

**CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO
DE LA ANATOMÍA FOLIAR DE LAS AVENEAЕ (POACEAE, POOIDEAE)
DEL CENTRO-OESTE DE ESPAÑA ***

por

J. LÓPEZ & J. A. DEVESA **

Resumen

LÓPEZ, J. & J. A. DEVESA (1991). Contribución al conocimiento de la anatomía foliar de las Aveneae (Poaceae, Pooideae) del centro-oeste de España. *Anales Jard. Bot. Madrid* 48(2): 171-187.

Se estudia la anatomía foliar de 29 táxones de la tribu *Aveneae* (Poaceae) presentes en la flora española y se discuten algunas peculiaridades de interés en la sistemática del grupo.

Palabras clave: *Poaceae*, *Aveneae*, *Pooideae*, anatomía foliar, España.

Abstract

LÓPEZ, J. & J. A. DEVESA (1991). Contribution to our knowledge of the foliar anatomy of the Aveneae (Poaceae, Pooideae) of central-western Spain. *Anales Jard. Bot. Madrid* 48(2): 171-187 (in Spanish).

The anatomical characteristics of leaves in 29 taxa of *Aveneae* (Poaceae) from Spain were studied and their systematic relevance discussed.

Key words: *Poaceae*, *Aveneae*, *Pooideae*, leaf anatomy, Spain.

INTRODUCCIÓN

La familia *Poaceae* es de distribución cosmopolita y comprende alrededor de 10.000 especies (DAHLGREN & *al.*, 1985), que se consideran actualmente divididas en cinco subfamilias (*Pooideae*, *Bambusoideae*, *Arundinoideae*, *Chloridoideae* y *Panicoideae*) —en cuya delimitación resultan de extraordinaria importancia las características anatómicas (ELLIS, 1987)— o en sólo dos (*Bambusoideae* y *Pooideae*; TZVELEV, 1989).

El valor de los caracteres anatómicos en la sistemática del grupo ha sido destacado por muy diversos autores (PRAT, 1932, 1936, 1960; BROWN, 1958; METCALFE, 1960; ELLIS, 1976, 1979; RENVOIZE, 1982-1987) desde que AVDULOV (1931) revalorizó la importancia de los mismos frente a los relativos a la flor e inflorescencia, tradicionalmente empleados. No obstante, aunque en algunos grupos la

* Trabajo financiado con cargo al proyecto de investigación n.º PB86-0605 de la C.I.C.Y.T. y la Junta de Extremadura.

** Departamento de Biología y Producción de los Vegetales (Unidad de Botánica), Facultad de Ciencias, Universidad de Extremadura. 06071 Badajoz.

importancia atribuida a los caracteres anatómicos ha sido grande (v.g. *Festuca* spp., *Deschampsia* spp., etc.), la validez de éstos ha sido cuestionada por otros autores (AIKEN & al. 1985; CONNOR, 1960).

Aunque en la Península Ibérica buena parte de las *Aveneae* ha sido objeto de estudios taxonómicos de mayor o menor profundidad (VASCONCELLOS, 1935; CASTROVIEJO, 1982; CASTROVIEJO & CHARPIN, 1983; CERVI & ROMO, 1981; KERGUÉLEN & VIVANT, 1975; NIETO & CASTROVIEJO, 1983, 1984; PAUNERO, 1946, 1947, 1948, 1950, 1952, 1953a, 1953b, 1955, 1956, 1957, 1959, 1963, 1968; PAUNERO & RIVAS, 1968; PINTO DA SILVA, 1956, 1971; ROMERO GARCÍA & al., 1986, 1987, 1988; ROMERO ZARCO, 1984, 1985a, 1985b, 1985c; ROMO, 1986; ROTHMALER & PINTO DA SILVA, 1939; TABORDA DE MORAIS, 1936, 1939; VALDÉS, 1973; VIVANT, 1978), en lo relativo a la anatomía foliar, nuestros conocimientos son solo fragmentarios, reducidos en ocasiones tan solo al dibujo de la epidermis o de la sección transversal de la hoja, sin descripción adicional alguna.

A pesar de ser esta la situación general para casi todas las zonas templadas y frías del Globo en las que la subfamilia *Pooideae* posee representación (NICORA & RUGOLO, 1987), los límites entre las tribus —al igual que entre las subfamilias— se asientan a menudo en caracteres anatómicos, extrapolados como generales a partir de una estimación sobre un número más o menos grande de táxones. Así, en la subfamilia *Pooideae* se consideran características de sus táxones la existencia de estomas con células subsidiarias de lados paralelos, la ausencia de papilas y micropelos y la disposición no radiada del tejido clorénquimático, entre otros muchos caracteres (cf. ELLIS, 1987). Algunos de ellos —los relativos a la vaina y disposición del clorénquima— son reflejo anatómico del sistema fotosintético C3 imperante en el grupo (HATTERSLEY, 1987), sin duda el más adecuado a las características macroclimáticas de las zonas templadas en que predomina (BROWN & SMITH, 1972), pues en las zonas tropicales y subtropicales del Globo resulta más eficiente el tipo fotosintético C4 (NELSON & LANGDALE, 1989), que domina en grupos como las *Panicaceae*, ampliamente representadas allí.

El valor predictivo de estas generalizaciones es alto, pero depende de la comprobación de dichos atributos en aquellos táxones que son estudiados en profundidad o por vez primera desde este punto de vista. Por otro lado, no hay que olvidar que algunos caracteres anatómicos varían notablemente en función de las condiciones ambientales, como ocurre con la distribución del tejido esclerenquimático en la hoja —observada en corte transversal—, tradicionalmente reconocida de gran importancia taxonómica en la familia y en particular en algunos de sus géneros (v.g., *Festuca*), pero que puede variar incluso intraespecíficamente (*Deschampsia flexuosa*: BURDUJA & TOMAS, 1971), al reflejar adaptaciones particulares a las características xéricas imperantes (cf. AIKEN & al., 1985).

El presente trabajo pretende dar a conocer ciertas características anatómicas detectadas en las hojas de algunas *Aveneae* (en el sentido de MACFARLANE, 1987) de la flora española, las que no se ajustan a los patrones descritos en la bibliografía o aparecen con frecuencia no esperada en el grupo en cuestión.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para la realización del presente estudio se ha utilizado material seco de herbario perteneciente a 29 táxones de *Aveneae* procedentes del centro-oeste de

España (véase apéndice), seleccionados entre 67 táxones recientemente estudiados para el territorio (LÓPEZ, 1989) por el mayor interés de sus caracteres anatómicos. En todos ellos se estudiaron las características epidérmicas y las de la sección transversal del tercio inferior del limbo de hojas procedentes del tercio caulinar inferior.

Aunque en líneas generales tanto la epidermis adaxial como abaxial resultan igualmente interesantes desde el punto de vista anatómico (PRAT, 1932), el estudio se ha centrado en las epidermis abaxiales, por ser las de más fácil extracción. Para la obtención de las muestras se procedió al ablandamiento de las hojas mediante ebullición en agua destilada; seguidamente, se eliminaron los tejidos no epidérmicos mediante raspado; a continuación, se aclaró la muestra con ácido láctico al 50%; el montaje se efectuó en ácido láctico al 50% (PAUNERO, inéd., parcialmente modificado). Este método es muy similar al empleado por otros autores que efectúan la extracción por desprendimiento mecánico o raspado (PRAT, 1932; DE WET, 1954, 1956; TATEOKA & *al.*, 1959; CLARKE, 1960; BORRILL, 1961; JOHNSTON & WATSON, 1976; BARKWORTH, 1981) o mediante la eliminación de la totalidad de tejidos no epidérmicos (POHL, 1967).

Para la mejor interpretación de algunas de las muestras se procedió a la tinción de las mismas, práctica favorecida por la desigual naturaleza de las células epidérmicas y su diferente reacción frente a los colorantes. El más empleado fue una solución alcohólica de safranina (1g/100 cc de alcohol de 70°), aproximadamente durante una hora, transcurrida la cual se aclaraba la muestra en agua-alcohol 70°-agua.

Para el estudio de los tejidos internos de las hojas se procedió a efectuar secciones transversales de las mismas mediante cuchilla y a "mano alzada", técnica cuya rapidez y sencillez la hacen especialmente adecuada para estudios taxonómicos. Los cortes se efectuaron en todos los casos en seco; para reblandecer y decolorar la muestra se empleó ácido láctico al 50%; la decoloración se acentuó cuando fue necesario mediante calentamiento de la muestra en un vidrio de reloj con ácido láctico (cf. LÓPEZ, 1989). También aquí se procedió a menudo a la tinción de los cortes mediante una solución alcohólica de safranina, colorante que por su carácter lipófilo tiñe rápidamente de rojo el tejido esclerenquimático y las superficies cutinizadas; o bien mediante azul de algodón, colorante éste que tiñe de azul las células con citoplasmas densos y deja sin colorear el mestoma, el tejido esclerenquimático y las células epidérmicas.

Terminología empleada

La epidermis típica de las *Poaceae* presenta dos tipos de células: *largas* y *cortas*.

