

Anatomia foliar como subsídio à taxonomia de espécies do Complexo *Briza* L. (Poaceae: Pooideae: Poeae)¹

Carla Maria Garlet de Pelegrin^{2,3}, Hilda Maria Longhi-Wagner² e Paulo Luiz de Oliveira²

Recebido em 29/05/2008. Aceito em 6/10/2008

RESUMO – (Anatomia foliar como subsídio à taxonomia de espécies do Complexo *Briza* L. (Poaceae: Pooideae: Poeae)). O objetivo deste trabalho foi verificar a importância da anatomia foliar, visando a fornecer subsídios para a taxonomia do Complexo *Briza*, cuja circunscrição vem sendo objeto de discussão. 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 óptica. 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 esclerênquima 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: anatomia foliar, Complexo *Briza*, *Erianthecium bulbosum*, Gramineae, Poeae

ABSTRACT – (Leaf anatomy as a taxonomic tool for *Briza* Complex species (Poaceae: Pooideae: Poeae)). The aim of this study was to analyze leaf anatomy of selected taxa of the *Briza* Complex and also of a related genus, *Erianthecium* Parodi, to provide data for the taxonomy of the Complex, whose circumscription is being discussed. Middle portions of the second leaf below the inflorescence of 21 taxa of the *Briza* Complex and of *Erianthecium bulbosum* were collected, fixed and processed according to 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 such as presence/absence of cork cells and shape of silica bodies are useful for understanding the taxonomic relationships within the *Briza* Complex, distinguishing Eurasiatic species from American species. The same applies to several characters of the leaf blade in cross-section, e.g. blade shape, amount of sclerenchyma and structure of the mesophyll. On the other hand, in the American species of the “*Briza* Complex”, the three groups obtained here do not agree with any previous proposal of generic or infrageneric taxonomic categories.

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

Introdução

O gênero *Briza* L. (Poaceae, tribo Poeae) foi descrito com três espécies européias: *Briza maxima* L., *B. media* L. e *B. minor* L. Posteriormente, foram descritas *B. humilis* M. Bieb., da Ucrânia e espécies americanas de *Briza* ou em gêneros relacionados como *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, aceitando *Briza sensu lato*, com um número variável de subgêneros ou seções (Parodi 1920; Longhi-Wagner 1987), ou aceitando *Briza sensu stricto*, considerando parte dos subgêneros ou seções americanas como gêneros independentes (Matthei 1975; Nicora & Rúgolo de Agrasar 1981; Essi 2007). Devido às divergências na circunscrição genérica, o grupo passou a ser denominado de Complexo *Briza* (Matthei 1975; Nicora & Rúgolo de Agrasar 1981; Longhi-Wagner 1987; Bayón 1998).

Briza s. l. inclui quatro espécies da Eurásia e 16 a 22 espécies nativas de regiões temperadas e subtropicais especialmente da América do Sul, todas perenes (Longhi-Wagner 1987; Essi 2007), constituindo-se em importantes componentes das pastagens naturais na época de inverno, período crítico para a pecuária. A maior diversidade específica do

ramo americano está no sul do Brasil, onde também ocorrem as espécies adventícias anuais, *B. maxima* e *B. minor*.

Matthei (1975) aceitou o gênero *Briza s. str.* 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, com base na morfologia externa, embora tenha fornecido alguns dados de citogenética, anatomia foliar e embrião.

Essi *et al.* (2008) consideraram pertencentes ao gênero *Briza* apenas as espécies eurasiáticas, concordando com Matthei (1975), mas propõem a inclusão das espécies americanas em um só gênero, *Chascolytrum*. No mesmo trabalho, o gênero monoespecífico *Erianthecium* Parodi, nunca considerado membro do Complexo, aparece incluído no clado das espécies americanas, em *Chascolytrum*.

O gênero *Briza s. l.* é morfologicamente heterogêneo, o que em parte explica as diferentes circunscrições até hoje a ele propostas. A variação encontrada se refere especialmente às formas do lema e da pálea, às dimensões das espiguetas e à coloração do lema (Longhi-Wagner 1987). Além do problema da circunscrição genérica do Complexo, algumas espécies possuem variações morfológicas infra-específicas que suscitam dúvidas sobre a sua circunscrição. Este é o caso de *B. subaristata* Lam., para a qual foi proposta a variedade *interrupta* (Rosengurt *et al.* 1968)

¹ Parte da Dissertação de Mestrado da primeira Autora

² Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Botânica, Porto Alegre, RS, Brasil

³ Autor para correspondência: carla_pelegrin@yahoo.com.br

Considerando ainda as variações morfológicas em *Briza*, Longhi-Wagner (1987) referiu que os indivíduos de *Briza calotheca* (Trin.) Hack. que ocorrem em campos mais secos apresentam menor porte e lâminas foliares mais estreitas e rígidas do que os de ambientes alagados.

Na taxonomia das Poaceae, a anatomia foliar foi utilizada pela primeira vez por Duval-Jouve (1875). Desde então, caracteres anatômicos foliares vêm sendo utilizados na definição de subfamílias, combinados com dados morfológicos (Prat 1936; Clayton & Renvoize 1986) e, mais recentemente, com dados moleculares (GPWG 2001). A análise da anatomia foliar também tem sido utilizada em outros níveis taxonômicos fornecendo vários caracteres constantes e diagnósticos. (Metcalfe 1960; Ellis 1976; 1979; 1987; López & Devesa 1991; Torres & Engleman 1995; Sánchez & Koch 1998; 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).

Estudos anatômicos em *Briza s. l.* foram realizados, principalmente, com espécies eurasiáticas (Schwendener 1890; Lohaus 1905). Segundo Prat (1936) e Decker (1964), os caracteres do gênero são do tipo festucóide. Carolin *et al.* (1973) analisaram as células do mesofilo e da bainha vascular parenquimática de *B. subaristata*, concluindo que esta se enquadra no tipo poíde de anatomia foliar, que corresponde ao tipo festucóide

Pela importância do estudo da anatomia foliar como critério taxonômico em Poaceae, e pelos problemas de circunscrição genérica e infra-específica no Complexo *Briza* realizou-se o presente estudo, visando a: 1) analisar a anatomia foliar de táxons selecionados do Complexo *Briza* e uma espécie relacionada (*Erianthecium bulbosum*) como subsídios à 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 características anatômicas foliares utilizáveis na delimitação de alguns táxons morfológicamente afins, ou com grande variação morfológica e na proposição de táxons infra-específicos.

Material e métodos

O material botânico foi coletado em formações campestres dos Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina, na Região Sul do Brasil. A maior parte do material foi coletada em campos secos, com exceção de *Briza juergensii*, coletada em turfeiras dos campos de altitude do nordeste do Rio Grande do Sul, e de *B. calotheca*, da qual foram coletados materiais tanto em campos secos quanto em turfeiras. Espécimes não ocorrentes no Brasil foram obtidos nos herbários das Universidades de Córdoba (Argentina) e Bogotá (Bolívia), do Instituto de Botânica Darwinion (Argentina) e do Royal Botanic Gardens (Kew, Inglaterra). *Erianthecium bulbosum* (tribo Poeae), foi usada para comparação, por estar incluída no clado *Chascolytrum*, Essi *et al.* (2008). Os morfotipos de *B. juergensii* Hack. e *B. lamarckiana* Nees foram tratados como *B. aff. juergensii* e *B. aff. lamarckiana*. Da mesma forma, um morfotipo de *B. paleapilifera* Parodi, citado por Essi (2007) para a Bolívia, foi incluído como *B. aff. paleapilifera*. Os exemplares-testemunho estão, na maior parte, depositados no herbário ICN, e materiais dos herbários BAA, LPB e K (acrônimos conforme Holmgren & Holmgren 1998) também foram utilizados (Tab.1).

Tabela 1. Lista de material utilizado para a análise da anatomia foliar. *Exemplares de herbário reidratados. + gênero *Poidium* Nees; ++ gênero *Chascolytrum* Desv.; +++ gênero *Briza* L.; - excluídas do Complexo (Matthei 1975).

