

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO**

LILIAN JANKE

**Caracterização citogenética de acessos de *Paspalum* (Poaceae) com
potencial para a seleção direta de cultivares**

**MARINGÁ
PARANÁ – BRASIL
FEVEREIRO – 2013**

LILIAN JANKE

Caracterização citogenética de acessos de *Paspalum* (Poaceae) com potencial para a seleção direta de cultivares

Dissertação apresentada à Universidade Estadual de Maringá, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de Mestre.

Prof^a Dr^a Maria Suely Pagliarini.

**MARINGÁ
PARANÁ – BRASIL
FEVEREIRO – 2013**

"Há homens que lutam um dia e são bons.
Há outros que lutam um ano e são melhores.
Há os que lutam muitos anos e são muito bons.
Porém, há os que lutam toda a vida.
Esses são os imprescindíveis."
Bertolt Brecht.

Aos meus queridos pais, Paulo Janke (*in memoriam*) e Genir dos Santos Janke, que me deram todas as oportunidades de crescer como ser humano.

Aos irmãos, Zumara Janke, Agnaldo Janke e Eder Janke.

Aos amigos que conquistei, pelo grande apoio que me fez vencer tantas dificuldades.

Dedico.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual de Maringá e ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, por possibilitar meus estudos e o desenvolvimento da pesquisa científica.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pelo apoio financeiro concedido por meio de bolsa de estudos.

Em especial, à minha Orientadora, professora Doutora Maria Suely Pagliarini, pela confiança, paciência, dedicação e grande amor durante o desenvolvimento desse trabalho.

Ao Dr. Francisco H. Dübbern de Souza, pesquisador da Embrapa Pecuária Sudeste, pela concessão do material analisado.

À Neide da Silva, Técnica do Laboratório de Citogenética Vegetal da Universidade Estadual de Maringá, pela dedicação e preparação dos reagentes utilizados nas análises meióticas.

À professora doutora Andréa Beatriz Mendes Bonato, pelo apoio, sugestões e esclarecimentos que me foram concedidos.

Aos meus amigos, Wilsandrei Cella, Simone Pereira Bunhuolo, Leandro Ranucci Silva, por todo apoio.

Às minhas cunhadas, Franciana Volpe de Azevedo Janke, Angelina Maria Marega Janke, e ao meu cunhado Antonio Carlos Morelli.

Aos amigos do Laboratório, Viviane Fernandes de Souza, Anna Carolina Bluma Maques, Ana Caroline Casalvara, Raquel Leszczynski e Joana Baldissera, pela maravilhosa convivência que construímos.

Ao meu namorado, João Paulo C. Enumo, pelo amor e dedicação sem limites.

A todos os amigos que, de diferentes maneiras, colaboraram para a conclusão desse trabalho.

BIOGRAFIA

LILIAN JANKE, filha de Paulo Janke (*in memoriam*) e de Genir dos Santos Janke, nasceu em 25 de agosto de 1987, na cidade de Japurá, estado do Paraná.

Cursou a primeira etapa do ensino fundamental entre 1994 e 1997, na Escola Rural Municipal Washington Luiz, em São Tomé, estado do Paraná, concluindo seus estudos de 5^a à 8^a série entre 1998 e 2001, na Escola Estadual Emílio de Menezes, em Japurá, estado do Paraná.

O Ensino Médio foi iniciado em 2002 e o concluído em 2004, no Colégio Estadual Rui Barbosa, também no município de Japurá, Paraná.

Graduou-se em Ciências Biológicas-Licenciatura em 2009, pela Universidade Paranaense (UNIPAR), em Cianorte, Paraná.

Em 2010 realizou o curso de Especialização em Biologia de Animais Selvagens, na Universidade Paranaense/UNIPAR, em Cianorte, Paraná.

Trabalhou de novembro de 2008 a janeiro de 2012 na Prefeitura Municipal de Japurá, como Assessora do Diretor da Divisão de Meio Ambiente.

Em março de 2011 iniciou o Curso de Mestrado no Programa de Pós-Graduação em Genética, da Universidade Estadual de Maringá.

SUMÁRIO

LISTA DE QUADROS.....	IX
LISTA DE FIGURAS	X
RESUMO.....	XII
ABSTRACT.....	XIV
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1. As forrageiras no sistema de produção.....	3
2.2. O uso de <i>Paspalum</i> em pastagens cultivadas.....	4
2.3. Importância ecológica.....	5
2.4. Taxonomia, origem e distribuição do gênero <i>Paspalum</i>	6
2.5. Coletas e bancos de germoplasma	7
2.6. Aspectos citogenéticos e reprodutivos do gênero <i>Paspalum</i>	8
2.7. Aspectos da microsporogênese em acessos poliplóides de <i>Paspalum</i>	10
2.8. Características das espécies de <i>Paspalum</i> analisadas no presente estudo	11
2.8.1. <i>Paspalum mandiocanum</i> Trin.....	11
2.8.2. <i>Paspalum malacophyllum</i> Trin.	12
2.8.3. <i>Paspalum notatum</i> Flüge	13
2.8.4. <i>Paspalum atratum</i> Swallen.....	15
2.8.5. <i>Paspalum wrightii</i> Hitchc. & Chase	16
2.8.6. <i>Paspalum limbatum</i> Henrard.....	17
2.8.7. <i>Paspalum plicatulum</i> Mitchx.....	17
2.8.8. <i>Paspalum brunneum</i> Hitch	18
2.8.9. <i>Paspalum conspersum</i> Schrader	18
2.8.10. <i>Paspalum regnellii</i> Mez	19
2.9. Melhoramento no gênero <i>Paspalum</i>	20
3. MATERIAIS E MÉTODOS	23
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	25
4.1. Número de cromossomos e nível de ploidia.....	25
4.2. Associações cromossômicas	27
4.3. Comportamento meiótico	30

4.3.1. Segregação irregular de cromossomos.....	30
4.3.2. Comportamento meiótico em acessos assinápticos	34
4.5. Considerações finais	39
5. CONCLUSÕES	40
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	41

LISTA DE QUADROS

- Quadro 1 – Grupo botânico, espécie, código do acesso no banco de germoplasma (BRA), local de coleta (cidade, estado e país) e coordenadas geográficas (latitude, longitude e altitude). 23
- Quadro 2 – Números de cromossomos ($2n$) previamente descritos para as espécies e número de cromossomos ($2n$) encontrado nos acessos analisados 27
- Quadro 3 – Quadro 3 - Associações cromossômicas observadas na diacinese nos acessos de *Paspalum* analisados e média por célula 29
- Quadro 4 – Número de células analisadas e percentagem de células com anormalidades meióticas observadas em 18 acessos de *Paspalum*, em cada fase da meiose 32

LISTA DE FIGURAS

<p>Figura 1 – Meiócitos em diacinese em espécies de <i>Paspalum</i> com diferentes números cromossômicos. a) <i>Paspalum mandiocanum</i> (BRA-021377, $2n = 4x = 40$). b) <i>Paspalum conspersum</i> (BRA-022748, $2n = 5x = 50$). c) <i>Paspalum</i> sp. (BRA-022781, $2n = 6x = 60$)</p>	25
<p>Figura 2 – Meiócitos de <i>Paspalum notatum</i> (BRA-023566) em anáfase I exibindo $2n = 4x = 40$</p>	25
<p>Figura 3 – Associações cromossômica sem diacinese em espécies tetraplóides de <i>Paspalum</i>. a) <i>Paspalum mandiocanum</i> (BRA-021377) apresentando 20 II. b) <i>Paspalum limbatum</i> (BRA-022985) com 18 II + 1 IV. c) <i>Paspalum limbatum</i> (BRA-022985) com 14 II + 3 IV. d) <i>Paspalum malacophyllum</i> (BRA-023540) apresentando 10 II + 5 IV</p>	28
<p>Figura 4 – Meiose normal em acessos tetraplóides de <i>Paspalum</i> ($2n = 4x = 40$). a, b, c, d, e f) <i>Paspalum mandiocanum</i> (BRA-021377). g, h) <i>Paspalum regnellii</i> (BRA-009890). i) <i>Paspalum conspersum</i> (BRA-012823)</p>	31
<p>Figura 5 – Anormalidades meióticas encontradas em acessos tetraplóides do gênero <i>Paspalum</i>.</p>	33
<p>Figura 6 – Meiose normal em acesso hexaplóide de <i>Paspalum</i> sp. (BRA-022781, $2n = 6x = 60$)</p>	34
<p>Figura 7 – Figura 7- Aspectos da microsporogênese no acesso pentaplóide de <i>Paspalum conspersum</i> (BRA-022748). a) Meiócito em diacinese com 50 univalentes. b) Meiócito com diacinese tardia com 50 univalentes. c) Meiócito em metáfase mostrando um genoma congregado na placa metafásica (40 univalentes) e o outro com univalentes dispersos (setas). d) Metáfase com ambos os genomas congregados na placa. e) Metáfase com um genoma disposto numa pequena placa metafásica (seta). f) Anáfase normal. g) Telófase normal. h) Citocinese pós-telófase. i) Díade com dois micrósporos $2n$.....</p>	36

Figura 8 – Aspectos da microsporogênese no acesso pentaplóide de *Paspalum* sp. (BRA-012921). a) Meiócitos em diacinese mostrando 50 cromossomos univalentes. b) Metáfase normal, com ambos os genomas congregados na placa. c) Meiócitos em metáfase mostrando os genomas espalhados. d) Anáfase normal. e) Telófase normal. f) Díade com dois micrósporos $2n$ 37

RESUMO

JANKE, Lilian, M. Sc. Universidade Estadual de Maringá, fevereiro de 2013. **Caracterização citogenética de acessos de *Paspalum* (Poaceae) com potencial para seleção direta de cultivares.** Professora Orientadora: Maria Suely Pagliarini. Professores Conselheiros: Maria Cláudia Colla Ruvolo Takasusuki e Claudete Aparecida Mangolin.

O gênero *Paspalum* compreende aproximadamente 400 espécies distribuídas em regiões tropicais e subtropicais da América. Um grande número de espécies fornece excelente forragem em pastagens nativas da América do Sul. Neste gênero, a maior parte das espécies é poliplóide e a poliploidia está frequentemente ligada à apomixia. Este tipo de citologia complica os programas de melhoramento, uma vez que estas espécies só podem ser utilizadas como doadoras de pólen. Nos últimos anos, várias excursões de coletas de germoplasma foram organizadas pela Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, com o propósito de estabelecer uma coleção base para este gênero. Parte desta coleção está sendo mantida na Embrapa Pecuária Sudeste, situada em São Carlos, São Paulo, Brasil. Este germoplasma está sendo usado como fonte de variabilidade genética para os programas de desenvolvimento de novas cultivares para diferentes usos. Após alguns anos de seleção para características agrônômicas, 20 acessos de diferentes espécies foram selecionados para estudos voltados à formação de novas cultivares. Entre estes estudos são incluídos os estudos citogenéticos. Nesta etapa, 18 acessos, pertencentes a 10 espécies, foram analisados pela metodologia convencional para se obter dados sobre o número de cromossomos, nível de ploidia e comportamento meiótico. Dentre os acessos analisados, 14 mostraram-se tetraplóides ($2n = 4x = 40$), dois pentaplóides ($2n = 5x = 50$) e dois hexaplóides ($2n = 6x = 60$). Entre as espécies analisadas, duas (*P. conspersum* e *Paspalum mandiocanum*) tiveram seu número de cromossomos descrito pela primeira vez, tendo sido encontrado tetraploidia e pentaploidia em *P. conspersum*. Para as outras espécies, o número de cromossomos encontrado foi coincidente com a literatura. Entre os 14 acessos tetraplóides analisados, menos de 30% apresentaram tétrades anormais e a maioria dos acessos apresentou um comportamento meiótico bastante regular. Nos dois acessos hexaplóides, a meiose foi regular, com cromossomos pareando-se em bivalentes em diacinese. Nos dois acessos

pentaplóides (*P. conspersum* e *Paspalum* sp.) os cromossomos permaneceram como univalentes e, após apenas uma divisão meiótica, formaram gametas não reduzidos. Embora apomíticas, plantas poliplóides demandam gametas viáveis para fertilizar o núcleo secundário do saco embrionário para garantir a formação do endosperma e a produção de sementes cheias. Assim, uma elevada produção de sementes está diretamente ligada à estabilidade meiótica. Os acessos tetraplóides e hexaplóides analisados são fortes candidatos para originar novas cultivares. Embora sejam fonte de gametas $2n$, os acessos pentaplóides de *P. conspersum* e *Paspalum* sp. não deve ser utilizados até que mais estudos mostrem a origem da assinapse.

Palavras-chave: Microsporogênese; gramínea; meiose; número de cromossomos; melhoramento genético.

ABSTRACT

JANKE, Lilian, M. Sc. Universidade Estadual de Maringá. February, 2013. **Cytogenetic characterization of *Paspalum* (Poaceae) accessions with potential for direct cultivar selection.** Adviser: Maria Suely Pagliarini. Committee Members: Maria Claudia Colla Ruvolo Takasusuki and Claudete Aparecida Mangolin.

The genus *Paspalum* comprises about 400 species distributed in the tropical and subtropical regions of the Americas. A number of species furnishes native pastures of quality in the South America. In the genus, most of species are polyploid and polyploidy is related to apomixis that compromises the breeding purposes because apomictic plants could be used only as pollen donors in crosses. In the last years, several germplasm collection trips were organized by Embrapa Genetic Resources and Biotechnology aiming to establish an wide basic collection for the genus. Part of this collection is stored at Embrapa Cattle-Southeast (CPPSE) located in São Carlos, SP, Brazil. This germplasm is used as source of genetic variability for breeding programs to obtain cultivars for different purposes. After several years of selection for agronomic traits, 20 accessions of different species were selected for new studies to create new cultivars. Among them, cytogenetic studies were included. Eighteen accessions of 10 species were analyzed by conventional methodology for the determination of their chromosome numbers and ploidy level, and the characterization of their meiotic behavior. It was found that 14 accessions were tetraploid ($2n = 4x = 40$); two pentaploids ($2n = 5x = 50$) and two hexaploids ($2n = 6x = 60$). Among the analyzed species, two (*P. conspersum* e *P. mandiocanum*) had the chromosome number reported for the first time. Tetraploidy and pentaploidy were described in *P. conspersum*. For the other species, the chromosome numbers recorded agree with the previous reports. Among the 14 tetraploid accessions, less then 30% of tetrads were abnormal, and in the majority of accessions the meiotic behavior was quite regular. In the hexaploid accessions, the meiosis was regular with chromosomes pairing as bivalents. In the two pentaploid accessions of *P. conspersum* and *Paspalum* sp., the chromosomes showed complete asynapsis and after a single meiotic division, unreduced gametes were formed. Although apomictics, polyploid plants demand viable gametes to fertilize the secondary nucleus of the embryo sac to ensure the endosperm formation and the formation of viable seeds. Thus, high seed production is related to meiotic stability.

The tetraploid and hexaploid accessions analyzed are candidates to create new cultivars. Although pentaploid accessions of *P. conspersum* and *Paspalum* sp are source of 2n gametes, they should not be used until more studies elucidate the origin of assynapsis.

Key words: Microsporogenesis; chromosome number; forage grass; meiosis; breeding.

1. INTRODUÇÃO

A falta de alimentação adequada do gado é um dos principais fatores limitantes à produtividade pecuária no continente sul-americano. O interesse nas pesquisas sobre plantas forrageiras e a importância em selecionar novas cultivares mais produtivas tem aumentado de maneira considerável, pois a pastagem é o alimento mais abundante e de menor custo financeiro nessas regiões. Pesquisas têm sido implementadas para identificar gêneros, espécies e ecótipos de plantas forrageiras, que sejam melhor adaptadas às condições dos diversos ecossistemas sul-americanos. O Brasil possui escassez de forragem adequada para os diferentes ecossistemas do país. Mais de 70 milhões de hectares na região Central do Brasil são ocupados por *Urochloa* (syn. *Brachiaria*) *brizantha* cv. Marandu e *Urochloa decumbens* cv. Basilisk, uma gramínea nativa das savanas africanas, introduzida no Brasil em 1960. O número restrito de variedades tem preocupado pecuaristas e melhoristas frente à vulnerabilidade genética (Pagliarini et al., 2001).

A progressiva procura por novas forrageiras, associada à importância de pastagens naturais brasileiras, determinou um crescente interesse na utilização do gênero *Paspalum*. Em 1992, o Centro Nacional de Recursos Genéticos (Cenargen/Embrapa) já possuía um banco de germoplasma disponível com uma coleção de aproximadamente 1.500 acessos registrados de diferentes espécies de *Paspalum*. Atendendo à necessidade operacional de distribuição de bancos de germoplasma entre várias unidades de investigação do país, o Cenargen alocou parte de sua coleção para a Embrapa Pecuária Sudeste, localizada em São Carlos, estado de São Paulo, Brasil (Takayama et al., 1998).

O gênero *Paspalum*, uma das gramíneas mais importantes da tribo Paniceae, compreende cerca de 400 espécies, sendo 220 nativas do Brasil (Valls, 1994). Esse gênero engloba o maior número de espécies com potencial forrageiro entre os gêneros de gramíneas brasileiras. Muitas espécies são ecologicamente dominantes em diversas formações campestres, como pântanos, savanas e pradarias; também são encontradas espécies ruderais e de bosques, em dunas costeiras e habitats halófilos ou alagados (Zuloaga; Morrone, 2005). Estas espécies, sendo nativas de nossos ecossistemas, apresentam menor risco de provocar algum desequilíbrio ecológico, quando comparadas com espécies exóticas. A grande variabilidade genética disponível favorece projetos de melhoramento visando à obtenção de

cultivares mais adaptadas a determinados nichos ecológicos (Batista, Regitano Neto, 2000).

A importância da caracterização citogenética na escolha de acessos para lançamento de novas cultivares é justificada pela predominância de acessos poliplóides no gênero *Paspalum* (Freitas et al., 1997; Adamowski et al., 2000; 2005; Pagliarini et al., 2001). Embora a poliploidia esteja relacionada com a apomixia, esta é do tipo pseudogâmica, ou seja, há necessidade de gametas viáveis para a fertilização do núcleo secundário do saco embrionário para que ocorra o desenvolvimento do endosperma da semente (Dall' Agnol, Schifino-Wittmann, 2005). Os acessos poliplóides apresentam grande quantidade de anormalidades meióticas que comprometem sobremaneira a viabilidade polínica, resultando, conseqüentemente, na produção de poucas sementes ou de sementes inviáveis. Assim, o conhecimento do comportamento meiótico é essencial para os pesquisadores escolherem as melhores cultivares para futuros lançamentos.

A grande maioria das cultivares de espécies forrageiras em uso no país foi obtida por meio da seleção, a partir da variabilidade genética natural existente. Daí, então, a importância de uma análise criteriosa da meiose dos acessos de *Paspalum*, pois, como já citado, acessos desse gênero apresentam muitas anormalidades meióticas devido à poliploidia. Acessos que apresentam grande quantidade de anormalidades meióticas não irão produzir grande quantidade de sementes, o que pode comprometer o futuro da cultivar. Sendo assim, cultivares só terão sucesso se produzirem uma grande quantidade de sementes para o estabelecimento de novas pastagens. Como pré-requisito básico ao programa de melhoramento, é necessário que se desenvolvam estudos citogenéticos que possibilitem verificar o comportamento meiótico e eventuais anormalidades presentes nos acessos pré-selecionados para o ensaio de novas cultivares.

O objetivo do presente estudo foi avaliar o comportamento meiótico de 18 acessos de diferentes espécies de *Paspalum*, pré-selecionados ao longo dos anos pelos melhoristas da Embrapa Pecuária do Sudeste, para avaliação conjunta do potencial de produção de novas cultivares, diretamente, a partir da variabilidade genética natural existente.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. As forrageiras no sistema de produção

O Brasil destaca-se no cenário mundial como o maior produtor de carne bovina. Um dos fatores que contribui para isso é a imensa área coberta por espécies forrageiras (Barros et al., 2011). De acordo com dados do IBGE (2006), o rebanho brasileiro teve um crescimento de 12,1% em relação ao Censo Agropecuário de 1996. O estado do Pará foi o que apresentou o maior crescimento relativo do rebanho bovino no período 1996-2006, e o Rio Grande do Sul a maior redução (-15,4%). O estado do Amapá foi o único da Região Norte a apresentar redução do efetivo bovino. Na Região Nordeste, os efetivos estaduais apresentaram redução, com exceção apenas do Maranhão e da Bahia, que apresentam os dois maiores rebanhos da região. A média da região só foi positiva graças ao aumento de 44,3% no rebanho do Maranhão, que cresceu 1,7 milhões de cabeças nestes dez anos.

