



YURI DE SOUZA VIEIRA COUCEIRO

ESTUDOS TAXONÔMICOS EM
PAPPOPHORUM SCHREB.
(POACEAE: CHLORIDOIDEAE)

RECIFE
2023



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

YURI DE SOUZA VIEIRA COUCEIRO

**ESTUDOS TAXONÔMICOS EM *PAPPOPHORUM* SCHREB.
(POACEAE: CHLORIDOIDEAE)**

RECIFE

2023

YURI DE SOUZA VIEIRA COUCEIRO

**ESTUDOS TAXONÔMICOS EM *PAPPOPHORUM* SCHREB.
(POACEAE: CHLORIDOIDEAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Sistemática e Evolução

Orientador (a): Marccus Vinícius da Silva Alves

Coorientador (a): Jefferson Rodrigues Maciel

RECIFE

2023

Catálogo na Fonte:
Bibliotecária Natália Nascimento, CRB4/1743

Couceiro, Yuri de Souza Vieira.

Estudos taxonômicos em *Pappophorum* Schreb. (Poaceae: Chloridoideae). / Yuri de Souza Vieira
Couceiro. – 2023.

91 f. : il., fig.; tab.

Orientador: Marccus Vinícius da Silva Alves.

Coorientador: Jefferson Rodrigues Maciel.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de
Pós-graduação em Biologia vegetal, 2023.

Inclui referências.

1. Cynodonteae. 2. Mcluster. 3. Morfometria - nomenclatura - tipificação. I. Alves, Marccus
Vinícius da Silva. (Orient.). II. Maciel, Jefferson Rodrigues. (Coorient.). III. Título.

587

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2023-180

**ESTUDOS TAXONÔMICOS EM *PAPPOPHORUM* SCHREB.
(POACEAE: CHLORIDOIDEAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Aprovada em 27/02/2023.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Marccus Vinícius da Silva Alves (Orientador)

Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Christian Silva (Examinador Externo)

Universidade do Estado de Santa Catarina

Prof. Dr. Gustavo Hiroaki Shimizu (Examinador Externo)

Universidade Estadual de Campinas

Profa. Dra. Maria Regina Vasconcellos Barbosa (Suplente Interna)

Universidade Federal da Paraíba

Profa. Dra. Danielly da Silva Lucena (Suplente Externa)

Universidade Estadual da Paraíba

DEDICO ESTA OBRA A JEFFERSON R. MACIEL,
POR SEMPRE ACREDITAR EM MIM A CADA DECISÃO TOMADA E SOBRETUDO,
ME APRESENTAR O UNIVERSO DAS GRAMÍNEAS.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por ter me dado forças para sobreviver a todo esse processo.

A Nossa Senhora, pelos cuidados e zelos comigo durante todo o percurso de saída da casa da minha mãe.

Ao 1º Encontro de Jovens com Cristo – EJC/Chã de Alegria, que me proporcionou ser uma pessoa melhor, pautada numa visão mais humana e cristã. Nos grandes momentos de desespero, era no Cristo que eu encontrava esperança em continuar.

A Maria Adilma de Souza Vieira (Mainha), Saulo de Santana Santos (Irmão) e Maria do Carmo Bezerra de Souza Vieira (Vovó) por me darem todo o apoio psicológico, moral e fraterno para que eu tivesse um desempenho de qualidade em todo o meu caminhar, não só na academia, mas na vida.

A Washengton Ferreira da Silva Filho, por escolher vivenciar (mais do que de perto) toda minha trajetória acadêmica com todo amor, carinho, disponibilidade e afeto. A ele, também dedico tudo que me tornei, através de sua despreziosa e genuína capacidade em me atravessar com toda sua generosidade e intrepidez. Te amo!

A Dra. Danielly Lucena (UEPB) e ao Dr. Diego Gonzaga (JBRJ) pelos seus cuidados comigo e disponibilidade em discutir, repensar e sugerir alterações valiosas em meu pré-projeto submetido a seleção que pleiteei uma vaga, culminando em minha aprovação no referido curso.

Ao Dr. Jefferson R. Maciel (JBR) por esses quase seis anos me orientando e acima de tudo apostando e vibrando com o crescimento de minha pessoa enquanto profissional. Para além da academia, a amizade construída, em muitos momentos, gerou diálogos decisivos em estágios importantes de minha vida. Sem sua experiência e direcionamento(S), não poderia afirmar com clareza onde sequer eu estaria hoje. A ele toda minha gratidão!

Ao Dr. Marccus Alves pelo aceite da orientação e do desafio que seria o desenvolvimento desse produto diante o ápice da pandemia do COVID-19. Os riquíssimos e calorosos momentos de discussões sobre dezenas de temas (pois “*eu penso demais*” - palavras dele!) foram de valor inestimável a minha pessoa. Indiscutivelmente foram esses momentos, por mais que pontuais, de grande contribuição para minha formação profissional e pessoal.

A Dra. Regina Célia de Oliveira por ter me recebido com todo carinho na Universidade de Brasília (UnB) para um período de estágio-sanduíche. Todos os profissionais que conheci através de Regina também contribuíram para minha formação direta ou indiretamente. A ela também dedico a qualidade dos produtos desta dissertação, sem essa peça essencial (Regina) muito possivelmente faltariam várias outras.

Aos servidores e técnicos que de alguma maneira contribuíram facilitando a construção deste trabalho, notadamente à Valeria e Dani (técnicas do Herbário UB), Ana Gomes (técnica do Lab. de Imagem/EMBRAPA), Felipe (secretário do PPGBV), Olivia, Fernando e Edilton (servidores do IPA) e Taciana Cavalcanti (curadora CEN).

Ao Prof. Valls (EMBRAPA/CENARGEN) que gentilmente me recebeu para uma imersão no universo de *Pappophorum*. Muitos produtos desta Dissertação só foram possíveis pelas bibliografias, de certa, históricas que não teríamos acesso sem a genuína contribuição do Valls. Para mim, é de grande valia conhecer um dos maiores nomes no que diz respeito ao conhecimento produzido de Poaceae no Brasil. Muito grato!

Aos colegas do Laboratório de Biologia Molecular de Plantas/UnB, especialmente: Thais da Ayahuasca (rsrsrs), Crystielly das briófitas, Ranielly das *Banisteriopsis* (hoje uma querida amiga) e aos professores Dr. Paulo Câmara e Dra. Michelline Carvalho pelas valiosas discussões sobre o universo da biologia molecular, todo meu carinho.

As pessoas queridas que conheci em BSB e levo para a vida, especialmente a Mayco Werllen, Danilo Baptista (Denaylon), Karen Ofata + Ted, Marcelinha e Verônica por todo amor, carinho e companheirismo vivido em nossos íntimos momentos do Verônicaverso. Tudo se transformou infinitamente mais leve pela presença de vocês, todo meu amor!

Aos colegas de trabalho e genuínos MTVianos, em especial, William Matzenauer, Izabel Paiva e Yuri Rossine (+ Gustavo ~~citogenética~~ Gomes e Sinzinando ~~polinizar~~ Albuquerque), somados a todos os outros que indiretamente contribuíram para minha formação, todo meu carinho e reconhecimento por todo companheirismo vivido nesses anos.

*“Computadores fazem arte,
artistas fazem dinheiro”.*

Chico Science

RESUMO

Pappophorum Schreb. é um gênero com 10 espécies de distribuição entre as zonas áridas e semiáridas das Américas. O táxon é monofilético e é suportado como grupo-irmão de *Tridens* Roem. & Schult., e o clado formado por estes dois é irmão de *Neesiochloa* Pilg. Alguns tratamentos em *Pappophorum* reposicionaram táxons e indicaram sinonimizáveis que contribuíram para tornar a taxonomia do gênero confusa. Um dos clássicos exemplos de propostas de delimitação em *Pappophorum* envolve os limites morfológicos entre *P. subbulbosum* e *P. mucronulatum* da Região Sul Americana bem como *P. vaginatum* que é descrito para América do Norte. Para além do tratamento dado a algumas espécies, inconsistências nomenclaturais também foram detectadas na história taxonômica do grupo. Neste estudo, testamos as circunscrições das espécies como hipóteses taxonômicas seguindo um framework estatístico que avalia a possibilidade de toda a variação encontrada nas amostras ser inclusive classificada como uma única espécie. Além disso, também foram detectadas instabilidades nomenclaturais entre os nomes das espécies e a necessidade de designação de espécimes-tipo foi considerada. Para o teste de hipóteses taxonômicas, a rotina estatística integra análises univariadas, multivariadas, classificação bayesiana simples e modelos de classificação morfológica para responder: (i) qual o potencial diagnóstico de caracteres morfológicos entre os táxons e (ii) qual proposta de classificação melhor sustenta a delimitação das espécies. Somados a isso, foram analisados os protólogos de nomes associados às espécies de *Pappophorum* e as respectivas coleções-tipo. As amostras foram localizadas e examinadas a partir de bancos de imagens on-line (JSTOR, IRHN, SpeciesLink) e coleções de herbários digitalizados. A análise MCluster indicou que a classificação não supervisionada de três espécies foi o melhor modelo taxonômico. Seis caracteres foram estatisticamente significativos para distinguir ao menos uma espécie do complexo. Nossos resultados indicam que *P. subbulbosum* deve ser reconhecida como uma espécie aceita, sendo proposto seu restabelecimento, além de indicada uma delimitação complementar para *P. mucronulatum* e *P. vaginatum*. Foram designados lectótipos com imagens dos espécimes associados aos respectivos nomes.

Palavras-chave: Cynodonteae; Mcluster; Morfometria; Nomenclatura; Tipificação.

ABSTRACT

Pappophorum Schreb. is a genus with 10 species distributed across the arid and semi-arid zones of the Americas. The taxon is monophyletic and is supported as a sister group to *Tridens* Roem. & Schult., and the clade formed by these two is sister to *Neesiochloa* Pilg. Some treatments in *Pappophorum* repositioned some taxa and indicated synonymizations that contributed to make the taxonomy of the genus confusing. One of the classic examples of confusing proposals for delimitation in *Pappophorum* involves the morphological boundaries between *P. subbulbosum* and *P. mucronulatum* from the South American Region as well as *P. vaginatum* which is described for North America. In addition to the treatment given to some species, nomenclatural inconsistencies were also detected in the taxonomic history of the group. In this study, we tested species circumscriptions as taxonomic hypotheses following a statistical framework that assesses the possibility of all the variation found in the samples even being classified as a single species. In addition, nomenclatural instabilities were also detected between species names and the need to designate sample-types was considered. For testing taxonomic hypotheses, the statistical routine integrates univariate and multivariate analyses, simple Bayesian classification and morphological classification models to answer: (i) what is the diagnostic potential of morphological characters among taxa and (ii) which classification proposal best supports the delimitation of species. In addition, the protologues of names associated with *Pappophorum* species and the respective type collections were analyzed. Samples were located and examined from online image banks (JSTOR, IRHN, SpeciesLink) and digitized herbaria collections. MCluster analysis indicated that the unsupervised classification of three species was the best taxonomic model ($\Delta\text{BIC} = 0.0$). Six characters were statistically significant to distinguish at least one species from the complex. Our results indicate that *P. subbulbosum* should be recognized as an accepted species, and its reestablishment is proposed, in addition to indicating a complementary delimitation for *P. mucronulatum* and *P. vaginatum*. Eight lectotypes and isolectotypes were designated with images of specimens associated with their names.

Keywords: Cynodonteae; Mcluster; Morphometry; Nomenclature; Typification.

LISTA DE FIGURAS

Estudos taxonômicos em *Pappophorum* Schreb. (Poaceae: Chloridoideae)

- Figura 1 –** **A-B** Tricomas bicelulares com célula apical bulbosa e basal curta **A)** *Pappophorum bicolor* E. Fourn. **B)** *P. philippianum* Parodi, face adaxial da epiderme foliar. **C-D** Tricomas bicelulares com célula apical bulbosa e basal alongadas **C)** *Cottea pappophoroides* Kunth, **D)** *Schmidtia kalahariensis* Stent, colmo.
- Figura 2 –** Fluxograma com os principais reposicionamentos na história taxonômica de *Pappophorum* Schreb.
- Figura 3 –** Áreas de alta diversidade de espécies de Chloridoideae no Novo Mundo.

MANUSCRITO 1 – *Pappophorum* (Poaceae: Chloridoideae): seleção de modelos para testar delimitações taxonômicas e restabelecimento de *P. subbulbosum*

- Figura 1 –** Resultado da *Mcluster* indicando o melhor modelo para a classificação da variação morfológica encontrada nas amostras.
- Figura 2 –** Gráfico da Naive Bayes indicando os três agrupamentos possíveis a partir da variação morfológica das amostras. ★ amostras da coleção tipo.
- Figura 3 –** Fotomicrografias de cariopses em MEV. **A-C.** *Pappophorum mucronulatum* Ness, fruto inteiro vista do hilo (**A**) e embrião (**B**) (*Sendulski 1442*). **D-F.** *Pappophorum subbulbosum* Arech. (*Valls 2088*). **G-I.** *Pappophorum vaginatum* Buckley (*Valls 3736*). Setas vermelhas = projeções bi-tridentadas no ápice; Seta verde = paredes periclinais muito rugosas; Seta amarela = paredes anticlinais espessas; Setas pretas = porção convexa e côncava próxima ao hilo; Círculos pretos = puberulência agregada à superfície
- Figura 4 -** Boxplot do teste qui-quadrado de Pearson e da análise de Kruskal-Wallis evidenciando os seis caracteres que distinguem significativamente ao menos uma das espécies tratadas (para os códigos, consultar Tabela 1).
- Anexo 1 -** Vouchers do material examinado das espécies de *Pappophorum*
- Anexo 2 -** Conceitos dos caracteres e estado de caracteres adotados para delimitar os táxons. Centímetros (cm), milímetros (mm), caráter categórico (*).

MANUSCRITO 2 – Uma oportunidade de resolução nomenclatural historicamente negligenciada em um gênero secular: *Pappophorum* (Poaceae: Chloridoideae)

- Figura 1 –** Protólogo do gênero *Pappophorum* Schreb. associado a autoria e página correta.
- Figura 2 –** Holótipo de *Saccharum pappiferum* Lam. (P00563784).
- Figura 3 –** Resumo gráfico das decisões nomenclaturais e taxonômicas adotadas com base em *Pappophorum pappiferum* (Lam.) Kuntze e nomes de formas relacionados.
- Figura 4 –** Imagens dos Lectotipos designados. **A)** *Pappophorum mucronulatum* Nees (M04444286), com localidade-tipo no Piauí. **B)** *Pappophorum vaginatum* Buckley (PH00023014), planta do lado esquerdo.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Caracteres morfológicos que reúnem as espécies de *Pappophorum* em diferentes classificações.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	15
1.2 COMPLEXO DE ESPÉCIES.....	16
1.3 O GÊNERO NAS AMÉRICAS: DISTRIBUIÇÃO E USO POTENCIAL.....	17
1.4 SISTEMÁTICA DE <i>PAPPOPHORUM</i>: BREVE HISTÓRICO E MÚLTIPLAS PROPOSTA.....	18
1.5 UM PANORAMA DA BIOGEOGRAFIA DE <i>PAPPOPHORUM</i> NO NOVO MUNDO.....	23
MANUSCRITO 1	
<i>Pappophorum</i> (Poaceae: Chloridoideae): seleção de modelos para testar delimitações taxonômicas e restabelecimento de <i>P. subbulbosum</i>.....	25
MANUSCRITO 2	
Uma oportunidade de resolução nomenclatural historicamente negligenciada em um gênero secular: <i>Pappophorum</i> (Poaceae: Chloridoideae).....	53
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	83
REFERÊNCIAS.....	84

APRESENTAÇÃO

Esta Dissertação consiste no estudo taxonômico de espécies do gênero *Pappophorum*. Inicialmente, evidenciamos as principais problemáticas envolvendo a delimitação específica de alguns táxons, aqui tratados como um complexo. Posteriormente, apresentamos panoramas gerais sobre o conceito de complexos de espécies, distribuição e uso potencial de algumas espécies, um breve histórico da sistemática do grupo e apontamentos sobre a biogeografia do gênero nas Américas.

A segunda parte desta obra está organizada em dois capítulos, visando apresentar os principais resultados no formato de manuscritos (1 e 2), que irão sofrer alterações ao longo das sugestões dos revisores, até sua efetiva publicação. Cada capítulo está de acordo com as normas das revistas escolhidas.

Capítulo 1— *Pappophorum* (Poaceae: Chloridoideae): seleção de modelos para testar delimitações taxonômicas e restabelecimento de *P. subbulbosum*

Esse manuscrito traz o principal objeto de estudo desta Dissertação e conta com a investigação e esclarecimento dos limites morfológicos de espécies em *Pappophorum*, aqui consideradas como um complexo. São apresentados a proposta de restabelecimento de uma espécie, anteriormente aceita como um sinônimo, os caracteres morfológicos significativos para delimitar os táxons tratados, chave de identificação, comentários taxonômicos e prancha com microfotografias eletrônicas de varredura. Este manuscrito será submetido à Applications in Plant Sciences (APPS).

Capítulo 2— Uma oportunidade de resolução nomenclatural historicamente negligenciada em um gênero secular: *Pappophorum* (Poaceae: Chloridoideae)

Após o tratamento taxonômico dado a algumas espécies do gênero, foi possível detectar inconsistências nomenclaturais envolvendo os nomes associados às espécies de *Pappophorum*. Conduzindo uma revisão abrangente, buscamos estabelecer tipificações, resolver questões taxonômicas e garantir a estabilidade nomenclatural na complexa taxonomia de *Pappophorum*. Uma extensiva busca foi realizada em bases de dados, literatura taxonômica e herbários digitalizados, a fim de analisar obras originais e coleções-tipo relacionadas. Seis lectotipificações, sendo três de segundo-passo e duas novas sinônimizicações foram propostas. Além disso, mostramos que a aplicação da autoria do gênero aparecia de distintas formas e a história nomenclatural de *P. pappiferum*, a espécie-tipo do gênero, permanecia obscura e profundamente problemática. Este manuscrito conta com as imagens das amostras-tipo, cabeçalhos dos nomes revisados e notas nomenclaturais. Submetido à TAXON.

1. INTRODUÇÃO

*Pappophorum*¹ Schreb. é um gênero com cerca de 10 espécies perenes (Pensiero 1986) que estão distribuídas em ambientes áridos e semiáridos das Américas. O táxon, filogeneticamente é sustentado em Chloridoideae, tribo Cynodonteae e subtribo Pappophorinae (Soreng 2015; Peterson 2016) onde também é incluído *Tridens* Roem. & Schult. como grupo-irmão, e o clado formado por esses dois é irmão de *Neesiochloa* Pilg. (Peterson 2016). As principais características que distinguem as espécies de *Pappophorum* em Chloridoideae são os prolongamentos das nervuras dos lemas em aristas, com 11~26 aristas ligeiramente escabras, 1-2(-4) antécios basítonos férteis e os apicais neutros (Reeder 1965; Pensiero 1986).

A história taxonômica de *Pappophorum* é principalmente marcada pelas múltiplas propostas de delimitação taxonômica baseadas em morfologia (Prat 1935; Brown 1958; Cárceres 1958; Reeder 1965; Pensiero 1986; Reeder 1989; Clark 1997), inconsistências nomenclaturais (Schreber 1791: 787, Nees 1829: 412, Buckley 1866: 35, Fournier 1886: 133, Arechavaleta 1896: 405, Hackel 1904: 280, Fries 1905: 177, Rosengurtt 1970: 397, Rosengurtt 1975: 4) e propostas de reposicionamentos filogenéticos (Bentham & Hooker 1883; Hackel 1887; Pilger 1954; Peterson et al. 2007; Peterson et al. 2010; Reutemann et al. 2011; Soreng et al. 2015; Peterson et al. 2016), somados a contagens cromossômicas com números distintos (Reeder & Singh 1968; Brown 1950; Gould 1958; Gould 1966; Davidse & Pohl 1978).

Tradicionalmente, ainda é discutido quais os principais atributos morfológicos que melhor permitem uma clara distinção entre os táxons com alta variabilidade fenotípica (Pensiero 1986; Reeder & Toolin 1989). Por muitos anos amostras norte-americanas de *Pappophorum vaginatum* Buckley eram erroneamente determinadas como *P. mucronulatum* Nees, que foi descrita originalmente para o Nordeste do Brasil (Reeder & Toolin 1989). Esse conceito caiu em desuso após Gould (1975) indicar *P. vaginatum* como o nome correto para as espécies norte-americanas, decisão coerente com a localidade-tipo da espécie, que é descrita para o Texas/EUA.

Em nossa visão, identificar quais potenciais características separam claramente as espécies é um dos maiores desafios na história taxonômica do grupo, existe a premissa de que *P. mucronulatum* é restrito a América do Sul e que as populações de *P. vaginatum* são morfologicamente mais variáveis na Região Sul do que ao Norte das Américas (Reeder & Toolin 1989). Logo, seria razoável pensar que a alta variabilidade fenotípica encontrada nas

¹ Do grego *pappos*: pappus e *phoros*: levar, fazendo alusão às aristas do lema que se assemelham a pappus ou coroa de pappus.

coleções sul-americanas de *P. vaginatum* pode ter levado às inconsistentes determinações das amostras norte-americanas como *P. mucronulatum*, ampliando equivocadamente a distribuição desta última espécie.

1.2 COMPLEXO DE ESPÉCIES

As discussões conceituais sobre complexos de espécies ainda carecem de um consenso entre taxonomistas e sistematas, apesar do conceito de espécies ser bem discutido na literatura (Luckow & Hortorium, 1995; De Queiroz 1998, 2007; Freudenstein et al. 2017). Nos últimos anos novas abordagens vêm sendo desenvolvidas e utilizadas para melhor entendermos os limites taxonômicos dos organismos, uma delas é a taxonomia integrativa, que utiliza múltiplas ferramentas que podem contribuir no esclarecimento dos limites de grupos específicos (Wet 1968; Scrivanti et al. 2010; Welker et al. 2015; Pessoa et al. 2020; Pessoa et al. 2021). Discussões dessa natureza levaram de Queiroz (2007) a propor um conceito unificado, que entende as espécies como distintas linhagens metapopulacionais que evoluem independentes.

Pinheiro et al. (2018) consideraram como complexo de espécies táxons com (1) problemas de delimitação específicos entre si; (2) espécies que são filogeneticamente relacionadas e (3) com indicativos de baixa diferenciação genética. Nesse sentido, *Pappophorum* se apresenta como um bom modelo biológico para testar os limites taxonômicos em complexos de espécies de gramíneas. Entre os demais aspectos taxonômicos que *Pappophorum* pode ser testado, se destacam as múltiplas propostas de delimitação entre espécies e autores distintos (Pensiero 1986; Reeder & Toolin 1989; Clark 1997).

Alguns estudos em *Pappophorum* reposicionaram táxons e indicaram sinonimizacões que contribuíram para tornar a taxonomia do gênero confusa. A histórica falta de consenso entre diferentes autores sobre o número de espécies decorre dos distintos critérios diagnósticos adotados (Burkart 1969; Cabrera 1970; Nicora 1978; Pensiero 1986), somados às análises insuficientes de materiais-tipos (Reeder & Toolin 1989). Além disso, a dificuldade em entender os limites das espécies em *Pappophorum*, muito possivelmente, se dá pela alta variabilidade morfológica e a necessidade de métodos mais robustos e complementares para detectar e delimitar os respectivos grupos (Reeder & Toolin 1989, José F. M. Valls *com. pess.*).

