048 (**SP** 35833), 4143, 20-25.III.1934 (**SP** 35835); **Estreito**, 7°11' S e 47°25' W, 17km ao norte de Carolina e 2km ao norte do rio Urupuchete, *col. Valls & Veiga e Silva 8364*, 17.III.1985 (**SP** 248194). **Loreto**: Chapada do Tucunzinho, 47° 26' S e 45° 07' W, riacho da picada, *col. G. Eiten & L.T. Eiten 3876*, 27.III.1962 (**SP** 77917); 47° 23' S e 45° 04' W, *col. G. Eiten & L.T. Eiten 4368*, 23.IV.1962 (**SP** 77932); **Santo Antônio de Balsas**, condomínio Kissy, lote 23, *col. G.P. Silva et al. 3511*, 11.III.1996 (**CEN** 30195); **Timon**, 50° 06' S e 42° 54' W, 7,5km W da ponte sobre o rio Parnaíba ao longo da rodovia para Presidente Dutra, *col. J.F.M. Valls et al. 8489*, 24.III.1985 (**SP** 248166). **PARÁ: Maracanã**, campina Martins Pinheiro, *col. E. Oliveira 3283*, 19.III.1965 (**IAN** 116242); **PIAUI: Alto Longa**, Posto Experimental de Área Seca – DNOCS, *col. J. Jones Viana 140*, 08.VII.1977 (**SP** 221107); **Campo Maior**, *col. M.S.B. Nascimento 001*, IV.1980 (**CEN** 4973); **TOCANTINS: Babaçulândia**, 450m ao

norte do acesso à Xambroa, ao longo da rodovia BR 226, 6° 57' S e 48° 05' W, col. J.F.M. Valls et al. 8332, 16.III.1985 (SP 248203).

Espécie predominante nas formações savânicas, em campos arenosos ou arenoso-pedregosos, restingas e dunas, principalmente no Nordeste do Brasil. Floresce entre os meses de fevereiro e maio. Guarda afinidades com *A. flabelliformis* pela folhagem equitante, pelo comprimento das espiguetas e pela preferência pelos campos arenosos, entretanto possui folhas mais estreitas, em menor número e nunca tão coalescentes ao colmo.

**15. *Axonopus pratensis*** (G.A. Black) C.A. Garcia stat. nov.

*Axonopus hagenbeckianus* Kuntze var. *pratensis* G.A. Black, Advancing Front. Pl. Sci. 5: 1-186. 1963. Tipo: Brasil: Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Morro da Glória, col. B. Rambo 29313, 26.X.1945 (holótipo: US – visto por imagem).

Fig. 6C-F

**Plantas** 30-70cm alt., rizomas leptomórficos, espessados, não cutinizados, colmos achatados, entrenós glabros, folhagem lisa, não glauca, subrígida, pseudoequitante, crescimento irregular, às vezes patentes, folhas basais não alcançando a metade da altura da planta, patentes ou não, inovações extravaginais não equitantes, às vezes na forma de estolhos. **Bainhas** foliares conduplicadas, 6-8mm larg., glabras, margens ciliadas só na porção distal, tricomas não tuberculados; colo marcado por pequeno ponto escuro de cada lado da margem, sem lígula externa; lígula 0,2-0,3mm compr., membranoso-ciliolada, inserção convexa; lâminas 10-25cm compr., 4-6mm larg., lineares, ascendentes, dobradas, glabras, margens ciliadas só na base, tricomas não tuberculados, base reta, expandida, tão larga quanto a bainha, ápice obtuso. **Inflorescência**

pseudoverticilada, corimbiforme, longamente exserta, 7-15cm compr., ramos 6-12, alternos, divergentes; ráquis 0,5mm larg., com escavações, faces pubérulas, margens escabriúsculas, entrenós 2mm, tricomas na altura da base dos pedicelos não ultrapassando a metade do comprimento da espiguetas; pedicelos 0,2-0,3mm compr. **Espiguetas** 1,8-2,0mm compr., 0,6-0,8mm larg., oblongo-elípticas, subagudas, glabras; gluma superior e lema inferior iguais, 2-nervados; antécio superior 1,8-2,0mm compr., 0,6-0,8mm larg., mesmo comprimento da espiguetas, ápice obtuso. **Cariopse** não vista.

Material examinado: **Rio Grande do Sul: Porto Alegre**, Morro da Glória, *col. Dutra 642, (ICN)*; *col. C.A. Garcia 134, 02.III.2006 (SPF)*; *col. C.A. Garcia & Simonato 153, 07.XI.2006 (SPF)*.

Espécie de ocorrência restrita ao Sul do Brasil (Black, 1963). Guarda semelhanças com *A. argentinus* no hábito cespitoso difuso com rizomas leptomórficos, mas diferencia-se da mesma pela inflorescência pseudoverticilada com ramos muito divergentes e pelo rizoma espessado, sem revestimento de cutina. Assemelha-se à *A. suffultus* pelas folhas pseudoequitantes, patentes. Floresce entre outubro e fevereiro.

O nome *Axonopus hagenbeckianus* (Kuntze) Parodi é de posição incerta em razão de haver duas definições para um mesmo material-tipo. Parodi (1938) transferiu *Panicum hagenbeckianum* Kuntze para o gênero *Axonopus*, descrevendo um exemplar o qual posteriormente reconheceu como *A. paranaensis*, após examinar o holótipo da espécie, incluindo, então, *A. hagenbeckianus* na sinonímia de *A. suffultus* (Parodi 1961). Black (1963) reconheceu *A. hagenbeckianus* como espécie distinta de *A. suffultus* e estabeleceu três variedades, entre elas *A.*

*hagenbeckianus* var. *pratensis*, cujo holótipo é proveniente do Morro da Glória em Porto Alegre. Devido ao status confuso de *A. hagenbeckianus* e pelo fato do material coletado na mesma área de origem do tipo enquadrar-se perfeitamente na descrição de Black (1963), propomos a elevação deste táxon a categoria de espécie.