Las primeras (I), también denominadas elementos indiferenciados (DAVIES, 1959) o fundamentales (PRAT, 1948), son largas y estrechas, en general más de tres veces más largas que anchas, y se disponen paralelamente al eje del limbo (METCALFE, 1960; FAHN, 1985; MAUSETH, 1988). De ellas existen tipos muy variados en dependencia de su tamaño, de la posesión o no de papilas y de la morfología de las paredes (cf. ELLIS, 1979), lo cual puede deberse a la influencia de factores tales como la altitud, la mayor o menor insolación del órgano estudiado, la humedad del aire (cf. STACE, 1965; SLADE, 1970) o incluso la edad de la planta (cf. ELLIS, 1979), habiéndose encontrado en el material estudiado los siguientes tipos (PRAT, 1932, modificado):

I_2 : Con paredes lisas (fig. 2 F). A esta categoría pertenecen también las células buliformes.

$I_{2,3}$: Con paredes provistas de fuertes engrosamientos discontinuos.

$I_{2,3}$: Como las anteriores, pero con los engrosamientos débiles.

I_3 o células engranadas (PEE-LABY, 1898): Con paredes onduladas (fig. 2 E).

L_3 (PRAT & VIGNAL, 1968) o L: Con paredes lisas, aunque provistas de papilas (fig. 3 D).

I_1 : Muy infladas en relación con las células adyacentes y con paredes lisas (fig. 3 D; cf. ELLIS, 1979).

Las células cortas o elementos diferenciados (PRAT, 1948; DAVIES, 1959) son células equidimensionales, que suelen alternar con las células largas (ESAU, 1972; FAHN, 1985; MAUSETH, 1988) o aparecer frecuentemente dispuestas en parejas. Pueden ser silíceas (S) o suberosas (Z), asociándose a menudo ambas para formar parejas (SZ). Siguiendo básicamente a PRAT (1932) y METCALFE (1960), las células silíceas encontradas han sido de dos tipos: S_1 , alargadas longitudinalmente y con paredes sinuosas, y S_1 , alargadas longitudinalmente y de paredes lisas.

Frecuentemente las células epidérmicas han presentado proyecciones exodérmicas, tales como macropelos unicelulares (P), cuya mayor o menor abundancia y distribución puede estar afectada por la edad de la planta y las condiciones ambientales (ELLIS, 1979); agujones o espinas, de punta larga (P_2) o corta (P_0 , por haber detenido precozmente su desarrollo, cf. PRAT, 1932); y ganchos (P_1), semejantes a los agujones pero de base circular.

Para la denominación de los aparatos estomáticos se ha seguido la terminología de METCALFE (1960) y PRAT & VIGNAL (1968), sintetizada por ELLIS (1979), en la que se reconocen básicamente tres tipos en dependencia de la forma de las células subsidiarias:

— Estomas con células subsidiarias de lados paralelos (fig. 3 A; rectangulares en el sentido de REEDER & ELLINGTON, 1960, y "lozengic" en el de PRAT, 1948).

— Estomas con células subsidiarias triangulares o rómbicas (en el sentido de DE LISLE, 1963), típicos de las *Panicoideae*.

— Estomas con células subsidiarias en forma de cúpula o domo (fig. 3 B; ovooides, en el sentido de PRAT, 1948).

Los tipos de epidermis reconocidos en el material estudiado son, de acuerdo con PRAT (1932), modificado, tres: silico-suberosa (SS), con células cortas silíceas y suberosas (fig. 2 E); silícica (S), con células cortas silíceas, y homogénea (H), sin células cortas (fig. 2 F). Todos estos tipos básicos pueden poseer o no elementos exodérmicos (E), de forma que se pueden distinguir tipos combinados de los mismos: silícica y exodérmica (SE), silico-suberosa y exodérmica (SS-E), homogénea y exodérmica (HE; fig. 3 F).

Por lo que hace a los haces vasculares, pueden reconocerse diversos tipos según el modo en que —a través de pilares esclerenquimáticos— aparecen a veces conectados con la cara adaxial y/o abaxial. Existe gran diversidad de situaciones (cf. ELLIS, 1976), que pueden resumirse básicamente en tres (NICORA & RUGOLO, 1987): libres, sin conexión alguna (fig. 1 A, B; fig. 2 B); semitrabados, es decir conectados solo a una de las caras (fig. 1 E), y trabados, conectados al haz y al envés (fig. 1 C, D).

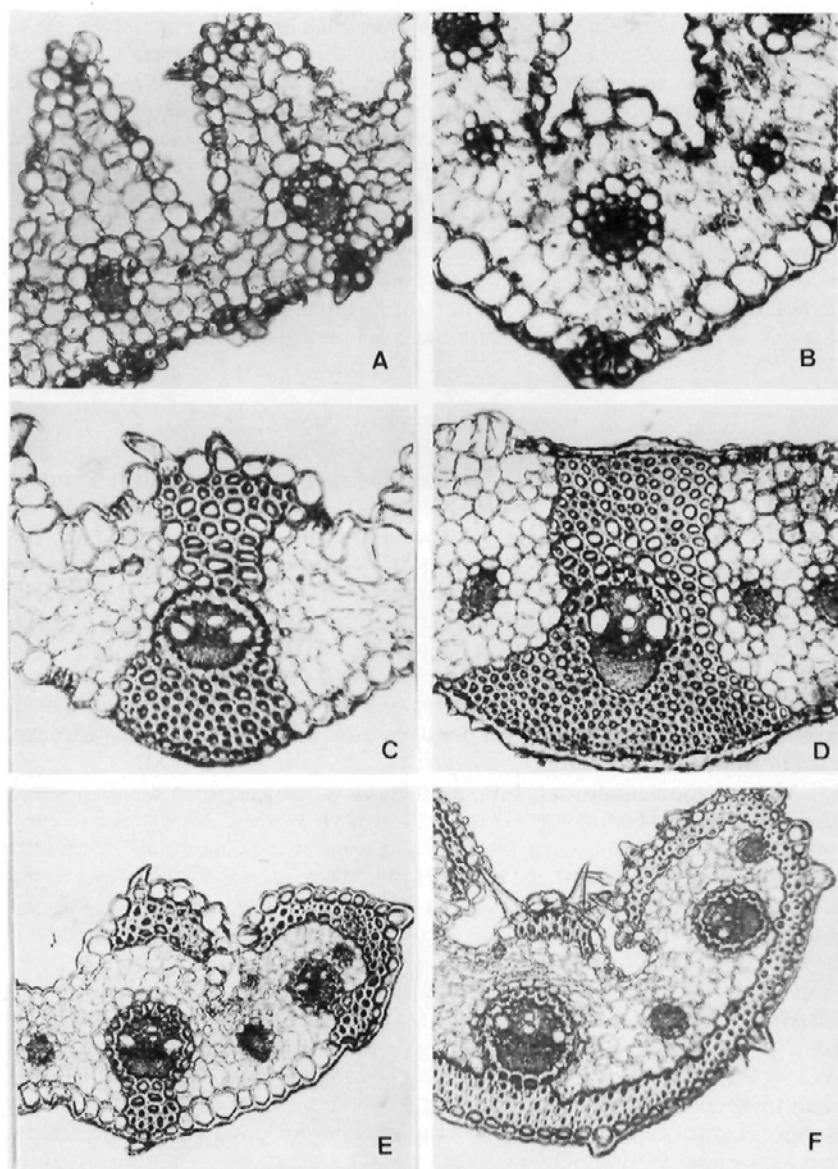


Fig. 1.—A, *Antinoria agrostidea* subsp. *annua* (UNEX 8442): detalle de sección transversal mostrando los haces vasculares con vaina externa completa. B, *Aira praecox* (UNEX 9248): detalle de sección transversal mostrando haces libres con vaina externa incompleta hacia la cara abaxial. C, *Arrhenatherum elatius* subsp. *bulbosum* (UNEX 9236): detalle de haz central trabado con vaina externa interrupta. D, *Phleum phleoides* (SALAF 5600): haz vascular central trabado sin vaina externa. E, *Corynephorus divaricatus* subsp. *macrantherus* (UNEX 9244): detalle de haces vasculares semitrabados. F, *Corynephorus canescens* (UNEX 9222): detalle de sección transversal mostrando la banda subepidérmica continua de esclerénquima.

De interés es también el tipo de vaina que rodea los haces vasculares, carácter de alto valor taxonómico (ELLIS, 1976) cuya interpretación aporta valiosa información sobre las características fotosintéticas de la planta. En las *Poaceae* puede ser básicamente simple o doble (BROWN, 1958; CAROLIN & al., 1973), estando integrada en el primer caso por un único círculo de células. Cuando la vaina es doble consta de dos círculos concéntricos de células: la vaina externa, equiparable a la única existente en el caso anterior y generalmente provista de cloroplastos, y la vaina interna (o mestoma), constituida por células de paredes asimétricamente engrosadas y desprovista de cloroplastos (ELLIS, 1977). La vaina externa puede ser completa —cuando está integrada por un círculo completo de células— o incompleta, en el caso contrario; se denomina interrumpida cuando está incompleta a causa de la irrupción del esclerénquima o del parénquima incoloro.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En todos los casos estudiados el mesófilo aparece constituido fundamentalmente por tejido asimilador (clorénquima), de células más o menos apretadamente dispuestas dejando espacios intercelulares (ARBER, 1934; VICKERY, 1935), a excepción de *Avenula* spp. y *Deschampsia flexuosa*, donde se ha detectado la existencia de parénquima organizado en empalizada o casi (tabla 1), especialización ésta orientada sin duda a aumentar la eficacia fotosintética (FAHN, 1985). Esta característica ya había sido señalada para *D. flexuosa* (METCALFE, 1960). Nosotros hemos comprobado que no la presenta el resto de los táxones estudiados de este género (cf. tablas 1 y 2). Si a esto unimos las características de la epidermis, se refuerza, al menos desde el punto de vista anatómico, la separación entre *D. flexuosa* y *D. cespitosa* (cf. FERNÁNDEZ-CARVAJAL & al., 1990).