Um dos exemplos das múltiplas propostas de delimitação em *Pappophorum* está no estabelecimento dos limites morfológicos entre *P. mucronulatum*, *P. subbulbosum* Arech. e *P. vaginatum*. Pensiero (1986) reconheceu essas três espécies, no entanto, Reeder & Toolin (1989) propuseram a sinonimizacão de *P. subbulbosum* sob *P. vaginatum*. Neste mesmo estudo, os autores (Reeder & Toolin 1989) também consideraram *P. macrospermum* Roseng., Arrill. & Izag.

como sinônimo de *P. philippianum* Parodi. No Brasil, *P. mucronulatum* e *P. subbulbosum* são tratadas como espécies aceitas na Lista de Espécies da Flora do Brasil (Filgueiras & Valls 2015) e na Flora do Brasil (Couceiro & Maciel 2020).

Historicamente, os caracteres utilizados na delimitação dessas espécies, aqui consideradas como complexo *P. vaginatum*, têm gerado incertezas sobre seu potencial diagnóstico. Nicora (1978) indicou que o lema de *P. subbulbosum* tem sete nervuras prolongadas em aristas, enquanto *P. mucronulatum* teria cinco, sendo essa uma possível característica distintiva nestes táxons. Porém, Reeder & Toolin (1989) testaram esse caráter após examinarem ~200 amostras e descrevem seu baixo potencial diagnóstico para essas espécies, concluindo que o número médio de aristas é sete.

Reeder & Toolin (1989) também apontam para a importância da presença de glândulas crateriformes na taxonomia de *Pappophorum*, principalmente para distinguir *P. mucronulatum* dos demais táxons no gênero. No entanto, não encontramos estudos que revelem claramente o potencial diagnóstico deste caráter, o que pode ser uma das causas da complexidade na determinação taxonômica.

1.3 O GÊNERO NAS AMÉRICAS: DISTRIBUIÇÃO E USO POTENCIAL

As espécies do gênero estão distribuídas em regiões tropicais e subtropicais do Novo Mundo e, no Brasil, as cinco espécies aceitas podem ser encontradas em campos abertos de zonas áridas e semiáridas com algumas ocorrências nos campos de areais e solos pedregosos ao sul do país (Boldrini 2010; BFG 2015; Couceiro & Maciel 2020). Na Argentina, Pensiero (1986) listou e tratou taxonomicamente sete espécies que crescem em ambientes áridos e semiáridos, desde solos pobres até porções de terra com baixa salinidade. Algumas floras regionais e iniciativas em quantificar a flora sul-americana também citam espécies de *Pappophorum* para o território e na tentativa de estimar um número de espécies totais do gênero é evidenciado um espectro de 7 a 20 (Burkart 1969; Cabrera 1970; Nicora 1978; Pensiero 1986; Anton & Zuloaga 2022).

A porção sul do continente americano é o centro de diversidade de *Pappophorum*, o que nos leva a pensar em uma possível origem sul-americana (Reeder & Toolin 1989). Entretanto, os esforços de botânicos da Região Central e Norte das Américas também apresentam divergências relacionadas ao número de espécies do gênero (Clayton & Renvoize 1986; Clark 1997; Govaerts et al. 2021; POWO 2022; Clayton et al. 2022) com propostas variando de sete a nove aceitas. Do mesmo modo, são citados cerca de 25 nomes associados às espécies de *Pappophorum* (IPNI 2022). As preferências ecológicas dos táxons norte-americanos abrangem

desde áreas semidesérticas até formações florestais, tipicamente em solos secos e arenosos (Clark 1997).

Os estudos do gênero nas Américas, para além dos avanços taxonômicos, também se concentram em entender quais potenciais usos podem ser explorados dessas plantas. Na tentativa de avaliar o valor nutricional de gramíneas da província de Mendoza (Argentina), Wainstein & Gonzales (1969) citaram *Pappophorum caespitosum* com qualidades forrageiras antes da maturação dos frutos. Pensiero (1986) listou *P. subbulbosum* e *P. pappiferum* como forrageiras nativas na Argentina, sendo essa última indicada com atributos potenciais para produção de papel (Lucas 1942). No Brasil, *P. mucronulatum* é indicada para reabilitação ecológica de áreas degradadas, devido sua capacidade de desenvolver-se rapidamente em solos de baixa fertilidade natural (Filgueiras 2021).

As pastagens da região central da Argentina são caracterizadas pela escassez de gramíneas perenes nativas de estação quente, palatáveis para o pastoreio do gado (Busso et al. 2004). *Pappophorum vaginatum* é uma das únicas espécies perenes e forrageira durante a estação quente para o gado em pastejo (Giorgetti et al. 1997) e vem sendo incluída no banco de germoplasma nativo do semiárido da Argentina, com especial interesse e valor em termos de melhoramento genético (Entio et al. 2021). *Pappophorum caespitosum* também é alvo de estudos agrônômicos à luz da influência do efeito de sombreamento e das estações do ano (Greco et al. 2013). Marone et al. (2022) também comentam sobre as preferências de aves do deserto de Monte na Argentina, por espécies nativas de *Pappophorum* e as consequências no comportamento forrageiro desses passeriformes.

Na América do Norte, o Serviço de Conservação de Recursos Naturais do Departamento de Agricultura dos Estados Unidos lista três espécies (*P. bicolor*, *P. pappiferum* e *P. vaginatum*) com usos potenciais no país (USDA 2022). Lloyd-Reilley (2010) indicou diretrizes para manejo, plantio e produção de sementes e mudas de *P. bicolor*. Na América Central, esforços para entender os padrões de germinação em gramas do Deserto de Chihuahuan (México), evidenciam *P. bicolor* com baixo potencial de germinação, indicando seu escasso valor forrageiro (Gutiérrez-Gutierrez et al. 2022).

1.4 SISTEMÁTICA DE *PAPPOPHORUM*: BREVE HISTÓRICO E MÚLTIPLAS PROPOSTAS TAXONÔMICAS

Ao longo de sua história taxonômica, *Pappophorum* surge sistematicamente suportado em distintas propostas de classificação (Fig. 2). A tribo Pappophoreae s.l. compreende cinco gêneros amplamente distribuídos em regiões tropicais e subtropicais da África, América, Ásia

e Austrália (Nicora & Rúgolo de Agrasar 1987). Alguns estudos propõem distintos posicionamentos da tribo no nível de subfamília, ora aceitos em Eragrostideae (Tateoka 1957; Stebbins & Cramptom 1961; Parodi 1961) e outrora posicionados em Chloridoideae (Prat 1960; Dalgren et al. 1985; Campbell 1985; Clayton & Renvoize 1986). Embora alguns autores indiquem um bom suporte do monofilétismo de Pappophoreae (Van den Borre & Watson 1997;

Roodt-Wilding & Spies 2006), outros estudos revelam que a tribo é polifilética em Chloridoideae (GPWG 2001; Hilu & Alice 2001; Columbus et al. 2007; Ingram & Doyle 2007).

Morfologicamente, glumas e lemas multinervados, esse último prolongados em aristas, ráquila escabra e a presença de tricomas bicelulares com uma célula apical glandular, geralmente bulbosa e uma basal delgada, comumente muito alongada, têm sido utilizados como caracteres diagnósticos de Pappophoreae s.l. (Renvoize 1985; Clayton & Renvoize 1986) (Tab. 1). Embora incluído na tribo, Reeder (1965) evidencia *Pappophorum* como um gênero atípico, onde os tricomas, característicos do grupo, são exclusivamente diferentes em *Pappophorum*, que por sua vez, tem a célula apical bulbosa e a basal curtas e as glumas são 1-nervadas em vez de multinervadas (Fig. 1).

Reeder (1965) dividiu a tribo Pappophoreae em duas subtribos: Cotteinae para incluir *Cottea* Kunth, *Enneapogon* Desv. ex P. Beauv., *Kaokochloa* De Winter e *Schmidtia* Steud. ex J.A.Schmidt, e Pappophorinae, no qual ele segregou *Pappophorum*. As diferenças entre Cotteinae e Pappophorinae foram apontadas por Tivano & Vegetti (2004) baseados em morfologia e por Hilu & Alice (2001), Columbus et al. (2007), Ingram & Doyle (2007), Peterson et al. (2010) a partir de dados moleculares, mesmo essa divisão não sendo considerada anteriormente por outros estudos em Pappophoreae s.l. (Van den Borre & Watson 1997).

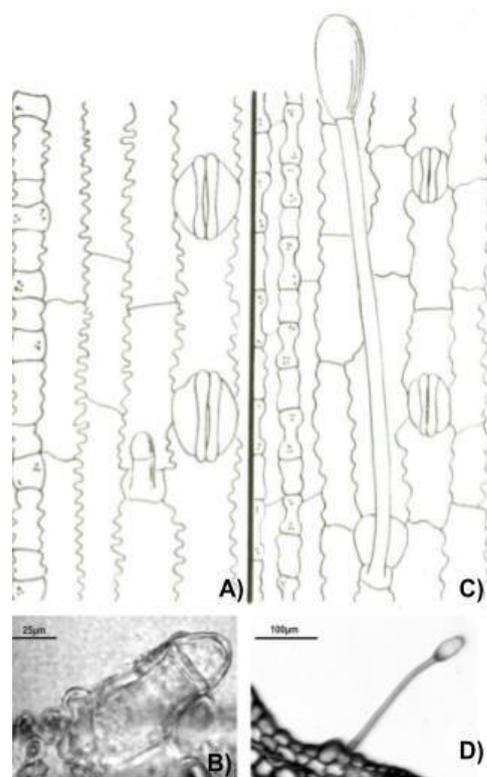
Peterson et al. (2007) propuseram mudanças na classificação de Chloridoideae reconhecendo três tribos: Eragrostideae, Zoysieae e Cynodonteae com base em estudos morfológicos e moleculares. Os autores também classificaram *Pappophorum* como *incertae sedis* juntamente com outros 24 gêneros com afinidades desconhecidas, dentro da tribo Cynodonteae. Em Peterson et al. (2010), Pappophorinae já aparece suportado na tribo Cynodonteae. Com base em uma amostragem maior de *Pappophorum* os autores sustentam a divisão de Pappophorae s.l. (Reeder 1965; Nicora & Rúgolo de Agrasar 1987), mantendo a subtribo Pappophorinae, na tribo Cynodonteae e a subtribo Cotteinae, na tribo Eragrostideae.

Nos achados de Reutemann et al. (2011), *Pappophorum* é monofilético em todas as análises e se sustenta separado do resto de Pappophorae s.l., corroborando com os resultados morfoanatômicos de Reeder (1965) e surge na filogenia próximo a *Tridens* Roem. & Schult. (Peterson et al. 2010). Mesmo sendo um grupo proximamente relacionado com *Tridens*, ambos

os gêneros apresentam diferenças significativas em atributos morfológicos como glumas, lemas, extremidades da ráquila e na anatomia da lâmina foliar (Watson & Dallwitz 1994). Para Reutemann et al. (2011) *Pappophorum* permanece um grupo monofilético, mas os autores indicam que nenhuma relação irmã pôde ser identificada, mesmo Peterson et al. (2010) já indicarem anteriormente o parentesco com *Tridens* e pela primeira vez, um alto suporte molecular para incluir *Neesiochloa* Pilg. em Pappophorinae. Os autores também evidenciam que todas as espécies de *Pappophorum* e *Neesiochloa barbata* amostradas no estudo são do Novo Mundo, porém, a subtribo não foi recuperada junto aos demais táxons que integram o clado do Novo Mundo (Peterson et al. 2010; 2014) e geralmente surge alinhada próximo às subtribos que são originalmente do Velho Mundo-África.

Atualmente, *Pappophorum* se mantém suportado em Chloridoideae, tribo Cynodonteae e subtribo Pappophorinae, que inclui *Tridens* como grupo irmão e o clado formado por esses dois gêneros é irmão de *Neesiochloa* (Peterson et al. 2016). Algumas propostas de classificação filogenética indicam números de espécies distintos em Pappophorinae, 28 spp. em Soreng et al. (2015) e 25 spp. em Soreng et al. (2017). Por outro lado, também é evidenciado uma baixa diferenciação genética entre espécies relacionadas em *Pappophorum* (Peterson et al. 2016).

Figura 1— **A-B** Tricomas bicelulares com célula apical bulbosa e basal curta. **A)** *Pappophorum bicolor* E. Fourn.; **B)** *P. philippianum* Parodi, face adaxial da epiderme foliar. **C-D** Tricomas bicelulares com célula apical bulbosa e basal alongadas **C)** *Cottea pappophoroides* Kunth, **D)** *Schmidtia kalahariensis* Stent, colmo.



Fonte: Adaptado de Céccoli et al. (2015) e Reeder (1965).

Figura 2— Fluxograma com os principais reposicionamentos na história taxonômica de *Pappophorum*.

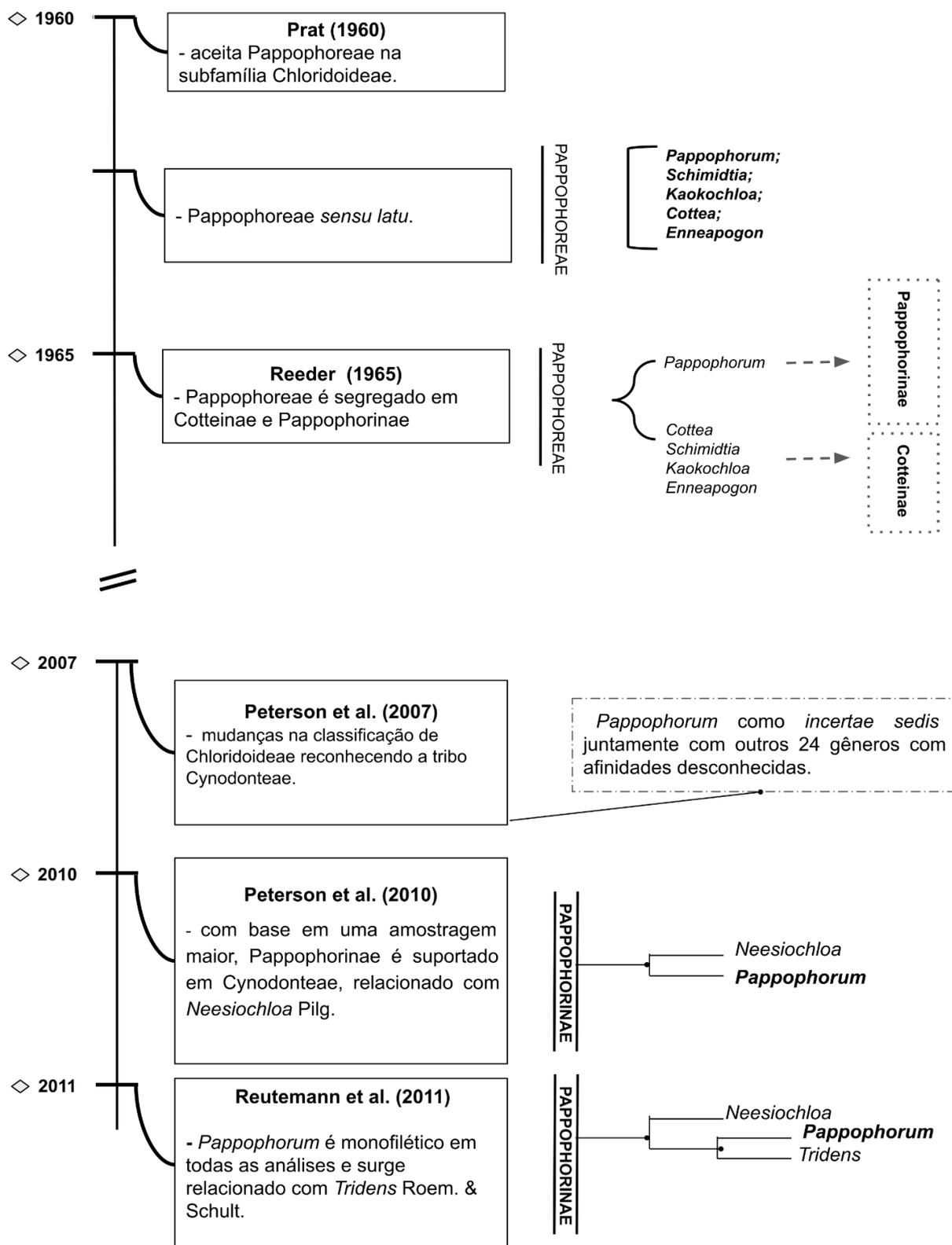


Tabela 1— Caracteres morfológicos que reúnem as espécies de *Pappophorum* em diferentes classificações.

Sensu	Renvoize (1985); Clayton & Renvoize (1986); Tivano & Vegetti (2010)	Reeder (1965)	Peterson et al. (2016)	
Tribo	Pappophoreae	Pappophoreae		Cynodonteae
Subtribo	xxxxxxxxx	Cotteinae	Pappophorinae	Pappophorinae
Caracteres diagnósticos	Glumas multinervadas Glumas multiaristadas Lemas multivernados Ráquila escabra Tricomas bicelulares alongados	Glumas multinervadas; Glumas multiaristadas; Lemas multivernados; Ráquila escabra; Tricomas bicelulares alongados;	Glumas 1-nervadas; Tricomas bicelulares não alongados;	
Gêneros considerados	<i>Cottea</i> Kunth <i>Enneapogon</i> Desv. ex P.Beauv. <i>Kaokochloa</i> Winter <i>Schmidtia</i> Tratt <i>Pappophorum</i> Schreb.	<i>Cottea</i> <i>Enneapogon</i> <i>Kaokochloa</i> <i>Schmidtia</i>	<i>Pappophorum</i>	<i>Neesiochloa</i> Pilg. <i>Tridens</i> Roem. & Schult. <i>Pappophorum</i>

Fonte: O autor (2023)

1.5 UM PANORAMA DA BIOGEOGRAFIA DE *PAPPOPHORUM* NO NOVO MUNDO

As espécies típicas de Chloridoideae exibem duas principais características sinapomórficas: anatomia foliar Kranz ou C4 (com poucas exceções) e os tricomas bicelulares do tipo cloridoide (Peterson et al. 2007). A NAD-ME (nicotinamida adenina dinucleotídeo co-fator enzima málica) e a PCK (fosfoenolpiruvato carboxiquinase) são dois principais subtipos de fotossíntese C4, de modo que, do ponto de vista ecológico, plantas com vias de fotossíntese distintas apresentam preferências de habitats de acordo com seu subtipo (Ellis et al. 1980; Hattersley 1992). Os táxons de gramíneas que possuem o subtipo PCK parecem preferir ambientes mais méxicos (e.g. em cânions, sob o dossel das margens da floresta e ao longo de riachos) enquanto os táxons que possuem o subtipo NAD-ME tendem a preferir habitats relativamente quentes e secos (e.g. campos abertos, florestas secas, savanas, desertos e áreas antropizadas) (Peterson et al. 2007). Algumas alterações na morfologia da folha também são mencionadas para o subtipo PCK (lâminas foliares são geralmente planas e macias, com o clorênquima contínuo entre os feixes vasculares) (Peterson 2000) e o subtipo NAD-ME (lâminas foliares exibem colunas de células incolores entre os feixes vasculares, que promovem a involução da mesma durante o estresse hídrico, reduzindo a perda de água transpiracional) (Peterson et al. 2007).

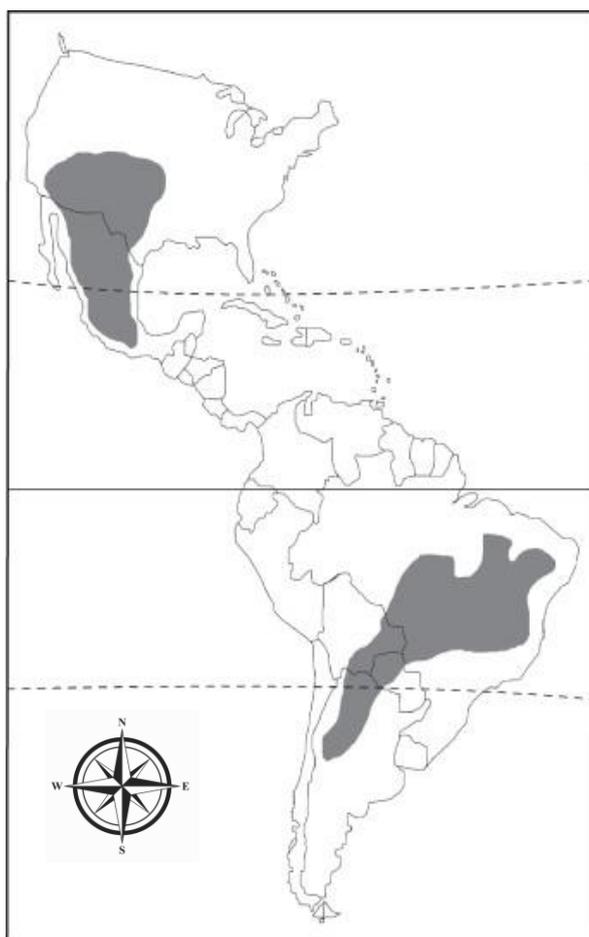
A maior diversidade de Chloridoideae se encontra no Novo Mundo, com uma alta riqueza de espécies concentradas no Canadá, EUA e México, reunindo cerca de 70% de plantas nativas e introduzidas. Somado a isso, Argentina, Brasil, EUA e México são os únicos países que contêm mais de 20% de todas as espécies, exclusivamente nativas, de cloridoideae do Novo Mundo e, com as mais altas taxas de endemismo (Peterson et al. 2007). Além disso, Peterson et al. (2007) também elencam dois padrões básicos de distribuição nas Américas e citam um padrão localizado no extremo sul-americano e outro na América do Norte, onde os autores fazem observações sobre ocorrências exclusivas e/ou ausentes entre esses continentes. Os autores também apontam para uma descontinuidade na região da América Central, evidenciando padrões disjuntos e, em alguns casos, anfitrópicos. Assim sendo, as espécies de Chloridoideae exibem dois padrões de distribuição principais, um centrado no México-EUA e outro mais direcionado na Argentina-Brasil (Fig. 3).

No Brasil, as espécies de *Pappophorum* podem ser encontradas em todos os domínios fitogeográficos, com exceção da Amazônia, e exibem preferências a ambientes áridos e semi-áridos, campos abertos e ambientes antropizados (Couceiro & Maciel 2020). As espécies podem ser classificadas no Novo Mundo com padrões de distribuição disjunto entre continentes

(*P. vaginatum*; *P. pappiferum* e *P. philippianum*) e distribuições mais restritas à América do Sul (*P. subbulbosum*; *P. mucronulatum*; *P. hassleri*; *P. caespitosum*; *P. macrospermum* e *P. krapovickasii*) e América Central (*P. bicolor*) (Pensiero 1986; Reeder & Toolin 1989; Couceiro & Maciel 2020). Reeder & Toolin (1989) indicam uma alta variabilidade morfológica entre as amostras de *P. vaginatum* da América do Sul em comparação com as da América do Norte. Similarmente, também é apontado por Pensiero (1986) que as espécies anfitrópicas de *P. pappiferum* exibem três diferentes fenótipos considerando a altura do colmo e a forma da sinflorescência.

Algumas iniciativas em quantificar e analisar a flora brasileira evidenciam uma grande lacuna nos esforços em localizar e classificar as espécies em *Pappophorum* (Boldrini 2010; Maciel & Alves 2014; BFG 2015; Viana 2018; Filgueiras 2021; Couceiro & Maciel 2022). Até o momento, nenhuma revisão taxonômica foi desenvolvida para as espécies brasileiras e os esforços amostrais de floras e checklists, muitas vezes, negligenciam o grupo das gramíneas nos inventários. Estima-se que a alta diversidade de Chloridoideae no Brasil (Peterson et al. 2007) pode evidenciar uma subamostragem da diversidade do gênero no território brasileiro, uma vez que ainda carecem os esforços direcionados a construção do conhecimento sobre esses organismos no país.

Figura 3— Áreas de alta diversidade de espécies de Chloridoideae no Novo Mundo.



Fonte: Adaptado de Peterson et al. (2007).



