



EDUARDO PEREIRA COSTA

**ANATOMIA FOLIAR DAS GRAMÍNEAS *Axonopus siccus*
(Nees) Kuhl. E *Eragrostis polytricha* Nees SOB DUAS
CONDIÇÕES DE RADIAÇÃO**

**LAVRAS – MG
2023**

EDUARDO PEREIRA COSTA

**ANATOMIA FOLIAR DAS GRAMÍNEAS *Axonopus siccus*
(Nees) Kuhl. E *Eragrostis polytricha* Nees SOB DUAS
CONDIÇÕES DE RADIAÇÃO**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à
Universidade Federal de Lavras, como parte
das exigências do Curso de Ciências
Biológicas, para a obtenção do Título de
Bacharel.

Profa. Dra. Marinês Ferreira Pires Lira
Orientadora

Prof. Dr. Vitor de Laia Nascimento
Coorientador

**LAVRAS – MG
2023**

EDUARDO PEREIRA COSTA

ANATOMIA FOLIAR DAS GRAMÍNEAS *Axonopus siccus* (Nees) Kuhl. E *Eragrostis polytricha* Nees SOB DUAS CONDIÇÕES DE RADIAÇÃO

LEAF ANATOMY OF THE GRASS *Axonopus siccus* (Nees) Kuhl. E *Eragrostis polytricha* Nees UNDER TWO RADIATION CONDITIONS

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Curso de Ciências Biológicas, para a obtenção do Título de Bacharel.

APROVADA em 07 de Julho de 2023.

Me. Joabe Meira Porto – Universidade Federal de Lavras (UFLA)

Ma. Eduarda Santos de Andrade – Universidade Federal de Lavras (UFLA)

Profa. Dra. Marinês Ferreira Pires Lira – Universidade Federal de Lavras (ULFA)

Profa. Dra. Marinês Ferreira Pires Lira
Orientadora

Prof. Dr. Vitor de Laia Nascimento
Coorientador

**LAVRAS – MG
2023**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Costa, Eduardo Pereira.

Anatomia foliar das gramíneas *Axonopus siccus* (Nees) Kuhl. e *Eragrostis polytricha* Nees sob duas condições de radiação / Eduardo Pereira Costa. - 2023.

36 p. : il.

Orientador(a): Marinês Ferreira Pires Lira.

Coorientador(a): Vitor De Laia Nascimento.

TCC (graduação) - Universidade Federal de Lavras, 2023.

Bibliografia.

1. Campos Rupestres. 2. Poaceae. 3. Respostas anatômicas. I. Lira, Marinês Ferreira Pires. II. Nascimento, Vitor De Laia. III. Título.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por me dar força, saúde e coragem para superar os desafios encontrados ao longo dessa caminhada.

A Universidade Federal de Lavras, ao departamento de Biologia, especialmente ao setor de Botânica e aos professores que auxiliaram para minha formação profissional.

Aos meus pais Vicente e Maria por terem me ensinado valores preciosos, aos incentivos e apoios para que esse momento acontecesse. As minhas irmãs Vanessa e Fernanda por me encorajar e apoiar ao longo desse trajeto. Aos meus cunhados Thiago e Fernando pelos conselhos e incentivos. E toda a minha família que fizeram parte desse momento.

Aos meus amigos por todos os momentos descontraídos, pelas risadas e ajuda nos momentos difíceis.

A minha orientadora Marinês, por ter me incentivado, apoiado e depositado toda a confiança ao longo desses anos de convívio.

Ao meu coorientador Vitor Nascimento e a aluna de pós-graduação Eduarda, por ter me repassado as plantas para que eu pudesse trabalhar.

Aos alunos de pós-graduação do setor de botânica, especialmente ao Joabe e Mariana por toda ajuda e incentivo.

E um agradecimento a todos que não cabem nessa página.

MUITO OBRIGADO!

RESUMO

Campo Rupestre possui uma forma única de vegetação, tanto na diversidade das espécies como na maneira que estas se distribuem ao longo de sua extensão. Devido às características dos campos rupestres e sua vulnerabilidade, as diversas famílias de plantas foram se adaptando as condições, encontrando uma ou várias formas de sobrevivência. Sabe-se que esta vegetação necessita de atenção, uma vez que está ameaçada pela mineração a céu aberto, queimadas antrópicas anuais, espécies invasoras, extração excessiva de plantas ornamentais e urbanização descontrolada. Em decorrência disso, esse estudo teve por objetivo caracterizar a anatomia foliar e avaliar as respostas anatômicas das folhas das gramíneas nativas de campo rupestre *Axonopus siccus* (Nees) Kuhl. e *Eragrostis polytricha* Nees, cultivadas em duas condições de radiação solar, visando entender melhor as características destas espécies. Esse estudo foi conduzido na área experimental do no Setor Fisiologia Vegetal, Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA). As plantas foram cultivadas e distribuídas em dois tratamentos com variações de radiação (i) sombra e (ii) pleno sol. As folhas foram fixadas em etanol 70%, sendo realizada posteriormente secções transversais e paradérmicas, que foram utilizadas para as análises quantitativas e qualitativas. Na análise qualitativa de *Axonopus siccus* notou-se epiderme unisseriada com cutícula espessa, presença de tricomas tectores na face adaxial, estômatos em ambas as faces na forma de halteres, células buliformes e presença da estrutura Kranz. Na análise qualitativa de *Eragrostis polytricha* observou-se epiderme unisseriada com cutícula espessa, presença de tricomas tectores e estômatos na forma de halteres em ambas as faces, células buliformes evidentes e a presença da estrutura Kranz. Na análise quantitativa pode-se notar uma diferença entre os tratamentos na espessura da epiderme e cutícula adaxial, espessura total da folha, no índice estomático e densidade estomática em ambas as espécies. Esse estudo contribui para uma melhor compreensão das adaptações anatômicas dessas espécies em meio às condições ambientais do Campo Rupestre.

Palavras-chave: Campos Rupestres. Poaceae. Gramíneas nativas. Estômatos. Respostas anatômicas.

ABSTRACT

Campo Rupestre has a unique form of vegetation both in the diversity of species and in the way they are distributed along its length. Due to the characteristics of the rupestrian fields and their vulnerability, the different families of plants adapted to the conditions, finding one or more forms of survival. It is known that this vegetation needs attention, since it is threatened by open-air mining, emerging anthropic fires, invasive species, excessive extraction of ornamental plants and uncontrolled urbanization. As a result, this study aimed to characterize the leaf anatomy and evaluate the anatomical responses of the leaves of grasses native to Campo Rupestre *Axonopus siccus* (Nees) Kuhl. and *Eragrostis polytricha* Nees, grown under two conditions of solar radiation, aiming to better understand the characteristics of these species. This study was conducted in the experimental area of the Plant Physiology Sector, Department of Biology at the Federal University of Lavras (UFLA). The plants were cultivated and distributed in two treatments with variations of radiation (i) shade and (ii) full sun. The leaves were fixed in 70% ethanol, and cross-sectional and paradermal sections were subsequently performed, which were used for quantitative and qualitative analyses. In the qualitative analysis of *Axonopus siccus*, uniseriate epidermis with thick cuticle, presence of tector trichomes on the adaxial surface, stomata on both sides in the shape of dumbbells, bulliform cells and the presence of the Kranz structure. In the qualitative analysis of *Eragrostis polytricha*, uniseriate epidermis with thick cuticle, presence of tector trichomes and dumbbell-shaped stomata on both sides, evident bulliform cells and the presence of the Kranz structure were observed. In the quantitative analysis it can be noticed a difference between the treatments in the thickness of the epidermis and adaxial cuticle, total leaf thickness, in the stomatal index and stomatal density in both species. This study contributes to a better understanding of the anatomical adaptations of these species in the midst of the environmental conditions of Campo Rupestre.

Keywords: Campos Rupestres. Poaceae. Native grasses. Stomata. Anatomical responses.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Secções transversais das espécies <i>Axonopus siccus</i> e <i>Eragrostis polytricha</i>	22
Figura 2. Secção paradérmica da espécie <i>Axonopus siccus</i>	23
Figura 3. Secção paradérmica da espécie <i>Eragrostis polytricha</i>	23
Figura 4. Secções transversais das espécies <i>Axonopus siccus</i> e <i>Eragrostis polytricha</i> em condições de sol e sombra.	25
Tabela 1. Características anatômicas das folhas de <i>Axonopus siccus</i> e <i>Eragrostis polytricha</i> em secção transversal sob duas condições de radiação solar.....	26
Tabela 2. Características anatômicas das folhas de <i>Axonopus siccus</i> e <i>Eragrostis polytricha</i> em secção paradérmica sob duas condições de radiação solar.	27

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	REFERENCIAL TEÓRICO	11
2.1	Campos Rupestres	11
2.2	Família Poaceae	12
2.2.1	Gênero <i>Eragrostis</i> Wolf.....	13
2.2.2	Gênero <i>Axonopus</i> P. Beauv.....	14
2.3	Plasticidade fenotípica.....	16
3	OBJETIVOS	17
4	MATERIAS E METÓDOS	17
4.1	Obtenção das plantas e condução do experimento	17
4.2	Análise anatômica das folhas.....	18
4.3	Fotomicrografias e análise das imagens	19
4.4	Análise estatística.....	19
5	RESULTADOS E DISCUSSÃO	19
5.1	Caracterização anatômica da lâmina foliar <i>Axonopus siccus</i>	19
5.2	Caracterização anatômica da lâmina foliar <i>Eragrostis polytricha</i>	21
5.3	Respostas anatômicas das folhas às diferentes condições de radiação	23
6	CONCLUSÃO.....	28
7	REFERÊNCIAS	28

1. INTRODUÇÃO

De acordo com Silveira et al. (2016), Campo Rupestre *sensu lato* (ou campos rupestres) pode ser definido como um mosaico de vegetação montanhosa, gramínea-arbustiva, propensa ao fogo, com afloramentos rochosos de quartzito, arenito ou ferro-ferro), juntamente com arenito, pastagens pedregosas e alagadas. Além disso, segundo estes autores, manchas de vegetação de transição, como cerrado, matas de galeria e florestas de topo de morro, também ocorrem na paisagem dos campos rupestres. Enquanto o Campo Rupestre *strictu senso* pode ser definido como um mosaico campestre e com vegetação associada sobre os afloramentos rochosos (Silveira et al., 2016).