Os maiores aumentos dos efetivos bovinos entre os censos foram nas Regiões Norte (+81,4%) e Centro-Oeste (+13,3%). As reduções do número de estabelecimentos com bovinos e dos rebanhos do Sul e do Sudeste mostram que a bovinocultura deslocou-se do Sul para o Norte do País, destacando-se, no período, o crescimento dos rebanhos do Pará, Rondônia, Acre e Mato Grosso. Nestas três Unidades da Federação da Região Norte o rebanho mais que dobrou, enquanto no Mato Grosso o aumento foi de 37,2%. Os dados indicam um acréscimo de 18,1 milhões de cabeças em relação a 1996 nestes quatro estados e um aumento total de 20,8 milhões de cabeças nas Regiões Norte e Centro-Oeste. Por outro lado, o Rio Grande do Sul teve seu rebanho reduzido em 2,0 milhões de cabeças e São Paulo em 1,9 milhões de cabeças (IBGE, 2006).

A produtividade da bovinocultura de corte brasileira foi estimulada pelo crescimento e estruturação da indústria frigorífica nacional e uma maior participação nos mercados externos da carne brasileira após o Censo Agropecuário 1995-1996, em função da estabilização econômica brasileira com o Plano Real em 1994. Em 1996, o Brasil exportou 46.656 toneladas de carne bovina e exportou 1.225.413 de toneladas em 2006 (IBGE, 2006).

Estima-se que, no Brasil, haja cerca de 170 milhões de hectares de pastagens, sendo 100 milhões de pastagens cultivadas e 70 milhões de pastagens

naturais (IBGE, 2006). A produção nacional de carne e leite é baseada quase que exclusivamente em pastagens de gramíneas e leguminosas forrageiras. Devido à importância da pecuária para a economia brasileira, o cultivo de plantas forrageiras assume papel relevante para a cadeia produtiva de carne e leite (Fonseca et al., 2011).

De acordo com Gomes (2001), a produção de carne e leite aumentou no Brasil nos últimos anos, como resultado da incorporação de novas tecnologias ao sistema de produção, incluindo a utilização de forrageiras mais responsivas em sistemas intensivos de produção, lançadas pelos centros de pesquisa (Martuscello et al., 2007).

2.2. O uso de *Paspalum* em pastagens cultivadas

As pesquisas com plantas forrageiras e a importância de se conhecer novas variedades mais produtivas têm aumentado de maneira considerável no Brasil. Os esforços têm se tornado mais significativos para identificar gêneros, espécies, cultivares e ecótipos de plantas forrageiras melhor adaptadas às condições dos diferentes ecossistemas do país. Esta atividade vinha sendo realizada de modo a estimular as coletas e intercâmbios de germoplasma exóticos, principalmente do continente africano (gêneros *Urochloa*, syn. *Brachiaria* e *Megathyrsus*, syn. *Panicum*), e menor ênfase era dada aos gêneros e espécies nativas, tais como as pertencentes ao gênero *Paspalum*.

É notória a importância de forrageiras do gênero *Paspalum* na formação de pastagens cultivadas, sendo a América do Sul o centro de origem da maioria das espécies desse gênero. A variabilidade genética disponível facilita os programas de melhoramento na busca de cultivares mais produtivas e de melhor valor nutritivo (Cosenza, 1981). Por se tratar de espécies nativas do país, os riscos ecológicos de suas eventuais utilizações como pastagens cultivadas são menores que aqueles associados ao uso de espécies exóticas.

Como importante recurso forrageiro, Carámbula (2002) destaca as seguintes características para o gênero *Paspalum*: resistência ao pisoteio e pastoreio, quando em solo com boa fertilidade; resistência à estiagem e ao excesso de água; e capacidade de rebrotar vigorosamente após períodos de secas em respostas às chuvas, graças ao seu sistema radicular extenso.

Segundo estudos realizados por Barreto (1974), espécies pertencentes aos grupos Dilatata, Notata, Livida e Plicatula apresentaram as melhores características agronômicas. Em geral, são espécies produtoras de forragem tenra, succulenta e muito apreciada pelos animais. As espécies do gênero se destacam pela maior resistência a geadas, produção e qualidade de forragem, quando comparados a outras gramíneas nativas (Batista e Reginato Neto, 2000).

A análise da diversidade de *Paspalum* tem recebido atenção especial (Valls, 2005). Algumas espécies, como *P. atratum* Swallen e *P. notatum* Flüge, têm permitido o lançamento de cultivares. *Paspalum atratum* cv. Pojuca apresenta excelente adaptação em áreas alagadiças, exige pequena fertilidade do solo, oferece boa produção de forragem e é bem aceita por bovinos. Também possui excelente velocidade e vigor na rebrota, sendo pouco atacado por pragas e doenças. Além disso, possui grande produção de sementes e tolerância ao fogo (Cidade, 2011). A grama forquilha (*P. notatum*) é uma gramínea perene, muito resistente ao pisoteio, que vegeta bem em solos mais secos, arenosos e relativamente pobres em nutrientes. Esta espécie é considerada boa para pastejo, com adaptação na maioria dos campos do Rio Grande do Sul (Barreto, 1963).

Algumas espécies de *Paspalum*, tais como *P. dilatatum* (Venuto et al., 2003), *P. simplex* (Urbani et al., 2002), *P. compressifolium* (Quarín et al., 1996), *P. plicatulum* (Evers, Burson, 2004), *P. nicorae* (Evers, Burson, 2004), *P. guenoarum* (Evers, Burson, 2004) e *P. notatum* (Tischler, Burson, 1995), constituem-se em excelentes pastagens cultivadas para o sistema de produção animal em vários países, incluindo Brasil, Argentina, Tailândia, Austrália, Nova Zelândia e Estados Unidos.

2.3. Importância ecológica

O potencial de espécies exóticas de alterar os sistemas naturais é imenso, tanto que as plantas invasoras são hoje a segunda maior ameaça mundial à biodiversidade, perdendo somente para a destruição de habitats pela exploração humana direta. Os processos de invasão são particularmente graves porque as plantas exóticas invasoras tendem a ocupar o espaço das nativas. As principais consequências são a perda da biodiversidade e a modificação dos ciclos e

características naturais dos ecossistemas atingidos, a alteração fisionômica da paisagem natural, com consequências econômicas vultosas (Ziller, 2001).

A importância do gênero *Paspalum* vem sendo evidenciada graças à sua adaptabilidade aos diferentes ecossistemas e à grande diversidade existente, principalmente no Sul do Continente Americano (Chase, 1937; Burton, 1945; Burton). É importante destacar que o número de acessos de *Paspalum* introduzidos de outros países é relativamente pequeno. De modo geral, a origem primária de *Paspalum* está situada no Brasil ou países vizinhos (Burton, 1967). Estas espécies, sendo nativas de nossos ecossistemas, apresentam menor risco de provocar algum desequilíbrio ecológico, quando comparadas com espécies exóticas (Batista, Regitano Neto, 2000).

Segundo Prestes et al. (1976), o gênero *Paspalum* apresenta papel relevante na conservação do solo, principalmente em zonas litorâneas. Algumas espécies são importantes na proteção de solos arenosos e utilizadas na fabricação de papel. Além disso, suas sementes servem de alimento para um grande número de pássaros. Levando estes aspectos em consideração, a Embrapa Pecuária Sudeste (São Carlos, SP) desenvolve um projeto com espécies de gramíneas do gênero *Paspalum*, com o objetivo de desenvolver cultivares para serem utilizadas em estabilização de encostas, principalmente em estradas e rodovias, como gramados e áreas de recreação.

Diversas pesquisas já demonstraram os benefícios de um gramado para o meio ambiente. Um gramado bem mantido proporciona um local confortável e seguro para diversão e prática de esportes, libera oxigênio, absorve grande quantidade de CO₂ da atmosfera e controla a poluição do solo. Outro efeito favorável dos gramados para o meio ambiente é o controle da erosão do solo, pois são seis vezes mais efetivos em absorver a água da chuva que uma lavoura de trigo e quatro vezes mais que uma lavoura destinada à obtenção de feno (Beard, 1985).

2.4. Taxonomia, origem e distribuição do gênero *Paspalum*

O gênero *Paspalum* está inserido na tribo Paniceae, subfamília Panicoideae e família Gramineae ou Poaceae (Parodi, 1961).

Esse gênero foi criado por Linnaeus, em 1759, com base em quatro espécies: *Paspalum dimidiatum* Linnaeus, *P. virgatum* Linnaeus, *P. paniculatum*

Linnaeus e *P. distichum* Linnaeus. Após a publicação do gênero, novas espécies foram descritas, revelando uma grande diversidade morfológica. Em 1929, Agnes Chase dividiu as espécies do gênero que ocorriam na América do Norte em grupos baseados em características exomorfológicas (hábito, tipo de inflorescência, forma e dimensão das espiguetas, indumento e largura das lâminas). Posteriormente, estes grupos informais foram utilizados por agrostologistas do mundo inteiro, com adição de novos grupos e/ou com uma adaptação dos grupos para as floras regionais. A classificação proposta por Chase (1929) é a mais aceita e originalmente compreende dois subgêneros (*Ceresia* e *Paspalum*) e 25 grupos informais (Canto-Dorow, 1993; Souza-Chies et al., 2006).

As espécies do gênero *Paspalum* são quase na sua totalidade de origem americana, destacando o Brasil, Paraguai, Uruguai e norte da Argentina. O gênero possui cerca de 300 (Barreto, 1974) a 400 espécies (Chase, 1929). De acordo com Batista e Regitano Neto (2000), a grande maioria das espécies conhecidas de *Paspalum* ocorre no Brasil e fazem parte das mais variadas formações vegetais, em diferentes condições ecológicas.

2.5. Coletas e bancos de germoplasma

Segundo Moraes (1987), a partir de 1984, a Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia obteve aprovação e patrocínio do Comitê Internacional para Recursos Genéticos Vegetais (IBPGR) para o projeto de coleta de germoplasma de espécies forrageiras no Brasil subtropical, estimulando, a partir de então, os estudos de germoplasma do gênero *Paspalum*. Para a execução deste projeto foi postulada a participação cooperativa das entidades regionais envolvidas na pesquisa com forrageiras e pastagens.

No presente trabalho, foi possível o enriquecimento da variabilidade genética disponível para a pesquisa, a sua conservação para o futuro e a colocação da variabilidade obtida à disposição de melhoristas e demais interessados, destacando-se, em especial, a ênfase dada às espécies nativas do gênero (Obeid, Pereira, 2011). Inúmeras coletas foram feitas na América do Sul, resultando em cerca de 1500 acessos (Valls, 1992), distribuídos a vários centros de pesquisas do país e ao Instituto de Botânica de Corrientes (Ibone, Argentina). Em 1992, o Cenargen/Embrapa tinha mais de 1500 acessos coletados de *Paspalum*,

posteriormente distribuídos a vários centros de pesquisa do país, entre estes a Embrapa Pecuária Sudeste, localizada em São Carlos, São Paulo (Obeid, Pereira, 2011). O banco de germoplasma da Embrapa Pecuária Sudeste possui 310 exemplares de acessos *Paspalum* de 15 espécies diferentes. Cerca de 187 desses acessos já tiveram sua meiose analisada.

Os acessos foram coletados por meio de partes vegetativas (mudas ou estolões). O acesso recebido pelo banco ativo passa por período de adaptação em casa de vegetação, para estimular o desenvolvimento, com controle ambiental de temperatura, água e luminosidade. De acordo com seu desenvolvimento vegetativo, são feitas repicagens e as mudas são colocadas em telado (sombrite), com redução de luminosidade de 50%, onde são realizadas outras multiplicações. Com número mínimo de 50 por acesso, as mudas são levadas ao ambiente natural, com irrigação suplementar, para aclimatação e a realização das últimas multiplicações. Atingindo o número de 130 por acesso, as mudas são levadas para plantio a campo em época adequada (novembro a janeiro), para realização da caracterização e da avaliação desses acessos (Batista, Regitano-Neto, 2000).

O banco ativo de germoplasma de espécies do gênero *Paspalum* tem como objetivo a preservação, a caracterização e a avaliação de recursos genéticos já coletados, bem como estimular novas coletas e intercâmbios de germoplasma, para preservar sua integridade genética e colocá-lo à disposição de melhoristas de plantas forrageiras (Batista, 2005). Desta maneira, esse germoplasma poderá ser seguramente utilizado na obtenção de novas cultivares, mais produtivas e adaptadas aos diferentes ecossistemas.

Segundo Valls (1987), a busca por germoplasma de *Paspalum* não é uma preocupação recente, vários trabalhos na década de 1930 já registravam a qualidade forrageira das espécies deste gênero.

2.6. Aspectos citogenéticos e reprodutivos do gênero *Paspalum*

A maioria das espécies de *Paspalum* tem números cromossômicos múltiplos de 10. Relatos excepcionais incluem: $x = 6$ no complexo *P. alium* Chase – *P. hexastachyum* Parodi (Quarín, 1974) e $x = 9$ em *P. contractum* Pilger (Quarín, 1974; Davidse, Pohl, 1972). Peñaloza et al. (2008) descreveram número de cromossomos

$2n = 18$ para *P. reduncum*, *P. filgueirasii* $2n = 24$, *P. ammodes* ($2n = 36$) e *P. burmanii* ($2n = 48$).

Um dos mecanismos envolvido na evolução de *Paspalum* é a poliploidia, o que explica a grande diversidade apresentada pelo gênero. Esse mecanismo já foi evidenciado em aproximadamente 80% das espécies, a metade das quais é tetraplóide e de reprodução apomítica (Quarín, 1992). *Paspalum* apresenta um sistema reprodutivo complexo, composto por espécies com raças diplóides de reprodução sexuada e poliplóides sexuais ou apomíticos (Quarín, 1992), ocorrendo citótipos triplóides (Quarín; Lombardo, 1986) até hexaplóides ($2n = 6x = 60$) (Burton, 1940).

Os poliplóides são classificados em autopoliplóides, originados pela duplicação de um mesmo genoma, e alopoliplóides, originados pela duplicação de genomas diferentes, normalmente após um evento de hibridação. Há diferentes consequências genéticas e citogenéticas decorrentes dos diversos tipos de poliploidização. Num autopoliplóide, por haver cópias iguais de um mesmo genoma, espera-se o pareamento cromossômico em multivalentes e herança polissômica; num alopoliplóide, a existência de genomas diferentes levaria a formação de apenas bivalentes intragenômicos e herança dissômica (Sybenga, 1992). Devido à ambiguidade entre as classes de poliplóides, uma terceira classe tem sido proposta, os poliplóides segmentares (Stebbins, 1971), originados pela duplicação dos genomas de espécies suficientemente próximas para apresentarem certa homeologia cromossômica. De acordo com o mesmo autor, estas categorias nem sempre são claramente definidas, mas são úteis em estudos evolutivos.

A condição poliplóide dos acessos de *Paspalum* é claramente evidenciada nos tipos de associações cromossômicas múltiplas observadas na diacinese em inúmeras espécies (Fernandes et al., 1971; 1974; Quarín et al., 1996; Burson, 1997; Freitas et al., 1997; Takayama et al., 1998). Por meio das associações cromossômicas observadas em diacinese, é possível inferir a origem do conjunto genômico analisado. Em tetraplóides, por exemplo, a presença de associações tetravalentes em diacinese indica autopoliploidia, enquanto a ausência ou baixa frequência deste tipo de associação sugere alopoliploidia (Freitas et al., 1997).

Acessos poliplóides de *Paspalum* apresentam, em geral, elevada frequência de anormalidades meióticas, relacionadas diretamente ao nível de ploidia, devido à

apomixia (Takayama et al., 1988; Adamowski et al., 2000, 2005; Pagliarini et al., 2001).

2.7. Aspectos da microsporogênese em acessos poliplóides de *Paspalum*

A meiose caracteriza-se pela ocorrência de uma série de eventos sequenciais de elevada complexidade mecânica e bioquímica. Durante a meiose, os pares cromossômicos, conhecidos como cromossomos homólogos, trocam partes entre si, formando novas combinações genéticas antes de serem divididos em conjuntos únicos. Este processo faz com que cada célula haplóide receba uma mistura de genes dos dois genomas parentais da célula ancestral. Estes eventos geram variabilidade genética a cada geração, dando maior flexibilidade evolutiva aos organismos. A meiose é de grande importância nas análises citogenéticas, uma vez que revela características e comportamentos cromossômicos visualizados somente neste tipo de divisão celular. A variabilidade dos gametas e a fertilidade do grão de pólen dependem da regularidade e eficiência desse processo, de forma que, se ocorrerem irregularidades durante a meiose, estas poderão levar à formação de micrósporos anormais que apresentarão problemas de fertilidade do pólen (Pagliarini et al., 2000).

De um modo geral, em *Paspalum*, plantas diplóides têm meiose normal, levando à formação de gametas viáveis. Em plantas poliplóides, a associação irregular dos cromossomos na prófase I pode levar à formação de gametas aneuplóides, gerados a partir da perda de cromossomos na forma de micronúcleos durante as duas divisões meióticas. Ascensões precoces em metáfase I e II, cromossomos retardatários em anáfase I e II, micronúcleos em telófase I, prófase II, telófase II e tétrades são anormalidades frequentemente relatadas em espécies de *Paspalum* (Freitas et al., 1997; Adamowski et al., 1998, 2000, 2005; Pagliarini et al., 2001).

Além das anormalidades típicas da poliploidia, outras anormalidades meióticas têm sido encontradas em vários acessos e comprometem sobremaneira a fertilidade do pólen. Aderência cromossômica, resultando em núcleos picnóticos, seguidos por degeneração cromatínica levaram à esterilidade do pólen (Freitas et al., 1997; Pagliarini et al., 2000).

Em análises realizadas em *Paspalum regnellii* (acesso BRA-019186), Pagliarini et al. (1998) mostraram que as fibras do fuso se degeneraram ao final da metáfase I. A segregação cromossômica não ocorreu e os bivalentes ficaram espalhados aleatoriamente no citoplasma. Os bivalentes deram origem a micronúcleos em telófase I, com uma grande variação no número e tamanho entre as células. Com a ausência da formação do fuso durante a meiose II, metáfase e anáfase II não foram observadas. A segunda citocinese ocorreu em prófase II, imediatamente após a ocorrência da primeira. O produto final da meiose foi completamente anormal, com a predominância de políades com micrósporos de diferentes tamanhos, que resultaram em grãos de pólen abortivos. Todos os microsporócitos apresentaram essa anormalidade, o que causou esterilidade total.

Ausência de citocinese também tem sido relatada no gênero *Paspalum*. Em 112 acessos de *Paspalum* analisados por Pagliarini et al. (1999), 52 acessos apresentaram falta de citocinese na primeira e na segunda divisão meiótica, levando assim à formação de gametas $2n$ em frequências variadas.

Adamowski et al. (1998) relatam a ocorrência de eliminação dos cromossomos durante a microsporogênese em um acesso brasileiro de *Paspalum subciliatum*. O acesso tetraplóide ($2n = 4x = 40$) apresentou meiose normal até a diacinese, com 20 bivalentes regularmente distribuídos. Na metáfase I, a meiose foi bastante peculiar, enquanto os dez bivalentes foram agrupados na placa equatorial e os outros dez ficaram dispersos no citoplasma. Na anáfase I, os cromossomos mostraram habilidades diferentes para migrar para os pólos. Enquanto um genoma atingiu os pólos em telófase I, o genoma retardatário em metáfase ou anáfase formou núcleos extras. Na segunda divisão, o comportamento foi o mesmo. Esses resultados mostram assincronia no ciclo celular, especialmente em algumas fases meióticas.

2.8. Características das espécies de *Paspalum* analisadas no presente estudo

2.8.1. *Paspalum mandiocanum* Trin.

