

Anatomia foliar das espécies de *Panicum* L. subg. *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) ocorrentes no Brasil¹

Adriana Guglieri², Hilda Maria Longhi-Wagner³ & Fernando O. Zuloaga⁴

¹ Parte da tese de doutorado da primeira autora, no Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

²Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS), Departamento de Biologia (DBI), Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Caixa Postal 549, CEP 79070-900, Campo Grande, MS, Brasil.

adrianaguglieri@ig.com.br

³Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Departamento de Botânica. Av. Bento Gonçalves, 9500, Bloco IV, Prédio 43433, Sala 214, CEP 91570-950, Porto Alegre, RS, Brasil.

⁴Instituto de Botânica Darwinion. Casilla de Correo 22, B1642HYD, San Isidro, Buenos Aires, Argentina.

Recebido em 24.IV.2006. Aceito em 23.IX.2008.

RESUMO – Foi analisada a anatomia foliar das 30 espécies de *Panicum* L. subg. *Panicum* ocorrentes no Brasil, visando fornecer caracteres diagnósticos para auxiliar na sua identificação. Seções transversais da lâmina foliar foram obtidas com o uso de micrótomo, coradas com Azul de Toluidina, observadas em microscópio óptico Olympus CH30 e fotografadas por câmera Olympus PM-C35B. Os caracteres mais relevantes são: presença e grau de profundidade de sulcos na face adaxial da epiderme; presença e localização de papilas nas células epidérmicas; presença e tipo de colunas de células parenquimáticas aclorofiladas no mesofilo; tamanho relativo das células da bainha parenquimática dos feixes vasculares de segunda ordem, e, quando não uniforme, a forma de sua célula adaxial. Os resultados mostraram que os caracteres de anatomia foliar são mais úteis para a delimitação das seções de *Panicum* subg. *Panicum*, embora também diferenciem algumas das espécies estudadas.

Palavras-chave: Poaceae, Gramineae, *Panicum*, anatomia foliar, taxonomia.

ABSTRACT – Leaf anatomy of the species of *Panicum* L. subg. *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) from Brazil. An analysis of the leaf anatomy of the thirty species of *Panicum* L. subg. *Panicum* occurring in Brazil was performed, aiming to find useful characters for their identification. Midblade transverse sections were conducted using a microtome and dyed with Blue Toluidine. Transverse sections were viewed with an Olympus CH30 microscope and photographs were taken using an Olympus PM-C35B camera. The anatomical characters with higher taxonomic value are: presence and depth of furrows on adaxial surface of the epidermis; presence and distribution of papillae on epidermal cells; presence and type of columns of colorless cells in the mesophyll; and relative size of bundle sheath's parenchymatic cells on second order bundles, and if the size is not uniform, the shape of their adaxial cells. The results indicated that leaf anatomy characters are more useful for the delimitation of the sections of *Panicum* subg. *Panicum*, although differentiating some of the studied species.

Key words: Poaceae, Gramineae, *Panicum*, leaf anatomy, taxonomy.

INTRODUÇÃO

Em obras agrostológicas mais antigas, o gênero *Panicum* L. incluía um grande número de espécies. Ao longo do tempo, estudos mais detalhados, com a utilização de diferentes abordagens, levaram ao desmembramento do mesmo, com a elevação de alguns subgêneros anteriormente propostos a categorias de gêneros, ou com a transferência de espécies para outros gêneros da tribo Paniceae. A estrutura anatômica foliar e o tipo de metabolismo fotossintético colaboraram grandemente na redução

da circunscrição do gênero *Panicum*, associados a outros caracteres morfológicos.

A heterogeneidade anatômica e fisiológica em *Panicum* foi salientada por Hatch *et al.* (1971) e Smith & Brown (1973), entre outros. Brown & Smith (1972) sugeriram que todas as espécies não Kranz deveriam ser removidas de *Panicum*. Realmente, esta heterogeneidade foi um dos motivos que levaram ao desmembramento do gênero, como já referido.

Brown (1977) considerou o gênero *Panicum* s.l., incluindo espécies C₃ e C₄, com os subtipos fotossintéticos NAD-enzima málica (NAD-ME),

NADP-enzima málica (NADP-ME) e fosfoenolpiruvato carboxiquinase (PEP-CK). No mesmo trabalho, descreveu, para as gramíneas, os subtipos anatômicos PS (“parenchyma sheath”), MS (“mestome sheath”) e DS (“double sheath”). O autor mencionou que as espécies de *Panicum* subg. *Panicum* são, em sua maioria, C₄ NAD-ME, tipo PS, e acrescentou que as espécies PEP-CK mereciam estudos adicionais para analisar os limites sistemáticos entre *Panicum*, *Brachiaria* (Trin.) Griseb. e *Urochloa* P. Beauv., uma vez que estes dois últimos gêneros incluem espécies PEP-CK. Realmente, as espécies de *Panicum* PEP-CK (*Panicum* subg. *Megathyrsus*) foram posteriormente transferidas para *Urochloa* e, mais recentemente, *Panicum* subg. *Megathyrsus* foi elevado a gênero por Simon & Jacobs (2003), incluindo *P. maximum*.

Deste modo, as espécies dos antigos subgêneros *Megathyrsus* Pilg. (Simon & Jacobs, 2003) e *Steinchisma* Raf. (Zuloaga *et al.*, 1998; Zuloaga & Morrone, 2003), dos tipos C₄ PEP-CK e C₃/C₄ (intermediário entre os dois tipos), respectivamente, são aceitas em gêneros independentes, assim como as espécies C₃, anteriormente incluídas no subgênero *Dichanthelium* Hitchc. & Chase (Gould, 1974; Aliscioni *et al.*, 2003; Zuloaga & Morrone, 2003).

De acordo com a circunscrição atualmente aceita, o gênero *Panicum* comprehende cerca de 400 espécies pantropicais, algumas das quais se estendem até as regiões subtropicais e temperadas (Aliscioni *et al.*, 2003). Por sua vez, *Panicum* subg. *Panicum* inclui cerca de 100 espécies, das quais aproximadamente 50 são americanas (Aliscioni *et al.*, 2003) e estão distribuídas desde o Canadá até a Argentina e o

Uruguai, com ocorrência confirmada em alguns países da Europa e Ásia, e por toda África e Oceania (Häfliger & Scholz, 1980). Ocorrem em ambientes variados, em áreas de cerrado e de caatinga, campos rupestres, campos secos a úmidos, banhados, margens de arroios e rios, restingas e dunas costeiras.

Considerando a importância dos caracteres de anatomia foliar na taxonomia de gramíneas, este trabalho tem por objetivo avaliar a utilização dos mesmos como auxiliares na identificação das espécies de *Panicum* subg. *Panicum* ocorrentes no Brasil, e na análise da circunscrição das mesmas, bem como das seções propostas para o subgênero em estudo.

É aceita a circunscrição de *Panicum* subg. *Panicum* proposta por Aliscioni *et al.* (2003), com as seções *Panicum*, *Rudgeana* (Hitchc.) Zuloaga, *Dichotomiflora* (Hitchc.) Honda, *Urvilleana* (Hitchc.) Pilg. e *Virgata* Nees. Convém salientar que Aliscioni *et al.* (2003) mantiveram as três últimas seções no subgênero, embora considerando que as mesmas não são monofiléticas.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram estudadas 27 espécies representantes das cinco seções de *Panicum* subg. *Panicum*, e três espécies deste subgênero sem seção definida. Foram selecionados dois espécimes (sempre que havia material suficiente) de diferentes locais e ambientes. No caso de espécies com maior variabilidade morfológica e amplitude ecológica, foram selecionados três exemplares. Os dados de coleta destes exemplares estão apresentados na Quadro 1.

QUADRO 1 – Material utilizado na análise da anatomia foliar das espécies de *Panicum* subg. *Panicum*.