Devido a ocorrência de maiores áreas de campo rupestre dentro do Cerrado e de semelhanças fisionômicas entre o componente herbáceo de ambos os ecossistemas, tradicionalmente, Campo Rupestre tem sido considerado como uma fisionomia do Cerrado brasileiro (Ribeiro & Walter, 1998, 2008; Oliveira-Filho & Ratter, 2002, IBGE 2012). Entretanto, essa classificação é contestada por alguns autores que se referem ao campo rupestre como parte da Mata Atlântica (Leão et al., 2014; Neves et al., 2017) ou como um bioma (Alves et al., 2008; Ribeiro et al., 2017; Mucina, 2019; Miola et al., 2020). Apesar destas discordâncias, sabe-se que esta vegetação carece de atenção, uma vez que está ameaçada pela mineração a céu aberto, queimadas antrópicas anuais para sustentar a pecuária, espécies invasoras, extração excessiva de plantas ornamentais e urbanização descontrolada (Silveira et al., 2016).

A alta riqueza de espécies e a pequena área ocupada pelo campo rupestre refletem um alto nível de endemismo (cerca de 40%, BFG 2015) e muitas espécies ameaçadas de extinção (Martinelli e Moraes 2013). Apesar de sua pequena área, esse ambiente abriga uma alta heterogeneidade de habitats, com diferenças significativas na composição e na estrutura das comunidades vegetais (Messias et al. 2012, Neves et al. 2017). Mais de 5.000 espécies de plantas, cerca de 15% da diversidade vegetal do Brasil, ocorrem nessa formação, em uma área correspondente a 0,78% de sua superfície (Silveira et al. 2016), que são adaptadas a longos períodos de déficit hídrico, baixa capacidade de armazenamento de água devido aos solos rasos, elevado acúmulo de matéria orgânica pontual, grande amplitude térmica diária e elevada insolação (Conceição 2006).

Atributos morfológicos e anatômicos foliares favorecem a tolerância e resistência das plantas em ambientes com déficit hídrico e elevada radiação, tais como: paredes celulares

reforçadas, redução dos espaços intercelulares (De Micco e Aronne 2012, Ackerly e Cornwell 2007), epiderme mais espessa na face adaxial (uni ou pluri-estratificada) (Turner 1994, Fahn e Cutler 1992), maior espessura do mesofilo (Rossato e Kolb 2013), folhas anfiestomáticas (Fahn e Cutler 1992, Parkhurst 1978, Moot 1982) estômatos protegidos por tricomas (Morretes 1969), maior densidade dos estômatos e menor tamanho das células-guarda (Beaulieu 2008, Franks et al. 2009, Drake 2013), folhas com tamanho reduzido (Gratani 2014) e camada de cutícula espessa (Larcher 2004).

As gramíneas (Poaceae) apresentam ampla distribuição em biomas como o Cerrado e em ecossistemas de transição como os Campos Rupestres, sendo umas das principais famílias responsáveis pela diversidade vegetal nesses ambientes (Overbeck et al. 2022). E entre a diversidade de espécies de Poaceae nativas de Campos Rupestres incluem-se *Axonopus siccus* (Nees) Kuhl. e *Eragrostis polytricha* Nees. Estas espécies nativas apresentam alta importância ecológica nesse ecossistema, apresentando o mesmo hábito de crescimento (cespitoso) e órgão de armazenamento subterrâneo (rizoma).

Nesse contexto, conhecer as características anatômicas destas espécies pode favorecer o entendimento sobre a sobrevivência e distribuição das espécies em cenários prováveis de alterações climáticas e ambientais, possibilitando maior conservação das espécies e do ambiente.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Campos Rupestres

Os Campos Rupestres são formações herbáceo-arbustivas associadas a afloramentos rochosos ou solos geralmente rasos, formados pela decomposição das rochas ou da canga ferruginosa. No Brasil, localizam-se na Serra do Espinhaço, na Bahia, Minas Gerais, e em Goiás, principalmente, normalmente, em altitudes superiores a 900 m (Eiten, 1983).

O Campo Rupestre não está exclusivamente associado ao Cerrado (Silveira et al. 2016). Existem diversas localizações geográficas e ilhas de Campo Rupestre inseridas no domínio da Caatinga (Chapada Diamantina), com a Mata Atlântica (Parque Estadual do Ibitipoca), com o Pantanal (Morraria de Urucum – Corumbá) e com a Amazônia (Serra de Pacaás Novos - Rondônia). Estas áreas de Campo Rupestre têm influência florística mais forte destes outros domínios e não do Cerrado (Neves et al. 2017).

Os Campos Rupestres são caracterizados como “ilhas” com vegetação peculiar, marcada pelo elevado endemismo e diversidade. Seu alto número de espécies pode ser decorrente da sua elevada heterogeneidade ambiental, uma vez que o amplo espectro topográfico dos afloramentos rochosos permite que plantas com requerimentos diferentes ocorram próximas umas das outras e/ou em mosaicos (Ribeiro et al. 2007; Speciale e Ezcurra, 2012).

A diversidade e riqueza de espécies nesses ambientes podem alterar a disponibilidade de luz ao longo do ano, proporcionando uma heterogeneidade luminosa nesses ecossistemas (Moreira et al., 2013). Além dessas características estruturais da vegetação, o crescimento de algumas espécies pode desencadear seu auto-sombreamento. Para que os vegetais possam sobreviver a esses ambientes e condições desfavoráveis, é necessário de uma série de adaptações metabólicas e anatômicas (Martins; Batalha, 2011).

Segundo Santiago et al. (2001), as respostas ambientais são quase sempre expressadas por modificações nas folhas. Fatores como temperatura, luminosidade, disponibilidade hídrica no solo, fertilidade do solo, dentre outros, modificam diretamente o desenvolvimento foliar (Valladares et al., 2002).

2.2 Família Poaceae

A família das gramíneas Poaceae (Barnhart) surgiu entre 55 e 70 milhões de anos atrás, e atualmente apresenta cerca de 11 a 12 mil espécies distribuídas em cerca de 800 gêneros (Pardo & VanBuren, 2021). Para o Brasil, são referidos 224 gêneros e 1481 espécies (BFG 2015).

É uma família de plantas dominantes em todo o globo, ocupando 40% da superfície terrestre, sendo muito importante como alimento (Aono et al., 2022; Buisson et al., 2022). Além de fonte de alimentação para humanos e animais doméstico, as gramíneas são importantes em ecossistemas naturais, pois atuam na estabilização do solo, armazenamento de carbono, produção de oxigênio (O₂) e fonte de abrigo e alimentação para animais selvagens (Lopez et al. 2022). Apesar de sua importância socioambiental os ecossistemas gramíneos apresentam uma alta vulnerabilidade devido a degradação exercida por diferentes atividades antrópicas, como a agropecuária e a mineração (Bitencourt et al. 2016; Jocabi et al. 2007; Bai & Cotrufo, 2022), assim como vem ocorrendo nos Campos Rupestres.

Suas plantas florescem uma ou várias vezes ao longo do ciclo de vida e possuem hábito que vai de herbáceo, sublenhoso até lenhoso, com ou sem rizomas; seus colmos podem ter entrenós sólidos ou ocos e suas folhas são simples, alternas, dísticas, sendo constituídas por bainha, lâmina e lígula, às vezes são pseudopeciolas, raro ausentes; suas flores são agrupadas em espiguetas sésseis ou pediceladas, com antécio formado por duas brácteas; seu fruto é do tipo cariopse, raramente carnosos (Longhi-Wagner 2001).

2.2.1 Gênero *Eragrostis* Wolf

De acordo com Ferreira (2012), o gênero *Eragrostis* Wolf (Chloridoideae Kunth ex Beilschm.) possui as seguintes características: São plantas anuais ou perenes, cespitosas, às vezes rizomatosas ou estoloníferas, com ou sem glândulas nas nervuras das bainhas e lâminas foliares, ramos das inflorescências, pedicelos e nervuras de glumas e lemas. A prefoliação é convoluta. Bainhas foliares mais longas ou mais curtas que os entrenós, glabras a variadamente pilosas. As lâminas foliares são planas, convolutas ou involutas, glabras ou pilosas, lanceoladas ou lineares, frequentemente com tufo de tricomas na região ligular; lígula ciliada ou membranoso-ciliada, raro membranosa. As inflorescências são em panícula típica, laxa, aberta, subaberta, contraída ou espiciforme, com ramos primários alternos, opostos ou verticilados. As espiguetas são comprimidas lateralmente, basítonas, ráquila articulada acima das glumas, aparente ou não, frágil ou tenaz; glumas persistentes ou caducas, menores que os antécios, agudos, subobtusos ou acuminados, lisos, escabros, raramente com tricomas submarginais; páleas oblanceoladas, escabras ou raro ciliadas sobre as quilhas, com cílios evidentes a olho nu ou não. Com 2 a 3 estames, anteras castanhas ou violáceas. Cariopse de formas variadas, isodiamétrica ou dorsal ou ventralmente comprimida, com ou sem sulco longitudinal ventral, castanha ou raramente negra na maturidade, superfície lisa ou variadamente ornamentada, com zona do embrião maior ou menor que a metade do comprimento do fruto e hilo puntiforme.

É um gênero cosmopolita com cerca de 350 espécies (Clayton & Renvoize 1986) mega e mesotérmicas, distribuídas nas regiões tropicais, subtropicais e temperadas de ambos os hemisférios. São encontradas na maioria dos habitats, preferindo lugares abertos e solos secos.

O Brasil é o país da América do Sul com o maior número de táxons do gênero *Eragrostis*, sendo 38 nativos, dos quais sete exclusivos, além de 15 espécies procedentes da Europa ou África e uma da América do Norte (Boechat & Longhi-Wagner, 2000).

Estudos anatômicos são uma importante ferramenta para resolver os problemas taxonômicos da tribo (Ahmad et al, 2011), considerando que em *Eragrostis* há uma grande variabilidade na anatomia foliar (Ingram, 2010).