El clorénquima aparece poco organizado y en ningún caso dispuesto de manera radial (tipo festucoide, de acuerdo con METCALFE, 1960); y en lo concerniente al parénquima incoloro —tejido que aparece especialmente desarrollado en las plantas C_4 (cf. METCALFE, 1960; DAHLGREN & al., 1985)— hay que destacar que ha sido encontrado en muchos de los táxones (cf. tabla 1), en los cuales desempeña probablemente un papel de importancia al favorecer la llegada de luz a las células del mesófilo (BREAKWEL, 1915, sec. ELLIS, 1976).

En todos los táxones los haces vasculares son de tipo III B o “tipo *Gramineae*” (CHEADLE & WHITFORD, 1948) y presentan una vaina doble —tipo pooide o festucoide en el sentido de BROWN (1958); $XyMs+$, con mestoma, según HATTERSLEY & WATSON (1976)—, salvo en el caso de *Phleum phleoides* (cf. tabla 1; fig. 1 D), en que se ha comprobado la ausencia total de vaina externa al menos en los haces vasculares centrales, donde el esclerénquima aparece envolviendo directamente al mestoma; de este fenómeno no se ha encontrado indicación alguna en la bibliografía consultada. En el resto de los táxones la vaina parenquimática puede ser incompleta en la cara abaxial o estar interrumpida (vaina interrumpida) a consecuencia de la irrupción de esclerénquima (tabla 1; fig. 1). Este hecho fue interpretado a finales del siglo pasado (PÉE-LABY, 1898) desde un punto de vista adaptativo; el mayor desarrollo de dicha vaina hacia la cara adaxial quedaría justificado por ser ésta la cara con transpiración más elevada, al darse aquí en general el mayor número de estomas, si bien este hecho es altamente aleatorio en las gramíneas

TABLA 1. SECCIÓN TRANSVERSAL DEL LIMBO

Táxones	Células epidérmicas	Papilas	Células bulbiformes	Parénquima incoloro	Clorénquima	Número de haces	Tipo de haces	Haz central (micras)	Vaina	Células mestoma	Esclerénquima subepidérmico Continuo
<i>Aira praecox</i>	H	-	-	-	No radial	c. 5	L	15-25	D(i)	c. 12	-
<i>A. caryophyllaea</i>	H	-	-	-	"	c. 7	L	55-75	D(c,i)	13-14	-
<i>A. cupaniana</i>	h	-	-	-	"	7-9	L	70-87	D(i)	13-17	-
<i>Airopsta tenella</i>	h	-	-	-	"	14-16	L	67-75	D(c)	17-19	-
<i>Aninopsis agrostioides</i> subsp. <i>annua</i>	h	+	5-6	-	"	7-12	S	77-92	D(c,i,t)	13-19	-
<i>Arrhenatherum elatius</i> subsp. <i>elatius</i>	H	-	4-5	+	"	(3)19-20	L,T	95-100	D(i,i,t)	23-24	-
<i>A. elatius</i> subsp. <i>sardoum</i>	h	-	5-7	+	"	(3)12-19	L,T	80-97	D(i,i,t)	18-20	-
<i>A. elatius</i> subsp. <i>bulbosum</i>	H	-	3-5	+	"	8-11	L,T	78-82	D(i,i,t)	17-18	-
<i>A. album</i> subsp. <i>album</i>	H	-	4-5	+	"	(3)18-19	L,T	92-130	D(i,i,t)	20-22	-
<i>A. album</i> var. <i>erianthum</i>	H	-	3-4	+	"	(3)17-28	L,T	82-130	D(i,i,t)	21-24	-
<i>Avena sterilis</i> subsp. <i>sterilis</i> var. <i>sterilis</i>	h	-	3-4*	+	"	19-35	T	120-200	D(c,i,t)	23-24	-
<i>A. sterilis</i> subsp. <i>sterilis</i> var. <i>maxima</i>	h	-	4-5**	+	"	28-29	S	95-150	D(i)	19-25	-
<i>A. sterilis</i> subsp. <i>ludiviciana</i>	h	-	4-5*	+	"	19-25	S,L,T	110-130	D(i,i,t)	20-22	-
<i>A. barbata</i> subsp. <i>barbata</i>	h	-	3-5*	+	"	33-38	L,T	92-160	D(i,i,t)	22-26	-
<i>A. barbata</i> subsp. <i>lusitanica</i>	h	-	3-5*	+	"	16-17	S,T	100-110	D(c,i,t)	20-22	-
<i>Avenula bromoides</i> subsp. <i>bromoides</i>	H	-	5-8***	+	" (PE)	(3)19-20	L	c. 100	D(c,i)	c. 22	-
<i>A. bromoides</i> subsp. <i>paunerol</i>	H	-	6-8***	-	" (PE)	(3)18-23	L	62-73	D(i)	16-19	-
<i>A. sulcata</i> subsp. <i>sulcata</i>	H	-	5-7***	+	" (PE)	14-17	L,T	100-120	D(c)	16-18	-
<i>A. sulcata</i> subsp. <i>occidentalis</i>	H	-	6-9***	+	" (PE)	(3)12-24	L,T	140-160	D(c)	23-26	-
<i>Chaetopogon fasciculatus</i>	h	-	-	-	No radial	c. 11	L,T	57-70	D(c,i,i,t)	15-17	-
<i>Corynephorus fasciculatus</i>	H	-	-	+	"	7-11	L,S	62-77	D(c,i,i,t)	15-19	-
<i>C. canescens</i>	H	-	-	-	"	5-7	L,S	50-65	D(i,i,t)	18-19	+
<i>C. divaricatus</i> subsp. <i>macrantherus</i>	H	-	3-5	-	"	8-13	L,S	75-85	D(i)	22-23	-
<i>Deschampsia cespitosa</i> subsp. <i>cespitosa</i>	h	+	3-5	-	"	13-19	L,S	110-460	D(c,i,i,t)	21-27	±
<i>D. cespitosa</i> subsp. <i>gredensis</i>	h	+	±	-	"	7-13	L	70-77	D(c,i)	17-22	-
<i>D. cespitosa</i> subsp. <i>hispanica</i>	h	+	±	-	"	7-9	L	80-90	D(i)	20-29	+
<i>D. flexuosa</i>	H	-	3-5	-	" (PE)	4-5	L	72-77	D(i)	16-18	+
<i>Pheum bertolonii</i>	h	-	3-5	-	No radial	20-21	L,T	75-80	D(i,i,t)	c. 19	-
<i>P. phleoides</i>	h	-	3-7	-	"	30-32	L,T	100-110	S,D(i,t)	23-25	-

Células epidérmicas: H, homomórficas; h, heteromórficas; Células bulbiformes: +, ausentes en la zona central; **, ausentes hacia los márgenes del limbo; ***, concentradas a ambos lados de la quilla. Clorénquima: PE, presencia de parénquima en empalizada. Número de haces vasculares: entre paréntesis el número máximo de haces concentrados en la quilla; si no se indica nada, entoncees sólo uno. Tipo de haces: L, libres; S, semitrabados; T, trabados. Vaina: D, doble (l, la externa incompleta, c, completa; it, interrumpida); S, vaina externa ausente en el haz central.

