

CARLA MARIA GARLET DE PELEGRIN

**ANATOMIA FOLIAR COMO SUBSÍDIO À TAXONOMIA DE
ESPÉCIES DO COMPLEXO *BRIZA* L. (POACEAE: POOIDEAE:
POEAE)**

PORTO ALEGRE – RS

2008

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

**ANATOMIA FOLIAR COMO SUBSÍDIO À TAXONOMIA DE
ESPÉCIES DO COMPLEXO *BRIZA* L. (POACEAE: POOIDEAE:
POEAE)**

CARLA MARIA GARLET DE PELEGRIN

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Botânica.

ORIENTADORA: PROF^a. DRA. HILDA MARIA LONGHI WAGNER
CO-ORIENTADOR: PROF.^o DR. PAULO LUIZ DE OLIVEIRA

Porto Alegre – RS

2008

Aos meus pais, pelo amor, carinho incondicional
e incentivo em todos os momentos da minha vida.

Agradecimentos

Agradeço sinceramente a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para o desenvolvimento deste trabalho, em especial:

À Dr^a. Hilda M. Longhi Wagner e ao Dr. Paulo Luiz de Oliveira, pela orientação recebida, estímulo, dedicação e disciplina.

Ao CNPq, pela bolsa de mestrado concedida.

Ao Dr. Jorge Ernesto A. Mariath, por disponibilizar as dependências do Laboratório de Anatomia Vegetal da UFRGS para confecção das lâminas histológicas e pela orientação na disciplina de Estágio em Docência I, onde tive o privilégio de compartilhar todo seu entusiasmo e amor pelo que faz.

Aos funcionários e técnicos do Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, PPG-Botânica, Biblioteca da Botânica e Herbário ICN.

Aos professores do PPG-Botânica, em especial à Dr.^a Alexandra Mastroberti e Dr. Rinaldo Pires dos Santos pelas discussões em momentos críticos, e aos demais que contribuíram para minha formação profissional.

À Dr^a. Ana Anton, do Herbário da Universidad Nacional de Córdoba, pela doação de material de *Briza paleopilifera*.

Ao curador do Herbário LPB, da Universidade de Bogotá, Dr. Stephan Beck, pelo fornecimento de material de *Briza aff. paleopilifera*.

Ao curador do Herbário do Royal Botanic Gardens (Kew), Dr. Simon J. Owens, pelo fornecimento de material de *Briza humilis*.

Ao Dr. Fernando Zuloaga, do Instituto de Botánica Darwinion, pela doação de folhas de *Briza paleopilifera*.

Aos colegas do Laboratório de Anatomia Vegetal, Adriana Farias Braum, Adriano Silvério, Anelise Hertzog, Erica Duarte Silva, Fernanda Santos Silva, Guilherme Somer de Souza, Greta Aline Dettke, Jaqueline Sarzi Satori, Juliana Troleis, Nativid Fagundes e Sofia Kuhn, pela amizade, pelo convívio, pelos momentos de descontração e pelo apoio nos momentos difíceis.

À Dr^a Liliana Essi, pela ajuda e exemplo de profissionalismo.

À colega e amiga Camila Chiamenth Both, pela amizade e auxílio nas interpretações estatísticas.

À minha família e ao meu namorado que souberam compreender os momentos de ausência, apoiando e incentivando a realização deste trabalho.

Sumário

APRESENTAÇÃO	1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	10
ANATOMIA FOLIAR COMO SUBSÍDIO À TAXONOMIA DE ESPÉCIES DO COMPLEXO BRIZA L. (POACEAE: POOIDEAE: POEAE)	15
RESUMO	16
ABSTRACT	17
INTRODUÇÃO.....	18
MATERIAL E MÉTODOS	21
RESULTADOS	24
I. Vista frontal da epiderme.....	24
II. Secção transversal da lâmina foliar	25
Epiderme	26
Mesofilo	27
Sistema vascular.....	27
III. Análise de agrupamentos	29
Tabelas.....	34
Figuras.....	41
DISCUSSÃO	49
CONCLUSÕES	63
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	64

Apresentação

A família Poaceae é reconhecida como um grupo natural com cerca de 10.000 espécies, incluídas em 700 gêneros (Watson & Dallwitz 1992; Renvoize & Clayton 1992). Pesquisadores do Grass Phylogeny Working Group (GPWG 2001), com base em conjuntos de dados morfológicos e moleculares, aceitaram 12 subfamílias. Posteriormente, foi publicada a subfamília Micrairoideae (Sánchez-Ken *et al.* 2007), totalizando 13 subfamílias aceitas atualmente.

O gênero *Briza* L., se considerado em seu sentido mais amplo, como aceito por alguns autores (Parodi 1920; Rosengurtt *et al.* 1968; Longhi-Wagner 1987), inclui espécies microtéricas distribuídas pela Eurásia e regiões temperadas e subtropicais especialmente da América do Sul, onde constituem fontes importantes de pastagem de inverno. Na América, são encontradas entre 16 a 22 espécies nativas (Longhi-Wagner 1987; Essi 2007), todas de ciclo de vida perene. Também são encontradas espécies adventícias anuais, *B. maxima* L. (Fig. 2) e *B. minor* L., além de uma espécie perene, *B. media* L., que ocorre na Argentina. As espécies adventícias ocorrem mais comumente em campos alterados e beiras de estrada (Fonseca 1985). Além das espécies supracitadas, ocorre na Eurásia *B. humilis* M. Bieb., a qual apresenta distribuição restrita a ambientes de altitude na Península Balcânica e na região do Cáucaso, limite sudoeste entre Europa e Ásia (Essi 2007).

Ao contrário do ramo eurasiático de *Briza* L., o qual não apresenta problemas de circunscrição, a definição do ramo americano é motivo de muitas controvérsias, com um número variável de espécies aceitas (para fotos de diferentes espécies americanas, vide Fig. 1, 3-5). Alguns autores aceitam *Briza sensu lato*, com um número variável de subgêneros ou seções (Parodi 1920; Rosengurtt *et al.* 1968; Longhi-Wagner 1987), enquanto outros aceitam *Briza sensu stricto*, considerando parte dos subgêneros ou seções como gêneros independentes (Matthei 1975; Nicora & Rúgolo de Agrasar 1981; Bayón 1998; Essi 2007)

A circunscrição do gênero, conforme já salientado, e a aceitação de táxons infra-específicos constituem motivo de muitas divergências. Devido a isto, as espécies de *Briza* e de gêneros relacionados têm sido tratadas como pertencentes ao Complexo *Briza* (Matthei 1975). Autores que

reconheceram *Briza sensu lato*, como Parodi (1920) e Rosengurtt *et al.* (1968), aceitaram 14 e 15 espécies para a Argentina e o Uruguai, respectivamente. Parodi (1920) considerou quatro subgêneros, *Eubriza* (= *Briza*), *Chascolytrum* (Desv.) Parodi, *Calothea* (Desv.) Parodi e *Poidium* (Nees) Parodi, enquanto Rosengurtt *et al.* (1968) aceitaram *Briza* sem subdivisões.

Matthei (1975) considerou as seções ou subgêneros de *Briza sensu lato* como gêneros independentes, aceitando como *Briza* apenas as espécies eurasiáticas. Distribuiu as espécies americanas entre os gêneros *Calothea* Desv., *Chascolytrum* Desv. e *Poidium* Nees, excluindo *B. bidentata* Roseng., Arrill. & Izag. e *B. brasiliensis* (Nees ex Steud.) Ekman do Complexo, propondo a inclusão da primeira em *Rhombolytrum* Link ou *Gymmachne* Parodi, e sugerindo a proximidade da segunda com o gênero *Festuca* L.

Rosengurtt & Arrillaga de Maffei (1979) descreveram o gênero *Lombardochloa*, com base em *Briza rufa* (J. Presl) Steud., devido à presença de duas glândulas na base do lema.

Nicora & Rúgolo de Agrasar (1981) também aceitaram quatro gêneros para o Complexo *Briza*: *Briza*, *Calothea*, *Poidium* e *Microbriza* Parodi ex Nicora & Rúg. Porém, incluíram do gênero *Briza* as espécies americanas de *Chascolytrum*, além das eurasiáticas. O gênero *Microbriza* foi proposto por Nicora & Rúgolo de Agrasar (1981) para abrigar *B. poaemorpha* (J. Presl) Henr. e *B. brachychaete* Ekman, ambas com espiguetas bem menores do que as demais espécies do Complexo. As mesmas autoras, na mesma obra, excluíram *B. ambigua* Hack. e *Briza bidentata* do Complexo, considerando-as como pertencentes aos gêneros *Poa* L. e *Rhombolytrum*, respectivamente.

Clayton & Renvoize (1986) reconheceram 20 espécies para o gênero *Briza* e consideraram quatro espécies do Complexo como pertencentes a outros dois gêneros, *Microbriza* e *Rhombolytrum*.

Na década de 1980, o Complexo *Briza* foi tema de um amplo projeto realizado por pesquisadores dos Departamentos de Botânica e Genética da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, que incluiu análises morfológicas, citotaxonômicas, quimiotaxonômicas (cromatografia de flavonóides de folhas e eletroforese de isoesterases de plântulas) e genética comparada. Os resultados destas análises apoiaram

a aceitação de *Briza sensu lato*, com cinco seções (Winge *et al.* 1985). Alguns resultados podem ser encontrados em Sampaio *et al.* (1979) e Longhi-Wagner *et al.* (1987).

Em um levantamento da tribo Poeae no Estado do Rio Grande do Sul, centro de diversidade do Complexo *Briza*, Longhi-Wagner (1987) aceitou *Briza sensu lato* com cinco seções: *Briza*, *Calotheca* (Desv.) Benth. & Hook., *Chascolytrum* (Desv.) Benth. & Hook., *Poidium* (Nees) Ekman e *Lombardochloa* (Roseng. & Arrill.) Longhi-Wagner, incluindo no Complexo algumas espécies anteriormente excluídas do mesmo.

Bayón (1998) publicou uma análise cladística incluindo 23 espécies americanas e eurasiáticas de *Briza*, com base em dados morfológicos. A análise indicou a existência de cinco gêneros no Complexo: *Briza*, *Calotheca*, *Microbriza*, *Poidium* e *Rhombolytrum*, e a inclusão de parte das espécies do subgênero *Chascolytrum* em *Briza*, conforme aceito por Nicora & Rúgolo de Agrasar (1981). Entretanto, Bayón (1998) salientou que a abordagem apenas morfológica não conseguiu resolver satisfatoriamente o problema de circunscrição do Complexo.

O trabalho mais recente envolvendo o Complexo *Briza* é o de Essi (2007), baseado em dados morfológicos e moleculares. Neste trabalho, o gênero *Chascolytrum* aparece monofilético em vez de parafilético, como em Bayón (1998), e o gênero *Briza* foi circunscrito como proposto por Matthei (1975), com apenas quatro espécies eurasiáticas. Todas as espécies americanas do Complexo são incluídas no clado monofilético *Chascolytrum*. O gênero monoespecífico *Erianthecium* Parodi também aparece incluído no clado das espécies americanas.

Pelo exposto acima, verifica-se que a taxonomia do Complexo *Briza* é bastante controversa. Segundo Longhi-Wagner *et al.* (1987), as principais causas das divergências, no caso das espécies americanas, são devidas à existência de grande variação morfológica, inclusive em caracteres considerados importantes para as chaves analíticas de identificação, e aos diferentes pesos atribuídos pelos autores, aos caracteres normalmente utilizados na taxonomia do grupo.

Na taxonomia de Poaceae, assim como nos demais grupos de plantas, os caracteres exomorfológicos são utilizados para a identificação e a definição de possíveis inter-relações entre grupos. Vários trabalhos têm tentado demonstrar que a análise da estrutura foliar constitui uma

abordagem indispensável na taxonomia dessa família, contribuindo para a caracterização de numerosos grupos (Metcalf 1960; Brown 1977; Ellis 1976; López & Devesa 1991; Torres & Engleman 1995; Sanchez & Koch 1998; Morrone *et al.* 2000; Giussani *et al.* 2001; Gomes *et al.* 2002; Kesler *et al.* 2003, Silva & Alquini 2003; Alvarez *et al.* 2005; Ma *et al.* 2005; Finot *et al.* 2006; Guevara & Ramia 2007; Kharazian 2007). No entanto, é evidente que seu valor taxonômico depende do grupo estudado e da categoria taxonômica considerada. Segundo Snow (1996), os caracteres da anatomia foliar, incluindo a epiderme, têm importância nas categorias de subfamília, gênero e espécie em Poaceae, mas têm sido principalmente utilizados para reforçar a divisão em subfamílias.

A anatomia foliar das Poaceae, como revelada em secções transversais, foi utilizada pela primeira vez na taxonomia da família por Duval-Jouve (1875), que encontrou diferenças na distribuição das células buliformes em relação aos feixes vasculares. Por exemplo, a presença de células buliformes na face adaxial da epiderme sobre os feixes vasculares de terceira ordem caracteriza as espécies das tribos Paniceae e Andropogoneae, e a existência de células buliformes nas duas faces da epiderme foliar, a tribo Paniceae. Segundo Duval-Jouve (1875), as gramíneas apresentam dois tipos de anatomia foliar, um caracterizado pela presença de células especializadas ao redor dos feixes vasculares, e o outro, pela ausência das mesmas, sendo o primeiro chamado mais tarde de anatomia Kranz, por Haberlandt (1884). Desde então, caracteres anatômicos foliares vêm sendo utilizados para ajudar na definição das subfamílias de Poaceae. Estas têm sido caracterizadas pela combinação de dados anatômicos com dados morfológicos (Prat 1936; Brown 1958; Watson *et al.* 1985; Clayton & Renvoize 1986) e, mais recentemente, com dados moleculares (GPWG 2001).

Prat (1932, 1936) destacou a relevância dos caracteres da epiderme foliar na classificação das gramíneas. Distinguiu gramíneas festucóides e panicóides pelo formato e estrutura dos corpos silicosos, e pela ausência/presença e forma de microtricomos bicelulares. Este último caráter serviu para delimitar subtipos dentro das gramíneas panicóides.

Brown (1958) ressaltou a importância da análise da anatomia foliar em gramíneas, e reconheceu seis tipos anatômicos: panicóide, bambusóide, arundinóide, cloridóide, aristidóide e festucóide. Segundo Brown (1958), este último tipo apresenta duas bainhas perivasculares: uma mais interna, com

células de paredes espessadas, denominada pelo autor de bainha de mestoma, e uma mais externa, com células de paredes não espessadas, a bainha parenquimática, com cloroplastos semelhantes aos das células do clorênquima.

Metcalf (1956; 1960) destacou a anatomia foliar como subsídio à taxonomia das gramíneas, salientando que os caracteres anatômicos podem não apresentar o mesmo valor taxonômico, nos diferentes grupos. Metcalf (1960) considerou como taxonomicamente significativo para a família, os tipos de feixes vasculares, os tricomas e apêndices epidérmicos, o padrão de distribuição do esclerênquima, as células silicosas e suberosas, e os tipos de estômatos.

Türpe (1975) referiu que os caracteres microscópicos da lâmina foliar são de fundamental importância para os estudos taxonômicos, destacando que a folha é um órgão que pode ser estudado de forma independente das fenofases das plantas.

Ellis (1976) compilou definições e diagramas até então publicados sobre a anatomia foliar, em seção transversal, de gramíneas, e propôs uma uniformização da terminologia utilizada nas descrições anatômicas das lâminas foliares, vistas em seção transversal. Dando continuidade ao mesmo trabalho, Ellis (1979) analisou caracteres relacionados à epiderme foliar.

Além da relevância dos estudos de anatomia foliar na taxonomia de Poaceae, vários trabalhos envolvendo dados anatômicos foram publicados para auxiliar na compreensão das rotas fotossintéticas das plantas (Hattersley & Watson 1976; Brown 1977; Bouton *et al.* 1986; Hattersley 1986; Ueno & Sentoku 2006; Voznesenskaya *et al.* 2005; 2006). De acordo com estes trabalhos, as gramíneas podem apresentar padrão fotossintético C₃ ou C₄ e os mesmos estão, em geral, acompanhados por um conjunto típico de caracteres anatômicos e ultra-estruturais. Plantas com padrão fotossintético C₃ apresentam anatomia não-Kranz, caracterizada pela disposição irregular das células do clorênquima, presença de mais de quatro células de clorênquima entre feixes vasculares adjacentes, presença de duas bainhas perivasculares, nenhuma das quais do tipo Kranz, e formação de amido principalmente nas células do mesofilo (Brown 1958; 1977; Clayton & Renvoize 1986).

Por outro lado, as gramíneas que apresentam padrão fotossintético C₄ de assimilação do CO₂ têm uma anatomia foliar especializada denominada de anatomia Kranz (Haberlandt 1884; Brown 1958; 1977). Esta é caracterizada pela presença de uma ou duas bainhas perivasculares bem desenvolvidas, uma contendo grande quantidade de organelas, entre as quais cloroplastos especializados, e pelas células do mesofilo radialmente dispostas ao redor dos feixes vasculares, os quais estão bem próximos uns dos outros. A bainha que contém os cloroplastos especializados e onde se dá a síntese de amido é denominada de bainha do tipo Kranz (Hattersley 1986; Dengler *et al.* 1994).

A grande quantidade de trabalhos envolvendo as relações estruturais e funcionais das folhas das gramíneas, principalmente em relação ao padrão fotossintético C₄ e à anatomia Kranz, tem auxiliado na taxonomia de Poaceae. As gramíneas da subfamília Pooideae, na qual estão incluídas as espécies do Complexo *Briza*, apresentam anatomia não-Kranz e padrão fotossintético C₃ (Brown 1958; 1977; Ellis 1977; Ellis *et al.* 1980; Hattersley 1986; GPWG 2001).

Segundo Longhi-Wagner (1987), o gênero *Briza* inclui plantas anuais ou perenes, com lígula membranosa, inflorescência em panícula laxa, subcontraída ou contraída, e espiguetas plurifloras com a ráquila articulada acima das glumas, de modo que estas persistem na inflorescência após a queda dos antécios maduros. Na verdade, essas características são comuns a toda a subfamília Pooideae. As espécies do Complexo *Briza* distinguem-se por possuírem glumas lanceoladas ou conchiformes, lemas geralmente largos e cordiformes, com o dorso giboso em geral diferenciado das expansões laterais (asas), mas às vezes lemas lanceolados, e páleas orbiculares, elípticas até lanceoladas.

Muitas espécies do Complexo *Briza* apresentam uma grande variabilidade morfológica. Matthei (1975) constatou que populações de *B. juergensii* Hack., da Bolívia, divergiam das populações brasileiras da mesma espécie por apresentar os lemas mais estreitos, sugerindo tratar-se de uma nova variedade. Longhi-Wagner (1987) também evidenciou plantas de *B. juergensii* com lemas mais estreitos na região dos Aparados da Serra, no Estado do Rio Grande do Sul, passando a tratá-las como *B. aff. juergensii*. Além disso, Longhi-Wagner (1987) ressaltou que *B. calotheca* (Trin.) Hack. apresenta uma grande variação morfológica, que parece estar relacionada ao ambiente. Em solos mais secos geralmente ocorrem plantas de menor porte e lâminas foliares mais estreitas, enquanto em

campos com solos úmidos, ou até banhados, as plantas apresentam maior porte e lâminas foliares largas.

Outra espécie com variação morfológica intra-específica é *Briza lamarckiana* Nees, no qual foram constatados indivíduos sem a coloração castanha típica nos lemas das espiguetas, que foram tratados, no presente trabalho, como *B. aff. lamarckiana*.

Longhi-Wagner (1987) e Essi (2007) salientaram que *Briza subaristata* Lam., também apresenta uma grande variação morfológica, sobretudo em relação às dimensões da espiguetas (Fig. 5). Este caráter foi utilizado por alguns autores para separar duas variedades (Rosengurt et al. 1968; Longhi-Wagner 1987), *B. subaristata* var. *interrupta* (Hack.) Roseng., com lemas de até 3 mm de comprimento, e *B. subaristata* Lam. var. *subaristata*, com lemas mais longos.

Ainda em relação às variações morfológicas existentes nas espécies do Complexo *Briza*, Essi (2007) mencionou que os representantes de *B. paleopilifera* provenientes da Argentina apresentam tricomas capitados no dorso da pálea, enquanto os exemplares provenientes da Bolívia, que assim se encontravam identificados em herbário, mostram tricomas complanados na porção basal do lema. Segundo Essi (2007), a presença de tricomas complanados nos exemplares bolivianos, aliada a outros dados morfológicos e dados moleculares, reforça a idéia de que tais espécimens representam uma nova espécie. Desse modo, a ocorrência de *B. paleopilifera* ficaria confirmada apenas para a Argentina.

Erianthecium Parodi, que no trabalho de Essi (2007) aparece integrado as espécies americanas de *Briza*, é um gênero monoespecífico que ocorre no Uruguai e sul do Brasil, cuja espécie tipo é *E. bulbosum* Parodi (Longhi-Wagner 1987). Conforme Valls (1973), este é o único gênero do contingente de regiões temperadas com limite setentrional no Rio Grande do Sul. De acordo com Longhi-Wagner (1987), *Erianthecium* apresenta, além das características morfológicas típicas da subfamília Pooideae, os entrenós basais do colmo engrossados (Fig. 6), o que o distingue dentro da tribo Poeae.

Diante da situação taxonômica controversa do Complexo e das variações morfológicas relatadas, foi proposto este estudo da anatomia foliar de espécies do Complexo *Briza* e de um gênero relacionado, *Erianthecium*, tendo em vista a importância dos estudos anatômicos na taxonomia de

Poaceae. O trabalho teve por objetivos: 1) Analisar a anatomia foliar de táxons selecionados do Complexo *Briza* e uma espécie relacionada (*Erianthecium bulbosum*), visando a fornecer subsídios para a taxonomia do Complexo e para análise de sua circunscrição; 2) comparar a anatomia foliar das espécies eurasiáticas com a das espécies americanas do Complexo *Briza*; 3) verificar se a anatomia foliar de alguns táxons morfológicamente afins, ou com grande variação morfológica, apresenta características que possam ser utilizadas na delimitação dos mesmos ou na proposição de categorias infra-específicas.