MANUSCRITO 1

A ser submetido no periódico *Applications
in Plant Sciences* (APPS)

Pappophorum* (Poaceae: Chloridoideae): seleção de modelos para testar delimitações taxonômicas e restabelecimento de *P. subbulbosum

Yuri de Souza Vieira Couceiro*^{1,2}

1. Universidade Federal de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Rua Professor Moraes Rego, s/n. Cidade Universitária, 50.670-901, Recife, PE, Brazil.

2. Laboratório de Morfo-Taxonomia Vegetal, Centro de Biociências, Departamento de Botânica, Rua Professor Moraes Rego, s/n. Cidade Universitária, 50.670-901, Recife, PE, Brazil.

<https://orcid.org/0000-0003-4389-262X>

Jefferson Rodrigues Maciel³

3. Prefeitura da Cidade do Recife, Jardim Botânico do Recife, BR232 km 7, s.n., 50000-230, Recife, PE, Brazil.

4. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, 52.171-930, Recife, PE, Brazil

<https://orcid.org/0000-0003-1472-1274>

Marcus Alves^{1,2}

<https://orcid.org/0000-0001-9281-2257>

* Corresponding author E-mail: couceiro.prof@hotmail.com

Short running title:

Delimitação morfológica em espécies do gênero *Pappophorum*.

Morphological delimitation in species of the genus *Pappophorum*.

RESUMO

Pappophorum Schreb. é um gênero de gramíneas perenes incluído em Chloridoideae, ocorrente em zonas áridas e abertas das Américas. O gênero é monofilético, grupo-irmão de *Tridens* Roem. & Schult., e o clado formado por estes dois é irmão de *Neesiochloa* Pilg. Alguns tratamentos em *Pappophorum* reposicionaram táxons e indicaram sinonimizções que contribuíram para tornar a taxonomia do gênero confusa. Um dos exemplos clássicos das confusas propostas de delimitação em *Pappophorum* envolve os limites morfológicos entre *P. subbulbosum* e *P. mucronulatum* do Hemisfério Sul bem como *P. vaginatum* que é anfitrópica. Esse complexo de espécies é um bom modelo biológico para demonstrar que a comparação de propostas de delimitação com dados fenotípicos pode ser suficiente para esclarecer problemas taxonômicos. Neste estudo testamos as circunscrições das espécies como hipóteses taxonômicas seguindo um framework estatístico que avalia a possibilidade de toda a variação encontrada nas amostras ser inclusive classificada como uma única espécie. Essa rotina estatística integra análises univariadas, multivariadas, classificação bayesiana simples e modelos de classificação morfológica para responder: (i) qual o potencial diagnóstico de caracteres morfológicos entre os táxons e (ii) qual proposta de classificação melhor sustenta a delimitação das espécies. A análise MCluster indicou que a classificação não supervisionada de três espécies foi o melhor modelo taxonômico ($\Delta\text{BIC} = 0.0$). Seis caracteres foram estatisticamente significativos para distinguir ao menos uma espécie do complexo. Nossos resultados indicam que *P. subbulbosum* deve ser reconhecida como uma espécie aceita, sendo proposto seu restabelecimento, além de indicada uma delimitação complementar para *P. mucronulatum* e *P. vaginatum*.

Palavras-chave: Cynodonteae; Mcluster; pappusgrass; scanning electron microscopy; taxonomy.

INTRODUÇÃO

Nas últimas décadas a sistemática tem vivenciado uma alta tendência na delimitação de espécies usando como base dados moleculares (Carstens and Dewey 2010; Leaché and Fujita 2010; Camargo et al. 2012; López-Alvarez 2012; Sánchez-C 2021). Essa prática originou o paradigma de que informações genéticas são centrais, mas não excludentes, para a detecção de espécies e delineamento específico de grupos biológicos (Edwards and Knowles 2014). O uso histórico de critérios para distinguir espécies é intuitivamente fundamentado na teoria básica evolutiva, e por isso, sistematicamente refletida nos fenótipos de grupos biológicos (Wiens and Servedio 2000; Zapata and Jiménez 2012; Futuyma 2013). Sendo assim, métodos moleculares fundamentalmente não substituem análises a partir de outras fontes de informação (Carstens et al. 2013; Cadena et al. 2018) e em alguns casos, o uso de dados fenotípicos complementam e esclarecem as delimitações (Edwards and Knowles 2014). Por isso, delimitar táxons usando dados morfológicos ainda é uma questão central para a sistemática moderna (Cadena et al. 2018).

Análises estatísticas que efetivamente testem propostas de delimitação taxonômica como hipóteses podem ser aplicadas com qualquer conjunto de dados (Padial and de La Riva 2010). Assim, utilizando dados morfológicos, por exemplo, é possível detectar e ordenar a variação fenotípica, considerando espécies putativas e pré-definidas (Scrucca and Raftery 2014; Scrucca et al. 2016; Cadena et al. 2018). Cadena et al. (2017) propuseram um framework estatístico onde é possível testar explicitamente propostas de delimitação, incluindo a possibilidade de que toda a variabilidade morfológica encontrada em um grupo possa ser considerada como parte de um único táxon. Esse método apresenta o potencial de solucionar problemas taxonômicos em grupos historicamente complexos, como evidenciado em espécies de *Pappophorum*.

Pappophorum possui cerca de dez espécies perenes que ocorrem em campos áridos e semi-áridos das Américas (Pensiero 1986; Reeder and Toolin 1989; Couceiro and Maciel 2020). As características diagnósticas do gênero são panículas laxas a espiciformes, glumas 1-nervadas

e persistentes, lemas multiaristados e espiguetas com antécios proximais férteis e distais neutros, às vezes reduzidos às aristas (Pensiero 1986). O gênero é monofilético, grupo-irmão de *Tridens* Roem. & Schult., sendo o clado formado por estes dois irmão de *Neesiochloa* Pilg. (Peterson et al. 2016). Gallagher et al. (2022) estimaram a idade do ancestral comum, a partir de amostras fósseis, de todas as espécies do clado em 18.02Ma do Mioceno.

Alguns estudos em *Pappophorum* reposicionaram táxons e indicaram sinonimizações que contribuíram para tornar a taxonomia do gênero confusa. A histórica falta de consenso entre diferentes autores sobre o número de espécies decorre da interpretação da alta variabilidade morfológica e limites diagnósticos adotados pelos autores, somados às análises insuficientes de materiais-tipos (Burkart 1969; Cabrera 1970; Nicora 1978; Pensiero 1986; Reeder and Toolin 1989). Além disso, a dificuldade em circunscrever espécies em *Pappophorum*, possivelmente se dá por essa alta variabilidade morfológica (Reeder and Toolin 1989, José F. M. Valls *com. pess.*) que pode ser decorrente da recente diversificação do grupo (Gallagher et al. 2022).

Um dos exemplos clássicos das confusas propostas de delimitação em *Pappophorum* está no estabelecimento dos limites morfológicos entre *P. mucronulatum* Ness, *P. subbulbosum* Arech. e *P. vaginatum* Buckley. Pensiero (1986) reconheceu *P. subbulbosum* como uma espécie independente, no entanto, Reeder and Toolin (1989) propuseram a sinonimização de *P. subbulbosum* sob *P. vaginatum*. No Brasil, *P. subbulbosum* é aceita em listagens diversas (Filgueiras and Valls 2015, Couceiro and Maciel 2020). *Pappophorum vaginatum*, descrita originalmente para o Oeste do Texas, é amplamente distribuída nas Américas, enquanto *P. mucronulatum* e *P. subbulbosum* têm distribuição conhecida até o momento para a América do Sul (Pensiero 1986; Reeder and Toolin 1989). Mesmo sendo intensamente estudadas, a compreensão do grupo permanece intrincada nas distintas propostas de delimitação.

Tradicionalmente, os caracteres utilizados na delimitação desses táxons têm gerado incertezas sobre seu potencial diagnóstico. Nicora (1978) indicou que o lema de *P.*

subbulbosum tem sete nervuras enquanto *P. mucronulatum* teria cinco. Reeder & Toolin (1989) testaram esse caráter após examinarem ~200 amostras e descrevem seu baixo potencial diagnóstico para essas espécies, concluindo que o número médio de aristas é sete. Por outro lado, *P. vaginatum* tem distribuição disjunta no continente americano e por muitos anos as amostras oriundas dos EUA e México foram reconhecidas como *P. mucronulatum* (Reeder and Toolin 1989). Contudo, esse conceito foi rejeitado por botânicos sul-americanos (Burkart 1969; Cabrera 1970; Nicora 1978) e a distribuição de *P. mucronulatum* se restringe, até então, apenas à América do Sul (Reeder and Toolin 1989).

Reeder and Toolin (1989) também apontaram para a importância de glândulas crateriformes na taxonomia de *Pappophorum*, principalmente para distinguir *P. mucronulatum* dos demais táxons no gênero. Somado a isso, Pensiero (1986) trouxe indicativos da importância taxonômica da pilosidade na superfície interna do lema.

Neste estudo, investigamos os limites morfológicos de *P. mucronulatum*, *P. subbulbosum* e *P. vaginatum* usando análises bioestatísticas. Testamos as circunscrições das espécies (Pensiero 1986; Reeder and Toolin 1989) como hipóteses taxonômicas seguindo um framework estatístico para apontar: (i) qual proposta de classificação (Pensiero 1986; Reeder and Toolin 1989) que melhor sustenta a delimitação das espécies; e (ii) o potencial diagnóstico de caracteres morfológicos para distinguir as espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de dados— Foram coletadas informações de 16 caracteres morfológicos em imagens de exsicatas digitalizadas para criação de uma matriz de dados morfológicos (Tabela 1). O esforço amostral também incluiu amostras coletadas e, quando possível, analisadas presencialmente em herbários. Estes caracteres foram selecionados com base nos utilizados em tratamentos taxonômicos em Chloridoideae (Anderson et al. 2017; Cuellar-Garrido et al. 2021; Maciel et al. 2021) e nas múltiplas delimitações das espécies ao longo da história taxonômica do gênero

(Burkart 1969; Cabrera 1970; Nicora 1978; Pensiero, 1986; Reeder and Toolin 1989). O conjunto de caracteres morfológicos está classificado em contínuos (oito) e categóricos (oito) (Tab. 1). Adicionalmente, uma tabela contendo os conceitos e terminologias adotadas foi considerada para melhor entendimento das estruturas e unidades de medidas utilizadas (ANEXO 2).

Dados morfológicos de amostras de *P. mucronulatum* (45), *P. vaginatum* (50) e *P. subbulbosum* (20) foram coletados, totalizando 115 espécimes incluídos no estudo que estão depositados nos herbários: ASC, ASU, ARIZ, ALCB, ASE, CEN, CM, COLO, EAC, G, GA, GH, HUEFS, ICN, IPA, K, LL, MBM, MBML, MICH, MNHN, MO, MVFA, NCU, OKLA, PEUFR, PH, SBBG, SRSC, SI, SP, TENN, TEX, U, UB, US, USF, UTC, V, VT, W, WIS e YU (ANEXO 1). As siglas dos herbários estão de acordo com Thiers (2022). As amostras foram selecionadas considerando a localidade-tipo de cada espécie, incluindo duplicatas, a fim de abranger a maior variação morfológica possível. O esforço amostral também contemplou coletas em campo e visitas a herbários.

Cariopses de pelo menos duas espiguetas por espécime foram selecionados, sempre que possível, do primeiro antécio, para uma investigação micromorfológica exploratória. Os vouchers utilizados para as microfotografias estão listados nas legendas das respectivas figuras. Os frutos foram utilizados sem pré-tratamento nos stubs de alumínio e fixados com fita de carbono dupla-face para posterior metalização pelo processo de dispersão a vácuo com auxílio do metalizador Elmitech 7100. As amostras foram montadas a fim de investigar as faces do hilo e embrião com auxílio do Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), do Laboratório de Bioinformática e Imagem/LBIM da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Embrapa/CENARGEN. As imagens foram obtidas pelo microscópio da Zeiss modelo DSM 962 e tratadas em software de edição de imagens bidimensionais (Photoshop®) para redução de ruídos e refinamento de resolução. A face completa do hilo e embrião foram analisadas.

Seleção do melhor modelo taxonômico— Para verificar qual proposta de classificação (Pensiero 1986; Reeder and Toolin 1989) que melhor sustenta as espécies como hipóteses taxonômicas em *Pappophorum* realizamos uma análise de MCluster (R package mclust 5.0). Também testamos se toda variação encontrada nas amostras pode ser classificada em apenas um táxon ou mais, seguindo o framework de Cadena et al. (2017).

Primeiramente, foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) na matriz de covariância dos dados transformados em log. Ao invés de utilizar os dois primeiros componentes principais (>99%) para descrever o espaço morfológico, foi empregado o pacote R *clustvarsel* (Scrucca and Raftery 2014) que diminui as variáveis com alta correlação e seleciona conjuntos de componentes principais mais informativos à discriminação dos grupos (Raftery and Dean 2006; Maugis et al. 2009a, 2009b). Caracteres independentes foram selecionados com base no limiar de correlação >70%. Em seguida, foram ajustados modelos sem supervisão para avaliar qual a proposta de delimitação dos táxons que melhor reflete a variação encontrada nas amostras, com possíveis classificações variando entre 1 a 4 espécies.

O mesmo procedimento de ajustes de modelos foi utilizado, agora para uma rotina supervisionada, onde assumimos duas hipóteses de delimitação: 1) a variação morfológica do complexo indica duas espécies, de acordo com Reeder and Toolin (1989), considerando *P. subbulbosum* como sinônimo de *P. vaginatum*; e 2) a variação morfológica suporta três espécies distintas (Pensiero 1986). Os modelos com maior suporte estatístico foram detectados a partir do Critério de Informação Bayesiana (Δ BIC), que representa melhor o coeficiente mais próximo de zero (Cadena et al. 2017).

Para avaliar se o modelo de classificação indicado como a melhor proposta taxonômica é reconhecido pela inteligência artificial, foi realizada uma análise independente de classificação supervisionada usando o algoritmo *naive bayes classifier* com autoverificação. A *naive bayes classifier* é uma *machine learning* simples e robusta baseada no teorema bayesiano, que utiliza

dados com vários tipos de distribuição (Bernoulli, Multinomial e Gaussiana) para gerar modelos e fazer previsões de classificação (Schneider 2003). Para esta análise, 80% das amostras de cada uma das espécies foram usadas para treinar os modelos e 20% foram usadas para testar o modelo e criar uma matriz de confusão. A qualidade do modelo taxonômico para discriminar as espécies foi avaliada com base na taxa de acurácia, no intervalo de confiança da acurácia e no valor de Kappa. Esta análise está implementada no pacote fastNaiveBayes 2.2.1 (Skogholt 2020).

Teste de caracteres diagnósticos— Para identificar os caracteres morfológicos categóricos que têm valor diagnóstico para discriminar as espécies, o teste Qui-Quadrado de Pearson, com valor de significância $<0,05$, foi adotado.

Para verificar quais caracteres contínuos têm maior poder de discriminação das espécies, foram realizados testes de Kruskal-Wallis com valor de significância $<0,05$, seguidas de comparações pareadas usando teste de Wilcoxon com valor de significância $<0,05$ ajustado pelo método de Holm. Todas as análises foram executadas no ambiente estatístico RStudio (R Core Team 2020).

Micromorfologia da cariopse (MEV)—Foi realizada uma análise complementar da cariopse, para detectar potenciais caracteres que diferenciam as espécies. As informações do fruto não foram incluídas nas análises estatísticas pela escassez de cariopses nas amostras selecionadas e do acesso limitado às coleções devido a COVID-19. As terminologias dos microcaracteres encontrados estão de acordo com Jordan et al. (1983) e Zanin and Longhi-Wagner (2001).

RESULTADOS

A análise MCluster (Fig. 1) indicou o modelo de classificação de três agrupamentos como o melhor ($\Delta BIC = 0.0$), em seguida foi o de quatro ($\Delta BIC = 50.0$), dois ($\Delta BIC = 600$) e um grupo ($\Delta BIC = 1400$). A machine learning naive bayes (Fig. 2) foi capaz de inferir a identificação das amostras com sucesso relativamente alto, usando a classificação de três espécies supervisionadas

que foi anteriormente indicada pela MCluster como o melhor modelo taxonômico (Accuracy = 0.82; CI 95% = 0.59-0.95; Kappa = 0.71; $p < 0.01$).

No gráfico da naive bayes também é possível inferir sobre a variação morfológica intraespecífica (Figura 2). Assim, observamos que os espécimes 27 (*Powell 7495*) e 28 (*Reeder 8282*), determinados a priori como *P. vaginatum*, foram detectados com elevadas taxas de similaridade morfológica (>90%) com *P. subbulbosum* e *P. mucronulatum*, respectivamente. Por sua vez, as amostras 53 (*Burkart 12204*) e 61 (*Burkart 24068*) de *P. subbulbosum* e 76 (*Castro 382*) e 41 (*Pereira 55583*) de *P. mucronulatum* foram classificadas com alta similaridade morfológica (>80%) com *P. vaginatum*. As amostras tipo emergiram na naive bayes classifier (Figura 2) com alto grau de congruência para *P. vaginatum* e *P. subbulbosum*, ao contrário de *P. mucronulatum* com ~25% de compatibilidade detectada.

O teste de qui-quadrado (Figura 4) informou que os caracteres categóricos panículas ($X^2 = 96.107$, $df = 2$, $p < 0.001$), glândulas crateriformes ($X^2 = 19.627$, $df = 2$, $p < 0.001$) e tamanho da gluma em relação a espiguetas ($X^2 = 34.504$, $df = 2$, $p < 0.001$) são os mais informativos para distinguir ao menos uma espécie das demais (Tabela 1). A presença de glândulas crateriformes ($X^2 = 19.627$, $df = 2$, $p < 0.001$) é uma característica importante para reconhecer *P. mucronulatum*. Já *P. subbulbosum* pode ser diferenciada pelas glumas que excedem a espiguetas, sem incluir as aristas. Por sua vez, *P. vaginatum* se caracteriza pelas panículas espiciformes.

A análise de Kruskal-Wallis (Figura 4) detectou que o comprimento da arista ($X^2 = 20.357$, $df = 5$, $p = 0.001$), da gluma inferior ($X^2 = 11.194$, $df = 5$, $p = 0.05$) e do corpo do lema ($X^2 = 14.483$, $df = 3$, $p = 0.002$) são os únicos informativos para diferenciar as espécies envolvidas no estudo. Com base na análise pareada, observou-se que os tamanhos das aristas são menores em *P. vaginatum* ($p < 0.00$); *P. subbulbosum* é diferente de *P. vaginatum* por possuir as glumas inferiores maiores ($p = 0.02$); o corpo do lema, sem incluir aristas, de *P. mucronulatum* são significativamente menores que as demais espécies ($p = 0.01$), sendo um caráter eficiente

para distinguir *P. mucronulatum* das outras espécies; e que o comprimento das aristas ($p = 0.01$) de *P. vaginatum* e da gluma inferior ($p = 0.01$) de *P. subbulbosum* foram estruturas que separaram essas duas espécies.

Foi revelado que o comprimento do colmo, da sinflorescência e da gluma superior, o comprimento e largura da lâmina foliar a cor e densidade das espiguetas e a consistência e persistência das glumas (Tabela 1) não têm valor taxonômico significativo para distinguir nenhuma espécie no complexo ($p > 0.05$).

Embora as cariopses sempre apresentem embrião sulcado e projeções no ápice bidentadas que se assemelham a ganchos, é possível observar diferenças morfológicas entre as espécies (Fig. 3). *Pappophorum vaginatum* tem cariopse lanceolada, sendo obovais em *P. subbulbosum*, e elípticas em *P. mucronulatum* (Fig. 3D-H). As principais distinções observadas nas superfícies das cariopses estão relacionadas às esculturas primárias e secundárias. As paredes anticlinais em *P. mucronulatum* e *P. vaginatum* são salientes e onduladas (Fig. 3C-I) enquanto em *P. subbulbosum* a superfície é mais suave (Fig. 3F), com paredes anticlinais e periclinais não tão diferenciadas. As paredes periclinais de *P. vaginatum* apresentam rugosidades e em algumas células tem variação em proeminências.

A relação do comprimento e largura das células na superfície das cariopses em *P. mucronulatum* tem paredes aproximadamente iguais, sendo as células com paredes anticlinais longitudinais mais longas em *P. vaginatum*. Não foi possível fazer inferências dessa natureza nas cariopses de *P. subbulbosum*. Todas as cariopses de *P. subbulbosum*, coletadas em diferentes espécimes e antécios, mostraram puberulência agregada à superfície (Fig. 3F), o que pode ser contaminação fúngica pela não inclusão de nenhum pré-tratamento nos frutos. *Pappophorum mucronulatum* demonstra a porção próxima ao hilo convexa enquanto em *P. subbulbosum* é côncava (Fig. 3A-D). A porção ocupada pelo embrião em *P. vaginatum* excede relativamente a

metade do comprimento da cariopse (Fig. 3H) e abaixo disso em *P. subbulbosum* e *P. mucronulatum*.

DISCUSSÃO

Nossos resultados confirmaram que a melhor proposta taxonômica para a delimitação morfológica no complexo *P. vaginatum* é a de três espécies, onde *P. subbulbosum* é reconhecido como um táxon aceito e bem estabelecido morfológicamente. As diferentes propostas de classificação (Pensiero 1986; Reeder and Toolin 1989) e ainda algumas alternativas foram testadas com análises estatísticas específicas que se mostraram conclusivas. A rotina estatística desenvolvida foi eficiente em apontar os caracteres que distinguem as três espécies. Dessa forma, o uso de ferramentas estatísticas robustas, de uma amostragem significativa e de uma perspectiva de usar as propostas de delimitação como hipóteses taxonômicas testáveis, resultaram na resolução de um problema taxonômico que perdurava por pelo menos 30 anos.

Ferramentas potenciais e implicações para a taxonomia— Variações fenotípicas têm sido tradicionalmente utilizadas como critério para delimitar espécies a partir dos padrões morfológicos que cada agrupamento apresenta, mas nem sempre foram submetidos a testes de hipóteses (De Queiroz 1998, 2007; Sluys 2013). Abordagens estatísticas servem para a extrapolação de uma simples inspeção visual para delimitar espécies, reduzindo os ruídos de caracteres correlacionados e possibilitando testar dados fenotípicos multivariados (Melnikov and Maitra 2010; Cadena et al. 2018). Nossos resultados acrescentam evidências empíricas de que a combinação de uma adequada análise morfológica submetida a testes estatísticos pode esclarecer problemas taxonômicos históricos.

Por conta dos conteúdos descritivos inerentes da taxonomia, autores tem debatido se de fato é uma ciência e é apontada a falta de uma perspectiva hipotético-dedutiva como causas do impedimento de desenvolvimento e de um eventual desaparecimento dessa disciplina (Sluys

2013). Uma solução apresentada para superar esse problema é a de acumular outros conjuntos de dados para só assim se chegar a decisões que propiciem estabilidade taxonômica (Dayrat 2005; Padial and de La Riva 2010). Essa perspectiva não necessariamente implica usar ferramentas estatísticas que poderiam testar explicitamente hipóteses de delimitações taxonômicas e indica conjuntos de dados que teriam prioridade de relevância (De Queiroz 1998, 2007; Dayrat 2005; Padial et al. 2010; Padial and de La Riva 2010; Sluys 2013). Naturalmente, novas fontes de informação taxonômica são sempre relevantes, mas nem sempre necessárias e muito menos apresentam importância hierarquizada sobre outras já existentes (Padial and de La Riva 2010; Carstens et al. 2013; Cadena et al. 2018). Isso foi comprovado por nossos resultados. A aplicação de um framework estatístico testando explicitamente as propostas taxonômicas a partir de dados morfológicos que suportam delimitações conflitantes foi suficientemente consistente para esclarecer um histórico problema taxonômico.