**Figura 6. *A. polydactylus*:** A. ambiente; B. hábito; ***A. pratensis*:** C. hábito; D. sistema subterrâneo; E. Planta jovem mostrando a disposição dística das folhas no ápice F. hábito com escapos florais longos e inflorescência com ramos muito divergentes..

**16. *Axonopus pressus*** (Nees ex Steud.) Parodi, Notas Mus. La Plata, 3: 23. 1938.

Tipo: Brasil, col. *Sellow 5638* (holótipo: B – visto por imagem).

*Paspalum pressum* Nees ex Steud., Syn. Pl. Glum. 98: 23. 1855.

*A. derbyanus* var. *derbyanus* G.A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5:134. 1963.

Tipo: Brasil: Mato Grosso do Sul, Campo Grande, col. *Agnes Chase 10836*, 09.II.1930 (isótipo: RB!).

*A. derbyanus* var. *parvispicula* G.A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5:134. 1963.

Tipo: Brasil: Goiás, Goiandira, col. *Agnes Chase 11552*, 26.III.1930 (isótipo: RB!).

Fig. 7A-D

**Plantas** 0,7-1,5m alt., rizomas leptomórficos, espessados, à vezes cobertos por catáfilos, colmos achatados, entrenós glabros ou pilosos, folhagem rígida ou subrígida, áspera, pseudoequitante, glauca, folhas basais não alcançando a metade da altura da planta, inovações extravaginais equitantes, às vezes falciformes.

**Bainhas** foliares conduplicadas, 6-12mm larg., glabras até hirsutas, margens glabras ou ciliadas em toda a extensão, tricomas tuberculados; colo evidente, marcado por uma cicatriz castanha em forma de cunha, cujo vértice não alcança a região mediana da folha, glabro ou piloso, às vezes flexível, com ou sem lígula externa, esta, quando presente, 0,2mm compr., membranoso-ciliolada; lígula 1-2mm compr., membranoso-ciliada, inserção convexa; lâminas 10-40 (50)cm compr., 4-16mm larg., ascendentes, lineares ou linear-lanceoladas, dobradas ou planas, glabras até hirsutas em ambas as faces ou só na face adaxial, ou ainda pubérulas só na base da face adaxial, na altura da lígula, margens ciliadas em toda a extensão ou só na base, tricomas tuberculados, base arredondada, às vezes ligeiramente atenuada, tão largas quanto as bainhas ou mais largas que estas, ápice subagudo. **Inflorescência** pseudoverticilada, longamente exserta, 10-34cm compr., corimbiformes, ramos 9-35, alternos, ascendentes ou divergentes; ráquis

0,5-0,7mm larg., faces glabras ou pubérulas, margens escabras, entrenós 2-3mm compr., tricomas na base dos pedicelos alcançando a metade do comprimento da espiguetas; pedicelos 0,3-0,5mm compr. **Espiguetas** 2,0-2,8(3,0)mm compr., 0,8-1,0mm larg., oblongo-elípticas ou elipsóides, subagudas ou obtusas, glabras ou pilosas ao longo das nervuras; gluma superior e lema inferior iguais, 2-(3)nervados; antécio superior 2,0-2,8(3,0)mm compr., 0,8-1mm larg., mesmo comprimento da espiguetas, ápice obtuso. **Cariopse** elipsóide ou obovóide, ca. 2mm compr.

Material examinado: **BAHIA: Abaíra**, Boa Vista, 13° 18'N e 41° 50'W, *col. B. Stannard & R.F. Queiroz*, 05.III.1992 (**SP** 334789); **Alagoinhas**, 6km da cidade, ao longo da rodovia BR 116, *col. G. Davidse & W.G. D'Arcy* 11739, IV.1976 (**SP** 161208); **Barreiras**, Espigão Mestre, ca. 100km à Sudoeste de Barreiras, *col. W.R. Anderson et al.*, 06.III.1972 (**SP** 36658); **Caetité**, 14° 25' 19"S e 42° 33' 04"W, *col. N. Roque et al.* 12.III.1994 (**SPF** 96765); **Piatã**, *col. R.M. Harley et al.* 24146, 13.II.1987 (**SPF** 049188); **Rio das Contas**, Pico das Almas, ca. 2-3km da fazenda Morro Redondo, *col. S. Atkins et al.*, 03.III.1994 (**SPF** 95638). **DISTRITO FEDERAL: Anápolis**: entrada da cidade, *col. W.D. Clayton* 4802, 23.II.1965 (**SP** 101314); *idem* 4828, 24.II.1965 (**SP** 101316); **Chapada da Contagem**, *col. E.P. Heringer* 15466, 29.II.1976 (**SP** 219573); Universidade de Brasília, *col. W.D. Clayton* 4799, 23.II.1965 (**SP** 101315). **GOIÁS**: entre Vianópolis e Ponta Funda, *col. A. Chase* 1330, 17.III.1930 (**RB** 64744); **Cristalina**, Serra dos Cristais, *col. A.G. Burman* 344, I. 1978 (**SP** 193073); 16° 46'S e 47° 37'W, *col. J.R. Pirani et al.* 1542, 04.II.1987 (**SPF** 50637); **Goiandira**, *col. A. Chase* 11552, 26.III.1930, (**RB** 64754); **Luziania**, perímetro da cidade, *col. E.P. Heringer* 18118, 04.III.1981 (**SP** 219594); **Jataí**, Queixada, *col. A. Macedo*, 09.II.1950 (**SP** 69414); Parque Nacional das Emas, 18° 90' 62"S e 53° 0.272'W, *col. T. S. Filgueiras* 2851, 20.III.1994 (**SP**