Acrônimos	Táxons	Amostras analisadas
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)
BIDE -	<i>B. 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)
BRAS -	<i>B. brasiliensis</i> (Nees ex Steud.) Ekman	R.M. 357* (ICN 149151)
CAL1 +	<i>B. 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)
CAL2 +	<i>B. calotheca</i> (Trin.) Hack. (seco)	H. Longhi-Wagner 3995* (ICN) H. Longhi-Wagner 9877 (ICN) P.G. Windisch <i>et al.</i> 9635* (ICN)
HUMI+++	<i>B.a humilis</i> M. Bieb.	Davis & Hedge 277729* (K)
JUE1 +	<i>B. juergensii</i> Hack.	A. Zanin <i>et al.</i> 975* (ICN) C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN148983) L.F. Lima 331* (ICN)
JUE2 +	<i>B. aff. juergensii</i> (lemas estreitos)	H.Longhi-Wagner 10235 (ICN) L. Essi <i>et al.</i> 122* (ICN) H. Longhi-Wagner 8009*
LAM1 ++	<i>B. lamarckiana</i> Nees	C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 148985) H. Longhi-Wagner 10203 (ICN) H. Longhi-Wagner 9871 (ICN)
LAM2 ++	<i>B. aff. lamarckiana</i> (lema sem cor castanha no dorso)	L. Passaglia 13* (ICN) A.M. Sacchet 60* (ICN) A.M. Sacchet 124* (ICN)
MONA +	<i>B. monandra</i> (Hack.) Pilg.	J. Valls <i>et al.</i> 11499* (ICN) L. Essi 239 (ICN) I. Boldrini 1356* (ICN)
MAXI+++	<i>B. 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)
MEDI+++	<i>B. media</i> L.	M.L. Porto 2785* (ICN) M.L. Porto 2795* (ICN) L. Essi 256 (ICN)
MINO+++	<i>B. minor</i> L.	H. Longhi-Wagner 10222 (ICN) H. Longhi-Wagner 10193 (ICN) C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 148975)
PAL1 ++	<i>B. paleapilifera</i> Parodi	A. Anton 359* (ICN) F. Zuloaga s.n.* (BAA)
PAL2 ++	<i>B. aff. paleapilifera</i>	J.R.I. Wood s.n.* (LPB 10768) J.R.I. Wood s.n.* (LPB 10841)
POAE +	<i>B. poeomorpha</i> (J. Presl) Henr.	H. Longhi-Wagner 10220 (ICN) H. Longhi-Wagner 10224 (ICN) C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 148976)
RUFA +	<i>B. rufa</i> (J. Presl) Steud.	H. Longhi-Wagner 10218 (ICN) H. Longhi-Wagner 10185 (ICN) H. Longhi-Wagner 10202 (ICN)
SUB1 +	<i>B. subaristata</i> var. <i>interrupta</i> (Hack.) Roseng.	H. Longhi-Wagner 10194 (ICN) H. Longhi-Wagner 10186 (ICN) H. Longhi-Wagner 10188 (ICN)
SUB2 +	<i>B. subaristata</i> Lam. var. <i>subaristata</i>	C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 149878) H. Longhi-Wagner 9847 (ICN) A.Guglieri & F.J.M. Caporal 428* (ICN)
UNIO +	<i>B. uniolae</i> (Nees) Steud.	H. Longhi-Wagner 9875 (ICN) H. Longhi-Wagner 10221 (ICN) C.M.G. de Pelegrin s.n. (ICN 148973)
BULB	<i>Erianthecium bulbosum</i> Parodi	L. Essi <i>et al.</i> 60 (ICN) A. Guglieri <i>et al.</i> s.n.* (ICN 143517) H. Longhi-Wagner & L. Essi 9292* (ICN)

Para testar caracteres utilizáveis 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*.

Utilizaram-se lâminas foliares totalmente expandidas de 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 extrair a epiderme. Para a secção transversal, as lâminas foliares foram fixadas com glutaraldeído 1% e formaldeído 4% (MacDowell & Trump 1976) em tampão fosfato de sódio, 0,1M e pH 7,2. Para espécies não ocorrentes no Brasil, foi utilizado material herborizado reidratado em série etílica decrescente (96°-50°) e, após, fixado em FAA 70.

A face abaxial da epiderme (vista frontal) foi preparada segundo Metcalfe (1960) e as amostras coradas com Safranina 1% e montadas em gelatina glicerinada. Para extrair a face abaxial da epiderme de *Briza brasiliensis*, na qual não foi possível utilizar o método de Metcalfe (1960), foi feita dissociação com ácido láctico (Aiken *et al.* 1984, adaptado).

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.

Na análise da secção transversal das lâminas foliares, as amostras foram desidratadas em série etílica, incluídas em hidroxietilmetacrilato (Gerrits & Smid 1983), seccionadas com 5 µm de espessura em micrótomo de rotação Zeiss Mikron, equipado com navalha de vidro de 8 mm de espessura. As secções foram coradas com Azul de Toluidina 0,05% em pH 4,4 (Feder & O'Brien 1968). As lâminas foram observadas com microscópio óptico Olympus BX 41 e fotografadas 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 estomáticas. Para corpos silicosos utilizou-se Madella *et al.* (2005).

Os caracteres com seus estados são referidos na Tab. 4. A partir destes, foi confeccionada uma matriz básica de dados com 22 unidades taxonômicas × 17 caracteres (Tab. 5). A semelhança entre os caracteres 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). 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, baseou-se no intervalo de confiança de 90% (Pillar 1999).

Resultados e discussão

Os táxons analisados possuem anatomia foliar típica de gramíneas festucóides (Ellis 1987), com padrão anatômico de gramíneas C_3 como característico da subfamília Pooideae (Brown 1958). Um detalhamento comparativo das características anatômicas selecionadas das espécies analisadas encontra-se nas Tab. 2, 3.

Vista frontal da epiderme – As células epidérmicas dispõem-se em fileiras longitudinais e estão distribuídas em zonas costais (sobre os feixes vasculares) e intercostais (entre eles), como é característico da família Poaceae (Fig. 1). A epiderme apresenta células longas intercaladas por células curtas. Estas últimas podem ser suberosas ou silicificadas e estão juntas na maioria das espécies analisadas (Fig. 3). As células curtas ocorrem apenas na região costal nas espécies eurasiáticas de *Briza* (Fig. 5) e também nas americanas *B. monandra*, *B. poaemorpha*, *B. rufa* e *Erianthecium bulbosum*, enquanto nas demais espécies americanas ocorrem nas regiões costal e intercostal (Fig. 6). Células curtas apenas na região costal também foram constatadas em espécies de *Lolium* L. e *Festuca* L. (Badoux 1971), assim como em *Hordeum vulgare* L. (Wenzel *et al.* 1997).

As células silicificadas, em Poaceae, são células especializadas da epiderme que acumulam sílica, as quais contêm corpos silicosos ou fitólitos opalinos, de formas

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 Tab. 4.

Táxons/Caracteres	Paredes anticlinais das células epidérmicas	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/polilobada	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/polilobada	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/polilobada	costal e intercostal	trapezoidal
<i>B. aff. juergensii</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	bilobada/polilobada	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/polilobada	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/polilobada	costal	oblonga
<i>B. rufa</i>	retas e sinuosas	costal	retangular	costal	bilobada/polilobada	costal	trapezoidal
<i>B. subaristata</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	suborbicular	costal e intercostal	trapezoidal
var. <i>interrupta</i>							
<i>B. subaristata</i>	sinuosas	costal e intercostal	reniforme	costal e intercostal	suborbicular	costal e intercostal	trapezoidal
var. <i>subaristata</i>							
<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/polilobada	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	Quilha (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. ambigua</i>	ausente	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>	ausente	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>	ausente	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. calothea</i> (banhado)	ausente	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. calothea</i> (seco)	ausente	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>	presente	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. jurgensii</i>	ausente	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. jurgensii</i>	ausente	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 lamarciana</i>	ausente	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. aff. lamarciana</i>	ausente	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>	presente	superficial	ausentes	ausentes	ausentes	retangular	frouxo	extensão de bainha abaxial	raramente presente em uma ou nas duas faces	até 10 fibras
<i>B. media</i>	presente	superficial	ausentes	ausentes	ausentes	em gota	frouxo	cordão na face abaxial	raramente presente em uma ou nas duas faces	até 10 fibras
<i>B. minor</i>	presente	superficial	ausentes	ausentes	ausentes	retangular	frouxo	extensão de bainha abaxial e cordão	raramente presente em uma ou nas duas faces	até 10 fibras
<i>B. monandra</i>	ausente	moderado	ausentes	presentes na face abaxial	ausentes	em gota	compacto	extensão de bainha adaxial	sempre presente nas duas faces	mais de 10 fibras
<i>B. palecapitifera</i>	ausente	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. palecapitifera</i>	ausente	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. poaeomorpha</i>	ausente	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>	ausente	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</i> var. <i>interrupta</i>	ausente	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. subaristata</i> var. <i>subaristata</i>	ausente	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>	ausente	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>	ausente	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 anticlinais 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. Quilha	(0) ausente	(1) presente	
I. Sulco adaxial	(0) superficial	(1) moderado	(2) profundo
J. Células epidérmicas papilóides	(0) ausentes	(1) presentes	
K. Células epidérmicas com as paredes periclinais 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 bulbiformes	(0) em gota	(1) retangular	
N. Mesófilo	(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 × 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	0	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	0	2	1	1	0	0	0	0	1	1
LAM2	1	2	0	1	0	2	9	0	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	0	2	1	1	0	0	0	0	1	1
PAL2	1	2	0	1	0	2	9	0	2	1	1	0	0	0	0	1	1
POAE	0	1	1	0	1	1	0	0	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

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). Os corpos silicosos, que nas espécies eurasiáticas de *Briza* são oblongos (Fig. 5) e nas americanas são suborbiculares (Fig. 3) ou bilobados/polilobados (Fig. 4), constituem-se também num caráter importante para separar as espécies eurasiáticas das americanas.