Táxons	Coletor(es)/Herbários	Local de coleta/ambiente
<i>Panicum</i> subg. <i>Panicum</i> sect. <i>Dichotomiflora</i>		
<i>P. aquaticum</i> Poir.	J.M.L. Gomes 1504 (ICN) A. Guglieri <i>et al.</i> 242 (ICN) A. Guglieri <i>et al.</i> 232 (ICN)	Brasil, Espírito Santo, Vitória / restinga Brasil, Paraná, Guaratuba / campo Brasil, Santa Catarina, São Bento do Sul / banhado
<i>P. dichotomiflorum</i> Michx.	A. Guglieri <i>et al.</i> 144 (ICN) A. Guglieri & R. Lerina 3 (ICN)	Brasil, Rio Grande do Sul, Vale do Sol / campo úmido Brasil, Rio Grande do Sul, São Lourenço do Sul / margem de lagoa
<i>P. elephantipes</i> Trin.	A. Guglieri 189 (ICN) M. Perazzolo s.n. (HURG 795)	Brasil, Rio Grande do Sul, Porto Alegre / margem de lagoa Brasil, Rio Grande do Sul, Pelotas / margem de arroio
<i>P. gouinii</i> E. Fourn.	G. Hatschbach 46653 (MBM) A. Pilz 327 (ICN) A. Guglieri <i>et al.</i> 198 (ICN)	Brasil, Santa Catarina, Camboriú / restinga Brasil, Rio Grande do Sul, Pelotas / banhado Brasil, Rio Grande do Sul, São Lourenço / margem de lagoa

(Continua)

QUADRO 1 (cont.)

Táxons	Coletor(es)/Herbários	Local de coleta/ambiente
<i>P. pedersenii</i> Zuloaga	A.Kappel s.n. (RSPF 3914) O. Bueno 1594 (ICN)	Brasil, Rio Grande do Sul, Eldorado do Sul / - Brasil, Rio Grande do Sul, Porto Alegre / -
<i>P. repens</i> L.	G.A. Black 56-18910 (UB) sem coletor (IAC 23764)	Brasil, Pará, Belém / - Brasil, São Paulo, Campinas / -
<i>P. subg. Panicum</i> sect. <i>Panicum</i>		
<i>P. aquarum</i> Zuloaga & Morrone	R. Ortiz & M. Ramia 2767 (MO)	Venezuela, Guárico, Mercedes / -
<i>P. bergii</i> Arechav.	A. Guglieri <i>et al.</i> 203 (ICN) A. Guglieri 212 (ICN) I. Boldrini & S.C. Boechat 310 (ICN)	Brasil, Rio Grande do Sul, Dom Pedrito / campo úmido Brasil, Rio Grande do Sul, Panambi / margem de estrada, solo seco Brasil, Rio Grande do Sul, Quarai / -
<i>P. chaseae</i> Roseng., Arril & Izag.	A. Guglieri 121 (ICN) J.F.M. Valls 2112 (ICN)	Brasil, Rio Grande do Sul, Porto Alegre / campo Brasil, Rio Grande do Sul, Eldorado do Sul / campo
<i>P. ephemerooides</i> Zuloaga & Morrone	J.F.M. Valls & W.L. Werneck 9867 (CEN)	Brasil, Goiás, Jataí / campo úmido
<i>P. exiguum</i> Mez	A. Chase 11071 (SI) J.F.M. Valls <i>et al.</i> 8379 (ICN)	Brasil, Mato Grosso do Sul, Corumbá / - Brasil, Maranhão, Carolina / cerrado
<i>P. hirsutum</i> Sw.	G. Davidse <i>et al.</i> s.n. (MO 2942082)	Venezuela, Zulia, Perijá / -
<i>P. magnispicula</i> Zuloaga, Morrone & Valls	J.F.M. Valls <i>et al.</i> 11521 (CEN)	Brasil, Santa Catarina, Água Doce /campo pedregoso
<i>P. miliaceum</i> L.	A.G. Ferreira 370 (ICN) J.F. Macedo 4066 (PAMG)	Brasil, Rio Grande do Sul, Porto Alegre / - Brasil, Minas Gerais, Belo Horizonte / beira de caminhos
<i>P. mucronulatum</i> Mez	G. Pinto 306 (IAN) P.H. Davis & D. Andrade-Lima 61068 (IBGE)	Brasil, Bahia, Cruz das Almas / encosta argilosa Brasil, Pernambuco, Recife / -
<i>P. peladoense</i> Henrard	A. Guglieri & R.C. de Oliveira 314 (ICN) A. Guglieri 188 (ICN)	Brasil, Distrito Federal, Brasília / campo-cerrado
<i>P. quadriglume</i> (Döll) Hitchc.	J.R. Swallen 9365 (PEL) A. Chase 11560 (SI)	Brasil, Rio Grande do Sul, Porto Alegre / campo
<i>P. stramineum</i> Hitchc. & Chase	G. Hatschbach 23576 (ICN) A. Allem <i>et al.</i> 2145 (IBGE)	Brasil, Mato Grosso, Bataguá / cerrado Brasil, Mato Grosso do Sul, Miranda / margem de estrada
<i>Panicum</i> subg. <i>Panicum</i> sect. <i>Rudgeana</i>		
<i>P. campestre</i> Nees ex Trin.	A. Guglieri 325 (ICN) A. Guglieri & R.C. de Oliveira 310 (ICN)	Brasil, Distrito Federal, Brasília / cerrado Brasil, Goiás, Alto Paraíso / campo úmido
<i>P. cayennense</i> Lam.	A. Chase 10737 (RB) G. Hatschbach 58947 (ICN)	Brasil, Mato Grosso do Sul, Três Lagoas / - Brasil, Mato Grosso do Sul, Aquidauana / cerrado
<i>P. cervicatum</i> Chase	A. Guglieri <i>et al.</i> 285 (ICN) A. Guglieri <i>et al.</i> 296 (ICN)	Brasil, Minas Gerais, Lagoa Santa / cerrado Brasil, Minas Gerais, São José do Rio Preto / cerrado
<i>P. ligulare</i> Nees ex Trin.	H.S. Irwin 14904 (UB) A. Guglieri & R.C. de Oliveira 306 (ICN)	Brasil, Bahia, Barreiras / cerrado Brasil, Goiás, Niquelândia / cerrado
<i>P. rudgei</i> Roem. & Schult.	F.O. Zuloaga <i>et al.</i> 2464 (SI) J.F.M. Valls 1214 (ICN)	Brasil, Bahia, Maraú / - Brasil, Rondônia, Porto Velho / -

(Continua)

QUADRO 1 (cont.)

Táxons	Coletor(es)/Herbários	Local de coleta/ambiente
<i>P. subg. Panicum sect. Urvilleana</i>		
<i>P. racemosum</i> (P. Beauv.) Spreng.	A. Guglieri 98 (ICN) M.L. Souza & A. Bresolin 130 (ICN)	Brasil, Rio Grande do Sul, Rio Grande / dunas litorâneas Brasil, Santa Catarina, Florianópolis / dunas litorâneas
<i>P. subg. Panicum sect. Virgata</i>		
<i>P. altum</i> Hitchc. & Chase	J.F.M. Valls <i>et al.</i> 8433 (CEN)	Brasil, Maranhão, Loreto / cerrado
<i>P. glabripes</i> Döll	Irmão Gilberto M7 (ICN) J. Dutra 632 (ICN)	Brasil, Rio Grande do Sul, Pelotas / - Brasil, Rio Grande do Sul, São Leopoldo / -
<i>P. tricholaenoides</i> Steud.	D.A. Carvalho <i>et al.</i> s.n. (ESAL 13596) A. Guglieri <i>et al.</i> 238 (ICN)	Brasil, Minas Gerais, Perdões / margem de rio Brasil, Paraná, São José dos Pinhais / margem de banhado
Espécies sem seção definida		
<i>P. complanatum</i> Guglieri, Longhi-Wagner & Zuloaga	A. Guglieri <i>et al.</i> 283 (ICN)	Brasil, Minas Gerais, Brumadinho / campo rupestre
<i>P. mystasipum</i> Zuloaga & Morrone	H.L. César 385 (IBGE) M.A. da Silva & E.C. Lopes 923 (IBGE)	Brasil, Distrito Federal, Brasília / campo sujo Brasil, Distrito Federal, Brasília / cerrado queimado
<i>P. olyroides</i> Kunth	A. Guglieri & R.C. de Oliveira 318 (ICN) A. Guglieri <i>et al.</i> 284 (ICN) A. Guglieri <i>et al.</i> 216 (ICN)	Brasil, Distrito Federal, Brasília / campo sujo Brasil, Minas Gerais, Lagoa Santa / cerrado Brasil, Rio Grande do Sul, Carazinho / campo pedregoso

Para a análise da anatomia foliar, em seção transversal, foi utilizada a porção mediana da segunda lâmina foliar abaixo da inflorescência. Parte do material utilizado foi obtido a partir de coletas em seu ambiente natural, sendo a lâmina foliar inteira, ou a porção mediana da mesma, conservada em álcool 70%. Também foi utilizado material de herbário reidratado com agente humectante (água destilada, etanol, glicerina e detergente neutro), conforme procedimento usual no Laboratório de Anatomia do Departamento de Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Para a reidratação, a porção mediana da lâmina foliar foi cortada em três partes de comprimento aproximado. As três seções foram mergulhadas no agente humectante em placas de Petry, e mantidas na estufa a 38,5°C, sendo retiradas em três datas diferentes, a fim de testar o tempo ideal de exposição do material, visando a uma melhor reidratação. Os materiais reidratados foram conservados em álcool 70%, e assim mantidos até o momento do corte.