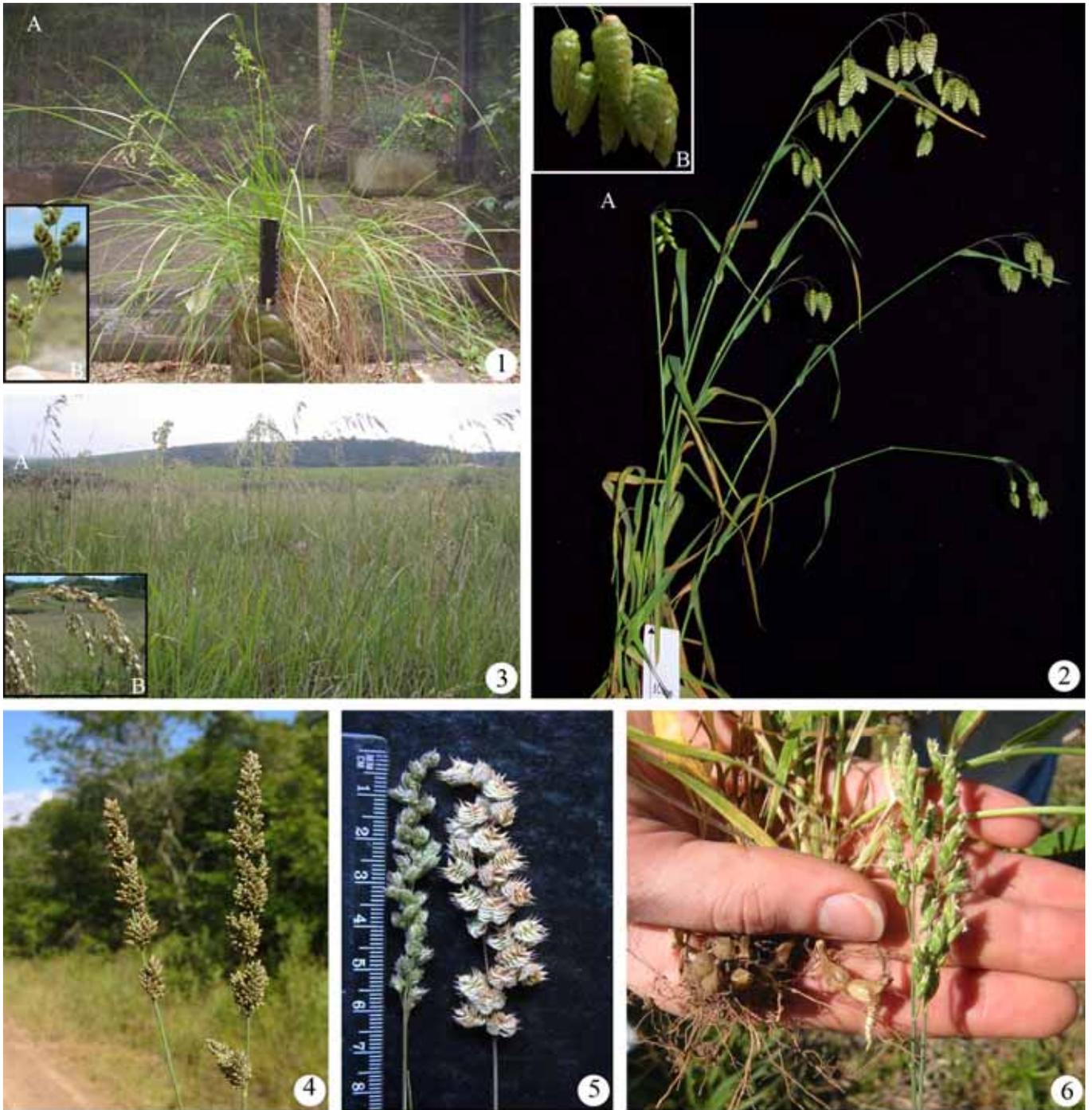


Figura 1- *Briza lamarckiana* Nees: A. hábito; B. inflorescência mostrando coloração castanha no dorso do lema. Figura 2- *Briza maxima* L.: A. hábito; B. inflorescência. Figura 3- *Briza calotheca* (Trin.) Hack. A. indivíduos em ambiente de turfeira; B. inflorescência. Figura 4- Inflorescência de *Briza rufa* (J. Presl) Steud. Figura 5- Variação morfológica nas dimensões da panícula em *Briza subaristata* Lam. Figura 6- *Erianthecium bulbosum* Parodi mostrando entrenós basais engrossados e inflorescências (Fotos 1A, 2A,B: Liliana Essi; demais: H. Longhi-Wagner).

Referências Bibliográficas

- Alvarez, J.M.; Rocha J.F. & Machado, S.R. 2005. Estrutura foliar de *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert e *Tristachya leiostachya* Nees (Poaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **28**(1): 23-37.
- Bayón, N.D. 1998. Cladistic analysis of the *Briza* complex (Poaceae, Poaeae). **Cladistics** **14**: 287-296.
- Bouton, J.H.; Brown, R.H.; Evans, P.T & Jernstedt, J.T. 1986. Photosynthesis, leaf anatomy, and morphology of progeny from hybrids between C₃ and C₃/C₄ *Panicum* species. **Plant Physiology** **80**: 487-492.
- Brown, W.V. 1958. Leaf anatomy in grass systematics. **Botanical Gazette** **119**: 170-178.
- Brown, W.V. 1977. The Kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. **Memoirs of the Torrey Botanical Club** **23**(3): 97.
- Clayton, W.D. & Renvoize, S.A. 1986. **Genera graminum: grasses of the world**. Royal Botanic Gardens, London. Kew Bulletin Additional Series XIII.
- Dengler, N.G.; Dengler, R.E.; Donnely, P.M. & Hattersley, P.W. 1994. Quantitative leaf anatomy of C₃ and C₄ grasses (Poaceae): bundle sheath and mesophyll surface area relationship. **Annals of Botany** **73**: 241-255.
- Duval-Jouve, M.J. 1875. Histotaxie des feuilles de graminées. **Annales des Sciences Natureles Series Botanique** **1**: 227-346.
- Ellis, R.P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as viewed in transverse section. **Bothalia** **12**(1): 65-109.
- Ellis, R.P. 1977: Distribution of the Kranz syndrome in the southern African Eragrostoideae and Panicoideae according to bundle sheath anatomy and cytology. **Agroplantae** **9**: 73-110.
- Ellis, R.P. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae II: the epidermis as seen in surface view. **Bothalia** **12**(4): 641-671.
- Ellis, R.P.; Vogel, J.C; Fuls, A. 1980: Photosynthetic pathways and the geographical distribution of grasses in south west Africa/Namibia. **South African Journal of Science** **76**: 307-314.

- Essi, L. 2007. Análise filogenética e taxonômica do Complexo *Briza* (Poaceae - Poaceae). Tese de Doutorado em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (não publicada).
- Finot, V.L.; Baeza, C.M. & Matthei, O. 2006. Micromorfología de la epidermis de la lemma de *Trisetum* y géneros afines (Poaceae, Pooideae). **Darwiniana** **44**(1): 32-57.
- Fonseca, I.A. da. 1985. Análise comparativa de parâmetros ontogenéticos em espécies do gênero *Briza* (Gramineae). Dissertação de Mestrado em Genética, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (não publicada).
- Giussani, L.M.; Cota - Sánchez, J.H.; Zuloaga, F.O. & Kellogg, E.A. 2001. A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of C4 photosynthesis. **American Journal of Botany** **88**: 1993-2012.
- Gomes, V.R.C.; Sarahyba, D.M.S. & Arruda, R.C.O. 2002. Leaf anatomy of three herbaceous bamboo species. **Brazilian Journal of Biology** **62**(4B): 907-922.
- GPWG 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden** **88**(3): 373-457.
- Guevara, L.I & Ramia, M. 2007. Anatomía foliar de *Panicum* L., sección *Parvifolia* (Poaceae, Paniceae) en Venezuela. **Rodriguésia** **58**(1): 73-83.
- Haberlandt, G. 1884. **Physiologische Pflanzenanatomie**. Engelmann Verlag, Leipzig.
- Hattersley, P.W. & Watson, L. 1976. C4 grasses: an anatomical criterion for distinguishing between NADP-malic enzyme species and PCK or NADmalic enzyme species. **Australian Journal of Botany** **24**: 297-308.
- Hattersley, P.W. 1986. Variations in photosynthetic pathway. Pp. 49-64. In: T.R. Soderstrom, K.W. Hilu, C.S. Campbell & M.E. Barkworth (eds.). **Grass systematics and evolution**. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Kesler, T.R.; Anderson, L.C. & Hermann, S.M. 2003. A taxonomic reevaluation of *Aristida stricta* (Poaceae) using anatomy and morphology. **Southeastern Naturalist** **2**(1): 1-10.

- Kharazian, N. 2007. The taxonomy and variation of leaf anatomical characters in the genus *Aegilops* L. (Poaceae) in Iran. **Turkish Journal of Botany** **31**: 1-9.
- Longhi-Wagner, H.M. 1987. Gramineae: Tribo Poeae. Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul. **Boletim do Instituto de Biociências** **41**: 1-191.
- Longhi-Wagner, H.M.; Winge, H.; Hickenbick, M.C.M.; Schifino, M.T.; Torres De Lemos, C.; Fonseca, I.A.; Freitas-Sacchet, A.M.O. & Passaglia, L.M.P. 1987. Sistemática e origem evolutiva das espécies neotropicais de *Briza* L. (Gramineae). **Anales del IV Congreso Latino Americano de Botánica** **3**: 7-24.
- López, J. & Devesa, J.A. 1991. Contribución al conocimiento de la anatomía foliar de las Aveneae (Poaceae, Pooideae) del centro-oeste de España. **Anales del Jardín Botánico de Madrid** **48**(2): 171-187.
- Ma, Y.H.; Peng, H. & Li, D. 2005. Taxonomic significance of leaf anatomy of *Aniselytrum* (Poaceae) as an evidence to support its generic validity against *Calamagrostis* s.l. **Journal of Plant Research** **118**(6): 401-414.
- Mathei, O. 1975. Der *Briza*-Komplex in Südamerika: *Briza*, *Calotheca*, *Chascolytrum*, *Poidium* (Gramineae)- Eine Revision. **Willdenowia** **8**: 1-168.
- Metcalf, C.R. 1956. Some thoughts on the structure of bamboo leaves. **Botanical Magazine** **69**: 391-400.
- Metcalf, C.R. 1960. **Anatomy of the monocotyledons. 1. Gramineae**. Clarendon Press, Oxford.
- Morrone, O.; Denham, S.S.; Aliscioni, S.S. & Zuloaga, F.O. 2000. Revisión de las especies de *Paspalum* (Panicoideae: Paniceae) subgénero *Anachyris*. **Candollea** **55**(1): 5-135.
- Nicora, E.G. & Rúgolo de Agrasar, Z.E. 1981. Los géneros sudamericanos afines a *Briza* L. (Gramineae). **Darwiniana** **23**(1): 279-309.
- Parodi, L.R. 1920. Notas sobre las especies de *Briza* de la Flora Argentina. **Revista de la Facultad de Agronomía y Veterinaria de la Universidad de Buenos Aires** **3**: 113-137.
- Prat, H. 1932. L'épiderme des Graminées. Étude anatomique et systematique. **Annales des Sciences Naturelles Series Botanique** **10**(14): 117-324.

- Prat, H. 1936. La systematique des Graminées. **Annales des Sciences Natureles Series Botanique** **10**(18): 165-258.
- Renvoize, S. & Clayton, W. 1992. Classification and evolution of the grasses. Pp. 3-37. In: G.P. Chapman (ed.). **Grass Evolution and Domestication**. Cambridge University Press, London.
- Rosengurtt, B.; Arrillaga de Maffei, B.R. & Izaguirre de Artucio, P. 1968. Sinopsis de *Briza* (Gramineae) del Uruguay y notas taxonómicas sobre otras especies de este género. **Boletín de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Montevideo** **105**: 1-35. 1968.
- Rosengurtt, B. & Arrillaga de Maffei, B.R. 1979. *Lombardochloa*, nuevo género de Gramineae. **Anales de la Facultad de Química de Montevideo** **9**: 255-268.
- Sampaio, M.T.S.; Hickenbick, M.C.M. & Winge, H. 1979. Chromosome numbers and meiotic behavior of South American species of the *Briza* complex (Gramineae). **Revista Brasileira de Genética** **2**: 125-134.
- Sanchez, M.G. & Koch, S.D. 1998. Estudio anatomico comparativo de la lamina foliar de *Eragrostis* (Poaceae: Chloridoideae) de Mexico. **Acta Botanica Mexicana** **43**: 33-56.
- Sánchez-Ken, J.G.; Clark, L.G.; Kellogg, E.A & Kay, E.E. 2007. Reinstatement and emendation of subfamily Micrairoideae (Poaceae). **Systematic Botany** **32**(1): 71-80.
- Silva, L.M. & Alquini, Y. 2003. Anatomia comparativa de folhas e caules de *Axonopus scoparius* (Flügge) Kuhl. e *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhl. (Poaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **26**(2): 185-192.
- Snow, N. 1996. The phylogenetic utility of lemmatal micromorphology in *Leptochloa s.l.* and related genera in subtribo Eleusinae (Poaceae-Chloridoideae-Eragrostidae). **Annals of Missouri Botanical Garden** **83**: 504-52.
- Torres, I.H. & Engleman, E.M. 1995. Anatomia de la lámina foliar del genero *Trisetum* (Gramineae: Pooideae) en Mexico. **Acta Botanica Mexicana** **31**: 39-50.
- Türpe, A.M. 1975. Histotaxonomia de las especies argentinas de la provincia de Tucumán (Argentina). **Opera Lilloana** **24**: 126-138.

- Ueno, O. & Sentoku, N. 2006. Comparison of leaf structure and photosynthetic characteristics of C3 and C4 *Alloteropsis semialata* subspecies. **Cell, Plant and Environment** **29**: 257-268.
- Valls, J.F.M. 1973. Notas sobre gramíneas do Rio Grande do Sul, Brasil: I. Citações novas para a flora sul-rio-grandense e relação das tribos e gêneros com ocorrência confirmada. **Iheringia, sér. Botânica** **18**: 54-63.
- Voznesenskaya, E.V; Chuong, S.D.X.; Kiiratsidence, O.; Franceschi, V.R. & Edwards, G.E. 2005. Evidence that C4 species in genus *Stipagrostis*, family Poaceae, are NADP-malic enzyme subtype with nonclassical type of Kranz anatomy (Stipagrostoid). **Plant Science** **168**: 731-739.
- Voznesenskaya, E.V; Franceschi, V.R.; Chuong, S.D.X & Edwards, G.E. 2006. Functional characterization of phosphoenolpyruvate carboxykinase-type C4 leaf anatomy: immunocytochemical and ultrastructural analyses. **Annals of Botany** **98**: 77-91.
- Watson, L.; Clifford, H.T. & Dallwitz, M.J. 1985. The classification of Poaceae: subfamilies and supertribes. **Australian Journal of Botany** **33**: 433-484.
- Watson, L. & Dallwitz, M.J. 1992. **The grass genera of the world**. C.A.B. International, Wallingford.
- Winge, H.; Hickenbick, M.C.M.; Longhi-Wagner, H.M.; Torres de Lemos, C.; Schifino, M.; Fonseca Born, I.; Moure, J. S. & Rosa, V.L. da. 1985. Sistemática e evolução das espécies sul-americanas do Complexo *Briza* (Gramineae). **Tópicos de citogenética e evolução de plantas**.

**ANATOMIA FOLIAR COMO SUBSÍDIO À TAXONOMIA DE
ESPÉCIES DO COMPLEXO *BRIZA* L. (POACEAE: POOIDEAE:
POEAE)**

Resumo

O gênero *Briza* L. inclui cerca de 26 espécies, se aceito em seu sentido amplo, ou é restrito apenas a quatro espécies eurasiáticas, sendo as americanas distribuídas em diferentes gêneros, conforme o autor considerado. Como a sua taxonomia é motivo de muitas divergências entre os autores, as espécies de *Briza* e de gêneros relacionados têm sido tratadas como pertencentes ao Complexo *Briza*. O objetivo deste trabalho é verificar a importância da anatomia foliar, visando a fornecer subsídios para a taxonomia do Complexo *Briza* e para a análise de sua circunscrição. Porções medianas da segunda folha abaixo da inflorescência de 21 táxons do Complexo *Briza* e um de *Erianthecium* Parodi foram coletadas, fixadas e processadas de acordo com a metodologia usual em microscopia de luz. Todas as espécies estudadas apresentam padrão anatômico festucóide, característico de gramíneas C₃. Os resultados mostram que os caracteres da face abaxial da epiderme relativos à presença/ausência de células suberosas e à forma dos corpos silicosos são úteis para compreender as relações taxonômicas no Complexo *Briza*, distinguindo as espécies eurasiáticas das americanas. Da mesma forma, alguns caracteres da secção transversal da lâmina foliar como forma da lâmina, quantidade de fibras e estrutura do mesofilo. Por outro lado, com relação às espécies americanas do Complexo *Briza*, os três agrupamentos aqui obtidos não correspondem a nenhuma proposta anterior de categorias taxonômicas genéricas ou infragenéricas.

Palavras chave: Poaceae, Gramineae, Complexo *Briza*, *Erianthecium bulbosum*, anatomia foliar.

Abstract

The genus *Briza* L. includes about 26 species, if accepted in its broad sense, or is restricted to four Eurasiatic species, the American species being distributed in different genera, depending on which author is considered. Because its taxonomy is controversial among the authors, the species of *Briza* and related genera have been treated as belonging to the *Briza* Complex. The objective of this study is to analyze the leaf anatomy of selected taxa of the *Briza* Complex and also of a related genus, *Erianthecium* Parodi, aiming to gather data for the taxonomy of the genus and the analysis of its circumscription. Middle portions of the second leaf below the inflorescence of 21 taxa of *Briza* Complex and of *Erianthecium bulbosum* were collected, fixed and processed according to the conventional methodology for light microscopy. All species present anatomical patterns typical of festucoid and C3 grasses. The results suggest that the characters of the abaxial surface of the epidermis, as the presence/absence of cork cells and the shape of silica bodies are useful for understanding the taxonomic relationships within the *Briza* Complex, distinguishing the Eurasiatic species from the American ones. The same applies to some characters of the cross-section of the leaf blade, e.g. blade shape, amount of sclerenchyma fibers and structure of the mesophyll. On the other hand, in the American species of the “*Briza* Complex”, the three groups here obtained do not agree with any previous proposal of generic or infrageneric taxonomic categories.

Key words: Poaceae, Gramineae, *Briza* Complex, *Erianthecium bulbosum*, leaf anatomy.

Introdução

O gênero *Briza* (Poaceae-Poeae) foi descrito por Linnaeus em 1753 com três espécies europeias: *Briza maxima*, *B. media* e *B. minor*. Posteriormente, foi descrita *B. humilis* M. Bieb., descrita para a Ucrânia, ficando quatro espécies eurasiáticas para o gênero. Mais tarde, novas espécies americanas foram sendo descritas, em *Briza* ou em gêneros considerados relacionados: *Calotheca* Desv., *Chascolytrum* Desv., *Poidium* Nees, *Rhombolytrum* Link, *Gymnachne* Parodi, *Lombardochloa* Roseng. & Arrill. e *Microbriza* Parodi. Autores posteriores passaram a tratar *Briza* e os gêneros relacionados com diferentes circunscrições, ora aceitando *Briza sensu lato*, com um número variável de subgêneros ou seções (Parodi 1920; Longhi-Wagner 1987), ora aceitando *Briza sensu stricto*, considerando parte dos subgêneros ou seções americanas como gêneros independentes (Matthei 1975; Nicora & Rúgolo de Agrasar 1981; Essi 2007). Devido a tais divergências quanto à circunscrição genérica, o grupo passou a ser denominado por alguns autores de Complexo *Briza* (Matthei 1975; Nicora & Rúgolo de Agrasar 1981; Longhi-Wagner 1987; Bayón 1998).

Convém ressaltar que a maior diversidade específica do ramo americano é encontrada no sul do Brasil, incluindo cerca de 22 espécies perenes e de ciclo hibernal (Essi 2007).

O trabalho de Matthei (1975) pode ser considerado o estudo mais completo sobre o grupo, não somente devido a sua exaustiva revisão taxonômica, mas também por apresentar alguns dados provenientes de análises citogenéticas, de anatomia foliar e de embrião. Entretanto, Matthei (1975) utilizou apenas dados macromorfológicos para elaborar a sua proposta de classificação do Complexo. Matthei (1975) aceitou o gênero *Briza sensu stricto* e distribuiu as espécies americanas entre os gêneros *Calotheca*, *Chascolytrum* e *Poidium*, excluindo *Briza bidentata* Roseng., Arrill. & Izag. e *B. brasiliensis* (Nees ex Steud.) Ekman do Complexo.

O estudo mais recente de espécies do Complexo *Briza* foi o de Essi (2007), com dados morfológicos e moleculares. A autora considerou pertencentes ao gênero *Briza* apenas as espécies eurasiáticas, como proposto por Matthei (1975), porém seus resultados propõem a inclusão das espécies americanas no gênero *Chascolytrum*. No mesmo trabalho, o gênero monoespecífico

Erianthecium Parodi, até então nunca tratado como membro do Complexo, aparece incluído no clado das espécies americanas, sendo proposta a sua inclusão em *Chascolytrum*.

O gênero *Briza sensu lato* é morfologicamente heterogêneo, no que se refere ao grupo americano. Algumas espécies apresentam variações morfológicas intra-específicas relacionadas especialmente à espiguetta, que suscitam dúvidas sobre a sua circunscrição. Este é o caso de *B. subaristata* Lam., que mostra formas intermediárias relacionadas com as dimensões da espiguetta, servindo esta característica para delimitar variedades (Rosengurt et al. 1968; Longhi-Wagner 1987); de *B. juergensii* Hack., que exhibe morfotipos com lemas mais estreitos do que os indivíduos típicos, sendo os primeiros denominados *B. aff. juergensii* por Longhi-Wagner (1987); e de *B. lamarckiana* Nees, que apresenta indivíduos com a giba do lema sem a coloração castanha típica da espécie, referidos neste trabalho como *B. aff. lamarckiana*. Além disso, *B. paleopilifera* Parodi mostra variação no que se refere ao tipo e localização de tricomas na pálea e no lema, se comparados indivíduos provenientes da Argentina, de onde procede seu holótipo, com indivíduos da Bolívia. Estes últimos estão sendo tratados como *B. aff. paleopilifera*, no presente trabalho.