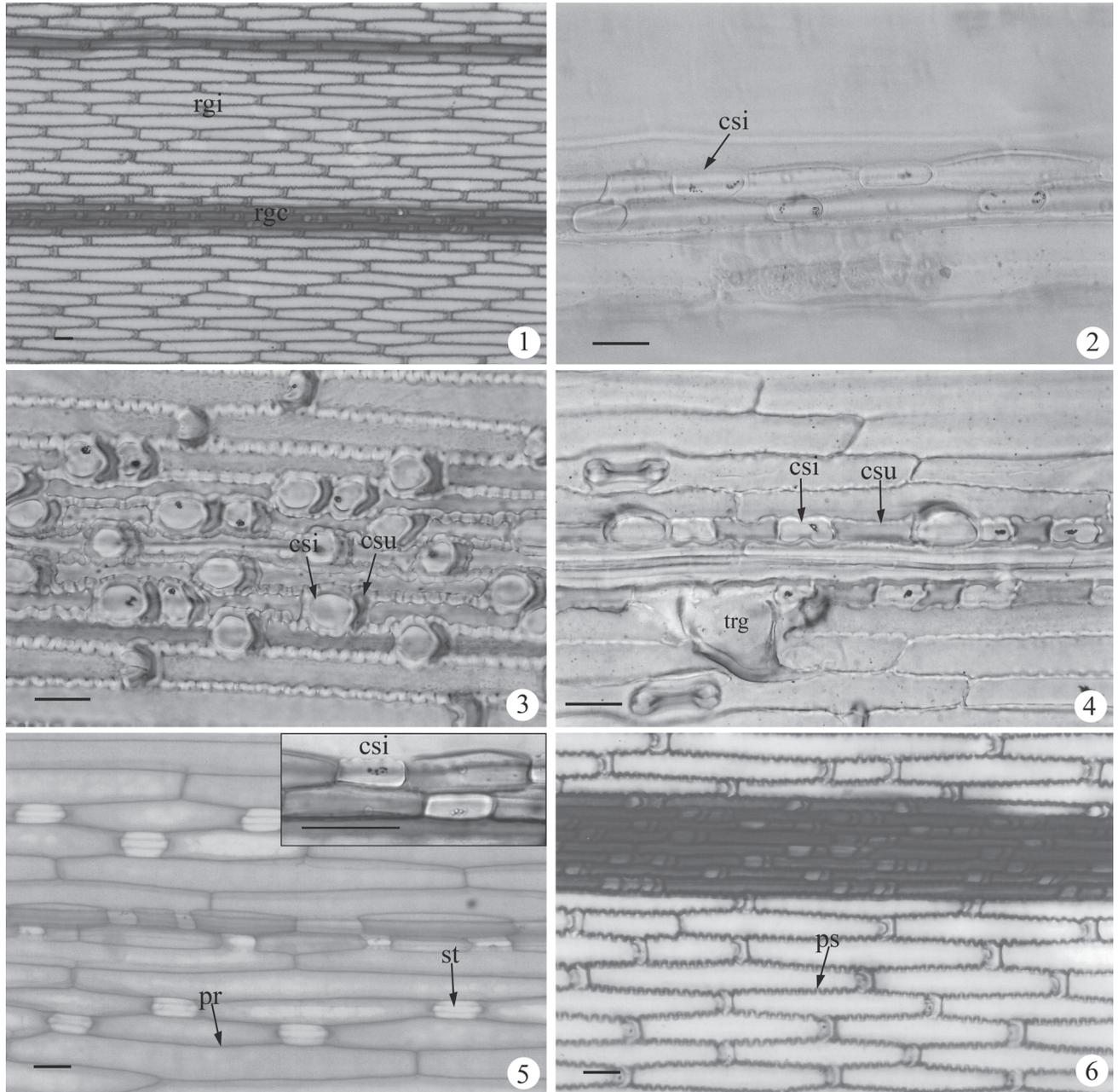
Embora as células silicificadas e suberosas sejam comuns nas gramíneas, formando um par sílico-suberoso (Vieira *et al.* 2002), em algumas espécies as células curtas podem estar

representadas apenas por células silicificadas, como evidenciado por López & Devesa (1991) em *Chaetopogon fasciculatus* (Link) Hayek. e nas espécies eurasiáticas *Briza maxima*, *B. media*, *B. minor* (Fig. 2), e *B. humilis*. Estas não apresentam células suberosas na face abaxial da epiderme, mostrando reação negativa para suberina com Sudan III. Entretanto, este resultado discorda dos apresentados por Matthei (1975), que verificou células suberosas nas espécies eurasiáticas de *Briza*. Suas ilustrações para células suberosas destas espécies não mostram claramente células suberosas com seu formato curto típico. Segundo Metcalfe (1960), Lohauss (1905) identificou células suberosas nas espécies eurasiáticas *B. 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. Na verdade, a ausência de células suberosas nas espécies eurasiáticas comprova a importância desse caráter para separá-las das americanas. Nestas as células suberosas variam na forma, podendo ser reniformes (Fig. 3) ou retangulares (Fig. 4), fato também observado em diferentes subgêneros de *Bromus* L. por Acedo & Llamas (2001). Porém, não foi possível associar esse caráter a nenhum agrupamento infragenérico das espécies americanas de *Briza* proposto anteriormente por diferentes autores, como seções (Longhi-Wagner 1987) ou subgêneros (Parodi 1920).

As células longas intercostais da face abaxial da epiderme das espécies estudadas diferem na sinuosidade das paredes anticlinais. *Briza maxima*, *B. media* (Fig. 5) e *B. minor*, assim como *B. poaemorpha*, *B. monandra* e *Erianthecium bulbosum* (Fig. 12, 15), apresentam células epidérmicas longas intercostais com paredes anticlinais retas. *Briza rufa* (Fig. 7) é a única espécie com paredes anticlinais sinuosas na região próxima à zona costal, e retas, na porção mediana

da zona intercostal. Na eurasiática, *B. humilis* (Fig. 9) e nas demais espécies americanas, as células epidérmicas longas têm paredes anticlinais sinuosas (Fig. 6, 16). Por sua vez, as paredes anticlinais das células epidérmicas costais são geralmente sinuosas (Fig. 3), exceto em *B. minor*, *B. media* (Fig. 5) e *E. bulbosum*, cujas paredes são retas. Estes resultados assemelham-se aos de Matthei (1975) para as espécies do Complexo *Briza*, porém esse autor não

apresentou dados sobre *B. bidentata* e *B. brasiliensis*, excluídas do complexo. Corroboram também com os resultados de Watson & Dallwitz (1992) para *B. maxima*, *B. minor* e *B. subaristata*. Fisher (1939) relacionou a sinuosidade da parede à prevenção do colapso da mesma sob deficiência hídrica, porém, não se conhece comprovação experimental a respeito. Das espécies analisadas, *B. calotheca* (Fig. 16) e *B. juergensii*, que ocorrem em



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., corpos silicosos oblongos. 3. *Briza lamarckiana* Nees, paredes anticlinais das células costais sinuosas, corpos silicosos suborbiculares na região costal, células suberosas reniformes. 4. *Briza rufa* (J. Presl) Steud., células suberosas retangulares, corpos silicosos bilobados/polilobados, tricomas 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, células curtas apenas na região costal. 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 µm; csi= corpo silicoso; csu = célula suberosa; pr = parede reta; ps = parede sinuosa; rgc = região costal; rgi= região intercostal; st = estômato; trg = tricoma gancho.

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, devido às variações genotípicas e fenotípicas desse caráter. Apesar do limitado valor taxonômico do mesmo, Church (1949) distinguiu o gênero *Glyceria* R. Br., com paredes anticlinais das células longas retas, de *Puccinellia* Parl. e *Torreyochloa* G.L. Church, com paredes anticlinais sinuosas. Finot *et al.* (2006) utilizaram esse caráter para separar espécies de *Trisetum* Pers., também um gênero de Pooideae.

A presença e a localização de tricomas unicelulares do tipo gancho apresentam variações nas espécies estudadas. Estes não ocorrem em *Briza brasiliensis* (Fig. 8), *B. ambigua* e *Erianthecium bulbosum*. Nas demais espécies, encontram-se por toda a lâmina foliar, como em de *B. uniolae* (Fig. 10) ou restritos à região costal, como nas espécies eurasiáticas (Fig. 9, Tab. 2), além de *B. bidentata*, *B. monandra*, *B. poaemorpha*, *B. paleapilifera*, *B. aff. paleapilifera* e *B. rufa*, sendo esse caráter constante nas espécies. Por outro lado, a quantidade desse tipo de tricoma variou em diferentes indivíduos da mesma espécie, como em *B. uniolae*. Aiken & Lefkovitch (1983), ressaltaram que a quantidade de tricomas do tipo gancho em *Festuca altaica* Trin. é um caráter plástico, não sendo útil para fins diagnósticos. 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*.