Paspalum mandiocanum é nativo das partes subtropicais da América do Sul, incluindo o sul do Brasil (Rio Grande do Sul, Goiás, Minas Gerais, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro e Santa Catarina), o norte da Argentina (Tucumán, Corrientes

e Misiones), o Paraguai e o Uruguai (MBG, 2009). Também foi registrado em pelo menos uma ocasião na Bolívia e no Peru (MBG, 2009). Esta espécie também foi introduzida nos Estados Unidos (Georgia), Austrália, Papua, Nova Guiné e Indonésia para fins forrageiros (EPA, 2009; GBIF, 2009; MBG, 2009). Sugere-se que *P. mandiocanum* seja mais adaptada a regiões subtropicais, mas pode se estender para as margens tropicais e áreas de temperatura amena.

Climaticamente, *P. mandiocanum* prefere áreas subtropicais onde as chuvas anuais ultrapassam de 1000 mm. Essa espécie cresce muito bem em ambientes abertos, sem sombras locais, tais como pastagens (campos abertos), estradas, clareiras e margens, mas pode facilmente se adaptar em sombra profunda, tais como áreas sob copa de florestas (EPA, 2009).

Paspalum mandiocanum compreende duas variedades, *P. Mandiocanum*, variedade *mandiocanum*; e *P. Mandiocanum*, variedade *subaequiglume*. Os números de cromossomos são $2n= 50$, para a variedade *mandiocanum*, e $2n = 60$ para a variedade *subaequiglume* (Pozzobon et al., 2008).

2.8.2. *Paspalum malacophyllum* Trin.

A espécie *P. malacophyllum*, introduzida da Argentina tem recebido atenção considerável (Burton, 1940). *Paspalum malacophyllum* é de estação quente e nativa da América do Sul. A sua área de distribuição se estende da Argentina ao México, geralmente em savanas das terras altas e em penhascos de até 140 m (Chase, 1929). Foi introduzida pela primeira vez nos Estados Unidos, em 1921, e recebeu o nome o comum de "*Paspalum nervuras*" devido às suas sementes com aparência estriadas. A espécie foi avaliada como forrageira em vários locais do sul dos Estados Unidos e os resultados preliminares indicaram que esta espécie tem potencial para o feno e para o pasto e que produzia bastante sementes (Burton, 1940). Outros testes revelaram que esta forrageira não apresentava resistência à desfoliação e aquela boa gestão seria necessário para a grama persistir no pasto.

O número de cromossomos de $2n = 2x = 20$, $2n = 4x = 40$ e $2n = 6x = 60$ tem sido relatado para esta espécie, sendo os tetraplóides mais comuns (Burton, 1940; Gould 1975; Honfi et al., 1990; Burson, Hussey, 1998; Pozzobon et al., 2000; Pagliarini et al., 2001; Pozzobon et al., 2008). Relatos conflitantes existem na literatura a respeito do modo de reprodução de *P. malacophyllum*. Com base nos

estudos embriológicos, Bashaw et al. (1970) informaram que um acesso com 40 cromossomos era sexual.

Até pouco tempo, a quantidade de *P. malacophyllum* disponível nos Estados Unidos era limitado. Os dois acessos introduzidos em 1921 foram utilizados para maior parte da pesquisa relatada para esta espécie. Na década de 1980, acessos adicionais de *P. malacophyllum* foram introduzidos nos Estados Unidos pela National Plant Germoplasm System. A maior parte deste novo germoplasma foi coletado ao longo da encosta dos Andes, no noroeste da Argentina e sul da Bolívia (Burson, Hussey, 1998).

De acordo com Valls e Oliveira (2012), a distribuição geográfica de *P. malacophyllum* no Brasil se estende ao norte (Pará, Tocantins), Nordeste (Maranhão, Piauí, Ceará), Centro-Oeste (Mato Grosso, Goiás, Distrito Federal, Mato Grosso do Sul), Sudeste (Minas Gerais, São Paulo) e Sul (Paraná, Santa Catarina).

2.8.3. *Paspalum notatum* Flüge

De acordo com Burton (1948), *P. notatum* é uma gramínea nativa da América do Sul, sendo um importante componente das pastagens naturais do sul do Brasil, Argentina e Paraguai.

Paspalum notatum é uma das espécies mais bem conhecidas do grupo Notata, principalmente devido à sua importância econômica reconhecida mundialmente. Essa espécie é tradicionalmente cultivada como gramínea forrageira, a qual produz boa qualidade de forragem e resistência ao pastejo, pisoteio e fogo (Otero, 1961).

Segundo Maraschin (2001), *P. notatum* recebe denominações comuns como “Gramma-forquilha”, no Rio Grande do Sul; “Gramila blanca”, no Uruguai e Argentina; “Bahagrass”, nos Estados Unidos; “Cana-mazo”, em Cuba; “Gramabatatais e Grama-de-são-sebastião”, em São Paulo, o que indica sua importância e utilização. A sua propagação vegetativa inicialmente é lenta, estendendo os estolões, formando um denso gramado rasteiro, solidamente fixado ao solo, desenvolvendo uma estrutura de pastagem difícil de ser invadida por outras espécies e tendendo a ser dominante (Boldrini, 1993).

Inúmeros acessos de *P. notatum* têm sido incorporados a experimentos de cunho agrônomo devido ao valor forrageiro e à rapidez de estabelecimento de uma

densa cobertura de solo e assim há cultivares comerciais da espécie, algumas das quais pertencem à variedade *Saurae* (Valls, Pozzobon, 1987). Exemplos de cultivares de *P. notatum* cultivadas como forrageira na região Sul do Brasil são a Pensacola e Tifton 9, ambas provenientes de melhoramento norte americano.

Atualmente, são consideradas duas variedades para *P. notatum*. A forma mais comum encontrada para espécie é *P. notatum* var. *notatum*, tetraplóide e apomítica, e a variedade diplóide e sexual *P. notatum* var. *saurae* (Cidade, 2011). A ocorrência natural de plantas diplóides no Brasil é duvidosa (Valls, Pozzobon, 1987). Segundo Mislevy et al. (1993), esta espécie é originária da região nordeste e centro-leste da Argentina. É perene, de estação quente e apresenta a maior produção de forragem em temperaturas médias superiores a 15°C. Foi primeiramente encontrada na Argentina e a identificação desse diplóide sexual permitiu a introdução de variabilidade em *P. notatum* apomítico (Forbes et al., 1961). A cultivar Pensacola, oriunda de populações introduzidas acidentalmente nos Estados Unidos, advindas da Argentina, foi cultivada em grande escala no Rio Grande do Sul, principalmente na região do Planalto. De acordo com Barreto (1974), esta espécie merece ser comparada, sob o ponto de vista de produção e valor forrageiro, com os biótipos nativos, constituindo-se numa forrageira de excelente aceitação. Isto se deve à facilidade de estabelecimento da cultura, através de sementes, devido à forma de crescimento perfeitamente adaptada ao pastoreio e às inegáveis qualidades de aceitabilidade e valor forrageiro.

As informações técnicas sobre a Pensacola no Brasil são praticamente restritas à região sul do país, onde espécies desse gênero constituem a base da exploração no campo de rebanhos ovinos e bovinos. Entre essas características, destacam-se: tolerância a intenso e frequente pisoteio, baixa altura da planta, ausência de estruturas vegetais contundentes e ausência de princípios nutricionais não relatados (Haddad et al., 1999).

Prates (1997) comparou a produção e matéria seca de proteína bruta total, e de matéria seca de raízes e de resteva de dois biótipos de *P. notatum* com uma cultivar de *P. notatum*, variedade *Saurae*. Observou que os dois biótipos nativos foram superiores em todos os aspectos, exceto em produção de proteína.

Steiner (2005) comparou a produção de matéria seca da cultivar Pensacola, com dois ecótipos de grama-forquilha, André Rocha e Bagual. Segundo o autor,

confirmou-se melhor produção das cultivares nativas nos períodos de temperaturas mais elevadas (no Rio Grande do Sul, primavera-verão).

Além do valor agrônômico como forrageira, *P. notatum* é cultivada em gramados e na contenção de erosão, pois, uma vez estabelecida, ela é muito persistente, requer baixa fertilidade do solo, controla a proliferação de patógenos e mostra-se tolerante ao pisoteio (Gates et al., 2004). De acordo com os mesmos autores, esta espécie tem sido útil, historicamente, para melhorar os campos cultivados, com base na rotação de culturas. O cultivo de Pensacola durante a rotação de culturas nos Estados Unidos tem reduzido a incidência de doenças no cultivo de leguminosas forrageiras.

No Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul está em andamento um projeto amplo de melhoramento de *P. notatum*, incluindo avaliações morfológicas, moleculares e agronômicas (Balbinot, 2007).

2.8.4. *Paspalum atratum* Swallen

Paspalum atratum é uma gramínea forrageira tropical, perene e cespitosa, tetraplóide ($2n = 4x = 40$), de reprodução apomítica, distribuindo-se geograficamente desde a América Central até a Sul. No Brasil, ocorre nos estados do Amapá, Distrito Federal, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Roraima, São Paulo e Tocantins (Oliveira, 2004). Segundo o mesmo autor, esta espécie apresenta ampla variação morfológica, sendo morfológicamente relacionada a *P. plicatulum* e *P. lenticulare* Kunth.

A partir da coleta realizada pelo Dr. José Francisco Montenegro Valls em 1986 no município de Terrenos, estado do Mato Grosso do Sul, foram desenvolvidas cultivares forrageiras de *P. Atratum* do genótipo BRA-009610 no Brasil (cv. Pojuca), Argentina (cv. Cambá FCA), Tailândia (cv. Ubon) e Filipinas (cv. Terenos) (Oliveira, 2004). No Brasil, essa cultivar foi lançada em 2000, depois de várias avaliações pela Embrapa Cerrados, Embrapa Gado de Corte e Embrapa Pecuária Sudeste (Fernandes et al., 2002). Trata-se da primeira cultivar de gramínea nativa que foi avaliada, selecionada e recomendada para uso formal em pastagens na Região do Cerrado.

‘Pojuca’ em tupi-guarani significa área úmida, local onde esse capim demonstrou boa adaptação. Assim, para toda região do Cerrado, o capim Pojuca é uma excelente alternativa para plantio em áreas mal drenadas e de baixa fertilidade (Karia, Andrade, 2001). De acordo com os mesmos autores, o Capim Pojuca também tem excelente desempenho em solos bem drenados, podendo também ser indicado para essas condições em toda região do Cerrado, para a Amazônia, o Pantanal e solos de Cerrados de São Paulo. Nas condições da Região Central do Cerrado (sul de Goiás, centro de Tocantins e de Minas Gerais), onde a precipitação anual é menor que 1600 mm e a estação seca é mais longa, esse capim seca rapidamente no início do período seco, embora apresente rebrotação vigorosa e alta produção de forragem no período chuvoso.

O capim Pojuca apresenta excelente produção de forragem, grande velocidade de rebrotação, boa produção de sementes, boa aceitação por bovinos e equinos, teor de proteínas nas folhas entre 8% a 10%, média tolerância ao frio, resistência ao fogo, resistência à cigarrinha das pastagens, pouca exigência em fertilidade do solo, ótima capacidade de resposta a altos níveis de fertilidade e adaptação a solos úmidos (Karia, Andrade, 2001).

O valor comercial de *P. atratum* também foi bem constatado em outros países. Em 1995, a primeira cultivar foi lançada nos Estados Unidos com o sugestivo nome “Suerte”. Esta coleta foi atribuída ao Sr. Paul Rayman. Além da cultivar “Suerte”, esta coleta propiciou também o lançamento de “Higane” (Austrália) e “Pantaneiro” (Brasil).

As cultivares de *P. atratum* são altamente produtivas e produzem grande quantidade de sementes, o que torna o produtor auto-suficiente para ampliação e manutenção de pastagens (Oliveira, 2004).

2.8.5. *Paspalum wrightii* Hitchc. & Chase

De acordo com Valls e Oliveira (2012), os domínios fitogeográficos desta espécie é a Amazônia, Cerrado e o Pantanal. Seu tipo de vegetação são os campos de várzeas e vegetação aquáticas. Sua distribuição geográfica se estende ao Norte (Pará, Tocantins, Rondônia), Centro Oeste (Mato Grosso, Goiás e Mato Grosso do Sul).

Pozzobon e Valls (2003) relataram a grande frequência de *P. wrightii* nas áreas periodicamente inundadas do Pantanal – Matogrossense, nas drenagens do Rio Paraguaios estados do Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, e ao longo dos rios Xingu e Araguaia, que são drenados para a bacia Amazônica nos estados do Mato Grosso e Tocantins.

O biótipo arrozal é extremamente comum na Argentina, ocorrendo no Brasil nos estados do Mato Grosso do Sul e Rio Grande do Sul. Habita preferencialmente áreas úmidas ou sujeitas ao encharcamento. O biótipo arrozal é frequentemente associado à plantação de arroz, ocorrendo como invasora de cultura (Oliveira, 2004).

2.8.6. *Paspalum limbatum* Henrard

Paspalum limbatum é conhecido popularmente como “Capim Cuiabano”.

Segundo Oliveira (2004), *P. limbatum* ocorre na América Central e do Sul, tendo sido analisados materiais provenientes de Belize, Colômbia, Guatemala, Panamá, Venezuela e Paraguai. No Brasil, ocorre em todas as regiões e habita preferencialmente solo argiloso. Mais raramente, ocupa solo areno-argiloso ou arenoso e campo úmido, próximo ao carandazal ou próximo às veredas. É dominante em algumas formações campestres do Pantanal Mato-grossense e comum às margens de estradas e locais fortemente antrópicos.

2.8.7. *Paspalum plicatulum* Mitchx

Paspalum plicatulum, conhecido no Brasil como capim-coqueirinho, capim-felpudo e pasto-negro, é uma gramínea perene, tetraplóide ($2n = 4x = 40$) de reprodução apomítica, sendo ocasionalmente autoincompatível, sexual diplóide ($2n = 2x = 20$), tendo sido identificado ainda um biótipo hexaplóide ($2n = 2x = 60$) (Obeid, Pereira, 2010). De acordo com o mesmo os autores, *P. plicatulum* é nativo da América do Norte e da América do Sul (Uruguai, Paraguai, Argentina, Brasil, Bolívia, Colômbia, Venezuela, Guiana Francesa, Peru e Suriname). É perene, cespitoso e possui até 120 cm de altura. O pico de crescimento ocorre no verão, ficando mais lento no início da primavera e diminuindo ainda mais a partir da floração. A temperatura mínima para seu crescimento é de 6 a 14°C a ótima de 18,9 a 23,3°C (Skerman; Riveros, 1992).

Conforme Evangelista et al. (1999), *P. plicatum* é uma das principais espécies dos campos limpos da microrregião campos da Mantiqueira em Minas Gerais e na sub-região do Paiaguás, no Pantanal. No sul do Brasil, juntamente com o capim-melador (*P. dilatatum* Poir), essa espécie evidencia a importância do gênero, pois apresenta grande resistência ao pisoteio e a cortes frequentes (Batista; Godoy, 1998). Na Austrália, há registros das cultivares Rodd's Bay, Bryan e Hartley. A cultivar Hertley é originada de sementes coletadas no Brasil em 1948, o que confirma a importância do germoplasma do país como fonte de materiais forrageiros para outros países. Na Venezuela, a espécie se destaca por seu valor nutritivo nas pastagens naturais das savanas da região de Cojedes (Espinoza et al., 2000).

2.8.8. *Paspalum brunneum* Hitch

De acordo com Parodi (1937), há uma ampla distribuição de *P. brunneum* no Brasil, Nordeste da Argentina e Norte do Uruguai. Barreto (1966) ressalta a ocorrência desta espécie em regiões temperadas da América do Sul, principalmente no Rio Grande do Sul. Segundo Barreto (1966) esta espécie apresenta valor forrageiro baixo.

De acordo com Valls e Oliveira (2012), os domínios fitogeográficos desta espécie incluem a Amazônia, Cerrado e Pantanal, com um tipo de vegetação em campo de várzea e vegetação aquática. Sua distribuição geográfica no Brasil se estende ao norte (Pará, Tocantins, Rondônia) e Centro Oeste (Mato Grosso, Goiás e Mato Grosso do Sul).

Estudos citogenéticos realizados mostram dois níveis de ploidia: $2n = 20$ (Norman, Quarín, 1984; Urbani, Quarín, 1987; Normann et al., 1989) e $2n = 40$ (Fernandes et al., 1974; Burson, 1975; Honfi et al., 1990).

2.8.9. *Paspalum conspersum* Schrader

Paspalum conspersum, conhecido como "*Paspalum disperso*", é frondoso, robusto, de estação quente, nativo e perene da América do Sul.

Números cromossômicos de $2n = 4x = 40$ e $2n = 6x = 60$ foram atribuídos a *P. conspersum*, sendo esses acessos coletados na Argentina, Bolívia, Brasil e Paraguai. A verificação precisa dos dados dos acessos citados por autores distintos confirma a conclusão de Pozzobon et al. (2000) de que as referências de $2n = 40$

atribuídas para *P. conspersum* foram amostras mal identificadas de *Paspalum regnellii*.

Tetraplóides mencionados por Fernandes et al. (1974) foram coletados e analisados no Rio Grande do Sul, entre 1961 a 1966, para alavancar o conhecimento sobre os campos naturais do sul do Brasil (Barreto, 1963). Amostras de sementes de alguns acessos de outras coleções da mesma planta foram enviadas para o Departamento de Agricultura dos Estados Unidos. As amostras foram estudadas por Burson e Bennet (1976) e Burson (1978). Até então, acessos de *P. regnellii* eram erroneamente identificados como *P. conspersum* e tais incertezas taxonômicas persistiram por algum tempo, até mesmo levando Renvoize (1988) a designar formalmente *P. regnellii* como sinônimo de *P. conspersum*.

Atualmente, as duas espécies (*P. conspersum* e *P. regnellii*) são aceitas e os meios para a sua diferenciação morfológica foram resumidos por Zuloaga e Morrone (2005). Distâncias filogenéticas foram claras e, em um estudo recente, *Paspalum conspersum* permaceu no grupo Virgata, enquanto *P. regnellii* fez parte grupo Macrophylla (Giussani et al., 2009).

Portanto, todas as previsões de número de cromossomos designado para *P. conspersum* correspondem a $2n = 6x = 60$ (Quarín, 1977; Quarín, Hanna, 1980; Pozzobon, Valls, 1987; Honfi et al., 1990; Pozzobon et al., 2000, 2008; Pagliarini et al., 2001; Adamowski et al., 2005; Hojsgaard et al., 2009).

2.8.10. *Paspalum regnellii* Mez

Paspalum regnellii denominado popularmente de “macega do banhado”, é uma gramínea nativa, perene, cespitosa e rizomas curtos (Araújo, 1971). É uma planta com potencial forrageiro de produção na época de verão, apresentando florescimento entre os meses de novembro a março (varia de região para região). Apesar de mostrar interesse como alternativa forrageira para a região sul, poucos ainda são os estudos relativos a esta espécie.

Barreto (1954) cita para esta espécie uma distribuição nas regiões subtropicais do Sul do Brasil, além de Paraguai e Argentina. Gomes (1995) confirmou esta distribuição e encontrou espécimes coletadas na região Sudeste, especialmente no estado de São Paulo.

Segundo Valls e Oliveira (2012), *P. regnellii* encontra-se distribuído no Brasil nas regiões do Nordeste (Bahia), Centro Oeste (Mato Grosso do Sul), Sudeste (Minas Gerais, São Paulo, Rio de Janeiro) e Sul (Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul). Segundo Barreto (1954), esta espécie apresenta caracteres de potencial forrageiro. Somente o nível de ploidia $2n = 4x = 40$ foi constatado (Honfi et al., 1990; Pagliarini et al., 1999; Hojsgaard, 2009).

2.9. Melhoramento no gênero *Paspalum*

Diversos pesquisadores têm demonstrado interesse pelo estudo do gênero *Paspalum*, não só pela importância ecológica, forrageira e ornamental, mas principalmente pela sua heterogeneidade interna como apomixia, aloploidia, autopoliploidia e hibridização interespecífica na evolução do gênero (Obeid, 2010).