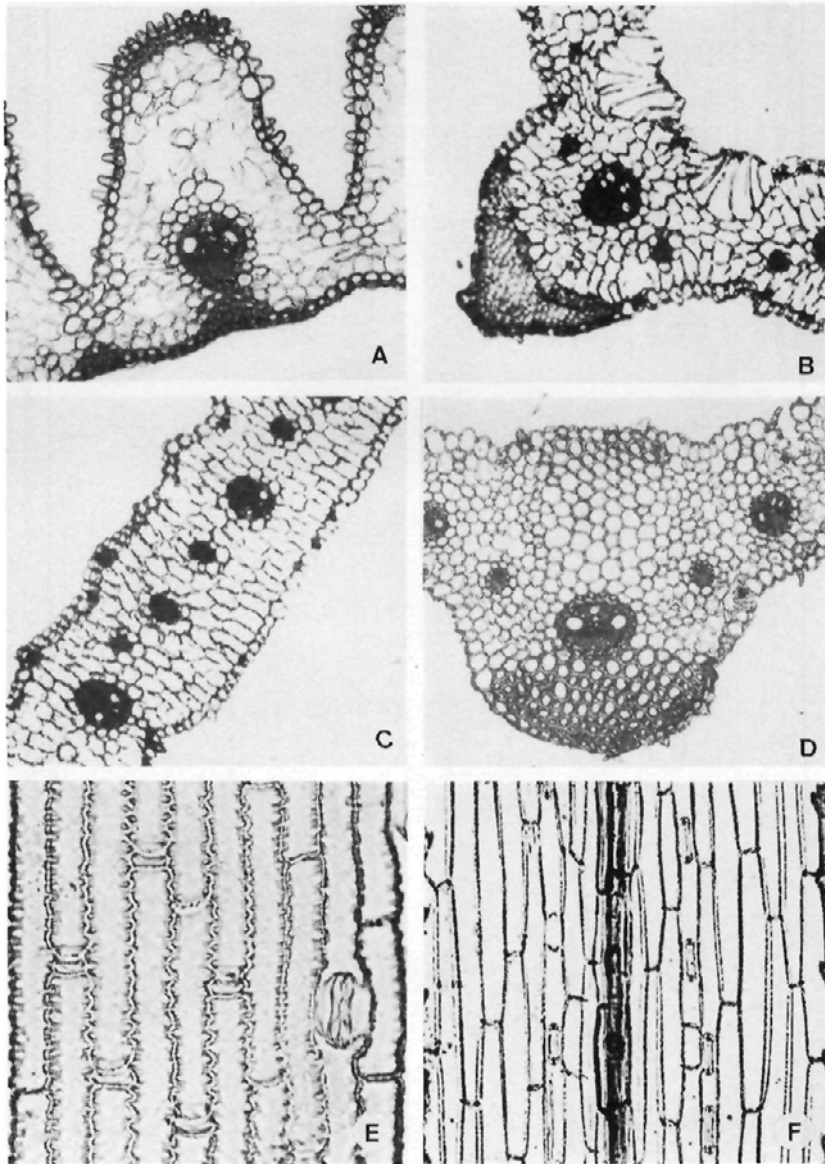


Fig. 2.—A, *Deschampsia cespitosa* subsp. *cespitosa* (SALA 14392): detalle de sección transversal mostrando las células epidérmicas papilosas. B, *Avena bromoides* subsp. *bromoides* (UNEX 9234): detalle de sección transversal mostrando la disposición de las células buliformes y el esclerénquima de la quilla. C, *Avena bromoides* subsp. *bromoides* (UNEX 9234): sección de una porción del limbo mostrando el parénquima en empalizada. D, *Arrhenatherum album* var. *album* (UNEX 9242): sección transversal de la quilla mostrando el parénquima incoloro. E, *Deschampsia cespitosa* subsp. *gredensis* (MA 144898): epidermis silico-suberosa con células largas de tipo 1. F, *Aira caryophyllea* subsp. *caryophyllea* (UNEX 5962): epidermis homogénea con células largas de tipo 2.

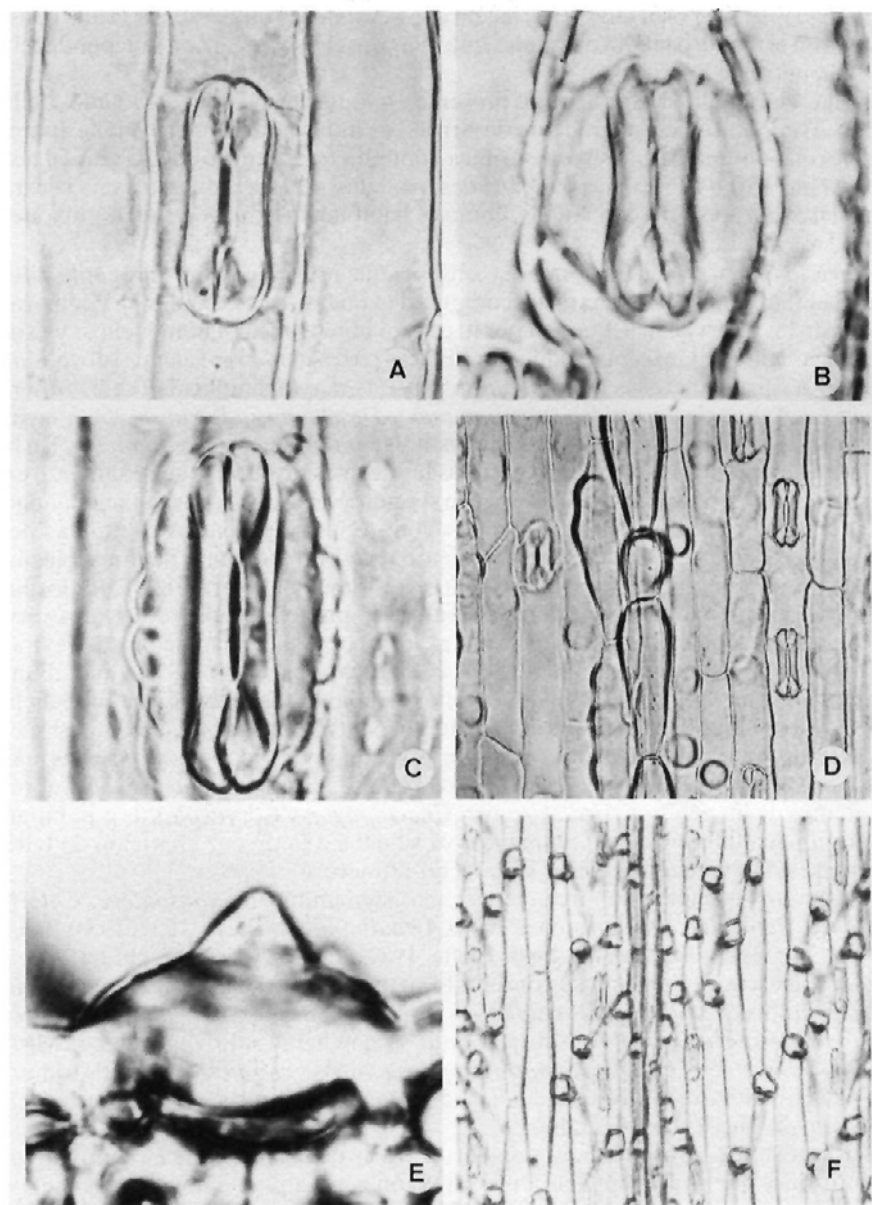


Fig. 3.—A, *Antinoria agrostidea* subsp. *annua* (UNEX 8442): estoma con células subsidiarias de lados paralelos. B, *Deschampsia cespitosa* subsp. *gredensis* (MA 144898): estoma con células subsidiarias en forma de domo. C, *Arrhenatherum elatius* subsp. *sardoum* (UNEX 9239): estoma con células subsidiarias de lados ondulados. D, *Antinoria agrostidea* subsp. *annua* (UNEX 8442): epidermis con células infladas (L_1) y células con papilas (L_2). E, *Phleum phleoides* (SALAF 5600): agujijón P_o . F, *Arrhenatherum elatius* subsp. *sardoum* (UNEX 9236): epidermis homogénea y exodérmica.

(ELLIS, 1979). Por otro lado, en relación con la vaina hay que destacar la alta constancia en el número medio de células que integran el mestoma, con independencia del diámetro de los mismos.

El esclerénquima está siempre presente en todos los táxones estudiados de la tribu *Aveneae*, si bien su grado de desarrollo es muy variable, pues puede aparecer formando una banda subepidérmica continua (v.g., en *Corynephorus canescens*; lám. 1 F) o islotes más o menos desarrollados, orientados solo hacia la cara abaxial (*Aira* spp.) o hacia ambas, como es habitual en la mayoría de los táxones (fig. 1 A, fig. 2 C).

Por lo que hace a la epidermis, se observa que está en general altamente diferenciada, existiendo una marcada complejidad de las zonas venales en comparación con las intervenales, que son por lo común homogéneas u homogéneas y exodérmicas (fig. 3 F), excepcionalmente silícicas (*Arrhenatherum elatius* subsp. *sardoum*) o silico-suberosas (*Deschampsia* p.p.); la mayor simplicidad se ha observado en *Antinoria agrostidea* subsp. *annua* y *Deschampsia flexuosa*; y la mayor complejidad, en el resto de las especies estudiadas del género *Deschampsia*. En la mayor parte de los casos presenta células buliformes dispuestas generalmente en paquetes de 3-9 con forma de abanico (en sección transversal), cuya funcionalidad podría estar relacionada con la penetración de la luz en partes profundas del mesofilo (SHIELDS, 1951) o el enrollamiento y desenrollamiento del limbo según su mayor o menor hidratación (DUVAL-JOUVE, 1869; PEE-LABY, 1898), por lo que resultarían entonces de especial utilidad en las gramíneas propias de lugares xéricos; en éstos, el plegado del limbo se interpreta como una adaptación para evitar la excesiva transpiración en los estomas de la cara adaxial, donde son más abundantes (BREAKWELL, 1915). En los táxones estudiados abundan sobre todo en la base de los surcos de la cara adaxial del limbo, contrastando notablemente en sección transversal con las células epidérmicas vecinas por su tamaño y paredes más delgadas (NICORA & RUGOLO, 1987). No obstante, en casos como el de los representantes de los géneros *Aira*, *Airopsis*, *Chaetopogon* y *Corynephorus* p.p. faltan o están poco diferenciadas, lo que tal vez se deba a la precoz aparición de tales plantas (primavera temprana) y su carácter efímero.