As lâminas foliares dos espécimes selecionados para estudo foram emblocadas em historesina, seccionadas com o auxílio de um micrótomo, e coradas com

Azul de Toluidina. Os cortes transversais foram analisados em microscópio óptico Olympus CH30 e fotografados com câmera fotográfica Olympus PM-C35B acoplada ao microscópio Olympus BX41. Os esquemas foram montados a partir do programa Adobe Illustrator 8.0. A terminologia usada seguiu Ellis (1976).

RESULTADOS

O gênero *Panicum* distingue-se dos demais gêneros da tribo Paniceae principalmente por apresentar espiguetas com ambas as glumas desenvolvidas, sendo a inferior mais curta e a superior de comprimento subigual ou igual aos antécios. As espécies de *Panicum* subg. *Panicum* apresentam sempre panícula laxa a contraída, com espiguetas dispostas irregularmente ao longo de todos os ramos, e gluma superior da espigueta (5-)7-11(13-15)-nervada. As lâminas foliares variam de lineares a linear-lanceoladas, não apresentam pseudopecíolo, são planas ou involutas, glabras ou com indumento variado.

A distribuição dos caracteres mencionados a seguir, nas diferentes espécies estudadas, pode ser observada nas Tabelas 1 a 4.

TABELA 1 – Caracteres da anatomia foliar de importância taxonómica em *Panicum* subg. *Panicum* sect. *Dichotomiflora*.

	<i>P. aquaticum</i>	<i>P. dichotomiflorum</i>	<i>P. elephantipes</i>	<i>P. goniinii</i>	<i>P. pedersenii</i>	<i>P. repens</i>
1. Cloroplastos na bainha Kranz	centrífugos	centrífugos	centrífugos	centrífugos	centrífugos	centrífugos
2. Sulcos na face adaxial da epiderme	superficiais	superficiais	superficiais ou ausentes	superficiais	superficiais	superficiais
3. Quilha	não definida	não definida	não definida	não definida	não definida	não definida
4. Papilas na epiderme	presentes em ambas as faces incompletas	presentes na face adaxial incompletas	presentes em ambas as faces ausentes	presentes na face adaxial incompletas ou ausentes	presentes na face adaxial incompletas	presentes na face adaxial incompletas
5. Columnas de células aclorofiladas no mesófilo						
6. Parênquima aclorofiliado na região da nervura central	ausente	presente (1 camada células) ou ausente	ausente	ausente	presente (2 camadas células) ou ausente	ausente
7. Cordão de fibras esclerenquimáticas no feixe vascular da região da nervura central	presente em ambas as faces da epiderme	presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente em ambas as faces da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme
8. Cordão de fibras esclerenquimáticas nos feixes vasculares de primeira ordem	presente em ambas as faces da epiderme	presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente em ambas as faces da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme
9. Cordão de fibras esclerenquimáticas nos feixes vasculares de segunda ordem	presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme
10. Extensão de bainha esclerenquimática no feixe vascular da região da nervura central	ausente	ausente	ausente	ausente ou presente em ambas as faces da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme
11. Extensão de bainha parenquimática nos feixes vasculares de primeira ordem	ausente	ausente	ausente	ausente ou presente em ambas as faces da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme
12. Número de células da bainha Kranz no feixe vascular da região da nervura central	13	12-14	12-14	15-16	(10-13)-15	12-14
13. Extensão de bainha parenquimática						
14. Número de células da bainha Kranz no feixe vascular da região da nervura central						
15. Número de células da bainha Kranz nos feixes vasculares de primeira ordem	11-14	(9-10)-12	10-14	(10-12)-15	12-15	11-12
16. Número de células da bainha Kranz nos feixes vasculares de segunda ordem	6-9	(5)-6-7	6-10	6-8	(6)-8-10	6-8
17. Tamanho relativo das células da bainha Kranz dos feixes vasculares de segunda ordem e forma da célula adaxial maior						
18. Número de células do mesófilo entre os feixes vasculares	2-3	2-3	(2)-3	3-4	3	2-3

TABELA 2 – Caracteres da anatomia foliar de importância taxonômica em *Panicum* subg. *Panicum* sect. *Panicum*.

	<i>P. aquarum</i>	<i>P. bergii</i>	<i>P. chaseae</i>	<i>P. ephemeroides</i>	<i>P. exiguum</i>	<i>P. hirsutum</i>
1. Cloroplastos na bainha Kranz	centrípetos	centrípetos	centrípetos	centrípetos	centrípetos	centrípetos
2. Sulcos na face adaxial da epiderme	profundos	superficiais	superficiais	profundos	ausentes	superficiais
3. Quilha	definida	não definida	não definida	não definida	não definida	definida
4. Papilas na epiderme	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes
5. Colunas de células aclorofiladas no mesofilo	ausentes	ausentes	ausentes	completas (1 fileira células)	ausentes	ausentes
6. Parénquima aclorofilado na região da nervura central	presente (6-8 camadas células)	ausente ou presente (2 camadas células)	ausente ou presente (1 camada células)	ausente	ausente	ausente (3 camadas células)
7. Cordão de fibras esclerênquimáticas no feixe vascular da região da nervura central	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme
8. Cordão de fibras esclerênquimáticas nos feixes vasculares de primeira ordem	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme
9. Cordão de fibras esclerênquimáticas nos feixes vasculares de segunda ordem	presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme
10. Extensão de bainha esclerênquimática no feixe vascular da região da nervura central	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme
11. Extensão de bainha esclerênquimática nos feixes vasculares de primeira ordem	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme
12. Extensão de bainha esclerênquimática nos feixes vasculares de segunda ordem	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
13. Extensão de bainha parenquimática	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
14. Número de células da bainha Kranz no feixe vascular da região da nervura central	9	14-16	10-14	14-16	12-15	14
15. Número de células da bainha Kranz nos feixes vasculares de primeira ordem	11-13	12-16	10-16	10-14	10-12	12-16
16. Número de células da bainha Kranz nos feixes vasculares de segunda ordem	6-10	6-11	6-12	6-9	5-9	6-10
17. Tamanho relativo das células da bainha Kranz dos feixes vasculares de segunda ordem e forma da célula adaxial maior	uniforme	não uniforme; célula adaxial oval ou elíptica	não uniforme; célula adaxial oval	uniforme	uniforme	uniforme
18. Número de células do mesófilo entre os feixes vasculares	2-3	2-3	(2)3	3-4	3	2-3

(continua)

TABELA 2 (cont.)