Ainda em relação às variações morfológicas existentes no gênero, Longhi-Wagner (1987) referiu que indivíduos de *Briza calotheca* (Trin.) Hack. provenientes de ambientes mais secos apresentam menor porte e lâminas foliares mais estreitas e rígidas do que aqueles de ambientes alagados.

A anatomia foliar das Poaceae, como revelada em secções transversais, foi utilizada pela primeira vez por Duval-Jouve (1875) na taxonomia da família. Desde então, caracteres anatômicos foliares vêm sendo utilizados para ajudar na definição das subfamílias de Poaceae. Estas têm sido caracterizadas pela combinação de dados anatômicos com dados morfológicos (Prat 1936; Brown 1958; Watson et al. 1985; Clayton & Renvoize 1986) e, mais recentemente, dados moleculares (GPWG 2001).

Vários trabalhos têm tentado demonstrar que a análise da estrutura foliar constitui uma abordagem indispensável na taxonomia das Poaceae e contribui para a caracterização de numerosos de seus grupos (Prat 1932; 1936; Metcalfe 1960; Brown 1977; Ellis 1976; 1979; 1987; López & Devesa 1991; Torres & Engelman 1995; Sanchez & Koch 1998; Morrone et al. 2000; Giussani et al. 2001;

Vieira *et al.* 2002; Kesler *et al.* 2003, Silva & Alquini 2003; Alvarez *et al.* 2005; Ma *et al.* 2005; Finot *et al.* 2006; Guevara & Ramia 2007; Kharazian 2007). É evidente que seu valor taxonômico depende do grupo estudado e da categoria taxonômica considerada (Metcalf 1960).

A maior parte dos estudos anatômicos em *Briza sensu lato* foi realizada com espécies eurasiáticas (Schwendener 1890; Lohaus 1905). Prat (1936) e Decker (1964) ressaltaram que os caracteres do gênero são do tipo festucóide. Metcalf (1960) descreveu a face abaxial da epiderme e a anatomia foliar de *Briza erecta* Lam. Carolin *et al.* (1973) analisaram as células do mesofilo e da bainha vascular parenquimática de *B. subaristata*, concluindo que esta apresenta o tipo poóide de anatomia foliar, que corresponde ao tipo festucóide de Prat (1936) e Brown (1958). Posteriormente, Matthei (1975) analisou alguns caracteres epidérmicos e da secção transversal da lâmina foliar de várias espécies do que denominou de Complexo *Briza*. No entanto, Matthei (1975) não apresentou informações sobre *B. bidentata* e *B. brasiliensis* por terem sido excluídas do Complexo. Watson & Dallwitz (1992) descreveram a anatomia foliar de *B. minor*, *B. maxima* e *B. subaristata*. No que se refere ao gênero *Erianthecium*, Decker (1964) ressaltou que este gênero possui anatomia foliar festucóide.

Em vista da importância do estudo da anatomia foliar como ferramenta na taxonomia de Poaceae, e dos problemas de circunscrição genérica e infra-específica presente no Complexo *Briza* foi realizada a presente análise que teve por objetivos: 1) Analisar a anatomia foliar de táxons selecionados do Complexo *Briza* e uma espécie relacionada (*Erianthecium bulbosum*) visando a fornecer subsídios para a taxonomia do Complexo e para a análise de sua circunscrição; 2) comparar a anatomia foliar das espécies eurasiáticas com a das espécies americanas do Complexo *Briza*; 3) verificar se a anatomia foliar de alguns táxons morfológicamente afins, ou com grande variação morfológica, apresenta características que possam ser utilizadas na delimitação dos mesmos e na proposição de táxons infra-específicos.

Material e métodos

As coletas de material botânico foram realizadas nos Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina, onde se encontra a maior diversidade de espécies do Complexo *Briza*. Materiais de espécies não ocorrentes no Brasil foram obtidos através de contatos com especialistas e curadores de herbários das Universidades de Córdoba (Argentina) e Bogotá (Bolívia), do Instituto de Botânica Darwinion (Argentina) e do Royal Botanic Gardens (Kew, Inglaterra). *Erianthecium bulbosum*, espécie também incluída na tribo Poeae, foi utilizada neste estudo com a finalidade de comparação, por ter ficado incluída no clado *Chascolytrum*, no trabalho de Essi *et al.* (2008). O material testemunho está depositado no herbário do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (sigla internacional ICN), exceto o material de *Briza humilis* e *B. aff. paleopilifera*, depositados nos herbários do Royal Botanic Gardens (K) e do Herbario Nacional da Bolívia (LPB), respectivamente. Os espécimens e locais de coleta encontram-se discriminados na Tab. 1. As análises anatômicas foram realizadas no Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Uma vez que um dos objetivos principais deste trabalho é testar caracteres que possam ser utilizados na avaliação da circunscrição do gênero *Briza*, *se sensu lato* ou *sensu stricto*, todas as espécies estão sendo tratadas como *Briza*, seguindo Longhi-Wagner (1987), exceto *Erianthecium bulbosum*. A relação dessas espécies com a proposta de Matthei (1975) está indicada na Tab. 1.

Para o estudo anatômico foram utilizadas lâminas foliares completamente expandidas de três indivíduos de cada táxon, exceto para *Briza paleopilifera* e *B. aff. paleopilifera*, com dois indivíduos, e *B. brasiliensis* e *B. humilis*, com um indivíduo, pela impossibilidade de conseguir mais material. Foram amostrados 21 táxons do Complexo *Briza* e um do gênero relacionado *Erianthecium*.

Porções da região mediana da segunda folha abaixo da inflorescência foram fixadas em FAA 70% (Johansen 1940) para a extração da epiderme. Para a secção transversal da lâmina foliar, foram fixadas com glutaraldeído 1% e formaldeído 4% (MacDowell & Trump 1976) em tampão fosfato de sódio, 0,1M e pH 7,2. Quando da inexistência de material fresco, como foi o caso das espécies não

ocorrentes no Brasil, foi utilizado material herborizado, reidratado em série etílica decrescente (96°-50°) e, posteriormente, fixado em FAA 70%.

Para o exame da face abaxial da epiderme em vista frontal, as folhas foram raspadas com lâminas de barbear, clarificadas em hipoclorito de sódio (Metcalf 1960), coradas com Safranina 1% e montadas em gelatina glicerinada. Também foram confeccionadas lâminas permanentes, sendo as secções desidratadas em série etílica, coradas com Fast Green 1% e montadas em Entellan. Foi analisada apenas a face abaxial da epiderme foliar, pois, segundo Metcalf (1960) e Ellis (1979), esta é taxonomicamente mais informativa. Para *Briza minor*, foi examinada também a face adaxial da epiderme.

Para extração da face abaxial da epiderme de *Briza brasiliensis* foi utilizado o método de dissociação com ácido láctico, adaptado de Aiken *et al.* (1984), uma vez que não foi possível extrair a epiderme pelo método sugerido por Metcalf (1960).

Foi realizado teste histoquímico com Sudan III (Sass 1951) para testar a presença de suberina nas paredes das células curtas da face abaxial da epiderme. No caso de *Briza minor* (H. Longhi-Wagner 10222 -ICN), também foi feito teste com a face adaxial.

Para a análise da secção transversal das lâminas foliares, as amostras foram desidratadas em série etílica, até etanol absoluto. A seguir, foram transferidas para solução de etanol absoluto e clorofórmio, nas proporções de 3:1, 1:1, 1:3, 1:1 e 1:3, com a finalidade de extrair ceras epicuticulares que dificultam a adesão do material à resina acrílica, retornando em seguida para álcool etílico 100% e sendo incluídas em hidroxietilmetacrilato (Gerrits & Smid 1983). Os blocos foram seccionados com 5µm de espessura em micrótomo de rotação Zeiss Mikron, equipado com navalha de vidro de 8mm de espessura. As secções foram coradas com Azul de Toluidina 0,05% em pH 4,4 (Feder & O'Brien 1968).

As observações foram realizadas em microscopia de campo claro com microscópio Olympus BX 41. Fotomicrografias foram obtidas com câmara fotográfica acoplada ao microscópio.

A terminologia utilizada baseou-se em Ellis (1976; 1979), com exceção da nomenclatura para a forma das células subsidiárias dos estômatos. Para corpos silicosos utilizou-se Madella *et al.* (2005).

Foi confeccionada uma matriz básica de dados (22 unidades taxonômicas X 17 caracteres) apresentada na Tabela 5, onde a semelhança entre os caracteres da anatomia foliar dos 22 táxons foi analisada pelo método de Coeficiente de Combinação Simples (Simple Matching Coefficient), com posterior análise de agrupamento por média não ponderada –UPGMA. (Rohlf 2000). Este coeficiente tem sido usado em análises que incluam caracteres com dados qualitativos, além de binários (Rohlf 2000). Para verificar a estabilidade dos agrupamentos foram realizadas 1000 aleatorizações “bootstrap” e foi gerada a curva de evolução das probabilidades estimadas, com um intervalo de confiança de 90%. As análises foram realizadas no programa Multiv (Pillar 2001). A aceitação dos quatro grupos, a partir do fenograma obtido, foi baseada no intervalo de confiança de 90%, intervalo este o mais utilizado em análises estatísticas (Pillar 1999).

Resultados

I. Vista frontal da epiderme

Como é característico da família Poaceae, a superfície da epiderme mostra uma distinção conspícua entre as regiões costal e intercostal e apresenta células curtas e células longas dispostas em fileiras (Fig. 1). As células curtas geralmente ocorrem aos pares, formados por uma célula silicosa e uma célula suberosa (Fig. 3).

No material analisado, as células curtas também se encontram aos pares, porém as células suberosas estão ausentes nas espécies eurasiáticas *Briza maxima*, *B. media*, *B. humilis* e *B. minor* (Fig. 2 e Tab. 2), nesta última as células suberosas estão ausentes também na face adaxial da epiderme. Nas espécies em que as células suberosas estão sempre presentes, variam na forma, podendo ser reniformes (Fig. 3) ou retangulares (Fig. 4). As células silicosas são preenchidas por corpos silicosos que apresentam formas variadas, sendo mais comuns as formas suborbicular (Fig. 3) e bilobada/polilobada (Fig. 4). Apenas as espécies eurasiáticas apresentam a forma oblonga (Fig. 2, 5). As células curtas estão presentes na zona costal e geralmente na intercostal (Fig. 6), exceto nas espécies eurasiáticas (Fig. 9) e nas americanas *Briza monandra*, *B. rufa* (Fig. 7), *B. poaemorpha* e *Erianthecium bulbosum* (Fig. 12), que não apresentam células curtas na região intercostal.

As células longas intercostais da epiderme podem apresentar paredes anticlinais retas, como em *Briza maxima*, *B. media* (Fig. 5) e *B. minor*, assim como nas americanas *Briza poaemorpha*, *B. monandra* e *Erianthecium bulbosum* (Fig. 12), ou sinuosas, como em *B. humilis* (Fig. 9) e nas demais espécies americanas (Fig. 6 e Tab. 2). *Briza rufa* (Fig. 7) é a única espécie que exhibe células epidérmicas com paredes anticlinais sinuosas na região próxima à zona costal, e retas, na porção mediana da zona intercostal. As paredes anticlinais das células epidérmicas costais são geralmente sinuosas (Fig. 3), exceto em *B. minor*, *B. media* (Fig. 5) e *Erianthecium bulbosum*, cujas paredes são retas.

Nas espécies estudadas, foram encontrados tricomas unicelulares dos tipos gancho e tricomas longos. Os tricomas unicelulares do tipo gancho foram observados na maioria das espécies, exceto em *Erianthecium bulbosum* (Fig. 12), *Briza ambigua* e *B. brasiliensis* (Fig. 8). Localizam-se tanto na zona

costal quanto na intercostal (Fig. 10), ou somente na zona costal, como ocorre nas espécies eurasiáticas (Fig. 9 e Tab. 2) além de, *Briza bidentata*, *B. monandra*, *B. poaemorpha*, *B. paleopilifera*, *B. aff. paleopilifera* e *B. rufa*. Tricomas do tipo gancho também foram encontrados nos bordos das lâminas foliares da maioria das espécies estudadas (Fig. 11), exceto em *E. bulbosum* e *B. brasiliensis*. Os tricomas longos ocorrem somente na epiderme de *E. bulbosum* (Fig. 12, 17), em ambas as faces, e de *B. brasiliensis* (Fig. 18), apenas na face adaxial.

Os complexos estomáticos estão distribuídos geralmente em uma (Fig. 13) a várias (Fig. 14) fileiras longitudinais na zona intercostal, apresentando as células subsidiárias oblongas ou trapezoidais. A forma trapezoidal foi a mais comum entre as espécies analisadas (Fig. 16 e Tab. 2). Porém, as eurasiáticas *Briza humilis*, *B. maxima*, *B. media* (Fig. 5) e *B. minor*, assim como e as americanas *Briza bidentata*, *B. monandra*, *B. poaemorpha* e *Erianthecium bulbosum* (Fig. 15), mostram complexos estomáticos com células subsidiárias oblongas. Em grande parte das espécies estudadas, os estômatos estão presentes nas duas faces da epiderme, caracterizando suas folhas como anfiestomáticas (Fig. 19). Entretanto, *B. lamarckiana*, *B. aff. lamarckiana*, *B. paleopilifera* (Fig. 20), *B. aff. paleopilifera* e *B. brasiliensis* apresentam estômatos apenas na face adaxial da epiderme, caracterizando suas folhas como epiestomáticas.

II. Secção transversal da lâmina foliar

A forma da lâmina foliar em secção transversal pode ser classificada em três tipos. A forma plana com quilha ocorre no grupo de espécies eurasiáticas (Fig. 40-A). *Briza brasiliensis*, *B. lamarckiana*, *B. aff. lamarckiana* (Fig. 40-C), *B. paleopilifera*, *B. aff. paleopilifera* e *B. poaemorpha* apresentam a lâmina foliar em forma de V. As demais espécies americanas apresentam forma plana sem quilha (Fig. 40-B e Tab. 3).

Todas as espécies analisadas exibem lâminas com sulcos adaxiais intercostais, que variam em profundidade. A maioria das espécies apresenta sulcos moderados (Fig. 30 e Tab. 3), caracterizados por atingirem aproximadamente a metade da espessura do mesofilo. Por sua vez, *Briza brasiliensis* (Fig. 18), *B. lamarckiana* (Fig. 29), *B. aff. lamarckiana*, *B. poaemorpha* (Fig. 21), *B. paleopilifera*

(Fig. 20) e *B. aff. paleopilifera* mostram sulcos profundos, atingindo mais da metade da espessura do mesofilo. Outras espécies como *B. maxima*, *B. media* (Fig.19), *B. minor* (Fig. 28), *B. humilis* e *B. uniolae* (Fig. 27) apresentam lâminas foliares quase uniformes, onde pouco se distinguem os sulcos superficiais.

A lâmina foliar apresenta a epiderme uniestratificada. Na maioria das espécies, esta é constituída por células homogêneas quanto à forma e tamanho nas duas faces, excetuando-se as células buliformes. Porém, na face adaxial de *Briza poaemorpha* (Fig. 21), *B. lamarckiana*, *B. aff. lamarckiana*, *B. subaristata* var. *subaristata* (Fig. 24), *B. subaristata* var. *interrupta*, *B. paleopilifera* (Fig. 20) e *B. aff. paleopilifera* aparecem células epidérmicas papilóides e intercaladas com estas.

Epiderme

As paredes periclinais externas das células da face abaxial da epiderme estão impregnadas por lignina nas espécies americanas (Fig. 25 e Tab. 3), com exceção de *Briza poaemorpha* (Fig. 21) e *Erianthecium bulbosum* (Fig. 17). Apenas *B. bidentata* (Fig. 22) apresenta as paredes das células epidérmicas impregnadas por lignina nas duas faces, excetuando-se as células buliformes. Por outro lado, nas eurasiáticas *B. maxima* (Fig. 23), *B. media* (Fig. 26), *B. minor* (Fig. 28), e *B. humilis* não foi encontrada essa impregnação.

As células buliformes são abundantes nas espécies estudadas, característica que ocorre na maioria das gramíneas. Porém, é interessante destacar que não foram encontradas células buliformes na região da nervura central, como é comum em várias espécies da família. As células buliformes estão dispostas ao longo de toda a face adaxial da epiderme, geralmente em grupos regulares bem distintos das demais células epidérmicas, por possuírem forma de gota (Fig. 27). Células buliformes com esta forma apresentam as paredes periclinais externas menores que as periclinais internas. Entretanto, em *Briza brasiliensis*, *B. maxima*, *B. minor* (Fig. 28) e *B. humilis* as células buliformes apresentam forma retangular, com as paredes periclinais interna e externa de tamanhos semelhantes, não se destacando muito das demais células da epiderme.

Mesofilo

O mesofilo das lâminas foliares das espécies estudadas é homogêneo, não havendo distinção entre os parênquimas paliçádico e esponjoso. As células do clorênquima são irregularmente distribuídas, como é característico de espécies com padrão fotossintético C₃. O clorênquima geralmente apresenta poucos espaços intercelulares, formando um mesofilo compacto (Fig. 30 e Tab. 3). Porém, nas espécies eurasiáticas (Fig. 38), as células do clorênquima apresentam um arranjo mais frouxo devido à presença de grandes espaços intercelulares.

Todas as espécies estudadas apresentam esclerênquima nos bordos das lâminas, isolado dos feixes vasculares laterais. O esclerênquima aparece como um cordão de até dez fibras, nas espécies eurasiáticas (Fig. 31 e Tab. 3), e mais de dez fibras, nas espécies americanas chegando a formar um casquete pontiagudo de fibras (Fig. 32). Nos bordos das folhas, todas as espécies apresentam células epidérmicas com as paredes impregnadas com lignina (Fig. 32), independente da presença deste tipo de impregnação nas demais células epidérmicas (Tab. 3).

Sistema Vascular

Nas espécies analisadas, o número de feixes vasculares das lâminas foliares pode variar de nove a 46. Os feixes estão situados em posição aproximadamente equidistante entre as duas faces da lâmina foliar. *Briza brasiliensis*, *B. paleopilifera* e *B. aff. paleopilifera* apresentam a menor quantidade de feixes vasculares, nove na primeira espécie e 13 nas outras duas, enquanto *B. calotheca*, *B. aff. calotheca* e *B. uniolae* mostram a maior quantidade de feixes, variando de 30 a 46.

A vascularização das espécies analisadas é composta por feixes de três ordens (primeira, segunda e terceira ordens). Os feixes vasculares de primeira ordem são caracterizados por apresentarem elementos de metaxilema conspícuos, lacunas de protoxilema e variados graus de esclerificação do floema (Fig. 33). Os feixes de segunda ordem possuem um ou dois elementos de metaxilema, porém não exibem lacunas de protoxilema (Fig. 34). Os feixes de terceira ordem são menores que os anteriores e possuem elementos de metaxilema pouco conspícuos (Fig. 35). Em todas as espécies estudadas ocorre apenas um feixe vascular mediano, sempre de primeira ordem (Fig. 29). As espécies

eurasiáticas apresentam menor quantidade de feixes de segunda ordem, cerca de 2 a 4, e maior número de feixes de terceira ordem, em relação às americanas.

Os feixes vasculares de primeira, segunda e terceira ordens possuem contorno elíptico, na maioria das espécies estudadas. Porém, *Briza minor* (Fig. 37) e *B. brasiliensis* (Fig. 18) apresentam contorno circular. Convém ressaltar que a classificação da forma do feixe aqui utilizada refere-se apenas ao contorno do conjunto de xilema e floema (Metcalf 1960).

A região do feixe vascular mediano é bem distinta em algumas espécies, chegando a formar uma quilha nas representantes eurasiáticas (Fig. 37 e Tab. 3). A quilha é caracterizada por uma expansão do parênquima ou de esclerênquima na região abaxial da nervura, formando uma saliência visível externamente, destacando-se das demais nervuras. Nas espécies americanas, a região do feixe vascular mediano é pouco evidente, sendo difícil distingui-la do restante da lâmina foliar (Fig. 24).

Todos os feixes vasculares estão envolvidos por duas bainhas, a interna mestomática com células de paredes espessadas, lignificadas, e a externa parenquimática, com células de paredes delgadas, não lignificadas (Fig. 33). A bainha vascular externa contém cloroplastos semelhantes aos das demais células do mesofilo, como característico das espécies com padrão fotossintético C3.

O feixe vascular mediano está acompanhado por extensões de bainha esclerenquimática nas duas faces da lâmina foliar, formando um I, em boa parte das espécies analisadas (Fig. 24 e Tab. 3). Porém, *B. minor* e *B. media* apresentam padrão diferente deste. Em *Briza minor* (Fig. 37), na face abaxial ocorre um cordão de esclerênquima isolado e oposto ao feixe vascular, mas os demais feixes de primeira ordem possuem extensões de bainha em uma ou nas duas faces. Por sua vez, *Briza media* (Fig. 38) apresenta extensão de bainha na face abaxial e cordão oposto ao feixe vascular mediano, na face adaxial, sendo que os demais feixes de primeira ordem possuem extensão de bainha para as duas faces.

Nos feixes vasculares de terceira ordem das espécies eurasiáticas, o esclerênquima oposto ao feixe vascular raramente está presente, em uma ou nas duas faces, se presente, apresentando-se como cordões arredondados (Fig. 39 e Tab. 3). A maior parte das espécies americanas sempre apresenta extensões de bainha esclerenquimática para a face abaxial e cordões alongados na face adaxial, estes

em contato com a bainha externa, mas sem interrompê-la (Fig. 35). Porém, em *Briza lamarckiana* (Fig. 29) e *B. aff. lamarckiana* os cordões adaxiais não estão em contato com a bainha externa.

III- Análise de agrupamentos

O fenograma (UPGMA) obtido utilizando o Coeficiente de Correlação Simples, permite a distinção de dois grandes grupos de espécies com similaridade de 22%, o que indica diferenças marcantes com base nos caracteres da anatomia foliar analisados, entre as espécies eurasiáticas e americanas (Fig. 41).