Aunque las papilas son frecuentes en las subfamilias *Bambusoideae*, *Chloridoideae*, *Panicoideae* y algo menos en las *Arundinoideae* (PRAT, 1932, 1934; PRAT & VIGNAL, 1968; METCALFE, 1960; ELLIS, 1987), en las *Aveneae* (subfam. *Pooideae*) son escasas, habiéndose constatado su presencia (tabla 2) en *Deschampsia cespitosa* subsp. *cespitosa*, *D. cespitosa* subsp. *hispanica*, *D. cespitosa* subsp. *gredensis* y *Antinoria agrostidea* subsp. *annua*, lo que había sido señalado por METCALFE (1960) sólo en *Deschampsia cespitosa* subsp. *cespitosa* y por PAUNERO (1968) en *Antinoria agrostidea*, indicando además que en la subsp. *annua* (sub var. *annua*) pueden a veces faltar.

Respecto de otros accidentes epidérmicos, es de destacar que en todos aquellos táxones que presentan agujijones éstos son generalmente de tipo P_2 y menos frecuentemente del muy similar P_1 (tabla 2). Por el contrario, en *Phleum phleoides* se han detectado —además de los P_2 — agujijones muy diferentes, de tipo P_0 (fig. 3 E; ya indicado a nivel genérico por WATSON & DALLWITZ, 1988), lo cual diferencia por tanto este taxon de todos los demás.

Finalmente, en relación con los estomas, hay que señalar que en todos los casos estudiados aparecen confinados en las zonas intervenales, no habiéndose

TABLA 2. EPIDERMIS ABAXIAL DEL LIMBO

Taxones	Tipo de epidermis		Células largas		Células cortas		Elementos exodérmicos		Estomas
	ZN	ZI	ZN	ZI	ZN	ZI	ZN	ZI	
<i>Aira praecox</i>	SE	H	l ₁ -l ₃	l ₂	S ₁	-	P ₂	-	(P)
<i>A. caryophyllaea</i>	HE(1)SE(2)	H	l ₂	l ₂	-(1)S ₁ (2)	-	P ₂	-	(P)
<i>A. caputiana</i>	SE	H	l ₁	l ₂	S ₁	-	P ₂	-	P
<i>Airopsis tenella</i>	SE/H	H	l ₂	l ₂	S ₁	-	P ₂	-	P
<i>Aminoria agrostoides</i> subsp. <i>annua</i>	H,HE	H	L ₃ -l ₁	l ₂ -L ₃	-	-	P ₂	-	P
<i>Arrhenatherum elatius</i> subsp. <i>elatius</i>	HE,H,S	H	l ₂ -l ₃ ,l ₂ -l ₃ ,l ₂ -l ₃	l ₂	-S ₁ '	-	P ₂	-	P
<i>A. elatius</i> subsp. <i>sardoum</i>	S,(SE)	S	l ₂ -l ₃	l ₂	S ₁ '	S ₁ '	P ₂	P ₂	O
<i>A. elatius</i> subsp. <i>bulbosum</i>	SE	HE	l ₂ -l ₃	l ₂	S ₁ '	-	P ₁ ,P ₂	-	P
<i>A. album</i> subsp. <i>album</i>	SE	H,HE	l ₁ -l ₃	l ₂	S ₁ '	-	P ₂	-	P
<i>A. album</i> var. <i>erianthum</i>	SE	H	l ₁ -l ₂	l ₂	S ₁ '	-	P ₁ ,P ₂	-	P
<i>Avena sterilis</i> subsp. <i>sterilis</i> var. <i>sterilis</i>	SS-E	H,HE	l ₂	l ₂	S ₁ ,SZ	-	P ₂	-	P/D
<i>A. sterilis</i> subsp. <i>sterilis</i> var. <i>maxima</i>	SS-E(3)SE(4)	H(3)H,E(4)	l ₃ (3),l ₂ (4)	l ₂	SZ(3)S ₁ (3,4)	S ₁ (3)	P ₂	P ₂	P/D
<i>A. sterilis</i> subsp. <i>luadoviciana</i>	SE	H,HE	l ₂	l ₂	S ₁	-	P ₂	-	P/D
<i>A. barbata</i> subsp. <i>barbata</i>	SS(5)SS-E(6)	H(5)HE(6)	l ₂	l ₂ -l ₃	SZ,S ₁	-	P ₂	-	P/D
<i>A. barbata</i> subsp. <i>lusitanica</i>	SE	HE	l ₂ -l ₃	l ₂	S ₁	-	P ₁ ,P ₂	-	P/D
<i>Avenula bromoides</i> subsp. <i>bromoides</i>	SE/H,SE,SS	H	l ₁ -l ₂	l ₂	SZ,S ₁	-	P ₂	-	P
<i>A. bromoides</i> subsp. <i>pauperol</i>	SS-E,S,S/H	H	l ₁ -l ₂	l ₂	SZ,S ₁ ,S ₁ '	-	P ₂	-	P
<i>A. sulcata</i> subsp. <i>sulcata</i>	SE,SE/H,SS	H	l ₂ -l ₃ ,l ₂ -l ₃	l ₂	SZ,S ₁	-	P ₂	-	P
<i>A. sulcata</i> subsp. <i>occidentalis</i>	SS,SE/H	H	l ₂ -l ₃ ,l ₂ -l ₃	l ₂ -l ₃	SZ,S ₁	-	P ₂	-	P
<i>Chaetopogon fasciculatus</i>	S	H	l ₁	l ₂	S ₁	-	(P),P ₂	-	P
<i>Corynephorus fasciculatus</i>	SS-E	H	l ₂	l ₂	SZ,S ₁ '	-	P ₂	-	P
<i>C. canescens</i>	SS-H	H	l ₂	l ₂	SZ,S ₁	SZ	P ₂	-	-
<i>C. divaricatus</i> subsp. <i>macrantherus</i>	HE,SE	H	l ₂	l ₂	S ₁ ,S ₁ '	-	P ₂	-	-
<i>Deschampsia cespitosa</i> subsp. <i>cespitosa</i>	SS	SS	l ₃	l ₃	SZ	SZ	-	-	D
<i>D. cespitosa</i> subsp. <i>gredensis</i>	SS-E	SS	l ₃	l ₃	SZ	SZ	P ₂ ,P ₁	-	D
<i>D. cespitosa</i> subsp. <i>hispanica</i>	SS-E	SS-E	l ₃	l ₃	SZ	SZ	P ₁	-	D
<i>D. flexuosa</i>	H	H	l ₃	l ₃	-	-	P ₁	-	-
<i>Phleum bertolonii</i>	SE	H	l ₂	l ₂	S ₁ ,S ₁ '	-	P ₂	-	P
<i>P. phleoides</i>	SS-E	H	l ₂ -l ₃	l ₂	SZ	-	P ₀ ,P ₂	-	P

Tipo de epidermis: H, homogénea; H-E, homogénea y exodérmica; S, silícea; SE, silícea y exodérmica; SS, silícea y exodérmica; SS-E, silícea-suberosa y exodérmica; SS-E, silícea-suberosa y exodérmica. Los tipos separados por comas indican que ambos pueden aparecer en distintas plantas, y cuando se separan por barras indica que coexisten en la misma muestra en filias diferentes. Para la nomenclatura de las células largas, células cortas y elementos exodérmicos ver texto. Estomas: P, con células subsidiarias en forma de domo; ZN, zonas nervales; ZI, zonas internervales. Los números entre paréntesis hacen referencia a poblaciones concretas: 1, UNEX 5961; 2, UNEX 5962; 3, UNEX 5962; 4, UNEX 9163; 5, UNEX 9165; 6, UNEX 9176; 7, UNEX 9178.