Eragrostis polytricha Nees possui forma de vida herbácea, terrícola, nativa e endêmica do Brasil, com ocorrência na Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa, Pantanal, nos tipos de vegetação Campo Limpo, Campo Rupestre, Cerrado (lato sensu) e Restinga (Flora do Brasil, 2023). Além disso, segundo Ferreira (2012), as plantas dessa espécie são perenes, cespitosas, com 28–65 cm; têm colmos eretos, 1-3 nós. Folhas concentradas na base da planta, e glandulosas; bainhas foliares mais longas que os entrenós, esparsa a densamente pilosas; lâminas lineares, geralmente planas, convolutas ou involutas, rijas, sempre eretas, com tricomas longos, esparsos ou densamente dispostos em ambas as faces da lâmina; lígula ciliada. Panícula geralmente aberta ou subaberta, com ramos predominantemente alternos, alguns opostos, desprovidos de espiguetas na base entre 1/6 a 1/3 do seu comprimento; axilas glabras ou com tricomas delicados, com protuberâncias pulviniformes evidentes; pedicelos e glandulosos, pulviniformes, axilas glabras ou pilosas. Espiguetas palhete-escuras ou verde-oliváceas, ovais a lanceoladas; ráquila não aparente ou às vezes parcialmente aparente, tenaz, lemas caducos da base para o ápice, páleas persistentes; glumas caducas, lanceoladas, escabras na nervura central.

Conhecida popularmente, como palha-voadora (Okada 1969) pode ocorrer em campos úmidos, pedregosos e arenosos, em dunas, restingas, pastagens e beira de estrada. *E. polytricha* é uma espécie de gramínea pioneira (Boechat & Longhi-Wagner 2000), com alta produtividade e rápido desenvolvimento das mudas, conferindo grande potencial para as fases iniciais de recuperação da vegetação (Saraiva et al., 2020).

2.2.2 Gênero *Axonopus* P. Beauv.

O gênero *Axonopus* P. Beauv. (Panicoideae) possui plantas terrícolas ou rupícolas, sendo nativa não endêmica do Brasil. Se distribui nos domínios da Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa, Pantanal, nos tipos de vegetação de área Antrópica, Caatinga (stricto sensu), Campinarana, Campo de Altitude, Campo de Várzea, Campo Limpo, Campo

Rupestre, Cerrado (lato sensu), Floresta Ciliar ou Galeria, Floresta de Terra Firme, Floresta Ombrófila (Floresta Pluvial), Floresta Ombrófila Mista, Palmeiral, Restinga, Savana Amazônica, Vegetação Sobre Afloramentos Rochosos (Flora do Brasil, 2023).

O gênero inclui três seções e cerca de 110 espécies, distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais (Clayton & Renvoize, 1986). No Brasil, esse gênero está representado por cerca de 75 espécies, sendo que a maioria pertence à seção *Axonopus*, na qual as espécies apresentam a raque glabra ou pubescente.

Neste gênero, as plantas são ervas perenes, menos frequentemente anuais, cespitosas, rizomatosas ou estoloníferas. Possuem colmos cilíndricos ou achatados, eretos ou decumbentes, simples a ramificados, frequentemente glabros, exceto nos nós, estes às vezes geniculados. As bainhas foliares são comprimidas lateralmente, conduplicadas ou menos frequentemente cilíndricas, glabras ou com indumento. As lígulas são ciliadas ou truncado-ciliadas, sendo a lígula externa raramente presente. As lâminas foliares são lineares, linear-lanceoladas, lanceoladas ou filiformes, menos frequentemente ovais ou oblongas, planas, conduplicadas, às vezes convolutas, ocasionalmente involutas, laxas a rígidas, glabras ou com indumento. As inflorescências são terminais, às vezes axilares, com numerosos racemos espiciformes, unilaterais, semi digitados ou alternos ao longo do eixo das inflorescências, menos frequentemente digitados, às vezes conjugados. Possuem ráquis em secção triangular, sinuosa, plana, raramente com escavações, ocasionalmente alada, glabra, escabra a densamente pilosa, às vezes papiloso-pilosa, ciliada, ocasionalmente com um prolongamento estéril. As espiguetas são elípticas, estreitamente elípticas, lanceoladas, ovais, oblongas, menos frequentemente espatuladas, ocasionalmente obcônicas, curtamente pediceladas, solitárias, bisseriadas, dorsiventralmente comprimidas e em posição invertida (*i.e.*, dorso da gluma superior e do lema inferior opostos à ráquis); a gluma superior é inserida acima da articulação espiguetas-pedicelo, raramente inserida abaixo dessa articulação; a gluma superior e lema inferior são membranáceos, ocasionalmente hialinos, subiguais ou ligeiramente maiores que o antécio superior, gluma superior ocasionalmente menor que o lema inferior, nervuras conspícuas ou proeminentes, nervura central presente ou suprimida, glabros ou com indumento, ápices agudos a obtusos, lema inferior ocasionalmente aristado; antécio superior sésil; pálea inferior ausente; lema superior e pálea superior endurecidos, subiguais, lema superior com as margens circundando a pálea superior, estramíneo a castanho, superfície uniformemente papilosa, opaca ou brilhante; estames e estiletos livres, estigmas plumosos. Cariopses elípticas, ovais ou oblongas; embrião $\frac{1}{3}$ a $\frac{1}{2}$ do comprimento da cariopse, hilo

elíptico, oboval ou punctiforme. Possuem número básico cromossômico $x=10$ e estrutura anatômica C4 - Kranz, subtipo MS (Flora do Brasil, 2023).

Esse gênero carece de estudos por duas razões: primeiramente, pelo importante papel que pode desempenhar na agronomia, dado o grande valor forrageiro de muitas das suas espécies e, em segundo lugar, pelo fato de apresentar, até os dias atuais, uma taxonomia extremamente confusa (Dedecca, 1956).

O gênero *Axonopus* é um dos componentes importantes da diversidade da vegetação campestre brasileira (Black, 1963) e vem sendo insistentemente revisado em tratamentos com abrangência regional variável, através de métodos que se baseiam apenas na análise morfológica (Dedecca, 1956; Black, 1963; Okada, 1969; Rosengurtt et al., 1970; Smith et al., 1982; Renvoize, 1984; Zuloaga et al., 1994; Salariato et al., 2011 e Giraldo-Canãs, 2012).

Axonopus siccus (Nees) Kuhl. é uma espécie altamente plástica, não só em relação à parte vegetativa, mas também quanto às estruturas reprodutivas. Essa espécie possui similaridades morfológicas com *A. eminens*, *A. longispicus*, *A. monticola* e *A. pellitus*. Possui caule com nó(s) geniculada(s) ausente(s); bainha(s) basal(ais). Na folha, a(s) lígula(s) externa(s) ausente(s); pseudopecíolo ausente(s); lâmina(s) conduplicada(s)/convoluta(s)/involuta(s)/linear(es)/filiforme(s). A inflorescência tem de 1 a 9/10 racemos ou mais; tem raque plana(s)/não alada(s)/completamente coberto por espiguetas(s); raque com indumento escabra(s)/glabra(s)/ciliada(s). A flor tem inserção(ções) das espiguetas(s) no pedicelo(s) horizontal; espiguetas(s) com forma elíptica(s); espiguetas(s) com indumento e superfície(s) glabra(s)/pubescente(s)/tricoma(s) simples/hialino(s); espiguetas(s) mútica(s); espiguetas(s) ervura(s) conspícuo(s); espiguetas(s) nervura-central presente(s); gluma(s) superior(es) e lema(s) inferior(es) membranáceo(s); inserção(ções) da gluma(s) superior(es) acima da articulação(ções) dos pedicelo(s); antécio(s) superior(es) esbranquiçado estramíneo amarelado ou esverdeado; antécio(s) superior(es) indumento completamente glabro(s)/com tricoma(s) no ápice(s) (Flora do Brasil, 2023).

2.3 Plasticidade fenotípica

Segundo Grime e Mackey (2002), os organismos quando expostos a diferentes fatores ambientais podem sofrer modificações em sua estrutura e funcionamento. Essa capacidade de resposta do organismo em modificar-se as condições ambientais é chamada plasticidade. Isso faz com que o organismo ajuste o seu desenvolvimento e fisiologia, propiciando a

sobrevivência em condições adversas (Sultan, 2000; Schlichting; Smith, 2002; Valladares et al., 2006; Gratani, 2014; Bächtold; Melo Júnior, 2015). A plasticidade fenotípica ocorre em diferentes níveis fisiológicos e morfológicos, que implica em diferentes custos, mecanismos e interações ecológicas (Grime; Mackey, 2002).

Um ambiente muito heterogêneo em relação aos seus fatores abióticos como clima, luminosidade, solo, precipitação e altitude provocam respostas adaptativas em plantas (Larcher, 2000). Dessa forma, espécies que são consideradas plásticas possuem vantagens adaptativas em ambientes perturbados, com alta heterogeneidade ambiental ou ambientes transicionais, onde uma maior tolerância lhes assegura uma maior chance de sobrevivência (Via et al., 1995; Sultan, 2000; Bächtold; Melo Júnior, 2015). Sendo assim, espera-se que espécies de ambientes heterogêneos apresentem plasticidade.

3. OBJETIVOS

Caracterizar a anatomia foliar (anatomia qualitativa) das gramíneas nativas de campo rupestre *Axonopus siccus* (Nees) Kuhl. e *Eragrostis polytricha* Nees, e avaliar as respostas anatômicas das folhas (anatomia quantitativa) de indivíduos destas espécies cultivados em duas condições de radiação solar (Sol e Sombra).

4. MATERIAS E MÉTODOS

4.1 Obtenção das plantas e condução do experimento

O estudo foi conduzido na área experimental do no Setor Fisiologia Vegetal (21°13'40" S e 44°57'50" W GRW), Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA), no município de Lavras-MG entre os meses de abril de 2022 a junho de 2022. Mudanças de *Axonopus siccus* e *Eragrostis polytricha*, que foram utilizadas nos experimentos são provenientes de doação da Unidade de Pesquisa e Inovação em Campos Rupestres Ferruginoso da Gerdau (UPICRFG), Ouro Branco-MG, coletadas previamente em diversas ações de resgate (Saraiva et al., 2020).