Novas cultivares podem ser desenvolvidas a partir da variabilidade genética natural existente entre os acessos ou a partir de hibridizações intra ou interespecíficas, como meio para a introgressão de genes e consequente aumento da variabilidade genética. Entretanto, algumas dificuldades, incluindo diferenças em nível de ploidia e reprodução por apomixia, têm se constituído em entraves à obtenção de híbridos. O cruzamento de genótipos de *Paspalum* via hibridização é possível desde que existam acessos sexuais tetraplóides para serem cruzados com acessos apomíticos com o mesmo nível de ploidia, sendo possível, assim, a realização de cruzamentos tanto intra como interespecíficos.

Desde a década de 60, uma metodologia tem sido aplicada para obter acessos poliplóides sexuais através da duplicação dos cromossomos de acessos diplóides pelo uso da colchicina (Forbes, Burton a, 1961; Quarín, Hanna, 1980; Cáceres et al., 1999).

Acessos tetraplóides apomíticos podem ser utilizados como genitores masculinos (doadores de pólen) em cruzamentos com fêmeas tetraplóides sexuais. A utilização destes, todavia, deve ser precedida de uma análise meiótica criteriosa, pois devem apresentar uma alta fertilidade de pólen. A poliploidia pode levar a segregações cromossômicas irregulares que afetam a viabilidade do pólen.

A grande maioria das cultivares de *Paspalum* utilizadas até o presente em todo o mundo são tetraplóides naturais ($2n = 4x = 40$) e se reproduzem por apomixia. Espécies diplóides como *P. notatum* variedade Saurae cv. Pensacola

também são utilizadas. De acordo com Aguilera et al. (2011), estas cultivares foram selecionadas a partir de ecótipos naturais coletados principalmente na América do Sul e não foram submetidas a nenhum melhoramento genético.

Citótípos sexuais diplóides têm sido descritos em algumas espécies de *Paspalum*, como *P. compressifolium* (Quarín et al., 1996), *P. glauscescens* (Pritchard, 1962), *P. plicatulum* (Espinoza e Quarín, 1997), *P. lenticulare* (Espinoza et al., 2001) e *P. wrightii* (Martínez e Quarín, 1999). Estes raros acessos sexuais fornecem a base para a criação de tetraplóides sexuais a partir da duplicação do número de cromossomos. A relevância deste procedimento tem sido amplamente reconhecida por vários autores desde que Forbes e Burton (1961 a b), Acuña et al. (2009) e Quesenberry et al. (2010) duplicaram os cromossomos de um acesso sexual diplóide de 'bahiagrass' (*P. notatum*) para cruzar as plantas sexuais tetraploidizadas com plantas apomíticas naturais da mesma espécie.

A obtenção de tetraplóides sexuais através da duplicação de cromossomos não é uma tarefa fácil. Além dos tetraplóides sexuais obtidos de *P. notatum*, somente outras duas espécies tiveram seus cromossomos duplicados, fornecendo tetraplóides sexuais: *P. hexastachyum* (Quarín e Hanna, 1980) e *P. simplex* (Cáceres et al., 1999).

As plantas sexuais tetraploidizadas de *P. plicatulum* obtidas na Universidade Nacional de Corrientes (Corrientes, Argentina) por Sartor et al. (2009) foram cedidas também a pesquisadores brasileiros do Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (Porto Alegre, RS). Ali, estas plantas foram cruzadas com outros acessos de *P. guenoarum*, como o ecótipo 'Baio' (Barros et al., 2011), ecótipo 'Rojas' (Barros et al., 2011) e 'Azulão' (Bitencourt et al., 2011). Híbridos interespecíficos tetraplóides também têm sido descritos em *P. notatum*, utilizando-se acessos sexuais tetraploidizados com acessos de germoplasma elite tetraplóide nativo do Rio Grande do Sul, como os ecótipos 'Bagual' e 'André da Rocha' (Weiler et al., 2011).

A exploração racional da diversidade presente no germoplasma, especialmente de espécies com valor forrageiro, é uma alternativa fundamental. No entanto, as novas cultivares devem produzir grande quantidade de sementes viáveis para abastecer o mercado. Sendo assim, novas cultivares só serão bem sucedidas se produzirem uma grande quantidade de sementes para o estabelecimento de novas pastagens. Como pré-requisito básico ao programa de melhoramento, é

necessário que se desenvolvam estudos citogenéticos a fim de conhecer o comportamento meiótico e eventuais anormalidades presentes nos acessos selecionados para comporem o ensaio de novas cultivares.

O propósito do presente estudo é analisar o comportamento meiótico de 18 acessos de diferentes espécies de *Paspalum* que foram pré-selecionados ao longo de vários anos através de suas características agronômicas pelos melhoristas da Embrapa Pecuária Sudeste, para a composição de variedades adequadas aos diferentes propósitos forrageiros.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

Foram analisados 18 acessos pertencentes a 10 espécies de *Paspalum* (Quadro 1). Estes acessos compõem parte da coleção de germoplasma do gênero *Paspalum* alocada na Embrapa Pecuária Sudeste, localizada em São Carlos, São Paulo, Brasil. Os acessos foram coletados em diferentes regiões do país e cultivados em campo.

Quadro 1 - Grupo botânico, espécie, código do acesso no banco de germoplasma (BRA), local de coleta (cidade e estado) e coordenadas geográficas (latitude, longitude e altitude)

Grupo	Espécie	Código do acesso (BRA)	Local de coleta	Latitude	Longitude	Altitude
Corcovadensia	<i>P. mandiocanum</i>	BRA-021377	D. Pedro de Alcântara, RS	29° 21' S	48° 47' W	10
Malacophylla	<i>P. malacophyllum</i>	BRA-023469	Aral Moreira, MS	22° 45' S	55° 37' W	640
Malacophylla	<i>P. malacophyllum</i>	BRA-023540	Japorã, MS	23° 45' S	54° 35' W	270
Macrophylla	<i>P. regenelli</i>	BRA-009890	Lages, SC	27° 48' S	50° 20' W	-
Macrophylla	<i>P. regenelli</i>	BRA-022811	Botucatu, SP	22° 51' S	48° 26' W	780
Notata	<i>P. notatum</i>	BRA-023556	Japorã, MS	23° 45' S	54° 00' W	-
Notata	<i>P. notatum</i>	BRA-023558	Japorã, MS	23° 29' S	54° 00' W	260
Plicatula	<i>P. atratum</i>	BRA-030078	Terrenos, MS	20° 31' S	54° 48' W	500
Plicatula	<i>P. wrightii</i>	BRA-023213	Corumbá, MS	19° 15' S	57° 08' W	120
Plicatula	<i>P. limbatum</i>	BRA-023671	Camapuã, MS	19° 38' S	54° 09' W	610
Plicatula	<i>P. limbatum</i>	BRA-022985	Paranaíba, MS	19° 39' S	51° 22' W	430
Plicatula	<i>P. plicatulum</i>	BRA-023264	Corumbá, MS	19° 27' S	57° 41' W	-
Plicatula	<i>Paspalum</i> sp.	BRA-012921	Aral Moreira, MS	22° 30' S	55° 26' W	720
Quadrifaria	<i>P. brunneum</i>	BRA-020923	S. Miguel das Missões, RS	28° 24' S	54° 33' W	300
Virgata	<i>P. conspersum</i>	BRA-022748	São Carlos, SP	21° 33' S	47° 53' W	-
Virgata	<i>P. conspersum</i>	BRA-012823	Iguatemi, MS	-	-	-
-	<i>Paspalum</i> sp.	BRA-022764	Goiânia, GO	-	-	-
-	<i>Paspalum</i> sp.	BRA-022781	Goiânia, GO	-	-	-

Inflorescências em fase ideal para o estudo da meiose, ainda envoltas pela folha bandeira, foram coletadas e fixadas em Carnoy (3 álcool etílico:1 ácido acético), por 24 horas, transferidas para álcool 70% e armazenadas sob refrigeração até o momento do uso. Microsporócitos foram preparados por esmagamento e corados com carmim propiônico a 1%. O número de cromossomos e as associações cromossômicas foram determinados em 30 meiócitos em diacinese. O

comportamento meiótico foi determinado em um número de microsporócitos superior a 500 em cada acesso. As imagens dos meiócitos foram capturadas em microscópio Olympus CX 31 com câmera acoplada SC 30, por meio do software AnalySIS getIT.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Número de cromossomos e nível de ploidia

Dentre os 18 acessos analisados, 14 mostraram-se tetraplóides ($2n = 4x = 40$), dois pentaplóides ($2n = 5x = 50$) e dois hexaplóides ($2n = 6x = 60$). A Figura 1 ilustra meiócitos em diacinese com estes números cromossômicos em três espécies.

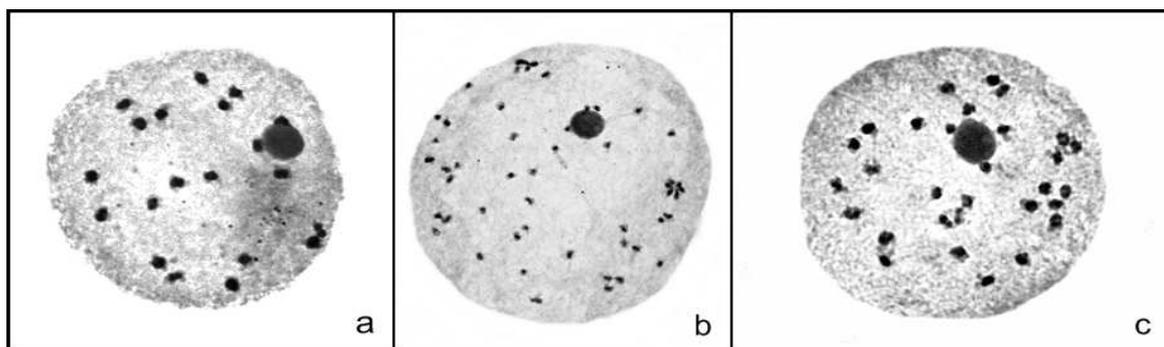


Figura 1- Meiócitos em diacinese em espécies de *Paspalum* com diferentes números cromossômicos. a) *Paspalum mandiocanum* (BRA-021377, $2n = 4x = 40$). b) *Paspalum conspersum* (BRA-022748, $2n = 5x = 50$). c) *Paspalum* sp. (BRA-022781, $2n = 6x = 60$).

Na maioria das vezes, o número de cromossomos foi confirmado em diacinese. Quando a confirmação em diacinese foi impraticável, as conclusões foram obtidas nas fases seguintes, principalmente em anáfase I (Figura 2).

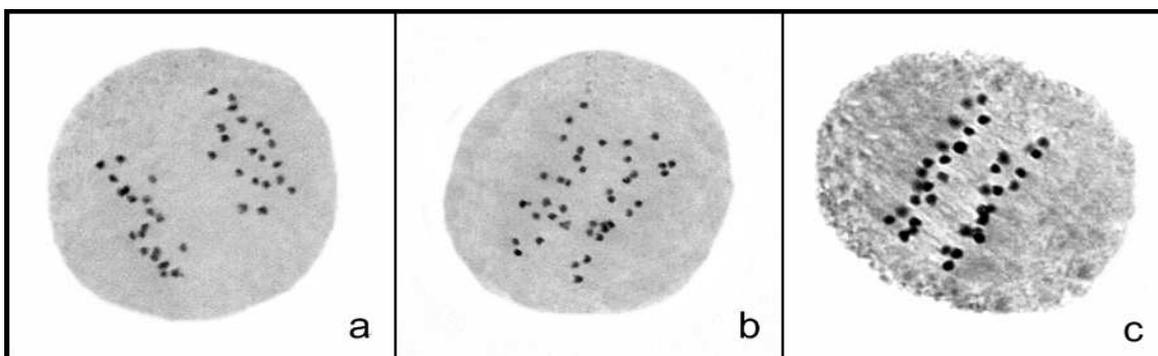


Figura 2- Meiócitos de *Paspalum notatum* (BRA-023566) em anáfase I exibindo $2n = 4x = 40$.

Entre as 10 espécies analisadas, oito já tiveram seus números de cromossomos relatados (Quadro 2). Três acessos analisados foram de *Paspalum* sp.. Sendo assim, não podemos comparar com os descritos na literatura. Nas

espécies já estudadas, houve concordância para o número de cromossomos em *P. atratum* ($2n = 4x = 40$), *P. brunneum* ($2n = 4x = 40$), *P. limbatum* ($2n = 4x = 40$), *P. malacophyllum* ($2n = 4x = 40$), *P. notatum* ($2n = 4x = 40$), *P. regnellii* ($2n = 4x = 40$), *P. wrightii* ($2n = 4x = 40$) e *P. plicatulum* ($2n = 6x = 60$). Dois acessos de *P. conspersum* foram analisados: o BRA-012823, que apresentou tetraploidia ($2n = 4x = 40$); e o BRA-022748, que se mostrou pentaplóide ($2n = 5x = 50$), evidenciando discordância com os números de cromossomos já descritos para a espécie. Relatos de tetraploidia ($2n = 4x = 40$) mencionados para *P. conspersum* (Fernandes et al., 1974; Burson, Bennett, 1976; Burson, 1978), na verdade, não se referem a esta espécie, e sim a *P. regnellii*. Ao contrário, hexaploidia ($2n = 6x = 60$) foi relatada para verdadeiros representantes dessa espécie (Quarín, 1977; Quarín, Hanna, 1980; Pozzobon, Valls, 1987; Honfi et al., 1990; Pozzobon et al., 2000; 2008; Pagliarini et al., 2001; Adamowski et al., 2005; Hojsgaard et al., 2009). Tetraploidia e pentaploidia são aqui descritos pela primeira vez para *P. conspersum*.

Houve discordância também entre o número de cromossomos encontrado em *P. mandiocanum* ($2n = 4x = 40$). De acordo com Pozzobon et al. (2008), *P. mandiocanum* apresenta duas variedades: *P. mandiocanum* var. *mandiocanum* e *P. mandiocanum* var. *subaequiglume*. Os números de cromossomos são: $2n = 50$ para a variedade *mandiocanum*; e $2n = 60$ para a variedade *subaequiglume*. As diferenças encontradas nos números de cromossomos dentro das espécies analisadas mostram que diferentes acessos de uma mesma espécie podem apresentar variação no número de cromossomos.

Dois números básicos de cromossomos, $x = 6$ e $x = 10$, têm sido aceito para o gênero *Paspalum* (Burson, 1975), com a maioria das espécies apresentando números cromossômicos múltiplos de 10. Apenas duas espécies, *P. hexastachyum* Parodi e *P. alium* Chase, possuem $x = 6$ como número básico. Há controvérsias quanto à origem de diferentes números básicos (Pitman et al., 1987). Quarín e Hanna (1980) propuseram $x = 5$ como número básico para o gênero *Paspalum*, a partir do qual $x = 6$ pode ter se originado. Embora esta seja uma proposta interessante, a ausência de citótipos $2n = 10$ na natureza e emparelhamento cromossômico de citótipos diplóides $2n = 20$ formando apenas bivalentes exclui a possibilidade de um número básico $x = 5$. Estudos sobre a filogenia das espécies de *Paspalum* com diferentes números cromossômicos básicos realizados por Pitman et al. (1987) sugeriram que o original número básico é 10, a partir do qual se originou x

= 6. Porém, Peñaloza et al. (2008) mostra o número de cromossomos ($2n = 18$) para *P. reduncum*, *P. filgueirasii* ($2n = 24$), *P. ammodes* ($2n = 36$) e *P. burmanii* ($2n = 48$).

Quadro 2 - Números de cromossomos ($2n$) previamente descritos para as espécies e número de cromossomos ($2n$) encontrado nos acessos analisados

Espécie	Número de cromossomos previamente descrito ($2n$) (autores)	Código do acesso	Número de cromossomos encontrado ($2n$)
<i>P. atratum</i>	40- (Freitas et al., 1997; Takayama et al., 1998; Pagliarini et al., 1999; Adamowski et al., 2005).	BRA-030078	40
<i>P. brunneum</i>	20- (Normann, Quarín, 1984; Urbani, Quarín, 1987; Normann et al., 1989). 40- (Burson, 1975; Fernandes et al., 1974; Honfi et al., 1990).	BRA-020923	40
<i>P. conspersum</i>	60- (Quarín, 1977 ; Quarín; Hanna, 1980, Pozzobon; Valls, 1987; Honfi et al., 1990; Pozzobon et al., 2000; 2008 ; Pagliarini et al., 2001; Adamowski et al., 2005; Hojsgaard et al., 2009)	BRA-022748 BRA-012823	50
<i>P. limbatum</i>	20 - (Espinoza et al., 2001, 2006; Pozzobon et al., 2008; Rua et al., 2010).	BRA-023671 BRA-022985	40
<i>P. malacophyllum</i>	40- (Takayana et al., 1998; Pagliarini et al., 1999). 20- (Pozzobon et al., 2008). 40- (Burton, 1940; Honfi et al., 1990; Pagliarini et al., 1999;, 2001; Pozzobon et al., 2000). 60- (Burton, 1940; Gould, 1975; Burson, Hussey, 1998).	BRA-023469 BRA-023540	40
<i>P. mandiocanum</i>	50- (Pozzobon et al., 2000, 2008; Rua et al., 2010) 60 - (Bennett, Burson, 1971; Pozzobon et al., 2008).	BRA-021377	40
<i>P. notatum</i>	20- (Saura, 1948; Pagliarini, 1999; Pagliarini et al., 2001). 40- (Pagliarini et al., 1999; Pagliarini et al., 2001; Dahmer et al., 2008, Burton 1940). 60 - (Dahmer, 2008).	BRA-023556 BRA-023558	40
<i>P. plicatulum</i>	20 - (Nunez, 1952; Davidse e Pohl, 1972; Fernandes et al., 1974; Pagliarini et al., 1999; Pozzobon, 2000; Rua et al., 2010). 40- (Pozzobon et al., 2008; Takayama et al., 1998; Pagliarini et al., 1999; 2001). 60- (Pagliarini et al., 1999 ; Saura, 1941; Takayama et al., 1998).	BRA-023264	60
<i>P. regnelli</i>	40- (Honfi et al., 1990; Pagliarini et al., 1999; Hojsgaard, 2009).	BRA-009890 BRA-022811	40
<i>P. wrightii</i>	20- (Hojsgaard et al., 2009). 40- (Hojsgaard et al., 2009) .	BRA-023213	40

4.2. Associações cromossômicas

As informações contidas no Quadro 3 permitem observar que, entre os 14 acessos tetraplóides de *Paspalum* analisados, sete apresentaram pareamento cromossômico exclusivamente em bivalentes em diacinese: *P. atratum* (BRA-030078), *P. conspersum* (BRA-012823), *P. limbatum* (BRA-023671), *P. mandiocanum* (BRA-021377), *P. regnelli* (BRA-009890 e BRA-022811) e um acesso de *Paspalum* sp. (BRA-022764). Nos demais acessos tetraplóides analisados, os cromossomos não se parearam exclusivamente em bivalentes. *Paspalum brunneum* (BRA-020923), *P. limbatum* (BRA-022985) (Fig. 3), dois acessos de *P.*

malacophyllum (BRA-023469 e BRA-023540) (Fig. 3) e *P. notatum* (BRA-023556) apresentaram associações em uni, bi, tri e tetravalentes.