Com a digitalização das coleções dos herbários, a informação sobre a biodiversidade vegetal se tornou mais acessível para a coleta de alguns dados morfológicos e estudos de estruturas específicas (Younis et al. 2020; Oso et al. 2020). Diversos trabalhos têm demonstrado a eficiência dessas ferramentas para delimitação de táxons e como as análises estatísticas podem reduzir os vieses e ruídos da coleta de dados de imagens de herbários (Stropp e et al. 2017; Borges et al. 2020; Li et al. 2020; Maciel et al. 2021). Poaceae tem grupos de hábito herbáceo e exibe caracteres potencialmente diagnósticos e mensuráveis nas imagens. Por essas características, se torna um grupo com potencial para ser utilizado em estudos com imagens digitalizadas (Bebber et al. 2010). Isso foi confirmado em nosso trabalho com dados coletados inclusive em herbários virtuais. Portanto, mesmo com grandes esforços de coletas a compreensão da diversidade biológica ainda está muito ligada ao conhecimento dos espécimes já coletados e disponíveis nos acervos (Bebber et al. 2010). Logo, essas coleções ainda concentram a mais elevada fonte de informação disponível.

Complexo de espécies: resolução e decisões taxonômicas— Todas as evidências sustentam a proposta taxonômica de Pensiero (1986), que reconhece *P. subbulbosum* como uma entidade taxonômica aceita e conseqüentemente a matriz de dados morfológicos é melhor expressa por três espécies ao invés de duas (Reeder and Toolin 1989). Hipótese esta seguida recentemente em tratamentos taxonômicos (Filgueiras & Valls 2015, Couceiro & Maciel 2020). Por mais que os estudos de Filgueiras & Valls (2015) e Couceiro & Maciel (2020) tratem respectivamente de uma lista e uma monografia, ainda assim, existe uma interpretação taxonômica nas decisões, de modo que os nossos achados corroboram esses autores. A variação morfológica evidenciada entre as amostras de *P. vaginatum* e *P. subbulbosum* conforme detectado na análise naive bayes (Fig. 2), pode ter levado Reeder and Toolin (1989) a propor a sinonimização desses dois táxons. No entanto, nossas evidências são consistentes em apontar que as duas espécies têm identidades morfológicas próprias e por isso devem ser mantidas a despeito de algum nível de sobreposição fenotípica, conclusão coerente com a decisão de Pensiero (1986).

Estudos moleculares em *Pappophorum* (Peterson et al. 2016) demonstraram baixa diferenciação genética entre espécies relacionadas. Uma baixa diferenciação genética e alta disparidade morfológica pode sugerir pouco tempo para diferenciação genética, mas que morfológicamente pressões ambientais motivaram uma diferenciação fenotípica, trazendo implicações do ponto de vista evolutivo (Bessega et al. 2000; Chies et al. 2014) a serem melhor investigadas.

Como relatado por Reeder and Toolin (1989) e Bernard Rosengurt (unpublished data, 1983), a presença de glândulas no eixo da sinflorescência, ramos e pedicelos é uma característica importante para distinguir *P. mucronulatum*, fato que foi confirmado por nossos resultados. Taleisnik and Anton (1988) descreveram glândulas de sal e a relevância dos processos de eliminação de acúmulo de sódio (Na⁺) em algumas espécies de *Pappophorum*, apontando o significado evolutivo dessas estruturas em Pappophorinae e em outros membros de

Chloridoideae (Céccoli et al. 2015). Historicamente é relatado apenas em quais estruturas essas glândulas estão presentes, sendo importantes também estudos de caracterização histoquímica para entender suas funcionalidades.

Cadena et al. (2018) demonstraram que distribuições fenotípicas diferenciadas em caracteres quantitativos podem representar espécies distintas, mas classificações premeditadas não são necessariamente evidências de espécies diferentes. Muito possivelmente os estudos com o grupo a partir de indivíduos definidos a priori levaram à sinonimização de alguns táxons (Reeder and Toolin 1989). Apesar disso, acreditamos que esta decisão não reflete a melhor hipótese taxonômica atual para o grupo. Nesse sentido, é razoável pensar que os melhores modelos, de fato, foram os que não tiveram uma classificação predeterminada.

Nas imagens obtidas em nosso estudo é possível observar que existem diferenças morfológicas entre as cariopses. Zanin and Longhi-Wagner (2001) revelaram que a micromorfologia é uma fonte eficaz de caracteres, em frutos do gênero *Andropogon* L., com potencial acurácia em discrimina-los de outros gêneros de Andropogoneae. Liu, Zhang and Peterson (2009) também apontaram para o significado filogenético e taxonômico de estruturas micromorfológicas no lema em Chloridoideae. Nosso estudo é pioneiro ao indicar a micromorfologia da superfície da cariopse na distinção de espécies em *Pappophorum*. Algumas espécies mostram formas características que podem ser exclusivas e ter capacidade distintiva para esse órgão.

Alguns caracteres que historicamente (Pensiero 1986; Reeder and Toolin 1989; Clark 1997) foram usados para delimitar as espécies não se revelaram estatisticamente discriminantes no contexto das análises realizadas. Esperávamos que ao observar algumas estruturas (e.g. comprimento do colmo, das folhas e da sinflorescência) que naturalmente o cérebro humano tende a associar a padrões, encontraríamos um resultado significativo para as referidas estruturas após a realização das análises. Porém, apenas a investigação visual da variação desses caracteres

pode não ser suficiente para detectar as discontinuidades fenotípicas que podem ser cruciais para a delimitação das espécies (McLachlan 2005; McKay and Zink 2015).

— Tratamento taxonômico

As evidências apresentadas indicam que *P. subbulbosum* deva ser reconhecida como uma espécie distinta morfológicamente, como empregada por Pensiero (1986), Filgueiras & Valls (2015) e Couceiro & Maciel (2020). Essa decisão, para além das análises, também foi estimulada considerando as localidades-tipo e regiões limítrofes, de modo a abranger o maior espectro da variação morfológica possível. Segue ainda uma delimitação complementar de *P. mucronulatum* e *P. vaginatum*.

Chave de identificação para as espécies tratadas

- 1 Glumas não excedendo os antécios (sem incluir as aristas); gluma inferior > 7 mm compr.; cariopse lanceolada **2**
 1' Glumas excedendo os antécios (sem incluir as aristas); gluma inferior (3) 4 (-6) mm compr.; cariopse obovada..... *Pappophorum subbulbosum*
- 2 Panículas sub-espiciformes, com ramos laxos na base; glândulas crateriformes presentes; aristas do lema (4) 6 (-8) mm compr. *Pappophorum mucronulatum*
 2' Panículas espiciformes, com ramos contraídos na base; glândulas crateriformes ausentes; aristas < (3) 5 (-7) mm compr *Pappophorum vaginatum*

Pappophorum mucronulatum Nees in Mart., Fl. bras. Enum. Pl. 2(1): 412 (1829).

Type. ‘Habitat in campis, Mimoso dictis, provinciae Piauiensis’. *Martius s.n.* [Lectotype, designated by Couceiro et al. (submetido) M-0444286!; isolectotypes, MVFA-0000892!, 0000477!, US-00610981!].

Comentários— *Pappophorum mucronulatum* possui os ramos basais da sinflorescência laxos, com o corpo do lema bem evidente nas espiguetas, não ocultado pelas aristas. As amostras dessa espécie são comumente confundidas com *P. pappiferum* (Lam.) Kuntze, porém, esta última tem o aspecto geral da sinflorescência sedoso, com longas aristas que dificultam a visualização do corpo do lema nas espiguetas, estruturas mais reduzidas do que as vistas em *P. mucronulatum*. O principal caráter que distingue *P. mucronulatum* da maioria das espécies em *Pappophorum* é a presença de glândulas crateriformes no eixo central e ramos da sinflorescência e na nervura central das glumas.

Pappophorum subbulbosum Arechav., Anales Mus. Nac. Montevideo 1: 405 (1896).

Type. URUGUAY. Montevideo. “Parajes arenosos de la Costa”, December 1889, *Arechavaleta* 250. [Lectotype designated by Couceiro et al. (submetido) MVFA-0000481!; isolectotypes MVFA-0000897!, W-19160034303!].

Comentários— *Pappophorum subbulbosum* apresenta espiguetas moderadamente mais esparsas na raque e ramos levemente mais laxos do que em *P. vaginatum*, que exhibe sinflorescência muito contraída. *Pappophorum vaginatum* tem espécimes de colmo (<78cm) e sinflorescências (<36cm) maiores que as observadas nas coleções de *P. subbulbosum*, que por sua vez exhibe aristas maiores (<0.8mm).

Pappophorum vaginatum Buckley, Prelim. Rep. Surv. Texas App. 1:35 (1866).

Type. USA. “Western Texas”. *Wright* 803. [Lectotype designated by Couceiro et al. (submetido), PH-00023014!; isolectotypes: US-76124!, 140100!, GH-24189!, NY-414109!].

Comentários— *Pappophorum vaginatum* tem a cariopse lanceolada, enquanto que em *P. subbulbosum* é obovada. Não há registros de glândula em nenhuma de suas estruturas.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico/CNPq, agência financiadora da bolsa do primeiro autor. Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco/UFPE pelos recursos PROEx. Agradecemos ao Laboratório de Bioimagem/LABIM da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia/CENARGEN, na pessoa de Ana Gomes, que gentilmente fez as microfotografias de varredura. Ao Dr. Mayco Werllen pelo tratamento visual nas imagens do estudo. Os votos também se estendem ao Dr. Francisco Valls/CENARGEN pelas pontuais e ricas discussões sobre o grupo.

Contribuição dos autores

YC, JRM e MA projetaram conjuntamente o estudo. YC coletou os dados com suporte de JRM e MA. YC e JRM desenvolveram os scripts e rodaram as análises. YC liderou a preparação do manuscrito com orientação e contribuições de MA e JRM.

REFERÊNCIAS

- Anderson, B. M., Thiele, K. R., & Barrett, M. D. (2017). A revision of the *Triodia basedowii* species complex and close relatives (Poaceae: Chloridoideae). *Australian Systematic Botany*, 30(3), 197-229. <https://doi.org/10.1071/SB17011>.
- Bebber, D. P., Carine, M. A., Wood, J. R., Wortley, A. H., Harris, D. J., Prance, G. T., Davidse, G., Paige, J., Pennington, T. D., Robson, N. K. B., & Scotland, R. W. (2010). Herbaria are a major frontier for species discovery. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(51), 22169-22171. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011841108>
- Beetle, A. A. (1982). Noteworthy grasses from Mexico. X. [New taxa]. *Phytologia*. 0031-9430
- Bessega, C., Ferreyra, L., Vilardi, J. C., and Saidman, B. O. 2000. Unexpected low genetic differentiation among allopatric species of section *Algarobia* of *Prosopis* (Leguminosae). *Genetica* 109 (3): 255-266. <https://doi.org/10.1023/A:1017511717493>
- Borges, L. M., Reis, V. C., & Izbicki, R. (2020). Schrödinger's phenotypes: Herbarium specimens show two-dimensional images are both good and (not so) bad sources of morphological data. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(10), 1296-1308. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13450>
- Burkart, A. (1969). *Flora Illustrada de Entre Rios Argentina: Gramineas* (Vol. 2, pp. 226-230). Instituto Nacional de Tecnologia Agropecuária.
- Cabrera, A. L. 1970. *Flora de la provincia de Buenos Aires. Parte II: Gramíneas*. Flora de la provincia de Buenos Aires. Colección científica del INTA, 4.
- Cadena, C. D., Zapata, F., & Jiménez, I. (2018). Issues and perspectives in species delimitation using phenotypic data: Atlantean evolution in Darwin's finches. *Systematic Biology*, 67(2), 181-194. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syx071>
- Camargo, A., Morando, M., Avila, L. J., & Sites Jr, J. W. (2012). Species delimitation with ABC and other coalescent-based methods: A test of accuracy with simulations and an empirical example with lizards of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae). *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 66(9), 2834-2849. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01640.x>
- Carstens, B. C., & Dewey, T. A. (2010). Species delimitation using a combined coalescent and information-theoretic approach: an example from North American *Myotis* bats. *Systematic biology*, 59(4), 400-414. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syq024>
- Carstens, B. C., Pelletier, T. A., Reid, N. M., & Satler, J. D. (2013). How to fail at species delimitation. *Molecular ecology*, 22(17), 4369-4383. <https://doi.org/10.1111/mec.12413>
- Céccoli, G., Ramos, J., Pilatti, V., Dellaferrera, I., Tivano, J. C., Taleisnik, E., & Vegetti, A. C. (2015). Salt glands in the Poaceae family and their relationship to salinity tolerance. *The Botanical Review*, 81(2), 162-178. [10.1007/s12229-015-9153-7](https://doi.org/10.1007/s12229-015-9153-7)
- Chies, T. T. S.; Burchardt, P.; Alves, E. M. S.; Essi, L. and Dos Santos, E. K. 2014. The study of biodiversity and plant evolution through molecular markers and cytogenetics: examples in Iridaceae and Poaceae. *Ciência e Natura* 36 (3): 279-293. DOI:10.5902/2179460X13191

- Clark, L. C. G. (1997). Floristic and biosystematic investigations in plant taxonomy. Oklahoma State University. <<<https://www.proquest.com/docview/304392625?pq-origsite=gscholar&fromopenview=true>>>
- Couceiro, Y.S.V.; Maciel, J.R. 2020. Pappophorum in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB13413>>. Acesso em: 03 fev. 2022.
- Cuellar-Garrido, L. F., & Siqueiros-Delgado, M. E. (2021). Hidden in plain sight: Morphological and phylogenetic evidence for *Bouteloua arizonica*, a species distinct from *Bouteloua aristoides* (Poaceae, Chloridoideae). *Plant diversity*, 43(2), 125-133. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2020.09.009>
- Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological journal of the Linnean society*, 85(3), 407-417.
- De Queiroz, K. (1998). The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. *Endless forms: species and speciation*.
- De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic biology*, 56(6), 879-886. <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>
- Edwards, D. L., & Knowles, L. L. (2014). Species detection and individual assignment in species delimitation: can integrative data increase efficacy?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1777), 20132765. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2765>
- Fernández, M., Ezcurra, C. & Calviño, C. I. (2017). Species limits and morphometric and environmental variation within the South Andean and Patagonian *Mulinum spinosum* species-group (Apiaceae-Azorelloideae). *Systematics and Biodiversity*, 15(5), 489-505. <https://doi.org/10.1080/14772000.2016.1273975>
- Futuyma, D. J. (2013). *Evolution*. Third edition. Sunderland, Massachusetts U.S.A: Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Jordan, J. L., Jordan, L. S., & Jordan, C. M. (1983). Prominent spermoderm patterns of Poaceae. *The botanical magazine= Shokubutsu-gaku-zasshi*, 96(3), 269-272.
- Leaché, A. D., & Fujita, M. K. (2010). Bayesian species delimitation in West African forest geckos (*Hemidactylus fasciatus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1697), 3071-3077. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0662>
- Li, Y., Zou, D., Shrestha, N., Xu, X., Wang, Q., Jia, W., & Wang, Z. (2020). Spatiotemporal variation in leaf size and shape in response to climate. *Journal of Plant Ecology*, 13(1), 87-96. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtz053>
- López-Alvarez, D., López-Herranz, M. L., Betekhtin, A., & Catalan, P. (2012). A DNA barcoding method to discriminate between the model plant *Brachypodium distachyon* and its close relatives *B. stacei* and *B. hybridum* (Poaceae). *PLoS one*, 7(12), e51058. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051058>
- Maciel, J. R., Proença, C. E. B., Valls, J. F. M., & De Oliveira, R. C. (2021). Critical review of the nomenclature and taxonomy of *Sorghastrum canescens* (Poaceae: Panicoideae: Andropogoneae), an endemic Brazilian species. *Phytotaxa*, 511(1), 37-50. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.511.1.3>

- Maugis, C., Celeux, G., & Martin-Magniette, M. L. (2009b). Variable selection in model-based clustering: A general variable role modeling. *Computational Statistics & Data Analysis*, 53(11), 3872-3882. <https://doi.org/10.1016/j.csda.2009.04.013>
- Maugis, C., Celeux, G., & Martin-Magniette, M. L. (2009a). Variable selection for clustering with Gaussian mixture models. *Biometrics*, 65(3), 701-709. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2008.01160.x>
- McKay, B. D., & Zink, R. M. (2015). Sisyphian evolution in Darwin's finches. *Biological Reviews*, 90(3), 689-698. <https://doi.org/10.1111/brv.12127>
- McLachlan, G. J. (2005). *Discriminant analysis and statistical pattern recognition*. John Wiley & Sons.
- Melnykov, V., & Maitra, R. (2010). Finite mixture models and model-based clustering. *Statistics Surveys*, 4, 80-116. 10.1214/09-SS053
- Nicora, E. G., & Correa, M. N. (1978). *Flora patagónica: Parte III: Gramineae*.
- Oso, O. A., & Jayeola, A. A. (2020). Botanical Digitization: Application of MorphoLeaf in 2D Shape Visualization, Digital Morphometrics, and Species Delimitation, using Homologous Landmarks of Cucurbitaceae Leaves as a Model. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2020.11.16.384230>
- Padial, J. M., & De La Riva, I. (2010). A response to recent proposals for integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101(3), 747-756.
- Padial, J. M., Miralles, A., De la Riva, I., & Vences, M. (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in zoology*, 7(1), 1-14.
- Pensiero, J. F. (1986). Revisión de las especies argentinas del género *Pappophorum* (Gramineae-Eragrostoideae-Pappophoreae). *Darwiniana*, 65-87. <https://www.jstor.org/stable/23217320>
- Peterson, P. M., Romaschenko, K., & Herrera Arrieta, Y. (2016). A molecular phylogeny and classification of the Cynodonteae (Poaceae: Chloridoideae) with four new genera: *Orthacanthus*, *Triplasiella*, *Tripogonella*, and *Zaqiqah*; three new subtribes: *Dactylocteniinae*, *Orininae*, and *Zaqiqahinae*; and a subgeneric classification of *Distichlis*. *Taxon*, 65(6), 1263-1287. <https://doi.org/10.12705/656.4>
- Raftery, A. E., & Dean, N. (2006). Variable selection for model-based clustering. *Journal of the American Statistical Association*, 101(473), 168-178. <https://doi.org/10.1198/016214506000000113>
- Reeder, J. R., & Toolin, L. J. (1989). Notes on *Pappophorum* (Gramineae: Pappophoreae). *Systematic Botany*, 349-358. <https://doi.org/2418925>
- Sánchez-C, D., Richardson, J. E., Hart, M., Serrano, J., Cárdenas, D., Gonzalez, M. A., & Cortés-B, R. (2021). A plea to DNA barcode type specimens: An example from *Micropholis* (Sapotaceae). *TAXON*. <https://doi.org/10.1002/tax.12652>
- Schneider, K. M. (2003, April). A comparison of event models for Naive Bayes anti-spam e-mail filtering. In *Proceedings of the tenth conference on European chapter of the Association for Computational Linguistics-Volume 1* (pp. 307-314). Association for Computational Linguistics.
- Sclovich, S. E., Sassone, A. B., Sede, S. M., & Giussani, L. M. (2020). A Morphometric Approach in South American Stipoids with Plumose and Pappus-like Awns. *Systematic Botany*, 45(2), 233-241. <https://doi.org/10.1600/036364420X15862837791159>

- Scrucca, L., & Raftery, A. E. (2018). *clustvarsel*: A package implementing variable selection for Gaussian model-based clustering in R. *Journal of Statistical Software*, 84. 10.18637/jss.v084.i01
- Scrucca, L., Fop, M., Murphy, T. B., & Raftery, A. E. (2016). *mclust 5*: clustering, classification and density estimation using Gaussian finite mixture models. *The R journal*, 8(1), 289. 27818791
- Skogholt, M. (2020). *fastNaiveBayes*: Extremely Fast Implementation of a Naive Bayes Classifier. R package version 2.2.1. <https://CRAN.R-project.org/package=fastNaiveBayes>
- Sluys, R. (2013). The unappreciated, fundamentally analytical nature of taxonomy and the implications for the inventory of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 22(4), 1095-1105.
- Stropp, J., Dos Santos, I. M., Correia, R. A., Dos Santos, J. G., Silva, T. L. P., Dos Santos, J. W., Concha, R. J. & Malhado, A. C. M. (2017). Drier climate shifts leaf morphology in Amazonian trees. *Oecologia*, 185(3), 525-531.
- Stropp, J., Dos Santos, I. M., Correia, R. A., Dos Santos, J. G., Silva, T. L., Dos Santos, J. W., Ladle, J. R., & Malhado, A. C. M. (2017). Drier climate shifts leaf morphology in Amazonian trees. *Oecologia*, 185(3), 525-531. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3964-7>
- Swallen, J.R. 1964. Gramineae. In: F. Shreve & I. L. Wiggins, *Vegetation and Flora of the Sonora Desert*. Stanford University Press. 1: 237-301.
- Taleisnik, E. L., & Anton, A. M. (1988). Salt glands in *Pappophorum* (Poaceae). *Annals of Botany*, 62(4), 383-388. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087671>
- Team, R. C. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*.(4.0. 3). R Foundation for Statistical Computing.
- Vink, C. J., Paquin, P., & Cruickshank, R. H. (2012). Taxonomy and irreproducible biological science. *BioScience*, 62(5), 451-452.
- Wiens, J. J., & Servedio, M. R. (2000). Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1444), 631-636. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1049>
- Younis, S., Schmidt, M., Weiland, C., Dressler, S., Seeger, B., & Hickler, T. (2020). Detection and annotation of plant organs from digitised herbarium scans using deep learning. *Biodiversity data journal*, 8. 10.3897/BDJ.8.e57090
- Zanin, A., & Longhi-Wagner, H. M. (2001). Micromorfologia da superfície do fruto em espécies de *Andropogon* L.(Poaceae) ocorrentes no Brasil. *INSULA Revista de Botânica*, 30, 35-35.
- Zapata, F., & Jiménez, I. (2012). Species delimitation: inferring gaps in morphology across geography. *Systematic biology*, 61(2), 179. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syr084>

Tabela 1: Lista de caracteres quantitativos e qualitativos e diferenças significativas entre as espécies de *Pappophorum* (*).