	<i>P. marginispicula</i>	<i>P. miliaceum</i>	<i>P. mucronatum</i>	<i>P. peltoidense</i>	<i>P. quadrifolium</i>	<i>P. stramineum</i>
1. Cloroplastos na bainha Kranz	centrípetos superficiais	centrípetos ausente	centrípetos profundos	centrípetos ausentes	centrípetos superficiais ou ausentes	centrípetos superficiais
2. Sulcos na face adaxial da epiderme					não definida	não definida
3. Quilha	não definida	definida	definida	ausentes	ausentes	ausentes
4. Papilas na epiderme	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes
5. Columnas de células aclorofiladas no mesofilo	completas (1-3 fileiras de células)	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes
6. Parenquima aclorofilado na região da nervura central	ausente	presente (3 camadas células)	presente (3-4 camadas células)	ausente	ausente	presente (3 camadas células)
7. Cordão de fibras esclerenquimáticas no feixe vascular da região da nervura central	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme	presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme
8. Cordão de fibras esclerenquimáticas nos feixes vasculares de primeira ordem	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme
9. Cordão de fibras esclerenquimáticas nos feixes vasculares de segunda ordem	presente em ambas as faces da epiderme	ausente ou presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme
10. Extensão de bainha esclerenquimática no feixe vascular da região da nervura central	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente	ausente	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme
11. Extensão de bainha esclerenquimática nos feixes vasculares de primeira ordem	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente	ausente	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme
12. Extensão de bainha esclerenquimática nos feixes vasculares de segunda ordem	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
13. Extensão de bainha parenquimática	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
14. Número de células da bainha Kranz no feixe vascular da região da nervura central	11	14-16	7-8	12-15	15-16	12-14
15. Número de células da bainha Kranz nos feixes vasculares de primeira ordem	11-13	14-16	12-14	11-14	(11-13)-15	10-12
16. Número de células da bainha Kranz nos feixes vasculares de segunda ordem	9-11	7-9	6-8	6-8	6-10	6-7
17. Tamanho relativo das células da bainha Kranz dos feixes vasculares de segunda ordem e forma da célula adaxial maior	uniforme	uniforme	uniforme	uniforme	uniforme	uniforme
18. Número de células do mesofilo entre os feixes vasculares	5-6	3	2-3	(2)3	3-4	2-3

TABELA 3 – Caracteres da anatomia foliar de importância taxonômica em *Panicum* subg. *Rudgeana* e *Urvilleana*.

	<i>P. cayennense</i>	<i>P. cervicatum</i>	<i>P. ligulare</i>	<i>P. rudgei</i>	<i>P. subg. Panicum sect. Urvilleana</i>	<i>P. subg. Panicum sect. Rudgeana</i>	<i>P. tracemosum</i>
1. Cloroplastos na bainha Kranz	centrípetos	centrípetos	centrípetos	centrípetos	centrípetos	centrípetos	centrípetos
2. Sulcos na face adaxial da epiderme	superficiais	superficiais	superficiais	superficiais	profundos	não definida	profundos
3. Quilha	definida ou não	não definida	não definida	definida ou não	ausentes	ausentes	não definida
4. Papilas na epiderme	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes
5. Colunas de células aclorofilitadas no mesófilo	completas (1-2 fileiras de células)	completas (2-3 fileiras de células)	completas [1-2(3) fileiras de células]	completas [1-2(3) fileiras de células]	completas (1-3 fileiras de células)	completas (1-3 fileiras de células)	completas (1-3 fileiras de células)
6. Parênquima aclorofilitado na região da nervura central	ausente ou presente (2-3 camadas células)	ausente	ausente ou presente (3-4 camadas células)	ausente ou presente (2 camadas células)	ausente ou presente (2 camadas células)	ausente ou presente (2 camadas células)	ausente
7. Cordão de fibras esclerenquimáticas no feixe vascular da região da nervura central	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente	ausente ou presente na face adaxial;	ausente ou presente na face adaxial;	ausente ou presente na face adaxial;	ausente
8. Cordão de fibras esclerenquimáticas nos feixes vasculares de primeira ordem	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente em ambas as faces da epiderme	ausente ou presente na face adaxial;	ausente ou presente na face adaxial;	ausente ou presente na face adaxial;	ausente
9. Cordão de fibras esclerenquimáticas nos feixes vasculares de segunda ordem	presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme	ausente ou presente em ambas as faces da epiderme	ausente ou presente em ambas as faces da epiderme	ausente ou presente em ambas as faces da epiderme	ausente
10. Extensão de bainha esclerenquimática no feixe vascular da região da nervura central	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial;	ausente na face adaxial;	ausente na face adaxial;	ausente em ambas as faces da epiderme	ausente
11. Extensão de bainha esclerenquimática nos feixes vasculares de primeira ordem	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial;	ausente na face abaxial	ausente em ambas as faces da epiderme	ausente
12. Extensão de bainha esclerenquimática nos feixes vasculares de segunda ordem	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
13. Extensão de bainha parenquimática	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
14. Número de células da bainha Kranz no feixe vascular da região da nervura central	17-18	15-16	16	17	17	17-22	14-22
15. Número de células da bainha Kranz nos feixes vasculares de primeira ordem	15-19	(11-)14-17	16-20	16-19	14-19(20)	13-19	
16. Número de células da bainha Kranz nos feixes vasculares de segunda ordem	9-13	7-10(-13)	11-15	8-12	8-16	9-19	
17. Tamanho relativo das células da bainha Kranz dos feixes vasculares de segunda ordem e forma da célula adaxial maior	uniforme	uniforme	uniforme	uniforme	uniforme	uniforme	
18. Número de células do mesófilo entre os feixes vasculares	3-4	4-5	3-4	3-4	4-5	4-5	1-4

TABELA 4 – Caracteres da anatomia foliar de importância taxonômica em *Panicum* subg. *Panicum* sect. *Virgata* e espécies sem seção definida.

	<i>P. subg. Panicum</i> sect. <i>Virgata</i>	<i>P. altum</i>	<i>P. glabripes</i>	<i>P. tricholaenoides</i>	<i>P. complanatum</i>	<i>P. mystacipum</i>	<i>P. oligyroides</i>	Especies sem seção definida
1. Cloroplastos na bainha Kranz	centrifugos superficiais	centrifugos profundos	centrifugos superficiais	centrifugos superficiais	centrifugos superficiais	centrifugos superficiais	centrifugos superficiais	centripetos superficiais
2. Sulcos na face adaxial da epiderme	não definida	não definida	não definida	não definida	não definida	não definida	não definida	não definida
3. Quilha	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes
4. Papilas na epiderme								
5. Columnas de células aclorofiladas no mesófilo	completas [1(2) fileiras de células] (1 fileira células)	completas [1(2) fileiras de células]	completas[1(2) fileiras de células]	completas[(1)2-3 fileiras de células]	completas[(1)2-3 fileiras de células]	completas (2-3 fileiras de células)	completas [(1)2-3 fileiras de células]	completas [(1)2-3 fileiras de células]
6. Parênquima aclorofilado na região da nervura central	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
7. Cordão de fibras esclerenquimáticas no feixe vascular da região da nervura central	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente	ausente	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme
8. Cordão de fibras esclerenquimáticas nos feixes vasculares de primeira ordem	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente	ausente	ausente ou presente em ambas as faces da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme
9. Cordão de fibras esclerenquimáticas nos feixes vasculares de segunda ordem	presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente	ausente	presente em ambas as faces da epiderme	presente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme	presente em ambas as faces da epiderme
10. Extensão de bainha esclerenquimática no feixe vascular da região da nervura central	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente	ausente	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme
11. Extensão de bainha esclerenquimática nos feixes vasculares de primeira ordem	ausente ou presente na face adaxial; presente na face abaxial da epiderme	ausente	ausente	ausente ou presente em ambas as faces da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme
12. Extensão de bainha esclerenquimática nos feixes vasculares de segunda ordem	ausente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente	ausente	ausente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente na face adaxial; ausente ou presente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme	ausente ou presente na face adaxial; ausente na face abaxial da epiderme
13. Extensão de bainha parenquimática	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
14. Número de células da bainha Kranz no feixe vascular da região da nervura central	16	19-26	14	14	14	14	(14)-16-17	18-20
15. Número de células da bainha Kranz nos feixes vasculares de primeira ordem	13-15	23-24	14-16	14	14	13-16	13-18	
16. Número de células da bainha Kranz nos feixes vasculares de segunda ordem	7-9	18-23	7-12	9-12	9-12	9-12(-14)	7-14	
17. Tamanho relativo das células da bainha Kranz dos feixes vasculares da segunda ordem e forma da célula adaxial maior	uniforme	uniforme	uniforme	uniforme	uniforme	uniforme	uniforme	uniforme
18. Número de células do mesófilo entre os feixes vasculares	2-3	2-3	3-4	4-5	4-5	4-5	3-6	

Epiderme

A epiderme, em secção transversal, é unisseriada e apresenta células hexagonais a retangulares, raramente obovais ou elípticas. Grupos de duas a sete células buliformes estão localizados na face adaxial da epiderme, distribuídos entre os feixes vasculares de primeira e segunda ordens (Fig. 1), e algumas vezes também na região da nervura central. Papilas podem ocorrer na face adaxial da epiderme, como em *Panicum dichotomiflorum* Michx. (Figs. 1, 6), *P. gouinii* E. Fourn. e *P. repens* L., ou, mais raramente, em ambas as faces, como em *P. elephantipes* Trin. (Fig. 7) e *P. aquaticum* Poir.