Tricomas longos ocorrem apenas na epiderme de *Erianthecium bulbosum*, em ambas as faces (Fig. 12, 17) e de *Briza brasiliensis* (Fig. 18), apenas na face adaxial. A presença ou não deste tipo de tricomas foi utilizada 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, tal 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. Esse caráter também não reflete relações taxonômicas no grupo estudado, pois sua ausência foi comum às demais espécies americanas e eurasiáticas.

Os complexos estomáticos são citados como caráter diagnóstico em Poaceae, tanto pela sua frequência e distribuição na epiderme foliar, quanto pela forma das células subsidiárias (Metcalf 1960; Ellis 1979; Palmer & Tucker 1981). Nas espécies analisadas podem ser distribuídos em uma (Fig. 13) a várias (Fig. 14) fileiras longitudinais na zona intercostal, com as células subsidiárias oblongas ou trapezoidais como é característico para gramíneas festucóides (Ellis 1979; 1987; Watson & Johnston 1978) sendo a forma trapezoidal a mais comum (Fig. 16, Tab. 2). Porém, as eurasiáticas *Briza humilis*, *B. maxima*, *B. media* (Fig. 5) e *B. minor*, assim como as americanas *B. bidentata*, *B. monandra*, *B. poaemorpha* e *Erianthecium bulbosum* (Fig. 15), mostram complexos estomáticos com células

subsidiárias oblongas. Em grande parte das espécies estudadas, as folhas são anfiestomáticas (Fig. 19). Entretanto, em *B. lamarckiana*, *B. aff. lamarckiana*, *B. paleapilifera* (Fig. 20), *B. aff. paleapilifera* e *B. brasiliensis* (Fig. 18) os estômatos estão apenas na face adaxial da epiderme, caracterizando suas folhas como epiestomáticas. Watson & Dallwitz (1992) ressaltaram que os estômatos inexistem ou, se presentes, podem ser raros ou comuns na face abaxial da epiderme foliar das três espécies de *Briza* analisadas, concordando com os resultados obtidos. Por outro lado, de acordo com Matthei (1975), não ocorrem estômatos na face abaxial de *B. subaristata* e *B. uniolae*, diferente dos resultados aqui obtidos, onde foram encontrados estômatos na face abaxial nestas duas espécies, embora raros. Isto pode ser devido ao fato dos mesmos estarem ausentes em áreas particulares da lâmina foliar, conforme salientado por Ellis (1979) e observado no presente estudo.

Secção transversal da lâmina foliar – Todas as espécies analisadas têm lâminas com sulcos adaxiais intercostais, que variam em profundidade. A maioria das espécies apresenta sulcos moderados (Fig. 30, Tab. 3) que atingem a metade da espessura do mesofilo. Por sua vez, *Briza brasiliensis*, *B. lamarckiana* (Fig. 29), *B. aff. lamarckiana*, *B. poaemorpha* (Fig. 21), *B. paleapilifera* (Fig. 20) e *B. aff. paleapilifera* mostram sulcos profundos, com mais da metade da espessura do mesofilo. Em *B. maxima*, *B. media* (Fig. 19), *B. minor* (Fig. 28), *B. humilis* e *B. uniolae* (Fig. 27) os sulcos são superficiais. Metcalfe (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 caráter diagnóstico para espécies. Por outro lado, Ma *et al.* (2005) demonstraram que esse caráter não foi eficaz para separar *Aniselytron* Merr. de *Calamagrostis* Adans., concordando com os resultados aqui obtidos, onde não foi possível delimitar os grupos de espécies eurasiáticas e americanas e nem formar subgrupos destas.

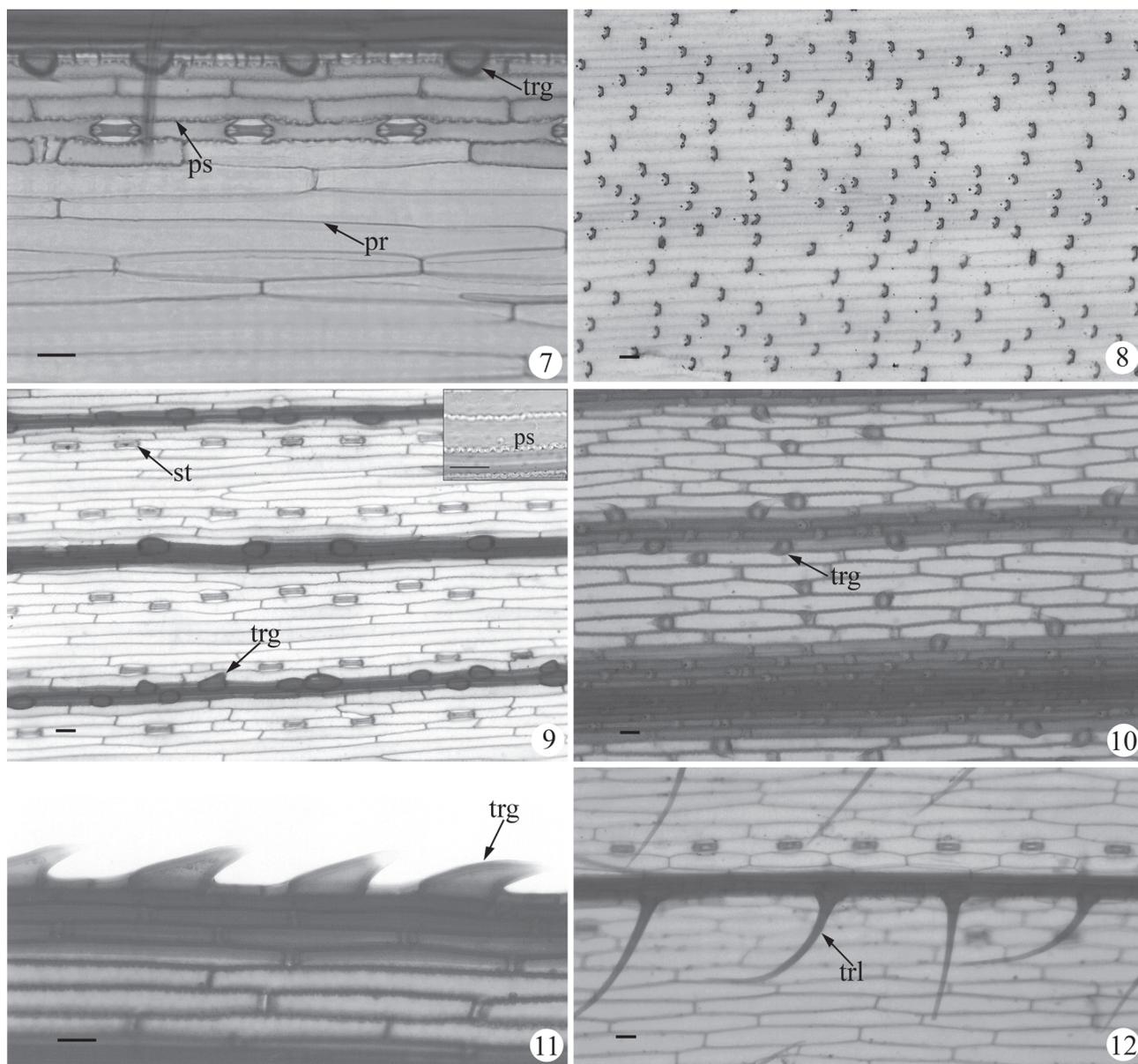
I. Epiderme – A lâmina foliar das espécies analisadas apresenta a epiderme uniestratificada. Geralmente, esta é constituída por células homogêneas quanto à forma e tamanho nas duas faces, excetuando-se as células buliformes. Porém, na face adaxial de *Briza poaemorpha* (Fig. 21), *B. lamarckiana*, *B. aff. lamarckiana*, *B. subaristata* (Fig. 24), *B. paleapilifera* (Fig. 20) e *B. aff. paleapilifera* aparecem células epidérmicas papilóides assim denominadas por não se tratar de papilas típicas conforme Ellis (1979) e Alquini *et al.* (2006).

As paredes periclinais externas das células epidérmicas da face abaxial estão impregnadas por lignina na maioria das espécies americanas (Fig. 25, Tab. 3), com exceção de *Briza poaemorpha* (Fig. 21) e *Erianthecium bulbosum* (Fig. 17). Apenas *B. bidentata* (Fig. 22) tem paredes com lignina nas duas faces, excetuando-se as células buliformes. Por outro lado, nas eurasiáticas *B. maxima* (Fig. 23), *B. media*

(Fig. 26), *B. minor* e *B. humilis* não foi encontrada essa impregnação. Células epidérmicas impregnadas com lignina também foram relatadas para *Axonopus* P. Beauv. (Silva & Alquini 2003), para *Pharus lappulacens* Aubl., por Vieira *et al.* (2002), e para *Tristachya leiostachya* Nees e *Loudetiopsis chrysothrix* (Nees) Conert, por Alvarez *et al.* (2005). O espessamento das paredes das células epidérmicas é referido como freqüente em plantas de ambientes secos (Fahn & Cutler 1992). Entretanto, *B. calotheca*, *B. juergensii* e *B. aff. juergensii*, comuns em ambientes úmidos, possuem células epidérmicas espessadas, sugerindo a ausência de

correlação entre esta característica e a resistência à perda de água, nestas espécies.