observado su presencia en *Corynephorus canescens*, *C. divaricatus* subsp. *macrantherus*, *Deschampsia flexuosa* y *D. cespitosa* subsp. *hispanica* (tabla 1), y que son —como es general en *Poaceae*— de tipo paracítico (STEBBINS & KUSH, 1961; INAMDAR, 1970; METCALFE & CHALK, 1979; DAHLGREN & *al.*, 1985) o biperiginos (PALIWAL, 1969). De importancia en ellos por su constancia (VAN COTTEM, 1970) es la forma de las células anejas o subsidiarias (VAN COTTEM, *l.c.*; ESAU, 1972; ELLIS, 1977; METCALFE & CHALK, 1979), en general de lados paralelos —(fig. 3 A) estomas de tipo festucoide, según WATSON & JOHNSTON (1978), o de tipo X ó X₁ en el sentido de PRAT & VIGNAL (1968)— como es común en las *Pooideae*. No obstante, en algunos de los táxones de *Avena* y *Deschampsia* se ha observado que las células subsidiarias tienen forma de domo (fig. 3 B), lo que constituye un hecho de importancia en la caracterización de la subfamilia, pues en ella es excepcional este tipo de células (ELLIS, 1987), aunque ya METCALFE (1960) apuntara su presencia esporádica en los táxones del género *Avena* y, más recientemente, ROMERO ZARCO (1985d) lo hiciera en el género *Helictotrichon* (“... en forma de cúpula baja”). Además, en *Arrhenatherum elatius* subsp. *sardoum*, las células subsidiarias poseen paredes onduladas (fig. 3 C), carácter este que no aparece en el resto de los táxones ni se menciona en la bibliografía consultada del grupo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIKEN, S. G., S. J. DARBYSHIRE & L. P. LEFKOVITCH (1985). Restricted taxonomic values of leaf section in Canadian narrow-leaved *Festuca* (*Poaceae*). *Canad. J. Bot.* 63: 995-1007.
- ARBER, A. (1934). *The Gramineae: a study of cereal, bamboo and grass*. Cambridge.
- AVDULOV, N. P. (1931). Karyosystematische Untersuchungen der Familie Gramineen. *Bull. Appl. Bot. Suppl.* 44: 1-428.
- BARKWORTH, M. E. (1981). Foliar epidermes and taxonomy of North American species of *Stipa* (*Gramineae*). *Syst. Bot.* 6: 136-152.
- BORRILL, M. (1961). Epidermal characteristics in the diploid subspecies of *Dactylis glomerata* L. *Bot. J. Linn. Soc. London* 56: 453-458.
- BREAKWELL, E. (1915). Anatomical structure of some native xerophytic grasses. *Proc. Linn. Soc. New South Wales* 40: 42-55.
- BROWN, W. V. (1958). Leaf anatomy in grass systematics. *Bot. Gaz.* 119: 170-178.
- BROWN, W. V. & N. R. SMITH (1972). Grass evolution, the Kranz syndrome, 13C/12C ratios, and continental drift. *Nature* 239: 345-346.
- BURDUJA, C. & C. TOMAS (1971). Pilot data on the experimental and ecological anatomy and histology of some grasses. 7. Leaves of *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. *Herbage Abstr.* 41: 3030.
- CAROLIN, R. C., S. W. L. JACOBS & M. VESK (1973). The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae. *Bot. J. Linn. Soc.* 66: 259-275.
- CASTROVIEJO, S. (1982). Un acierto casual de Gandoger. *Anales Jard. Bot. Madrid* 39: 210-211.
- CASTROVIEJO, S. & A. CHARPIN (1983). Sobre la nomenclatura de *Agrostis delicatula* Pourret ex Lapeyr. y *A. durieui* Boiss. & Reuter ex Willk. *Candollea* 38: 673-677.
- CERVI, A. C. & A. M. ROMO (1981). Contribución al estudio de algunas especies del género *Deschampsia* en la Península Ibérica. *Collect. Bot. (Barcelona)* 12: 81-87.
- CHEADLE, V. I. & N. WHITFORD (1948). Types of vascular bundles in the Monocotyledonae and their relation to the late metaxylem conducting elements. *Amer. J. Bot.* 35: 486-496.
- CLARKE, J. (1960). Preparation of leaf epidermis for topographic study. *Stain Technol.* 35: 35-39.
- CONNOR, H. E. (1960). Variations in leaf anatomy in *Festuca novae-zelandiae* (Hack.) Cheeseman. *New Zealand J. Sci.* 3: 468-509.
- DAHLGREN, R. M. T., H. T. CLIFFORD & P. F. YEO (1985). *The families of the Monocotyledons*. Berlin, Heideberg, New York & Tokyo.
- DAVIES, I. (1959). The use of epidermical characteristics for the identification of grasses in the leafy stage. *J. Brit. Grassland Soc.* 14: 7-16.

- DE LISLE, D. G. (1963). Taxonomy and distribution of the genus *Cenchrus*. *Iowa State Coll. J. Sci.* 37: 259-351.
- DE WET, J. M. J. (1954). Stomatal size as cytological criterion in *Danthonia*. *Cytologia* 19: 176-181.
- DE WET, J. M. J. (1956). Leaf anatomy and phylogeny in the tribe Danthoniae. *Amer. J. Bot.* 43: 175-182.
- DUVAL-JOUBE, M. J. (1869). Étude anatomique de quelques graminées et en particulier des *Agropyrum* de l'Herault. *Mem. Acad. Sci. Letr. Montpellier, Sect. Sci.* 7: 309-406.
- 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. (1977). Distribution of the Kranz syndrome in the southern African Eragrostoideae and Panicoideae according to bundle sheath anatomy and cytology. *Agroplantae* 9: 73-110.
- ELLIS, R. P. (1979). A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12: 641-672.
- ELLIS, R. P. (1987). A review of comparative leaf blade anatomy in the systematics of the Poaceae: the past twenty-five years. In: T. R. Soderstrom & al. (eds.), *Grass systematics and evolution*, 3-10. Washington.
- ESAU, K. (1972). *Anatomía vegetal*. Barcelona.
- FAHN, A. (1985). *Anatomía vegetal*, ed. 3. Madrid.
- FERNÁNDEZ-CARVAJAL, M. C., J. A. FERNÁNDEZ PRIETO & R. GARCÍA (1990). Diversidad y sistemática de *Avenella flexuosa* (L.) Parl. en la Península Ibérica. *Resúmenes II Jornadas de Taxonomía Vegetal*, 153. Madrid.
- HATTERSLEY, P. W. (1987). Variation in photosynthetic pathway. In: Th. R. Soderstrom & al. (eds.), *Grass systematics and evolution*: 49-64. Washington.
- HATTERSLEY, P. W. & L. WATSON (1976). C₄ grasses: an anatomical criterion for distinguishing between NADP-malic enzyme species and PCK or NAD-malic enzyme species. *Austral. J. Bot.* 24: 297-308.
- INAMDAR, J. A. (1970). Epidermal structure and development of stomata in some Gramineae. *Bull. Soc. Bot. France* 117: 385-394.
- JOHNSTON, C. R. & L. WATSON (1976). Microhairs: a universal characteristic of non-festucoid grass genera. *Phytomorphology* 26: 297-301.
- KERGUÉLEN, M. & J. VIVANT (1975). *Agrostis durieui* Boiss. & Reuter ex Merino dans les Pyrénées-Atlantiques. *Bull. Soc. Bot. France* 122: 65-76.
- LÓPEZ MARTÍNEZ, J. (1989). *Estudio de la anatomía foliar de la Tribu Aveneae (Poaceae) en Extremadura*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Extremadura. Badajoz.
- MACFARLANE, T. D. (1987). Poaceae subfamily Pooideae. In: T. R. Soderstrom & al. (eds.), *Grass systematics and evolution*: 265-276. Washington.
- MAUSETH, J. D. (1988). *Plant Anatomy*. Menlo Park, California.
- METCALFE, C. R. (1960). Anatomy of the Monocotyledons. I. *Gramineae*. Oxford.
- METCALFE, C. R. & L. CHALK (1979). *Anatomy of the Monocotyledons*, I. Ed. 2. Oxford.
- NELSON, T. & J. A. LANGDALE (1989). Patterns of leaf development in C₄ plants. *Plant Cell* 1: 3-13.
- NICORA, E. G. & Z. E. RUGOLO (1987). *Los géneros de gramíneas de América austral*. Buenos Aires.
- NIETO FELINER, G. & S. CASTROVIEJO (1983). *Agrostis exasperata* (Gramineae), nueva especie orófila del noroeste español. *Anales Jard. Bot. Madrid* 39: 381-388.
- NIETO FELINER, G. & S. CASTROVIEJO (1984). *Agrostis tileni* Nieto Feliner & Castroviejo, nom. nov. *Anales Jard. Bot. Madrid* 40: 472.
- PALIWAL, G. S. (1969). Stomatal ontogeny and phylogeny. I. Monocotyledons. *Acta Bot. Neerl.* 18: 654-668.
- PAUNERO, E. (1946). Acerca de *Aira uniaristata* Lag. & Rodr. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 6: 497-502.
- PAUNERO, E. (1947). Las especies españolas del género *Agrostis*. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 7: 541-644.
- PAUNERO, E. (1948). Revisión de las especies españolas del género *Phalaris*. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 8: 475-522.
- PAUNERO, E. (1950). Las especies españolas del género *Trisetaria* Forsk. *Anales Jard. Bot. Madrid* 9: 503-582.
- PAUNERO, E. (1952). Las especies españolas del género *Alopecurus*. *Anales Jard. Bot. Madrid* 10: 301-345.
- PAUNERO, E. (1953a) Las Agrostídeas españolas. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 11: 319-347.
- PAUNERO, E. (1953b). Las especies españolas del género *Anthoxanthum* L. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 12: 401-442.
- PAUNERO, E. (1955). Las Aveneas españolas. I. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 13: 149-229.
- PAUNERO, E. (1956). Las Aveneas españolas. II. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 14: 187-251.
- PAUNERO, E. (1957). Las Aveneas españolas. III. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 15: 377-415.