317234). **MATO GROSSO DO SUL: Campo Grande**, *col. A. Chase 10836*, 07-11.II.1930 (**RB** 127145). **MINAS GERAIS: Araxá**, Barreiro, *col. A. Macedo*, 10.II.1951 (**SP** 69329); **Carrancas**, Fazenda Grão-Mogol, próximo ao kanion, *col. C.A. Garcia*, 10.VI.2004 (**HUNISA**); **Congonhas**, ca. 50km ao norte de Congonhas, ao longo da rodovia MG 135 para Belo Horizonte, *col. G. Davidse & W.G. D'Arcy 10804*, 28.II.1976 (**SP** 159694); **Diamantina**, próximo ao antigo leito da estrada de ferro, *col. J.R. Pirani et al.*, 09.I.1988 (**SPF** 62474); **Francisco Sá**, Serra de S. Calixto, *col. A.G. Burman 188*, 20-22.II.1978 (**SP** 183851); **Ibiá**, ca. 8km a leste de Araxá, rodovia MG 262, *col. G. Davidse & W.G. D'Arcy 10867*, 29.II.1976 (**SP** 159516); **Paraopeba**, Reserva do Horto Florestal, *col. J. Elias de Paula 89*, 20.IV.1965 (**SP** 82401). **Patrocínio**, Morro das Pedras, 18° 44'S e 46° 53'W, *col. A.O. Scariot et al. 286*, 02.II.1989 (**SPF** 82507); **Santana do Piarapama**, Serra do Cipó, *col. PLK & Urbano 10119*, 17.II.1971 (**SPF** 148836); **Santana do Riacho**, Serra do Cipó, rodovia Belo Horizonte-Conceição do Mato Dentro, caminho da Pousada Monjolos, *col. C.A. Garcia et al. 075*, 22.III.2000 (**SPF**); entrada da segunda sede do IBAMA, *col. C.A. Garcia et al. 083*, 22.III.2000 (**SPF**); **Tapera**, Serra da Canastra, rodovia para S. João da Boa Vista, 19° 57' 19,8"S e 46° 46'26,9"W, *col. M. Magenta & J.E. Magenta Neto 639*, 18.IV.2003 (**SPF** 157712); **Venda Nova**, *col. L. Roth 15184*, 18.III.1956 (**SP** 253334). **PARANÁ**: margens do Rio Itararé, divisa com S. Paulo, *col. G. Davidse & W.G. D'Arcy 11377*, 15.III.1976 (**SP** 161319). **SÃO PAULO: Botucatu**, 22° 45'S e 48° 25'W, *col. Ilse S. Gottsberger 982*, 15.III.1971 (**SP** 169180); **Cajuru**, Rodovia Cajuru-Altinópolis, *col. T. Sendulsky 132*, 23.II.1965 (**SP** 84268); **São Carlos**, ao longo da rodovia Washington Luiz, entrada para Analândia, *col. T. Sendulsky 72*, 25.III.1963 (**SP** 66081); **Cunha**, Serra da Cunha, *col. M. Kublmann & A. Gebrt*, 14.III.1939 (**SP** 318340); **Itapetininga**, Fazenda Santa Luzia do Campo Largo, *col. S. M. Campos 188*, 16.III.1960 (**RB** 110470); **Itapeva**, Estação Ecológica, *col.*

*V.C. Souza et al.* 8640, 28.V.1995 (UEC 76274); **Itirapina**, col. *T. Sendulsky* 170, 24.III.1965 (SP 84267); **Mogi Guaçu**, Reserva Florestal da Fazenda Campininha, col. *J. Mattos* 12256, 24.V.1965 (SP 118231); **Porto Ferreira**, rodovia Porto Ferreira-S. Carlos, col. *T. Sendulsky* 158, 24.III.1965 (SP 84276); **Santa Rita do Passa Quatro**, 21° 36-44'S e 47° 34-41'W, col. *M.A. Batalha* 968, 06.II.1996 (SP 319963); 21° 36-44'S e 47° 34-41'W, Pé-de-gigante, col. *M.A. Batalha* 1577, 13.II.1997 (SP 319364); **São José dos Campos**, 7,3km SSE da praça principal da cidade, col. *Itiriki Mimura* 330, 21.III.1962 (SP 93864); **São Simão**, Estação Bento Quirino, col. *M. Kuhlmann* 4123, 22.V.1957 (SP 105963). **TOCANTINS: Mateiros**, Jalapão, col. *P.T. Sano et al.* 3737 (SPF).

Espécie polimórfica de ampla distribuição nas formações savânicas de todo o Brasil, alcançando também o Paraguai. Suas características diferenciais são o hábito cespitoso difuso, com rizomas leptomórficos espessados, não cutinizados, algumas vezes com escamas, folhagem glauca, áspera, inovações extravaginais equitantes e inflorescências corimbiformes pluriramosas, longas e corimbiformes. Atinge o maior porte de toda a série. Há evidências morfológicas de suas relações com outras espécies tais como a organização equitante das inovações extravaginais, às vezes falciformes, o padrão celular da epiderme da pálea e a organização do mesofilo, muito semelhantes aos encontrados em *A. flabelliformis*, *A. ramboi* e *A. argentinus*. Há participação de *A. pressus* na formação genômica do tetraplóide *A. ramboi*. Floresce entre os meses de janeiro e junho.