As células buliformes são abundantes na face adaxial da epiderme das espécies estudadas, como na maioria das gramíneas (Ellis 1976). Porém, não foram encontradas na região da nervura central como comum na família. Estão dispostas ao longo de toda a face adaxial da epiderme, geralmente em grupos regulares e bem distintas das demais células epidérmicas, por possuírem forma de gota ou trapezoidal, com a parede periclinal externa menor que a interna (Fig. 27). Entretanto, *Briza brasiliensis*, *B. maxima*,



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 gancho na região costal. 8. *Briza brasiliensis* (Nees ex Steud.) Ekman, sem tricomas gancho. 9. *Briza humilis* M. Bieb., tricomas gancho apenas na região costal, detalhe das paredes anticlinais das células longas intercostais sinuosas. 10. *Briza uniolae* (Nees) Nees ex Steud., tricomas gancho nas regiões costal e intercostal. 11. *Briza lamarckiana* Nees, tricomas gancho no bordo da lâmina foliar. 12. *Erianthecium bulbosum* Parodi, tricomas longos na região costal. Barra = 30 µm; pr = parede reta; ps = parede sinuosa; trg = tricoma gancho; trl = tricoma longo; st = estômato.

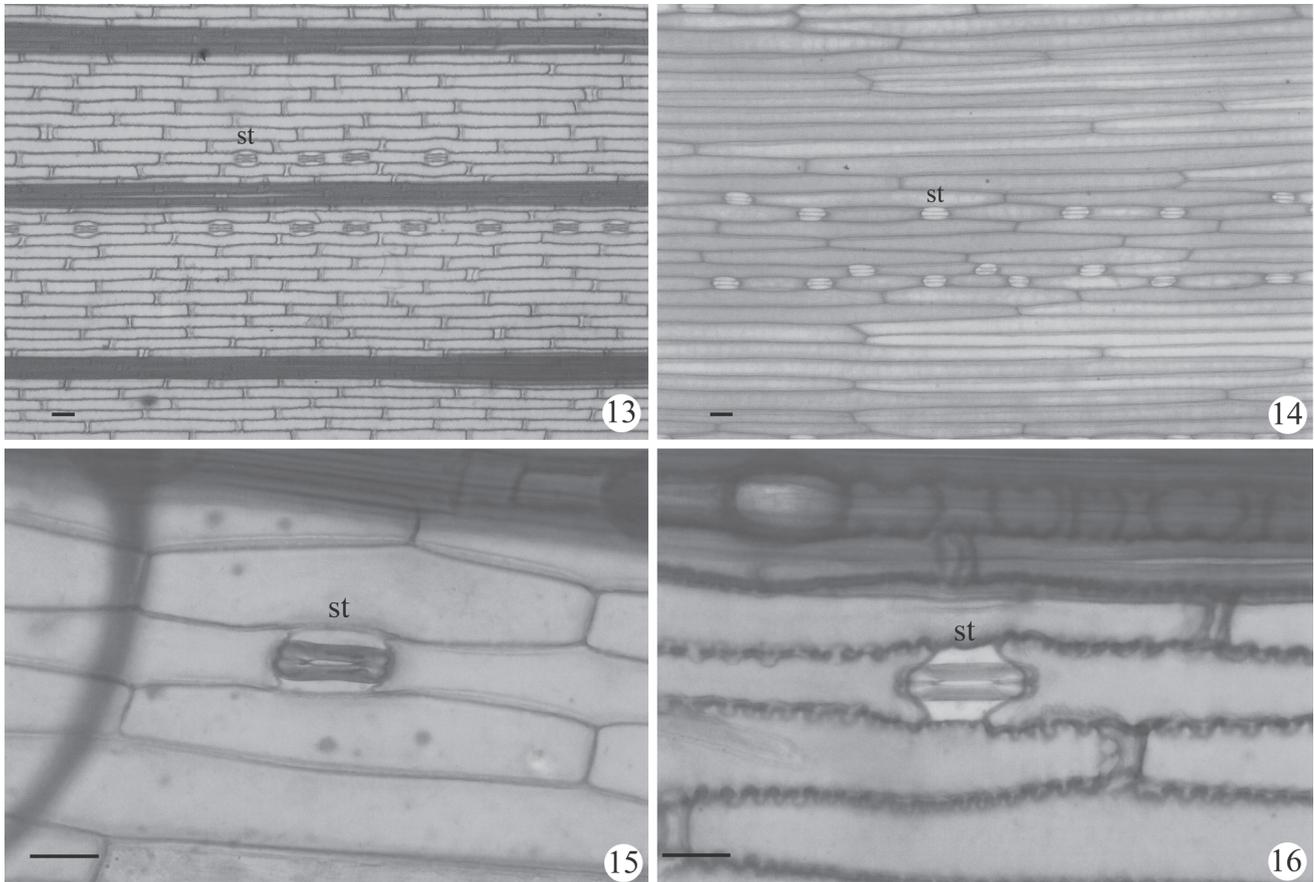
B. minor e *B. humilis* apresentam forma retangular (Fig. 28), não se destacando muito das demais células da epiderme. Provavelmente devido a este fato, Watson & Dallwitz (1992) descreveram a face abaxial da epiderme de *B. maxima* e *B. minor* como extensivamente buliforme.

II. Mesofilo – Em todas as espécies analisadas, o mesofilo não mostra distinção entre parênquimas paliádico e esponjoso, concordando com Cutter (1987) e Ellis (1976), que referiram esse padrão como típico para Poaceae. As células do mesofilo estão irregularmente distribuídas ao redor dos feixes vasculares, característica de espécies do tipo fotossintético C₃ (Brown 1958; Ellis 1987). O clorênquima geralmente apresenta poucos espaços intercelulares, formando um mesofilo compacto (Fig. 30). Porém, nas espécies eurasiáticas as células do clorênquima apresentam um arranjo mais frouxo, devido à presença de grandes espaços intercelulares (Fig. 31, 38), caráter este importante para distinguí-las das espécies americanas do Complexo.

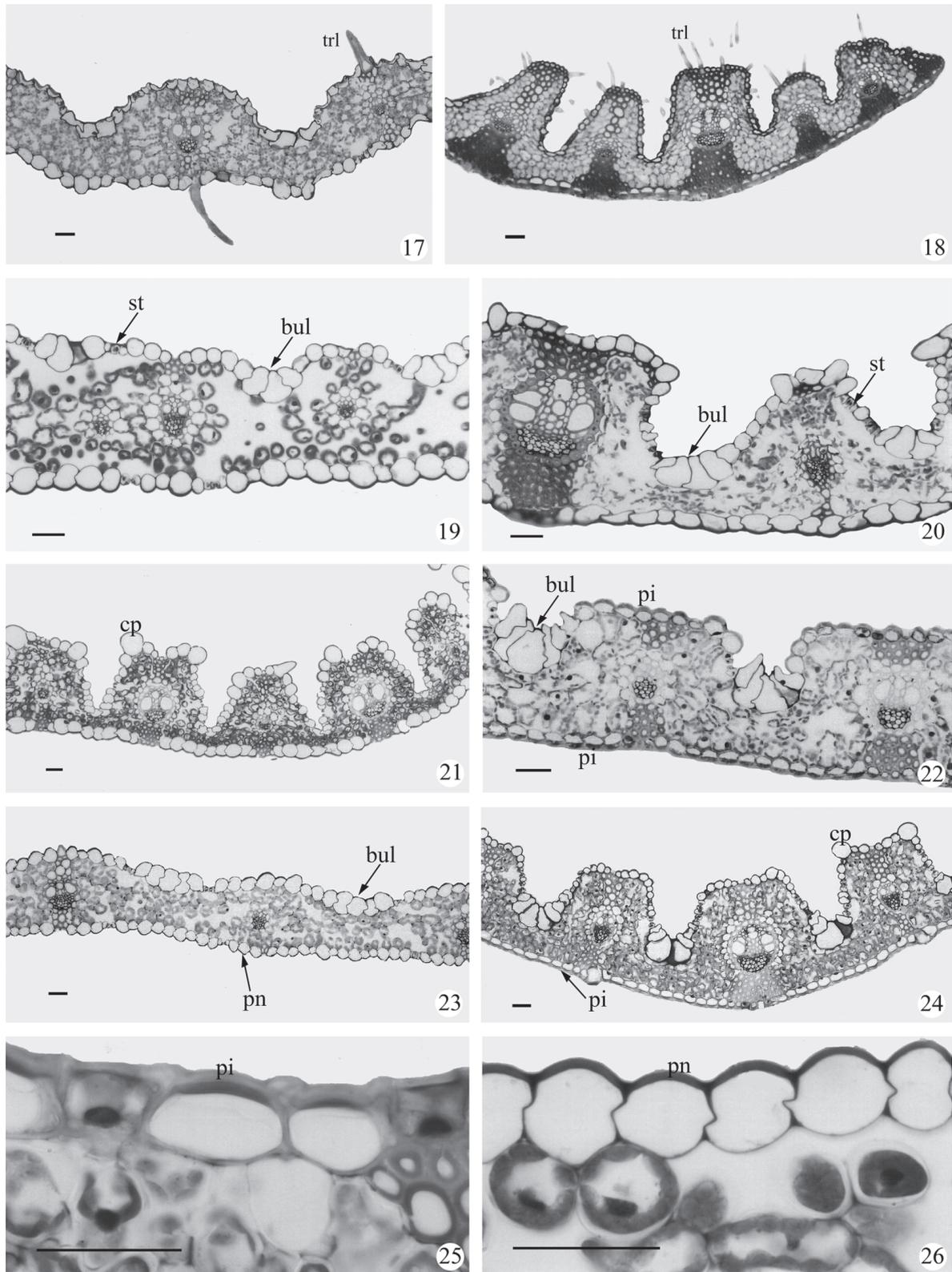
III. Sistema Vascular – Os feixes vasculares estão situados em posição aproximadamente equidistante entre as duas faces da lâmina foliar e são de primeira, segunda e terceira ordens (Metcalfe 1960). Os feixes de primeira ordem são