As espécies do grupo das eurasiáticas (grupo I) são caracterizadas pela ausência de células suberosas na região costal da face abaxial da epiderme, pelos corpos silicosos com forma oblonga, pelo mesofilo frouxo, pela lâmina foliar de forma plana com quilha, em secção transversal, e pelos cordões de esclerênquima com poucas fibras, tanto nos feixes de terceira ordem como no bordo da lâmina foliar.

Por outro lado, as espécies do grupo das americanas distinguem-se por possuírem células suberosas retangulares ou reniformes na região costal, corpos silicosos suborbiculares ou bilobados/polilobados, mesofilo compacto, lâmina foliar de forma plana sem quilha ou em V, em secção transversal, e grande quantidade de esclerênquima, tanto nos feixes de terceira ordem como nos bordos da lâmina foliar.

Analisando o fenograma, verifica-se que além do grupo I, composto pelas quatro espécies eurasiáticas *Briza maxima*, *B. media*, *B. minor* e *B. humilis*, ocorre a formação de três agrupamentos de espécies americanas, agrupamentos estes estáveis, com 69% de similaridade.

No grupo II está incluída a maior parte das espécies e morfotipos analisados: *Briza ambigua*, *B. brasiliensis*, *B. lamarckiana*, *B. aff. lamarckiana*, *B. paleapilifera*, *B. aff. paleapilifera*, *B. bidentata*, *B. calotheca*, *B. aff. calotheca*, *B. juergensii*, *B. aff. juergensii*, *B. subaristata* var. *interrupta*, *B. subaristata* var. *subaristata* e *B. uniolae*. Este agrupamento é caracterizado por apresentar as paredes anticlinais das células epidérmicas longas intercostais sinuosas, células suberosas reniformes ou retangulares, presentes nas regiões costais e intercostais, e corpos silicosos costais suborbiculares ou

bilobados/polilobados. Estes caracteres distinguem o grupo II das quatro espécies incluídas nos grupos III e IV (Fig. 41). Além disso, neste grupo estão incluídas todas as espécies das quais foram analisados dois morfotipos. Estes não apresentam diferenças anatômicas que sustentem a sua separação em categorias infra-específicas.

As quatro espécies que compõem os grupos III e IV apresentam anatomia foliar semelhante, os dois grupos compartilhando os seguintes caracteres: células intercostais longas com paredes anticlinais retas, células suberosas retangulares e presentes apenas na região costal, corpos silicosos bilobados/polilobados, presentes apenas na região costal. Estes dois grupos distinguem-se pela ausência de impregnação de lignina nas paredes periclinais externas da face abaxial da epiderme no grupo IV, assim como na face adaxial.

Um detalhamento comparativo das características anatômicas foliares das espécies analisadas encontra-se nas tabelas 2 e 3. A lista dos caracteres e seus estados encontra-se na tabela 4 e a utilização desses caracteres para a identificação das espécies e morfotipos está exemplificada na chave dicotômica apresentada a seguir. Para facilitar a análise, as letras correspondentes aos caracteres e os números aos estados (Tab. 4) são citados entre parênteses, na chave.

Chave para a identificação de espécies e morfotipos do Complexo *Briza* com base na anatomia foliar.

1. Células suberosas ausentes (B₀); corpos silicosos com forma oblonga (E₂); lâmina foliar plana com quilha (H₁); mesofilo frouxo (N₁); pequena quantidade de fibras tanto nos feixes de 3^a ordem (P₀) como no bordo da lâmina foliar (Q₀). **Grupo I**

2. Células intercostais longas com paredes anticlinais sinuosas (A₁).....*B. humilis*

2'. Células intercostais longas com paredes anticlinais retas (A₀).

3. Células buliformes com forma de gota (M₀); esclerênquima oposto ao feixe vascular mediano na forma de cordão adaxial e extensão de bainha abaxial (O₂).....*B. media*

3'. Células buliformes retangulares (M₁); esclerênquima oposto ao feixe vascular mediano na forma extensão de bainha nas duas faces (O₀), ou cordão na face abaxial (O₁).

4. Esclerênquima oposto ao feixe vascular mediano na forma de extensão de bainha nas duas faces (O₀).....*B. maxima*
- 4'. Esclerênquima oposto ao feixe vascular mediano na forma de cordão na face abaxial (O₁).....*B. minor*
- 1'. Células suberosas presentes na região costal (B₁) ou presentes nas regiões costal e intercostal (B₂); corpos silicosos suborbiculares (E₀) ou bilobados/polilobados (E₁); lâmina foliar plana sem quilha (H₀) ou em V (H₂); mesofilo compacto (N₀); grande quantidade de fibras, tanto nos feixes de 3ª ordem (P₁) quanto no bordo da lâmina foliar (Q₁).
5. Células longas intercostais com paredes anticlinais sinuosas (A₁); células suberosas reniformes (C₀) ou retangulares (C₁) presentes nas regiões costais e intercostais (B₂); corpos silicosos suborbiculares (E₀) ou bilobados/polilobados (E₁) presentes nas regiões costais e intercostais (D₁). **Grupo II**
6. Ausência de tricomas do tipo gancho (F₀).....*B. ambigua*
- 6'. Ausência (F₀) ou presença de tricomas do tipo gancho na região costal (F₁) ou costal e intercostal (F₂).
7. Ausência de estômatos na face abaxial da epiderme (G₂); lâmina foliar em V (H₂); sulco adaxial profundo (I₂).
8. Ausência de tricomas do tipo gancho (F₀); ausência de células epidérmicas papilóides (J₀); tricomas longos presentes na face adaxial (L₂).....*B. brasiliensis*
- 8'. Presença de tricomas do tipo gancho nas regiões costais e intercostais (F₁); presença de células epidérmicas papilóides (J₁); ausência de tricomas longos nas duas faces (L₀).....*B. lamarckiana*, *B. aff. lamarckiana*, *B. paleopilifera* e *B. aff. paleopilifera*.
- 7'. Presença de estômatos na face abaxial com células subsidiárias oblongas ou trapezoidais (G_{0,1}); lâmina foliar plana sem quilha (H₀); sulco profundo (H₂) ou superficial (H₀).

9. Células subsidiárias oblongas (G₀).....*B. bidentata*
- 9'. Células subsidiárias trapezoidais (G₁).
10. Presença de células epidérmicas papilóides (J₁).....*B. subaristata* var. *interrupta* e *B. subaristata* var. *subaristata*
- 10'. Ausência de células epidérmicas papilóides (J₀).
11. Sulcos adaxiais moderados (I₁).....*B. calotheca*,
B. aff. calotheca, *B. juergensii* e *B. aff. juergensii*
- 11'. Sulcos adaxiais superficiais (I₀).....*B. uniolae*
- 5'. Células longas intercostais com paredes anticlinais retas (A₀) ou retas e sinuosas (A₂); células suberosas retangulares (C₁) presentes apenas na região costal (B₁); corpos silicosos bilobados/polilobados (E₁) presentes apenas na região costal (D₀).
12. Células epidérmicas com as paredes periclinais externas impregnadas com lignina (K₁).

Grupo III

13. Células longas intercostais com as paredes anticlinais retas (A₀).....*B. monandra*
- 13'. Células longas intercostais com as paredes anticlinais retas e sinuosas (A₂)...*B. rufa*
- 12'. Células epidérmicas com as paredes periclinais externas não impregnadas com lignina, em nenhuma das faces (K₀). **Grupo IV**

14. Presença de tricomas do tipo gancho na região costal (F₁); ausência de tricomas longos nas duas faces (L₀).....*B. poaemorpha*
- 14'-Ausência de tricomas do tipo gancho (F₀); presença de tricomas longos nas duas faces (L₁).....*E. bulbosum*

Tabela 1. Lista de material utilizado para a análise da anatomia foliar. *Exemplares de herbário reidratados. MG, PR, RJ, RS= Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, respectivamente. + gênero *Poidium*; ++ gênero *Chascolytrum*; +++ gênero *Briza*; - excluídas do Complexo (Matthei 1975).

Acrônimos	Táxons	Amostras analisadas	Locais da coleta
AMBI ⁺	<i>Briza ambigua</i> Hack.	L. Essi <i>et al.</i> 190 (ICN) L. Essi <i>et al.</i> 192 (ICN) A. Zanin <i>et al.</i> 1132* (ICN)	Urubici, SC (Serra do Corvo Branco) Urubici, SC (Serra do Corvo Branco) Urubici, SC
BIDE ⁻	<i>Briza bidentata</i> Roseng. Arrill. & Izag.	L. Essi <i>et al.</i> 50 (ICN) L. Essi <i>et al.</i> 51 (ICN) C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 148981)	Piratini, RS Piratini, RS Cerro Grande do Sul, RS
BRAS ⁻	<i>Briza brasiliensis</i> (Nees ex Steud.) Ekman	R.M. 357* (ICN 149151)	Itatiaia, RJ
CAL1 ⁺	<i>Briza calotheca</i> (Trin.) Hack. (banhado)	C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 148979) C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 148980) H. Longhi-Wagner 9872 (ICN)	Bom Jardim da Serra, SC Cambará do Sul, RS (Serra da Rocinha) São Francisco de Paula, RS
CAL2 ⁺	<i>Briza calotheca</i> (Trin.) Hack.(seco)	H. Longhi-Wagner 3995* (ICN) H. Longhi-Wagner 9877 (ICN) P.G. Windisch <i>et al.</i> 9635* (ICN)	Nova Friburgo, RJ São Francisco de Paula, RS Camanducaia, RJ (Serra da Mantiqueira)
HUMI ⁺⁺⁺	<i>Briza humilis</i> M. Bieb.	Davis & Hedge 277729* (K)	Turquia
JUE1 ⁺	<i>Briza juergensii</i> Hack.	A. Zanin <i>et al.</i> 975 * (ICN) C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 148983) L.F. Lima 331 * (ICN)	Urubici, SC (Campo dos Padres) Cambará do Sul, RS (Serra da Rocinha) São José dos Ausentes, RS (Monte Negro)
JUE2 ⁺	<i>Briza aff. juergensii</i> (lemas estreitos)	H. Longhi-Wagner 10235 (ICN) L. Essi <i>et al.</i> 122 * (ICN) H. Longhi-Wagner 8009*	Urubici, SC (Campo dos Padres) Cambará do Sul, RS Camanducaia, MG (Monte Verde)
LAM1 ⁺⁺	<i>Briza lamarckiana</i> Nees	C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 148985) H. Longhi-Wagner 10203 (ICN) H. Longhi-Wagner 9871 (ICN)	Porto Alegre, RS Tainhas, RS São Francisco de Paula, RS
LAM2 ⁺⁺	<i>Briza aff. lamarckiana</i> (lema sem cor castanha no dorso)	L. Passaglia 13* (ICN) A.M. Sacchet 60* (ICN) A.M. Sacchet 124* (ICN)	Cambará do Sul, RS (Itaimbezinho) São José dos Ausentes, RS Cambará do Sul, RS
MONA ⁺	<i>Briza monandra</i> (Hack.) Pilg.	J. Valls <i>et al.</i> 11499* (ICN) L. Essi 239 (ICN) I. Boldrini 1356 * (ICN)	Água Boa, SC Castro, PR Urubici, SC (Parque Nacional São Joaquim)
MAXI ⁺⁺⁺	<i>Briza maxima</i> L.	M.T. Sampaio s.n. (ICN 46809)* M.T. Sampaio s.n. (ICN 46807)* L. Essi <i>et al.</i> 45 (ICN)	Porto Alegre, RS Porto Alegre, RS São Lourenço do Sul, RS
MEDI ⁺⁺⁺	<i>Briza media</i> L.	M.L. Porto 2785* (ICN) M.L. Porto 2795* (ICN) L. Essi 256 (ICN)	Beuron, Alemanha Badbuchau, Alemanha Material cultivado (Áustria, Tírolia)

Tabela 1 (Cont.)

Acrônimos	Táxons	Amostras analisadas	Locais da coleta
MINO ⁺⁺⁺	<i>B. minor</i> L.	H. Longhi-Wagner 10222 (ICN)	Porto Alegre, RS (Morro Santana)
		H. Longhi-Wagner 10193 (ICN)	Tainhas, RS
		C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 148975)	Porto Alegre, RS
PAL1 ⁺⁺	<i>Briza paleapilifera</i> Parodi	A. Anton 359* (ICN)	Argentina
		F. Zuloaga s.n.* (BAA)	Argentina
PAL2 ⁺⁺	<i>Briza</i> aff. <i>paleapilifera</i>	J.R.I. Wood s.n.* (LPB 10768)	Bolívia
		J.R.I. Wood s.n.* (LPB 10841)	Bolívia
POAE ⁺	<i>Briza poaemorpha</i> (J. Presl) Henr.	H. Longhi-Wagner 10220 (ICN)	São Francisco de Paula, RS
		H. Longhi-Wagner 10224 (ICN)	Porto Alegre, RS
		C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 148976)	Porto Alegre, RS
RUFA ⁺	<i>Briza rufa</i> (J. Presl) Steud.	H. Longhi-Wagner 10218 (ICN)	Porto Alegre, RS
		H. Longhi-Wagner 10185 (ICN)	Jaquirana, RS
		H. Longhi-Wagner 10202 (ICN)	Tainhas, RS
SUB1 ⁺	<i>Briza subaristata</i> var. <i>interrupta</i> (Hack.) Roseng.	H. Longhi-Wagner 10194 (ICN)	Jaquirana, RS
		H. Longhi-Wagner 10186 (ICN)	Bom Jesus, RS
		H. Longhi-Wagner 10188 (ICN)	Jaquirana, RS
SUB2 ⁺	<i>Briza subaristata</i> Lam. var. <i>subaristata</i>	C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 149878)	Porto Alegre, RS (Morro da Polícia)
		H. Longhi-Wagner 9847 (ICN)	São Francisco de Paula, RS
		A.Guglieri & F.J.M. Caporal 428* (ICN)	Cristal, RS
UNIO ⁺	<i>Briza uniolae</i> (Nees) Steud.	H. Longhi-Wagner 9875 (ICN)	São Francisco de Paula, RS
		H. Longhi-Wagner 10221 (ICN)	Porto Alegre, RS
		C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 148973)	Candelária, RS (Morro Botucarai)
BULB	<i>Erianthecium bulbosum</i> Parodi	L. Essi et al. 60 (ICN)	Piratini, RS
		A. Guglieri et al. s.n.* (ICN 143517)	Piratini, RS
		H. Longhi-Wagner & L.Essi 9292* (ICN)	Piratini, RS

Tabela 2. Comparação entre os táxons de Complexo *Briza* e *Erianthecium* Parodi baseada em caracteres da vista frontal da face abaxial da epiderme. nc= não computado. As letras entre parênteses identificam os caracteres da tabela 4.

Táxons\ caracteres	Paredes anticlinais das células epidérmicas longas (A)	Presença e localização das células suberosas (B)	Forma das células suberosas (C)	Localização dos corpos silicosos (D)	Forma dos corpos silicosos costais (E)	Presença e localização dos tricomas tipo gancho (F)	Forma das células subsidiárias dos estômatos (G)
<i>B. ambigua</i>	sinuosas	costal e intercostal	retangular	costal e intercostal	bilobada/polibobada	ausentes	trapezoidal
<i>B. bidentata</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	suborbicular	costal e intercostal	oblonga
<i>B. brasiliensis</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	suborbicular	ausentes	nc
<i>B. calotheca</i> (banhado)	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	bilobada/polilobada	costal e intercostal	trapezoidal
<i>B. calotheca</i> (seco)	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	bilobada/polibobada	costal e intercostal	trapezoidal
<i>B. humilis</i>	sinuosas	ausentes	nc	costal	oblonga	costal	oblonga
<i>B. juergensii</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	bilobada/polibobada	costal e intercostal	trapezoidal
<i>B. aff. juergensii</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	bilobada/polibobada	costal e intercostal	trapezoidal
<i>B. lamarckiana</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	suborbicular	costal e intercostal	nc
<i>B. aff. lamarckiana</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	suborbicular	costal e intercostal	nc
<i>B. maxima</i>	retas	ausentes	nc	costal	oblonga	costal	oblonga
<i>B. media</i>	retas	ausentes	nc	costal	oblonga	costal	oblonga
<i>B. minor</i>	retas	ausentes	nc	costal	oblonga	costal	oblonga
<i>B. monandra</i>	retas	costal	retangular	costal	bilobada/polibobada	costal	oblonga
<i>B. paleapilifera</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	suborbicular	costal	nc
<i>B. aff. paleapilifera</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	suborbicular	costal e intercostal	nc
<i>B. poaemorpha</i>	retas	costal	retangular	costal	bilobada/polibobada	costal	oblonga
<i>B. rufa</i>	retas e sinuosas	costal	retangular	costal	bilobada/polibobada	costal	trapezoidal
<i>B. subaristata</i> var. <i>interrupta</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	suborbicular	costal e intercostal	trapezoidal
<i>B. subaristata</i> var. <i>subaristata</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	suborbicular	costal e intercostal	trapezoidal
<i>B. uniolae</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	suborbicular	costal e intercostal	trapezoidal
<i>E. bulbosum</i>	retas	costal	retangular	costal	bilobada/polibobada	ausentes	oblonga

Tabela 3. Comparação entre os táxons de Complexo *Briza* e *Erianthecium* Parodi, baseada em caracteres da secção transversal da lâmina foliar. As letras entre parênteses identificam os caracteres da tabela 4.

Táxons\ caracteres	Forma da lâmina foliar (H)	Sulco adaxial (I)	Células epidérmicas papilóides (J)	Células epidérmicas com as paredes periclinais externas impregnadas com lignina (K)	Tricomas longos (L)	Forma das células bulbiformes (M)	Mesofilo (N)	Esclerênquima oposto ao feixe mediano (O)	Esclerênquima oposto aos feixes vasculares de terceira ordem (P)	Cordão de fibras do bordo da folha (Q)
<i>B. ambigua</i>	plana sem quilha	moderado	ausentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. bidentata</i>	plana sem quilha	moderado	ausentes	presentes nas duas faces	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. brasiliensis</i>	V	profundo	ausentes	presentes na face abaxial	presentes na face adaxial	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. calotheca</i> (banhado)	plana sem quilha	moderado	ausentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. calotheca</i> (seco)	plana sem quilha	moderado	ausentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. humilis</i>	plana com quilha	superficial	ausentes	ausentes	ausentes	retangular	frouxo	extensão de bainha nas duas faces	raramente presente em uma ou nas duas faces	até 10 fibras
<i>B. juergensii</i>	plana sem quilha	moderado	ausentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. aff. juergensii</i>	plana sem quilha	moderado	ausentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>Briza lamarckiana</i>	V	profundo	presentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nos duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. aff. lamarckiana</i>	V	profundo	presentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. maxima</i>	plana com quilha	superficial	ausentes	ausentes	ausentes	retangular	frouxo	cordão adaxial e extensão de bainha abaxial	raramente presente em uma ou nas duas faces	até 10 fibras
<i>B. media</i>	plana com quilha	superficial	ausentes	ausentes	ausentes	em gota	frouxo	cordão na face abaxial	raramente presente em uma ou nas duas faces	até 10 fibras

Tabela 3 (Cont.)

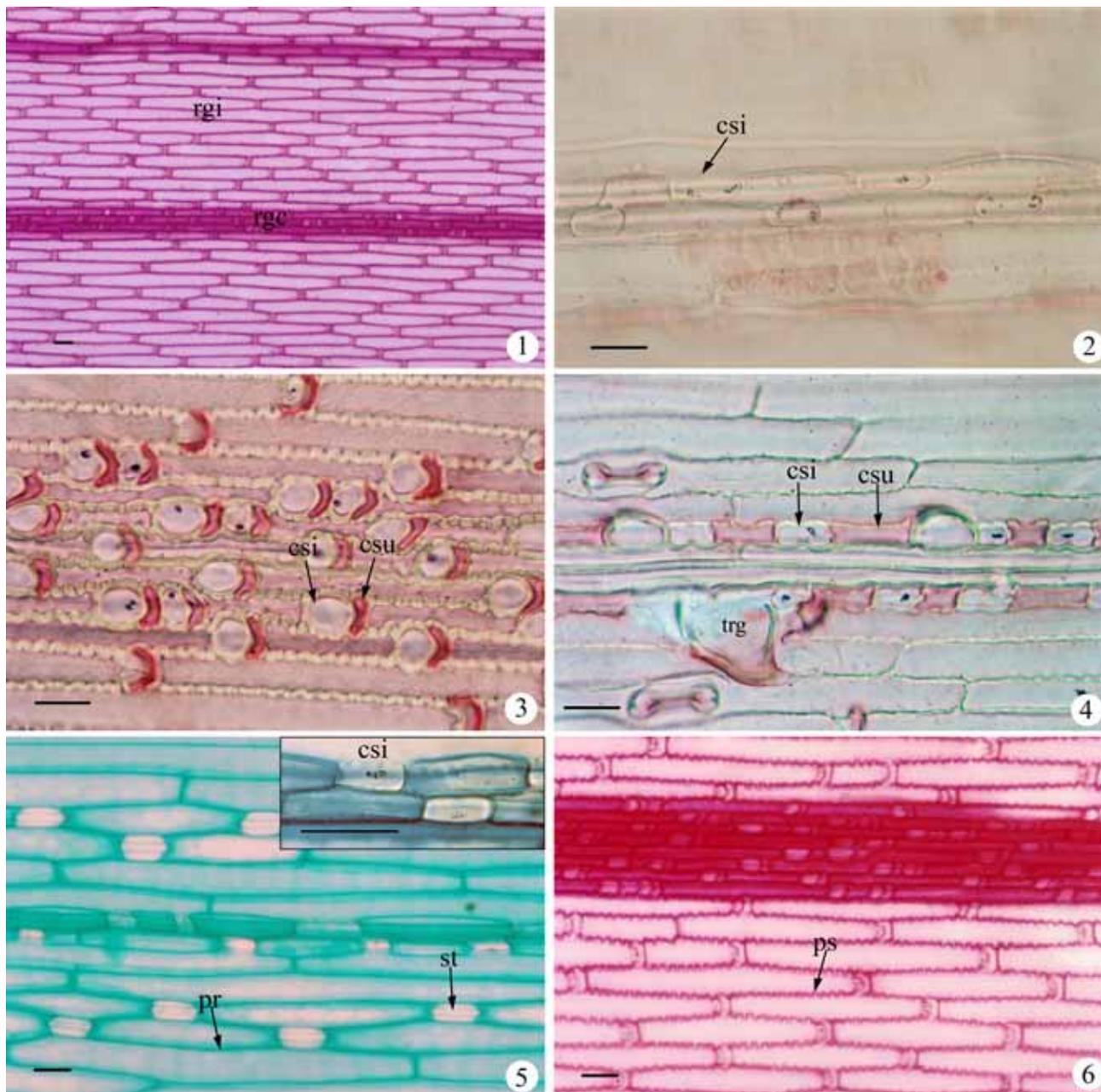
Táxons\ caracteres	Forma da lâmina foliar em secção transversal (H)	Sulco adaxial (I)	Células epidérmicas papilóides (J)	Células epidérmicas com as paredes periclinais externas impregnadas com lignina (K)	Tricomas longos (L)	Forma das células buliformes (M)	Mesofilo (N)	Esclerênquima oposto ao feixe mediano (O)	Esclerênquima oposto aos feixes vasculares de terceira ordem (P)	Cordão de fibras do bordo da folha (Q)
<i>B. minor</i>	plana com quilha	superficial	ausentes	ausentes	ausentes	retangular	frouxo	extensão de bainha abaxial e cordão adaxial	raramente presente em uma ou nas duas faces	até 10 fibras
<i>B. monandra</i>	plana sem quilha	moderado	ausentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. paleopilifera</i>	V	profundo	presentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presentes nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. aff. paleopilifera</i>	V	profundo	presentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. poaemorpha</i>	V	profundo	presentes	ausentes	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. rufa</i>	plana sem quilha	moderado	ausentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	raramente presente em uma ou nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. subaristata var. interrupta</i>	plana sem quilha	moderado	presentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha na duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. subaristata var. subaristata</i>	plana sem quilha	moderado	presentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. uniolae</i>	plana sem quilha	superficial	ausentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>E. bulbosum</i>	plana sem quilha	moderado	ausentes	ausentes	presentes nas duas faces	em gota	compacto	extensão de bainha nas duas faces	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras

Tabela 4. Caracteres e estados utilizados na análise fenética.