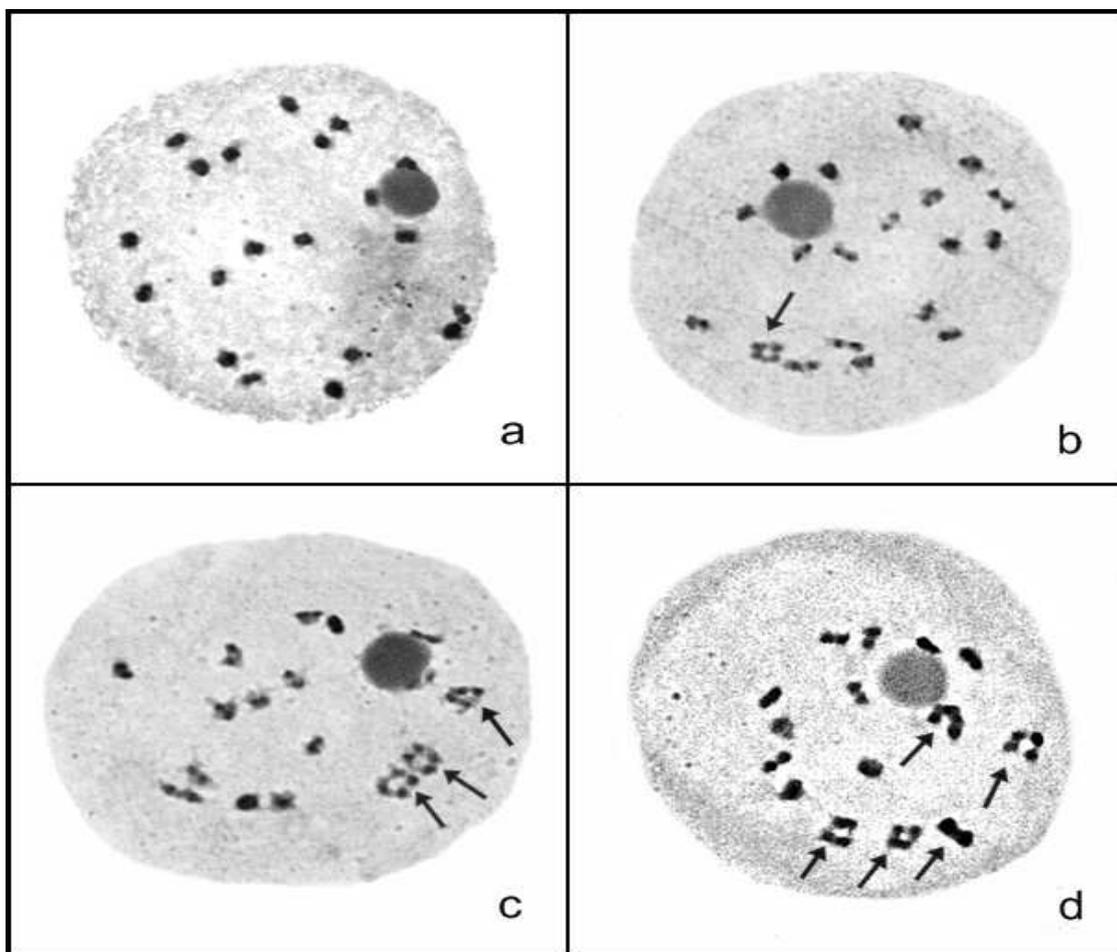


Figura 3 - Associações cromossômicas em diacinese em espécies tetraplóides de *Paspalum*. a) *Paspalum mandiocanum* (BRA-021377) apresentando 20 II. b) *Paspalum limbatum* (BRA-022985) com 18 II + 1 IV. c) *Paspalum limbatum* (BRA-022985) com 14 II + 3 IV. d) *Paspalum malacophyllum* (BRA-023540) apresentando 10 II + 5 IV.

A variabilidade de configurações cromossômicas em *Paspalum* já foi relatada por outros autores. Balbinot (2007) relata a ocorrência de uma grande variabilidade de associações cromossômicas de I uni, II bi, III tri e IV quadrivalentes em 49 acessos tetraplóides estudados de *P. notatum*. Bivalentes, trivalentes e quadrivalentes foram observados em acessos tetraplóides por Pagliarini et al., (2001).

O tipo de associação cromossômica dá indicativos sobre a origem da poliploidia no acesso. A presença de associações cromossômicas como multivalentes em diacinese indica autotetraploidia com dois homólogos no genoma,

considerando que a ausência ou um pequeno número de tetravalentes sugere aloploidia. Com base na baixa frequência de quadrivalentes em alguns acessos tetraplóides aqui analisados, sugere-se que eles sejam alotetraplóides segmentais, e que os genomas de cada espécie sejam aparentemente homólogos. Alotetraploidia segmental é muito comum entre espécies de *Paspalum* (Burson e Bennett, 1970, 1971; Burson, 1975, 1997; Norrmann et al., 1989; Quarín et al., 1996).

Quadro 3 - Associações cromossômicas observadas na diacinese nos acessos de *Paspalum* analisados e a média por célula

Espécie	Código do acesso BRA	2n	Associação cromossômica				Média por célula			
			Variação				I	II	III	IV
<i>P. mandiocanum</i>	BRA-021377	40	-	(0-20)	-	-	-	20,0	-	-
<i>P. malacophyllum</i>	BRA-023469	40	-	(16-20)	-	(1-2)	-	18,0	-	1,00
<i>P. malacophyllum</i>	BRA-023540	40	(0-5)	(10-20)	(1-2)	(1-5)	0,16	16,23	0,1	1,73
<i>P. regenellii</i>	BRA-009890	40	-	(0-20)	-	-	-	20,0	-	-
<i>P. regenellii</i>	BRA-022811	40	-	(0-20)	-	-	-	20,0	-	-
<i>P. notatum</i>	BRA-023566	40	-	(12-20)	-	(1-4)	-	16,16	-	2,08
<i>P. notatum</i>	BRA-023558	40	-	(18-20)	-	(0-1)	-	19,6	-	0,2
<i>P. atratum</i>	BRA-030078	40	-	(0-20)	-	-	-	20,0	-	-
<i>P. wrightii</i>	BRA-023213	40	(3-4)	(10-18)	(1-2)	(1-5)	0,46	14,13	0,33	2,6
<i>P. limbatum</i>	BRA-023671	40	-	(0-20)	-	-	-	20,0	-	-
<i>P. limbatum</i>	BRA-022985	40	(2-6)	(13-20)	(0-2)	(1-3)	0,31	16,43	0,25	1,46
<i>P. plicatulum</i>	BRA-023264	60	-	(0-30)	-	-	-	30,0	-	-
<i>Paspalum</i> sp.	BRA-012921	50	(0-50)	-	-	-	30,0	-	-	-
<i>P. brunneum</i>	BRA-020923	40	(1-2)	(14-20)	(1-2)	(1-3)	0,46	15,69	0,46	1,69
<i>P. conspersum</i>	BRA-022748	50	(0-50)	-	-	-	50,0	-	-	-
<i>P. conspersum</i>	BRA-012823	40	-	(0-20)	-	-	-	20,0	-	-
<i>Paspalum</i> sp.	BRA-022764	40	-	(0-20)	-	-	-	20,0	-	-
<i>Paspalum</i> sp.	BRA-022781	60	-	(0-30)	-	-	-	30,0	-	-

Os algarismos romanos expressam a configuração cromossômica em diacinese; I-uni, II-bi, III-tri e IV-quadrivalentes e a variação destes da menor e maior quantidade encontrados).

A baixa frequência de associações multivalentes pode ser considerada um argumento a favor da aloploidia segmental. Contudo, Sybenga (1996) postulou que este caráter não é necessariamente uma indicação de afinidade limitada de pareamento e que a homologia, embora verdadeira em autopoliplóides, pode formar quadrivalentes com frequências muito menores que as esperadas. Quarín (1992) propôs que, em gramíneas apomíticas, a poliploidia é uma condição para a apomixia e que esta estaria mais associada à autopoliplóideia que à alopoliplóideia. Mas nessa hipótese ainda permanece controvérsias, pois enquanto uma evidência de autopoliplóideia foi relatada por Quarín et al. (1998), em um acesso de *P. rufum*,

Adamowski et al. (1998) encontraram evidência de aloploidia em um acesso tetraplóide de *P. subciliatum*.

Dois acessos hexaplóides aqui analisados, *P. plicatulum* (BRA-023264) e *Paspalum* sp. (BRA-022781), apresentaram pareamento cromossômico exclusivamente em bivalentes. Freitas et al. (1997) também encontraram pareamento em bivalentes em acesso hexaplóide de *P. yaguaronense*. Hexaploidia em *Paspalum* com pareamento cromossômico com 30 bivalentes durante a meiose também foi relatada no biótipo Uruguaiano de *P. dilatatum* (Burson et al., 1991). Fernandes et al. (1974), ao analisarem um hexaplóide de *P. durifolium* Mez., relataram a presença de associações multivalentes na diacinese, enquanto que, em *P. nicorae*, encontraram maior ocorrência de univalentes.

Burson (1975), em análise do comportamento meiótico em acesso hexaplóide de *P. proliferum*, relatou a presença de meiose extremamente irregular. Os cromossomos associaram-se em cinco bivalentes e 50 univalentes durante a diacinese. Por outro lado, Quarín et al. (1996) avaliaram diversos acessos hexaplóides de *P. compressifolium*, os quais apresentaram associações de univalentes a hexavalentes.

Katayana e Ikeda (1975) sugerem a hipótese de que citótipos hexaplóides podem ter sua origem a partir de hibridização. A hipótese de Quarín e Burson (1991) é de que a origem está na fertilização de oosferas não reduzidas em formas apomíticas tetraplóides.

O acesso pentaplóide de *Paspalum conspersum* (BRA-022748) e de *Paspalum* sp. (BRA-012921) apresentaram os 50 cromossomos na forma de univalentes (Fig. 7 e 8). O comportamento meiótico destes acessos é típico de híbridos recém formados na natureza, pois os genomas parentais não mostram o mesmo ritmo meiótico, conforme descrito por Adamowski et al. (1998). O comportamento meiótico deste acesso será discutido detalhadamente mais adiante.

4.3. Comportamento meiótico

4.3.1. Segregação irregular de cromossomos

A análise citológica revelou um comportamento meiótico variável. O Quadro 4 mostra o número de células analisadas por acesso e percentagem de células anormais para cada fase da meiose. Entre os 14 acessos tetraplóides analisados, o

processo meiótico foi bastante regular, com frequência de 0,37 a 28,24% de anormalidades em tétrades.

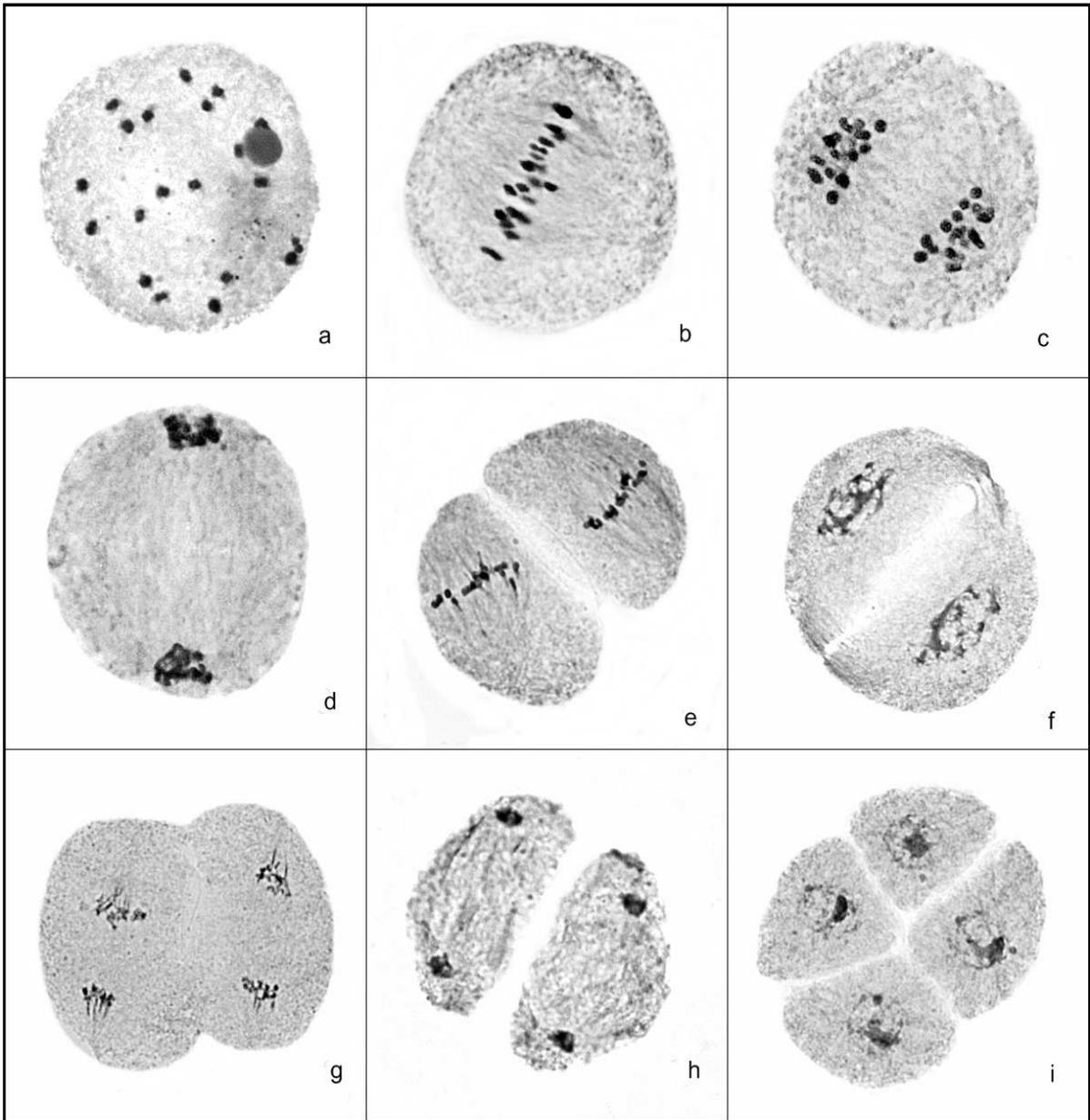


Figura 4 - Meiose normal em acessos tetraplóides de *Paspalum* ($2n = 4x = 40$). a, b,c,d,e,f) *Paspalum mandiocanum* (BRA- 021377). g,h) *Paspalum regnellii* (BRA-009890). i) *Paspalum conspersum* (BRA-012823).

A Figura 4 mostra meiócitos normais.

A Figura 5 ilustra as anormalidades observadas durante o processo meiótico entre os acessos analisados. As anormalidades mais frequentes foram as seguintes: metáfase I com ascensão precoce (Fig. 5 a), cromossomos retardatários em anáfase I (Fig. 5 b, c), telófase I com micronúcleos (Fig. 5 d, e), prófase II com micronúcleos

(Fig. 5 f), metáfase II com micronúcleos (Fig. 5 g, h), anáfase II com retardatários e micronúcleos (Fig. 5 i, j), telófase II com micronúcleos (Fig. 5 k) e tétrades com micronúcleos (Fig. 5 l). Ascensões precoces em metáfase I e II, cromossomos retardatários em anáfase I e II, micronúcleos em telófase I, prófase II, telófase II, metáfase II e tétrades tem sido frequentemente relatado em espécies de *Paspalum* (Freitas et al., 1997; Adamowski et al., 1998, 2000, 2005; Pagliarini et al., 2001). Todas as anormalidades meióticas observadas no presente estudo são características de poliploides.

Quadro 4 - Número de células analisadas e percentagem de células com anormalidades meióticas em cada fase da meiose observadas em 18 acessos de *Paspalum*

Espécie	Acesso	2n	Nº cel.	Fases da meiose									
				MI	AI	TI	P II	M II	A II	T II	Tétrade	Díade	
<i>P. mandiocanum</i>	BRA-021377	40	1386	2,34	0,00	1,12	1,35	3,67	0,00	1,34	5,41	-	
<i>P. malacophyllum</i>	BRA-023469	40	1556	16,01	17,24	19,56	16,67	23,53	20,00	22,58	28,24	-	
<i>P. malacophyllum</i>	BRA-023540	40	1286	14,55	10,71	17,78	16,46	15,04	16,7	15,43	16,97	-	
<i>P. regnellii</i>	BRA-009890	40	1164	1,01	0,00	1,22	0,70	0,74	0,00	0,00	0,37	-	
<i>P. regnellii</i>	BRA-022811	40	1300	3,61	1,96	1,45	-	1,96	0,00	2,31	3,23	-	
<i>P. notatum</i>	BRA-023566	40	1016	6,22	7,50	4,52	2,16	2,91	0,00	3,81	2,50	-	
<i>P. notatum</i>	BRA-023558	40	842	3,20	4,76	2,68	2,83	0,00	0,00	0,00	5,00	-	
<i>P. atratum</i>	BRA-030078	40	1294	20,90	35,48	12,72	8,16	7,89	0,00	7,08	8,30	-	
<i>P. wrightii</i>	BRA-023213	40	1505	11,67	7,02	8,52	9,09	10,00	0,00	2,33	6,93	-	
<i>P. limbatum</i>	BRA-023671	40	1317	8,07	5,26	3,85	1,45	1,79	0,00	1,96	3,10	-	
<i>P. limbatum</i>	BRA-022985	40	1340	12,62	9,09	1,56	26,47	23,08	27,30	20,00	26,24	-	
<i>P. plicatulum</i>	BRA-023264	60	1373	5,32	2,04	2,90	3,18	4,35	0,00	2,35	0,65	-	
<i>Paspalum</i> sp.	BRA-012921	50	1024	-	-	-	-	12,47	36,30	2,22	-	3,47	
<i>P. brunneum</i>	BRA-020923	40	1078	18,29	14,29	12,88	4,15	24,29	37,50	17,86	21,72	-	
<i>P. conspersum</i>	BRA-022748	50	845	-	-	-	-	27,83	26,10	18,49	-	18,43	
<i>P. conspersum</i>	BRA-012823	40	1121	1,79	0,00	2,56	1,32	0,79	0,00	2,34	2,12	-	
<i>Paspalum</i> sp.	BRA-022764	40	986	13,10	14,29	4,40	5,19	5,80	0,00	1,96	2,64	-	
<i>Paspalum</i> sp.	BRA-022781	60	962	3,51	0,00	2,34	1,04	1,41	0,00	1,40	3,92	-	

A consequência mais comum da presença de segregação irregular de cromossomos durante o processo meiótico é a formação de micronúcleos nas tétrades. Estes micronúcleos podem ser formados por cromossomos com ascensão

precoce ou retardatório que ocorrem nas metáfases e anáfases da primeira e/ou da segunda divisão da meiose e que não foram incluídos no núcleo principal (Mendes-Bonato et al., 2002).

O comportamento dos micronúcleos analisados em muitas espécies de vegetais superiores parece ser espécie-específico ou, até mesmo, cromossomo-específico (Pagliarini et al., 2000). Qualquer que seja o destino do micronúcleo, o resultado será a perda de cromossomos e a consequente formação de grãos de pólen geneticamente desbalanceados e estéreis.

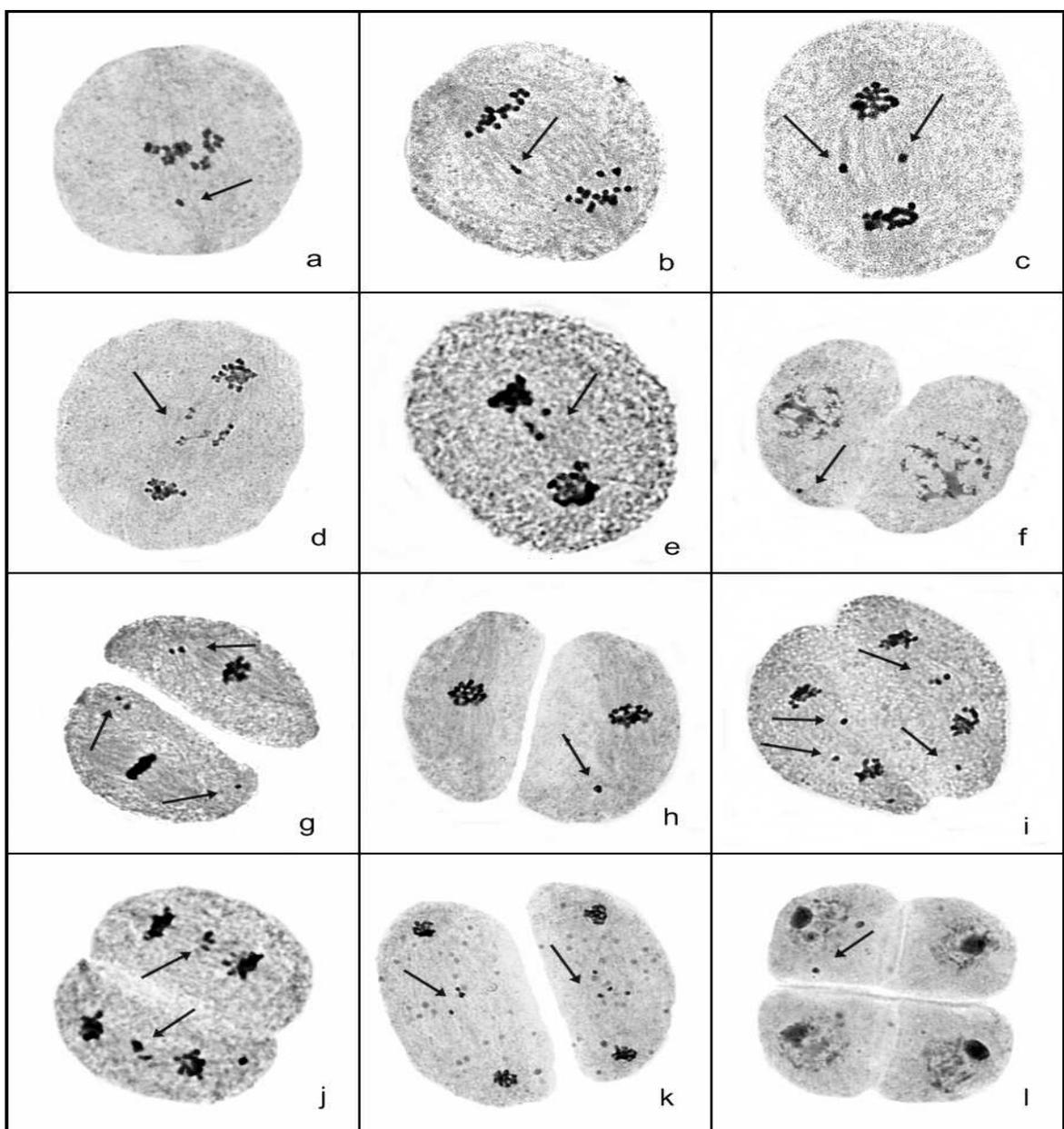


Figura 5 - Anormalidades meióticas encontradas em acessos tetraplóides do gênero *Paspalum*.