É descrita uma nova variedade com lígula externa e inovações extravaginais delgadas e falciformes, endêmica do estado da Bahia, exemplares coletados em Barreiras e Alagoinhas, e da região do Jalapão em Tocantins. Portanto, duas variedades estão confirmadas para o Brasil, a saber, *A. pressus*

(Nees) Parodi var. *pressus* e *A. pressus* (Nees) Parodi var. *exligulata* C.A. Garcia var. nov.

Chave para as variedades de *A. pressus*

1. Lígula externa ausente; inovações extravaginais robustas, ascendentes.....*A. pressus* var. *pressus*  
 1'. Lígula externa presente; inovações extravaginais delgadas, falciformes.....  
 .....*A. pressus* var. *exligulata*

*Axonopus pressus* var. *exligulata* C.A. Garcia var. nov.

Tipo da variedade: Brasil, Bahia, Alagoinhas, 6km da cidade, ao longo da rodovia BR 116, col. G. Davidse & W.G. D'Arcy 11739, IV.1976 (holótipo: SP , aqui designado).

**Plantas**, 0,8-1,0mm alt.; rizomas leptomórficos espessados; inovações extravaginais falciformes; colo com lígula externa, membranoso-ciliolada, 0,2mm compr.



**Figura 7. *A. pressus*:** A. hábito cespitoso difuso em planta jovem; B. ambiente; C. rizoma e inovações extravaginais; D. inflorescência.

17. *Axonopus ramboi* G.A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5:134. 1963.

Tipo: Brasil: Rio Grande do Sul, Cambará do Sul, col. B. Rambo 36460 (isótipo: BAA!).

Fig. 8A-D

**Plantas** 0,5-1,2m alt., rizomas leptomórficos, delgados, colmos achatados, entrenós glabros, folhagem subrígida, lisa, pseudoequitante, glauca, folhas basais não alcançando a metade da altura da planta, inovações extravaginais não equitantes. **Bainhas** foliares conduplicadas, 8-12mm larg., glabras, margens glabras ou ciliadas só na porção distal, tricomas não tuberculados; colo pouco evidente, marcado por pequenos pontos escuros nas margens ou imperceptível, glabro, não flexível, sem lígula externa; lígula 5mm compr., membranoso-ciliada, inserção convexa, quase retilínea; lâminas 13-30(40)cm compr., 5-10mm larg., ascendentes, lineares, dobradas ou planas, glabras, margens glabras, base reta, brevemente expandida, tão largas quanto as bainhas, ápice subagudo. **Inflorescência** pseudoverticilada, longamente exserta, 10-25(30)cm compr., não corimbiforme, ramos 10-40, alternos, divergentes, os basais mais longos que os apicais; ráquis 0,5mm larg., faces glabras ou pubérulas, margens escabras, entrenós 3mm compr., tricomas na base dos pedicelos alcançando a metade do comprimento da espiguetas; pedicelos 0,3-0,5mm compr. **Espiguetas** 2,0-2,5mm compr., 0,8-1,0mm larg., oblongo-elípticas, agudas, glabras; gluma superior e lema inferior iguais, 2-(3-5)nervados; antécio superior 1,8-2,3mm compr., 0,8-1,0mm larg., 3/4 do comprimento da espiguetas, ápice subagudo. **Cariopse** elipsóide, ca. 2mm compr.



Material examinado: **PARANÁ:** **Guaratuba**, Serra de Araçatuba, campo subalpino, *col. G. Hatschbach*, 10.XI.1959 (**MBM** 25827); **Palmas**, 10km a noroeste da cidade, em brejo, *col. G. Hatschbach* 28170, 04.XII.1971 (**MBM** 19443); **Quatro Barras**, vale do rio Taquari, *col. W.D. Clayton* 4313, 24.I.1965 (**SP** 85898); **União da Vitória**, São Cristóvão, *col. G. Hatschbach* 30691, 18.XI.1972 (**MBM** 24442). **SANTA CATARINA:** **Caçador**, fazenda dos Carneiros, campo úmido, *col. R.M. Klein* 3549, 08.XII.1962 (**HBR** 29657); **Curitibanos**, Marombinhas, *col. L.B. Smith* 15473, 28.XI.1971 (**HBR** 43153); **Irani**, banhado, *col. R. Reitz & R.M. Klein* 16434, 28.XII.1963 (**HBR** 43294); **Mafra**, Campo Novo, *col. R.M. Klein* 3798, 11.XII.1962 (**HBR** 29662); **São Joaquim**, Curral Falso, Bom Jardim, *col. R. Reitz & R.M. Klein* 7798, 11.XII.1958 (**HBR** 25963). **RIO GRANDE DO SUL:** **Bom Jesus**, Serra da Rocinha, beira dos Aparados, *col. J.F.M. Valls & L. Arzivenço* 1403, 30.XII.1970 (**ICN** 10161); **Cambará do Sul**, Itaimbezinho, barranco à beira da estrada, *col. J.F.M. Valls* 1911, 30.XII.1971 (**ICN** 10189); **São Francisco de Paula**, cascata da Ronda, *col. J.F.M. Valls & E. Kornelius* 1455, 26.I.1971 (**CEN**)

Espécie endêmica dos campos úmidos de altitude da Serra Geral que se estendem de São Francisco de Paula no Rio Grande do Sul até Quatro Barras, no Paraná. Ocorrem preferencialmente em solos pouco drenados e ricos em matéria orgânica, às margens de rios. Na maioria das vezes pode-se encontrar nesses campos, turfeiras de *Sphagnum*. Suas inflorescências subverticiladas, pluriramosas, laxamente divergentes, de cor roxa, são sua principal característica diferencial. É um alotetraplóide cujo genoma possui a participação de *A. pressus*. Floresce entre os meses de novembro e abril.