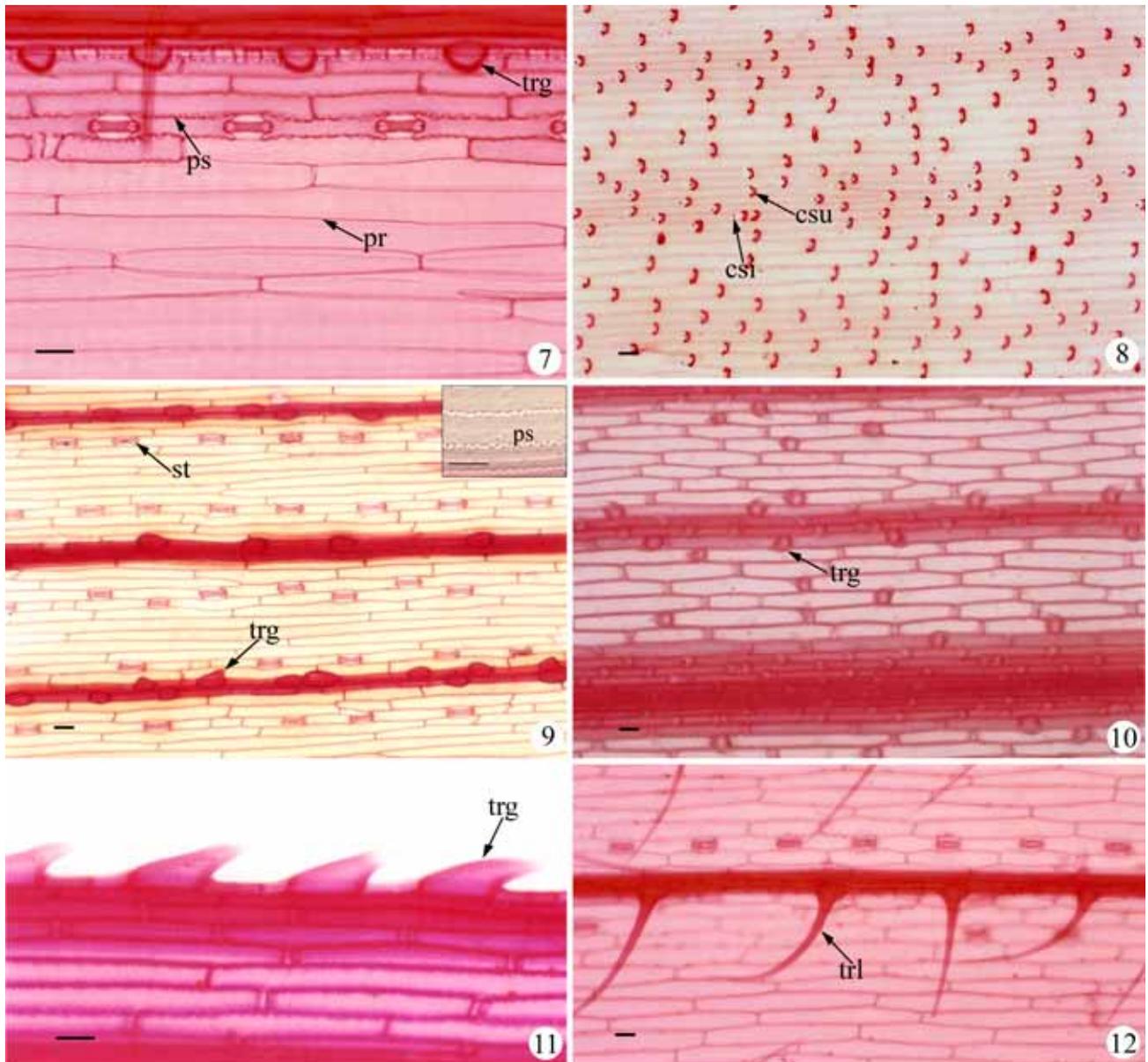
Caracteres	Estados		
A. Paredes anticliniais das células epidérmicas longas	(0) retas	(1) sinuosas	(2) retas e sinuosas
B. Presença e localização das células suberosas	(0) ausentes	(1) presentes na região costal	(2) presentes nas regiões costal e intercostal
C. Forma das células suberosas da região costal	(0) reniforme	(1) retangular	
D. Localização dos corpos silicosos	(0) região costal	(1) região costal e intercostal	
E. Forma dos corpos silicosos	(0) suborbicular	(1) bilobada/polilobada	(2) oblonga
F. Tricomas do tipo gancho	(0) ausentes	(1) presentes na região costal	(2) presentes nas regiões costal e intercostal
G. Forma das células subsidiárias	(0) oblonga	(1) trapezoidal	
H. Forma da lâmina foliar em secção transversal	(0) plana sem quilha	(1) plana com quilha	(2) V
I. Sulco adaxial	(0) superficial	(1) moderado	(2) profundo
J. Células epidérmicas papilóides	(0) ausentes	(1) presentes	
K. Células epidérmicas com as paredes pericliniais externas impregnadas com lignina	(0) ausente	(1) presente na face abaxial	(2) presente nas duas faces
L. Tricomas longos	(0) ausentes	(1) presentes nas duas faces	(2) presentes na face adaxial
M. Forma das células buliformes	(0) em gota	(1) retangular	
N. Mesofilo	(0) compacto	(1) frouxo	
O. Esclerênquima oposto ao feixe mediano	(0) extensão de bainha nas duas faces	(1) cordão na face abaxial	(2) cordão na face adaxial e extensão de bainha na face abaxial
P. Esclerênquima oposto aos feixes de 3ª ordem	(0) raramente presente em uma ou nas duas faces	(1) sempre presente nas duas faces	
Q. Cordão de esclerênquima do bordo da lâmina foliar	(0) até 10 fibras	(1) mais de 10 fibras	

Tabela 5. Matriz de dados dos 22 táxons X 17 características utilizados na análise de agrupamentos. Os acrônimos correspondem às espécies da tabela 1 e as letras e números correspondem à lista de caracteres e estados apresentados na tabela 4. O número 9 corresponde à característica não computada (nc).

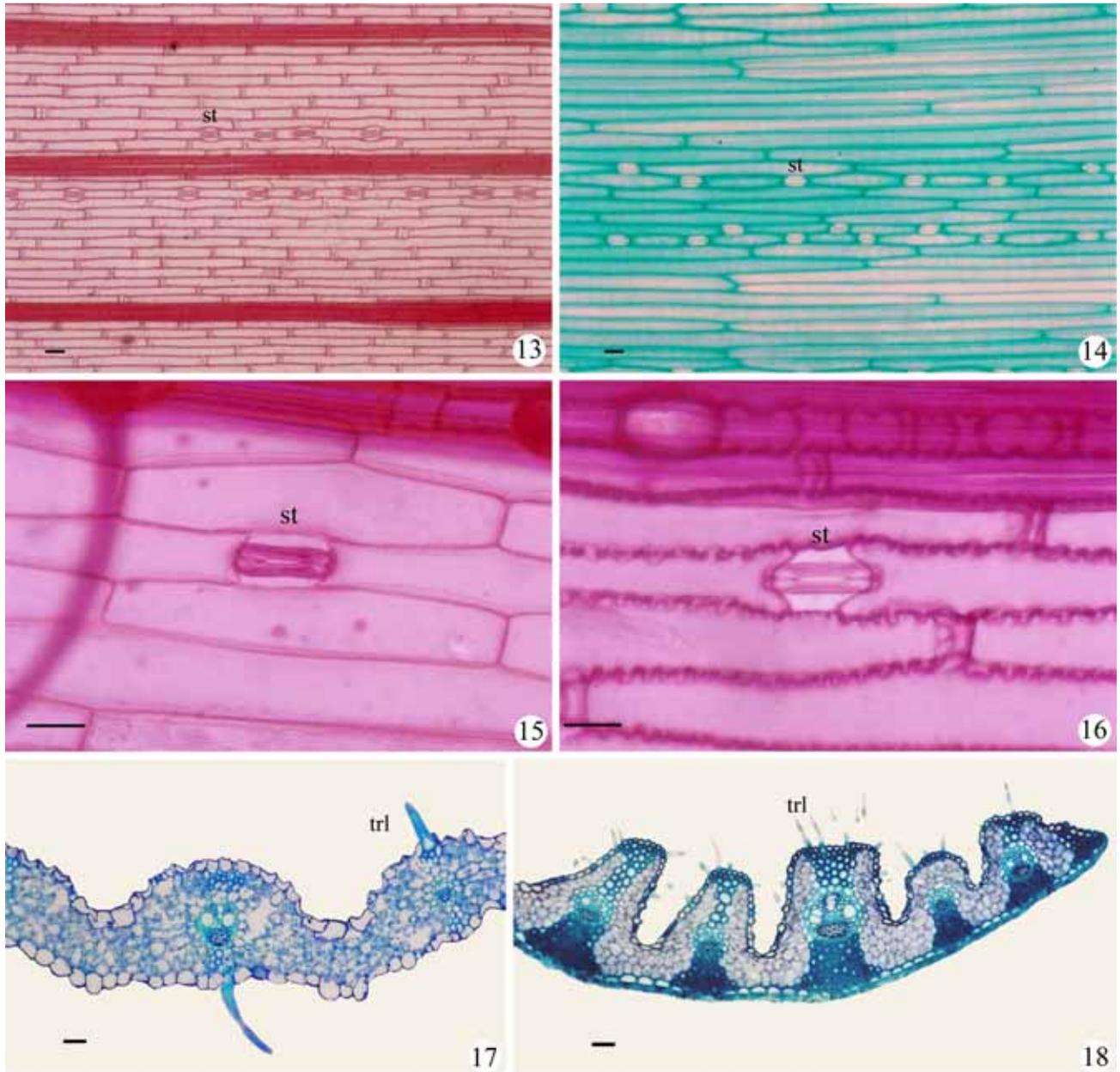
Táxons\ caracteres	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q
AMBI	1	2	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
BIDE	1	2	0	1	0	2	0	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1
BRAS	1	2	0	1	0	0	9	2	2	0	1	2	0	0	0	1	1
CAL1	1	2	0	1	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
CAL2	1	2	0	1	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
HUMI	1	0	9	0	2	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
JUE1	1	2	0	1	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
JUE2	1	2	0	1	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
LAM1	1	2	0	1	0	2	9	2	2	1	1	0	0	0	0	1	1
LAM2	1	2	0	1	0	2	9	2	2	1	1	0	0	0	0	1	1
MAXI	0	0	9	0	2	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
MEDI	0	0	9	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0
MINO	0	0	9	0	2	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
MONA	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
PAL1	1	2	0	1	0	2	9	2	2	1	1	0	0	0	0	1	1
PAL2	1	2	0	1	0	2	9	2	2	1	1	0	0	0	0	1	1
POAE	0	1	1	0	1	1	0	2	2	1	0	0	0	0	0	1	1
RUFA	2	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
SUB1	1	2	0	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1
SUB2	1	2	0	1	0	2	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1
UNIO	1	2	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
BULB	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1



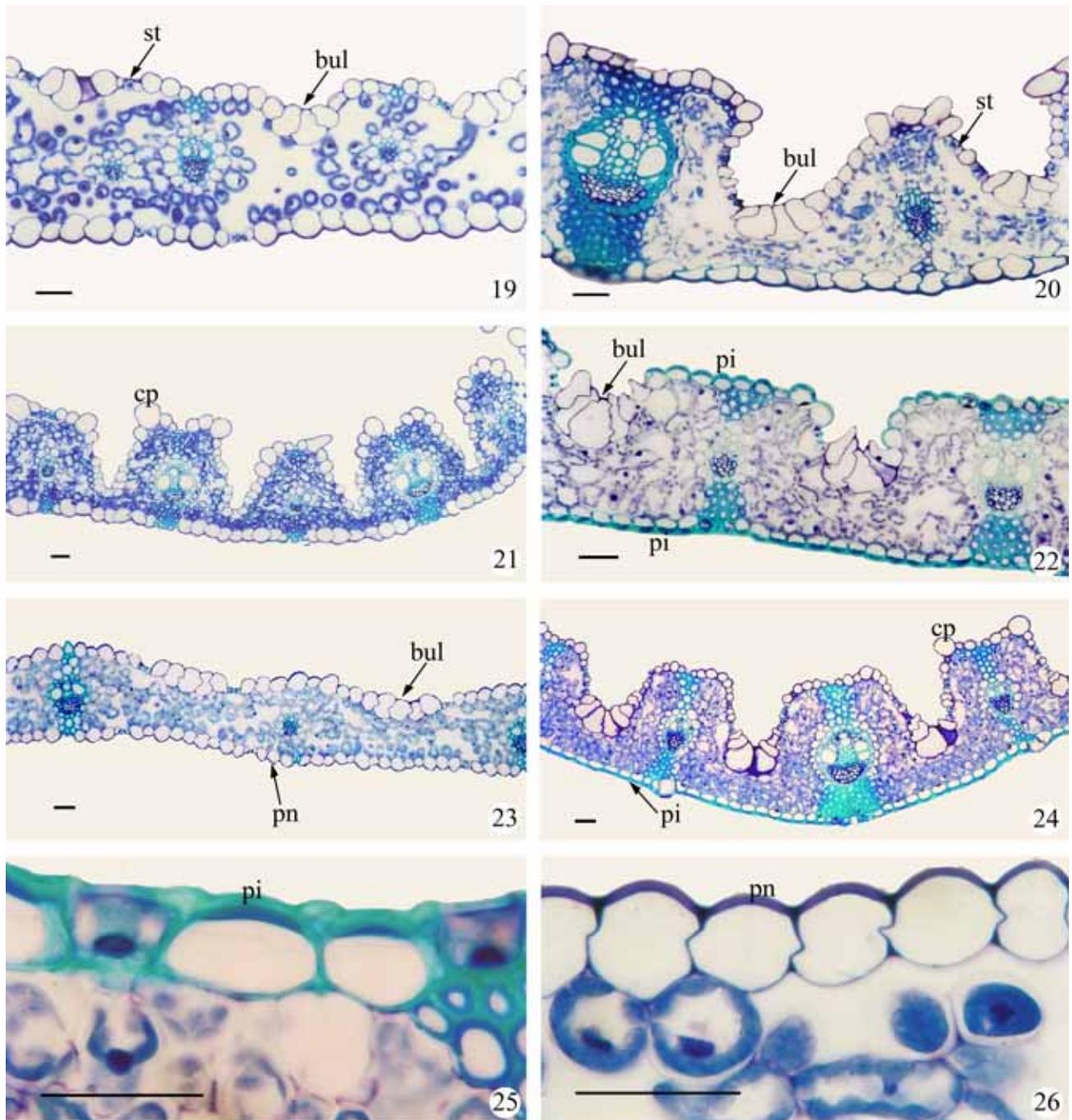
Figuras 1-6. Vista frontal da face abaxial da epiderme foliar. 1. *Briza subaristata* Lam. var. *subaristata*, zonação costal-intercostal da epiderme. 2. *Briza minor* L., reação negativa para suberina com Sudan III, corpos silicosos oblongos. 3. *Briza lamarckiana* Nees, reação positiva para suberina com Sudan III, paredes anticlinais das células costais sinuosas, células curtas nas regiões costal e intercostal, corpos silicosos suborbiculares na região costal, células suberosas reniformes. 4. *Briza rufa* (J. Presl) Steud., reação positiva para suberina com Sudan III, células suberosas retangulares, corpos silicosos bilobados/polilobados, tricoma gancho na região costal. 5. *Briza media* L., paredes anticlinais das células longas costais e intercostais retas, estômatos com células subsidiárias oblongas, corpos silicosos oblongos. 6. *Briza subaristata* var. *interrupta* (Hack.) Roseng., paredes anticlinais das células longas costais e intercostais sinuosas, células curtas nas regiões costal e intercostal. Barra= 30 μ m; csi= corpo silicoso; csu= célula suberosa; pr= parede reta; ps= parede sinuosa; rgc= região costal; rgi= região intercostal; st= estômato.



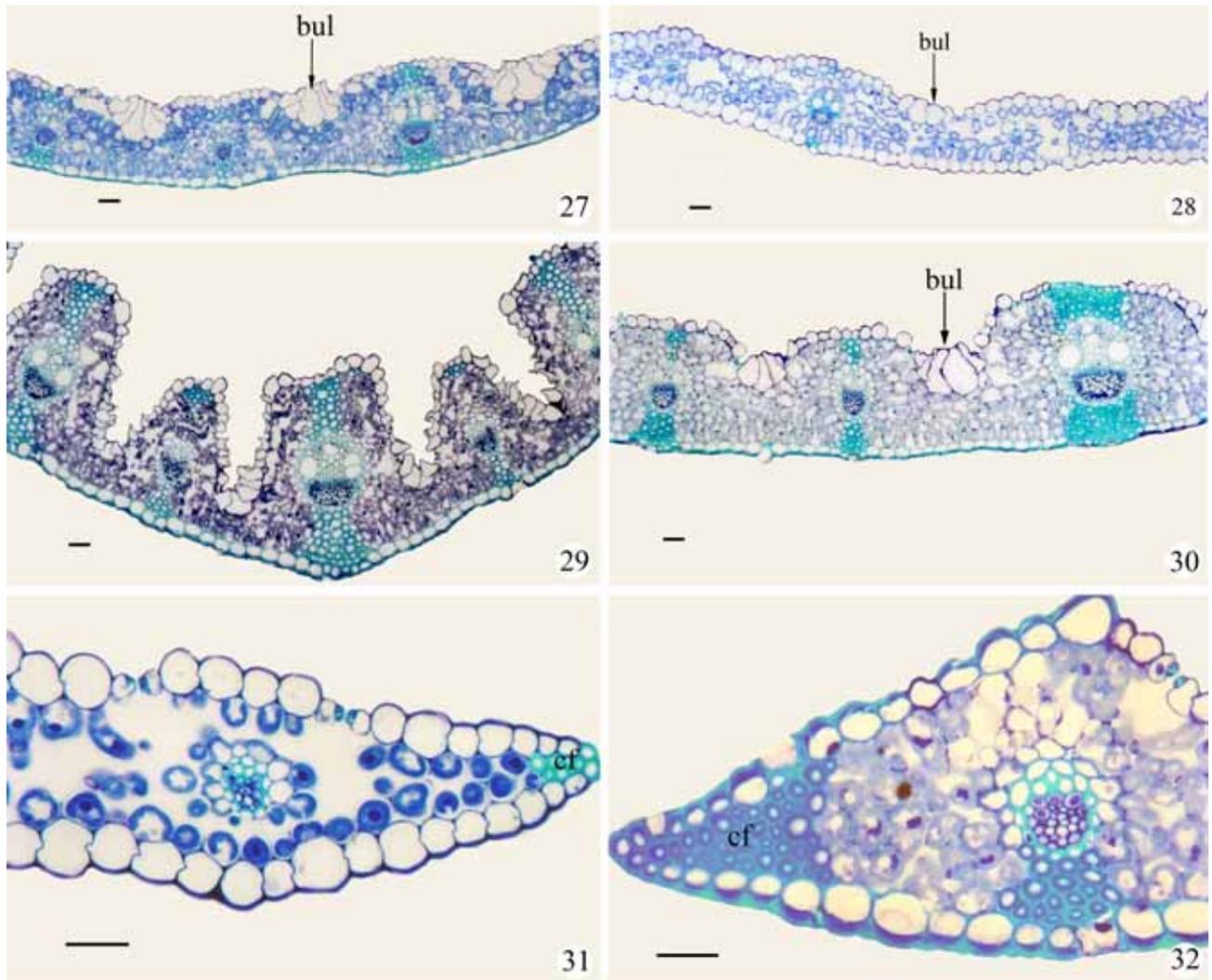
Figuras 7-12. Vista frontal da face abaxial da epiderme foliar. 7. *Briza rufa* (J. Presl) Steud., paredes anticlinais das células longas intercostais sinuosas próximo às nervuras e retas na zona mediana da região intercostal, tricomas do tipo gancho na região costal. 8. *Briza brasiliensis* (Nees ex Steud.) Ekman, reação positiva para suberina com Sudan III, par silico-suberoso, sem tricomas do tipo gancho. 9. *Briza humilis* M. Bieb., tricomas do tipo gancho apenas na região costal, detalhe das paredes anticlinais das células longas intercostais sinuosas. 10. *Briza uniolae* (Nees) Nees ex Steud., tricomas do tipo gancho nas regiões costal e intercostal. 11. *Briza lamarckiana* Nees, tricomas do tipo gancho no bordo da lâmina foliar. 12. *Erianthecium bulbosum* Parodi, tricomas longos na região costal, paredes anticlinais das células longas intercostais retas. Barra= 30 μ m; csi= corpo silicoso; csu= célula suberosa; pr= parede reta; ps= parede sinuosa; trg= tricoma gancho; trl= tricoma longo; st= estômato.