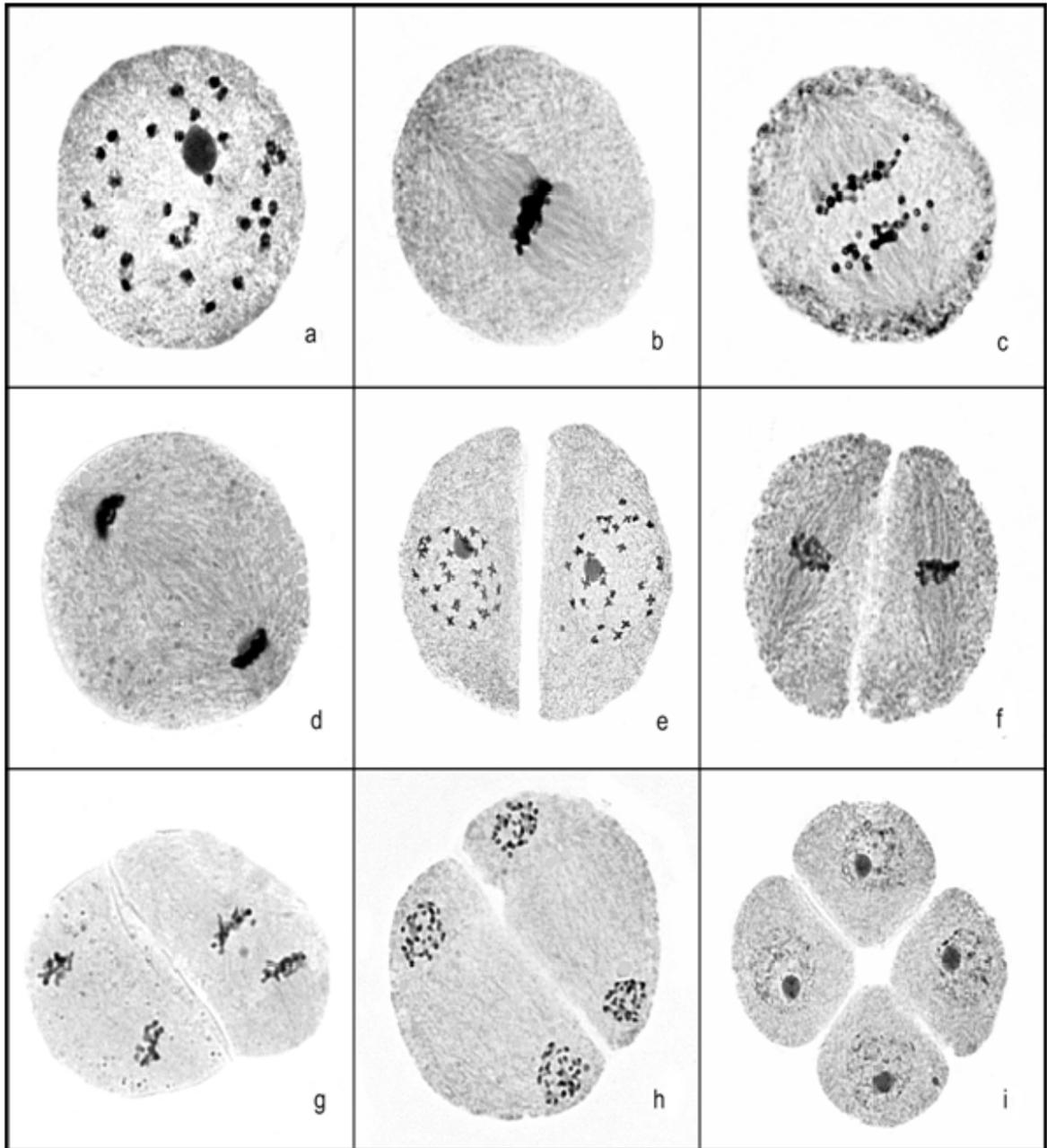


Figura 6 - Meiose normal em acesso hexaplóide de *Paspalum* sp. (BRA-022781, $2n = 6x = 60$)

4.3.2. Comportamento meiótico em acessos assinápticos

Assinapse completa foi detectada em todos os meiócitos dos dois acessos pentaplóides, *P. conspersum* (BRA – 022748) e *Paspalum* sp. (BRA – 012921). A meiose nesses acessos foi totalmente irregular. 50 cromossomos univalentes permaneceram espalhados no citoplasma de todas as células em diacinese (Fig. 7 a, b) e (Fig. 8 a). O comportamento meiótico nos acessos assinápticos foi muito semelhante. No acesso BRA-022748 de *P. conspersum*, na primeira metáfase

meiótica, um genoma com 40 univalentes congregou até a placa equatorial e o outro, constituído por dez univalentes, permaneceu retardatário em relação ao primeiro (Fig. 7 c) para atingir a placa. Após, ambos os genomas alcançaram a placa equatorial formando uma placa metafásica única e típica (Fig. 7 d). Em alguns meiócitos, os dez univalentes foram alocados em uma placa metafásica independente (Fig. 7 e). Em anáfase, as cromátides irmãs segregaram para os pólos opostos (50:50) (Fig. 7 f), dando origem a uma telófase normal (Fig. 7 g) que, após a citocinese (Fig. 7 h), originou uma díade de micrósporos (Fig. 7 i). Somente uma divisão meiótica (meiose equacional) ocorreu e dois micrósporos $2n$ foram formados.

A poliploidia é encontrada em cerca de 80% das espécies de *Paspalum* (Quarín, 1992), entre as quais o conjunto cromossômico mais freqüente é $2n = 4x = 40$. Mais de 70% dos poliplóides listados reproduzem-se por apomixia (Bonilla, Quarín, 1997). Relatos de tetraploidia ($2n = 4x = 40$), mencionados para *P. conspersum*, associados com uma meiose regular e de reprodução sexual (Fernandes et al., 1974; Burson, Bennett, 1976; Burson, 1978), na verdade, não se referem a esta espécie. Ao contrário, a hexaploidia ($2n = 6x = 60$) foi relatada para verdadeiros representantes desta espécie (Quarín, 1977; Quarín, Hanna, 1980; Pozzobon, Valls, 1987; Honfi et al., 1990; Pozzobon et al., 2000; 2008; Pagliarini et al., 2001; Adamowski et al., 2005; Hojsgaard et al., 2009).

Os acessos com 60 cromossomos analisados por Quarín e Hanna (1980) mostraram uma meiose regular, com pareamento principalmente em bivalentes e um baixo percentual em univalentes e quadrivalentes. A distribuição cromossômica foi regular em anáfase I e II. Resultados semelhantes foram publicados por Pozzobon e Valls (1987), Pagliarini et al. (2001) e Adamowski et al. (2005).

Tetraploidia e pentaploidia são aqui descritos pela primeira vez por representantes típicos de *P. conspersum*. A tetraploidia é a situação mais comum em *Paspalum*. A pentaploidia, por sua vez, foi relatada em *P. mimus* (Bonilha, Quarín, 1997), *P. alcalinum* Mez (Burson, 1997), *P. dilatatum* Poir. (Bashaw, Forbes, 1958; Mehra, Chaudhary, 1981; Burson et al., 1991; Pozzobon et al., 2000), *P. arundinellum* Mez (Hojsgaard et al., 2009), e *P. notatum* Flügge (Tischler, Burson, 1995).

Os dados obtidos com o acesso pentaplóide (BRA-022748) de *Paspalum conspersum* mostraram 40 cromossomos univalentes, congregando simultaneamente na placa metafásica e 10 dispersos, sugerindo a presença de pelo

menos dois genomas. Ao examinar uma planta pentaplóide de *P. alcalinum*, Burson (1997) considerou a possibilidade daquela pentaploidia ser decorrente de um cruzamento envolvendo um tetraplóide (gameta não reduzido) e citótipos diplóides (esperma haplóide), tendo como genitor feminino um tetraplóide apomítico e como macho um diplóide sexual.

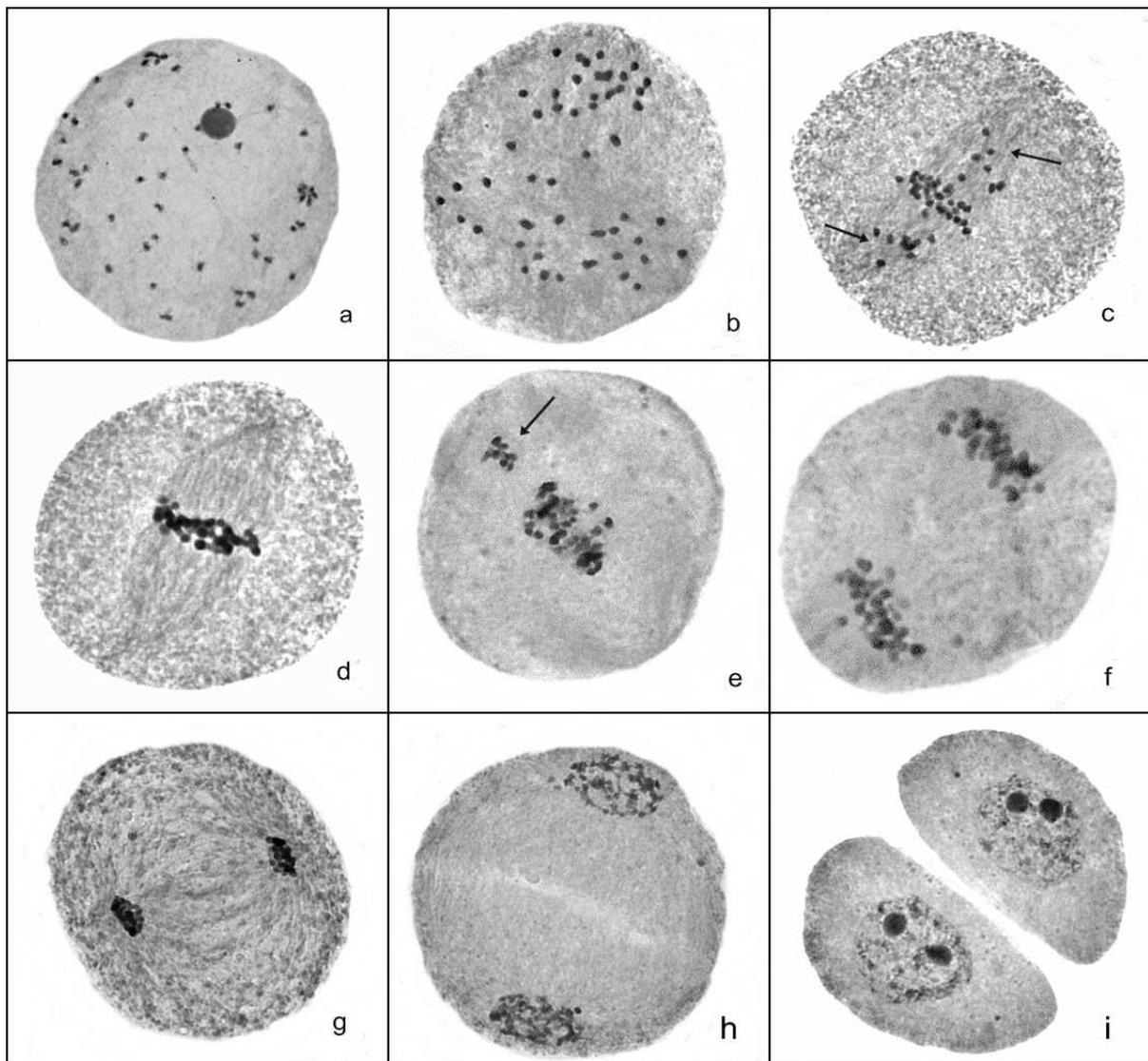


Figura 7- Aspectos da microsporogênese no acesso pentaplóide de *Paspalum conspersum* (BRA-022748). a) Meiócito em diacinese com 50 univalentes. b) Meiócito com diacinese tardia com 50 univalentes. c) Meiócito em metáfase mostrando um genoma congregado na placa metafásica (40 univalentes) e o outro com univalentes dispersos (setas). d) Metáfase com ambos os genomas congregados na placa. e) Metáfase com um genoma disposto numa pequena placa metafásica (seta). f) Anáfase normal. g) Telófase normal. h) Citocinese pós-telófase. i) Díade com dois micrósporos $2n$.

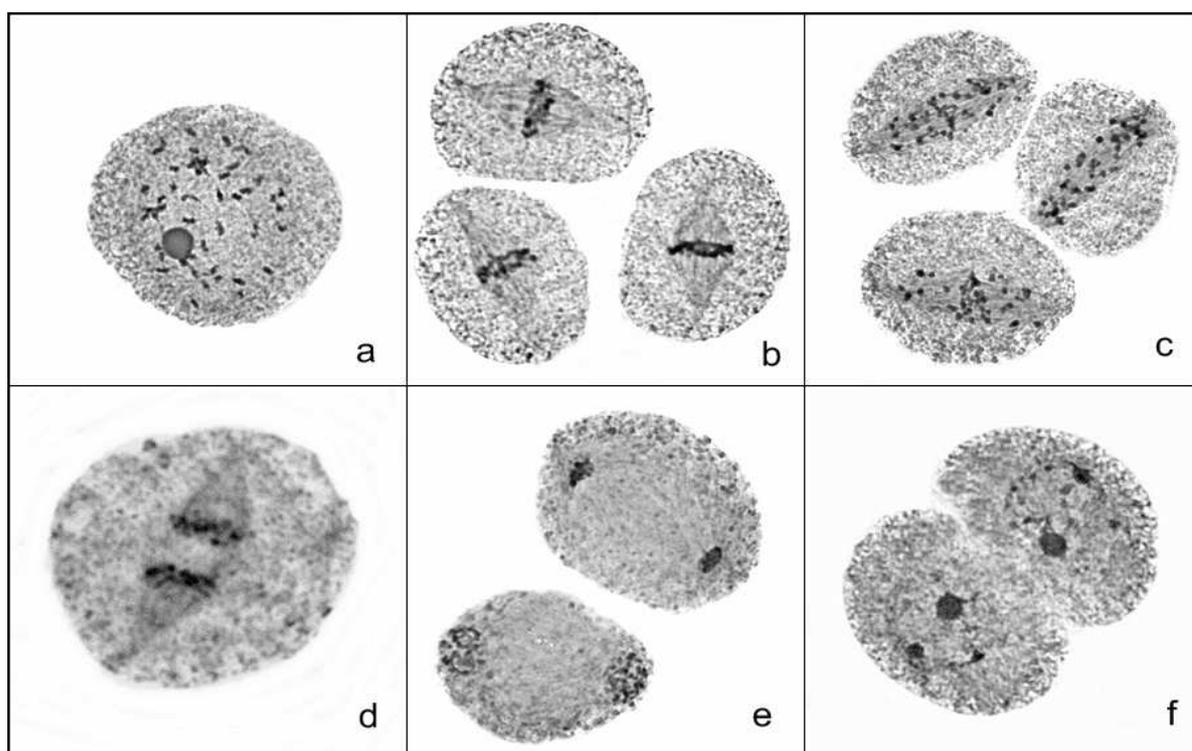


Figura 8 - Aspectos da microsporogênese no acesso pentaplóide de *Paspalum* sp. (BRA-012921). a) Meiócitos em diacinese mostrando 50 cromossomos univalentes. b) Metáfase normal, com ambos os genomas congregados na placa. c) Meiócitos em metáfase mostrando os genomas espalhados. d) Anáfase normal. e) Telófase normal. f) Díade com dois micrósporos 2n.

A assinapse também foi mencionada, por ocorrer em um acesso hexaplóide de *Paspalum jesuiticum* Parodi, coletado no estado do Rio Grande do Sul – Brasil (Fernandes et al., 1974), mas os detalhes do comportamento meiótico não foram fornecidos. A assinapse também foi relatada em um acesso tetraplóide apomítico de *P. secans* (Snyder, 1961).

Os acessos pentaplóides (BRA-022748 e BRA-012921) são típicos de híbridos recentemente formados na natureza, caracterizados pelo ritmo meiótico dissimilar entre os parentais. Este fenômeno foi encontrado em um acesso de *P. subciliatum* Chase (Adamowski et al., 1998) e é amplamente relatado em espécies do gênero *Brachiaria* (Trin) (Risso-Pascotto et al., 2004; Mendes et al., 2006; Mendes-Bonato et al., 2006; Boldrini et al., 2009, 2010; Ricci et al., 2010). Vários poliplóides foram formados no passado por eventos de duplicação do genoma ocorridos há milhões de anos (paleopoliplóides), mas, de acordo com Adams e Wendel (2005), a poliploidia é um processo ativo e contínuo. O comportamento

meiótico dos acessos de *Paspalum conspersum* aqui analisados reforça sua proposição.

Divisão equatorial das cromátides como relatada nos acessos de *Paspalum conspersum* (BRA-022748) e *Paspalum* sp. (BRA-012921) tem sido observada em mutantes sinápticos de várias espécies (Ramanna, 1983; Jongedijk et al., 1991; Vorsa, Ortiz, 1992; Qu, Vorsa, 1999), incluindo espécies do gênero *Paspalum* (Snyder, 1961; Mehra, Chaudhary, 1981; Bonilla, Quarín, 1997), gerando díades com pólen 2n.

A incidência de gametas 2n é frequente no reino vegetal e tem sido relatada em espécies de muitas famílias, incluindo a Poaceae (Veilleux, 1985). Há relatos de que a citocinese está ausente em várias espécies de *Paspalum*, o que leva à formação de gametas 2n (Pagliarini et al., 1999).

A poliploidia espontânea é um fenômeno importante para a evolução e para o desenvolvimento de novas cultivares. Em plantas superiores, dois modos principais de poliploidização têm sido descritos: a poliploidização assexuada por meio da duplicação somática e a poliploidização sexual por meio da formação de gametas 2n (Harlan, De Wet, 1975; Veilleux, 1985; Bretagnolle, Thompson, 1995). A poliploidização sexual é provavelmente predominante na natureza.

Nos acessos pentaplóides de *Paspalum conspersum* (BRA-022748) e *Paspalum* sp. (BRA-012921) estudados no presente trabalho, todos os gametas apresentaram o número somático de cromossomos (gametas 2n). Isso é incomum, uma vez que, mesmo em espécies ou genótipos dispostos à formação de gametas 2n, a frequência desses gametas é geralmente variável. Veilleux (1985) listou várias espécies de plantas em que a produção de pólen 2n variou de 0,05 a 99%.

A importância dos mutantes meióticos para o melhoramento tem sido muito enfatizada na literatura. Bretagnolle e Thompson (1995) listaram mais de dez mecanismos que conduzem à formação de gametas 2n.