**Figura 8. *A. ramboi*:** **A.** hábito **B.** solo onde cresce a planta, coberto por *Sphagnum*; **C.** rizoma leptomórfico e inovação extravaginal falciforme; **D.** inflorescência pseudoverticilada com ramos basais mais longos que os apicais.

**18. *Axonopus suffultus*** (Mikan ex Trin.) Parodi, Notas Museo La Plata Bot. 3: 23. 1938. Tipo: Brasil: col. Mikan (holótipo: LE; isótipo: US (fragmento)).

*Paspalum suffultum* Mikan ex Trin. in Spreng. Neue Entd. 2: 46. 1821.

TRINIUS, C.B. 1828. Species graminum iconibus et descriptonibus illustravit. v.1, tab. 108, Impensis Academiae Imperialis Scientiarum, Petropoli (epítipo, aqui designado).

*Axonopus arcuatus* G.A. Black, syn. nov. Advancing Frontiers Pl. Sci. 5:134. 1963.

Tipo: Brasil, *Glaxion 17933* (holótipo: B – visto por imagem).

*Paspalum arcuatum* Mez, Fedde Rep. Spec. Nov. 15:60. 1917.

Figs. 9A-E; 10A-C; 11.

**Plantas** 20-70cm alt., com rizomas leptomórficos, delgados, colmos achatados, entrenós glabros, folhagem subrígida, lisa, pseudoequitante, não glauca, crescimento regular, folhas basais não alcançando a metade da altura da planta, inovações extravaginais não equitantes, falciformes, não estoloniformes. **Bainhas** foliares conduplicadas, 4-8mm larg., glabras, margens ciliadas só na porção distal, tricomas não tuberculados; colo pouco evidente, marcado por pequenos pontos escuros nas margens ou imperceptível, glabro, não flexível, sem lígula externa; lígula 0,3-0,4mm compr., membranoso-ciliada, inserção convexa; lâminas 6-20cm compr., 3-5mm larg., arqueadas, dobradas ou planas, glabras, margens glabras, base arredondada, discretamente atenuada, mais estreita que a bainha, ápice subagudo ou obtuso. **Inflorescência** fasciculada, longamente excerta, 6-20cm compr., não corimbiforme, ramos 6-14, alternos, ascendentes; ráquis 0,3-0,5mm larg., faces glabras ou pubérulas, margens escabras, entrenós 2mm compr., tricomas na base dos pedicelos alcançando a metade do comprimento da espiguetta ou ausentes; pedicelos 0,1-0,3mm compr. **Espiguetas** 1,8-2,2mm compr., 0,6-0,8mm larg., oblongo-elípticas, agudas, glabras; gluma superior e

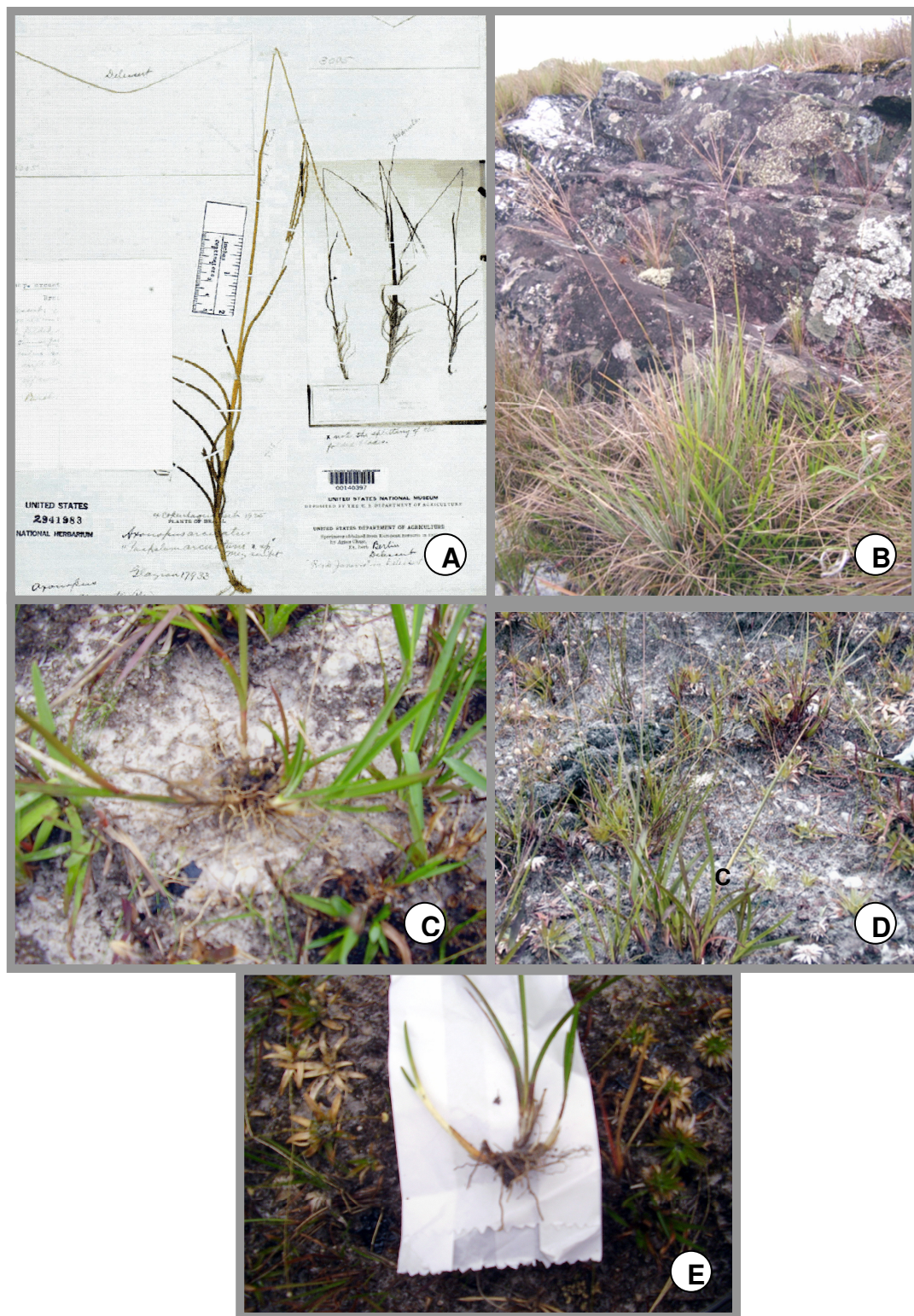
lema inferior iguais, 2-nervados; antécio superior 1,8-2mm compr., 0,6-0,8mm larg., mesmo comprimento da espiguetta, ápice subagudo. **Cariopse** não vista.