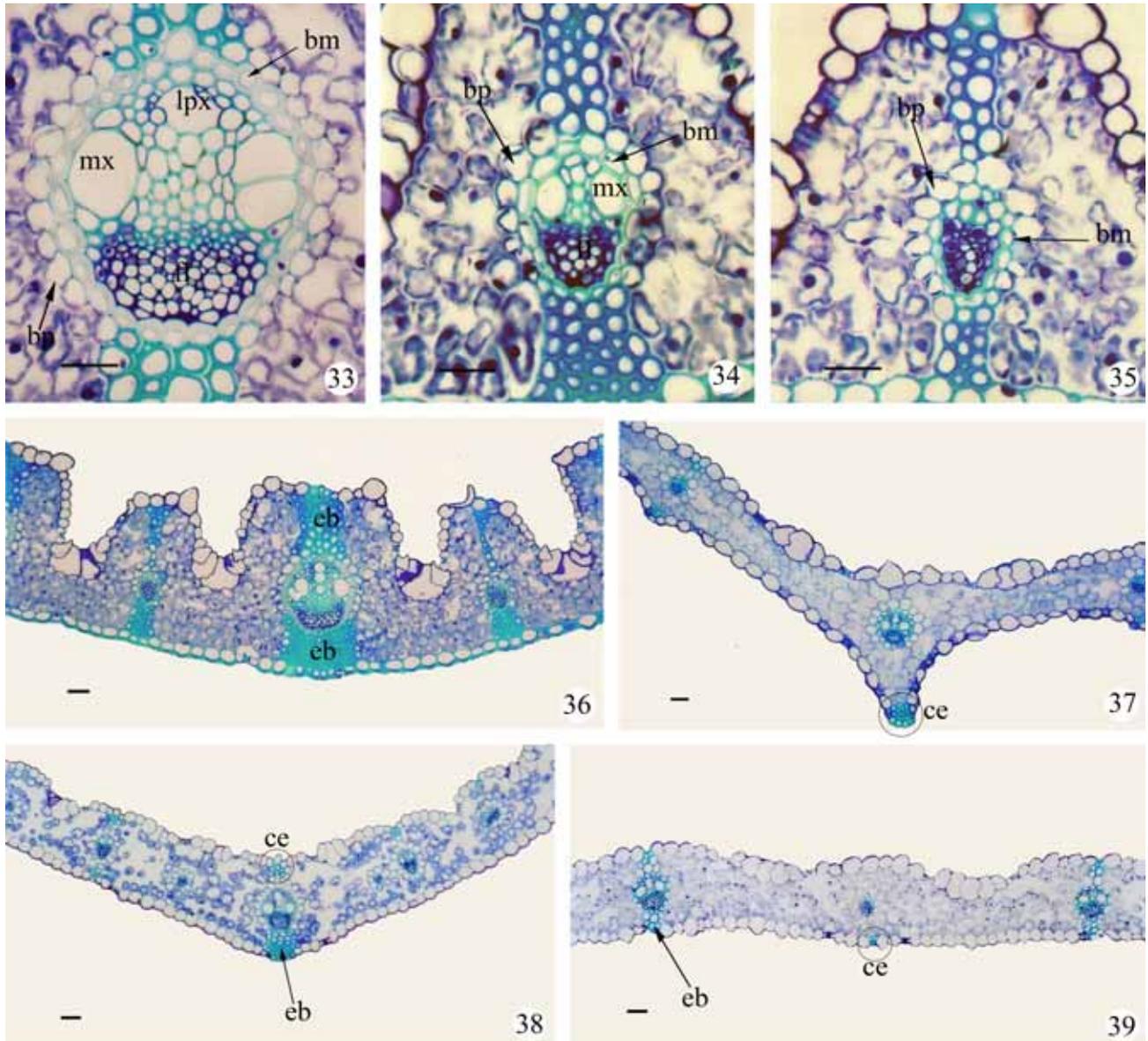
Figuras 13-16. Vista frontal da face abaxial da epiderme foliar. 13. *Briza bidentata* (J. Presl) Henr., uma fileira longitudinal de estômatos em cada região intercostal. 14. *Briza maxima* L., várias fileiras de estômatos em cada região intercostal. 15. *Erianthecium bulbosum* Parodi, estômato com células subsidiárias oblongas, paredes anticlinais das células longas intercostais retas. 16. *Briza calotheca* (Trin.) Hack., estômato com células subsidiárias trapezoidais, paredes anticlinais das células longas intercostais sinuosas. Figuras 17-18. Secção transversal da lâmina foliar. 17. *Erianthecium bulbosum*, tricomas longos nas duas faces da epiderme. 18. *Briza brasiliensis* (Nees ex Steud.) Ekman, tricomas longos na face adaxial da epiderme, feixes vasculares circulares. Barra= 30 μ m; trl= tricoma longo; st= estômato.



Figuras 19-26. Secção transversal da lâmina foliar. 19 e 26. *Briza media* L. 19. folha anfiestomática, sulcos adaxiais superficiais. 26. paredes periclinais externas das células da face abaxial da epiderme não impregnadas com lignina. 20. *Briza paleopilifera* Parodi, folha epiestomática, sulcos adaxiais profundos. 21. *Briza poaemorpha* (J.Presl) Henr. células epidérmicas papilóides, sulcos adaxiais profundos. 22. *Briza bidentata* Roseng., Arrill. & Izag., impregnação de lignina em células epidérmicas de ambas as faces, células buliformes em gota. 23. *Briza maxima* L., células epidérmicas sem impregnação de lignina nas duas faces, células buliformes retangulares. 24-25. *Briza subaristata* Lam. var. *subaristata*, 24. células da face abaxial da epiderme impregnadas com lignina, extensões de bainha em I no feixe vascular mediano, células epidérmicas papilóides. 25. detalhe das paredes impregnadas com lignina. Barra= 30µm; bul= buliformes; cp= células epidérmicas papilóides; pi= parede impregnada; pn= parede não impregnada; st= estômato.



Figuras 27-32. Secção transversal da lâmina foliar. 27. *Briza uniolae* (Nees) Nees ex Steud., células buliformes em forma de gota, sulcos adaxiais superficiais. 28. *Briza minor* L., células buliformes retangulares e sulcos adaxiais superficiais. 29. *Briza lamarckiana* Nees, feixe vascular mediano, cordões de esclerênquima arredondados nos feixes de terceira ordem, sulcos adaxiais profundos. 30. *Briza calotheca* (Trin.) Hack., sulcos adaxiais moderados, mesofilo compacto, células buliformes em gota. 31. *Briza media* L., cordão de esclerênquima do bordo da folha com menos de dez fibras, mesofilo frouxo. 32. *Briza subaristata* Lam. var. *subaristata*, paredes das células epidérmicas do bordo da lâmina impregnadas com lignina, cordão de esclerênquima do bordo da lâmina com mais dez fibras. Barra= 30µm; bul= células buliformes; cf= cordão de fibras do bordo da folha; st= estômato.



Figuras 33- 39. Secção transversal da lâmina foliar. 33-36. *Briza subaristata* Lam. var. *subaristata*. 33. feixe vascular de primeira ordem, duas bainhas perivasculares. 34. feixe vascular de segunda ordem, extensão de bainha esclerenquimática nas duas faces. 35. feixe vascular de terceira ordem, extensão de bainha abaxial e cordão alongado adaxial. 36. feixe vascular mediano e feixes de terceira ordem com extensão de bainha na face abaxial e cordão alongado na face adaxial. 37. *Briza minor* L., região do feixe vascular mediano com quilha, feixes vasculares circulares, cordão arredondado de esclerênquima na face abaxial; 38. *Briza media* L., mesofilo frouxo, feixe vascular mediano com cordão arredondado de esclerênquima na face adaxial e extensão de bainha esclerenquimática na face abaxial. 39. *Briza maxima* L., feixe vascular de terceira ordem com cordão de esclerênquima apenas na face abaxial, feixes vasculares de primeira ordem com extensão de bainha esclerenquimática nas duas faces. Barra= 30µm; bm= bainha mestomática; bp= bainha parenquimática; ce= cordão de esclerênquima; eb= extensão de bainha, fl= floema; mx= metaxilema; lpx= lacuna de protoxilema.

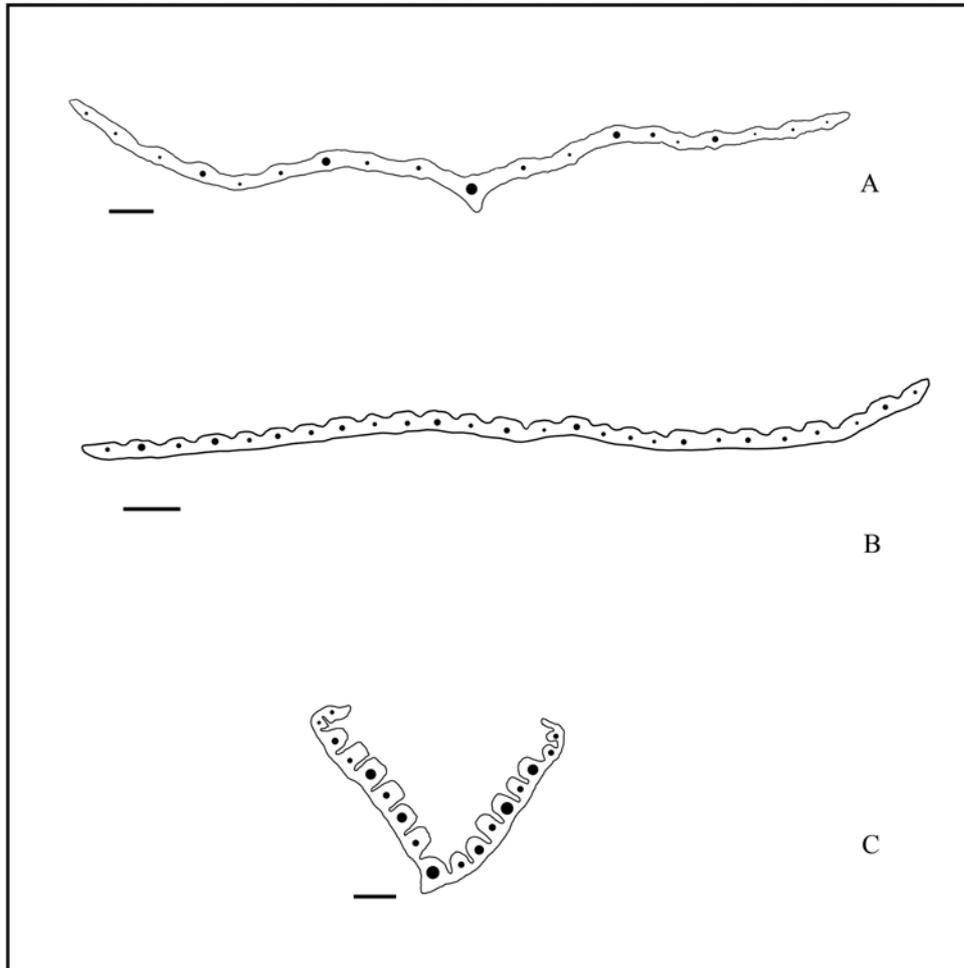


Figura 40. Representações esquemáticas de lâminas foliares, em secção transversal. A. *Briza minor* L., forma plana com quilha; B. *Briza rufa* (J. Presl) Steud., forma plana sem quilha; C. *Briza lamarckiana* Nees, forma de V. Barra= 330 μ m.

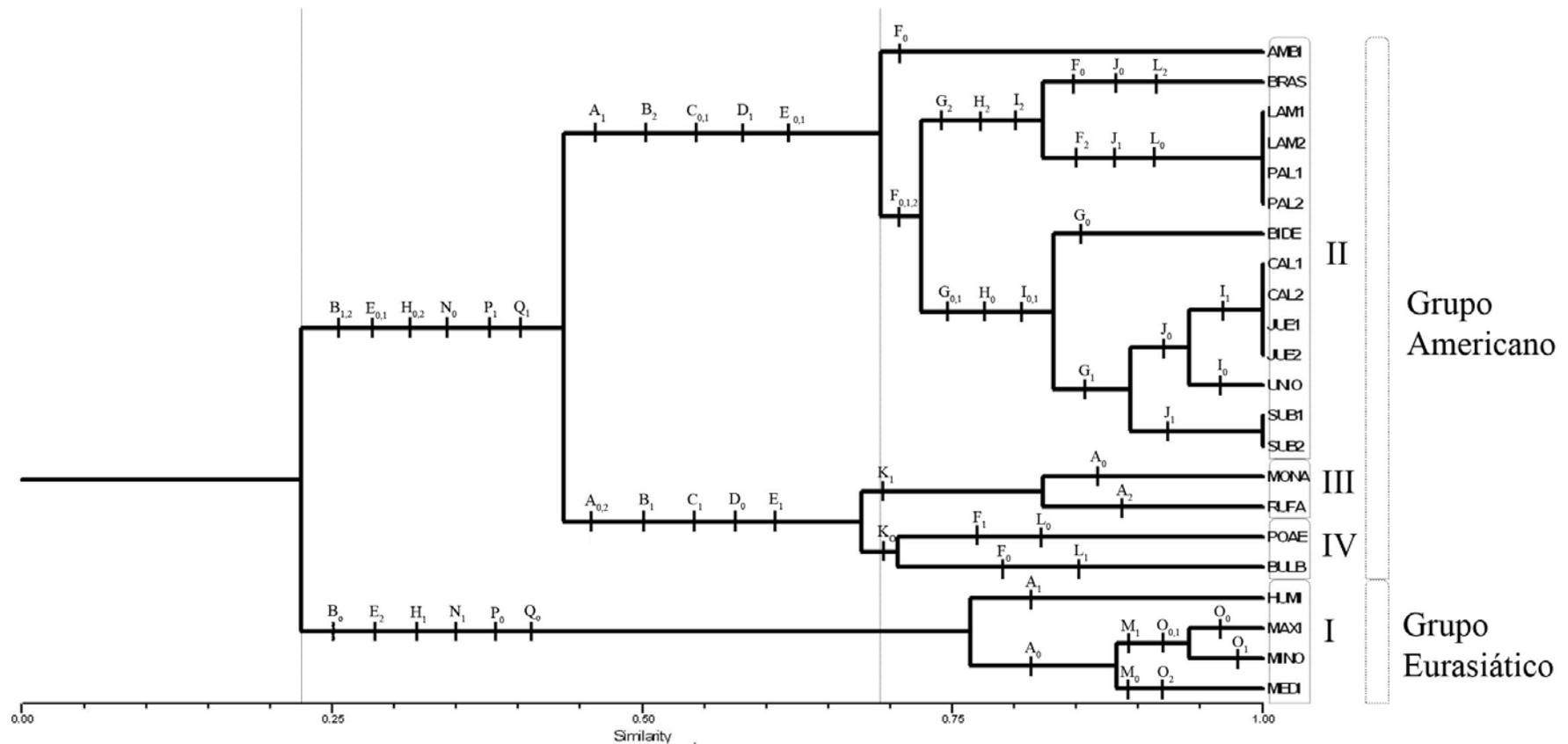


Figura 41. Fenograma de agrupamento através de UPGMA para 21 táxons de *Briza* L. e um de *Erianthecium* Parodi, baseado em 17 caracteres da face abaxial da epiderme e secção transversal da lâmina foliar, utilizando o Coeficiente de Correlação Simples. I, II, III, IV: grupos estáveis com 90% de confiança e similaridade de 69%. Os acrônimos dos táxons estão especificados na tabela 1. As letras e números correspondem aos caracteres e estados da tabela 4.

Discussão

Os dados obtidos mostram que os 22 táxons analisados apresentam anatomia foliar típica de gramíneas festucóides (Prat 1932; 1936; Metcalfe 1960; Decker 1964; Ellis 1986), com padrão anatômico de gramíneas C₃, como característico da subfamília Pooideae (Brown 1958; 1975).

Metcalfe (1960) e Ellis (1976; 1979) mencionaram uma série de caracteres relacionados à epiderme, células buliformes, organização do mesofilo e feixes vasculares, entre outros, como de grande valor taxonômico em Poaceae. A relevância desses caracteres foi confirmada neste trabalho.

Nas espécies estudadas, as células longas intercostais da face abaxial da epiderme diferem em relação à sinuosidade das paredes anticlinais. Segundo Watson (1942), existe duas teorias que tentam explicar esta característica. Uma delas sugere que tensões entre o mesofilo e a epiderme causariam a sinuosidade, enquanto que a outra, mais aceita, afirma que a polimerização das camadas da cutícula é responsável por essa característica. Além disto, Fisher (1939) relacionou a sinuosidade da parede à prevenção do colapso da mesma sob deficiência hídrica. Porém, não se conhece ao certo a vantagens deste comportamento. Dentre as espécies analisadas, *Briza calotheca*, *B. juergensii* e *B. aff. juergensii*, espécies que ocorrem em ambientes úmidos, apresentam células epidérmicas com as paredes anticlinais sinuosas, fato que contraria a teoria de Fisher (1939).

Ellis (1979) ressaltou a necessidade do uso de outros caracteres como subsídio à taxonomia, além da presença ou não de sinuosidade das paredes anticlinais das células longas intercostais da epiderme, devido às variações genotípicas e fenotípicas apresentadas por esse caráter. Apesar do limitado valor taxonômico do mesmo, Church (1949) distinguiu *Glyceria* R.Br., com paredes anticlinais das células longas retas, de *Puccinellia* Parl. e *Torreyochloa* G.L. Church, com paredes anticlinais sinuosas, gêneros estes incluídos em Poaceae-Pooideae. Finot *et al.* (2006) utilizou esse caráter para separar espécies de *Trisetum* Pers., também um gênero de Pooideae. No presente trabalho foi verificado que as espécies eurasiáticas apresentam células longas intercostais com paredes anticlinais retas, com exceção de *Briza humilis*. Por outro lado, a maioria das espécies americanas exibe células longas com paredes sinuosas, excetuando-se *B. poaemopha*, *B. monandra* e *Erianthecium bulbosum*. Em *B. rufa* foi observado um estado intermediário, no qual as células longas intercostais

próximas aos feixes apresentam paredes sinuosas enquanto às da região mediana, paredes lisas. Estes resultados concordam com os obtidos por Matthei (1975) para as espécies do Complexo *Briza*, porém esse autor não apresentou dados sobre *Briza bidentata* e *B. brasiliensis*, excluídas do complexo. Concordam também com os dados apresentados por Watson & Dallwitz (1992) para *B. maxima*, *B. minor* e *B. subaristata*.

A presença de células curtas, tanto na região costal como na intercostal, é comum na epiderme foliar de Poaceae. Estas podem ocorrer aos pares ou isoladamente, dependendo das espécies consideradas. São geralmente classificadas em células silicosas, contendo um corpo silicoso, e células suberosas, com as paredes impregnadas de suberina (Metcalf 1960; Ellis 1979). A localização, a presença e a forma das células curtas, em especial dos corpos silicosos, são consideradas de importância taxonômica para a família (Prat 1932; 1936; Metcalf 1960; Ellis 1976; 1986; Palmer & Tucker 1981; Prychid *et al.* 2004; Rúgolo de Agrasar *et al.* 2005). As células curtas ocorrem apenas na região costal nas espécies eurasiáticas de *Briza*, e também nas americanas *B. monandra*, *B. poaemorpha*, *B. rufa* e *Erianthecium bulbosum*. A presença de células curtas apenas na região costal também foi constatada em espécies de *Lolium* L. e *Festuca* L. (Badox 1971), assim como em *Hordeum vulgare* L. (Wenzel *et al.* 1997), gêneros de Poaceae-Pooideae.

Segundo Vieira *et al.* (2002), embora a ocorrência de células silicosas e suberosas seja considerada comum nas gramíneas, formando um par sílico-suberoso, em algumas espécies as células curtas podem estar representadas apenas por células silicosas, como evidenciado por López & Devesa (1991) em *Chaetopogon fasciculatus* (Link) Hayek (Poaceae-Pooideae). Nas espécies do Complexo *Briza*, a presença ou não de células suberosas na região costal foi um caráter importante para separar as espécies americanas das eurasiáticas. Estas últimas não apresentam células suberosas na face abaxial da epiderme, de acordo com as análises feitas. Entretanto, este resultado não concorda com os apresentados por Matthei (1975), que indicou a ocorrência de células suberosas em *Briza maxima*, *B. media*, *B. minor* e *B. humilis*, porém só fez referência a elas nas legendas das figuras, sem citá-las no texto. Pelo menos duas hipóteses podem ser discutidas para explicar esses dados discrepantes. Uma delas seria de que a não-ocorrência de células suberosas na epiderme das espécies eurasiáticas

estudadas estivesse correlacionada com o fato de que a amostragem de *B. maxima* e *B. minor* utilizada no presente trabalho incluiu apenas material coletado no Rio Grande do Sul, onde essas espécies ocorrem como adventícias. Porém, a amostragem de *B. humilis* e *B. media* foi feita com material eurasiático, no qual também não foram encontradas células suberosas. Outra hipótese que poderia ser levantada é de que a presença/ausência de células suberosas pode variar em indivíduos da mesma espécie. Para testar esta hipótese foram feitas várias repetições para *B. maxima* e *B. minor*, com indivíduos provenientes de populações diferentes, e a ausência de células suberosas foi confirmada. Convém ressaltar que Matthei (1975) amostrou apenas um exemplar de cada espécie, e que, as ilustrações apresentadas pelo autor, para células suberosas, nas espécies eurasiáticas, não mostram claramente células suberosas com seu formato curto típico. Metcalfe (1960) citou que Lohauss (1905) descreveu células suberosas reniformes ou elípticas na face abaxial da epiderme das espécies eurasiáticas *Briza maxima*, *B. media* e *B. minor*, e da americana *B. triloba* Nees, considerada sinônimo de *B. subaristata*. Porém, analisando detalhadamente o trabalho de Lohauss (1905), comprovou-se que o mesmo citou a presença de células suberosas apenas para a espécie americana. Este resultado corrobora a ausência de células suberosas nas espécies eurasiáticas, comprovando a importância desse caráter para a separação destas, das espécies americanas. Em vista da controvérsia sobre a presença de células suberosas nas espécies eurasiáticas de *Briza*, foi feito um teste para *B. minor*, analisando a face adaxial da epiderme, a qual também mostrou a ausência de tais células.