A poliplodização sexual pode ser empregada com sucesso tanto para aumentar a diversidade alélica como para promover a transferência de traços úteis de espécies silvestres relacionadas para variedades cultivadas (Ramanna, Jacobsen, 2003).

A elevada eficiência (100%) na produção de gametas 2n pode ser de importância especial para o melhoramento de *Paspalum*, quando houver interesse na hibridização intra e interespecífica. No entanto, o comportamento meiótico sugere

que o acesso pentaplóide tenha se originado por uma hibridização natural recente, de tal modo que os genomas envolvidos na sua constituição ainda não foram identificados. Por isso, mais estudos são necessários para que os genomas promissores possam ser efetivamente utilizadas em programas de melhoramento.

4.5. Considerações finais

O melhor conhecimento do gênero *Paspalum* e seus grupos envolve pesquisa básica e avançada, seguindo um propósito conservacionista e também de avanços tecnológicos (Sartor et al., 2009). Além de uma base genética adequada na coleção de germoplasma, programas de melhoramento genético de espécies vegetais demandam conhecimentos sobre o modo de reprodução, número de cromossomos, nível de ploidia e comportamento meiótico das espécies envolvidas. *Paspalum* apresenta um sistema reprodutivo complexo, composto por espécies com raças diplóides de reprodução sexuada e poliplóides sexuais ou apomíticos (Quarín, 1992).

Entre os 18 acessos pré-selecionados pelos melhoristas da Embrapa Pecuária Sudeste para a composição de novas cultivares, 14 acessos tetraplóides analisados apresentaram tétrades com anormalidades inferiores a 30%. Destes 14 acessos, nove apresentaram menos de 10% de tétrades anormais: *Paspalum mandiocanum* (BRA-021377), *P. notatum* (BRA-023566, BRA-023558), *P. atratum* (BRA-030078), *P. wrightii* (BRA-023213), *P. limbatum* (BRA-023671), *P. conspersum* (BRA-012823), *P. regnellii* (BRA-009890, BRA-022811) e *Paspalum* sp. (BRA-022764). Os dois acessos hexaplóides analisados, *P. plicatulum* (BRA-023264) e *Paspalum* sp. (BRA-022781), também apresentaram menos que 10% de anormalidades. É plausível supor que tais acessos devam produzir uma alta taxa de pólen viável. Assim, como esses acessos apresentaram estabilidade meiótica, eles são candidatos à seleção para a síntese de novas cultivares, dado o alto potencial de produção de sementes.

Os acessos pentaplóides de *P. conspersum* e *Paspalum* sp., embora sejam fonte de gametas $2n$, não devem ser utilizados até que estudos mostrem a origem da assinapse.

5. CONCLUSÕES

A análise citogenética dos 18 acessos de *Paspalum* pertencentes a 10 espécies permitiu as seguintes conclusões:

a) 14 acessos são tetraplóides ($2n = 4x = 40$), dois pentaplóides ($2n = 5x = 50$) e dois hexaplóides ($2n = 6x = 60$).

b) Todos os acessos apresentaram números cromossômicos múltiplos de 10.

c) Nos acessos tetraplóides, a quantidade de anormalidades meióticas foi variável, havendo alta estabilidade meiótica na maioria.

d) As anormalidades meióticas encontradas nos acessos tetraplóides são típicas para este nível de ploidia.

e) Um acesso de *P. conspersum* e um acesso de *Paspalum* sp. mostraram assinapse total e formação de díades de micrósporos $2n$.

f) Os números de cromossomos ($2n = 4x = 40$) e ($2n = 5x = 50$) foram descritos pela primeira vez para *P. conspersum*.

f) Há evidências de que os acessos assinápticos tenham se originado por hibridização natural recente.

f) Os dois acessos hexaplóides analisados apresentaram comportamento cromossômico similar aos dos cromossomos, pareando-se como bivalentes.

g) Os resultados mostram que há possibilidade de seleção de acessos com meiose regular e que garantam boa produção de sementes entre os previamente selecionados, a partir de características agrônômicas nas diferentes espécies analisadas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACUÑA, C.A.; BLOUNT, A.R.; QUESENBERRY, K.H.; KENWOTHY, K.E.; HANNA, W.W. Bahiagrass tetraploid germplasm: Reproductive and agronomic characterization of segregating progeny. **Crop Science**, 49:581-588, 2009.

ADAMOWSKI, E.V.; PAGLIARINI, M.S.; BATISTA, L.A.R. Chromosome elimination in *Paspalum subciliatum* (Notata group). **Sexual Plant Reproduction**, 11:272-276, 1998.

ADAMOWSKI, E.V.; PAGLIARINI, M.S.; BATISTA, L.A.R. Chromosome number and microsporogenesis in *Paspalum maritimum* (Caespitosa Group; Gramineae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 43:301-305, 2000.

ADAMOWSKI, E.V.; PAGLIARINI, M.S.; BONATO, A.B.M. Chromosome numbers and meiotic behavior of some *Paspalum* accessions. **Genetics and Molecular Biology**, 28:773-780, 2005.

ADAMS, K.L.; WENDEL, J.F. Polyploidy and genome evolution in plants. **Current Opinion in Plant Biology**, 8:135-141, 2005.

AGUILERA, P.M.; SARTOR, M.E.; GALDEANO, F.; ESPINOZA, F.; QUARÍN, C.L. Interspecific tetraploid hybrids between two forage grass species: sexual *Paspalum plicatulum* and apomictic *P. guenoarum*. **Crop Science**, 51:1544-1550, 2011.

ARAÚJO, A.A. **Principais gramíneas do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Sulina, 1971. 274p.

BALBINOT, D.N. **Variabilidade citogenética em uma coleção de acessos de *Paspalum notatum* Flüggé**. Porto Alegre: Universidade do Rio Grande do Sul, 2007. 76p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia).

BARRETO, I.L. Las especies afines a *Paspalum virgatum* en la América del Sur. **Revista Argentina de Agronomía**, 21:125-142, 1954.

BARRETO, I.L. Estudo da pastagem nativa no Rio Grande do Sul. **Anuário da Associação Gabrielense de Melhoramento e Renovação de Pastagens**, 1:81-96, 1963.

BARRETO, I.L. Las especies afines a *Paspalum quadrifarium* (Gramineae) en la América del Sur de clima subtropical y templada. **Darwiniana**,14:130-155, 1966.

BARRETO, I.L. **O gênero *Paspalum* (Gramineae) no Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1974. 258p. Dissertação (Livre Docência em Fitotecnia).

BARRETO, I.L.; KAPPEL, A. Principais espécies de gramíneas leguminosas das pastagens naturais do Rio Grande do Sul. In: XV CONGRESSO DA SOCIEDADE DE BOTÂNICA DO BRASIL. Porto Alegre, 19767. **Resumos...** Porto Alegre: UFRGS, 1967. p. 281-295.

BARROS, T.; PEREIRA, E.A.; SHNEIDER, R.; SARAIVA, K.M.; CASTRO, L.N.; BITENCOURT, M.G.S.; SIMIONI, C.; DALL'AGNOL, M. Avaliação agrônômica de híbridos interespecíficos do gênero *Paspalum* (*P. plicatulum* x *P. guenoarum*) na região da depressão central do estado do Rio Grande do Sul. In: III INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON FORAGE BREEDING, Bonito, 2001. **Resumos Expandidos...** Bonito: Embrapa, 2001. p. 349-352.

BASHAW, E.C.; FORBES, I. Megasporogenesis, embryo sac development and embryogenesis in dallisgrass, *Paspalum dilatatum* Poir. **Agronomy Journal**, 50:753-756, 1958.

BASHAW, E.C.; HOVIN, A.W.; HOLT, E.C. Apomixis, its evolutionary significance and utilization in plant breeding. In: 11 INTERNATIONAL GRASSLAND CONGRESS. Queensland, 1970. **Proceedings...** Queensland, 1970. p. 245-247.

BATISTA, L.A.R. Representatividade taxonômica e caracterização morfológica e agrônômica dos acessos do Banco Ativo de Germoplasma de *Paspalum*. (Palestra e Workshop sobre plantas forrageiras). III CONGRESSO BRASILEIRO DE MELHORAMENTO DE PLANTAS. Gramado, 2005. **Resumos...** Passo Fundo: Embrapa Trigo; Sociedade Brasileira de Melhoramento de Plantas, 2005. (CD-ROM).

BATISTA, L.A.R.; GODOY, R. Capacidade de produção de sementes em acessos do gênero *Paspalum*. **Revista Brasileira de Zootecnia**, 27:841-847, 1998.

BATISTA, L.A.R.; REGINATO NETO, A. Espécies do gênero *Paspalum* com potencial forrageiro. In: 13 SEMANA DO ESTUDANTE, São Carlos–SP, 1999 **Resumos...** São Carlos: Embrapa Pecuária Sudeste, 1999, p. 59-71.

BATISTA, L.A.R.; REGITANO NETO, A. **Espécies do gênero *Paspalum* com potencial forrageiro**. São Carlos: Embrapa Pecuária Sudeste, ISSN 1518-4757, 2000. (Documentos, 29).

BEARD, J.B. **An assessment of water use by turf grasses. Turfgrass Water Conservation**. Univ. of California Division of Agriculture & Natural Resources. Disponível em: <http://www.turfgrassod.org/trc/statistics.html>. Acesso em: 30, agosto, 2012.

BENNETT, H.W.; BASHAW, E.C. Interspecific hibridization with *Paspalum* sp. **Crop Science**, 6:52-54, 1966.

BITENCOURT, M.G.S.; PEREIRA, E.A.; SCHNEIDER, R.; SARAIVA, K.M.; BARROS, T.; LEÃES, A.P.S.; SIMIONI, C.; DALL'AGNOL, M. Avaliação de produção de forragem de progênies F₁ de híbridos de *Paspalum guenoarum* apomítico (Azulão) x *P. plicatulum* sexual (4x4c). In: III INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON FORAGE BREEDING, Bonito, 2011. **Resumos Expandidos...** Bonito: Embrapa, 2011, p. 299-302.

BOLDRINI, I.I. **Dinâmica de vegetação de uma pastagem natural sob diferentes níveis de oferta de forragem e tipos de solos. Depressão Central, RS**. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1993. 262p. Tese (Doutorado em Zootecnia).

BOLDRINI, K.R.; MICHELETTI, P.L.; GALLO, P.H, MENDES-BONATO A.B, PAGLIARINI, M.S; VALLE, C.B. Origin of a polyploid accession of *Brachiaria humidicola* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). **Genetics and Molecular Research**, 8: 888-895, 2009.

BOLDRINI, K.R.; PAGLIARINI, M.S.; VALLE, C.B. Evidence of natural hybridization in *Brachiaria humidicola* (Rendle) Shweick. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). **Journal of Genetics**, 89:91-94, 2010.

BONILLA, J.R.; QUARÍN, C.L. Disporous and aposporous apomixis in a pentaploid race of *Paspalum minus*. **Plant Science**, 127:94-104, 1997.

BRETAGNOLLE, F., THOMPSON, J.D. Gametes with the somatic chromosome number: mechanisms of their formation and role in the evolution of autopolyploid plants. **New Phytologist**, 129:1-22, 1995.

BURSON, B.L. Cytology of some apomictic *Paspalum* species. **Crop Science**, 15:229-232, 1975.

BURSON, B.L. Genome relations between *Paspalum conspersum* and two diploid *Paspalum* species. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, 20:365-372, 1978.

BURSON, B.L. Genome relationship between tetraploid and hexaploid biotypes of dallisgrass, *Paspalum dilatatum*. **Botanical Gazette**, 152:219-223, 1991.

BURSON, B.L. Apomixis and sexuality in some *Paspalum* species. **Crop Science**, 37:1347-1351, 1997.

BURSON, B.L.; BENNETT, H.W. Chromosome numbers, microsporogenesis, and mode of reproduction of seven *Paspalum* species. **Crop Science**, 11:292-294, 1971.

BURSON, B.L.; BENNETT, H.W. Cytology, method of reproduction and fertility of Brunswick grass, *Paspalum nicorae* Parody. **Crop Science**, 10:184-187, 1970.

BURSON, B.L.; BENNETT, H.W. Cytogenetics of *Paspalum conspersum* and its genomic relationship with yellow-anthered *P. dilatatum* and *P. malacophyllum*. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, 18:701-708, 1976.

BURSON, B.L.; HUSSEY, M.A. Cytology of *Paspalum malacophyllum* and its relationship to *P. jurgensii* and *P. dilatatum*. **International Journal of Plant Science**, 159:153-159, 1998.

BURSON, B.L.; VOIGT, P.W.; EVERS, G.W. Cytology, reproductive behavior and forage potential of hexaploid dallisgrass biotypes. **Crop Science**, 31:636-641, 1991.

BURTON, G.W. A cytological study of some species in the genus *Paspalum*. **Journal of Agricultural Research**, 60:193-197, 1940.

BURTON, G.W. A cytological study of some species in the tribo *Paniceae*. **American Journal of Botany**, 29:355-359, 1942.

BURTON, G.W. Dallisgrass seed sources. **Journal of the American Society of Agronomy**, 37:458-68, 1945.

BURTON, G.W. The method of reproduction in Common Bahia Grass, *Paspalum notatum*. **Journal of the American Society of Agronomy**, 40:443-452, 1948.

BURTON, G.W. A search for the origin of Pensacola bahiagrass. **Economic Botany**, 1:379-82, 1967.

CÁCERES, M.E.; PUPILLI, F.; QUARÍN, C.L.; ARCIONI, S. Feulgen-DNA densitometry of embryo sacs permits discrimination between sexual and apomictic plants in *Paspalum simplex*. **Euphytica**, 110:161-167, 1999.

CANTO-DOROW, T.S. **Revisão taxonômica das espécies sul-riograndenses de *Paspalum* L. (grupo Notata) Poaceae – Paniceae, com ênfase na análise da variação intra-específica de *Paspalum notatum* Flüge**, 1993. 172p. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul Dissertação (Mestrado em Botânica).

CARÁMBULA, M. *Paspalum dilatatum*: características agronômicas y su rol en las pasturas. **Revista Argentina de Producción Animal**, 2:68-94, 2002.

CHASE, A. The North American Species of *Paspalum*. **United States National Herbarium**, 24:103-159, 1911.

CHASE, A. The North American species of *Paspalum*. **Contributions from the United States National Herbarium**, 28:1-310, 1929.

CHASE, A. New species of *Paspalum* from tropical America. **Journal of the Washington Academy of Sciences**, 27:143-146, 1937.

CIDADE, W.F. **Estudos genético-moleculares no gênero *Paspalum* L. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae)**. Campinas: Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2011. 190p. Dissertação (Mestrado em Genética Vegetal e Melhoramento).

COSENZA, G.W. **Resistência de gramíneas forrageiras à cigarrinha-das-pastagens *Deois flavopicta* (Stal., 1854)**. Planaltina: Embrapa-CPAC, 1981. 16p.

DAHMER, N.; SCHIFINO-WITTMANN, M.; T. DALL'AGNOL, M.; CASTRO, B. Cytogenetic data for *Paspalum notatum* Flüggé accessions. **Scientia Agricola**, 65:381-388, 2008.

DALL'AGNOL, M.; SCHIFINO-WITTMANN, M.T. Apomixia, genética e melhoramento de plantas. **Revista Brasileira de Agrociência**, 2:127-133, 2005.

DALL'AGNOL, M.; STEINER, M.G.; BARÉA, K.; SCHEFFER-BASSO, SIMONE. M. Perspectiva de lançamento de cultivares de species forrageiras nativas: o Gênero *Paspalum*. In: SIMPÓSIO DE FORRAGEIRAS E PRODUÇÃO ANIMAL, Porto Alegre, 2006. **Resumos...** Porto Alegre: UFRGS, 2006, p. 149-162.

DAURELIO, L.D.; ESPINOZA, F.; QUARIN, C.L.; PESSINO, S.C. Genetic diversity in sexual diploid and apomictic tetraploid populations of *Paspalum notatum* situated in sympatry or allopatry. **Plant systematic and Evolution**, 244:189-199, 2004.

DAVIDSE, G.; POHL, R.W. Chromosome numbers and notes on some Central American grasses. **Canadian Journal of Botany**, 50:273-283, 1972.

EPA (2009). **HERBRECS Database**. Queensand Herbarium, Environmental Protection Agency, Brsbane, Queensland.

ESPINOZA, F.; DAURELIO, L.D.; PESSINO, S.C. Genetic characterization of *Paspalum notatum* accessions by AFLP markers. **Plant Systematics and Evolution**, 258:147–159, 2006.

ESPINOZA, F.; DIAZ, Y.; VALLE, A. Utilización del banco de energia como estratégia de manejo en sabanas del estado Cojedes. I. Composición botánica. **Zootecnia Tropical**, 18:197-212, 2000.

ESPINOZA, F.; QUARÍN, C.L. Cytoembryology of *Paspalum chaseanum* and sexual diploid biotypes of two apomictic *Paspalum* species. **Australian Journal of Botany**, 45:871-877, 1997.

ESPINOZA, F.; URBANI, M.H.; MARTÍNEZ, E.J.; QUARÍN, C.L. The breeding system of three *Paspalum* species with forage potential. **Tropical Grassland**, 35:211-217, 2001.

EVANGELISTA, A.R.; LIMA, J.A.; CURI, N. Produção de matéria seca de pastagens nativas em áreas de Cambissolo e Latossolo. **Ciência e Agrotécnica**, 23:987-992, 1999.

EVERS, G.W.; BURSON, B.L. Dallisgrass and other *Paspalum* species. In: MOSER, L.E.; BURSON, B.L.; SOLLENBERGER, L.E. (eds.). Warm-season (C4) grasses. **Agronomy Monograph**, 45:681-713, 2004.

FERNANDES, F.D.; BARCELOS, A.O.; ANDRADE, P.R.; BATISTA, L.A.R.; GOMES, A.C.; JÚNIOR, H.L.S. **Qualidade da forragem do capim Pojuca em diferentes idades de rebrotação**. Planaltina: Embrapa Cerrados, ISSN 1676-918x, 2002. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 52).

FERNANDES, M.I.B.M. **Citogenética e evolução do gênero *Paspalum* (Gramineae): contribuição ao estudo das espécies naturais do Rio Grande do Sul**. Rio Grande do Sul: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1971. 193p. Tese (Doutorado em Genética).

FERNANDES, M.I.B.M.; BARRETO, I.L.; SALZANO, F.M.; SACCHET, A.M.O.F. Cytological and evolutionary relationships in Brazilian forms of *Paspalum* (Gramineae). **Caryologia**, 27:455-465, 1974.

FONSECA, D.M.; SANTOS, M.E.R.; MARTUSCELLO, J.A. Importância das forrageiras no sistema de produção. In: FONSECA, D.M.; MARTUSCELLO, J.A. (eds.). **Plantas Forrageiras**. Viçosa: UFV, 2011. p. 13-29.

FORBES, I.; BURTON, G.W. Cytology of diploids, natural and induced tetraploids, and intraspecies hybrids of Bahiagrass, *Paspalum notatum* Flüggé. **Crop Science**, 1:402-406, 1961.

FORBES, I.; BURTON, G.W. Induction of tetraploidy and a rapid field method of detecting induced tetraploidy in Pensacola bahiagrass. **Crop Science**, 1:338-383, 1961a.

FREITAS, P.M.; TAKAYAMA, S.Y.; PAGLIARINI, M.S.; BATISTA, L.A.R. Evaluation of meiotic behavior in polyploid accessions of *Paspalum* (Plicatula Group). **The Nucleus**, 40:47-52, 1997.

GATES, R.N.; QUARÍN, L.C.; PEDREIRA, C.G.S. Bahiagrass. In: MOSER, L.E.; BURSON, B.L.; SOLLENBERGER, L.E. (eds.). Warm-season (C4) grasses. Warm-season (C4) grasses. **Agronomy Monograph**, 45:651-680. 2004.

GBIF. **Species: *Paspalum mandiocanum* Trin.** Global Biodiversity Information Facility. Disponível em: [HTTP://data.gbif.org/species/15768268/](http://data.gbif.org/species/15768268/). Acesso em: 28, novembro, 2012.

GIUSSANI, L.M.; ZULOAGA, F.O.; QUARÍN, C.L.; COTA-SÁNCHEZ, J.H.; UBAYASENA, K.; MORRONE, O. Phylogenetic relationships in the genus *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): an assessment of the Quadrifaria and Virgata informal groups. **Systematic Botany**, 34:32-43, 2009.