Material examinado: **MINAS GERAIS: Jaboticatubas**, ao longo da rodovia Lagoa Santa-Jaboticatubas, col. *T. Sendulsky*, 09.XII.1971 (**SP** 201146); **Santana do Riacho**, Serra do Cipó, rodovia Belo Horizonte-Conceição do Mato Dentro, estrada da Usina, col. *A.G. Burman 518*, 25.XI.1979 (**SP** 199664); Parque Nacional da Serra do Cipó, segunda sede do IBAMA, col. *C.A. Garcia et al. 083*, 22.III.2000 (**SPF** 140742).

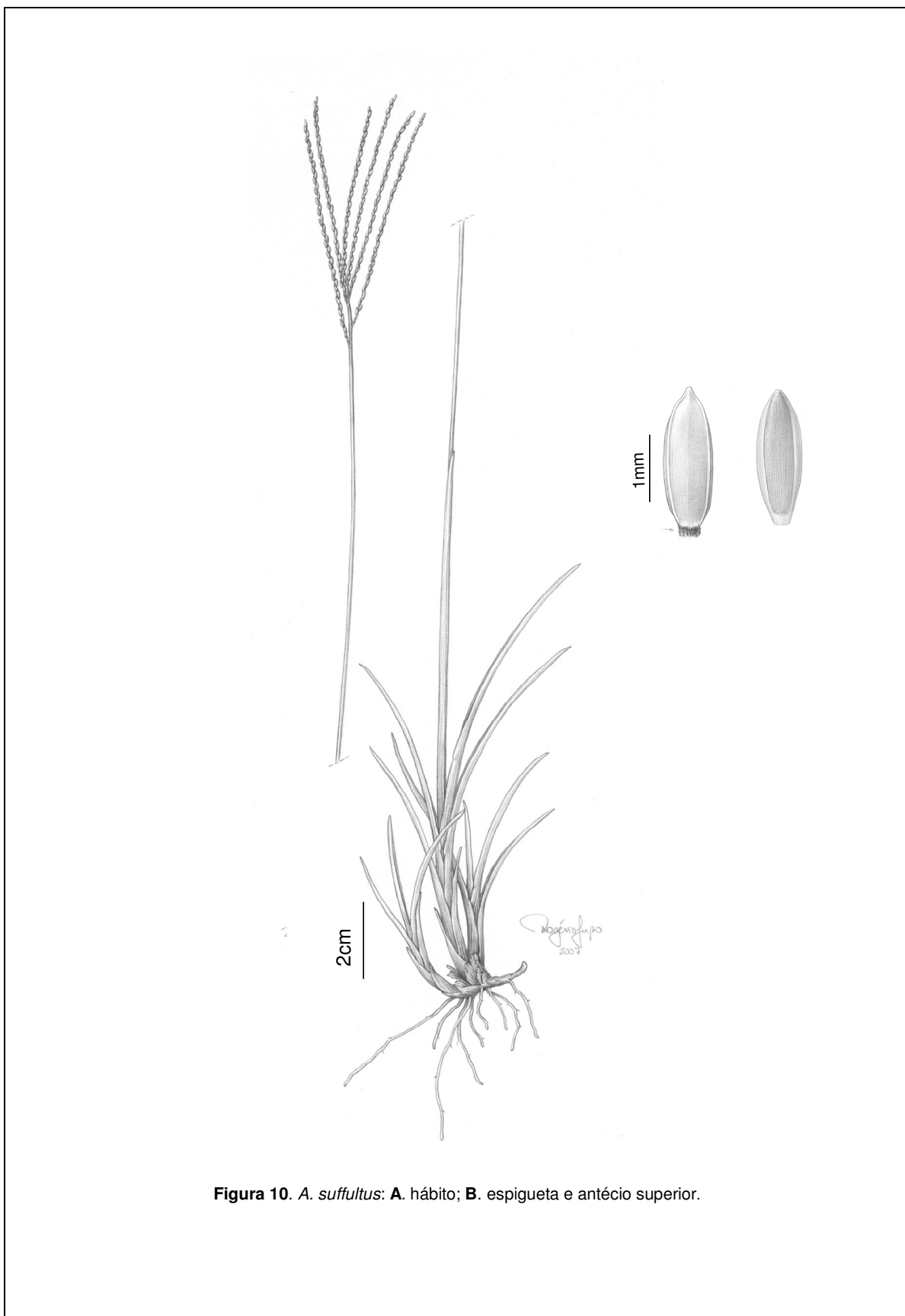
Espécie que se caracteriza pelo arqueamento das lâminas. Ocorre em afloramentos graníticos ou quartzíticos na região Sudeste. Sua exata distribuição ainda é desconhecida, em função de sua confusa delimitação. Floresce entre os meses de novembro e abril. Assemelha-se a *A. argentinus* pelos rizomas leptomórficos delgados e inflorescência fasciculada, pauciracemosa e a *A. pratensis* no porte do hábito, contudo, diferencia-se da primeira pelas folhas arqueadas e da segunda, pelas folhas de crescimento regular, inflorescência com ramos ascendentes e por não produzir estolhos.