Mesofilo

O clorônquima é compacto e radiado em torno dos feixes vasculares. Entre os feixes vasculares geralmente estão presentes duas a cinco células clorenquimáticas. Também podem ocorrer colunas com uma a três fileiras de células parenquimáticas aclorofiladas associadas às células buliformes, entre os feixes vasculares. Estas colunas podem ser completas, interligando as duas faces da epiderme, ou incompletas e interrompidas próximo à face abaxial. Colunas completas são típicas das espécies das seções *Rudgeana*, *Urvilleana* e *Virgata*, mas também estão presentes em *Panicum ephemerooides* Zuloaga & Morrone e *P. magnispicula* Zuloaga, Morrone & Valls, da seção *Panicum*, e nas espécies sem seção definida, como por exemplo, *P. olyroides* Kunth (Fig. 8). Colunas incompletas ocorrem apenas entre os representantes da seção *Dichotomiflora*, como em *P. dichotomiflorum* (Figs. 1, 6).

Cordões de fibras esclerenquimáticas, opostos aos feixes vasculares de diferentes ordens, são observados junto à face adaxial da epiderme, mais raramente à abaxial (Figs. 1, 5).

Sistema vascular

Os feixes vasculares de primeira e segunda ordens estão localizados em um mesmo nível, eqüidistantes das duas faces da epiderme. Ocorrem dois a seis feixes vasculares de segunda ordem entre os feixes vasculares de primeira ordem. Mais raramente ocorrem feixes de terceira ordem, localizados no mesmo nível dos demais.

Os feixes vasculares são de contorno oval ou circular. Apresentam duas bainhas, a interna

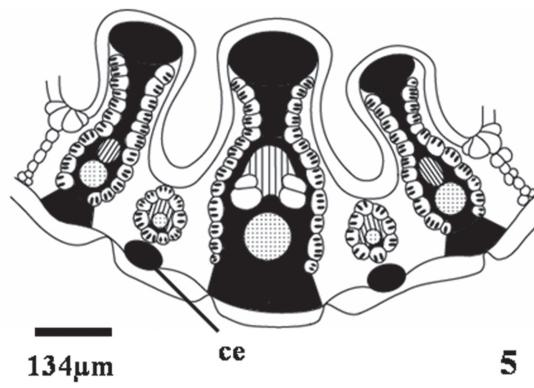
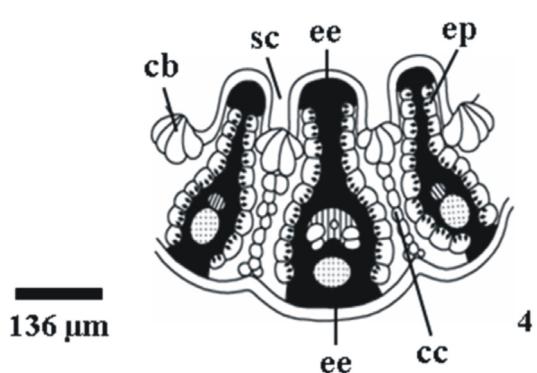
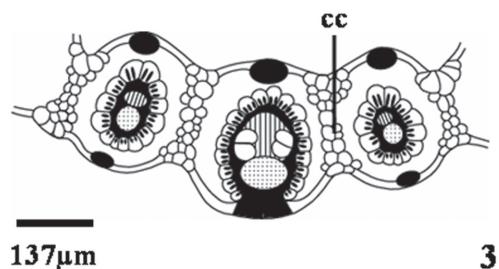
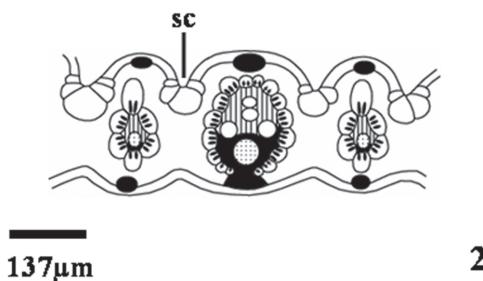
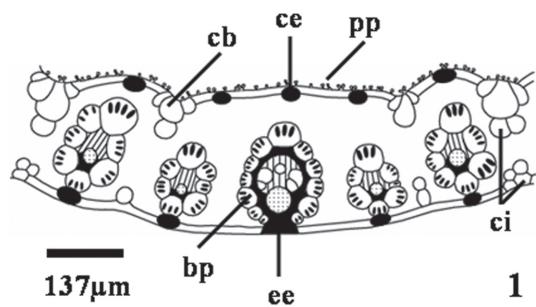
esclerenquimática e a externa parenquimática do tipo Kranz, esta constituída de células com cloroplastos especializados de posição centrípeta ou centrífuga. O primeiro caso é característico das espécies das seções *Panicum* (Fig. 2), *Rudgeana* (Fig. 3) e *Urvilleana* (Fig. 4), bem como das espécies sem seção definida. A posição centrífuga dos cloroplastos é característica das espécies das seções *Dichotomiflora* (Fig. 1) e *Virgata* (Fig. 5).

O tamanho das células da bainha parenquimática (Kranz) dos feixes vasculares de segunda ordem pode ser uniforme ou não. Células Kranz de tamanho uniforme são observadas nas espécies sem seção definida (Fig. 8), bem como naquelas incluídas nas seções *Rudgeana*, *Urvilleana* e *Virgata*, e na maioria das espécies da seção *Panicum*. Células de tamanho não uniforme ocorrem em *Panicum bergii* Arechav. e em *P. chaseae* Roseng., Arril & Izag., da seção *Panicum*, e entre os representantes da seção *Dichotomiflora*. Neste caso, a célula de posição adaxial é maior e de forma diferente das demais, podendo ser oval, como em *Panicum elephantipes* (Fig. 7), elíptica, como em *P. bergii* (Fig. 2), ou ainda elíptica arredondada, como em *P. dichotomiflorum* (Figs. 1, 6).

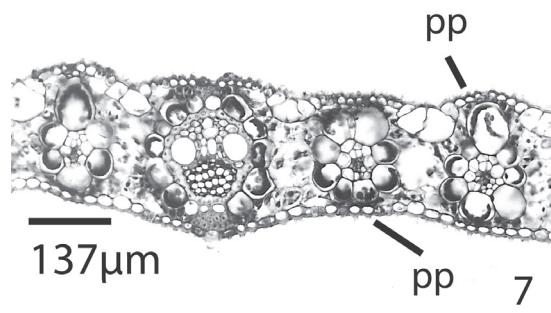
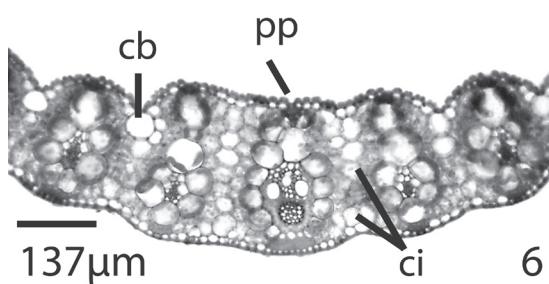
A bainha esclerenquimática pode ser contínua ou apresentar uma extensão em direção à face abaxial da epiderme como em *Panicum dichotomiflorum* (Fig. 1), *P. bergii* (Fig. 2) e *P. campestre* Nees ex Trin. (Fig. 3), mais raramente à face adaxial como em *P. racemosum* (P. Beauv.) Spreng. (Fig. 4) e *P. glabripes* Döll (Fig. 5). Da mesma forma, a bainha parenquimática Kranz pode apresentar-se contínua ou com extensão em direção às faces abaxial e adaxial da epiderme, o que é bastante raro, e foi observado apenas em *P. racemosum* (Fig. 4) e *P. glabripes* (Fig. 5).