- PAUNERO, E. (1959). Las Avenas españolas. IV. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 17: 256-376.
- PAUNERO, E. (1963). Notas sobre Gramíneas. I. Consideraciones acerca de los géneros *Periballia* y *Molineria*. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 21: 357-386.
- PAUNERO, E. (1968). Notas sobre Gramíneas. IV. Contribución a la anatomía foliar de algunas Avenas. *Collect. Bot. (Barcelona)* 7: 917-937.
- PAUNERO, E. & M. A. RIVAS PONCE (1968). Datos sobre la anatomía foliar de *Holcus gayanus* Boiss. y *H. setigulum* Boiss. et Reut. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 12: 98-105.
- PÉE-LABY, M. E. (1898). Étude anatomique de la feuillée des Graminées de la France. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 8: 227-346.
- PINTO DA SILVA, A. R. (1956). *Holcus setigulum* Bss. et Reut. ssp. *duriensis* P. Silva, ssp. nov. In: A. R. Pinto da Silva & al. (eds.), *Plantas novas e novas areas para a Flora de Portugal*. III. *Agron. Lusit.* 18: 11-14.
- PINTO DA SILVA, A. R. (1971). *Anthoxanthum aristatum* Bss. ssp. *puelii* (Lecoq & Lamotte) P. Silva, stat. nov. In: A. R. Pinto da Silva & al. (eds.), *Treze espécies e subespécies novas para a Flora de Portugal*. *Agron. Lusit.* 33: 1-3.
- POHL, R. W. (1967). Controlled maceration of grass leaves in 40-80% nitric acid for preparation of epidermis for slides. *Stain. Technol.* 42: 195-197.
- PRAT, H. (1932). L'épiderme des Graminées. Étude anatomique et systématique. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, ser. 10, 14: 117-324.
- PRAT, H. (1934). Contribution à l'étude anatomique et systématique des Chloridées. *Bull. Soc. Bot. France* 81: 475-491.
- PRAT, H. (1936). La systématique des Graminées. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 10: 165-258.
- PRAT, H. (1948). General features of the epidermis in *Zea mays*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 35: 341-351.
- PRAT, H. (1960). Revue d'Agrostologie: vers una clasificación naturelle des Graminées. *Bull. Soc. Bot. France* 107: 32-79.
- PRAT, H. & C. VIGNAL (1968). Utilization des particularites de l'épidermis pour l'identification et la recherche des affinités des Graminées. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 12: 155-166.
- REEDER, J. R. & M. A. ELLINGTON (1960). *Calamovilfa*, a misplaced genus of the Gramineae. *Brittonia* 12: 71-77.
- RENVOIZE, S. A. (1982a). A survey of the leaf-blade anatomy in grasses. I. Andropogoneae. *Kew Bull.* 37: 315-321.
- RENVOIZE, S. A. (1982b). A survey of the leaf-blade anatomy in grasses. II. Arundinelleae. *Kew Bull.* 37: 489-495.
- RENVOIZE, S. A. (1983a). A survey of the leaf-blade anatomy in grasses. IV. Eragrostideae. *Kew Bull.* 37: 469-478.
- RENVOIZE, S. A. (1983b). A survey of the leaf-blade anatomy in grasses. III. Garnotieae. *Kew Bull.* 37: 497-500.
- RENVOIZE, S. A. (1985). A survey of the leaf-blade anatomy in grasses. V. The bamboo allies. *Kew Bull.* 40: 509-535.
- RENVOIZE, S. A. (1985b). A survey of the leaf-blade anatomy in grasses. VI. Stipeae. *Kew Bull.* 40: 731-736.
- RENVOIZE, S. A. (1985c). A survey of the leaf-blade anatomy in grasses. VII. Pommereulleae, Orcutiae & Pappophoreae. *Kew Bull.* 40: 737-744.
- RENVOIZE, S. A. (1986a). A survey of the leaf-blade anatomy in grasses. VIII. Arundinoideae. *Kew Bull.* 41: 323-338.
- RENVOIZE, S. A. (1986b). A survey of the leaf-blade anatomy in grasses. IX. Centothecoideae. *Kew Bull.* 41: 339-342.
- RENVOIZE, S. A. (1986c). A survey of the leaf-blade anatomy in grasses. X. Bambuseae. *Kew Bull.* 42: 201-207.
- RENVOIZE, S. A. (1987). A survey of the leaf-blade anatomy in grasses. XI. Paniceae. *Kew Bull.* 42: 739-768.
- ROMERO GARCÍA, A. T., G. BLANCA & C. MORALES (1986). El complejo de *Agrostis canina* L. (Poaceae) en la Península Ibérica. *Anales Jard. Bot. Madrid* 43: 47-55.
- ROMERO GARCÍA, A. T., G. BLANCA & C. MORALES (1987). *Linkagrostis*, un género nuevo de la familia Poaceae. *Candollea* 42: 379-388.
- ROMERO GARCÍA, A. T., G. BLANCA & C. MORALES (1988). Revisión del género *Agrostis* L. (Poaceae) en la Península Ibérica. *Ruizia*, 7.
- ROMERO ZARCO, C. (1984). Revisión taxonómica del género *Avenula* (Dumort.) Dumort. (Gramineae) en la Península Ibérica e Islas Baleares. *Lagascalia* 13: 39-146.

- ROMERO ZARCO, C. (1985a). Revisión del género *Arrhenatherum* Beauv. (Gramineae) en la Península Ibérica. *Acta Bot. Malacitana* 10: 123-154.
- ROMERO ZARCO, C. (1985b). Acerca de *Rostraria salzmanii* (Boiss. & Reuter) J. Holub en la Península Ibérica. *Anales Jard. Bot. Madrid* 41: 462-463.
- ROMERO ZARCO, C. (1985c). Estudio taxonómico del género *Pseudoarrhenatherum* Rouy (Gramineae) en la Península Ibérica. *Lagasctalia* 13: 255-274.
- ROMERO ZARCO, C. (1985d). Revisión del género *Helictotrichon* Bess. ex Schultes & Schultes fil. (Gramineae) en la Península Ibérica. II. Estudios experimentales. *Anales Jard. Bot. Madrid* 42: 133-154.
- ROMO, A. M. (1986). *Deschampsia caespitosa* subsp. *pyrenaica* Romo, subsp. nova. *Folia Bot. Misc.* 5: 25-27.
- ROTHMALER, W. & A. R. PINTO DA SILVA (1939). *Florae Lusitaniae emendationes*. *Agron. Lusit.* 1: 236-254.
- SHIELDS, L. M. (1951). The involution mechanism in leaves of certain xeric grasses. *Phytomorphology* 1: 225-241.
- SLADE, B. F. (1970). The effect of cell elongation on leaf anatomy of *Poa alpina*. *Bot. Gaz.* 131: 83-95.
- STACE, C. A. (1965). Cuticular characters as an aid to plant taxonomy. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Bot.* 4: 3-78.
- STEBBINS, G. L. & G. S. KUSH (1961). Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. *Amer. J. Bot.* 48: 51-59.
- TABORDA DA MORAIS, A. (1936). Estudos nas aveias. I. As aveias portuguesas da secção *Euavena* Gri-seb. *Bol. Soc. Brot., sér. 2*, 11: 49-72.
- TABORDA DA MORAIS, A. (1939). Estudos nas aveias. II. As aveias portuguesas da secção *Euavena* Gri-seb. *Bol. Soc. Brot., sér. 2*, 13: 573-709.
- TATEOKA, Y., S. INOUE & S. KAWANO (1959). Notes on some grasses. IX. Systematic significance of bicellular microhairs of leaf epidermis. *Bot. Gaz.* 212: 80-91.
- TZVELEV, N. N. (1989). The system of grasses (Poaceae) and their evolution. *Bot. Rev.* 55: 143-204.
- VALDÉS, B. (1973). Revisión de las especies anuales del género *Anthoxanthum* (Gramineae). *Lagasctalia* 3: 99-141.
- VAN COTTEM, W. R. J. (1970). A classification of stomatal types. *Bot. J. Linn. Soc.* 63: 235-246.
- VASCONCELLOS, J. C. (1935). A classificação das aveias no trabalho de Malzew. *Bol. Est. Agr. Centr. Lisboa* 20: 11-23.
- VICKERY, J. W. (1935). Leaf anatomy and vegetative characters of the indigenous grasses of New South Wales. *Proc. Linn. Soc. New South Wales* 60: 340-353.
- VIVANT, J. (1978). Su deux sous-espèces ibériques nouvelles de *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B. *Bull. Soc. Bot. France* 125: 313-318.
- WATSON, L. & M. J. DALLWITZ (1988). *Grass Genera of the World*. Canberra.
- WATSON, L. & C. R. JOHNSTON (1978). Taxonomic variation in stomatal insertion among grasses leaves. *Austral. J. Bot.* 26: 235-238.

APÉNDICE 1

PROCEDENCIA DEL MATERIAL ESTUDIADO

- Aira praecox* L., Sp. Pl.: 65 (1753)
CÁCERES: Entre Berzocana y el puerto de Navezuelas, 31-V-1988, J. A. Devesa & R. Tormo (UNEX 9247). Puerto de Tornavacas, 21-IV-1988, J. A. Devesa & M. C. Viera (UNEX 9248).
- Aira caryophyllea* L., Sp. Pl.: 66 (1753)
BADAJOZ: Badajoz, altozanos en la salida hacia Olivenza, 30-III-1987, J. A. Devesa (UNEX 5961).
CÁCERES: entre Plasencia y Casas del Castañar, 21-IV-1988, J. A. Devesa & A. Ortega (UNEX 5962).
- Aira cupaniana* Guss., Fl. Sic. Syn. 1: 148 (1843)
BADAJOZ: La Parra, 21-IV-1987, F. Vázquez (UNEX 9249).
CÁCERES: entre Valdastillas y Piornal, 21-V-88, J. A. Devesa & A. Ortega (UNEX 9250).
- Airopsis tenella* (Cav.) Ascherson & Graebner, Syn. Mitteleur. Fl. 2(1): 298 (1899)
BADAJOZ: La Nava, carretera a Navacerrada, 28-IV-1988, A. Muñoz & R. Tormo (UNEX 9246).
Sierra de la Garza, 26-IV-1985, P. Gómez (UNEX 9245).
- Antinoria agrostiidea* subsp. *annua* (Lange) P. Silva, Agron. Lusit. 40: 5 (1980)
BADAJOZ: Campanario, 28-IV-1988, A. Muñoz & R. Tormo (UNEX 8442).
CÁCERES: Navalmodal de la Mata, Cerro Alto, 24-IV-1988, T. Ruiz (UNEX 8443).