*Paspalum suffultum* Mikan foi transferido por Parodi (1938) para o gênero *Axonopus*, incluindo *Paspalum iridaceum* Mez (= *A. iridacens*) na sinonímia da mesma, sem ter visto o holótipo e baseado apenas numa ilustração de Trinius (1828). O holótipo de *A. suffultus* é só um fragmento da ráquis, sem local de coleta, o qual Black (1963) descreveu, incluindo muitos exemplares coletados no Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul, Paraguai e Uruguai, além de *A. argentinus* var. *glabriiflorus* Parodi, em sua sinonímia. A única informação precisa sobre esses fragmentos, tanto de *A. hagenbeckianus* quanto de *A. suffultus* é que pertencem à série *Suffulti*. De acordo com a descrição de Black (1963), qualquer

entidade da série pode ser tratada como tal. Além disso, a descrição original de Mikan (Trinius 1821) mostra alguns detalhes importantes: as plantas são paucifolias, com folhas fasciculadas na base, curtas e arqueadas, a lígula tem a forma de “meia-lua”, as espiguetas são oblongas e agudas e o antécio superior iguala-se à espiguetas em tamanho. Considerando também que Mikan coletou no Corcovado, Boa Vista e na Região dos Lagos, no Estado do Rio de Janeiro (Döll 1877), o holótipo, provavelmente, é proveniente da Região Sudeste. Portanto, nesse estudo, considera-se, *A. suffultus* como espécie distinta de *A. iridaceus* (Mez) T. Rojas, reabilitada à categoria de espécie. Quanto à *A. arcuatus*, tanto o holótipo, quanto a descrição original encaixam-se perfeitamente na descrição de *A. suffultus*, razão porque, neste trabalho, foi considerada sinônimo de *A. suffultus*.



**Figura 9:** **A. *A. arcuatus*:** exemplar para comparação (*Glaziou 17933*, US: isótipo). **B-E. *A. suffultus*:** **B.** hábito com folhagem não alcançando metade do comprimento da planta; **C-D.** base paucifolia da planta mostrando as folhas curtas e arqueadas; **E.** rizoma e inovações extravaginais.



**Figura 10.** *A. suffultus*: **A.** hábito; **B.** espiguetas e antécio superior.



**Figura 11. *A. suffultus*** (basiônimo: *Paspalum suffultum* Mikan) – epítipo – ilustrado por C.B. Trinius (1828). Imagem fornecida pelo Museu Nacional.



### 3.4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- ARAÚJO, A.A. 1941-1942.** Subsídio ao estudo dos campos do Rio Grande do Sul. *Revista Agrônômica* 5(56): 439-446, (57): 574-576, (59): 611-613, (60): 724-726, 6 (61-62): 69-72, (63): 133-135, (64): 173-177, (65): 263-265. Porto Alegre.
- BLACK G.A. 1963.** Grasses of the genus *Axonopus*. *Advancing Front. Pl. Sci.* 5: 1-186.
- BRIDSON, G.D.R. & SMITH, E.R. 1991.** *Botanico-Periodicum-Huntianum*. Carnegie Mellon University, Pittsburgh.
- BRUMMIT, R.K. & POWELL, C.E. 1992.** Authors of plant names. The Royal Botanic Gardens, Kew
- DEDECCA, D.M. 1956.** As espécies brasileiras do gênero *Axonopus* (Gramineae). *Bragantia* 15(19): 251-269.
- DE QUEIROS, K. 1992.** Phylogenetic definitions and taxonomic philosophy. *Biology and Philosophy* 7: 295-313.
- DÖLL, J.C. 1877.** Gramineae I: Paniceae. In C.F.P. Martius & A.G. Eichler (eds.) *Flora brasiliensis*. Lipsiae, Frid. Fleisher, vol. I, par. 1.
- HICKENBICK, M.C.M.; VALLS, J.F.M.; SALZANO, F.M. & FERNANDES, M.I.B.M. 1975.** Cytogenetic and evolutionary relationships in the genus *Axonopus* (Gramineae). *Cytologia* 40: 185-204.
- HOLMGREN, P.K.; HOLMGREN, N.H.; BARNETT, L.C. 1990.** Index Herbariorum. 8 ed. New York Botanical Garden. The Herbaria of the World, New York.
- PARODI, L.R. 1938.** Gramineas austroamericanas nuevas o criticas. *Notas Mus. La Plata* 3: 13-33.
- PARODI, L.R. 1961.** Gramineas argentinas nuevas o criticas III. *Revista Argent. Agron.* 28 (3-4): 100-125.
- RAMBO, B. 1954.** Análise histórica da flora de Porto Alegre. *Sellowia* 6: 9-17.
- ROSENGURTT, B.; ARRILLAGA DE MAFFEI, B.R. & IZAGUIRRE DE ARTUCIO, P. 1970.** *Gramineas Uruguayas*. Dep. Publ. Univ. de la Rep. Montevideo.