As plantas foram cultivadas em tubetes com 180 mL contendo substrato sólido comercial (Bioplant Plus® - composto por turfa Sphagnum, fibra de coco, casca de arroz, casca de Pinus, vermiculita, gesso agrícola, carbonato de cálcio, termofosfato de magnésio e aditivos

(fertilizantes); pH 6,2; densidade 150 kg m⁻³); e após, aproximadamente, 60 dias, foram igualmente distribuídas em dois tratamentos com quatro repetições cada com variações no ambiente de luz: (i) sombra, sob condição de 50% de sombreamento artificial imposto por tela sombrite; e (ii) pleno sol, sob condição de 100% da radiação solar direta e mantidas em uma temperatura de 22.35°C e luminosidade de 185.60 para o tratamento sombra e uma temperatura de 21.42°C e luminosidade de 1998.41 para o tratamento pleno sol. Os dados da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) foram registrados durante os experimentos utilizando-se um MultispeQ com parte da plataforma PhotosynQ (Kuhlgert et al., 2016).

4.2 Análise anatômica das folhas

As folhas, completamente expandidas das espécies estudadas foram coletadas, fixadas e armazenadas em Etanol a 70%, para realização das secções transversais e paradérmicas. Secções transversais foram realizadas a partir de fragmentos de folhas que foram submetidos a um processo de desidratação em série etanólica crescente: 70, 80, 90 e 100% (Johansen, 1940). Em seguida, o material foi colocado por cerca de 24 horas em solução de pré-infiltração, que consiste em etanol 100% e resina base (1:1), seguindo as instruções do fabricante (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany). Por último, os fragmentos foram colocados em resina base (100%) por mais 24 horas à 4°C. Foi utilizado o kit Historesina (hidroxietilmetacrilato, Leica, Heidelberg). As secções transversais foram realizadas com o auxílio do micrótomo rotativo semiautomático (Yidi YD-335; Jinhua Yidi Medical Appliance Co., Ltd, Zhejiang, China), coradas com Azul de Toluidina 1%, pH 6,7 e montadas lâminas com glicerina 50% cobertas com lamínulas. (Johansen, 1940; Feder & O'Brien, 1968).

As secções paradérmicas foram obtidas a partir do método de dissociação com hipoclorito de sódio (NaClO) (Bersier & Bocquet, 1960). Fragmentos medianos das folhas foram colocadas no reagente e deixados entre 40 min e 60 min em estufa com temperatura de 60°. Após esse período os fragmentos tornaram-se esbranquiçados, no qual foi possível conferir as estruturas internas das epidermes abaxial e adaxial. Posteriormente foram coradas com Safranina 1%, e montadas lâminas com glicerina 50% (Johansen, 1940), cobertas com lamínulas.

4.3 Fotomicrografias e análise das imagens

As lâminas histológicas foram fotografadas em microscópio óptico com câmera digital acoplada. As imagens foram visualizadas pelo microscópio Nikon Eclipse E100 e analisadas em software de análise de imagens Infinity Analyze, ambos disponíveis no Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal de Lavras, para visualização, análise e comparação dos tecidos foliares.

Na secção transversal, foram medidas as espessuras da epiderme nas faces adaxial e abaxial, da cutícula adaxial; espessura total da folha; área do parênquima fotossintetizante; área da bainha do feixe e distância entre os feixes maiores. Na secção paradérmica, foram medidos a densidade estomática adaxial e abaxial, índice estomático adaxial e abaxial, diâmetro polar e diâmetro equatorial das faces adaxial e abaxial. As medições foram realizadas pelo software ImageJ, e as lâminas foram realizadas e montadas pelo software Adobe Photoshop CS2.

O índice estomático (S_i) foi calculado com a utilização da fórmula: $S_i (\%) = [S_n / (S_n + E_m)] \times 100$, sendo S_n o número de estômatos e E_m o número de células da epiderme, segundo Cutter (1986).

4.4 Análise estatística

Foram medidos três pontos para cada repetição, para a realização das médias de cada parâmetro. Posteriormente foi realizada Análise de Variância (ANAVA) simples entre os parâmetros e os tratamentos e realizado o teste Tukey para verificar a diferença significativa entre as amostras. A análise estatística foi realizada seguindo o delineamento inteiramente casualizado (DIC). Para a análise, foi utilizado o software SISVAR versão 5.8 (Ferreira, 2019).

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1 Caracterização anatômica da lâmina foliar de *Axonopus siccus*

Nas secções transversais da lâmina foliar de *Axonopus siccus* podemos notar a presença de epiderme unisseriada, revestida externamente em ambas as faces por uma camada

delgada de cutícula (Figura 1A). As células epidérmicas apresentam formato arredondado, sendo mais altas e maiores na face adaxial. Na face superior, a espécie apresenta agrupamentos de cerca de cinco células buliformes, sendo um pouco maiores que as células comuns da epiderme (Figura 4B). É possível verificar a presença de tricomas tectores unicelulares, curtos na face adaxial (Figuras 4B e 2B). A incidência de tricomas na superfície epidérmica dos vegetais proporcionam benefícios às plantas em ambientes estressantes, tais como: proteção física, química e mecânica, além da proteção contra insetos e patógenos (Karabourniotis et al. 2020).

O parênquima fotossintetizante (clorênquima) é constituído por células de formato uniforme, arredondadas, localizado na porção abaxial e radiado, próximo aos feixes vasculares (Figuras 1A e B). Células de parênquima fundamental, desprovidas de cloroplastídeos, volumosas e com parede delgada ocupam a porção adaxial, abaixo da epiderme, arranjadas em uma a três camadas (Figura 1A e B). Fibras de esclerênquima associadas aos feixes vasculares e epiderme na face abaxial (Figura 1B). A espécie apresenta também feixes vasculares colaterais de diferentes ordens, arranjados em uma sequência regular, entre as células do clorênquima. Estes feixes estão envolvidos por células da bainha bem desenvolvidas, circundadas por células do mesofilo em arranjo radiado (estrutura Kranz), comum em espécies com metabolismo fotossintético C₄. De acordo com Dengler et al. (1985), essa bainha é conhecida como bainha Kranz ou bainha PCR (células de assimilação fotossintética do carbono). Essa característica, aliada à disposição radiada das células do mesofilo, é considerada como estrutura Kranz e descrita por Haberlandt (1928), sendo comum em diferentes espécies de gramíneas.

Nas seções paradérmicas (Figura 2) observou-se células epidérmicas comuns com paredes de contorno sinuoso, longas e com formato retangular e quadradas orientadas paralelamente nas duas faces da folha. Esse padrão é comum entre as gramíneas (Metcalf 1960, Esau 1977, Dahlgreen et al. 1985). A folha é anfiestomática, pois foram encontrados estômatos nas duas faces, e os estômatos são do tipo paracíticos (um par de células subsidiárias) e em formato de halteres. Como descrito por Metcalfe (1960), os estômatos de Poaceae são paracíticos e halteriformes, sendo as células subsidiárias de formato triangular (Metcalf 1960, Milby 1971, Esau 1977, Fahn 1990).

Diferente deste estudo, Anton (1986), não observou estômatos na face adaxial de folhas de *A. siccus*, embora esta ocorrência tenha sido observada em outras espécies do gênero, como *A. fissifolius* e *A. scoparius* (Silva e Alquini, 2003).

Segundo Anton (1986), a morfologia acicular das folhas de *A. siccus*, com o lado abaxial mais exposto, pode ser relacionada com a ocorrência de epiderme não cutinizada, células buliformes pouco desenvolvidas e clorênquima na porção periférica da face abaxial da folha. Com isso, há redução na superfície foliar e aparente ausência de movimentos mecânicos que regulam a perda de água, representando adaptações para um ambiente xerófito, onde ocorre escassez permanente de água.

5.2 Caracterização anatômica da lâmina foliar de *Eragrostis polytricha*

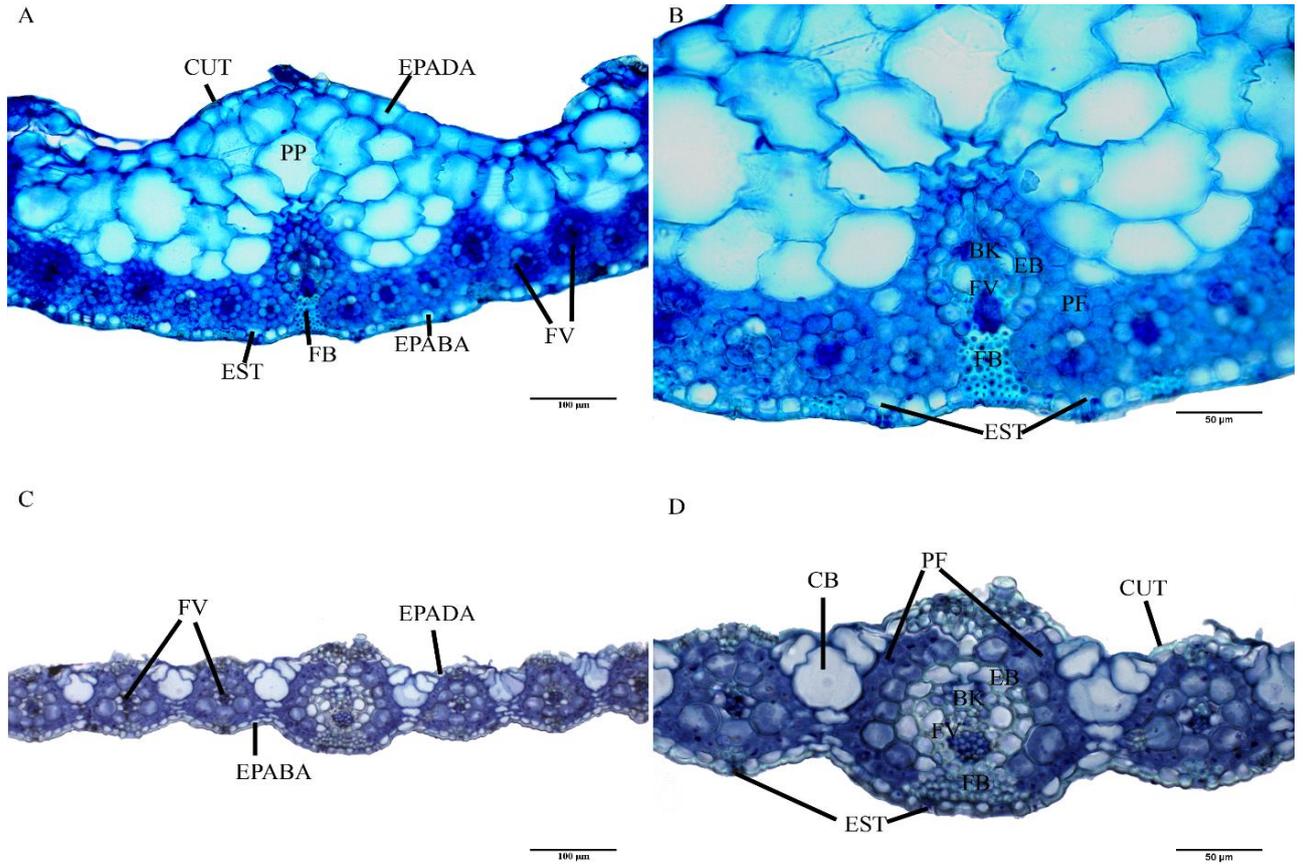
Nas secções transversais da folha *Eragrostis polytricha*, pode-se notar a presença de epiderme unisseriada, revestida externamente em ambas as faces por uma camada delgada de cutícula (Figura 1). As células epidérmicas apresentam um formato arredondado nas faces adaxial e abaxial. Na face superior, a espécie apresenta agrupamentos de cerca de 5 células buliformes evidentes e grandes, e acredita-se que estão envolvidas no mecanismo de enrolamento e desenrolamento das folhas (Alquini et al. 2003). A espécie também apresentou tricomas tectores unicelulares (Figuras 3 e 4).