Região da nervura central

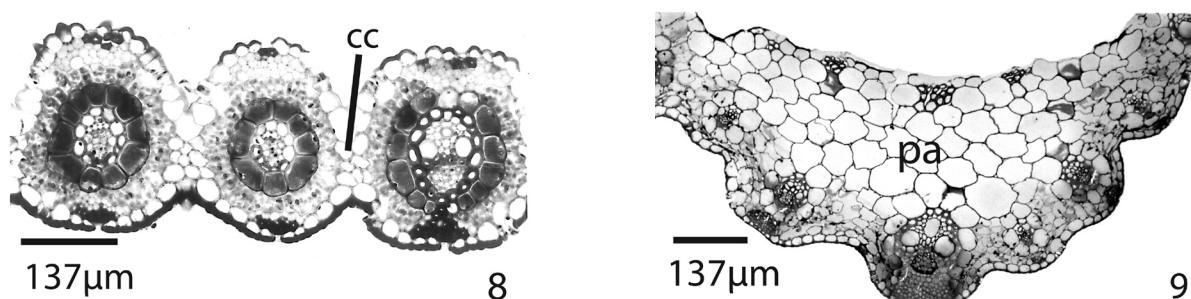
Algumas espécies apresentam parênquima aclorofilado com diferentes graus de desenvolvimento, na região da nervura central. A presença de quilha definida está associada à ocorrência deste tecido, o qual promove o deslocamento do feixe vascular central em direção à face abaxial, conferindo uma forma triangular a essa região, como por exemplo em *Panicum mucronulatum* Mez (Fig. 9) quando observado em secção transversal.



Figs. 1-3. Representação esquemática das características gerais da lâmina foliar em secção transversal, mostrando o feixe vascular da região da nervura central e feixes vasculares de segunda ordem. **1.** *Panicum* subg. *Panicum* sect. *Dichotomiflora*; **2.** *Panicum* subg. *Panicum* sect. *Panicum*; **3.** *Panicum* subg. *Panicum* sect. *Rudgeana* (bp = bainha parenquimática Kranz; cb = células buliformes; cc = coluna de células incoloras completa; ce = cordão esclerenquimático; ci = coluna de células incoloras incompleta; ee = extensão de bainha esclerenquimática; pp = papilas; sc = sulco).



Figs. 6, 7. Lâmina foliar em secção transversal. **6.** *Panicum dichotomiflorum* Michx. (Guglieri 144 – ICN); **7.** *P. elephantipes* Trin. (Zuloaga 2338 – SI) (cb = células buliformes; ci = coluna de células incoloras incompleta; pp = papilas).



Figs. 8, 9. Lâmina foliar em secção transversal. **8.** *Panicum olyroides* Kunth (Valls 11952 – CEN); **9.** *P. mucronulatum* Mez (Davis 61068 – IBGE) (cc = coluna de células incoloras completa; pa = parênquima aclorofilado).

Combinando os caracteres de anatomia foliar acima descritos foi possível elaborar a seguinte chave de identificação para as seções de *Panicum* subg. *Panicum* ocorrentes no Brasil:

1. Papilas presentes na face adaxial da epiderme, mais raramente em ambas as faces; bainha parenquimática (Kranz) com cloroplastos de posição centrífuga *P. subg. Panicum* sect. *Dichotomiflora*
- 1'. Papilas ausentes; bainha parenquimática (Kranz) com cloroplastos de posição centrífuga ou centrípeta.
2. Columnas de células parenquimáticas aclorofiladas ausentes no mesofilo; bainha parenquimática (Kranz) com cloroplastos de posição centrípeta *P. subg. Panicum* sect. *Panicum* (exceto *P. ephemerooides* e *P. magnispicula*)
- 2'. Columnas de células parenquimáticas aclorofiladas presentes ao longo do mesofilo, completas entre as duas faces da epiderme; bainha parenquimática (Kranz) com cloroplastos de posição centrípeta ou centrífuga.
3. Bainha parenquimática (Kranz) com cloroplastos de posição centrífuga; columnas de células parenquimáticas aclorofiladas com 1(2) fileiras de células *P. subg. Panicum* sect. *Virgata*
- 3'. Bainha parenquimática (Kranz) com cloroplastos de posição centrípeta; columnas de células parenquimáticas aclorofiladas com 1-3 fileiras de células.
4. Secção transversal da lâmina com sulcos profundos (ca. $\frac{1}{2}$ - $\frac{1}{3}$ da espessura da lâmina); extensão da bainha parenquimática presente nos feixes vasculares *P. subg. Panicum* sect. *Urvilleana*
- 4'. Secção transversal da lâmina com sulcos superficiais (ca. $\frac{1}{4}$ da espessura da lâmina), mais raramente profundos; extensão da bainha parenquimática ausente nos feixes vasculares.
5. Bainha parenquimática (Kranz) dos feixes vasculares de primeira ordem com 10-14 células ... *P. subg. Panicum* sect. *Panicum* p.p. (*P. ephemerooides* e *P. magnispicula*)
- 5'. Bainha parenquimática (Kranz) dos feixes vasculares de primeira ordem com (11-)14-20 células [raramente 11 em *P. cayennense* e às vezes 14 em *P. rudgei*]..... *P. subg. Panicum* sect. *Rudgeana*

DISCUSSÃO

Panicum subg. *Panicum* inclui espécies NAD-ME de subtipo anatômico PS (“parenchyma sheath”), com duas bainhas perivasculares, sendo a interna mestomática, e a externa parenquimática e do tipo Kranz. Espécies PS e C₄ NAD-ME correspondem ao grupo 3 de Ellis (1988), que inclui as espécies de *Panicum* s.s., como *P. miliaceum* L., o que foi confirmado neste trabalho. Além disso, o subgênero em estudo inclui espécies C₄ NAD-ME-P, com cloroplastos de posição centrípeta na bainha Kranz, e, mais raramente, NAD-ME-F, com cloroplastos de posição centrífuga (Ohsugi & Murata, 1986), o que foi evidenciado no material examinado.

Zuloaga *et al.* (2000) realizaram uma análise cladística da tribo Paniceae, utilizando a anatomia foliar como uma das fontes de caracteres. Analisaram, entre outros, a presença ou ausência de bainha parenquimática e mestomática, posição dos cloroplastos (centrípetos ou centrífugos) na bainha parenquimática do tipo Kranz, presença ou ausência de células fusóides no mesofilo, o número máximo de células clorenquimáticas entre os feixes vasculares, e o arranjo do mesofilo (se laxo ou compacto). Estes caracteres, além de outros, foram analisados no presente trabalho. A presença de dupla bainha em torno dos feixes, a parenquimática do tipo Kranz e a mestomática mais interna, a ausência de células fusóides e a estrutura compacta do mesofilo mostraram-se constantes em todas as espécies. Os demais caracteres apresentaram-se variáveis, sendo utilizados para distinguir seções ou espécies.

Segundo Metcalfe (1960), existe uma relação entre a presença de sulcos desenvolvidos e a capacidade de enrolamento da lâmina foliar. Alvarez (2002)

concordou com a correlação feita por Metcalfe (1960), comentando que, nas duas espécies de gramíneas estudadas, *Loudetopsis chrysotricha* (Nees) Conert e *Tristachya leiostachya* Nees (Poaceae: Panicoideae), a lâmina foliar é convoluta e possui sulcos com diferentes graus de profundidade. Entre as espécies de *Panicum* estudadas, observou-se que as espécies com lâmina foliar involuta apresentam sulcos que variam de superficiais (ca. 1/4 da espessura da lâmina) a profundos (ca. 1/3-1/2 da espessura da lâmina), não se confirmando exatamente a correlação mencionada por Metcalfe (1960) e Alvarez (2002).

Sulcos profundos foram observados em *P. aquarum* Zuloaga & Morrone, *P. ephemerooides*, *P. mucronulatum* (seção *Panicum*), *P. racemosum* (seção *Urvilleana*) e *P. glabripes* (seção *Virgata*). Sulcos semelhantes foram descritos para outras espécies de *Panicum*, como *P. marauense* Renv. & Zuloaga, *P. glaziovii* Hack e *P. cipoense* Renv. & Sendulsky, incluídas na seção *Lorea* Zuloaga, muito comuns nos campos rupestres do sudeste brasileiro (Renvoize & Zuloaga, 1984).