- STAFLEU, F.A. & COWAN, R.S. 1976-1988.** Taxonomic literature: a selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types, 2ed. v. 1-6, Scheltema & Hoelkma, Utrecht.
- STEUDEL, E. 1855.** Synopsis Plantarum Glumacearum, parte I: Synopsis Plantarum Graminearum. J. Meltzer Ed., Stuttgart.
- TRINIUS, C.B. 1821.** Agrostographische beyträge. vol. 2. In: K. Sprengel, Neue Entdeckungen im Ganzen Umfang der Pflankundezen. Leipzig.
- TRINIUS, C.B. 1828.** Species graminum iconibus et descriptonibus illustravit. v.1, tab. 108 Impensis Academiae Imperialis scientiarum, Petropoli.
- WILEY, E.O. 1981.** Phylogentics. The theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley, New York.
- ZULOAGA, F. O.; MORRONE, O.; DAVIDSE, G.; FILGUEIRAS, T. S.; PETERSON P.M.; SORENG, R.J. AND JUDZIEWICZ, E. J. 2003.** Catalogue of New World grasses (Poaceae): III. subfamilies Panicoideae, Aristidoideae, Arundinoideae, and Danthonioideae. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 46: 1-662.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Embora ainda faltem dados que confirmem a posição de *Axonopus* serie *Suffulti* G.A. Black como um grupo natural, a citogenética mostrou uniformidade na posição do marcador 45S do DNAr no genoma de todas as espécies submetidas a essa análise. Há indícios de que a categoria seja de origem híbrida, a partir de poliplóides de *A.* serie *Axonopus*, dada a similaridade morfológica existente entre certas espécies de ambas as séries e a ocorrência de híbridos naturais como *A. x riograndensis* Valls (*A. affinis* x *A. argentinus*) (Valls, com. pess.). Apesar da possibilidade de uma origem múltipla, características como a organização foliar equitante, ao menos na base da planta, bainhas conduplicadas, colmos geralmente achatados e espiguetas com antécio superior castanho, dão à série uma certa identidade morfológica e podem indicar que o grupo tomou então, um caminho independente no processo evolutivo.

*Axonopus* serie *Suffulti* está, portanto, representada no Brasil por 18 espécies e seis variedades, dentre as quais seis são novas para a Ciência. São elas: *A. arenarium* C.A. Garcia, *A. argentinus* Parodi, *A. axilaris* C.A. Garcia, *A. cartilagifolius* C.A. Garcia, *A. comosus* C.A. Garcia, *A. concavus* C.A. Garcia, *A. flabelliformis* Swallen, *A. hirsutus* C.A. Garcia, *A. hoehnei* G.A. Black, *A. iridaceus* T. Rojas, *A. leptostachyus* (Flügge) Hitchc., *A. aff. paraguayensis*, *A. paraguayensis* G.A. Black, *A. polydactylus* (Steud.) Dedecca, *A. pratensis* C.A. Garcia stat. nov., *A. pressus* (Nees) Parodi, *A. ramboi* G.A. Black e *A. suffultus* (Mikan ex Trin.) Parodi.

Em função do holótipo de *A. suffultus* ser apenas um fragmento da inflorescência, pouco informativo, foi eleita a ilustração de Trinius (1828) como epítipo.

Os melhores indicadores morfológicos para a taxonomia da série são: a organização das formas de crescimento, a filotaxia, a arquitetura da inflorescência

e a forma das espiguetas. Os morfotipos que, num mesmo hábitat, conseguem preservar em suas populações determinados caracteres distintos, independentemente de serem apomíticos ou sexuais, merecem o estatus de espécie. A análise cariológica ofereceu robusto suporte para a delimitação, confirmando que a arquitetura da planta pode ser mais informativa do que certos caracteres isolados como presença ou ausência de indumento e a maioria dos caracteres quantitativos. A influência de microhábitats como a ocorrência de estresse hídrico ou deficiência de elementos essenciais, pode promover alterações no indumento ou no comportamento anatômico foliar. No entanto, para o presente estudo, categorias infraespecíficas só foram reconhecidas quando uma separação ecológica com manutenção de atributos individuais da espécie foram observados.

Foi observado que plantas da mesma espécie podem crescer mais em solos mais profundos e arejados do que em solos rasos e compactados ou sobre afloramentos rochosos. Esse fenômeno foi verificado em *A. suffultus* (Mez) G.A. Black e em *A. pratensis* (G.A. Black) C.A. Garcia, stat. nov. Essa conclusão só tem validade quando a arquitetura da planta e a forma das espiguetas são mantidas nas populações. Isto significa que, mesmo com o hábito cespitoso, a altura da planta pode não ser um caráter significativo.

Em *A. serie Suffulti* a forma do rizoma é mais importante taxonomicamente que o tamanho. Como todas as plantas são rizomatosas, o tamanho ou mesmo a ocorrência do órgão, vai depender do substrato, do grau de perturbação do ambiente e do momento do ciclo de vida em que a planta é coletada. Mesmo porque, na prática, não existe padrão de comparação curto-longo. Eventualmente, há espécies que independentemente do tipo de substrato, sempre produzirão rizomas que não crescerão muito. Esta, portanto, será uma característica que lhes conferirá individualidade. Nesses casos, é necessário

recorrer a um ou outro caráter que efetivamente possa complementar a determinação.

Neste trabalho, foram apresentados dados que contribuirão para a continuidade das pesquisas sobre o gênero *Axonopus*. Tanto a citogenética convencional como a molecular constituem importantes ferramentas para a descoberta das relações entre as espécies. Uma vez compreendidos os mecanismos que conduzem às modificações fenotípicas que determinam a circunscrição de tais organismos, uma taxonomia menos artificial poderá encaminhar estudos filogenéticos com maior precisão.