caracterizados por apresentarem elementos de metaxilema conspicuos, lacunas de protoxilema e variados graus de esclerificação do floema (Fig. 33). Os 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 conspicuos (Fig. 35). Em todas as espécies estudadas ocorre apenas um feixe vascular mediano, sempre de primeira ordem (Fig. 29). Todos os feixes vasculares estão envolvidos por duas bainhas, a interna mestomática (N.L. de Menezes, com. pessoal) com células de paredes esclerificadas e a externa, parenquimática, com as células de paredes delgadas (Fig. 33-35), como é característico da subfamília Pooideae (Schwendener 1890; Brown 1975; Escalona 1991; López & Devesa 1991).

As espécies eurasiáticas de *Briza* apresentam a região do feixe vascular mediano bem distinta do restante da lâmina foliar, pela presença de quilha (Fig. 37). Nas espécies americanas, a região do feixe vascular mediano é pouco evidente (Fig. 24). A quilha é caracterizada por uma expansão de parênquima incolor ou de esclerênquima na região abaxial da nervura central, formando uma saliência visível



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. 16. *Briza calotheca* (Trin.) Hack., estômato com células subsidiárias trapezoidais, paredes anticlinalis das células longas intercostais sinuosas. Barra = 30 µm; pr = parede reta; ps = parede sinuosa; st = estômato.



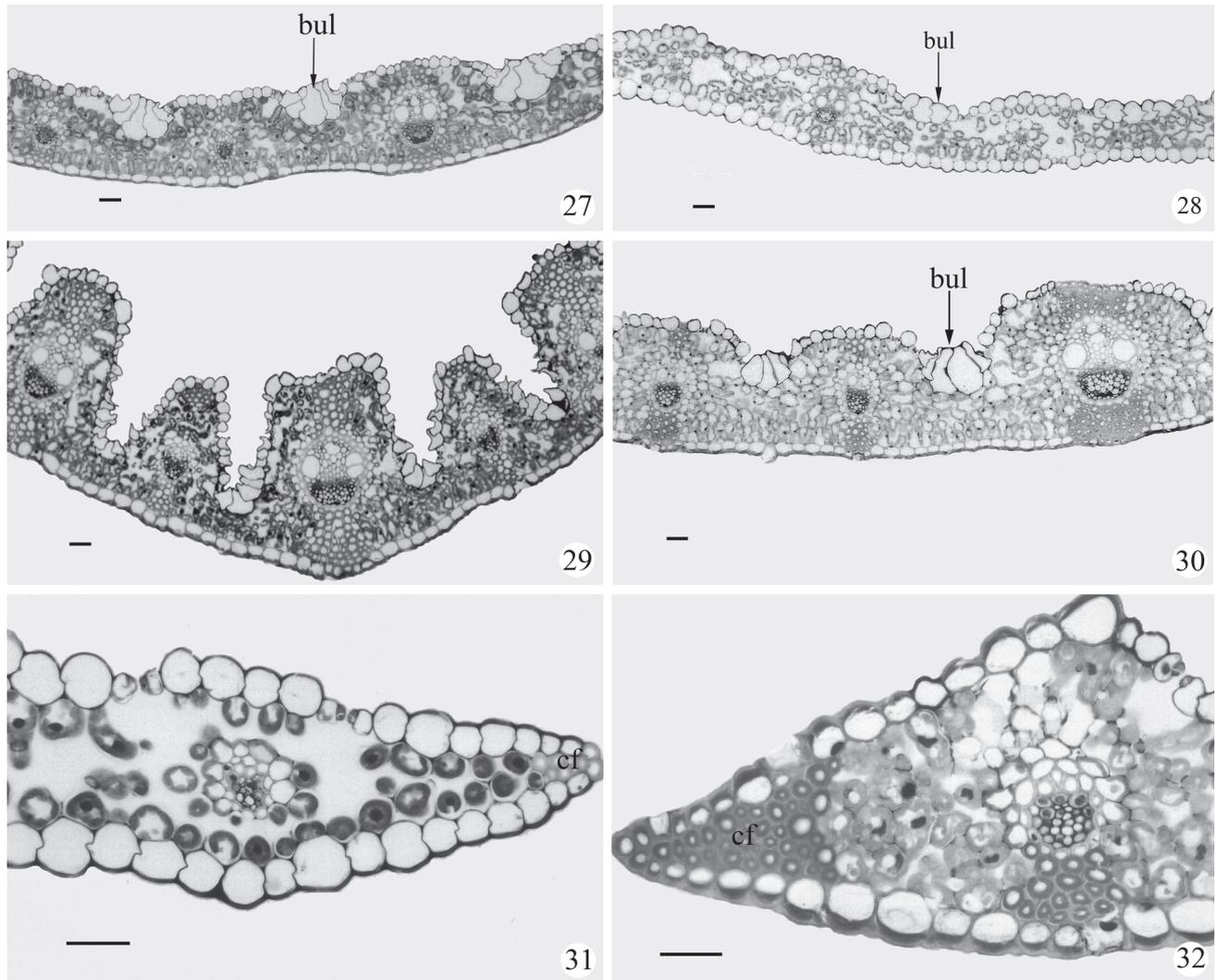
Figuras 17-26. Secção transversal da lâmina foliar. 17. *Erianthecium bulbosum* Parodi, tricomas longos nas duas faces. 18. *Briza brasiliensis* (Nees ex Steud.) Ekman, tricomas longos na face adaxial. 19 e 20. *Briza media* L. 19. folha anfiestomática, sulcos adaxiais superficiais. 20. células epidérmicas sem impregnação de lignina. 20. *Briza paleapilifera* 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 nas 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. Extensões de bainha em I no feixe vascular mediano, células epidérmicas papilóides. 25. Células da face abaxial impregnadas com lignina. Barra = 30 µm; cp = célula epidérmica papilóide; pi = parede impregnada; pn = parede não impregnada; st = estômato; trl = tricoma longo.

externamente como uma nervura central mais destacada das demais (Ellis 1976). Fisher (1939) constatou que caracteres relacionados à quilha foram de grande relevância para separar espécies de *Chloris* Sw. Ma *et al.* (2005) separaram o gênero *Aniselytron* de *Calamagrostis* pela presença de quilha no primeiro. A presença de quilha verificada apenas nas espécies eurasiáticas de *Briza*, corrobora as informações de Matthei (1975), e auxilia na definição das relações taxonômicas do Complexo *Briza*.

O feixe vascular mediano está acompanhado por extensões de bainha esclerenquimática nas duas faces da lâmina foliar, em boa parte das espécies analisadas (Fig. 24). Em *Briza minor* (Fig. 37), em direção a face abaxial ocorre um cordão de esclerênquima isolado e oposto ao feixe vascular mediano. Por sua vez, *B. media* (Fig. 38) apresenta extensão de bainha na face abaxial e cordão oposto ao feixe

vascular mediano na face adaxial.