Burbridge (1946) mencionou que, nas espécies americanas de *Tridens* Roem. & Schult. (Poaceae: Chloridoideae), as lâminas foliares são involutas ou conduplicadas, devido à presença de grupos de grandes células buliformes entre as nervuras. Esta correlação não foi encontrada entre as espécies de *Panicum* analisadas, visto que as células buliformes das espécies que apresentam lâminas involutas, como *P. ephemerooides*, *P. gouinii*, *P. racemosum* e *P. glabripes*, são similares àquelas encontradas nas espécies de lâminas foliares planas, como por exemplo *P. exiguum* Mez, *P. aquaticum*, *P. campestre* e *P. altum* Hitchc. & Chase.

Nos feixes vasculares da região da nervura central, e nos de primeira ordem, é possível visualizar claramente dois grandes elementos de vaso do metaxilema, assim como o protoxilema, e o floema circundado por fibras. Nos feixes vasculares de segunda ordem, esses tecidos não estão definidos. Feixes vasculares com estruturas similares a estas, em seção transversal, foram verificados em espécies do gênero *Axonopus* P. Beauv., também da tribo Paniceae, por Silva & Alquini (2003).

Silva & Alquini (2003) também comentaram que, em *Axonopus scoparius* (Flügge) Kulm. e *A. fissifolius* (Raddi) Kuhlm., ocorrem células desprovidas de cloroplastos e com paredes delgadas, na região subepidérmica adaxial da nervura central, preenchendo o centro da quilha, semelhante ao observado entre as

espécies de *Panicum* subg. *Panicum* estudadas. Zanin (2001) e Canto-Dorow (2001) também observaram este tipo de tecido em espécies de *Andropogon* L. e *Digitaria* Heister ex Haller (Poaceae: Panicoideae) estudadas, respectivamente.

A presença de papilas na epiderme revelou-se um importante caráter taxonômico para distinguir as espécies da seção *Dichotomiflora* das demais espécies analisadas no presente trabalho. Segundo Alquini *et al.* (2003), as papilas são pequenas projeções da parede pericinal externa das células epidérmicas cuja função ainda é controversa, sendo que, para alguns autores, seria a de refletir a luz solar. Células epidérmicas com papilas semelhantes foram observadas em outras espécies de Poaceae, como *Loudetopsis chrysotricha* e *Tristachya leiostachya* (Alvarez, 2002), bem como em alguns gêneros de Cyperaceae, como *Cyperus* L. (Araújo & Longhi-Wagner, 1997), *Carex* L. (Shepherd 1976 e Stendley 1989 *apud* Araújo & Longhi-Wagner, 1997) e *Hypolytrum* Rich. (Alves *et al.*, 2002), porém estes autores não discutem a função das mesmas.

De acordo com Schwabe (1949), os feixes vasculares em *Panicum dichotomiflorum* nunca apresentam extensões de bainha esclerenquimática, o que não foi confirmado no material analisado neste trabalho, visto que extensões de bainha deste tipo podem estar presentes, e ocorrer associadas aos feixes vasculares da região da nervura central e aos de primeira ordem. Além disso, Schwabe (1949) acrescentou que, em *P. dichotomiflorum*, as células buliformes têm a forma aproximada de uma "meia-lua". Entretanto, no presente estudo foi observado que as mesmas apresentam a forma de "gota d'água" (Figs. 1, 6).

Panicum dichotomiflorum foi tratada por Dengler *et al.* (1994) como bioquimicamente NAD-ME, mas com estrutura anatômica semelhante a das espécies bioquimicamente PEP-CK, devido à posição centrífuga dos cloroplastos na bainha parenquimática do tipo Kranz (Figs. 1, 6). Ohsugi & Murata (1986) consideraram *P. dichotomiflorum*, assim como outras espécies da seção *Dichotomiflora*, como NAD-ME-F, o que foi constatado no presente estudo, que incluiu uma amostragem bem maior de espécies.

Por outro lado, Ohsugi & Murata (1980) mencionaram a ocorrência de cloroplastos de posição centrífuga na bainha Kranz em *Panicum miliaceum*. No entanto, no material da espécie analisado para este estudo, foram observados cloroplastos de posição centripeta, semelhante ao verificado nas demais espécies da seção *Panicum*.

Considerando as espécies da seção *Panicum*, a análise da anatomia foliar confirmou, em grande parte, o que foi indicado por Zuloaga & Morrone (1996). Colunas de células parenquimáticas aclorofiladas no mesofilo geralmente estão ausentes, com exceção de *Panicum ephemerooides* e *P. magnispicula*, que apresentam colunas completas, com uma fileira de células na primeira espécie, e uma a três na segunda. Entretanto, as colunas não são tão evidentes como àquelas que ocorrem nas espécies das seções *Virgata* e *Rudgeana*, sendo praticamente imperceptíveis em determinados pontos da lâmina, o que poderia levar a interpretações errôneas. Por outro lado, foi verificada uma maior variação no número de células do mesofilo entre os feixes vasculares, que é de dois a cinco, raramente seis no material estudado, enquanto que descritas como dois, mais raramente três, por Zuloaga & Morrone (1996).

Ainda considerando a seção *Panicum*, Schwabe (1949) comentou que *Panicum bergii* é caracterizada pela presença de extensões de bainha parenquimática nos feixes vasculares até a face adaxial da epiderme, e por células buliformes mais ou menos elípticas, que penetram profundamente no mesofilo. Entretanto, tais extensões de bainha parenquimática não estão presentes no material estudado neste trabalho, apenas cordões de fibras esclerenquimáticas opostos e adaxiais aos feixes vasculares. Além disso, observaram-se células buliformes em forma de “gota d’água”, e não elípticas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os caracteres de anatomia foliar estudados mostraram-se úteis na delimitação das seções de *Panicum* subg. *Panicum*, embora de menor valor no nível específico.

Os caracteres anatômicos mais relevantes são: presença e grau de profundidade de sulcos na face adaxial da epiderme; presença/ausência de papilas na epiderme; presença/ausência e tipo de colunas de células parenquimáticas aclorofiladas no mesofilo; tamanho relativo das células da bainha parenquimática (Kranz) dos feixes vasculares de segunda ordem e, se célula adaxial maior do que as demais, então a sua forma.

Considerando a utilização dos caracteres de anatomia foliar para a diferenciação das espécies, foram observados quatro casos. O primeiro refere-se àquelas espécies macromorfologicamente semelhantes, de difícil diferenciação, e que também apresentam anatomia foliar bastante semelhante. Este é o caso, por

exemplo, de *Panicum gouinii*, *P. pedersenii* Zuloaga e *P. repens* (Tab. 1), assim como *Panicum exiguum* e *P. peladoense* Henrard (Tab. 2).

No segundo caso, enquadrava-se *Panicum glabripes* e *P. tricholaenoides* Steud. Estas espécies, também muito similares pela macromorfologia, revelaram anatomia foliar distinta (Tab. 4). Neste caso, a abordagem anatômica colaborou na separação das mesmas.

O terceiro caso reúne espécies que são distintas macromorfologicamente, mas apresentam anatomia foliar similar, como por exemplo: *Panicum aquaticum* e *P. elephantipes* (Tab. 1); *P. bergii* e *P. chaseae*; *P. quadriflume* (Döll) Hitchc. e *P. exiguum/P. peladoense*; *P. hirsutum* Sw. e *P. stramineum* Hitchc. & Chase (Tab. 2); *P. cervicatum* Chase/*ligulare* Nees ex Trin. e *P. campestre/P. cayennense* Lam./*P. rudgei* Roem. & Schult. (Tab. 3); *P. altum* e *P. tricholaenoides* (Tab. 4).

As demais espécies de *Panicum* subg. *Panicum* estudadas mostraram distinção clara, tanto macromorfologicamente quanto na anatomia foliar.

Os caracteres anatômicos analisados no presente trabalho vieram confirmar a nova classificação de *Panicum* subg. *Panicum* proposta por Aliscioni et al. (2003), na qual *P. gouinii*, *P. pedersenii* e *P. repens*, que apresentam papilas na epiderme, foram transferidas de *P. subg. Panicum* sect. *Virgata* para *P. subg. Panicum* sect. *Dichotomiflora*. Isto também foi corroborado pela análise da superfície do segundo antécio em Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), realizada paralelamente ao presente estudo (Gugliere et al., 2007).