Código do caráter	Caracteres	<i>P. mucronulatum</i>	<i>P. subbulbosum</i>	<i>P. vaginatum</i>
Contínuos				
Char1	Comprimento do colmo (cm)	13 – 109	6.5 – 48	18 – 78
Char2	Comprimento da sinflorescência (cm)	09 – 55	3.5 – 20.9	6.0 – 36
Char4	Comprimento da lâmina foliar (cm)	11 – 58	2.5 – 22.5	8.4 – 39.5
Char5	Largura da lâmina foliar (mm)	0.2 – 0.7	0.2 – 0.6	0.3 – 0.6
Char6	Comprimento das aristas (mm)*	0.4 – 0.8	0.4 – 0.8	0.3 – 0.7
Char9	Comprimento da gluma superior (mm)	0.2 – 0.6	0.3 – 0.8	0.3 – 0.6
Char10	Comprimento da gluma inferior (mm)*	0.2 – 0.5	0.3 – 0.6	0.2 – 0.5
Char12	Corpo do lema (mm)*	0.2 – 0.3	0.2 – 0.5	0.2 – 0.4
Catagóricos				
Char7	Cor da espiguetas	máculas vináceas	máculas vináceas	máculas vináceas
Char8	Ápice das glumas	mucronado	agudo	agudo ou mucronado
Char11	Densidade das espiguetas	3 - 8 x1cm	3 - 10 x1cm	3 - 10 x1cm
Char13	Panículas*	sub-espiciform	espiciforme	espiciforme
Char15	Glândulas crateriformes*	presente	ausente	ausente
Char16	Glumas (persistência, se as espiguetas se desarticulam após maturação)	persistentes no ramo	persistentes no ramo	persistentes no ram
Char17	Glumas (comprimento relativo à espiguetas, excluindo aristas)*	excedendo o ápice das espiguetas	excedendo o ápice da espiguetas	atingindo o ápice das espiguetas
Char18	Glumas (consistência)	hialina	hialina	hialina

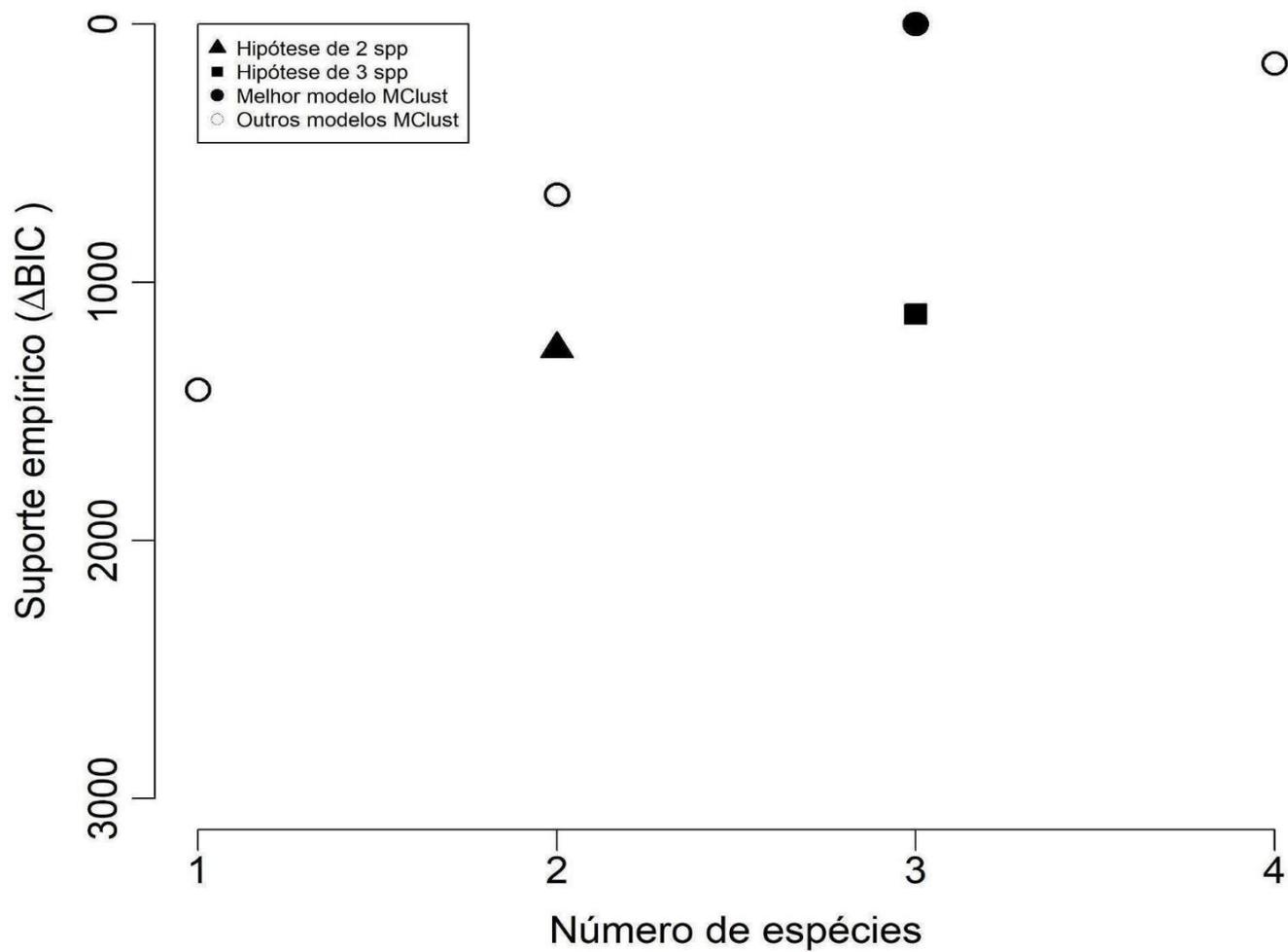


Figura 1. Resultado da Mcluster indicando o melhor modelo para a classificação da variação morfológica encontrada nas amostras.

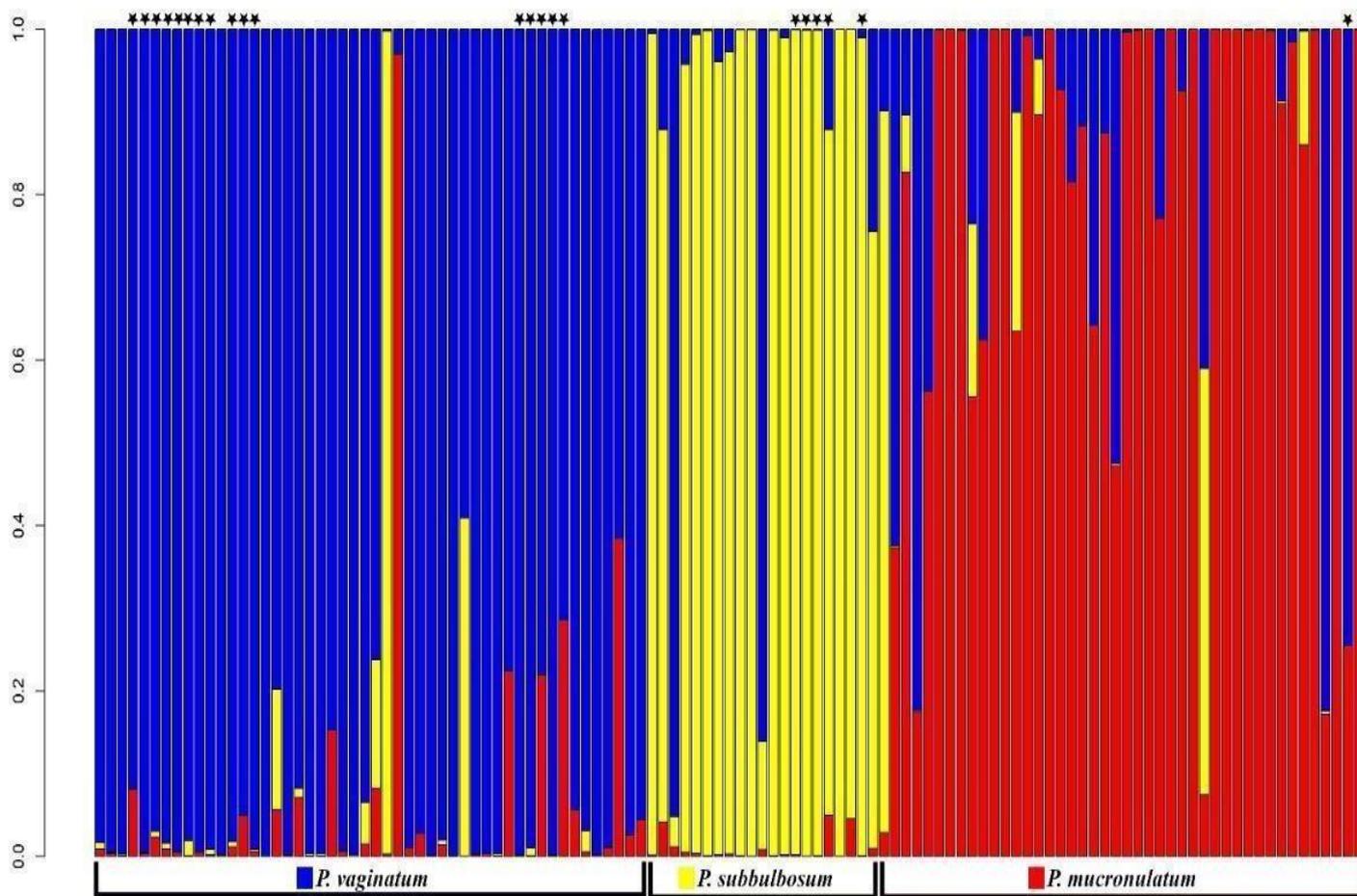


Figura 2. Gráfico da Naive Bayes indicando os três agrupamentos possíveis a partir da variação morfológica das amostras. ★ amostras da coleção tipo.

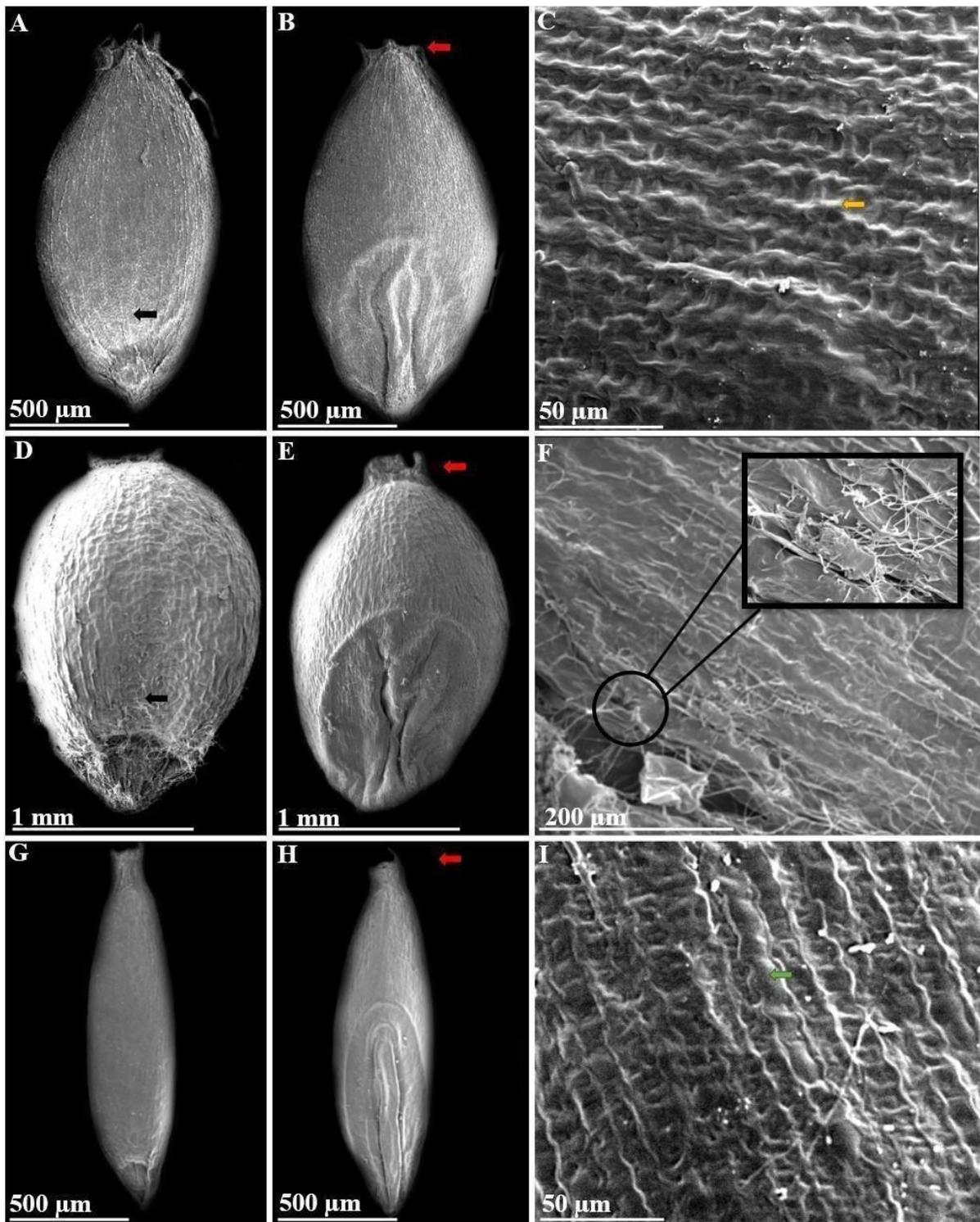


Figura 3. Fotomicrografias de cariopses em MEV. **A-C.** *Pappophorum mucronulatum* Ness, fruto inteiro vista do hilo (A) e embrião (B) (Sendulsky 1442). **D-F.** *Pappophorum subbulbosum* Arech.(Valls 2088). **G-I.** *Pappophorum vaginatum* Buckley (Valls 3736). Setas vermelhas = projeções bi-tridentadas no ápice; Seta verde = paredes periclinais muito rugosas; Seta amarela = paredes anticlinais espessas; Setas pretas = porção convexa e côncava próxima ao hilo; Círculos pretos = puberulência agregada à superfície.

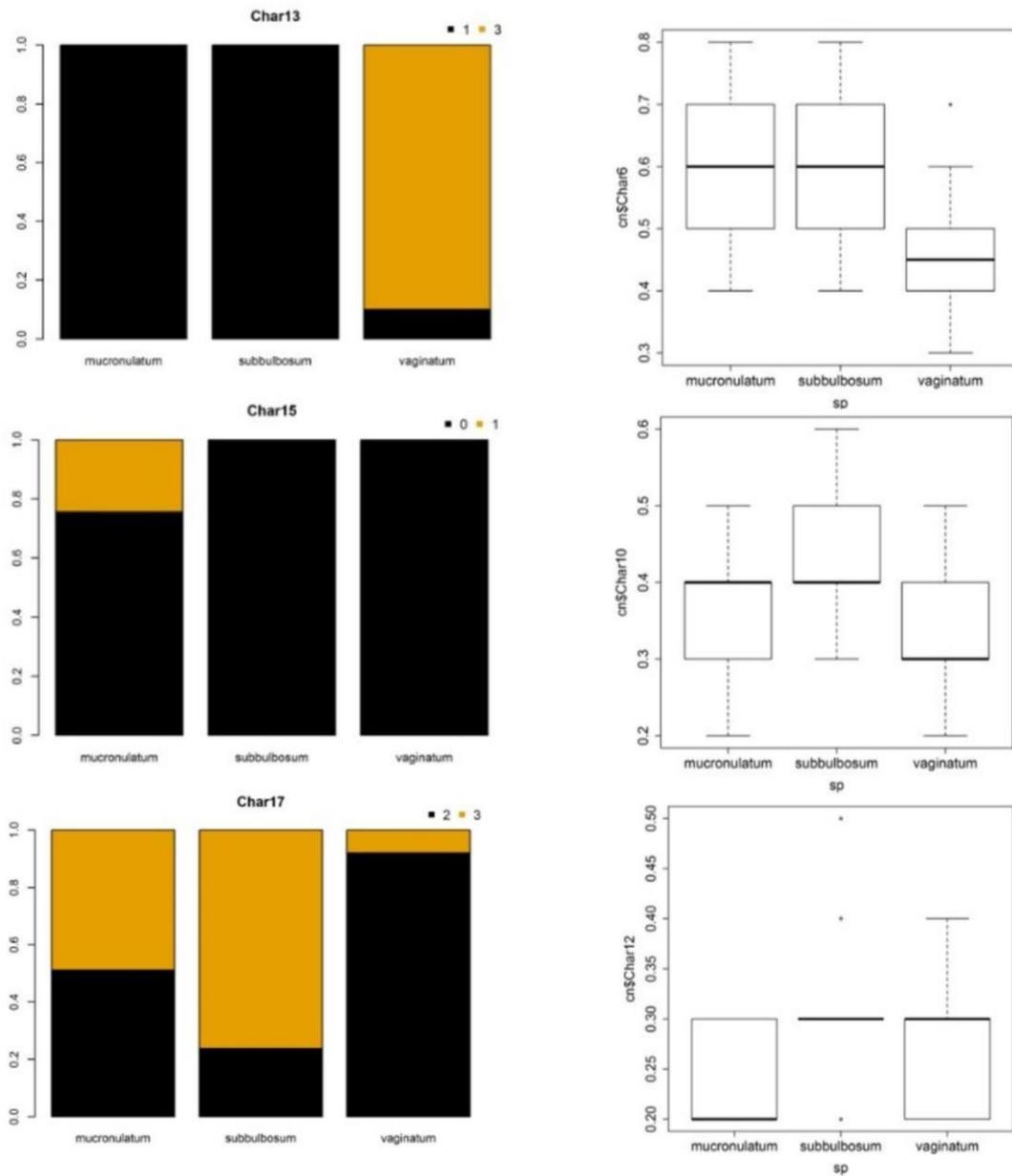


Figura 4. Boxplot do teste qui-quadrado de Pearson e da análise de Kruskal-Wallis evidenciando os seis caracteres que distinguem significativamente ao menos uma das espécies tratadas (para os códigos, consultar Tabela 1).

Anexo 1— Vouchers do material examinado das espécies de *Pappophorum*

Pappophorum mucronulatum Nees, in Mart., Fl. bras. Enum. Pl. 2(1): 412 (1829)

Amostras examinadas:

ARGENTINA. *Suckert* 238 (SP). **Córdoba.** *Burkart* 20102 (SP). **Salta.** *Luna* 696 (SP).
BRASIL. **Alagoas.** *Campelo* 2160 (CEN). **Bahia.** *Guedes* 11085 (ALCB); *Harley* 16392 (IPA);
Martius s.n. (MVFA-0000893); *Valls* 12453 (HUEFS). **Ceará.** *Castro* 382 (EAC); *Nakakura* 84
(EAC); *Viana* 56 (IPA). **Distrito Federal.** *Martins* 780 (UB). **Espírito Santo.** *Coelho* 206
(MBML). **Minas Gerais.** *Mazziero et al.* 4193 (MBM); *Valls* 13094 (CEN). **Paraíba.** *Raydrich*
s.n. (IPA-89641). **Pernambuco.** *Andrade-Lima* 79-9506 (IPA); *Andrade-Lima* 79-9669 (IPA);
Andrade-Lima 61-4004 (IPA); *Angulo s.n.* (IPA-89641); *Coradin et al.* 1359 (SP); *Castellanos*
88 (IPA); *Fotius* 3257 (IPA); *Lima* 57 (PEUFR); *Pereira* 55583 (IPA); *Pickel* 5 (IPA); *Pickel*
583 (IPA); *Pickel* 1567 (IPA); *Sendulsky* 1442 (UB); *Tenório* 71-1315 (PEUFR); *Tenório* 69-
771 (PEUFR); *Tenório* 360 (IPA); *Tenório* 826 (IPA). **Piauí.** *Viana* 157 (CEN). **Rio de Janeiro.**
Longhi-Wagner 7163 (K). **Rio Grande do Norte.** *Araújo* 56 (ASE); *Andrade-Lima* 29-3383
(IPA). **Sergipe.** *Andrade et al.* 86 (ASE).

Pappophorum subbulbosum Arechav. Anales Mus. Nac. Montevideo 1: 405 (1896)

Amostras examinadas:

ARGENTINA. *Stuckert* 12682 (SI). **Buenos Aires.** *Burkart* 25606 (SI); *Burkart* 5008 (SI);
Cabrera 8137 (SI). **Córdoba.** *Burkart* 20889 (SI). **Entre Ríos.** *Burkart & Troncoso* 26125 (SI);
Burkart & Troncoso (SI); *Burkart* 24068 (SI). **La Pampa.** *Burkart* 15825 (SI); *Burkart* 15841
(SI). **La Rioja.** *Burkart* 12204 (SI). **Río Negro.** *Burkart* 15868 (SI). **San Juan.** *Bartlett* 20521
(UTC). BRASIL. **Rio Grande do Sul.** *Valls* 2088 (CEN, ICN, U). URUGUAY. *Arechavaleta*
s.n. (US-36645, WIS-0254213, MVFA-0000896). **Montevideo.** *Arechavaleta* 250 (W). **Entre**
Ríos. *Burkart & Crespo* 22884 (SI).

Pappophorum vaginatum Buckley Prelim. Rep. Surv. Texas App. 1:35 (1866)

Amostras examinadas:

ARGENTINA. **La Pampa.** *Cabrera* 32814 (SI). **La Rioja.** *Burkart s.n.* (SI-008476). **San**
Juan. *Beetle* 623 (GA). EUA. **Arizona.** *Pringle s.n.* (NY-00414108, CM-239484, MO-123198,
VT-024112, YU-009013, W-19160034328, PH-19062, G-99777, G-99778); *Naegle s.n.*
(COLO-01507961); *Reeder* 7785 (ASU); *Makings* 604 (ASU); *Rainville s.n.* (ASC-8736);
Rominger 3187 (NY); *Thornber* 206 (NY); *Reeder* 8282 (ARIZ); *Keil* 11803 (ASU); *Reina* 2002-
907 (ASU). **Carolina do Norte.** *Clair* 12799 (NCU). **Maine.** *Parkin s.n.* (GH-1174185); *Tharp*
43502 (NY). **Novo México.** *Allrred* 3114 (NY); *Henderson* 69-300 (GA); *Wright* 803 (GH-
24189, GH-24188, G-99773, MO-123199). **Tennessee.** *Underwood s.n.* (GA-105491);
Underwood 747 (TENN). **Texas.** *Clover* 851 (MICH); *Jones* 6561 (MICH); *Jones* 6096 (MICH);
Lindheimer 722 (PH-7630); *Powell* 7495 (SRSC); *Ramirez* 1 (TEX); *Tracy* 8905 (NY); *Teague*
T41 (LL); *Turner* 15605 (LL); *Valls* 3736 (CEN); *Villa* 60 (OKLA); *Warnock* 6860 (LL);
Wiggins s.n. (MICH-1419399); *Wright* 803 (US-140100, PH-23014). MÉXICO. **Baixa**
Califórnia do Sul. *Sanders* 1184 (SBBG). **Coahuila.** *Hitchcock* 450 (USF). **Sonora.** *Felger*
85-888 (ASU); *Reina* 2004-1088 (ASU).

Anexo 2 - Conceitos dos caracteres e estado de caracteres adotados e incluídos nas análises. Centímetros (cm), milímetros (mm), caráter categórico (*).