Nos feixes vasculares de terceira ordem das espécies eurasiáticas de *Briza*, o esclerênquima oposto ao feixe raramente está presente, em uma ou nas duas faces, e, se presente, aparece como cordões arredondados (Fig. 39). As espécies americanas têm uma maior quantidade de esclerênquima na lâmina foliar geralmente com extensões de bainha esclerenquimática para a face abaxial e cordões alongados na face adaxial (Fig. 36). 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). Nas espécies eurasiáticas analisadas, esses cordões estão isolados dos feixes e são constituídos por um grupo de poucas fibras, sem arranjo definido (Fig. 31), enquanto nas americanas, os cordões apresentam muitas fibras, chegando a formar



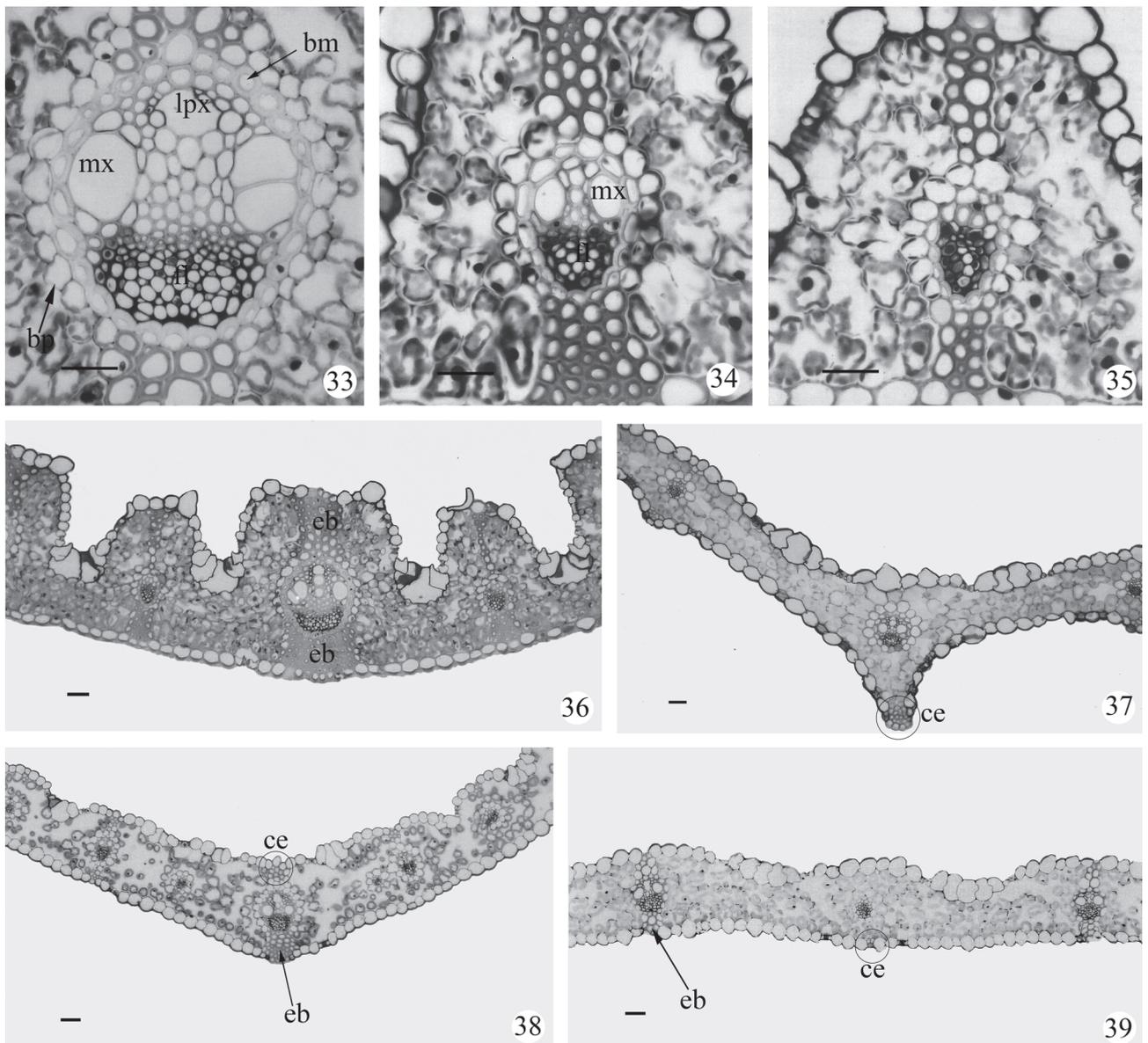
Figuras 27-32. Secção transversal da lâmina foliar. 27. *Briza uniolae* (Nees) Nees ex Steud., células buliformes em forma de gota, sulcos adaxiais superficiais. 28. *Briza minor* L., células buliformes retangulares e sulcos adaxiais superficiais. 29. *Briza lamarckiana* Nees, feixe vascular mediano, 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*, cordão de esclerênquima do bordo da lâmina com mais dez fibras. Barra = 30 µm; bul = células buliformes; cf = cordão de fibras; st = estômato.

um casquete pontiagudo (Fig. 32). Soderstrom (1967) encontrou uma menor quantidade de esclerênquima em lâminas foliares de espécies anuais de *Muhlenbergia* Schreb. Das quatro espécies eurasiáticas analisadas, apenas *B. media* é perene, mas também apresenta pequena quantidade de esclerênquima. 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.

Análise fenética – Os resultados apresentados no fenograma (Fig. 40) mostram 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 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 eurasiáticas do Complexo *Briza* e o grupo das americanas concorda com os resultados obtidos por King (1986), com base em análises de



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. 35. feixe vascular de terceira ordem. 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, 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 arredondado apenas na face abaxial. Barra = 30 µm; bp = bainha parenquimática; bm = bainha mestomática; ce = cordão de esclerênquima; eb = extensão de bainha, fl = floema; mx = metaxilema; lpx = lacuna de protoxilema.

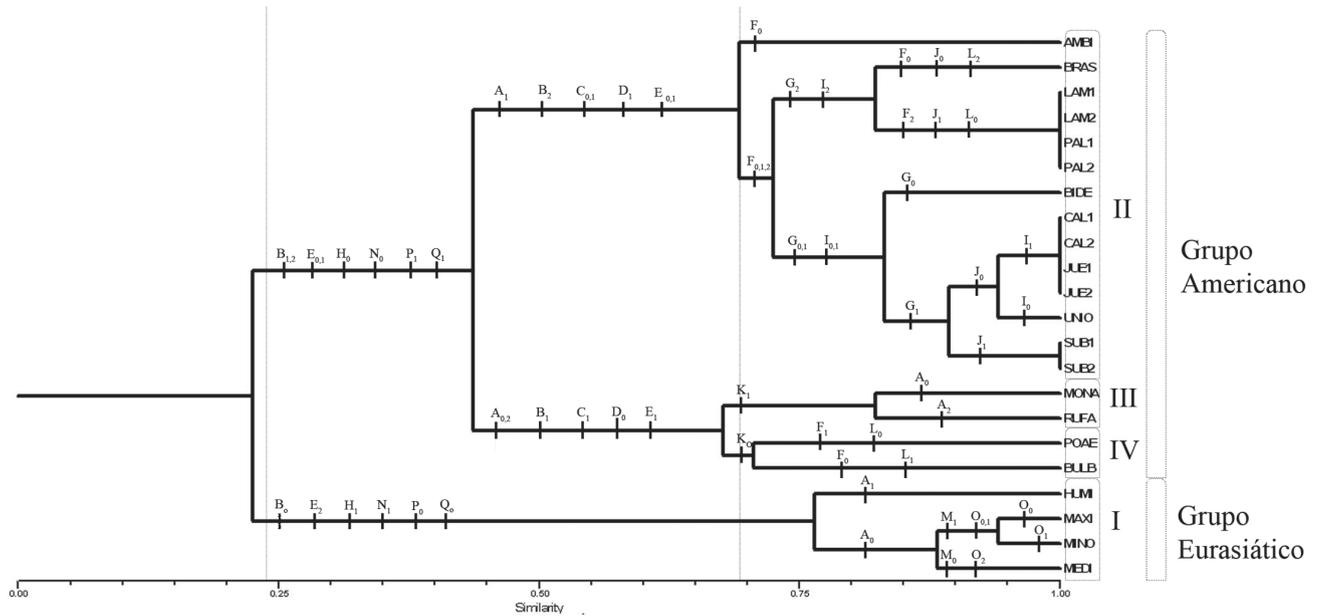


Figura 40. Fenograma de agrupamento através de UPGMA para 21 táxons de *Briza* L. e um de *Erianthecium* Parodi, baseado em 17 caracteres da face abaxial da epiderme e seção transversal da lâmina foliar. I, II, III, IV: grupos estáveis. Os acrônimos dos táxons estão especificados na Tab. 1. As letras e números correspondem aos caracteres e estados da Tab. 4.

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 utilizaram dados moleculares, ressaltando não haver suporte para a aceitação de *Briza s.l.* 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 *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 subgrupos estáveis com 69% de similaridade (Fig. 40), contrastando com os resultados de Essi *et al.* (2008), onde não se formaram grupos definidos, devido à existência de importantes politomias nos cladogramas obtidos. Porém, os três subgrupos das 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* não apresentam distinção quanto à anatomia foliar, não apoiando nenhuma proposição de categoria infra-específica que possa ser feita com base nesse caráter. Esses dois táxons são morfologicamente bem distintos de *B. paleapilifera* e *B. aff. paleapilifera*, porém não foi possível distinguí-los com base em caracteres da anatomia foliar, como evidenciado no fenograma (Fig. 40).