As células do parênquima fotossintetizante são homogêneas, pouco espaçadas e arrançadas radialmente, em torno da bainha do feixe. A espécie apresentou células do esclerênquima (fibras) dispostas em vigas ente os feixes vasculares e a epiderme, em ambos os lados da folha.

Os feixes vasculares colaterais (xilema e floema) estão envolvidos por duas bainhas de células parenquimáticas, de contorno uniforme, formato angulado e com células formando uma extensão, como observado em espécies do gênero *Eragrostis* por Ingram (2010). Em torno da bainha do feixe células de clorênquima radiado se dispõem, sendo característico da estrutura Kranz de espécies que realizam fotossíntese do tipo C4. De acordo com Prendergast et al. (1986) *E. polytricha* possui anatomia intermediária, entre os tipos de metabolismo C4.

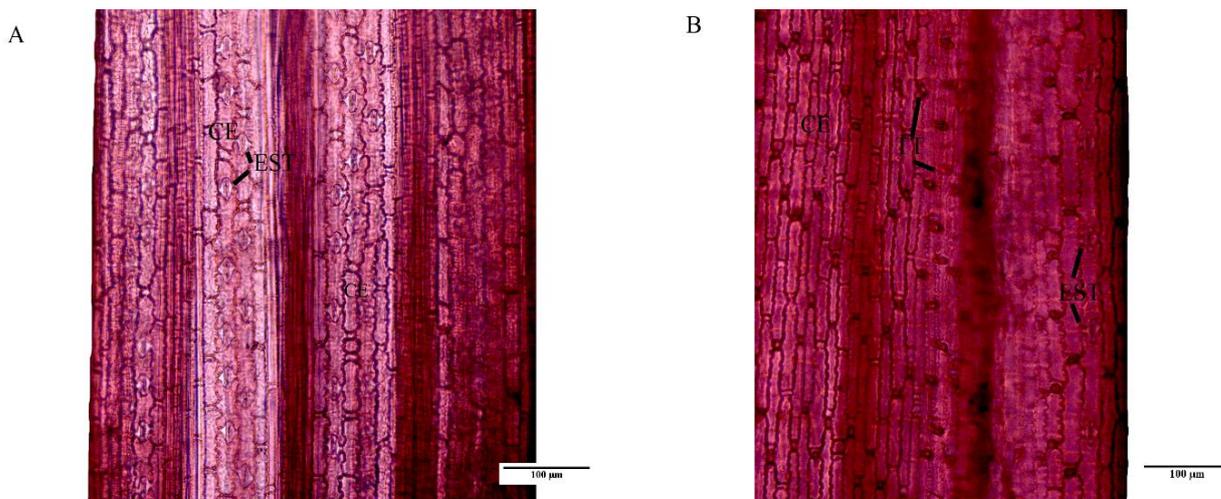
Nas seções paradérmicas (Figura 3) observou-se células epidérmicas comuns com paredes de contorno levemente sinuoso, longas com formato retangular e quadradas, orientadas nas duas faces da folha. As folhas são anfiestomáticas e foram observados estômatos do tipo paracíticos e halteriformes, típicos da família. O complexo estomático é constituído por duas células guardas em forma de halteres e por um par de células subsidiárias de forma triangular, típica de várias gramíneas (Metcalf 1960, Milby 1971, Esau 1976, Fahn 1990).

Figura 1. Secções transversais das espécies *Axonopus siccus* e *Eragrostis polytricha*



Legenda: A e B- vista da secção transversal da folha *Axonopus siccus*; C e D- vista da secção transversal da folha *Eragrostis polytricha*. CUT = cutícula; EPADA = epiderme adaxial; PP = parênquima de preenchimento; EST = estômatos; FB = fibras; EPABA = epiderme abaxial; FV = feixes vasculares; BK = bainha de Kranz; EB = células da bainha; PF = parênquima fotossintetizante; CB = células buliformes. Barras: 100 µm (A e C) e 50 µm (B e D). Corante: Azul de Toluidina.
 Fonte: Autor (2023)

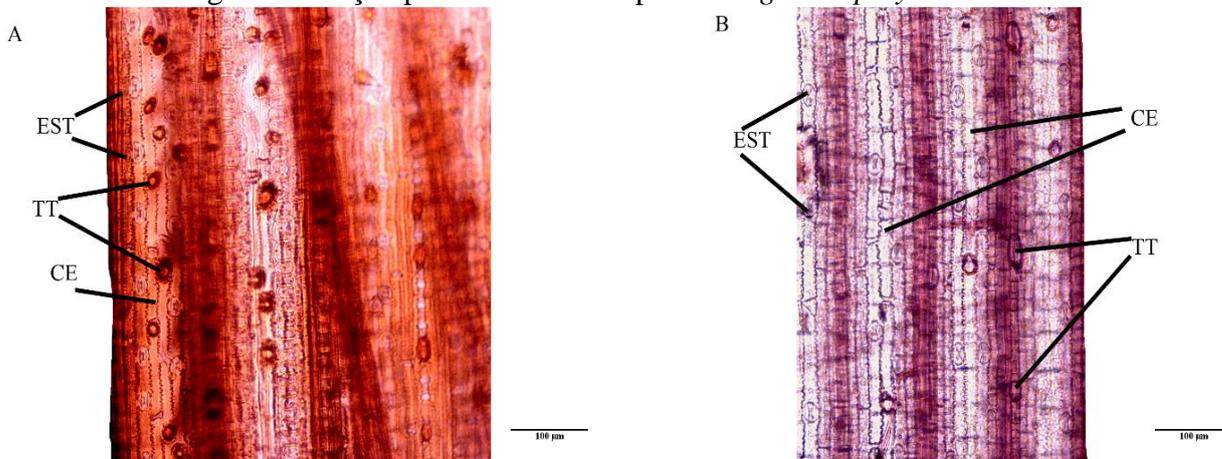
Figura 2. Secção paradérmica da espécie *Axonopus siccus*



Legenda: A – vista paradérmica da epiderme abaxial. B – vista paradérmica da epiderme adaxial. CE = células epidérmicas; EST = estômatos; TT = tricomas tectores. Barras: 100 µm. Corante: Safranina.

Fonte: Autor (2023).

Figura 3. Secção paradérmica da espécie *Eragrostis polytricha*



Legenda: A – vista paradérmica da epiderme abaxial. B – vista paradérmica da epiderme adaxial. CE = células epidérmicas; EST = estômatos; TT = tricomas tectores. Barras: 100 µm. Corante: Safranina.

Fonte: Autor (2023).

5.3 Respostas anatômicas das folhas às diferentes condições de radiação

Em uma análise dos efeitos dos tratamentos de sol e sombra (Tabela 1) para *Axonopus siccus*, as espessuras da epiderme e da cutícula na face adaxial, e a espessura total da folha sofreram alterações significativas. Enquanto para as outras características avaliadas, os resultados não foram significativos.

Já para *Eragrostis polytricha* (Tabela 1), os resultados da espessura da epiderme e cutícula na face adaxial, espessura total da folha, da área do parênquima fotossintetizante e da bainha do feixe, foram afetados significativamente pelas condições de luz. Enquanto as demais características analisadas não apresentaram alterações significativas.