Caráter	Estado do caráter	Conceito
1. Comprimento do colmo (cm)	medidas referenciadas em centímetros	medida considerada da base da planta, sem considerar sistema radicular, até a base da sinflorescência.
2. Comprimento da sinflorescência (cm)	medidas referenciadas em centímetros	medida considerada da base da sínflorescencia até o ápice.
3. Comprimento da lâmina foliar (cm)	medidas referenciadas em centímetros	superfície da lâmina foliar
4. Largura da lâmina foliar (mm)	medidas referenciadas em milímetros	superfície da lâmina foliar
5. Comprimento das aristas (mm)*	medidas referenciadas em milímetros	ápice do lema + prolongamento das nervuras
6. Comprimento da gluma superior (mm)	medidas referenciadas em milímetros	da base ao ápice da estrutura, incluindo projeções
7. Comprimento da gluma inferior (mm)*	medidas referenciadas em milímetros	da base ao ápice da estrutura, incluindo projeções
8. Corpo do lema (mm)*	medidas referenciadas em milímetros	comprimento da superfície externa do primeiro antécio
9. Cor da espiguetas	(1) branca; (2) vinácea; (3) dourada	considerada coloração das espiguetas após maturação
10. Ápice da gluma*	(1) mucronado; (2) agudo; (3) mútico	apenas projeções acima da estrutura
11. Densidade das espiguetas	medidas referenciadas por unidade	número proporcional de unidades de espiguetas dentro de um quadrante de 1x1cm
12. Panícula*	(1) sub-espíficorme; (2) laxa; (3) espíficorme	forma da estrutura considerada a partir dos ramos basais abertos (1), ramos completamente abertos (2) e ramos muito congestos (3).
13. Glândulas crateriformes*	(1) presentes; (0) ausentes	situação da estrutura considerada no eixo central, ramos e pedicelos da sinflorescência.
14. Glumas	(1) persistentes no ramo; (2) persistente inferior, decídua superior; (3) decídua inferior, persistente superior; (4) decíduas no ramo	persistência, se as espiguetas se desarticulam após maturação
15. Glumas*	(1) mais curto que as espiguetas; (2) atingindo o ápice da espiguetas; (3) excedendo o ápice da espiguetas	comprimento relativo à espiguetas, excluindo aristas
16. Glumas	(1) hialina; (2) membranosa; (3) cartácea;	consistência, visualmente distinguível por estruturas transparentes (1), translúcidas (2) e opaca (3)



MANUSCRITO 2

SUBMETIDO NO PERIÓDICO *TAXON*

Uma oportunidade de resolução nomenclatural historicamente negligenciada em um gênero secular: *Pappophorum* (Poaceae: Chloridoideae)

Short running title: A historically overlooked nomenclatural resolution opportunity

Yuri S.V. Couceiro¹ (<https://orcid.org/0000-0003-4389-262X>),

William K. Matzenauer¹ (<https://orcid.org/0000-0002-3451-4611>),

Regina C. de Oliveira² (<https://orcid.org/0000-0001-7891-263>),

Gustavo H. Shimizu³ (<https://orcid.org/0000-0002-4731-1311>) &

Marcus Alves¹ (<https://orcid.org/0000-0001-9281-2257>)

1. *Universidade Federal de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Rua Professor Moraes Rego, s/n. Cidade Universitária, 50.670-901, Recife, PE, Brazil.*

2. *Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, ICB, Bloco D, Térreo, Universidade de Brasília, Brasília, DF, 70910-900, Brazil.*

3. *Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, Brazil*

Address for correspondence: Yuri S.V. Couceiro, couceiro.prof@hotmail.com

Resumo

Ao realizarmos estudos taxonômicos na subtribo Pappophorinae, detectamos um alto número de nomes (~30) relacionados a espécies aceitas de *Pappophorum* e que ainda permanecem inconsistentes nomenclaturalmente. Com cerca de 10 espécies, *Pappophorum* (Poaceae: Chloridoideae) é um gênero endêmico do continente Americano. Tentativas em estimar o número total de táxons, bem como delimitar os limites morfológicos, ainda são questões centrais na história taxonômica do grupo. Somados a isso, múltiplas hipóteses de delimitação taxonômica foram propostas e algumas delas se contradizem. O gênero é definido morfológicamente, pela presença de múltiplas aristas no ápice do lema, nunca pilosas e espiguetas basítonas com 1 (-4) antécios, enquanto os apicais são neutros e geralmente reduzidos às aristas. O objetivo do presente trabalho é tipificar nomes relacionados a *Pappophorum* e contribuir para a compreensão da conceituação de espécies no gênero. Uma extensiva busca foi realizada em bases de dados, literatura taxonômica e herbários digitalizados, a fim de analisar obras originais e coleções-tipo relacionadas. Seis lectotipificações, sendo três de segundo-passo e duas novas sinônimizações foram propostas. Além disso, mostramos que a aplicação da autoria do gênero aparecia de distintas formas e a história nomenclatural de *P. pappiferum*, a espécie-tipo do gênero, permanecia obscura e profundamente problemática.

Palavras-chave: Cynodonteae, neotropical, Otto Kuntze, pappusgrass, taxonomy, typification.

Introdução

Pappophorum Schreb. (Schreber 1791: 787) é um gênero endêmico do continente americano, com centro de diversidade entre as regiões tropicais e subtropicais com espécies restritas ecologicamente a campos de zonas áridas e semiáridas (Pensiero 1986; Reeder & Toolin 1989; Peterson & al., 2007). Os táxons se caracterizam pelas glumas 1-nervadas e pelo prolongamento das nervuras do lema em aristas, com sinflorescência em panículas espiciformes ou sub-espiciformes (Pensiero 1986; Reeder & Toolin 1989). O conjunto de aristas também define a origem do nome do gênero, que vem do grego *pappus* (pappos) e *phorus* (o que porta, o portador), em alusão aos lemas arranjados como uma coroa de aristas, semelhantes a pappus (Pensiero 1986). Peterson & al. (2016) sustentaram o monofiletismo de *Pappophorum* como grupo-irmão de *Tridens* Roem. & Schult., sendo o clado formado por eles, irmão de *Neesiochloa* Pilg.

Historicamente, o número de espécies tem divergido entre Burkart (1969), Cabrera (1970), Clark (1997), Nicora (1978), Pensiero (1986), Reeder & Toolin (1989) e Clayton & al. (2022), variando de 09 a 20. Em virtude disso, a circunscrição de alguns táxons também é discordante, especialmente em tratamentos taxonômicos mais recentes (Pensiero 1986; Reeder & Toolin 1989; Clark 1997). A exemplo, destacamos *P. subbulbosum* Arech. tratado como sinônimo taxonômico de *P. vaginatum* Buckley, assim como *P. macrospermum* Roseng., B.R.Arrill. & Izag. que é considerado sob o nome de *P. philippianum* Hackel por Reeder & Toolin (1989), enquanto Pensiero (1986) reconhece ambas como espécies independentes.

Dentre as múltiplas bases de dados especializadas em plantas, o Plants of the World Online (Govaerts & al. 2021; POWO 2023) reconhecem apenas sete espécies no gênero. Por outro lado, são citados cerca de 30 nomes associados a *Pappophorum* em outras fontes (IPNI 2023; Tropicos 2023). Em virtude disto, os estudos mais recentes apontam para a necessidade de esforços que incluam as coleções-tipo e as questões nomenclaturais relacionadas ao gênero (Pensiero 1986; Reeder & Toolin 1989). Peterson & al. (2001) fizeram um minucioso e cuidadoso catálogo incluindo o estudo nomenclatural e indicações de material-tipo de diversos nomes relacionados ao gênero, porém, ainda insuficiente para o grupo. A partir de 01 de janeiro de 2001 é necessário estar explícito “designado aqui” ou alguma indicação equivalente em outra língua, para que a tipificação ocorra (Art. 7.11, Turland & al. 2018). Desse modo, nada do que consta em Peterson et al. (2001), em relação a tipificação de nomes em *Pappophorum*, representa um ato nomenclatural aceito pelo código (Turland & al. 2018).

Esse trabalho é produto de uma sequência de estudos taxonômicos que estão sendo desenvolvidos na subtribo Pappophorinae (Couceiro & al., dados não publicados). Ao

analisarmos a delimitação taxonômica em complexos de espécies na subtribo, detectamos que alguns nomes relacionados às espécies aceitas de *Pappophorum* ainda permanecem inconsistentes nomenclaturalmente. Portanto, é objetivo do presente trabalho tipificar nomes relacionados a *Pappophorum* e contribuir para a compreensão da conceituação de espécies no gênero. Esclarecimentos sobre a correta aplicação da autoria do gênero e da espécie-tipo do gênero são discutidos abaixo. A necessidade de tipificação, bem como de decisões taxonômicas foram consideradas a fim de prezar pela estabilidade nomenclatural e a resolução de dilemas que persistiam por mais de dois séculos.

Materiais e métodos

Analisamos protólogos de nomes relacionados a *Pappophorum*. O esforço também contou com a análise de obras digitalizadas (BHL, <https://www.biodiversitylibrary.org/>), as autorias e estabilidade dos nomes no *Taxonomic Literature II* (TL-2, <https://www.sil.si.edu/DigitalCollections/tl-2>), IPNI (<https://www.ipni.org/>) e TROPICOS (<https://tropicos.org>).

Os exemplares foram localizados e examinados a partir de imagens digitalizadas na plataforma JSTOR Global Plants (<https://plants.jstor.org/>) e nas coleções disponibilizadas virtualmente pelos herbários B, BAA, CORD, G, GH, K, LE, M, MVFA, P, PH, S, SI, US, W e WIS. Acrônimos de acordo com Thiers (updated continuously). Para a identificação restrita da amostra será utilizado o barcode. Também foram considerados a necessidade lectotipificações em primeiro e/ou segundo passo (ver Art. 9.14 e 9.17, Ex. 14, Turland & al., 2018), como também a investigação de lectotipificações realizadas inadvertidamente (Prado & al., 2015; Turland & al., 2018). Sinonímias disponível em Peterson & al. (2001).

— *Pappophorum* Schreb. ou Schreb. ex Vahl: uma contribuição para a história nomenclatural do gênero

Ao publicar *Pappophorum* em *Genera Plantarum* (Linnaeus 1791), Schreber (1791: 787) o descreveu com uma consistente e rica descrição, porém, sem associá-la a amostra, localidade ou a um epíteto final (ver Art. 11.4, Turland & al., 2018). Vahl (1794: 10) descreveu *P. alopecuroideum* com uma ilustração (t. LI), associada a uma coleta de *Rohr s.n.* [C10017115!], e posteriormente, o nome foi indicado como espécie-tipo do gênero por Kuntze (1898) e seguido por autores (Hitchcock 1920; Burkart 1969; Cabrera 1970; Nicora 1978; Pensiero 1986; Peterson & al., 2001), inclusive em bases de dados como o *Index Nominum Genericorum (Plantarum)* (ING) (Farr & Zijlstra 2023). Por outro lado, Shreve & Wiggins

(1964), Reeder (1965) e Rosengurt (1970) atribuíram a autoria a Vahl, *Pappophorum* Schreb. ex Vahl, sem esclarecimentos.

Naturalmente, outros nomes foram publicados. Otto Kuntze propôs em sua obra *Revisio Generum Plantarum* (1898: 365) uma nova combinação baseada em *Saccharum pappiferum* Lamarck (1791: 155), originando *Pappophorum pappiferum* (Lam.) Kuntze. Com essa novidade nomenclatural, *P. pappiferum* tem prioridade (ver Art. 11.2-4, Turland & al., 2018), ao que se refere a espécie-tipo do gênero, sobre o nome de Vahl (1794: 10), mesmo que combinado posteriormente. Seguindo o princípio de prioridade (Turland & al., 2018), a nova combinação não gerou um novo status, logo, permanece a prioridade do nome válido mais antigo e consequentemente, da amostra-tipo permanentemente associada a ele (ver Art. 7.2, Turland & al., 2018). Portanto, *P. pappiferum* é o nome correto a ser aplicado para a espécie-tipo do gênero, mesmo após um século de utilização do nome de Vahl (1794: 10). Assim, a aplicação correta da autoria do gênero não deve ser como a citada por Reeder (1965), Rosengurt (1970) ou Shreve & Wiggins (1964), corroborando o conceito que tem seguido na literatura taxonômica (Kuntze 1898; Burkart 1969; Cabrera 1970; Nicora 1978; Pensiero 1986; Peterson & al., 2001) e bases de dados (e.g. Flora e Funga do Brasil 2023; IPNI 2023; Tropicos 2023) nos últimos anos.

Em nossas buscas pelas obras originais, detectamos inconsistências de informações nas bases de dados e links relacionados aos nomes (IPNI 2023; Tropicos 2023). Como mencionado anteriormente, *Pappophorum* foi descrito por Schreber no *Genera Plantarum*, edição. 8[a], v.2: p. 787 de Linnaeus (1791). No entanto, a publicação vinculada no IPNI a este nome, leva a uma obra com título semelhante, editado por Thaddeo Haenke no mesmo ano (1791), p. 787, porém, não consta o gênero *Pappophorum*, por que na verdade está publicado na edição de Schreber, do mesmo ano (Fig. 1). O citado equívoco de informação foi reportado à plataforma *Biodiversity Heritage Library* (BHL) (<https://www.biodiversitylibrary.org/>). Na base de dados Tropicos (<https://www.tropicos.org/name/40000794>), não há indicação acerca da edição 8[a], de Schreber, mas o link relacionado leva a referida edição: <https://bibdigital.rjb.csic.es/records/item/12792-redirect>, disponível no site do Jardim Botânico de Madri. Até a submissão desse manuscrito, ainda não ocorreu a atualização nos respectivos bancos de dados associando o nome correto diretamente a obra.

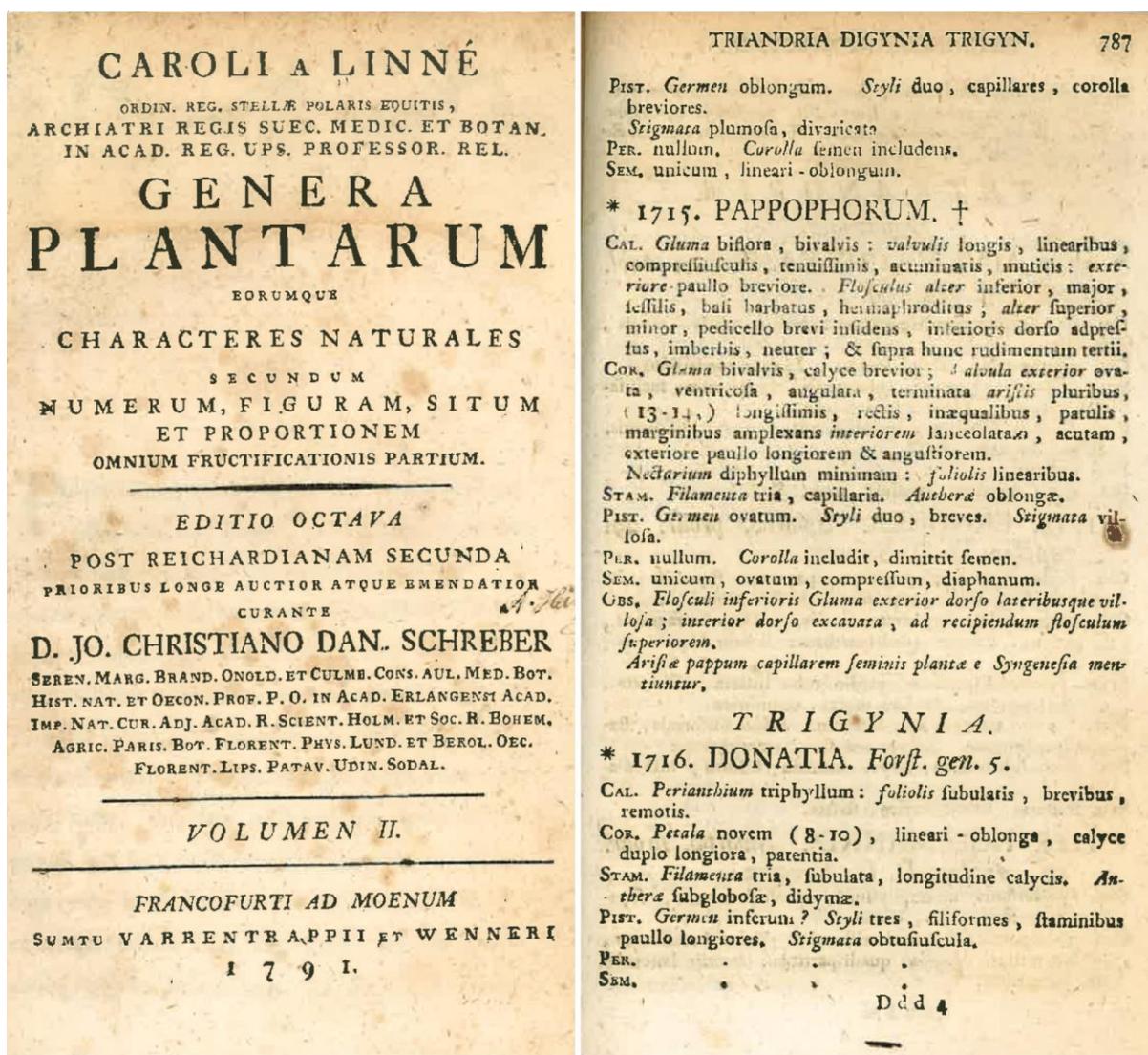


Figura 1. Protólogo do gênero *Pappophorum* Schreb. associado a autoria e página correta.

Pappophorum Schreb., Gen. Pl., ed. 8[a]. 2: 787. 1791.

Espécie-tipo: *Pappophorum pappiferum* (Lam.) Kuntze in Revis. Gen. Pl. 3: 365. 1898 ≡ *Saccharum pappiferum* Lam., in Tabl. Encycl. 1: 155. 1791. – **Holotype**: “Amer. merid., Richard s.n.”. (P barcode P00563784 [image!]; isotypes: BAA barcode BAA00002811[fragm. ex P] [image!], US barcode US00611004 [fragm. ex P] [image!]).

A identidade de *P. pappiferum* (Lam.) Kuntze — O espécime-tipo do basônimo está relacionado a uma coleta de “*Richard s.n., Amer. merid.*” (Lamarck 1791: 154). Peterson & al. (2001) citaram corretamente como holótipo o exemplar disponível em P, no herbário Lamarck, e dois isótipos (BAA e US), que representam fragmentos obtidos a partir da exsicata de P. O espécime US00611004 apresenta um envelope com fragmentos da amostra e uma fotografia do holótipo (P00563784, Fig. 2). Segundo Germinal Rouhan (com. pess.), curador do herbário P, não há outras duplicatas no herbário.

Pappophorum pappiferum (Lam.) Kuntze é amplamente aplicado em trabalhos na história do gênero, em tratamentos taxonômicos e floras regionais (Hitchcock 1936; Reeder 1965; Burkart 1969; Cabrera 1970; Nicora 1978; Pensiero 1986; Allem & Vall 1987; Reeder & Toolin 1989; Peterson & al., 2001; Maciel & Alves 2014), contagens cromossômicas (Brown 1950; Gould 1958; Gould 1966; Reeder & Singh 1968; Davidse & Pohl 1978) e inferências filogenéticas (Peterson & al., 2007; Peterson & al., 2010; Peterson & al., 2014; Soreng & al., 2015; Peterson & al., 2016; Soreng & al., 2017, Galaher & al., 2022). Alguns autores (Hitchcock 1936; Pensiero 1986; Reeder & Toolin 1989; Peterson & al., 2001) também citam *P. alopecuroideum* (Vahl 1794: 10) e *P. laguroideum* (Schrad 1824: 342), como sinônimos taxonômicos de *P. pappiferum*.

O táxon é morfológicamente definido pelo aspecto sedoso da sinflorescência, devido ao longo prolongamento das aristas em relação ao corpo do lema (e.g. do primeiro antécio), estruturas sem a presença de glândulas crateriformes e geralmente apenas o primeiro antécio, raramente o segundo, é fértil (Pensiero 1986; Reeder & Toolin 1989). A espécie é caracterizada como forrageira nativa (Pensiero 1986) e com potenciais atributos para produção de papel (Lucas 1942).



Figura 2. Holótipo de *Saccharum pappiferum* Lam. (P00563784).

Variedades e formas propostas por Kuntze: compreendendo decisões taxonômicas em um caos nomenclatural. — Há uma série de questões problemáticas relacionadas à nomenclatura dos nomes de Otto Kuntze, com base nas críticas (Zanoni 1980) às três edições da *Revisio Generum Plantarum* (Kuntze 1891, 1893, 1898), por causa de sua restrita adesão às regras de nomenclatura botânica do *Código de Paris* de 1867. No conjunto da obra, ele propôs alterações de aproximadamente 30.000 nomes de plantas, seguindo as próprias normas e como crítica ao *Código de Nomenclatura Botânica de Paris* de 1867 (Zanoni 1980). Kuntze se comprometeu à revisão nomenclatural de gêneros e fez novas combinações para vários nomes de espécies. Inegavelmente, o grande esforço amostral, as identificações e descrições dos espécimes coletados por Kuntze em suas numerosas viagens, constituem a sua principal contribuição para o conhecimento da diversidade vegetal configurada nos séculos passados. No contexto de *Pappophorum*, as decisões infragenéricas do autor, baseadas na divisão e ordenamento das aristas apendiculares sem nervuras, impactaram na circunscrição de táxons e nomes associados, recategorizando em variedades e formas distintas, espécies anteriormente publicadas por Nees (1829: 412), Vahl (1794: 10) e Schrader (1824: 342) (Fig. 3). Na descrição destas formas taxonômicas, o autor afirma que o caráter utilizado (e.g. ordenamento das aristas apendiculares) não deve ser atribuído para diferenciação a nível de espécies. Ainda assim, um esforço foi realizado para detectar possíveis sinônimos taxonômicos, além disso, os táxons infraespecíficos devem ser atribuídos a espécies porque os seus nomes são combinações (ver Art. 3.1, Turland & al., 2018). Comentários e tipificações são apresentados abaixo:

Pappophorum pappiferum var. *alopecuroideum* f. *tridecemaristatum*. — Detectamos uma amostra depositada em NY (NY00414116), herbário para onde foi levada parte da coleção de Otto Kuntze (Zanoni 1980; Stafleu & Cowan 1981), com as mesmas anotações da localidade-tipo indicadas no protólogo “*Dique-Cordoba, Arg.*”. Morfologicamente, acreditamos se tratar de um sinônimo heterotípico de *P. pappiferum* (Lam.) Kuntze, principalmente pelo aspecto sedoso da sinflorescência. Rosengurtt indicou na etiqueta que a amostra se trata de um lectótipo, no entanto não efetivou esta decisão (ver Art. 29.1, Turland & al., 2018). O holótipo foi localizado.

Pappophorum pappiferum (Lam.) Kuntze in Revis. Gen. Pl. 3: 365. 1898 ≡ *Saccharum pappiferum* Lam., in Tabl. Encycl. 1: 155. 1791. = *Pappophorum pappiferum* var. *alopecuroideum* (Vahl) Kuntze f. *tridecemaristatum* Kuntze in Revis. Gen. Pl. 3: 365. 1898. **Syn. Nov.** Holotype: Dez 1891, “*Dique-Cordoba, Arg.*” *s.n.* (NY 00414116 [image!]).

Pappophorum pappiferum var. *laguroideum* f. *undevigintisetum*. — No protólogo estão indicadas distintas localidades-tipo na Argentina (‘‘Cordoba; General-Paz; Provinz Santiago del Estero’’) que estão associadas a seis amostras depositadas no herbário de NY (barcodes NY00414117, NY00414118, NY00414119, NY00414121, NY00414122, NY00414123). Não acreditamos que nenhum desses espécimens, se trate de um sinônimo heterotípico de *P. pappiferum*, decorrente da morfologia não correspondente à circunscrição da espécie nos principais tratamentos taxonômicos (Pensiero 1986; Reeder & Toolin 1989). Anotações de Rosengurtt, experiente no grupo, determinando as amostras NY00414121, NY00414122 e NY00414123 como *P. subbulbosum* e em NY00414117 como *P. caespitosum* foram consideradas, de modo que potencialmente se tratem de uma mistura de táxons. Historicamente, alguns autores apresentaram diferentes propostas de circunscrição baseadas nos limites morfológicos desses táxons, originando sinonimizações em distintos momentos (Reeder & Toolin 1989; Clark 1997) e conseqüentemente, revelando uma complexidade na delimitação taxonômica dessas espécies. Por tanto, não consideramos um sinônimo taxonômico de *P. pappiferum* e, a partir da análise da morfologia, por imagens digitais, não foi possível determinar e associar a uma espécie aceita.

Pappophorum pappiferum var. *mucronulatum* f. *tridecemaristatum*. — No JSTOR existem três espécimens indicados como tipo depositadas em NY (NY00414115, NY00414124, NY00414125), porém, apenas o espécime NY00414115 é relacionado a uma coleta do Kuntze e, portanto, considerado como holótipo. As amostras remanescentes estão associadas a uma coleta de F. Kurtz 6753 de localidade ‘‘Córdoba; Gran Salina, Recreo’’ que são distintas das mencionadas no protólogo e por isso, não acreditamos ser parte do material original, onde é indicado ‘‘Argentina, Córdoba., Otto Kuntze s.n.’’. Além disso, Rosengurtt determinou a única amostra, com características descritas no protólogo, como *P. subbulbosum* Arech. em 1972. A partir da visualização dos atributos morfológicos distinguíveis (e.g. forma e densidade da sinflorescência, comprimento relativo das aristas referente ao lema), somados a indicação prévia do Rosengurtt, não reconhecemos esse nome como um sinônimo heterotípico de *P. pappiferum*. Por tanto, ainda que por hora, não foi possível associar esse nome a uma entidade taxonômica aceita, o holótipo foi localizado.