A forma das células suberosas, em vista frontal, foi utilizada para distinguir subgêneros de *Bromus* L. (Poaceae-Pooideae) por Acedo & Llamas (2001). Nas espécies americanas estudadas, foram encontradas as formas reniforme e retangular. Porém, não foi possível associar esse caráter com nenhum agrupamento infragenérico das espécies americanas proposto por diferentes autores, como seções (Longhi-Wagner 1987) ou subgêneros (Parodi 1920).

As células silicosas, em Poaceae, são células especializadas da epiderme que acumulam sílica, as quais contêm corpos silicosos, ou fitólitos opalinos, de formas variadas (Piperno & Pearsall 1998 Madella *et al.* 2005). A forma dos corpos silicosos não é influenciada por fatores ambientais, indicando que é controlada geneticamente, possuindo, portanto, considerável potencial taxonômico e

diagnóstico (Prychid *et al.* 2004). Certas formas de corpos silicosos são características de subfamílias de Poaceae, como a forma de haltere, em Panicoideae, e oblonga ou nodular, em Pooideae (Ellis 1986). No presente estudo, as espécies eurasiáticas são as únicas com corpos silicosos com forma oblonga, enquanto as americanas apresentam forma suborbicular ou bilobada/polilobada, mostrando ser um caráter de considerável importância para a separação das espécies eurasiáticas e americanas.

Embora o exato papel fisiológico dos depósitos de sílica nas células vegetais seja desconhecido, Haberlandt (1928) e Hopkins (1995) consideraram que as paredes impregnadas por sílica previnem o ataque de insetos e fungos. Campos & Labouriau (1969) assumiram que a sílica desempenha um importante papel no balanço hídrico, nas mudanças térmicas e na reflexão da radiação, pelas plantas. Além disso, Lanning *et al.* (1958) e Moore (1984) mencionaram que a sílica é um elemento estrutural que contribui para o suporte vegetativo da planta.

A localização e a presença de tricomas unicelulares do tipo gancho apresentaram variações nas espécies estudadas. Essa condição foi constatada por Torres & Engleman (1995) em espécies de *Trisetum*, onde os tricomas, quando presentes, podem estar distribuídos por toda a lâmina foliar ou restritos à região costal. Cai *et al.* (2003) utilizaram diferenças na distribuição e na quantidade de tricomas do tipo gancho para separar variedades em espécies cultivadas de *Hordeum* L. No presente trabalho, os tricomas do tipo gancho não ocorrem em *Briza brasiliensis*, *B. ambigua* e *Erianthecium bulbosum*. Nas demais, estão distribuídos por toda a lâmina foliar ou restritos à região costal, sendo esse caráter constante na espécie. Por outro lado, a quantidade desse tipo de tricoma apresentou variação dentro de indivíduos da mesma espécie, como foi o caso de *Briza uniolae*. Este dado concorda com Aiken & Lefkovitch (1983), que ressaltaram que a quantidade de tricomas do tipo gancho em *Festuca altaica* Trin. é um caráter plástico, não sendo útil para fins diagnósticos.

A presença de tricomas longos foi referida por Metcalfe (1960) como de maior significado taxonômico do que de tricomas do tipo gancho. Os primeiros foram utilizados para distinguir espécies de *Hordeum* (Cai *et al.* 2003) e subespécies de *Aristida stricta* Michx. (Kesler *et al.* 2003). Porém, em outros grupos de Poaceae, esta característica não apresenta a mesma importância. Segundo Reimer & Cota-Sánchez (2007), a presença ou ausência de tricomas longos não reflete relações taxonômicas na

subfamília Danthonioideae. Das espécies estudadas, apenas *Briza brasiliensis* e *Erianthecium bulbosum* apresentam essa característica, mostrando que esse caráter também não reflete relações taxonômicas no grupo estudado, uma vez que sua ausência foi comum às demais espécies americanas e eurasiáticas.

A ocorrência de papilas nas células epidérmicas de Poaceae tem se revelado um caráter de importância taxonômica (Metcalfe 1960; Ellis 1979; Palmer & Tucker 1981; Dávila & Clark 1990). Prat (1932; 1936), Metcalfe (1960) e Ellis (1986) não listaram essa característica como presente na subfamília Pooideae. Por outro lado, Matthei (1975), com base em apenas um exemplar analisado, referiu a presença de papilas nas células longas intercostais da face abaxial da epiderme de *Briza paleapilifera*, sem apresentar ilustrações, e Escalona (1991) as referiu para *Stylagrostis* Mez (Pooideae). No presente trabalho, embora tenham sido analisados dois exemplares de *Briza paleapilifera*, não foram encontradas papilas epidérmicas, e nem nas demais espécies estudadas.

Os complexos estomáticos têm sido usados na literatura como caráter diagnóstico em Poaceae, tanto pela sua frequência e distribuição na epiderme foliar, quanto pela forma das células subsidiárias, (Metcalfe 1960; Ellis 1979; Palmer & Tucker 1981). Os resultados obtidos no presente estudo, quanto à forma das células subsidiárias, concordam com os dados citados na literatura para gramíneas festucóides (Metcalfe 1960; Ellis 1979; 1986; Watson & Johnston 1978), ou seja, estômatos com as células subsidiárias oblongas e trapezoidais, correspondendo aos tipos paralelo e domo de Ellis (1979), respectivamente. Watson & Dallwitz (1992) ressaltaram que os estômatos estão ausentes, ou, se presentes, podem ser raros ou comuns na face abaxial da epiderme foliar das espécies de *Briza*, o que também foi verificado no presente trabalho. Por outro lado, de acordo com Matthei (1975), não ocorrem estômatos na face abaxial de *Briza subaristata* e *B. uniolae*, diferente dos resultados aqui obtidos, onde foram encontrados estômatos na face abaxial nestas duas espécies, embora raros. A não observação de estômatos nessas duas espécies, por Matthei (1975), pode estar relacionada com o fato de que os mesmos podem estar ausentes em áreas particulares da lâmina foliar, conforme já salientado por (Ellis 1979) e observado no presente estudo.

Em Poaceae, a forma da lâmina foliar em secção transversal é um carácter relevante na delimitação genérica e específica de alguns grupos (Metcalf 1960; Ellis 1976; Aiken *et al.* 1984; Escalona 1991; Torres & Engleman 1995). Ma *et al.* (2005), estudando espécies de *Calamagrostis* Adans. (Poaceae, Pooideae), encontraram lâminas foliares com forma de V, U e plana. No entanto, os mesmos autores ressaltaram que as folhas provenientes de herbário apresentaram sempre forma de V, enquanto folhas fixadas geralmente exibiram forma plana. No presente estudo, a forma plana foi encontrada na maioria das espécies americanas, com exceção de *Briza brasiliensis*, *B. paleapilifera*, *B. lamarckiana* e *B. poaemorpha*, que apresentam forma de V. Nas duas primeiras foram utilizadas apenas folhas de material herborizado enquanto nas últimas, as amostras procederam de material fresco fixado. Dessa forma, conclui-se que em *B. lamarckiana* e *B. poaemorpha*, a forma em V não é artefato do processo de herborização, como sugerido por Ma *et al.* (2005) para espécies de *Calamagrostis*. As espécies eurasiáticas estudadas apresentam lâmina foliar plana com quilha.

A quilha é caracterizada por uma expansão de parênquima ou de esclerênquima na região abaxial da nervura central, formando uma saliência visível externamente como uma nervura central mais destacada das demais (Ellis 1976). Fisher (1939) constatou que caracteres relacionados à quilha como, tamanho, quantidade de parênquima, de esclerênquima e de células buliformes, foram de grande relevância para separar espécies de *Chloris* Sw. (Poaceae-Chloridoideae). Contudo, no presente trabalho a quilha não apresentou tais variações, de modo que a presença ou a ausência da mesma se mostrou como um carácter taxonômico consistente. Esse fato também foi constatado por Ma *et al.* (2005), que separaram o gênero *Aniselytron* Merr. de *Calamagrostis* pela presença de quilha no primeiro. A presença de quilha apenas nas espécies eurasiáticas estudadas, concordando com as informações de Mathei (1975), mostrou-se um carácter importante para auxiliar na definição das relações taxonômicas do Complexo *Briza*.

Metcalf (1960) relatou a existência de uma correlação positiva entre a presença de saliências e sulcos bem desenvolvidos na lâmina foliar e a capacidade de enrolamento da mesma, ressaltando sua importância como carácter diagnóstico para espécies. Cutter (1987) considerou tal aspecto como uma resposta a fatores ecológicos relacionados ao déficit hídrico, enfatizando que o enrolamento da lâmina

foliar promove a proteção dos estômatos que aparecem no fundo dos sulcos. Esse caráter não tem sido citado como relevante para estudos de taxonomia em Pooideae, como em Ma *et al.* (2005), que demonstraram que o mesmo não foi eficaz para a separação de *Aniselytron* e *Calamagrostis*. No presente estudo, as espécies eurasiáticas de *Briza*, além da americana *B. uniolae*, mostra lâminas foliares com sulcos superficiais, enquanto as demais espécies apresentam sulcos profundos ou moderados. Portanto, não é possível delimitar os grupos de espécies eurasiáticas e americanas, com base nesse caráter.

Segundo Ellis (1976), as células epidérmicas em gramíneas apresentam-se, como padrão geral, retangulares ou quadradas em secção transversal, e não exibem caracteres diagnósticos importantes. Porém, no presente trabalho, foram encontradas células epidérmicas papilóides, assim denominadas por não corresponderem a papilas típicas como descrito por Ellis (1979) e Alquini *et al.* (2006), em *Briza lamarckiana*, *B. aff. lamarckiana*, *B. paleapilifera*, *B. aff. paleapilifera*, *B. poaemorpha*, *B. subaristata* var. *subaristata* e *B. subaristata* var. *interrupta*.

Outro caráter referente às células epidérmicas em secção transversal está relacionado à presença de impregnação de lignina nas paredes periclinais externas da maior parte das espécies americanas do Complexo *Briza*, enquanto ausente nas eurasiáticas. Porém, sua ausência também em *Briza poaemorpha* e *Erianthecium bulbosum*, não permite separar os dois grandes grupos discutidos neste trabalho, eurasiático e americano. Células epidérmicas impregnadas com lignina, também foram relatadas para *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae, Panicoideae) por Silva & Alquini (2003), para *Pharus lappulacens* Aubl. (Poaceae, Bambusoideae), por Vieira *et al.* (2002), e para *Tristachya leiostachya* Nees e *Loudetiopsis chrysothix* (Nees) Conert (Poaceae, Panicoideae), por Alvarez *et al.* (2005).

A ocorrência de células epidérmicas com paredes espessadas e impregnadas com lignina também é referida por Esau (1974) e Fahn (1990) para as folhas de coníferas, e por Mauseth (1988) para folhas de gramíneas. O espessamento das paredes das células epidérmicas é apontado na literatura como freqüente em plantas de ambientes secos, como salientado por Fahn & Cutler (1992). Estes autores verificaram ser esse um caráter foliar que está presente em 87% das espécies xeromórficas analisadas. Segundo Pyykkö (1966), paredes espessadas das células epidérmicas poderiam proteger a

lâmina foliar contra uma excessiva transpiração e luminosidade, além de funcionar como suporte mecânico contra a ação dos ventos. O presente estudo mostra que, espécies como *Briza calotheca*, *B. juergensii* e *B. aff. juergensii*, comuns em ambientes úmidos, apresenta essa característica, fato que sugere a não correlação entre o espessamento da parede e a resistência à perda de água, nas espécies estudadas.

Características relacionadas às células buliformes como forma, frequência e distribuição, assim como o tamanho relativo, foram referidas por Ellis (1976) como de importância taxonômica, especialmente no nível específico. Isto foi evidenciado por Schweickardt (1942), em *Elytrophorus* P. Beauv. (Poaceae-Arundinoideae), onde a presença de células buliformes somente na região da nervura mediana de *E. africanus* Schweich. separou esta espécie das demais. Além disso, Ellis (1976) ressaltou que, em algumas espécies, as células buliformes são retangulares em secção transversal, enquanto em outras, são trapezoidais, com a parede periclinal externa menor que a interna. Lohaus (1905) descreveu as células buliformes de *Briza media* e *B. triloba* como retangulares, enquanto as de *B. maxima* e *B. minor*, como alongadas. Porém, no presente estudo observa-se que *B. media* é a única das espécies eurasiáticas a apresentar células buliformes em forma de gota, correspondendo ao tipo trapezoidal de Ellis (1976), enquanto que as demais espécies eurasiáticas, além da americana *B. brasiliensis*, mostram células buliformes com forma retangular. Watson & Dallwitz (1992) referiram a face abaxial da epiderme de *B. maxima* e *B. minor* como extensivamente buliforme. No presente estudo sugere-se que essa constatação se deva ao fato de que as células buliformes, nestas duas espécies, apresentam forma retangular semelhante às demais células epidérmicas, não sendo nítida a distinção de grupos definidos de células buliformes.

O mesófilo das espécies estudadas apresenta-se homogêneo, sem distinção entre parênquimas paliádico e esponjoso, concordando com Cutter (1987) e Ellis (1976), que referiram esse padrão como típico para Poaceae. As células do mesófilo estão irregularmente distribuídas ao redor dos feixes vasculares, característica de espécies do tipo fotossintético C₃, contrastando com a condição radiada das espécies C₄ (Brown 1958; Ellis 1986; Rúgolo de Agrasar *et al.* 2005). Para Ellis (1976), a condição não-radiada das células do mesófilo estaria correlacionada com ambientes temperados, enquanto a

condição radiada, com ambientes tropicais. Essa constatação concorda com os resultados aqui obtidos, uma vez que as espécies da tribo Pooideae estão distribuídas em ambientes temperados e subtropicais.

Embora o mesofilo das espécies do Complexo *Briza* seja homogêneo, um caráter que chama a atenção é a estrutura do mesmo. Nas espécies eurasiáticas, o mesofilo apresenta-se frouxo, devido a grandes espaços intercelulares, enquanto nas espécies americanas, é mais compacto. Este caráter foi importante na separação dos dois grupos de espécies.

Em Poaceae, os feixes vasculares são circundados por uma ou duas bainhas, sendo essa característica de grande valor taxonômico (Ellis 1976). Nas espécies estudadas, observou-se que todos os feixes vasculares estão envoltos por duas bainhas, o que geralmente caracteriza gramíneas festucóides (Metcalf 1960; Esau 1974; Ellis 1976; 1986; Rudall 1987). No entanto, essa característica também ocorre na subfamília Chloridoideae e pode ocorrer em representantes da tribo Paniceae (subfamília Panicoideae).

As bainhas perivasculares têm recebido várias denominações em gramíneas. A bainha externa é geralmente denominada de bainha parenquimática (Schwendener 1890; Brown 1975; 1977). A maior divergência entre os autores está relacionada à bainha interna, que geralmente apresenta células de menor diâmetro e com paredes mais espessas do que as da bainha externa e do mesofilo (Schwendener 1890; Brown 1958). A origem e a denominação dessa bainha têm sido bastante discutida ao longo dos tempos. A bainha interna, em gramíneas, foi denominada como bainha de mestoma por Schwendener (1890), e foi considerada de endoderme por Van Fleet (1942; 1950), Brown (1975), Mauseth (1988) e Fahn (1990), com base em estudos que comprovaram a sua semelhança com uma endoderme, como a presença de estrias de Caspary ou lamelas de suberina nas paredes celulares (Van Fleet 1942; Carolin *et al.* 1977; O'Brien & Carr 1970; Peterson *et al.* 1985). No presente estudo, a bainha interna corresponde a endoderme (Nanuza L. de Menezes, com. pess.) sendo denominada de bainha mestomática como é característico na subfamília Pooideae (Schwendener 1890; Brown 1975; Clayton & Renvoize 1986; Nicora & Rúgolo de Agrasar 1987; Escalona 1991; López & Devesa 1991; Rúgolo de Agrasar 2005).

A distribuição, arranjo e quantidade de esclerênquima associado aos feixes vasculares são características de grande utilidade diagnóstica, de acordo com Ellis (1976) e Metcalfe (1960), assim como observado na maioria das espécies do Complexo *Briza* estudadas. Esse fato também foi constatado em *Trisetum* por Torres & Engleman (1995). No presente estudo, o grupo de espécies eurasiáticas apresenta menor quantidade de fibras associada aos feixes vasculares do que o grupo de espécies americanas. Essa característica também foi evidenciada por Soderstrom (1967) em espécies anuais de *Muhlenbergia* Schreb. (Poaceae, Chloridoideae). Das quatro espécies eurasiáticas analisadas, apenas *B. media* é perene, mas também apresenta pequena quantidade de esclerênquima, tanto nos feixes de terceira ordem como nos cordões associados aos bordos da lâmina foliar. Portanto, acredita-se que tal caráter não esteja relacionado diretamente, ou exclusivamente, à duração do ciclo de vida das plantas, e que seja um caráter de importância taxonômica para o grupo.

O tecido esclerenquimático também pode estar presente nos bordos da lâmina foliar, na forma de cordões, que podem variar na quantidade e arranjo das fibras (Ellis 1976). Além disso, estes podem estar ou não em contato com os feixes vasculares. Nas espécies eurasiáticas analisadas, esses cordões estão isolados dos feixes e são constituídos por um grupo de poucas fibras, sem arranjo definido, enquanto nas americanas, os cordões apresentam muitas fibras, chegando a formar um casquete pontiagudo.

A distribuição do esclerênquima associado aos feixes vasculares pode estar correlacionada com fatores ecológicos, de modo que pode ser encontrada grande variação dentro da mesma espécie, em locais ou condições climáticas diferentes. Tal fato foi evidenciado por Torres & Engleman (1995) em *Trisetum spicatum* (L.) K. Richter, na qual foram encontradas variações no arranjo e quantidade de esclerênquima associada aos feixes, em plantas provenientes de locais e climas diferentes, e também por Kharazian (2007), em espécies de *Aegilops* L. (Poaceae, Pooideae) de ambientes frios e temperados. Além disso, espécies de gramíneas de locais áridos geralmente apresentam uma maior quantidade de tecido esclerenquimático, embora os feixes vasculares de menor ordem sejam comumente desprovidos deste tecido (Metcalfe 1960; Ellis 1976). No que se refere às espécies envolvidas no presente estudo, verifica-se que não apresentam variação intra-específica significativa

quanto ao arranjo e quantidade de esclerênquima, mesmo em indivíduos provenientes de ambientes diferentes, comprovando a importância taxonômica desse caráter para as espécies analisadas.

Os resultados apresentados no fenograma (Fig. 41) sugerem que os caracteres da face abaxial da epiderme relativos à presença ou ausência de células suberosas e à forma dos corpos silicosos são úteis para compreender as relações sistemáticas do Complexo *Briza*, especialmente para distinguir o grupo das espécies eurasiáticas do grupo das americanas. O mesmo vale para alguns caracteres relacionados à secção transversal da lâmina foliar, como forma da lâmina, quantidade de fibras e estrutura do mesofilo. Os dois grupos apresentam um baixo índice de similaridade (22%), evidenciando grandes diferenças em relação aos caracteres analisados.

A distinção entre o grupo das espécies do Complexo *Briza* eurasiáticas e o grupo das americanas concorda com os resultados obtidos por King (1986), com base em análises de taxometria das proteínas da semente, com Savchenko *et al.* (1998), com base em estudos de distribuição de fitoecdisteróides, e com Essi *et al.* (2008) que ressaltaram não haver suporte para a aceitação de *Briza sensu lato*. Essi *et al.* (2008) separaram as espécies eurasiáticas de *Briza* (grupo I no presente trabalho) das americanas, considerando como pertencentes à *Briza* apenas as eurasiáticas, enquanto as americanas como pertencentes ao gênero *Chascolytrum*, incluindo aí *Erianthecium bulbosum*, o que foi confirmado no presente estudo. Esta espécie apresenta anatomia foliar igual às demais espécies americanas do Complexo, exceto pela presença de tricomas longos nas duas faces da epiderme. Por outro lado, verifica-se que, no grupo das espécies americanas, formam-se três agrupamentos, contrastando com os resultados de Essi *et al.* (2008), onde não se formaram agrupamentos definidos, devido à existência de importantes politomias nos cladogramas obtidos. Porém, embora tenham sido encontrados três agrupamentos, estes não concordam com a circunscrição proposta por Matthei (1975) para as espécies americanas do Complexo, que as distribuiu nos gêneros *Calotheca*, *Chascolytrum* e *Poidium*. Da mesma forma, os agrupamentos obtidos no presente trabalho não correspondem à proposta de Bayón (1998), pois este autor incluiu na circunscrição do gênero *Briza* algumas espécies americanas aceitas por autores anteriores nos gêneros *Chascolytrum* e *Poidium*.

Na verdade, os três agrupamentos obtidos para as espécies americanas não correspondem a nenhuma proposta anterior de organização das mesmas em categorias taxonômicas, genéricas ou infragenéricas. Por exemplo, o grupo II é formado por representantes das seções *Poidium* e *Chascolytrum* anteriormente aceitas para *Briza* por Longhi-Wagner (1987).

Briza lamarckiana e *B. aff. lamarckiana*, esta sem a coloração castanha no dorso do lema, típica da espécie, não apresentam distinção quanto à anatomia foliar, não apoiando nenhuma proposta de categoria infra-específica que possa ser feita com base nesse caráter. Esses dois táxons são morfologicamente bem distintos de *B. paleopilifera* e *B. aff. paleopilifera*, porém não foi possível distinguí-los com base em caracteres da anatomia foliar, como evidenciado no fenograma (Fig. 41).