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

Briza subaristata exibe grande variação morfológica, principalmente relacionada às dimensões da espigueta, caráter utilizado por alguns autores para separar duas variedades (Rosengurt *et al.* 1968), *B. subaristata* var. *interrupta*, com lemas de até 3 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 *B. aff. juergensii* não se distinguem quanto à anatomia foliar, em contraposição às diferenças morfológicas relacionadas à espigueta referidas por Longhi-Wagner (1987) e Matthei (1975), ou seja, lemas mais largos, na primeira espécie. Embora Essi (2007), com base em dados morfológicos, tenha proposto *B. aff. juergensii* como uma nova variedade, os caracteres anatômicos aqui analisados não respaldam essa separação. *Briza juergensii* e *B. aff. juergensii* também não se separam de *B. calotheca* pela anatomia foliar. Estes táxons são bem semelhantes morfolologicamente, 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) relatou 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 adaptações anatômicas foliares relacionadas a 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 *et al.* (2008). Da mesma forma, *B. bidentata*, considerada como pertencente ao gênero *Rhombolytrum* por Matthei (1975), compartilha várias características com as demais espécies do grupo II.

O grupo IV é formado apenas por duas espécies morfológicamente distintas e aceitas como gêneros diferentes, *Briza poaeomorpha* e *Erianthecium bulbosum* por Longhi-Wagner (1987). Esta última é facilmente distinta vegetativamente, de qualquer outra espécie do Complexo *Briza*, pelo 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. Quanto à anatomia foliar aqui discutida, as duas espécies do grupo IV assemelham-se, e separam-se apenas pela presença de tricomas longos nas duas faces da epiderme de *E. bulbosum*, corroborando a proposta de Essi *et al.* (2008).

Os resultados obtidos permitem distinguir as espécies eurasiáticas das americanas. Porém, quanto ao grupo das americanas, os três agrupamentos obtidos não correspondem a nenhuma proposta anterior de organização dos mesmos em categorias taxonômicas, genéricas ou infragenéricas. Reforçam a aceitação de *Briza s. str.*, incluindo apenas as espécies eurasiáticas. Por sua vez, os resultados sugerem a inclusão, no grupo das americanas, de *Erianthecium bulbosum* bem como de *B. brasiliensis* e *B. bidentata*, as duas últimas excluídas por Matthei (1975) do Complexo.

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, sendo suborbiculares ou bilobados/polilobados nas demais espécies. Com relação às características anatômicas da lâmina foliar em secção transversal, destacam-se, na delimitação dos dois grupos, menor 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.

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. paleopilifera* e *B. subaristata*, a anatomia foliar destes

não apresentou variação que sustente a aceitação de categorias infra-específicas.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de mestrado concedida à Carla M.G. de Pelegrin e pela bolsa de Produtividade em Pesquisa concedida a Hilda M. Longhi-Wagner; à Camila C. Both, pelo auxílio nas interpretações estatísticas; aos Professores Jorge E.A. Mariath, Tatiana de S. Teixeira-Chies e Sílvia R. Machado, pela análise da dissertação e valiosas sugestões.

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. & Lefkovich, 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. & Lefkovich, 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. Appezzato da Glória; S.M. Carmello-Guerreiro (eds.). *Anatomia vegetal*. Viçosa, Editora da Universidade Federal de 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**: 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**: 335 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**: 395-402.
- Cai, L.B.; Zhang, T.L. & Hsiao, A.I. 2003. The circumscription and concept of *Hordeum* (Poaceae) based on some leaf epidermal characteristics. *Israel Journal of Plant Sciences* **51**: 315-320.
- Carolin, R.C.; Jacobs, W.L. & Veski, M. 1973. The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae. *Botanical Journal of Linnean Society* **66**: 259-275.
- Church, G.L. 1949. A cytotoxic 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*. London, Her Majesty's Stationery office.
- Cutter, E.G. 1987. *Anatomia Vegetal: parte II. Órgãos: experimentos e interpretação*. São Paulo, Roca.
- Decker, H.F. 1964. An anatomic-systematic study of the classical tribe Festucaceae (Gramineae). *American Journal of Botany* **51**: 453-463.
- Duval-Jouve, M.J. 1875. Histotaxie des feuilles de graminées. *Annales des Sciences Naturelles 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**: 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**: 641-671.
- Ellis, R.P. 1987. A review of comparative leaf blade anatomy in the systematics of the Poaceae: the past twenty-five years. Pp. 3-10. In: T.R. Soderstrom; K.W. Hilu; C.S. Campbell & M.E. Barkworth (eds.). *Grass Systematics and Evolution*. Washington, Smithsonian Institution Press.

- 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**: 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.; Longhi-Wagner, H.M. & Souza-Chies, T.T. 2008. Phylogenetic analysis of the *Briza* Complex (Poaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution** **47**: 1018-1029.
- Fahn, A. & Cutler, D.F. 1992. **Xerophytes. Enciclopedia of plant taxonomy**. Berlin, Gebruder Borntraeger.
- 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**: 32-57.
- Fisher, B.S. 1939. A contribution to the leaf anatomy of Natal grasses. Series I: *Chloris* Sw. and *Eustachys* 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.
- GPWG (Grass Phylogeny Working Group). 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden** **88**: 373-457.
- Guevara, L.I. & Ramia, M. 2007. Anatomía foliar de *Panicum* L., sección *Parvifolia* (Poaceae, Paniceae) en Venezuela. **Rodriguésia** **58**: 073-083.
- Holmgren, P.K. & Holmgren, N.H. 1998. **Index Herbariorum on the Internet**. Disponível em <http://scweb.nybg.org/science2/IndexHerbariorum.asp> (Acesso em 13/11/2007).
- Johansen, D.A. 1940. **Plant Microtechnique**. New York, Mac Graw-Hill Book Company.
- Kesler, T.R.; Anderson, L.C. & Hermann, S.M. 2003. A taxonomic reevaluation of *Aristida stricta* (Poaceae) using anatomy and morphology. **Southeastern Naturalist** **2**: 1-10.
- 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.
- Lohaus, K. 1905. Der anatomische Bau der Laubblätter de Festuceen und dessen Bedeutung für die Systematik. **Bibliotheca Botanica** **13**: 1-114.
- Longhi-Wagner, H.M. 1987. Gramineae: Tribo Poaeae. 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**: 171-187.
- Ma, H.Y.; Peng, H. & 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**: 401-414.
- Madella, M.; Alexandre, A. & Ball, T. 2005. International code for phytolith nomenclature 1.0. **Annals of Botany** **96**: 253-260.
- Matthei, O. 1975. Der *Briza*-Komplex in Südamerika: *Briza*, *Calochea*, *Chascolytrum*, *Poidium* (Gramineae) - eine revision. **Willdenowia** **8**: 1-168.
- 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**. Oxford, Clarendon Press.
- Nicora, E.G. & Rúgolo de Agrasar, Z.E. 1981. Los géneros sudamericanos afines a *Briza* L. (Gramineae). **Darwiniana** **23**: 279-309.
- Palmer, P.G. & Tucker, A.E. 1981. **A scanning electron microscopy survey of the epidermis of East African grasses I**. Washington, Smithsonian Institution Press.
- 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.
- Pillar, V.P. 1999. How sharp are classifications. **Ecology** **80**: 2508-2516.
- Pillar, V.P. 2001. **MULTIV: Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling. Software** (free distribution version MULTIV Minor). Disponível em <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br> (Acesso em 25/07/2007).
- 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. 1936. La systematique des Graminées. **Annales des Sciences Natureles Series Botanica** **10**: 165-258.
- Prychid, C.J.; Rudall, P.J. & Gregory, M. 2004. Systematics and biology of silica bodies in monocotyledons. **Botanical Review** **69**: 377-440.
- Reimer, E. & Cota-Sánchez, J.H. 2007. A SEM survey of the leaf anatomy epidermis in Danthonioid grasses (Poaceae-Danthonioideae). **Systematic Botany** **32**: 60-70.
- Rohlf, F.J. 2000. **NTSYS 2.1: Numerical Taxonomic and Multivariate Analysis System**. Exeter Software.
- Rosengurt, 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.
- Rosengurt, B. & Arrillaga de Maffei, B.R. 1979. *Lombardochloa*, nuevo género de Gramineae. **Anales de la Facultad de Química de Montevideo** **9**: 255-268.
- 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**. New York, The Iowa State College Press.
- 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.
- 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**: 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.
- 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**: 907-922.
- Watson, L. & Johnston, C.R. 1978. Taxonomic variation in stomatal insertion among grasses leaves. **Australian Journal of Botany** **26**: 235-238.
- 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**. Disponível em <http://delta-intkey.com> (Acesso em 12/08/2007).
- 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.