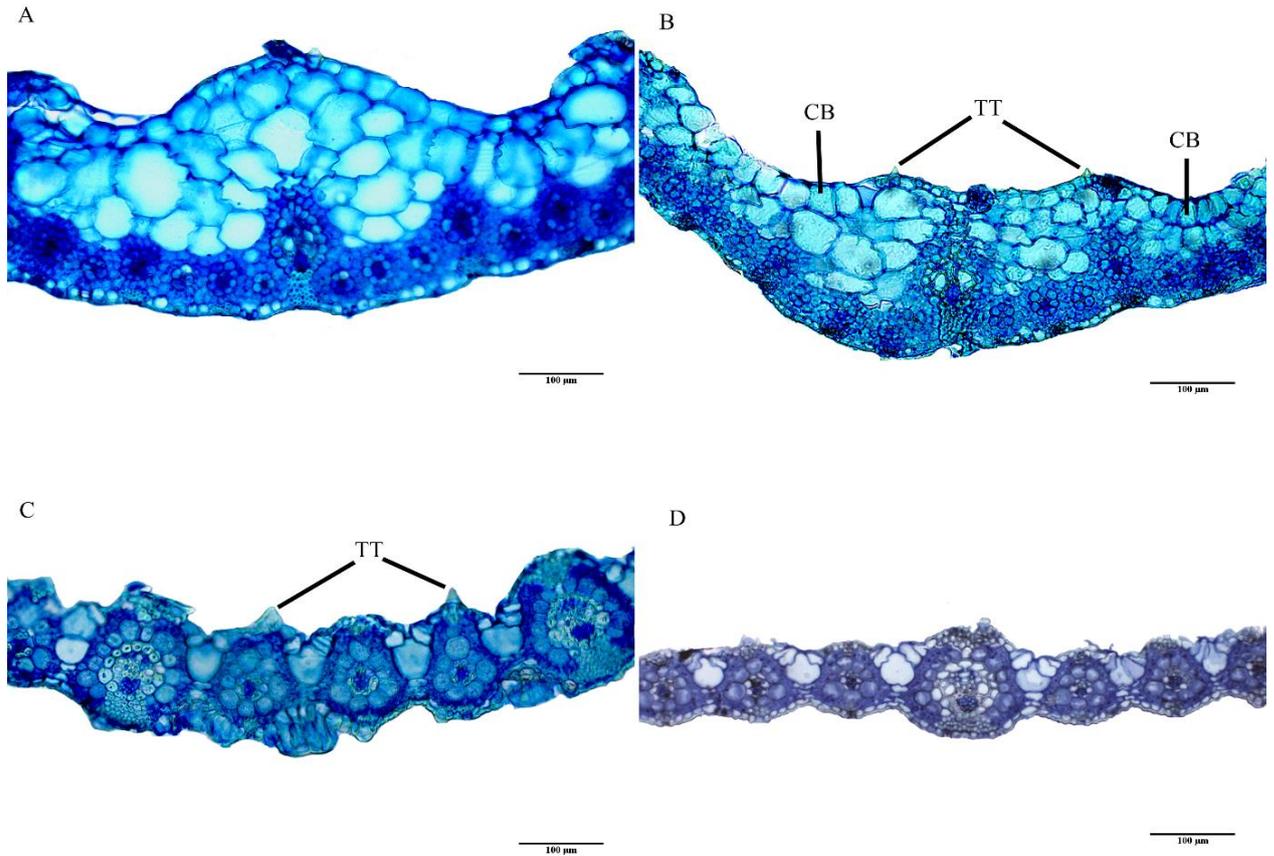
Em ambas as espécies, os resultados da espessura da epiderme e da cutícula na face adaxial, apontaram uma maior média no tratamento com maior luminosidade. Isso indica uma resposta das espécies para se protegerem da perda excessiva de água para o ambiente e contra efeitos adversos da maior intensidade de radiação. Tecidos superficiais das folhas (epiderme mais cutícula) tem um papel crucial contra interceptação da luz, agindo como um “refletor” ou filtro seletivo (Karabourniotis et al., 2021), podendo evitar o superaquecimento dos tecidos internos e a fotoinibição.

A maior espessura foliar de *A. siccus* e *E. polytricha* sob maior luminosidade é uma resposta comum em “folhas de sol”, que apresentam, assim, uma menor relação superfície volume, gerando economia significativa de água e otimização da fotossíntese (Karabourniotis et al., 2021). No entanto, este resultado diferiu do encontrado por Chin (2017) em *A. compressus*, que não apresentou nenhuma variação na espessura da folha cultivada sob quatro níveis de sombreamento (0%, 50%, 75% e 90%).

Para autores como Esau (1977), Napp-Zinn (1978) e Metcalfe & Chalk (1983), o crescimento e a organização da lâmina foliar são altamente influenciados por fatores ambientais como a temperatura, a intensidade de luz e a disponibilidade de água. Goulet & Bellefleur (1986) afirmam que os efeitos da luz (sol e sombra) também influenciam na plasticidade foliar, alterando a espessura, a área e outras características desse órgão.

Em *E. polytricha* a maior área do mesófilo e bainha do feixe na presença de maior radiação representa um investimento em tecidos fotossintéticos. Com isso, as folhas aumentaram esses tecidos em busca de um melhor aproveitamento da luz disponível.

Figura 4. Secções transversais das espécies *Axonopus siccus* e *Eragrostis polytricha* em condições de sol e sombra.



Legenda: A – vista da secção transversal da folha de *Axonopus siccus* na condição de 100% radiação. B - vista da secção transversal da folha de *Axonopus siccus* na condição de 50% radiação. C – vista da secção transversal da folha de *Eragrostis polytricha* na condição de 100% radiação. D - vista da secção transversal da folha de *Eragrostis polytricha* na condição de 50% radiação. CB = células buliformes; TT = tricomas tectores. Barras: 100 µm. Corante: Azul de toluidina.

Fonte: Autor (2023).

Tabela 1. Características anatômicas das folhas de *Axonopus siccus* e *Eragrostis polytricha* em secção transversal sob duas condições de radiação solar

Parâmetros Avaliados (secção transversal)	Espécie / Tratamento		Espécie / Tratamento	
	<i>A. siccus</i> Sol	<i>A. siccus</i> Sombra	<i>E. polytricha</i> Sol	<i>E. polytricha</i> Sombra
EPAD (µm)	13,084 a	8,083 b	8,737 a	5,818 b
EPAB (µm)	7,227 a	5,976 a	5,795 a	5,762 a
EPCAD (µm)	4,845 a	3,287 b	4,691 a	3,053 b
EPTF (µm)	337,026 a	186,088 b	187,918 a	122,220 b
APF (µm ²)	9845,073 a	10148,150 a	10825,235 a	5716,453 b
AB (µm ²)	5680,214 a	4426,995 a	14983,170 a	7670,868 b
DFM (µm)	396,498 a	308,381 a	673,181 a	556,237 a

As médias seguidas pela mesma letra não diferem ao nível de 5% de probabilidade pelo Teste Tukey. Legenda: EPAD= Espessura epiderme adaxial; EPAB= Espessura epiderme abaxial; EPCAD= Espessura cutícula adaxial; EPTF= Espessura total da folha; AP= Área do parênquima fotossintetizante; AB= Área da bainha; DFM= Distância entre feixes maiores.

Fonte: Autor (2023)

Em relação às características estomáticas (Tabela 2), *Axonopus siccus* apresentou resultados significativos para densidade estomática, índice estomático abaxial e diâmetro equatorial na face abaxial das folhas (ajuste de tamanho). Enquanto para os outros parâmetros avaliados os resultados não foram significativos.

Já para *Eragrostis polytricha* (Tabela 2), apenas densidade estomática e índice estomático na face abaxial apresentaram resultados significativos. Nas demais características analisadas os resultados não apresentaram diferença estatística.

Em ambas as espécies, os valores da densidade estomática e índice estomático foram superiores nas folhas de pleno sol (Tabela 2). Esses resultados estão de acordo com os obtidos para outras espécies, nas quais geralmente ocorre aumento na densidade e no índice estomático com a elevação da irradiância (Abrams e Mostoller, 1995; Castro et al., 1998; Atroch et al., 2001; Hanba et al., 2002).

Os estômatos estão diretamente relacionados com os processos fisiológicos de fluxo de água e transpiração das folhas (Taiz; Zeiger, 2013). Alterações na distribuição, quantidade e tamanho dos estômatos na área foliar possuem relação direta com a quantidade de água

perdida (Pearce et al., 2006; Rossatto e Kolb, 2012), que é influenciada pela luminosidade presente no ambiente.

Além disso, esses resultados podem estar relacionados com processos de resfriamento da folha, ou seja, maior quantidade de estômatos promove maior transpiração, diminuindo a temperatura da folha (resfriamento) e favorecendo as trocas gasosas. Cerca de 95% da água absorvida pela planta é utilizada para manutenção do equilíbrio térmico pela transpiração (Vieira Junior et al., 2007).

Nunes et al. (2021) afirmam que densidades estomáticas mais altas em ambientes mais quentes (que podem ocorrer sob maior intensidade de radiação) foram relatadas e associadas como uma resposta ecofisiológica significativa para o resfriamento evaporativo da folha.

Tabela 2. Características anatômicas das folhas de *Axonopus siccus* e *Eragrostis polytricha* em secção paradérmica sob duas condições de radiação solar

Parâmetros Avaliados (secção paradérmica)	Espécie / Tratamento		Espécie / Tratamento	
	<i>A. siccus</i> Sol	<i>A. siccus</i> Sombra	<i>E. polytricha</i> Sol	<i>E. polytricha</i> Sombra
DEAB (mm ²)	251,377 a	158,205 b	209,575 a	175,546 b
DEAD (mm ²)	49,993 a	47,555 a	80,583 a	75,296 a
IEAB (%)	24,162 a	19,213 b	24,684 a	18,073 b
IEAD (%)	8,678 a	8,887 a	12,243 a	11,879 a
DPAB (µm)	25,644 a	25,924 a	24,203 a	24,781 a
DPAD (µm)	28,575 a	27,706 a	26,155 a	26,324 a
DEAB (µm)	15,937 b	19,586 a	15,925 a	16,296 a
DEAD (µm)	18,850 a	18,952 a	17,910 a	18,584 a

As médias seguidas pela mesma letra não diferem ao nível de 5% de probabilidade pelo Teste Tukey. Legenda: DEAB= Densidade estomática abaxial; DEAD= Densidade estomática adaxial; IEAB= Índice estomático abaxial; IEAD= Índice estomático adaxial; DPAB= Diâmetro polar abaxial; DPAD= Diâmetro polar adaxial; DEAB= Diâmetro equatorial abaxial; DEAD= Diâmetro equatorial adaxial. Fonte: Autor (2023)

6. CONCLUSÃO

Diante das análises, as espécies estudadas apresentam características anatômicas coerentes típicas de gramíneas e com as descrições existentes para a família Poaceae, ocorrentes no Campo Rupestre e Cerrado.

Os resultados indicam que ambas as espécies apresentam características esperadas quando comparadas em condições de sol e sombra, ou seja, as espécies *Axonopus siccus* e *Eragrostis polytricha* apresentam plasticidade, isto é, ajustam a anatomia foliar para uma melhor resposta a estratégia de sobrevivência em relação as condições ambientais, característica presente nos Campos Rupestres.