Por sua vez, *Briza paleopilifera* típica, proveniente da Argentina, e *B. aff. paleopilifera*, da Bolívia, foram consideradas espécies distintas por Essi (2007), com base em dados moleculares e morfológicos (tipo e localização de tricomas da espiguetta). No presente trabalho, as duas espécies não apresentaram características anatômicas que apoiem essa separação.

Briza subaristata é uma espécie com grande variação morfológica, principalmente relacionada às dimensões da espiguetta, caráter este utilizado por alguns autores para separar duas variedades (Rosengurtt *et al.* 1968; Longhi-Wagner 1987), *B. subaristata* var. *interrupta*, com lemas de até três mm de comprimento, e *B. subaristata* var. *subaristata*, com lemas mais longos. Não foram encontrados caracteres na anatomia foliar que apoiem a aceitação dessas duas variedades, o que reforça a sinonimização proposta por Essi (2007).

Briza juergensii e *Briza aff. juergensii* não se distinguem quanto à anatomia foliar, em contraposição às diferenças morfológicas relacionadas à espiguetta referidas por Longhi-Wagner (1987) e Matthei (1975), ou seja, lemas mais largos, na primeira espécie. Embora Essi (2007), com base em dados morfológicos, tenham proposto *B. aff. juergensii* como uma nova variedade, os caracteres anatômicos aqui analisados não apoiem essa separação. *Briza juergensii* e *B. aff. juergensii* também não se separam de *B. calotheca* pela anatomia foliar. Estes táxons são bem semelhantes morfologicamente, ambos pertencendo à seção ou subgênero *Poidium*, como aceito por alguns autores.

A sua distinção é feita apenas pela presença de tricomas nas páleas e nos lemas de *B. juergensii* e *B. aff. juergensii*, ausentes em *B. calotheca*.

Longhi-Wagner (1987) referiu que indivíduos de *Briza calotheca* provenientes de ambientes úmidos ou alagados exibem maior porte e lâminas foliares mais largas e mais rígidas do que os de ambientes secos, o que também foi observado nas coletas para o presente estudo. Entretanto, os indivíduos de *B. calotheca* coletados em banhado e em campo seco, aqui analisados, não mostram alterações na anatomia foliar relacionadas com esses ambientes contrastantes.

Ainda considerando o grupo II (Fig. 41), convém salientar que *Briza brasiliensis*, excluída por Matthei (1975) do Complexo *Briza*, mostra várias semelhanças anatômicas com as espécies do Complexo, concordando com o seu posicionamento junto às demais espécies americanas, como proposto por Essi (2007). Da mesma forma, *B. bidentata*, considerada como pertencente ao gênero *Rhombolytrum* por Matthei (1975), compartilha várias características com as demais espécies do grupo II.

Considerando o grupo III, verifica-se que o mesmo é formado por duas espécies morfológicamente bem distintas: *Briza monandra*, incluída na seção, subgênero ou gênero *Poidium*, conforme o autor considerado, e *B. rufa*, incluída na seção ou gênero *Lombardochloa* (Parodi 1920; Matthei 1975; Rosengurt et al. 1979; Longhi-Wagner 1987). As diferenças morfológicas entre as mesmas se referem principalmente a caracteres da espiguetas, como a presença de coloração castanha no dorso do lema em *B. rufa*. Rosengurt et al. (1979) descreveram o gênero *Lombardochloa* com base nesta espécie, devido à presença de duas glândulas na base do lema. *Briza monandra* foi aceita como pertencente ao gênero *Briza* por Nicora & Rúgolo de Agrasar (1981) e Bayón (1998), juntamente com as espécies eurasiáticas de *Briza* e algumas espécies americanas do Complexo. Entretanto, a análise realizada no presente trabalho evidencia várias diferenças anatômicas em relação ao grupo das espécies eurasiáticas, assim como semelhanças com as espécies americanas do grupo II. Apesar das diferenças morfológicas existentes, *B. monandra* e *B. rufa* estão agrupadas no fenograma.

O grupo IV também é formado apenas por duas espécies morfológicamente distintas, que têm sido aceitas como gêneros diferentes, *Briza poaemorpha* e *Erianthecium bulbosum* (Longhi-Wagner

1987). Esta última é facilmente distinta vegetativamente, de qualquer outra espécie do Complexo *Briza*, pela presença de engrossamento característico nos entrenós basais do colmo (Longhi-Wagner 1987). Apesar disso, Essi *et al.* (2008), incluíram *E. bulbosum* no gênero *Chascolytrum*, juntamente com as demais espécies americanas do Complexo. Em relação aos dados da anatomia foliar aqui discutidos, as duas espécies do grupo IV são semelhantes, sendo separadas apenas pela presença de tricomas longos nas duas faces da epiderme de *E. bulbosum*, corroborando a proposta de Essi *et al.* (2008).

Conclusões

Os resultados obtidos permitem a distinção das espécies eurasiáticas das americanas. Porém, no que se refere ao grupo das americanas, os três agrupamentos obtidos não correspondem a nenhuma proposta anterior de organização dos mesmos em categorias taxonômicas, genéricas ou infragenéricas. Além disso, os resultados reforçam a aceitação de *Briza sensu stricto*, incluindo apenas as espécies eurasiáticas.

Entre as características da epiderme analisadas, as mais relevantes para a distinção entre as espécies eurasiáticas e americanas são a ausência de células suberosas na face abaxial da epiderme e a forma oblonga dos corpos silicosos, nas primeiras.

Com relação às características anatômicas da lâmina foliar em secção transversal, destacam-se, na delimitação dos dois grupos, a pequena quantidade de esclerênquima associado aos feixes vasculares, os cordões de esclerênquima do bordo da lâmina com menos de dez fibras, a presença de quilha na lâmina, e o mesofilo frouxo com grandes espaços intercelulares, nas espécies eurasiáticas.

Erianthecium bulbosum apresenta a lâmina foliar semelhante às espécies americanas do Complexo *Briza* em secção transversal, e distingue-se destas apenas pela presença de tricomas longos na epiderme, os quais estão presentes apenas na face adaxial de uma outra espécie do Complexo, *Briza brasiliensis*.

Quanto à aceitação de táxons infra-específicos para abrigar as diferenças morfológicas mencionadas por Matthei (1975), Longhi-Wagner (1987) e Essi (2007) para os morfotipos de *Briza calotheca*, *B. juergensii*, *B. lamarckiana*, *B. paleapilifera* e *B. subaristata*, a anatomia foliar destes não apresentou variação que possibilite a aceitação de categorias infra-específicas.

Referências Bibliográficas

- Acedo, C. & Llamas, F. 2001. Variation of micromorphological characters of lemma and palea in genus *Bromus* (Poaceae). **Annales Botanici Fennici** **38**: 1-14.
- Aiken, S.G. & Lefkovitch, L.P. 1983. The taxonomic value of using epidermal characteristics in the Canadian rough fescue complex (*Festuca altaica*, *F. campestris*, *F. hallii*, *F. scabrella*). **Canadian Journal of Botany** **62**: 1864-1870.
- Aiken, S.G.; Darbyshire, S.J. & Lefkovitch, L.P. 1984. Restricted taxonomic value of leaf sections in Canadian narrow-leaved *Festuca* (Poaceae). **Canadian Journal of Botany** **63**: 995-1005.
- Alquini, Y.; Bona, C.; Boeger, M.R.T.; Costa, C.G.; Barros, C. F. 2006. Epiderme. Pp. 87-107. In: B. Appezato da Glória; S.M. Carmello-Guerreiro. (eds). **Anatomia vegetal**. Editora da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Alvarez, J.M.; Rocha, J.F. & Machado, S.R. 2005. Estrutura foliar de *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert e *Tristachya leiostachya* Nees (Poaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **28**(1): 23-37.
- Badoux, S. 1971. Sur l'anatomie de la feuille de *Festuca arundinacea* Schrer., *Festuca pratensis* Huds., *Lolium multiflorum* Lam. et leurs hybrides. **Bulletin de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles** **71**: 15-22.
- Bayón, N.D. 1998. Cladistic analysis of the *Briza* complex (Poaceae, Poaeae). **Cladistics** **14**: 287-296.
- Brown, W.V. 1958. Leaf anatomy in grass systematics. **Botanical Gazette** **119**: 170-178.
- Brown, W.V. 1975. Variations in anatomy, associations, and origins of Kranz tissue. **American Journal of Botany** **62**(4): 395-402.
- Brown, W.V. 1977. The Kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. **Memoirs of the Torrey Botanical Club** **23**(3): 97.
- Cai, L.B.; Zhang, T.L. & Hsaio, A.I. 2003. The circumscription and concept of *Hordeum* (Poaceae) based on some leaf epidermal characteristics. **Israel Journal of Plant Sciences** **51**: 315-320.
- Campos, A. C. & Labouriau, L.G. 1969. Corpos silicosos das gramíneas do Cerrado II. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** **4**: 143-151.

- Carolin, R.C.; Jacobs, W.L. & Vesk, M. 1973. The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae. **Botanical Journal of Linnaean Society** **66**: 259-275.
- Carolin, R.C.; Jacob, W.L. & Vesk, M. 1977. The ultrastructure of Kranz cells in the family Cyperaceae. **Botanical Gazette** **138**: 413-419.
- Church, G.L. 1949. A cytotaxonomic study of *Glyceria* and *Puccinellia*. **American Journal of Botany** **36**: 115-165.
- Clayton, W.D. & Renvoize, S.A. 1986. **Genera graminum: grasses of the world**. Royal Botanic Gardens, London. Kew Bulletin Additional Series XIII.
- Cutter, E.G. 1987. **Anatomia Vegetal: parte II. Orgãos: experimentos e interpretação**. Roca, São Paulo.
- Dávila, P. & Clark, L. 1990. Scanning electron microscopy survey of leaf epidermis of *Sorghastrum* (Poaceae: Andropogoneae). **American Journal of Botany** **77**(4): 499-511.
- Decker, H.F. 1964. An anatomic-systematic study of the classical tribe Festuceae (Gramineae). **American Journal of Botany** **51**(4): 453-463.
- Duval-Jouve, M.J. 1875. Histotaxie des feuilles de graminées. **Annales des Sciences Natureles Series Botanique** **1**: 227-346.
- Ellis, R.P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as viewed in transverse section. **Bothalia** **12**(1): 65-109.
- Ellis, R.P. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae II: the epidermis as seen in surface view. **Bothalia** **12**(4): 641-671.
- Ellis, R.P. 1986. A review of comparative leaf blade anatomy in the systematics of the Poaceae: the past twenty-five years. In: T.R. Soderstrom, K.W. Hilu, C.S. Campbell & M.E. Barkworth (eds.). **Grass systematics and evolution**. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Esau, K. 1974. **Anatomia de plantas com sementes**. Edgard Blucher, São Paulo.
- Escalona, F.D. 1991. Leaf anatomy of fourteen species of *Calamagrostis* section *Deyeuxia*, subsection *Stylagrostis* (Poaceae: Pooideae) from the Andes of South America. **Phytologia** **71**(3): 187-204.

- Essi, L. 2007. Análise filogenética e taxonômica do Complexo *Briza* (Poaceae - Poaeae). Tese de Doutorado em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (não publicada).
- Essi, L., Chies, T.T.S. & Longhi-Wagner, H.M. 2008. Phylogenetic analysys of the *Briza* Complex (Poaceae) **Molecular Phylogenetics and Evolution** **47**: 1018-1029.
- Fahn, A. 1990. **Plant anatomy**. Phgamon Press, New York.
- Fahn, A. & Cutler, D.F. 1992. **Xerophytes. Enciclopedia of plant taxonomy**. Gebruder Borntraeger, Berlin.
- Feder, N. & O'Brien, T.P. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. **American Journal of Botany** **55**: 123-142.
- Finot, V.L.; Baeza, C.M. & Matthei, O. 2006. Micromorfología de la epidermis de la lemma de *Trisetum* y géneros afines (Poaceae, Pooideae). **Darwiniana** **44**(1): 32-57.
- Fisher, B.S. 1939. A contribution to the leaf anatomy of Natal grasses. Series I: *Chloris* Sw. and *Eusthachys* Desv. **Annals of the Natal Museum** **9**: 245- 267.
- Gerrits, P.O & Smid, L. 1983. A new, less toxic polymerization system for the embedding of soft tissues in glycol metacrylate and subsequent preparing of serial sections. **Journal of Microscopy** **132**: 81-85.
- Gielwanowska, I.; Szczuka, E.; Bednara, J. & Górecki, R. 2005. Anatomical features and ultra structure of *Deschampsia antarctica* (Poaceae) leaves from different growing habitats. **Annals of Botany** **96**: 1109-1119.
- Giussani, L.M.; Cota-Sánchez, J.H.; Zuloaga, F.O. & Kellogg, E.A. 2001. A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of C4 photosynthesis. **American Journal of Botany** **88**: 1993-2012.
- GPWG. 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden** **88**(3): 373-457.

- Guevara, L.I & Ramia, M. 2007. Anatomía foliar de *Panicum* l., sección *Parvifolia* (Poaceae, Paniceae) en Venezuela. **Rodriguésia** **58**(1): 073-083.
- Haberlandt, G. 1928. **Physiological plant anatomy**. Macmillan & Co. Ltda, London.
- Hopkins, W.G.1995. **Introduction to plant physiology**. John Wiley & Sons, New York.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant Microtechnique**. Mac Graw-Hill Book Company, New York.
- Kesler, T.R.; Anderson, L.C. & Hermann, S.M. 2003. A taxonomic reevaluation of *Aristida stricta* (Poaceae) using anatomy and morphology. **Southeastern Naturalist** **2**(1): 1-10.
- Kharazian, N. 2007. The taxonomy and variation of leaf anatomical characters in the genus *Aegilops* L. (Poaceae) in Iran. **Turkish Journal of Botany** **31**: 1-9.
- King, G.J. 1986. A taxometric analysis of seed proteins in the genus *Briza* s.l. (Poaceae). **Plant Systematic and Evolution** **151**: 163-174.
- Lanning, F.C.; Ponnaiya, B.W.X. & Crimpton, C.F. 1958. The chemical nature of silica plants. **Plant Physiology** **33**(5): 339-343.
- Lohaus, K. 1905. Der anatomische Bau der Laubblätter de Festucaceen und dessen Bedeutung für die Systematik. **Bibliotheca Botanica** **13**(63): 1-114.
- Longhi-Wagner, H.M. 1987. Gramineae: Tribo Poeae. Flora Ilustrada do Rio Grande do Sul. **Boletim do Instituto de Biociências** **41**: 1-191.
- López, J. & Devesa, J. A. 1991. Contribución al conocimiento de la anatomía foliar de las Aveneae (Poaceae, Pooideae) del centro-oeste de España. **Anales del Jardín Botánico de Madrid** **48**(2): 171-187.
- Ma, H.Y. & Li, D.Z. 2005. Taxonomic significance of leaf anatomy of *Aniselytrum* (Poaceae) as an evidence to support its generic validity against *Calamagrostis* s.l. **Journal of Plant Research** **118**(6): 401-414.
- Mathei, O. 1975. Der *Briza*-Komplex in Südamerika: *Briza*, *Calotheca*, *Chascolytrum*, *Poidium* (Gramineae)- eine revision. **Willdenowia** **8**: 1-168.
- Mauseth, J.D. 1988. **Plant anatomy**. The Benjamin\ Cummings Publishing Company, California.

- McDowell, E.M. & Trump, B. 1976. Histological fixatives for diagnostic light and electron microscopy. **Archives of Pathology & Laboratory Medicine** **100**: 405-414.
- Metcalf, C.R. 1960. **Anatomy of the monocotyledons. 1. Gramineae**. Clarendon Press, Oxford.
- Moore, D. 1984. The role of silica in protecting Italian rye grass from attack by dipterous stem-boring larvae. **Annals of Applied Biology** **104** (1): 161-166.
- Morrone, O.; Denham, S.S.; Aliscioni, S.S. & Zuloaga, F.O. 2000. Revisión de las especies de *Paspalum* (Panicoideae: Paniceae) subgénero *Anachyris*. **Candollea** **55**(1): 5-135.
- Nicora, E.G. & Rúgolo de Agrasar, Z.E. 1981. Los géneros sudamericanos afines a *Briza* L. (Gramineae). **Darwiniana** **23**(1): 279-309.
- Nicora, G. & Rúgolo de Agrasar, Z.E. 1987. **Los géneros de gramineas de la América: Argentina, Chile, Uruguay y áreas limítrofes de Bolivia, Paraguay Y Brasil**. Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- O' Brien, T. P. & Carr, D.J. 1970. A suberized layer in cell wall of the bundle sheath of grasses. **Australian Journal of Biological Sciences** **23**: 275-287.
- Palmer, P.G. & Tucker, A.E. 1981. **A scanning electron microscopy survey of the epidermis of East African grasses I**. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Parodi, L.R. 1920. Notas sobre las especies de *Briza* de la Flora Argentina. **Revista de la Facultad de Agronomía y Veterinaria de la Universidad de Buenos Aires** **3**: 113-137.
- Peterson, C.A.; Griffith, M. & Huner, N.P.A. 1985. Permeability of the suberized mestome sheath in winter rye. **Plant Physiology** **77**: 157- 161.
- Pillar, V. de P. 1999. How sharp are classifications. **Ecology** **80**(8): 2508-2516.
- Pillar, V. de P. 2001. MULTIV: Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling. Software (free distribution version MULTIV Minor) and manual available. <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>.
- Piperno, D.R. & Pearsall, D.M. 1998. The silica bodies of tropical American grasses: morphology, taxonomy, and implications for grass systematics and fossil phytolith identification. **Smithsonian Contributions to Botany** **85**: 1-40.

- Prat, H. 1932. L'épiderme des Graminées. Étude anatomique et systematique. **Annales des Sciences Natureles Series Botanique** 10(14): 117-324
- Prat, H. 1936. La systematique des Graminées. **Annales des Sciences Natureles Series Botanique** 10(18): 165-258.
- Prychid, C.J.; Rudall, P.J. & Gregory, M. 2004. Systematics and biology of silica bodies in monocotyledons. **Botanical Review** 69(4): 377-440.
- Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. **Annales Botanici Fennici** 3: 453-622.
- Reimer, E. & Cota-Sánchez, J.H. 2007. A SEM survey of the leaf anatomy epidermis in Danthonioid grasses (Poaceae- Danthonioideae). **Systematic Botany** 32(1): 60-70.
- Rohlf, F.J. 2000. NTSYS 2.1: **Numerical Taxonomic and Multivariate Analysis System**. Exeter Software.
- Rosengurtt, B.; Arrillaga de Maffei, B.R. & Izaguirre de Artucio, P. 1968. Sinopsis de *Briza* (Gramineae) del Uruguay y notas taxonómicas sobre otras especies de este género. **Boletín de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Montevideo** 105: 1-35. 1968.
- Rosengurtt, B. & Arrillaga de Maffei, B.R. 1979. *Lombardochloa*, nuevo género de Gramineae. **Anales de la Facultad de Química de Montevideo** 9: 255-268.
- Rudall, P. 1987. **Anatomy of flowering plants: an introduction to structure and development**. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Rúgolo de Agrasar, Z.E.; Steibel, P.E. & Troiani, H.O. 2005. **Manual ilustrado de las gramíneas de la Provincia de la Pampa**. Departamento de Imprenta y Publicaciones de la UNRC, Rio Cuarto.
- Sánchez, M.G. & Koch, S.D. 1998. Estudio anatomico comparativo de la lámina foliar de *Eragrostis* (Poaceae: Chloridoideae) de México. **Acta Botánica Mexicana** 43: 33-56.
- Sass, J.E. 1951. **Botanical microtechnique**. The Iowa State College Press, New York.
- Savchenko, T., Whiting, P., Šik, V., Underwood, E., Sarker, S.D. & Dinan, L. 1998. Distribution and identities of phytoecdysteroids in the genus *Briza* (Gramineae). **Biochemical Systematic and Ecology** 26: 781-791.

- Schweickerdt, H.G. 1942. A taxonomic and anatomical study of genus *Elytrophorus* Beauv. **Annals of the Natal Museum** **10**: 191-215.
- Schwendener, V.S. 1890. Die Mestomscheiden der Gramineenblätter. **Sitzungsberichte Akademie Berlin** 405-426.
- Silva, L.M & Alquini, Y. 2003. Anatomia comparativa de folhas e caules de *Axonopus scoparius* (Flügge) Kuhl. e *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhl. (Poaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **26**(2): 185-192.
- Soderstrom, T.R. 1967. Taxonomic study of subgenus *Podosemum* and section *Epicampes* of *Muhlenbergia* (Gramineae). **Contributions of the U.S. National Herbarium** **34**: 75-189.
- Torres, I.H. & Engleman, E.M. 1995. Anatomia de la lámina foliar del género *Trisetum* (Gramineae: Pooideae) en México. **Acta Botánica Mexicana** **31**: 39-50.
- Van Fleet, D.S. 1942. The development and distribution of endodermis and associated oxidase system in monocotyledons plants. **American Journal of Botany** **29**: 1-15.
- Van Fleet, D.S. 1950. The cell forms and their common substance reactions, in the parenchyma-vascular boundary. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** **77**: 340-353.
- Vieira, R.C.; Gomes, V.R.C.; Sarahyba, D.M.S. & Arruda, R.C.O. 2002. Leaf anatomy of three herbaceous bamboo species. **Brazilian Journal of Biology** **62**(4B): 907-922.
- Watson, R.W. 1942. The effect of cuticular hardening on the form of cuticular cells. **New Phytologist** **41**: 223-229.
- Watson, L. & Johnston, C.R. 1978. Taxonomic variation in stomatal insertion among grasses leaves. **Australian Journal of Botany** **26**: 235-238.
- Watson, L.; Clifford, H.T. & Dallwitz, M.J. 1985. The classification of Poaceae: subfamilies and super tribes. **Australian Journal of Botany** **33**: 433-484.
- Watson, L. & Dallwitz, M.J. 1992. The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval: including synonyms, morphology, anatomy, physiology, photochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and reference. Acesso em 12 de dezembro de 2007. Disponível em [Http://delta-intkey.com](http://delta-intkey.com).

Wenzel, C.L.; Chandler, P.M.; Cunningham, R.B. & Passioura, J.B. 1997. Characterization of leaf epidermis of barley (*Hordeum vulgare* L. Himalaya). **Annals of Botany** 79: 41-46.