6. *Arrhenatherum album* (Vahl) W. D. Clayton, Kew Bull. 16: 250 (1962) var. *album*
BADAJOZ: Torrefresneda, 7-IV-1988, J. P. Carrasco & R. Tormo (UNEX 9242).
CÁCERES: El Pino de Valencia de Alcántara, 10-V-1987, F. Vázquez & M. C. Viera (UNEX 9243).
7. *Arrhenatherum album* var. *erianthum* (Boiss. & Reuter) Romero Zarco, Acta Bot. Malacitana 19: 145 (1985)
BADAJOZ: Burguillos, 3-V-1987, F. Vázquez & J. A. Devesa (UNEX 9237). Manchita, 21-IV-1987, T. Ruiz (UNEX 9238).
8. *Arrhenatherum elatius* (L.) Beauv. ex J. & C. Presl, Fl. Cech.: 17 (1819) subsp. *elatius*
BADAJOZ: Castuera, 30-V-1988, J. A. Devesa & R. Tormo (UNEX 9244).
9. *Arrhenatherum elatius* subsp. *sardoum* (E. Schmidt) Gamisans, Candollea 29: 46 (1974)
CÁCERES: entre Berzocana y el puerto de Navezuclas, 31-V-1988, J. A. Devesa & R. Tormo (UNEX 9239). Casar de las Hurdas, 20-V-1988, R. Tormo & M. C. Viera (UNEX 9240). Villabuensas de Gata, Rivera de Acebo, 14-V-1987, J. P. Carrasco & T. Ruiz (UNEX 9241).
10. *Arrhenatherum elatius* subsp. *bulbosum* (Willd.) Schüber & Martens, Fl. Württemberg: 70 (1834)
CÁCERES: Cervales, entre Navatrasierra y Guadalupe, 30-V-1988, J. A. Devesa & R. Tormo (UNEX 9236). Sierra de Palomeras, 10-VI-1988, T. Ruiz & M. C. Viera (UNEX 9235).
11. *Avena barbata* Pott. ex Link in Schrader, Journ. Bot. 1799 (2): 315 (1800) subsp. *barbata*
BADAJOZ: embalse de García Sola, 19-V-1987, J. P. Carrasco & A. Ortega (UNEX 9178).
CÁCERES: Torrejoncillo, 4-III-1988, A. Ortega & T. Ruiz (UNEX 9176).
12. *Avena barbata* subsp. *lusitanica* (Tab. Mor.) Romero Zarco, Lagasalia 14: 166 (1986)
BADAJOZ: Manchita, 21-III-1987, T. Ruiz (UNEX 9155).
CÁCERES: Barquilla de Pinares, 4-VI-1987, M. C. Viera & T. Ruiz (UNEX 5951).
13. *Avena sterilis* subsp. *ludoviciana* (Durieu) Gillet & Magne, Fl. Fr., ed. 3: 352 (1875)
CÁCERES: Moraleja, 14-V-1987, J. P. Carrasco & T. Ruiz (UNEX 9196). Puerto de Berzocana, 31-V-1988, J. A. Devesa & R. Tormo (UNEX 9195).
14. *Avena sterilis* L., Sp. Pl., ed. 2: 118 (1762) subsp. *sterilis* var. *sterilis*
BADAJOZ: Badajoz, Valdepasillas, 29-III-1987, J. A. Devesa (UNEX 9197).
CÁCERES: entre Valdastillas y Piornal, 21-IV-1988, J. A. Devesa & A. Ortega (UNEX 9198).
15. *Avena sterilis* subsp. *sterilis* var. *maxima* Pérez Lara, Anales Soc. Esp. Hist. Nat. 15: 398 (1886)
BADAJOZ: embalse de García Sola, 19-V-1987, J. P. Carrasco & A. Ortega (UNEX 9163).
CÁCERES: Monfragüe, 22-IV-1988, J. A. Devesa & A. Ortega (UNEX 9165).
16. *Avenula bromoides* (Gouan) H. Scholz, Willdenowia 7: 420 (1974) subsp. *bromoides*
BADAJOZ: cerro de San Jorge, Los Santos de Maimona, 15-IV-1988, J. A. Devesa & F. Vázquez (UNEX 9234).
17. *Avenula bromoides* subsp. *pauneroi* Romero Zarco, Lagasalia 13: 11 (1984)
BADAJOZ: Llerena, 27-V-1988, J. P. Carrasco & T. Ruiz (UNEX 9233). Los Santos, cerro de San Jorge, 15-IV-1988, J. A. Devesa & F. Vázquez (UNEX 9232).
18. *Avenula sulcata* (Gay ex Boiss.) Dumort., Bull. Soc. Bot. Belg. 7: 128 (1868) subsp. *sulcata*
BADAJOZ: Salvatierra, 15-IV-1988, J. A. Devesa & F. Vázquez (UNEX 9229).
CÁCERES: puerto de Perales, 16-VI-1988, J. P. Carrasco & R. Tormo (UNEX 9231); ibidem, 28-VI-1988, J. A. Devesa & M. C. Viera (UNEX 9230).
19. *Avenula sulcata* subsp. *occidentalis* (Gervais) Romero Zarco, Lagasalia 13: 124 (1984)
BADAJOZ: Siruela, sierra de Siruela, 30-V-1988, J. A. Devesa & R. Tormo (UNEX 9228).
CÁCERES: entre Plasencia y Casas del Castañar, 21-V-1988, J. A. Devesa & A. Ortega (UNEX 9227).
20. *Chaetopogon fasciculatus* (Link) Hayek, Prodr. Fl. Penins. Balcan. 3: 335 (1933)
BADAJOZ: Cristina, hacia Valdelapeña, 2-V-1987, T. Ruiz (UNEX 5972).
CÁCERES: Navalmoral de la Mata, Cerro Alto, 24-IV-1988, T. Ruiz (UNEX 9226).
21. *Corynephorus canescens* (L.) Beauv., Agrost. 90: 159 (1812)
CÁCERES: risco de las Villuercas, 9-VI-1988, T. Ruiz & M. C. Viera (UNEX 9221). Puerto de Tornavacas, 19-VII-1988, J. A. Devesa & P. Gómez (UNEX 9222).
22. *Corynephorus divaricatus* subsp. *macrantherus* (Boiss. & Reuter) Paunero, Anal. Inst. Bot. Cavanilles 13: 168 (1955)
BADAJOZ: Mengabril, 2-V-1987, T. Ruiz (UNEX 9225).
CÁCERES: Malpartida de Plasencia, La Bazagona, 11-VI-1984, M. Ladero, C. Valle & T. Ruiz (SALAF 10292).
23. *Corynephorus fasciculatus* Boiss. & Reuter, Pl. Afr. Bor. Hispan. 123 (1852)
BADAJOZ: Badajoz, altozanos en la salida para Olivenza, 2-V-1987, J. A. Devesa (UNEX 9224).
CÁCERES: Santa María de las Lomas, Loma de Enmedio, 19-VII-1988, J. A. Devesa & P. Gómez (UNEX 9223).

24. *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., Agrost. 91: 160 (1812) subsp. *cespitosa*
SALAMANCA: Sanctis Spiritus, 27-V-1977, E. Rico (SALA 14392).
25. *Deschampsia cespitosa* subsp. *gredensis* Vivant, Bull. Soc. Bot. France 125: 318 (1978)
ÁVILA: Sierra de Gredos, alto de los Colgadizos, 2-VII-1927, Lacaita (MA 144898).
CÁCERES: Tornavacas, portilla de Jarandilla, 27-VII-1985, E. Rico & X. Giráldez (SALA 44376).
26. *Deschampsia cespitosa* subsp. *hispanica* Vivant, Bull. Soc. Bot. France 125: 318 (1978)
ÁVILA: Cepeda de la Mora, base de La Serrota, 6-VII-1988, S. Rivas Goday (MAF 92269).
SALAMANCA: Palacios del Arzobispo, 27-VII-1978, J. Sánchez (SALA 19013 & 19014).
27. *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., Bull. Sci. Acad. Imp. Sci. Pétersb. 1: 66 (1836)
CÁCERES: puerto de Tornavacas, pico Calvitero, 19-VII-1988, J. A. Devesa & P. Gómez (UNEX 9220).
28. *Phleum bertolonii* DC., Cat. Pl. Horti Monsp.: 132 (1813)
BADAJOZ: Alconera, Sierra de Alconera, 12-VI-1987, F. Vázquez (UNEX 9219). Cantagallo, Enramada del Bajoncillo, 27-V-1988, J. P. Carrasco & T. Ruiz (UNEX 9218).
29. *Phleum phleoides* (L.) Karsten, Deutsche Fl.: 374 (1881)
CÁCERES: Santa María de las Lomas, 24-VI-1983, T. Ruiz (SALAF 5600).

Aceptado para publicación: 28-IX-1990