7. REFERÊNCIAS

ABRAMS, M. D.; MOSTOLLER, S. A. Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. *Tree Physiology*, v. 15, n. 6, p. 361-370, 1995.

ACKERLY, D. D., & CORNWELL, W. K. A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10(2), 135–145, 2007.

AHMAD, FAROOQ& KHAN, MIR& AHMAD, MUSHTAG& HAMEED, MANSSOR& TAREEN, RASOOL& AHMAD, MUSHTAG& JABEEN, ASMA. Taxonomic application of foliar anatomy in grasses of tribe Eragrostideae (Poaceae) from salt range of Pakistan. *Pakistan Journal of Botany*. 43, 2011.

ALQUINI, Y., BONA, C., BOEGER, M.R.T., COSTA, C.G. & BARROS, C.F. Epiderme. In *Anatomia Vegetal* (B. Appezato-da-Glória & S.M. Carmello-Guerreiro, eds.) UFV, Viçosa, p.87-107, 2003.

ALVES, R. J. V.; KOLBEK, J.; BECKER, J. Vascular epiphyte vegetation in rocky savannas of southeastern Brazil. *Nordic Journal of Botany* 22: 101–117, 2008.

ANTON, A. M. Contribucion al conocimiento de la anatomia foliar del genero *Axonopus* (Poaceae). *Darwiniana*, T. 27, No. 1/4 (Diciembre 1986), pp. 157-168.

AONO AH, FERREIRA RCU, MORAES ADCL, et al. A joint learning approach for genomic prediction in polyploid grasses. *Scientific Reports* 12:1-17, 2022.

ATROCH, E. M. A. C. et al. Crescimento, teor de clorofilas, distribuição de biomassa e características anatômicas de plantas jovens de *Bauhinia forticata* Link submetidas à

diferentes condições de sombreamento. *Ciência e Agrotecnologia*, v. 25, n. 4, p. 853-862, 2001.

BACHTOLD, B. e MELO JÚNIOR, J.C.F. Plasticidade morfológica de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Calophyllaceae) em duas formações de restinga no sul do Brasil. *Acta Biológica Catarinense* 2: 21-32, 2015.

BAI Y, COTRUFO MF. Grassland soil carbon sequestration: Current understanding, challenges, and solutions. *Science* 377: 603-608, 2022.

BEAULIEU, J. M., LEITCH, I. J., PATEL, S., PENDHARKAR, A., & KNIGHT, C. A. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms. *New Phytologist*, 179(4), 975–986, 2008.

BERSIER, J.-D. and G. BOCQUET. Les méthodes d'éclaircissement en vascularisation et en morphogénie végétales comparées. *Arch. Sci.* 13:555–566, 1960.

BFG, ZAPPI, D. C., FILARDI, F. L. R., LEITMAN, P., SOUZA, V. C., WALTER, B. M., PIRANI, J. R., ... & FORZZA, R. C. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia*, 66(4), 1085-1113, 2015.

BLACK, G.A. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). *Advancing Frontiers Plant Sciences*. 5:1-186, 1963.

BOECHAT, S.C. & LONGHI-WAGNER, H.M. Padrões de distribuição geográfica dos táxons brasileiros de *Eragrostis* (Poaceae, Chloridoideae). *Revta brasil. Bot.*, São Paulo, V.23, n.2, p.177-194, jun, 2000.

BUISSON E, ARCHIBALD S, FIDELIS A, SUDING KN. Ancient grasslands guide ambitious goals in grassland restoration. *Science* 377: 594-598, 2022.

CASTRO, E. M. et al. Aspectos da anatomia foliar de mudas de *Guarea guidonea* (L.) Sleumer, sob diferentes níveis de sombreamento. *Daphne*, v. 8, n. 3, p. 31-35, 1998.

CHIN, SIEW-WAI. Comparative Performance of Three Tropical Turfgrasses *Digitaria longiflora*, *Axonopus compressus* and St. Augustinegrass under Simulated Shade Conditions. *Weed & Turfgrass Science*. 6. 55-60. 10.5660/WTS.2017.6.1.55, 2017.

CLAYTON, W.D. & RENVOIZE, S.A. Genera graminum: grasses of the world. *Kew Bulletin Additional Series* 13. Her Majesty's Stationery Office, London, 1986.

CONCEIÇÃO, A. A. Plant ecology in 'campos rupestres' of the Chapada Diamantina, Bahia. Pp 63-67. In: L.P. Queiroz; A Rapini & AM Giulietti (eds.). *Towards greater knowledge of the brazilian semi-arid biodiversity*. Brasília, Ministério da Ciência e Tecnologia, 2006.

CUTTER, E.G. Anatomia vegetal. Parte I: células e tecidos. 2. ed. São Paulo: Roca, 304p, 1986.

DAHLGREEN, R. M. T.; CLIFFORD, H. T.; YEO, P. F. The families of the Monocotyledons: structure, evolution and taxonomy. Verlag Berlin Heidelberg, Berlin, 1985.

DEDECCA, D.M. As espécies brasileiras do gênero *Axonopus* (Gramineae) *Bragantia*15(19): 251-296, 1956.

DELFINI, C.; SOUZA, V. C.; VALLS, J. F. M.; MACIEL, J. R.; ZULOAGA, F. O.; SANTOS, C. A. G. *Axonopus* in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB13039>>. Acesso em: 21 jun. 2023.

DE MICCO, V., & ARONNE, G. Morpho-anatomical traits for plant adaptation to drought. In *Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features* (Vol. 9783642326530, pp. 37–61). http://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_2, 2012.

DENGLER, N.G., DENGLER, R.E. & HATTERSLEY, P.W. Differing ontogenetic origins of PCR (Kranz) sheaths in leaf blades of C4 grasses (POACEAE). *American Journal of Botany* 72:284-302, 1985.

DRAKE, P. L., FROEND, R. H., & FRANKS, P. J. Smaller, faster stomata: Scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *Journal of Experimental Botany*, 64(2), 495–505. <http://doi.org/10.1093/jxb/ers347>, 2013.

EITEN, G. Classificação da vegetação do Brasil. CNPq, Brasília, 305p, 1983.

Eragrostis in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB13214>>. Acesso em: 21 jun. 2023.

ESAU, K. Anatomy of seed plants. 2 ed. John Wileys and Sons, New York, 1977.

FAHN, A. Plant anatomy. 4th ed. Pergamon Press, Oxford, 1990.

FAHN, B., CUTLER. D.F. Xerophytes. *Handbuch Der Pflanzenanatomie Encycloperia of Plant Ananomy Traité D´Anatoie Vegetale*. Borntraeger: Berlin, 1992.

FEDER, N.; O'BRIEN, T. P. Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany*, Columbus, v. 55, n. 1, p. 123-142, Jan., 1968.

FERREIRA, D. F. Sisvar: A computer analysis system to fixed effects split plot type designs. *Revista brasileira de biometria*, [S.l.], v. 37, n. 4, p. 529-535, dec. 2019. ISSN 1983-0823. Available at:<<http://www.biometria.ufla.br/index.php/BBJ/article/view/450>>.

- FERREIRA, J. P. R. Diversidade das tribos Eragrostideae Stapf e Zoysieae Benth (Poaceae - Chloridoideae) na Ilha de Santa Catarina, Brasil. Monografia do curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Florianópolis, 108p, 2012.
- FRANKS, P. J., DRAKE, P. L., & BEERLING, D. J. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: An analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, Cell and Environment*, 32(12), 1737–1748, 2009.
- GIRALDO-CAÑAS, D. Lase species del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) en Brasil. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*36(140): 317-364, 2012.
- GOULET, F. & BELLEFLEUR, P. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication on forest succession. *Can. Journal Forest Research*, v.16, p.1192-1195, 1986.
- GRATANI, L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Adv. Bot.* 2014, 17, 2014.
- GRIME JP, MACKEY JML. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology*, 16(3):299-307, 2002.
- HABERLANDT, G. *Physiological plant anatomy*. Mc Millan, London, 1928.
- HANBA, Y. T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, L. The effects of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant Cell and Environment*, v. 25, n. 8, p. 1021-1030, 2002.
- JOHANSEN, DONALD ALECANDER. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, Inc.; London, 1940.
- IBGE. *Manual técnico da vegetação Brasileira*. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2012.
- INGRAM, A. L. Evolution of leaf blade anatomy in *Eragrostis* (Poaceae). *Systematic Botany*, Washington, v. 35, n. 4, p 755-765, 2010.
- KARABOURNIOTIS G, LIAKOPOULOS G, NIKOL OPOULOS D, BRESTA P. Protective and defensive roles of non-glandular trichomes against multiple stresses: Structure–function coordination. *Journal of Forestry Research* 31: 1-12. (doi: 10.1007/s11676-019-01034-4), 2020.

KARABOURNIOTIS G, LIAKOPOULOS G, BRESTA P, NIKOLOPOULOS D. The Optical Properties of Leaf Structural Elements and Their Contribution to Photosynthetic Performance and Photoprotection. *Plants (Basel)*. 2021 Jul 15;10(7):1455.

KUHLGERT, S., AUSTIC, G., ZEGARAC, R., OSEI-BONSU, I., HOH, D., CHILVERS, MI., ROTH, MG., BI, K., TERAVEST, D., WEEBADDE, P., & KRAMER, DM. Multispeq Beta: A tool for large-scale plant phenotyping connected to the open PhotosynQ network. *Royal Society open science*, 3 (10). 160592. <https://doi.org/10.1098/rsos.160592>, 2016.

LARCHER W. *Ecofisiologia Vegetal*. RiMa, São Carlos, 2004.

LARCHER W. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima Artes e Textos, 531 p., 2000.

LEÃO, T. C.; FONSECA, C. R.; PERES, C. A.; TABARELLI, M. Predicting extinction risk of Brazilian Atlantic forest angiosperms. *Conservation Biology* 28: 1349–1359, 2014.

LONGHI-WAGNER H. M. Poaceae. In *Flora fanerogâmica do Estado de São Paulo* (M. G. L. Wanderley, G. J. Shepherd & A. M. Giulietti, coords.). São Paulo, Hucitec, p. 1292, 2001.