GOMES, I.R. MARIA-JUDITH. **Estudos taxonômicos no gênero *Paspalum* L., grupos “Virgata” e “Quadrifaria” no Brasil.** Campinas: Universidade Estadual de Campinas, 1995. 151p. Tese (Mestrado em Biologia Vegetal).

GOMES, S.T. Evolução e perspectivas da produção de leite no Brasil. In: GOMES, A.T.; LEITE, J.L.B.; CARNEIRO, A.V. (eds.). **O agronegócio do leite no Brasil.** Juiz de Fora: Embrapa Gado de Leite, 2001. p. 49-61.

GOUL, F.W. **The grasses of Texas.** College Station: Texas A & M University, 1975. 663p.

HADDAD, C.M.; DOMINGUES, J.L.; CASTRO, F.G.F.; TAMASSIA, L.F.M. Características de produção e valor nutritivo do capim Pensacola (*Paspalum notatum* Flüge var. *saurae* Parodi) em função da idade de corte. **Scientia Agrícola**, 56:3, 1999.

HARLAN, J.R.; WET, J.M.J. On Ö. Winge and a prayer: the origins of polyploidy. **Botanical Review**, 41:361-391, 1975.

HOJSGAARD, D. HONFI A.I.; RUA, G. DAVIÑA J. Chromosome numbers and ploidy levels of *Paspalum* species from subtropical South America (Poaceae). **Genetics Resources and Crop Evolution**, 56: 533-545, 2009.

HONFI, A.I.; QUARÍN, C.L.; VALLS, J.F.M. Karyological studies in South American grasses. **Darwiniana**, 30:87-94, 1990.

IBGE. **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/home>. Acesso em: 23, setembro, 2012.

JONGEDIJK, E.; RAMANNA, M.S.; SAWOR, Z.; HERMSEN, J.G.T. Formation of first division restitution (FDR) 2n megaspores through pseudohomotypic division in ds-1 (desynapsis) mutants of diploid potato: routine production of tetraploid progeny from 2xFDR x 2xFDR crosses. **Theoretical and Applied Genetics**, 82:645-656, 1991.

KARIA, T.C.; ANDRADE, P.R. **Cultivo do Capim Pojuca**. Planaltina: Embrapa Cerrados, 2001 (Recomendação Técnica 50).

KATAYAMA, T.; IKEDA, H. Cytogenetic studies on *Paspalum distichum* L. **Cytologia**, 40:759-764, 1975.

KODURU, P.R.K.; RAO, M.K. Cytogenetics of synaptic mutants in higher plants. **Theoretical and Applied Genetics**, 59:197-214, 1981.

LOPES, R.R.; FRANKE, B.L. Produção de sementes de quatro ecótipos de *Paspalum* nativos do Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Zootecnia**, 40:20-30, 2011.

MARASCHIN, G.E. A planta forrageira no sistema de produção: grama batatais, forquilha e bahiagrass. In: XVII SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, Piracicaba, 2001. **Resumos...** Piracicaba: FEALQ, 2001, p. 217-264.

MARTÍNEZ, E.J.; QUARÍN, C.L. Citoembriologia y comportamiento reproductivo de un citotipo diploide de *Paspalum hydrophilum* y sus híbridos com *P. palustre* (Poaceae: Paniceae). **Darwiniana**, 37:243-251, 1999.

MARTUSCELLO, J.A. **Repetibilidade e seleção de *Panicum maximum* Jacq.** Viçosa: Escola Superior de Agronomia Luiz de Queiroz, 2007. 111p. Tese (Doutorado em Zootecnia).

MBG (2009). ***Paspalum mandiocanum* Trin. Trópicos.** Disponível em: www.tropicos.org/name/2552763. Acesso em: 28, novembro, 2012.

MEHRA, P.N.; CHAUDHARY, J.D. Male meiosis on some grasses of the tribe Paniceae from North Eastern India. I. Genus *Paspalum*. **Cytologia**, 46:265-278, 1981.

MENDES, D.V.; BOLDRINI, K.R.; MENDES-BONATO, A.B.; PAGLIARINI, M.S.; VALLEC.B. Cytological evidence of natural hybridization in *Brachiaria brizantha* Stapf (Gramineae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, 150:441-446, 2006.

MENDES-BONATO, A.B.; VALLE, C.B.; PAGLIARINI, M.S.; PENTEADO, O.I.M. **Caracterização citogenética de acessos de *Brachiaria brizantha* (Graminae).** Campo Grande: Embrapa Gado de Corte, ISSN – 1679-0790, 2002 (Documentos, 15).

MILES, J.W.; MAASS, B.L.; VALLE, C.B. ***Brachiaria: biology, agronomy and improvement.*** Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT); Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Brasília: Embrapa, 1996. 283p.

MORAES, C.O.C. Recursos genéticos de plantas forrageiras, especialmente do gênero *Paspalum*, no Centro de Pesquisa de Ovinos, Bagé, Rio Grande do Sul. In: ENCONTRO INTERNACIONAL SOBRE MELHORAMENTO GENÉTICO DE *PASPALUM*, Nova Odessa, 1987. **Resumos...** Nova Odessa: IZ, 1987, p. 81-84.

NORRMANN, G.A.; QUARÍN, C.L.; BURSON, B.L. Cytogenetics and reproductive behavior of different chromosome races in six *Paspalum* species. **Journal of Heredity**, 80:24-28, 1989.

NUÑEZ, O. Investigaciones cariosistemáticas de las gramíneas argentinas de la tribu "Paniceae". **Revista de la Facultad de Agronomía**, 28:229-256, 1952.

OBEID, J.A.; PEREIRA, D.H. Gênero *Paspalum*. In: FONSECA, D.M; MARTUSCELLO, J.A. (ed.). **Plantas Forrageiras**. Viçosa, MG: UFV, 2010. 577p.

OLIVEIRA, R.C. **O gênero *Paspalum* L., grupo *Plicatula* (Poaceae: Paniceae), no Brasil**. Campinas: Universidade Estadual de Campinas, 2004. 385 páginas. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal).

OTERO, J.R. **Informações sobre algumas plantas forrageiras**. Rio de Janeiro: Serviço de Informação Agrícola do Ministério da Agricultura, 1961. 334p.

PAGLIARINI, M.S.; CARRARO, L.R.; FREITAS, P.M.; ADAMOWSKI, E.V.; BATISTA, L.A.R.; VALLS, J.F.M. Cytogenetic characterization of Brazilian *Paspalum* accessions. **Hereditas**, 137:27-34, 2001.

PAGLIARINI, M.S.; FREITAS, P.M.; BATISTA, L.A.R. Chromosome stickiness in meiosis of a Brazilian *Paspalum* accession. **Cytologia**, 65:289-294, 2000.

PAGLIARINI, M.S.; FREITAS, P.M.; TAKAYAMA, S.Y.; BATISTA, L.A.R. An original meiotic mutation in *Paspalum regnellii*. **Sexual Plant Reproduction**, 11:17-21, 1998.

PAGLIARINI, M.S.; TAKAYAMA, S.Y.; FREITAS, P.M.; CARRARO, L.R.; ADAMOWSKI, E.V.; BATISTA, L.A.R. Failure of cytokinesis and 2n gamete formation in Brazilian accessions of *Paspalum*. **Euphytica**, 108:129-135, 1999.

PARODI, L.R. Contribución al estudio de las gramíneas del género *Paspalum* de la flora Uruguaya. **Revista del Museo de La Plata**, 1:211-250, 1937.

PARODI, L.R. La taxonomía de las gramíneas Argentinas a la luz de las investigaciones más recientes. **Recent Advances in Botany**, 7:125-130, 1961.

PAZY, B.; PLITMANN, U. Asynapsis in *Cistanche tubulosa* (Orobanchaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 201:271-273, 1996.

PEÑALOZA, A.P.S.; CÔRTEZ A.L.; POZZOBON, M.T.; SANTOS S.; RUA, G.H.; VALLS, J.F.M. Unusual chromosome numbers in *Paspalum* L. (Poaceae: Paniceae) from Brazil. **Genetics and Molecular Research**, 7:399-406, 2008.

Pi, P.H.; CHAO, C.Y. Microsporogenesis in *Paspalum longifolium* and *P. commersonii* on two different polyploidy levels. **Cytologia**, 39:453-465, 1974.

PITMAN, M.W.; BURSON, B.L.; BASWAW, E.C. Phylogenetic relationships among *Paspalum* species with different base chromosome numbers. **Botanical Gazette**, 148:130-135, 1987.

POTT, A. **Pastagens no Pantanal**. Corumbá: Embrapa/CPAP, 1988. 58p. (Documentos, 7).

POZZOBON, M.T.; CARVALHO MACHADO, A.C.; VAIO, M. Cytogenetic analyses in *Paspalum* L. reveal new diploid species and accessions. **Ciência Rural**, 38:1292-1299, 2008.

POZZOBON, M.T.; VALLS, J.F.M. Caracterização citogenética em acessos de germoplasma de espécies brasileira de *Paspalum* (Graminea). In: ENCONTRO INTERNACIONAL SOBRE MELHORAMENTO GENÉTICO DE *PASPALUM*, Nova Odessa, 1987. **Resumos...** Nova Odessa: Instituto de Zootecnia, 1987, p. 73-78.

POZZOBON, M.T.; VALLS, J.F.M. Chromosome number in Brazilian germoplasm accessions of *Paspalum hydrophilum*, *P. modestum* and *P. palustre* (Gramineae; Paniceae). **Genetic and Molecular Biology**, 26:365-368, 2003.

POZZOBON, M.T.; VALLS, J.F.M.; SANTOS, S. Contagens cromossômicas em espécies brasileiras de *Paspalum* L. (Gramineae). **Acta Botânica Brasilica**, 14:151-162, 2000.

PRATES, E.R. Efeito de nitrogênio e de intervalos entre cortes sobre a produção e composição de dois ecótipos de *Paspalum notatum* Flüge e da cultivar Pensacola *Paspalum notatum* Flüge var. *saurae* Parodi. **Anuário Técnico do Instituto de Pesquisas Zootecnicas Francisco Osório**, 4:267-307, 1997.

PRESTES, P.J.Q.; FREITAS, E.A.G.; BARRETO, I.L. Hábito vegetativo e variação estacional do valor nutritivo das principais gramíneas das pastagens nativa do Rio Grande do Sul. **Anuário Técnico do Instituto de Pesquisas Zootecnicas, Francisco Osório**, 3:516-531, 1976.

- PRITCHARD, A.J. The cytology and reproduction of *Paspalum yaguaronense* (Henr). **Australian Journal of Agricultural Research**, 13:206-211, 1962.
- PRITCHARD, A.J.; GOULD, K.F. Chromosome number in some introduced and indigenous legumes and grasses. **Division Tropical Pastures, Technical Paper**, 2:1-18, 1964.
- QU, L, VORSA, N. Desynapsis and spindle abnormalities leading to 2n pollen formation in *Vaccinium darrowi*. **Genome**, 42:35-40, 1999.
- QUARÍN, C.L. Relaciones citotaxonómicas entre *Paspalum alium* Chase y *P. hexastachyum* Parodi (Gramineae). **Bonplandia**, 3:115-127, 1974.
- QUARÍN, C.L. Recuentos cromosómicos en gramíneas de Argentina subtropical. **Hickenia**, 1:13-78, 1977.
- QUARÍN, C.L. The nature of apomixis and its origin in Panicoid grasses. **Apomixis Newsletter**, 5:8-15, 1992.
- QUARÍN, C.L.; BURSON, B.L. Cytology of sexual and apomictic *Paspalum* species. **Cytologia**, 56:223-228, 1991.
- QUARÍN, C.L.; HANNA, W.W. Chromosome behavior, embryo sac development, and fertility of *Paspalum modestum*, *P. boscianum*, and *P. conspersum*. **Journal of Heredity**, 71:419-422, 1980.
- QUARÍN, C.L.; HANNA, W.W. Effect of three ploidy levels on meiosis and mode of reproduction in *Paspalum hexastachyum*. **Crop Science**, 20:69-75, 1980a.
- QUARÍN, C.L.; LOMBARDO, I.P. Niveles de ploidía y distribución geográfica de *Paspalum quadrifarium* (gramineae). **Mendeliana**, 7:101-107, 1986.
- QUARÍN, C.L.; NORRMANN, G.A. Interspecific hybrids between five *Paspalum* species. **Botanical Gazette**, 151:366-369, 1990.
- QUARÍN, C.L.; NORRMANN, G.A.; ESPINOZA, F. Evidence for autopolyploidy in apomictic *Paspalum rufum*. **Hereditas**, 129:119-124, 1998.

- QUARÍN, C.L.; POZZOBON, M.T.; VALLS, J.F.M. Cytology and reproductive behavior of diploid, tetraploid and hexaploid germplasma accessions of a wild forage grass: *Paspalum compressifolium*. **Euphytica**, 90:345-349, 1996.
- QUESENBERRY, K.H.; DAMPIER, J.M.; LEE, Y.Y.; SMITH, R.L.; ACUÑA, C.A. Doubling of chromosome number of bahiagrass via tissue culture. **Euphytica**, 175:43-50, 2010.
- RAMANNA, M.S. First division restitution gametes through fertile desynaptic mutants of potato. **Euphytica**, 32:337-35, 1983.
- RAMANNA, M.S.; JACOBSEN, E. Relevance of sexual polyploidization for crop improvement. **Euphytica**, 133:3-18, 2003.
- RENVOIZE, S.A. **Hatschbach's Paraná Grasses**. Kew: Royal Botanic Gardens, 1988. 76p.
- RICCI, G.C.L.; PAGLIARINI, M.S.; VALLE, C.B. Genome elimination during microsporogenesis in two pentaploid accessions of *Brachiaria decumbens* (Poaceae). **Genetics and Molecular Research**, 9:2364-2371, 2010.
- RISSE-PASCOTTO, C.; PAGLIARINI, M.S.; VALLE, C.B. Asynchronous meiotic rhythm as the cause of selective chromosome elimination in an interspecific *Brachiaria* hybrid. **Plant Cell Reports**, 22:945-950, 2004.
- RUA, G.H.; SPERANZA, P.R.; VAIO, M.; ARAKAKI, M. A phylogenetic analysis of the genus *Paspalum* (Poaceae) based on cpDNA and morphology. **Plant Systematics and Evolution**, 288:227-243, 2010.
- SARTOR, M.E.; QUARÍN, C.L.; ESPINOZA, F. Mode of reproduction of colchicine-induced *Paspalum plicatulum* tetraploids. **Crop Science**, 49:1270-1276, 2009.
- SINGH, R.J. **Plant Cytogenetics**. London: CRC Press, 2003. 463p.
- SKERMAN, P.J.; RIVEROS, F. **Gramíneas tropicales**. Roma: FAO, 1992. 849p.
- SNYDER, L.A. Asynesis and meiotic non-reduction in microsporogenesis of apomictic *Paspalum secans*. **Cytologia**, 26:50-61, 1961.

SOUZA-CHIES, T.T.; ESSI, L.; RUA, G.H.; VALLS, J.F. M.A preliminary approach to the phylogeny of the genus *Paspalum* (Poaceae). **Genetica**, 126:15-32, 2006.

STANISLAU, M.L.L.; CANÇADO JR., F.L. Aspectos econômicos da pecuária de corte. **Informe Agropecuário**, 21:5-16, 2000.

STEBBINS, G.L. **Chromosomal evolution in higher plants**. London: Addison-Wesley, 1971. 216p.

STEINER, M.G. **Caracterização agronômica, molecular e morfológica de acessos de *Paspalum notatum* Flüge e *Paspalum guenoarum* Arech.** Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2005. 137p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia).

SYBENGA, J. **Cytogenetics in plant breeding**. Berlin:Springer, 1992. 469p.

SYBENGA, J. Chromosome pairing affinity and quadrivalent formation in polyploids: do segmental allopolyploids exist? **Genome**, 39:1176-1184, 1996.

TAKAYAMA, S.Y.; FREITAS, P.M.; PAGLIARINI, M.S., BATISTA, L.A.R. Chromosome number in germplasm accessions of *Paspalum* (Plicatula group) from different regions in Brazil. **Euphytica**, 99:89-84, 1998.

TISCHLER, C.R.; BURSON, B.L. Evaluating different bahiagrass cytotypes for heat tolerance and leaf epicuticular wax content. **Euphytica**, 84:229-235, 1995.

URBANI, M.H.; QUARÍN, C.L. Cytogenetics of a natural and some controlled hybrids of *Paspalum brunneum* x *Paspalum urvillei*. **Mendeliana**, 8:53-64, 1987.

URBANI, M.H.; QUARÍN, C.L.; ESPINOZA, F.; PENTEADO, M.I.O.; RODRIGUEZ, I.F. Cytogeography and reproduction of the *Paspalum simplex* polyploid complex. **Plant Systematics and Evolution**, 236:99–105, 2002.

VALLS, J.F.M. Recursos genéticos de espécies de *Paspalum* no Brasil. In: ENCONTRO INTERNACIONAL SOBRE MELHORAMENTO GENÉTICO DE *PASPALUM*, Nova Odessa, 1987. **Resumos...** Nova Odessa: Instituto de Zootecnia, 1987, p. 03-13.

VALLS, J.F.M. Origem do germoplasma de *Paspalum* disponível no Brasil para a área tropical. In: PIZARRO, E.A. (ed.). **Red Internacional de Evaluación de Pastos Tropicales-RIEPT**. Brasília: Embrapa-CPAC, 1992. p. 69-80.

VALLS, J.F.M. O potencial de plantas forrageiras tropicais americanas. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE FORRAGEIRAS E PASTAGENS, Campinas, 1994. **Resumos...** Campinas: Fundação Cargil, 1994, p. 11-24.

VALLS, J.F.M.; Melhoramento de plantas forrageiras nativas, com ênfase na situação do gênero *Paspalum*. (Palestra e Workshop sobre melhoramento de plantas forrageiras). III CONGRESSO BRASILEIRO DE MELHORAMENTO DE PLANTAS, Passo Fundo, 2005. **Resumos...** Passo Fundo: Embrapa Trigo; Sociedade Brasileira de Melhoramento de Plantas, 2005. CD-ROM.

VALLS, J.F.M.; OLIVEIRA, R.C. ***Paspalum* - lista de espécies da flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.** Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB013482>. Acesso em: 30, agosto, 2012.

VALLS, J.F.M.; POZZOBON, M.T. Variação apresentada pelos principais grupos taxonômicos de *Paspalum* com interesse forrageiro no Brasil. In: ENCONTRO INTERNACIONAL SOBRE MELHORAMENTO GENÉTICO DE PASPALUM. Nova Odessa, 1987. **Resumos...** Nova Odessa: SAPZ/IZ, 1987, p. 15-21.

VEILLEUX, R. Diploid and polyploid gametes in crop plants: mechanisms of formation and utilization in plant breeding. **Plant Breeding**, 3:253-287, 1985.

VENUTO, B.C.; BURSON, B.L.; HUSSEY, M.A.; REDFEARN, D.D.; WYATT, W.E.; Brown, L.P. Forage yield, nutritive value, and grazing tolerance of dallisgrass biotypes. **Crop Science**, 43:295-301, 2003.

VORSA, N.; ORTIZ, R. Cytology of 2n pollen formation in a blueberry aneuploid ($2n = 4x + 9 = 57$). **Journal of Heredity**, 83:346-349, 1992.

WEILER, R.L.; SIMIONI, C.; KRYCKI, K.C.; SCHMIDT, M.; PEREIRA, E.A.; DALL'AGNOL, M. Produção de forragem de híbridos intraespecíficos de *Paspalum notatum*. In: III INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON FORAGE BREEDING. Bonito, 2011. **Resumos Expandidos...** Bonito: Embrapa, 2011, p. 333-335.

ZILLER, S.R. Plantas exóticas invasoras: a ameaça da contaminação biológica. Instituto para o Desenvolvimento de Energias Alternativas e da Auto-sustentabilidade (Ideas) PR. **Ciência Hoje**, 30:77-79, 2001.

ZULOAGA, F.O.; MORRONE, O. **Revisión de las especies de *Paspalum* para América del Sur austral: (Argentina, Bolivia, sur del Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)**. Missouri: Missouri Botanical Garden Press. 2005. 297p.