Pappophorum pappiferum var. *mucronulatum* (Nees) Kuntze f. *tridecemaristatum* Kuntze in Revis. Gen. Pl. 3: 365. 1898 Holotype: Argentina, Córdoba., Dez 1891, *Otto Kuntze s.n.* NY00414115 [image!]).

Pappophorum pappiferum var. *mucronulatum* f. *undevigintisetum*. — A localidade-tipo citada no protólogo (“*olivia: Paronati 2400 m.*”) está associada a duas amostras depositadas no herbário NY (NY00414126, NY00414120). A partir das características morfológicas, os referidos espécimes correspondem a descrição de *P. philippianum* Parodi (Pensiero 1986; Reeder & Toolin 1989) devido a densa pilosidade situada na base das espiguetas, característico neste táxon. Essa espécie também é uma das poucas do gênero que até então, podem ser encontradas em ambientes com elevadas altitudes (>2000msm). Por tanto, não se trata de um sinônimo heterotípico de *P. pappiferum*. Um lectótipo foi designado.

Pappophorum philippianum Parodi in *Notas Mus. La Plata, Bot.* 40: 79. 1943. = *Pappophorum pappiferum* var. *mucronulatum* (Nees) Kuntze f. *undevigintisetum* Kuntze in *Revis. Gen. Pl.* 3: 365. 1898. **Syn. Nov. Lectotype (designated here):** Bolívia, “Parotani 2400 m.”, Mar 1892, *Otto Kuntze s.n.* (NY00414126 [image!]; isolectotype: NY00414120 [image!]).

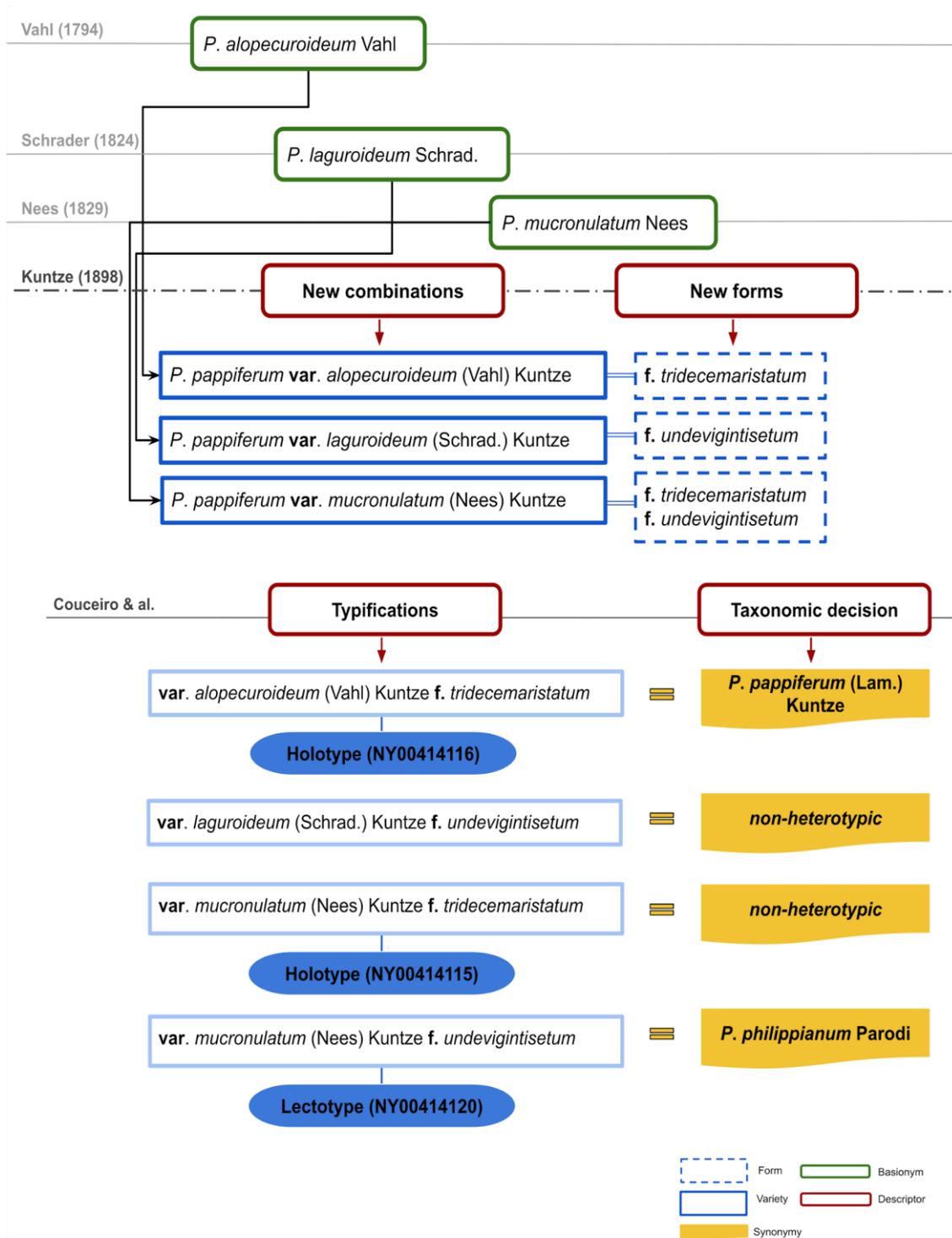


Figura 3. Resumo gráfico das decisões nomenclaturais e taxonômicas adotadas com base em *Pappophorum pappiferum* (Lam.) Kuntze e nomes de formas relacionados.

— **Compreendendo o passado para decisões futuras: Uma revisão nomenclatural das espécies aceitas em *Pappophorum* Schreb.**

Pappophorum bicolor. — Fournier (1886: 133) descreveu essa espécie com base em uma coleta de *Karwinsky 1483*. Peterson & al. (2001) indicaram como isótipo um fragmento (US00899499) extraído do material original que está depositado em LE. Em consulta a curadoria do Herbário LE (pers. comm., Irina Illarionova), confirmamos que a amostra-tipo *Karwinsky 1483* (LE01191300) faz parte do acervo sem duplicata associada. Nenhuma amostra foi localizada nos demais herbários do autor (Stafleu & Cowan 1976). O material de LE é o holótipo por ser o único espécime existente à época da descrição da espécie. O isótipo de US, que consiste de um fragmento do material de LE, surgiu posteriormente.

Pappophorum bicolor E. Fourn. in *Mexic. Pl.* 2: 133. 1886. – Holotype: México. *Karwinski 1483* (LE barcode LE01191300 [image!]; isotype: US barcode US00899499 [image!][fragment]).

Pappophorum caespitosum. — Fries (1905: 177) indica no protólogo sua própria coleta (*Fries 804*), mas não menciona o herbário onde teria depositado. O autor trabalhou principalmente nos herbários UPS e S (Stafleu & Cowan 1976). Localizamos 11 sintipos, distribuídos em BAA, CORD, MVFA, S, SI, US e W. A descrição original faz menção a uma ‘‘[...] Grama pequena, 8-15 cm de altura. Rodeado abaixo por numerosas bainhas [...] emitindo um tufo de raízes longas, não ramificadas, brancas, com cerca de 1 mm de espessura a partir da base.’’ Por tanto, designamos como lectótipo a amostra depositada em S (S1319243) que, além de estar no herbário onde Fries trabalhou (Stafleu & Cowan 1976) e corresponder morfológicamente a descrição do protólogo, é a que se mantém mais completa e conservada, entre os sintipos localizados.

Pappophorum caespitosum R.E. Fr., Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal. ser. 4, 1: 177-178. 1905. – **Lectotype (designated here)**: Argentina. *Fries 804* (S barcode S13-19243 [image!]); isoelectotypes: BAA barcode 00002426 [fragment] [image!], BAA barcode 00002425 [fragm. ex CORD] [image!], CORD barcode 00001752 [image!], MVFA barcode 0000886 [fragm. ex CORD] [image!], MVFA barcode 0000887 [fragment] [image!], SI barcode 002821 [image!], SI barcode 008458 [image!], US barcode 01117866 [image!], US barcode 00140098 [fragm. ex S] [image!], W barcode 19160034270 [fragment] [image!]).

Pappophorum hassleri. — Hackel (1904: 61) publicou esse nome com base nas coletas do Paraguai de Émile Hassler (*Plantae Hasslerianae*). Segundo Stafleu & Cowan (1979), a coleção do Paraguai, realizada por esse coletor, está em G. Detectamos seis sintipos (*Hassler 4456*), sendo que dois estão em G (barcodes G00009718, G00030580). Designamos a amostra de G (G00009718), como lectotipo. Este exemplar contém as indicações ‘‘*Herba 04-06m*’’ e o mês ‘‘*Sept.*’’ associados a exata localidade-tipo indicada na obra original, seguidos da indicação ‘‘*Nov. sp.*’’. Não foram detectadas amostras do gênero nos demais herbários onde Hackel trabalhou, além das indicadas abaixo, conforme citado por Stafleu & Cowan (1979). O fragmento alojado em LIL (barcode LIL002027) tem indicado na etiqueta que é parte do material original, mas está relacionado com a uma imagem anexada que, entretanto, é de um espécime proveniente de P (*B. Balansa 286*): ‘‘*Dpto. Caaguazú, dans les campos*’’, portanto não é parte das amostras originais citadas no protólogo.

Pappophorum hassleri Hack., Bull. Herb. Boissier ser. 2, 4: 280. 1904. - **Lectotype (designated here)**: Paraguay. *Hassler 4456* (G barcode G00009718 [image!]; isolectotypes: BAA barcode 00002427 [fragm. ex G] [image!], BM barcode 000512469 [image!], G barcode 00030580 [image!], GOET barcode 006799 [image!], US barcode 00610978 [fragm. ex G] [image!]).

Pappophorum krapovickasii. — Rosengurt (1975: 2) apresenta como holótipo *B-5816*, depositada no MVFA. Foram localizados quatro espécimes da referida coleta em MVFA. Um segundo passo é necessário para a designação de um único destes espécimes (Art. 9.17). Seguindo a recomendação 9.3A (Turland & al. 2018), a intenção do autor de um nome (e.g. notas manuscritas, as anotações em exsicatas de herbário) deve ter preferência na seleção de um lectótipo. Assim, designamos como lectótipo, a amostra MVFA0000468, por conter na etiqueta a indicação de “*HOLOTYPUS*” e a menção: “*cílios del callus 1,5mm*”, correspondente a descrição indicada no protólogo (Rosengutt 1975). Estas anotações não foram encontradas nas demais amostras.

Pappophorum krapovickasii Roseng., Comun. Bot. Mus. Hist. Nat. Montevideo 58. 4: 1-4., fig. 1. 1975. — **Lectotype** (first step designated by Peterson & al. in Catalogue of New World Grasses, 41: 179. 2001, **second step designated here**): Paraguay. *Rosengurt B-5816* (MVFA0000468 [image!]; isolectotypes: MVFA MVFA0000469 [image!], MVFA barcode MVFA0000470 [image!], MVFA barcode MVFA0000471 [image!]).

Pappophorum mucronulatum. — Nees (1829: 412) indicou duas localidades, que são referentes a coletas distintas de Martius, nos estados do Piauí e Bahia (Brasil). Ambos os sítipos estão em M, junto ao acervo de Martius, conforme confirmado pelo curador (pers. comm., Hans-Joachim Esser) através das imagens: amostra da Bahia (barcode M0244485) e do Piauí (barcode M0444286). Ambas contemplam as recomendações básicas para a escolha de uma amostra como lectótipo, seja pela presença em herbários públicos (ver Rec. 7A.1, Turland & al., 2018), integridade do espécime e correspondência com a descrição do protólogo (Turland & al., 2018). Realizamos o segundo passo, designando a amostra do Piauí (Fig. 4A). A escolha se deu pela indicação no protólogo: “*Floret Aprili. (Mart.)*”, que se correlaciona, segundo Urban (1906), com o itinerário de coletas do Martius entre as províncias Pernambuco-Piauí no período de Março-Abril de 1819, enquanto na Bahia, os primeiros registros de sua passagem datam de Agosto de 1818.

Pappophorum mucronulatum Nees in Mart., Fl. bras. Enum. Pl. 2(1): 412. 1829. — **Lectotype** (first step designated by Peterson & al. in Catalogue of New World Grasses, 41: 179. 2001, **second step designated here**): Brazil. *Martius s.n.* (M barcode M04444286 [image!]; isolectotypes: MVFA barcode MVFA0000892 [image!], MVFA barcode MVFA0000477 [fragm. ex M] [image!], US barcode US00610981 [fragm. ex M] [image!]).



Figura 4. Imagem do Lectótipo designado de *Pappophorum mucronulatum* Nees (M barcode M04444286).

Pappophorum philippianum. — *Pappophorum philippianum* foi publicado por Parodi (1943: 79) como um nome novo para o ilegítimo *Pappophorum vaginatum* de Philippi (1870: 206), um homônimo posterior de *Pappophorum vaginatum* Buckley. No protólogo de *P. vaginatum*, Philippi (1870) faz referência apenas a “Mendoza” sem especificar coletor ou herbário. Parodi (1943), quando publica o nome substituto, menciona que a amostra *typus* deste nome pertence ao herbário de Rudolph A. Philippi, e que está alojada no Museo de Historia Natural de Santiago, atualmente herbário SGO (Thiers, continuously updated). Como *P. vaginatum* de Philippi foi publicado sem uma indicação clara de holótipo, há a necessidade de lectotipificação deste nome, pois mesmo que ilegítimo, ele provê o *typus* do nome legítimo que o substitui (ver Art. 7.4, Turland & al., 2018). Nesse contexto, Parodi (1943) apenas indicou que o material original está em SGO, só que neste herbário encontramos dois exemplares (barcodes SGO000000599 e SGO000000600), com as mesmas informações de etiqueta de Philippi, indicando a próprio punho se tratar de “*Pappophorum vaginale Ph.*” = *P. vaginatum* de Philippi. Pela menção de Parodi, estamos considerando como esse um primeiro passo de lectotipificação, e como segundo passo, estamos aqui indicando a amostra de barcode SGO000000600. Essa escolha, entre as duas amostras de SGO, se deu pelo material de melhor integridade morfológica da amostra. Outros 11 materiais originais de Philippi, incluindo quatro fragmentos, também foram encontrados depositados em oito herbários, e estão mencionados abaixo.

Pappophorum philippianum Parodi in Notas Mus. La Plata, Bot. 8(40): 79. 1943 ≡ *Pappophorum vaginatum* Phil., Anales Univ. Chile 36: 206 (1870), non *Pappophorum vaginatum* Buckley, Prelim. Rep. Surv. Texas, App.: 1 (1866) – **Lectotype** (first-step designated by Parodi in Notas Mus. La Plata, Bot. 8(40): 79. 1943. **second step designated here**): Argentina. R. A. Philippi *s.n.* (SGO barcode SGO000000600 [image!]; isolectotypes: SGO barcode SGO000000599 [image!], B barcode B 10 0841255 [image!], B 10 0841259 [image!], BAA barcode BAA00000405 [image!], BAA00000406 [fragm. ex B] [image!], GOET barcode GOET006800 [image!], LP barcode LP001609 [image!], MVFA barcode MVFA0000900 [fragm. ex P] [image!], MVFA0000901 [fragm. ex B] [image!], P barcode P00740193 [image!], US barcode US 00610982 [fragm. ex SGO] [image!], W barcode W0029379 [image!]).

Pappophorum vaginatum. — Buckley (1866) indica a localidade-tipo “*Western Texas*” (USA) sem associar um coletor, número ou herbário. Peterson & al. (2001) indicaram como isótipo uma amostra alojada em US (barcode US00140100) relacionada a *C. Wright 803*. Charles Wright trabalhou em GH e depositou suas amostras da expedição do Texas no herbário US (Stafleu & Cowan 1988), o que corrobora a indicação de Peterson & al. (2001). Buckley, autor do nome, possivelmente baseou novas espécies em duplicadas enviadas por Wright pois segundo Stafleu & Cowan (1988, 1995), antes da sua coleção ser adquirida pelo US havia sido depositada em PH. Por tanto, Buckley estudou coleções do Texas no PH de coletas relacionadas a Wright. Nesse sentido, designamos a amostra *C. Wright 803* (barcode PH00023014) por conter a caligrafia de Buckley na etiqueta, associado ao herbário em que ele mais atuou. A exsicata selecionada contém plantas de duas coletas distintas (Fig. 4B). Solicitamos um novo código de barras para a amostra da esquerda, designada aqui como lectótipo, porque a da direita se trata da coleção de *Lindheimer 722* (barcode PH0007630!).

Pappophorum vaginatum Buckley, Prelim. Rep. Surv. Texas App. 1: 35. 1866. -
Lectotype (designated here): USA. *C. Wright 803* (PH barcode PH00023014 [plant on the left side] [image!]; isolectotypes: GH barcode GH00024189 [image!], NY barcode NY00414109 [image!], US barcode US00140100 [image!]).

Contribuição dos autores

YC e RC designaram o estudo. YC, RC, WM e GS desenvolveram, analisaram e interpretaram os resultados. MA supervisionou todo o estudo.

Agradecimentos

Este estudo foi apoiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico/CNPq, financiando a bolsa do primeiro autor e bolsa produtividade da terceira (Proc. 302213/2019-8). À Fundação de Apoio à Pesquisa do Distrito Federal (FAPDF, processo 0193001773/2017) pelo apoio financeiro. Agradecemos ao Dr. Francisco M. Valls pela disponibilização de algumas obras originais impressas, das quais não tínhamos acesso. Aos curadores, em especial a Germinal Rouhan (P), Hans-Joachim Esser (M) e Irina Illarionova (LE), pela disponibilidade e eficiência em nos enviar algumas imagens. E aos Dr. Jefferson R. Maciel e Dr. Christian da Silva pelos valiosos comentários e sugestões para este trabalho e Dr. Sinzinando Albuquerque-Lima pelo tratamento digital feito nas imagens.

References

- Allem, A.C. & Valls, J.F.M.** 1987. *Recursos forrageiros nativos do Pantanal Mato-grossense*. Brasília: Embrapa Departamento de Difusão de Tecnologia Press. 8: 339.
- BFG [The Brazil Flora Group]** 2015. Growing knowledge: An overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66(4): 1085–1113. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566411>
- Brown, W.V.** 1950. A cytological study of some Texas Gramineae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 63-76.
- Buckley, S.B.** 1866. *Preliminary Report on the Geological and Agricultural Survey of Texas* App.1:35.
- Burkart, A.** 1969. Flora Illustrada de Entre Rios Argentina: Gramíneas. *Instituto Nacional de Tecnologia Agropecuaria* 2: 226-230.
- Cabrera, A.L.** 1970. Flora de la Provincia de Buenos Aires. Parte II. Gramíneas. *Colección científica del INTA*, 4.
- Clark, L.C.G.** 1997. *Floristic and biosystematic investigations in plant taxonomy*. Thesis. Oklahoma State University.
- Clayton, W.D. & Renvoize, S.A.** 1986. Genera Graminum. Grasses of the world. *Kew Bulletin* 13.
- Clayton, W.D., Vorontsova, M.S., Harman, K.T. and Williamson, H.** 2023. GrassBase - The Online World Grass Flora. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>. (accessed 20 Jan 2023).
- Davidse, G., & Pohl, R.W.** 1978. Chromosome numbers of tropical American grasses (Gramineae): 5. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 637-649.
- Farr, E.R. & Zijlstra, G.** eds. *Index Nominum Genericorum (Plantarum)*. 1996+. <<http://botany.si.edu/ing/>> (date information retrieved).
- Flora e Funga do Brasil.** Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 28 mar. 2023
- Fournier, E.P.N.** 1886. Mexicanas Plantas: pars secunda Graminae p. 133.
- Fries, R.E.** 1905. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* 1: 177.
- Gallaher, T.J., Peterson, P.M., Soreng, R.J., Zuloaga, F.O., Li, D.Z., Clark, L.G., Tyrrell, C.D, Welker, C.A.D., Kellog, E.A. & Teisher, J.K.** 2022. Grasses through space and time: An overview of the biogeographical and macroevolutionary history of Poaceae. *Journal of Systematics and Evolution*, 60(3), 522-569. <https://doi.org/10.1111/jse.12857>
- Gould, F.W.** 1958. Chromosome numbers in southwestern grasses. *American Journal of Botany*, 757-767.

- Gould, F.W.** 1966. Chromosome numbers of some Mexican grasses. *Canadian Journal of Botany*, 44(12), 1683-1696.
- Govaerts, R., Nic, L.E., Black, N., Turner, R., & Paton, A.** 2021. The World Checklist of Vascular Plants, a continuously updated resource for exploring global plant diversity. *Scientific Data*, 8(1), 215. <https://doi.org/10.1038/s41597-021-00997-6>
- Hackel, E.** 1904. *Pappophorum bicolor* in: *Bulletin de l'Herbier Boissier* 4: 280.
- Hitchcock, A.S.** 1920. The genera of grasses of the United States, with special reference to the economic species. *U.S.D.A. Bull.* 772: 1–306. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.64674>
- Hitchcock, A.S.** 1936. *Manual of the grasses of the West Indies* (No. 243). United States: US Department of Agriculture Press.
- IPNI [International Plant Names Index]** 2023. International Plant Names Index. Published on the Internet. The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Botanic Gardens. <http://www.ipni.org/> (accessed 20 Jan 2023).
- Lamarck, J.B.P.A.M.** 1791. *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature. Botanique.* 1: 155. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.218>
- Lucas, Z.** 1942. Géneros de las gramíneas venezolanas. Ministerio de Agricultura y Cria, *Bol. Téc.* 4: 152.
- Maciel, J.R. & Alves, M.** 2014. Flora da Usina São José, Igarassu, Pernambuco: Poaceae. *Rodriguésia*, 65, 355-367. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602014000200005>
- Nees von, E.C.G.D.** 1829. *Pappophorum* in: Martius., *Flora Brasiliensis Enumeratio Plantarum* 2(1): 412.
- Nicora, E.G.** 1978. Gramineae In: Correa, M. N. Flora patagónica: Parte III: Gramineae 563 pp.
- Kuntze, O.** 1891. Revisio generum plantarum. Pars I & II. Arthur Felix, Leipzig.
- Kuntze, O.** 1893a. Die Bewegung in der Botanischen Nomenclatur von Ende 1891 bis Mai 1893. *Bot. Centralbl.* 54: 353-361, 385-408.
- Kuntze, O.** 1893b. Revisio generum plantarum. Pars III (I). Arthur Felix, Leipzig.
- Kuntze, O.** 1898. Revisio generum plantarum. Pars III (II) & III (III). Arthur Felix, Leipzig.
- Parodi, L.R.** 1943. *Pappophorum philippianum* in: *Notas del Museo de La Plata. Botanica.* Instituto del Museo de la Universidad Nacional de La Plata. 40: 79.
- Pensiero, J.F.** 1986. Revisión de las especies argentinas del género *Pappophorum* (Gramineae-Eragrostoideae-Pappophoreae). *Darwiniana* 65-87.
- Peterson, P.M., Columbus, J.T., & Pennington, S.J.** 2007. Classification and biogeography of New World grasses: Chloridoideae. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*, 23(1), 580-594. <https://doi.org/10.5642/aliso.20072301.43>

- Peterson, P.M., Romaschenko, K. & Johnson, G.** 2010. A classification of the Chloridoideae (Poaceae) based on multi-gene phylogenetic trees. *Molecular phylogenetics and evolution*, 55(2), 580-598. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.01.018>
- Peterson, P.M., Romaschenko, K., & Arrieta, Y.H.** 2014. A molecular phylogeny and classification of the Cteniinae, Farragininae, Gouiniinae, Gymnopogoninae, Perotidinae, and Trichoneurinae (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae). *Taxon*, 63(2), 275–286. doi:10.12705/632.35
- Peterson, P.M., Romaschenko, K., & Herrera, A.Y.** 2016. A molecular phylogeny and classification of the Cynodonteae (Poaceae: Chloridoideae) with four new genera: *Orthacanthus*, *Triplasiella*, *Tripogonella*, and *Zaqiqah*; three new subtribes: Dactylocteniinae, Orininae, and Zaqiqahinae; and a subgeneric classification of *Distichlis*. *Taxon*, 65: 1263-1287. <https://doi.org/10.12705/656.4>
- Peterson, P.M., Soreng, R.J., Davidse, G., Filgueiras, T.S., Zuloaga, F.O. & Judziewicz, E.J.** 2001. Catalogue of new world grasses (Poaceae): II. Subfamily Chloridoideae. *Contributions from the United States National Herbarium*, 1-255.
- Philippi, R.A.** 1870. *Pappophorum philippianum* in: *Anales de la Universidad de Chile*. Santiago. 36: 206.
- POWO [Plants of the World Online]** 2023. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. [http:// www.plantsoftheworldonline.org/](http://www.plantsoftheworldonline.org/) (accessed 20 Jan 2023).
- Prado, J. & Moran, R.C.** 2022. (162) Proposal to add “first-step typification” and “second-step typification” to the Glossary. *Taxon*, 71: 713. <https://doi.org/10.1002/tax.12739>
- Prado, J., Hirai, R.Y. & Moran, R.C.** 2015. Proposals concerning inadvertent lectotypifications (and neotypifications). *Taxon* 64: 651. <https://doi.org/10.12705/643.29>
- Reeder, J.R.** 1965. The tribe Orcuttieae and the subtribes of the Pappophoreae (Gramineae). *Madroño*, 18(1), 18-28.
- Reeder, J.R., & Singh, D.N.** 1968. Chromosome numbers in the tribe Pappophoreae (Gramineae). *Madroño*, 19(5), 183-187.
- Reeder, J.R. & Toolin, L.J.** 1989. Notes on *Pappophorum* (Gramineae: Pappophoreae). *Systematic Botany* 14: 349-358. <https://doi.org/10.2307/2418925>
- Rosengurtt, B.** 1975. *Pappophorum krapovickasii* in: *Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 58: 1.
- Rosengurtt, B., Arrillaga, B.R. & Izaguirre, P.** 1970. *Pappophorum* in: *Gramineas Uruguayas* 397.
- Schrader, H.A.** *Pappophorum macrostachyum* in Schult., *Mantissa* 2:342. 1824.