LOPEZ B, HINES PJ, ASH C. The unrecognized value of grass. *Science* 377: 590-591, 2022.

MARTINELLI, G., & MORAES, M. A. *Livro vermelho da flora do Brasil*, 2013.

MARTINS, F. R.; BATALHA, M. A. Formas de vida, espectro biológico de Raunkiaer e fisionomia da vegetação. In: FELFILI, J. M. et al. *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos*. Viçosa, MG: UFV, v. 1, p. 44-85, 2011.

MESSIAS, M. C. T. B., LEITE, M. G. P., NETO, M., ALVES, J. A., & KOZOVITS, A. R. Fitossociologia de campos rupestres quartzíticos e ferruginosos no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. *Acta Botanica Brasilica* 26(1): 230-242, 2012.

METCALFE, C. R. 1960. *Anatomy of the Monocotyledons, I. Gramineae*. Oxford: Clarendon.
METCALFE, C.R. & CHALK, L. *Anatomy of Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford, v. II, 2nd ed., 297 p, 1983.

MILBY, T.H. The leaf anatomy of Buffalo grass *Buchloedactyloides* (Nutt) Engelm. *Botanical Gazette* 132:308-313, 1971.

MIOLA, D. T. B.; RAMOS, V. D. V.; SILVEIRA, F. A. O. A brief history of research in campo rupestre: identifying research priorities and revisiting the geographical distribution of an ancient, widespread Neotropical biome. *Biological Journal of the Linnean Society*, XX, 1–17, 2020.

MOREIRA, AS., BORBA, EL; & LEMOS-FILHO, JP. Testing arbitrary classes of light in a physiognomically heterogeneous area of "campo rupestre" vegetation. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 85, 635-648, 2013.

MORRETES BL. Contribuição estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado III. *Bol Bot USP* 24:7–32, 1969.

MOTT, K. A., GIBSON, A. C., & O'LEARY, J. W. The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant, Cell & Environment*, 1982.

MUCINA L. Biome: evolution of a crucial ecological and biogeographical concept. *The New Phytologist* 222: 97–114, 2019.

NAPP-ZINN, K. La influencia de factores externos sobre la estructura de la hoja. Resumos dos trabalhos do II Congresso Latino-americano de Botânica. XXIX Congresso Nacional de Botânica (S.B.B). p. 94, 1978.

NEVES DM, DEXTER KG, PENNINGTON RT, BUENO ML, MIRANDA PLS, OLIVEIRA-FILHO AT. Lack of floristic identity in campos rupestres — A hyper diverse mosaic of rocky montane savannas in South America. *Flora* (in press), 2017.

NUNES, T., SLAWINSKA, M., LINDNER, H., & RAISSIG, M. Quantitative effects of environmental variation on stomatal anatomy and gas exchange in a grass model. *Quantitative Plant Biology*, 3, E6. doi:10.1017/qpb.2021.19, 2022.

OKADA, K. A. *Axonopus* in A. Burkart, Fl. II. Entre Rios. 2: 411–418, 1969.

OLIVEIRA-FILHO A. T.; RATTER, J. A. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In: Oliveira PS, Marquis RJ, eds. *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. New York: Columbia University Press, 91– 20, 2002.

OVERBECK, G. E; VÉLEZ-MARTIN, E; DA SILVA MENEZES, L; ANAND, M; BAEZA, S; CARLUCCI, M. B; DECHOUMDE, M. S; DURIGAN, G; FIDELIS, A; GUIDO, A., et al. Placing Brazil's grasslands and savannas on the map of science and conservation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, p. 125687, 2022.

PARDO J, VANBUREN R. Evolutionary innovations driving abiotic stress tolerance in C4 grasses and cereals. *The Plant Cell* 33: 3391-3401, 2021.

PARKHURST, D. F. The adaptive significance of stomatal occurrence one or both surfaces of leaves. *Journal of Ecology*, 66(2), 367–383. <https://doi.org/10.2307/2259142>, 1978.

PEARCE, D.W.; MILLARD, S.; BRAY, D.F. & ROOD, S.R. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiology* 26: 211-218. Prior, L.D.; Bowman, D.M.J.S, 2006.

PRENDERGAST, H. D. V., P. W. HATTERSLEY, N. E. STONE, AND M. LAZARIDES. C4 acid decarboxylation type in *Eragrostis* (Poaceae): patterns of variation in chloroplast position, ultrastructure and geographical distribution. *Plant, Cell & Environment* 9: 333 – 344, 1986.

RENVOIZE, S. A. The grasses of Bahia. Royal Botanic Gardens, 1984.

RIBEIRO, K.T.; MEDINA, B.M.O.; SCARANO, F.R. Species composition and biogeographic relations of the rock outcrop flora on the high plateau of Itatiaia, SEBrazil., *Revista Brasileira de Botânica* v. 30, p. 5-17, 2007.

RIBEIRO, J. F. e WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do bioma cerrado. In: *Cerrado: Ambiente e flora: Planaltina: EMBRAPA-CPAC*, P. 89-166, 1998.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP; Ribeiro JF. eds. *Cerrado: ecologia e flora*. Brasília: Embrapa, 151–212, 2008.

RIBEIRO, P. C.; MENENDEZ, E.; DA S. D. L.; BONIECK, D.; RAMÍREZ-BAHENA, M. H.; RESENDE-STOIANOFF, M. A.; PEIX, A.; VELÁZQUEZ, E.; MATEOS, P. F.; SCOTTI, M. R. Invasion of the Brazilian campo rupestre by the exotic grass *Melinis minutiflora* is driven by the high soil N availability and changes in the N cycle. *The Science of the Total Environment* 577: 202–211, 2017.

ROSSATTO, D., & KOLB, R. Leaf anatomical traits are correlated with tree dominance in a Neotropical deciduous forest. *New Zealand Journal of Botany*, 51(4), 242–251, 2013.

ROSSATTO, DAVI RODRIGO; KOLB, ROSANA MARTA. Structural and functional leaf traits of two *Gochnatia* species from distinct growth forms in a sclerophyll forest site in Southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 26, n. 4, p. 849-856, 2012.

ROSENGURTT, B., DE MAFFEI, B. A. & DE ARTUCIO, P. I. Gramíneas Uruguayas. Universidad de la República, Departamento de Publicaciones. Vol. 5, 1970.

SALARIATO, D. L., ZULOAGA, F. O. & MORRONE, O. Contribución al conocimiento de las especies del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) para Sudamérica Austral 1. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 98(2): 228-271, 2011.

SANTIAGO, E.J.A.; PINTO, J. E. B. P; CASTRO, E. M. DE; LAMEIRA, O. A; CONCEIÇÃO, H. E. O. DA e GAVILANES, M. L. Aspectos da anatomia foliar da pimenta-longa (*Piper hispidinervum*) sob diferentes condições de luminosidade. *Ciência Agrotécnica* 25: 1035-42, 2001.

SARAIVA, D. F.; DE PAULA, C. C.; MORAES, P. J.; VINÍCIUS-SILVA, R.; SILVA, M. M.; DIAS, D. C. F. S.; BOTELHO, S. A. Seed germination and dormancy break in *Eragrostis*

polytricha, a native Brazilian grass species with potential for recovery of degraded lands. Acta Botanica Brasilica, 34(3): 497-504. July-September 2020.

SCHLICHTING CD, SMITH H. Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. Evolutionary Ecology. 16:189-211, 2002.

SILVA, L. M.; ALQUINI, Y. Anatomia comparativa de folhas e caules de *Axonopus scoparius* (Flügge) Kuhl. e *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhl. (Poaceae). Revista Brasileira de Botânica, V.26, n.2, p.185-192, jun. 2003.

SILVEIRA, F. A. O.; NEGREIROS D., BARBOSA, N. P.; BUISSON, E.; CARMO, F. F.; CARSTENSEN, D. W.; CONCEIÇÃO, A. A.; CORNELISSEN, T. G.; ECHTERNACHT, L.; FERNANDES, G. W.; GARCIA, Q. S.; GUERRA, T. J.; JACOBI, C. M.; LEMOS FILHO, J. P.; STRADIC, S. L.; MORELLATO, L. P. C.; NEVES, F. S.; OLIVEIRA, R. S.; SCHAEFER, C. E.; VIANA, P. L.; LAMBERS, H. Ecology and Evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. Plant and Soil, 403: 129–152, 2016.

SMITH, L.B., WASSHAUSEN, D.C., KLEIN, R.M. Gramineas, gêneros: 85. *Paspalum* até 115. Zea. Itajai: Herbario "Barbosa Rodrigues", p.910-1407. (Flora Ilustrada Catarinense), 1982.

SPEZIALE, K.L.; EZCURRA, C. The role of outcrops in the diversity of Patagonian vegetation: Relicts of glacial palaeofloras? Flora v. 207, p. 141-149, 2012.

SULTAN SE. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. Trends in Plant Science, 5:537-542, 2000.

TAIZ, LINCOLN; ZEIGER, E. Plant Physiology = Fisiologia Vegetal. Editora Artemed: Porto Alegre, Brazil, 2013.

TURNER, I. M. Sclerophylly-primarily protective? Functional Ecology 8:669-675, 1994.

VALLADARES F, SANCHEZ-GOMES D, ZAVALA MA. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. Journal of Ecology. 94:1103-1116, 2006.

VALLADARES, F.; SKILLMAN, B.J. e PEARCY, R.W. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest under storey plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. American Journal of Botany 89: 1275-1284, 2002.

VIA S, GOMULKIEWICZ R, JONG G, SCHEINER SM, SCHLICHTING CD, TIENDEREN PHV. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. Trends in Ecology and Evolution, 19(1): 212-217, 1995.

VIEIRA JÚNIOR, P.A. et al. Relações entre o potencial e a temperatura da folha de plantas de milho e sorgo submetidas a estresse hídrico. *Acta Sci. Agron*, v.29, n.4, p.555-561, 2007.

ZULOAGA, F. O., MORRONE, O., AGRASAR Z. E. R., ANTON, A. M., ARRIAGA, M. O. & CIALDELLA, A. M. *Gramineae V. Fl. Paraguay*23: 1-327, 1994.