As espécies de *Panicum* subg. *Panicum* que permaneceram sem seção definida em Aliscioni et al. (2003), *P. mystasipum* Zuloaga & Morrone e *P. olyroides*, bem como *P. complanatum* Guglieri, Longhi-Wagner & Zuloaga, espécie recentemente descrita (Guglieri et al., 2006), assemelham-se anatomicamente às espécies de *P. subg. Panicum* sect. *Rudgeana* (Tabs. 3, 4). Assim, a presença de colunas de células parenquimáticas aclorofiladas no mesofilo, combinada com o tamanho uniforme das células da bainha parenquimática dos feixes de segunda ordem, nestas três espécies, poderia sugerir a sua inclusão em *P. subg. Panicum* sect. *Rudgeana*. No entanto, a presença de tricomas pluricelulares caracteristicamente achataos na base do segundo antécio, o que não ocorre em nenhuma outra espécie do subgênero, sugere a descrição de uma nova seção para incluir estas três espécies, o que deverá ser decidido por estudos posteriores.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos bolsistas do Laboratório de Anatomia do Departamento de Botânica da UFRGS pelo auxílio na confecção das lâminas anatômicas. A primeira autora agradece ao CNPq pela bolsa de Doutorado concedida. A segunda autora agradece ao CNPq pela bolsa de Produtividade em Pesquisa concedida.

REFERÊNCIAS

- ALISCIOMI, S.S.; GIUSSANI, L.M.; ZULOAGA, F.O.; KELLOGG, E.A. 2003. A molecular phylogeny of *Panicum* (Poaceae: Paniceae). Test of monophyly and phylogenetic placement with the Panicoideae. *American Journal of Botany*, v. 90, n. 5, p. 796-821.
- ALQUINI, Y.; BONA, C.; BOEGER, M.R.T.; COSTA, C.G. DA; BARROS, C.F. 2003. Epiderme. In: APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. (Ed.) *Anatomia Vegetal*. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa. p. 87-107.
- ALVAREZ, J.M. 2002. Estrutura foliar de *Loudetiopsis chrysotricha* (Ness) Conert e *Tristachya leiostachya* Nees (Poaceae) do cerrado. 42f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas – Botânica) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu.
- ALVES, M.V.; ESTELITA, M.E.M.; WANDERLEY, M.G.L.; THOMAS, W.W. 2002. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar das espécies brasileiras de *Hypolytrum* Rich. (Cyperaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, v. 25, n.1, p. 1-9.
- ARAÚJO, A.C.; LONGHI-WAGNER, H.M. 1997. Anatomia foliar e micromorfologia do fruto na taxonomia de *Cyperus* L. (Cyperaceae). *Iheringia*, Série Botânica, Porto Alegre, n. 48, p. 103-120.
- BROWN, W.V. 1977. The Kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. *Memoirs of the Torrey Botanical Club*, v. 23, n. 3, p. 1-97.
- BROWN, W.V.; SMITH, B.N. 1972. Grass evolution, the Kranz Syndrome, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios, and continental drift. *Nature*, v. 239, n. 5371, p. 345-346.
- BURBIDGE, N.T. 1946. Foliar anatomy and the delimitation of the genus *Triodia* R. Br. *Blumea*, supl. 3, p. 83-89.
- CANTO-DOROW, T.S. do. 2001. O gênero *Digitaria* Haller (Poaceae – Panicoideae – Paniceae) no Brasil. 386 f. Tese (Doutorado em Ciências – Botânica) – Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- DENGLER, N.G.; DENGLER, R.E.; DONNELLY, P.M.; HATTERSLEY, P.W. 1994. Quantitative leaf anatomy of C_3 and C_4 grasses (Poaceae): bundle sheath and mesophyll surface area relationships. *Annals of Botany*, n. 73, p. 241-255.
- ELLIS, R.P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae I. The leaf-blade as viewed in transverse section. *Bothalia*, Pretoria, v. 12, n. 1, p. 65-109.
- ELLIS, R.P. 1988. Leaf anatomy and systematics of *Panicum* (Poaceae: Panicoideae) in Southern Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden. Monogr. Syst. Botany*, n. 25, p. 129-156.
- GOULD, F.W. 1974. Nomenclatural changes in the Poaceae. *Brittonia*, n. 26, p. 59-60.
- GUGLIERI, A.; LONGHI-WAGNER, H.M.; ZULOAGA, F.O. 2006. *Panicum complanatum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), a New Species for Southeastern Brazil. *Systematic Botany*, v. 31, n. 3, p. 506-511.
- GUGLIERI, A.; LONGHI-WAGNER, H.M.; ZULOAGA, F.O. 2007. *Panicum* sect. *Dichotomiflora* (Hitchc. & Chase) Honda e *P.* sect. *Virgata* Hitchc. & Chase ex Pilg. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) no Brasil. *Acta. bot. bras.*, v. 21, n. 4, p. 785-805.
- HÄFLIGER, E.; SCHOLZ, H. 1980. *Panicoid grass weeds: Grass weeds 1*. New Jersey: CIBA-GEIGY. 142 p.
- HATCH, M.D.; OSMOND, C.B.; SLATYER, R.O. 1971. *Photosynthesis and Photorespiration*. New York: Wiley-Interscience. 565 p.
- METCALFE, C.R. 1960. *Anatomy of the Monocotyledons*. I. Gramineae. Oxford: Clarendon Press. 713p.
- OHSUGI, R.; MURATA, T. 1980. Leaf anatomy, post illumination CO₂ burst and NAD-malic enzyme activity of *Panicum dichotomiflorum*. *Plant & cell Physiology*, v. 21, n. 7, p. 1329-1333.
- _____. 1986. Variations in the leaf anatomy among some C_4 *Panicum* species. *Annals of Botany*, n. 58, p. 443-453.
- RENOVOZE, S.A.; ZULOAGA, F.O. 1984. The genus *Panicum* group *Lorea* (Gramineae). *Kew Bulletin*, Kew, v. 39, n. 1, p. 185-202.
- SCHWABE, H. 1949. Contribución al estudio anatómico de las especies argentinas del género *Sporobolus* y sus relaciones con los géneros afines. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, v. 2, n. 4, p. 253-270.
- SILVA, L.M.; ALQUINI, Y. 2003. Anatomia comparativa de folhas e caules de *Axonopus scoparius* (Flügge) Kuhlm. e *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhlm. (Poaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, v. 26, n. 2, p. 185-192.
- SIMON, B.K.; JACOBS, S.W. 2003. *Megathyrsus*, a new generic name for *Panicum* subgenus *Megathyrsus*. *Austrobaileya*, v. 6, n. 3, p. 571-574.
- SMITH, B.N.; BROWN, W.V. 1973. The Kranz Syndrome in the Gramineae as indicated by carbon isotopic ratios. *American Journal of Botany*, v. 60, n. 6, p. 505-513.
- ZANIN, A. 2001. *Revisão de Andropogon L. (Poaceae – Panicoideae – Andropogoneae) no Brasil*. 401f. Tese (Doutorado em Ciências – Botânica) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- ZULOAGA, F.O.; MORRONE, O. 1996. Revisión de las especies americanas de *Panicum* subgénero *Panicum* sección *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Bronx, v. 83, n. 2, p. 200-280.
- ZULOAGA, F.O.; MORRONE, O.; VEGA, A.S.; GIUSSANI, L.M. 1998. Revisión y análisis cladístico de *Steinchisma* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Bronx, n. 47, p. 1-178.
- ZULOAGA, F.O.; MORRONE, O.; GIUSSANI, L.M. 2000. A cladistic analysis of the Paniceae: a preliminary approach. In: JACOBS, S.W.L.; EVERETT, J. (Ed.). *Grasses – Systematics and evolution*. Melbourne: CSIRO. p. 123-135.
- ZULOAGA, F.O.; MORRONE, O. 2003. *Panicum*. In: SORENSEN, R.J.; PENNINGTON, S.J. (Ed.). *Catalogue of New World Grasses (Poaceae): III. Subfamilies Panicoideae, Aristidoideae, Arundinoideae e Danthonioideae*. Washington: Smithsonian Institution. p. 306-441.