- Schreber, J.C.D.** 1791. *Pappophorum* in: *Linnaeus, C. Genera plantarum* ed. 8[a]. 2: 787.
- Shreve, F. & Wiggins, I.L.** 1964. *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*. 591: 250. Stanford: University Press, Stanford.
- Soreng, R.J., Peterson, P.M., Romaschenko, K., Davidse, G., Zuloaga, F.O., Judziewicz, E.J., Filgueiras, T.S., Davis, J.I. & Morrone, O.** 2015. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *Journal of Systematics and Evolution*, 53(2), 117-137. <https://doi.org/10.1111/jse.12150>
- Soreng, R.J., Peterson, P.M., Romaschenko, K., Davidse, G., Teisher, J.K., Clark, L.G., Barberá, P., Gillespie, L.J. & Zuloaga, F.O.** 2017. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. *Journal of Systematics and Evolution*, 55(4), 259-290. <https://doi.org/10.1111/jse.12262>
- Stafleu, F.A. & Cowan, R.S.** 1976. *Taxonomic Literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*, 2nd ed., vol. 1, A–G. Utrecht: Bohn, Scheltema & Holkema. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.48631>.
- Stafleu, F.A. & Cowan, R.S.** 1979. *Taxonomic Literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*, 2nd ed., vol. 2, H–Le. Utrecht: Bohn, Scheltema & Holkema. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/103253>
- Stafleu, F.A. & Cowan, R.S.** 1981. *Taxonomic Literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*, 2nd ed., vol. 3, Lh–O. Utrecht: Bohn, Scheltema & Holkema. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.48631>
- Stafleu, F.A. & Cowan, R.S.** 1988. *Taxonomic Literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*, 2nd ed., vol. 7, W–Z. Utrecht: Bohn, Scheltema & Holkema. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.48631>
- Stafleu, F.A. & Cowan, R.S.** 1995. *Taxonomic Literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*, 2nd ed., Suppl. III, p. 202-203, Br–Ca. Utrecht: Bohn, Scheltema & Holkema. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.48631>.
- Thiers, B.M.** (updated continuously). *Index Herbariorum*. <https://sweetgum.nybg.org/science/ih/>
- TROPICOS** 2022. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. [http:// www.tropicos.org](http://www.tropicos.org) (accessed 20 Jan 2023).
- Turland, N.J., Wiersema, J.H., Barrie, F.R., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z., Marhold, K., May, T.W., McNeill, J., Monro, A.M., Prado, J., Price, M.J. & Smith, G.F.** (eds.) 2018. *International Code of*

Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>

Urban, I. 1906. Vitae itineraque collectorum botanicorum, Notae collaboratorum biographicae, Florae Brasiliensis ratio edendi chronologica, Systema, Index Familiarum. Pp. 1–268 in: Martius, C.F.P. von, Eichler, A.W. & Urban, I. (eds.), *Flora Brasiliensis*, vol. 1(1). Monachii [Munich]: apud R. Oldenbourg. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.454>

Vahl, M. 1794. *Symbolae botanicae, sive plantarum, tam earum, quas in itinere, imprimis orientali*. 3: 10, t. 51. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.57641>

Zanoni, T.A. 1980. Otto Kuntze, botanist. I. Biography, bibliography and travels. *Brittonia*, 551-571. <https://doi.org/10.2307/28061>



CONSIDERAÇÕES FINAIS

CONSIDERAÇÕES FINAIS

- O uso de técnicas em modelagem para testar múltiplas propostas taxonômicas foi suficiente para responder e esclarecer problemas históricos em *Pappophorum*.
- Nossos resultados confirmaram que a melhor proposta taxonômica para a delimitação morfológica no complexo *P. vaginatum* é a de três espécies, onde *P. subbulbosum* é reconhecido como um táxon aceito e bem estabelecido morfológicamente.
- Foi possível detectar o potencial diagnóstico de novos caracteres para delimitar as espécies do gênero.
- Os caracteres com valor significativos detectados foram: comprimento das aristas, da gluma inferior e do corpo do lemma, ápice da gluma, forma da panícula, presença de glândulas crateriformes e o comprimento da gluma em relação ao corpo do lema.
- As inconsistências tipológicas foram detectadas e discutidas originando seis lectotipificações e novos sinônimos.
- Novos avanços foram feitos na monografia de *Pappophorum* e atualizados no sistema da Flora e Funga do Brasil.

REFERÊNCIAS

- ANTON, A. M. & ZULOAGA, F. O. *Pappophorum* in: Flora Argentina. <<http://www.floraargentina.edu.ar>>. (Acesso em: 29 out. 2022).
- ARECHAVALETA, J. (1896) *Pappophorum subbulbosum* Arch. In: Anales del Museo Nacional de Montevideo 1: 405.
- BENTHAM, G. & J. D. HOOKER (1883). Genera Plantarum, vol. 3: 1.258 p. London.
- BFG (2015). Lista de espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> (Acesso em 01 Jul 2015).
- BOLDRINI, I. L. B. (2010). Bioma Pampa: diversidade florística e fisionômica. Editora Pallotti.
- BROWN, W. V. (1950). A cytological study of some Texas Gramineae. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 63-76.
- BROWN, W. V. (1958). Leaf anatomy in grass systematics. Botanical Gazette, 119(3), 170-178.
- BUCKLEY, S. B. *Pappophorum vaginatum* Buckley (1866) In: Preliminary Report on the Geological and Agricultural Survey of Texas App.1:35.
- BURKART, A. (1969). Flora Illustrada de Entre Rios Argentina: Gramineas (Vol. 2, pp. 226-230). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuária.
- BUSSO, C. A., GIORGETTI, H. D., MONTENEGRO, O. A., & RODRÍGUEZ, G. D. (2004). Perennial grass species richness and diversity on Argentine rangelands recovering from disturbance:(with 3 figures & 5 tables). Phytón (Buenos Aires), 73, 9-27.
- CABRERA, A. L. (1970). Flora de la provincia de Buenos Aires. Parte II: Gramíneas. Flora de la provincia de Buenos Aires. Colección científica del INTA, 4.
- CÁCERES, M. R. (1958). La anatomía foliar de las Pappophoreae de Mendoza y su valor taxonomico. Revista Argentina de Agronomía, 25, 1-11.
- CAMPBELL, C. S. (1985). The subfamilies and tribes of grasses in the southeastern United States. Journal of the Arnold Arboretum Harvard University 66, 123–199.
- CHICO SCIENCE. Computadores fazem arte, artistas fazem dinheiro. In: Da lama ao Caos. [CD]. Gravadora: Sony Music, 1994.
- CLARK, L. C. G. (1997). Floristic and biosystematic investigations in plant taxonomy. Oklahoma State University.
- CLAYTON, W. D. AND S. A. RENVOIZE. (1986). Genera Graminum. Grasses of the world. Kew Bull. 13.

- CLAYTON, W. D., VORONTSOVA, M. S., HARMAN, K. T. & WILLIAMSON, H. (2006 onwards). GrassBase - The Online World Grass Flora. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>. (Acesso em 01 Nov 2022).
- COLUMBUS, J. T., CERROS-TLATILPA, R., KINNEY, M. S., SIQUEIROS-DELGADO, M. E., BELL, H. L., GRIFFITH, M. P., & REFULIO-RODRIGUEZ, N. F. (2007). Phylogenetics of Chloridoideae (Gramineae): a preliminary study based on nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast trnL–F sequences. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*, 23(1), 565-579.
- COUCEIRO, Y. S. V. & MACIEL, J. R. (2020) *Pappophorum* In: Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB13413>>. Acesso em: 29 out. 2022.
- DAHLGREN, R., CLIFFORD, H. T., & YEO, R. F. (1985). 'The Families of Monocotyledons. Structure, Evolution, Taxonomy.' (Springer-Verlag: Heidelberg.)
- DAVIDSE, G., & POHL, R. W. (1978). Chromosome numbers of tropical American grasses (Gramineae): 5. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 637-649.
- DE QUEIROZ, K. (1998). The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. In: Howard, D. J., and S. H. Berlocher, Eds., *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press, New York: pp. 57–75.
- DE QUEIROZ, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Syst. Biol.* 56: 879–886. doi:10.1080/10635150701701083.
- ELLIS, R.P., VOGEL, J.C. & FULS, A. (1980). Photosynthetic pathways and the geographical distribution of grasses in South West Africa/Namibia. *South African Journal of Science*, 76(7), 307-314.
- ENTIO, L. J., MUJICA, M. D. L. M., BUSSO, C. A., & TORRES, Y. A. (2021). Reproductive traits in four spontaneous *Pappophorum vaginatum* populations in arid Argentina. *Acta Oecologica*, 110, 103675.
- FILGUEIRAS, T. S. (2021) *Pappophorum* in: Gramíneas do Cerrado. INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE p. 619.
- FILGUEIRAS, T. S. (2021). Gramíneas do Cerrado/Tarciso S. Filgueiras. - Ed. póstuma. - Rio de Janeiro: IBGE, 630 p.
- FOURNIER, E. P. N. (1886) *Mexicanas Plantas: pars secunda Graminae* p. 133.
- FREUDENSTEIN, J. V., BROE, M. B., FOLK, R. A., & SINN, B. T. (2017). Biodiversity and the species concept – lineages are not enough. *Systematic Biology*. 66: 644–656.

- FRIES, R. E. (1905) *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* 1: 177.
- GIORGETTI, H. D., MONTENEGRO, O. A., RODRÍGUEZ, G. D., BUSSO, C. A., MONTANI, T., BURGOS, M. A., FLEMMER, A.C., TORIBIO, M.B. & HORVITZ, S. S. (1997). The comparative influence of past management and rainfall on range herbaceous standing crop in east-central Argentina: 14 years of observations. *Journal of Arid Environments*, 36(4), 623-637."
- GOULD, F. W. (1958). Chromosome numbers in southwestern grasses. *American Journal of Botany*, 757-767.
- GOULD, F. W. (1966). Chromosome numbers of some Mexican grasses. *Canadian Journal of Botany*, 44(12), 1683-1696.
- GOULD, F. W. (1975). *The grasses of Texas*. College Station: Texas A&M Univ. Press.
- GOVAERTS, R., NIC LUGHADHA, E., BLACK, N., TURNER, R. & PATON, A. (2021). The World Checklist of Vascular Plants, a continuously updated resource for exploring global plant diversity. <https://doi.org/10.1038/s41597-021-00997-6>. *Scientific Data* 8: 215.
- GPWG, GRASS PHYLOGENY WORKING GROUP (2001). Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 373-457.
- GRECO, S.A., C.E. SARTOR & P.E. VILLAGRA. (2013). Minimum water input event for seedling emergence of three native perennial grasses of the Central Monte desert (Argentina) influenced by the effect of shade and the season of the year. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias (UNCuyo)* 45 (2): 197-209.
- GUTIÉRREZ-GUTIERREZ, O. G., RIVERO-HERNÁNDEZ, O., VEGA-MARES, J. H., & MELGOZA-CASTILLO, A. (2022). Germination patterns on grasses present at the Chihuahuan Desert. *Botanical Sciences*, 100(4), 989-999.
- HACKEL, E. (1887). Gramineae In: A. Engler and K. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. II:1-97. W. Englemann, Leipzig.
- HACKEL, E. (1904) *Bulletin de l'Herbier Boissier* 4: 280.
- HATTERSLEY, P. W. (1992). C4 photosynthetic pathway variation in grasses (Poaceae): its significance for arid and semi-arid lands.
- HILU, K. W., & ALICE, L. A. (2001). A phylogeny of Chloridoideae (Poaceae) based on matK sequences. *Systematic Botany*, 26(2), 386-405.
- INGRAM, A. L., & DOYLE, J. J. (2007). *Eragrostis* (Poaceae): Monophyly and infrageneric classification. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*, 23(1), 595-604.

- IPNI (2022). International Plant Names Index. Published on the Internet <http://www.ipni.org>, The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Botanic Gardens. [Acesso em 01 Nov. 2022].
- LLOYD-REILLEY, J. (2010). Plant Guide for Pink Pappusgrass (*Pappophorum bicolor*). USDA-NRCS, E.“Kika” de la Garza Plant Material Center: Kingsville, TX, USA.
- LUCKOW, M., & HORTORIUM, L. H. B. (1995). Species concepts: assumptions, methods, and applications. *Systematic Botany* 20: 589– 605. doi:10.2307/2419812.
- MACIEL, J. R., & ALVES, M. (2014). Flora da Usina São José, Igarassu, Pernambuco: Poaceae. *Rodriguésia*, 65, 355-367.
- MARONE, L., CUETO, V. R., LOPEZ DE CASENAVE, J., ZARCO, A., & CAMÍN, S. R. (2022). Plausible causes of seed preferences and diet composition in seed-eating passerines. *Journal of Avian Biology* 2.
- NEES VON, E.C.G.D. (1829). *Pappophorum mucronulatum* In: Martius Flora Brasiliensis Enumeratio Plantarum 2(1): 412.
- NICORA, E. G., & CORREA, M. N. (1978). Flora patagónica: Parte III: Gramineae.
- NICORA, E. G., & DE AGRASAR, Z. E. R. (1987). Los géneros de gramíneas de América Austral: Argentina, Chile, Uruguay y áreas limítrofes de Bolivia, Paraguay y Brasil (p. 611). Buenos Aires: Hemisferio Sur.
- PARODI, L. R. (1961). La taxonomía de las gramíneas Argentinas a la luz de las investigaciones más recientes. *Recent Advances in Botany* 1, 125–130.
- PENSIERO, J. F. (1986). Revisión de las especies argentinas del género *Pappophorum* (Gramineae-Eragrostoideae-Pappophoreae). *Darwiniana*, 65-87.
- PESSOA, E. M., CORDEIRO, J. M., FELIX, L. P., ALMEIDA, E. M., COSTA, L., NEPOMUCENO, Á., SOUZA, G., CHASE, M. W., ALVES, M. & VAN DEN BERG, C. (2021). Too many species: morphometrics, molecular phylogenetics and genome structure of a Brazilian species complex in *Epidendrum* (Laeliinae; Orchidaceae) reveal fewer species than previously thought. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 195(2), 161-188.
- PESSOA, E., SADER, M., PEDROSA-HARAND, A., & ALVES, M. (2020). A natural hybrid, an autopolyploid, or a new species? An integrative case study of a distinctive *Costus* species (Costaceae) from the Atlantic Forest of Brazil. *Systematics and biodiversity*, 18(1), 42-56.

- PETERSON, P. M. (2000). Systematics of the Muhlenbergiinae (Chloridoideae: Eragrostideae), pp. 195–212. In S. W. L. Jacobs and J. Everett [eds.], *Grasses: systematics and evolution*. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, Australia.
- PETERSON, P. M., COLUMBUS, J. T., & PENNINGTON, S. J. (2007). Classification and biogeography of New World grasses: Chloridoideae. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*, 23(1), 580-594.
- PETERSON, P. M., ROMASCHENKO, K., & HERRERA ARRIETA, Y. (2016). A molecular phylogeny and classification of the Cynodonteae (Poaceae: Chloridoideae) with four new genera: *Orthacanthus*, *Triplasiella*, *Tripogonella* and *Zaqiqah*; three new subtribes: Dactylocteniinae, Orininae, and Zaqiqahinae; and a subgeneric classification of *Distichlis*. *Taxon*, 65(6), 1263-1287.
- PETERSON, P. M., ROMASCHENKO, K., & JOHNSON, G. (2010). A classification of the Chloridoideae (Poaceae) based on multi-gene phylogenetic trees. *Molecular phylogenetics and evolution*, 55(2), 580-598.
- PETERSON, P. M.; ROMASCHENKO, K., & ARRIETA, Y. H. (2014). A molecular phylogeny and classification of the Cteniinae, Farragininae, Gouiniinae, Gymnopogoninae, Perotidinae, and Trichoneurinae (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae). *Taxon*, 63(2), 275–286. doi:10.12705/632.35
- PILGER, R. (1954). Das system der Gramineae. *Bot. Jahrb. Syst.*, 76, 281-384.
- PINHEIRO, F., DANTAS-QUEIROZ, M. V., & PALMA-SILVA, C. (2018). Plant species complexes as models to understand speciation and evolution: a review of South American studies. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 37(1), 54-80.
- POWO (2022) The Plants of the World Online database. Available from: <https://powo.science.kew.org/> (Accesso em 27 Jul 2022).
- PRAT, H. (1935). Contribution a l'étude systématique et histologique des Festucées. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 82(4), 498-506.
- PRAT, H. (1960). Vers une classification naturelle des Graminées. *Bulletin de la Société Botanique de France* 107, 32–79
- REEDER, J. R. (1965). The tribe Orcuttieae and the subtribes of the Pappophoreae (Gramineae). *Madroño*, 18(1), 18-28.
- REEDER, J. R., & SINGH, D. N. (1968). Chromosome numbers in the tribe Pappophoreae (Gramineae). *Madroño*, 19(5), 183-187.
- REEDER, J. R., & TOOLIN, L. J. (1989). Notes on *Pappophorum* (Gramineae: Pappophoreae). *Systematic Botany*, 349-358.

- RENVOIZE, S. A. (1985). A survey of leaf-blade anatomy in grasses. VII Pommereulleae, Orcuttieae & Pappophoreae. *Kew Bulletin*, 737-744.
- REUTEMANN, A. G., TIVANO, J. C., LUCERO, L. E., VEGETTI, A. C., & GIUSSANI, L. M. (2011). Phylogenetic relationships within Pappophoreae s.l. (Poaceae: Chloridoideae): Additional evidence based on ITS and trnL-F sequence data. *South African Journal of Botany*, 77(3), 693-702.
- ROODT-WILDING, R., & SPIES, J. J. (2006). Phylogenetic relationships in southern African chloridoid grasses (Poaceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Systematics and Biodiversity*, 4(4), 401-415.
- ROSENGURTT, B. (1975) *Pappophorum* Schreb. In: *Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 58: 1.
- ROSENGURTT, B., ARRILLAGA, B. R., & IZAGUIRRE, P. (1970) *Gramineas Uruguayas* 397.
- SCHREBER, J. C. D. (1791) *Pappophorum* In: Linnaeus, C. *Genera plantarum* ed. 8[a]. 2: 787.
- SCRIVANTI, L. R., CAPONIO, I., ANTON, A. M., & NORRMANN, G. A. (2010). Chromosome number in South American species of *Bothriochloa* (Poaceae: Andropogoneae) and evolutionary history of the genus. *Plant Biology* 12: 910–916. doi:10.1111/j.1438-8677.2009.00314.x.
- SORENG, R. J., PETERSON, P. M., ROMASCHENKO, K., DAVIDSE, G., ZULOAGA, F. O., JUDZIEWICZ, E. J., FILGUEIRAS, T. S., DAVIS, J. I. & MORRONE, O. (2015). A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *Journal of Systematics and Evolution*, 53(2), 117-137.
- SORENG, R. J., PETERSON, P. M., ROMASCHENKO, K., DAVIDSE, G., TEISHER, J. K., CLARK, L. G., BARBERÁ, P., GILLESPIE, L. J. & ZULOAGA, F. O. (2017). A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. *Journal of Systematics and Evolution*, 55(4), 259-290.
- STEBBINS, G. L., & CRAMPTON, B. (1961). A suggested revision of the grass genera of temperate North America. *Recent Advances in Botany* 1, 133–145.
- TATEOKA, T. (1957). Miscellaneous papers on the phylogeny of Poaceae (10). Proposition of a new phylogenetic system of Poaceae. *Journal of Japanese Botany* 32, 275–287
- TIVANO, J. C. & VEGETTI, A. C. (2004). Synflorescence typology in Pappophoreae (Eragrostoideae-Poaceae). *Beitrage zur Biologie der Pflanzen*, 157-174.

- USDA, NRCS. (2022). The PLANTS Database (<http://plants.usda.gov>, 10/29/2022). National Plant Data Team, Greensboro, NC USA.
- VAN DEN BORRE, A., & WATSON, L. (1997). On the classification of the Chloridoideae (Poaceae). *Australian Systematic Botany*, 10(4), 491-531.
- VIANA, A. (2018). Morfologia e anatomia foliar de espécies de angiospermas com ocorrência nos campos de areais do bioma pampa. Dissertação - Universidade Estadual do Oeste do Paraná, p. 46.
- WAINSTEIN, P. & S. GONZALES (1969). Valor nutritivo de plantas forrajeras del este de la Provincia de Mendoza, Reserva forestal de Ñacuñán. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias*. 15 (1): 133-142.
- WATSON, L., & DALLWITZ, M. J. (1994). *The grass genera of the world*. Rev. ed. CAB International, Wallingford, Oxfordshire, UK.
- WELKER, C. A. D., SOUZA-CHIES, T. T., LONGHI-WAGNER, H. M., PEICHOTO, M. C., MCKAIN, M. R., & KELLOGG, E. A. (2015). Phylogenetic analysis of *Saccharum* s.l. (Poaceae; Andropogoneae), with emphasis on the circumscription of the South American species. *American Journal of Botany*. 102: 248–263. doi:10.3732/ajb.1400397.
- WET, J. M. J. (1968). Biosystematics of the *Bothriochloa barbinodis* complex (Gramineae). *American Journal of Botany*. 55: 1246–1250. doi:10.1002/j.1537-2197.1968.tb07492.x