

# SINOPSIS DE LA SECCIÓN *CABRERA* DEL GÉNERO NEOTROPICAL *AXONOPUS* (POACEAE, PANICOIDEAE, PANICEAE)<sup>1</sup>

por

Diego Giraldo-Cañas<sup>2</sup>

## Resumen

**Giraldo-Cañas, D.:** Sinopsis de la sección *Cabrera* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **25**(95): 207-223, 2001. ISSN 0370-3908.

Se presenta un estudio taxonómico de las especies de la sección *Cabrera* del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Se analizan diversos aspectos relativos a la clasificación, nomenclatura y afinidades genéricas y se presenta un resumen de la historia nomenclatural del género. Se presentan las claves para reconocer las 4 secciones del género y las especies de la sección *Cabrera*, así como también las descripciones de las especies, su sinonimia, su distribución geográfica y se comentan algunas observaciones morfológicas y ecológicas. Asimismo, se presentan microfotografías al microscopio electrónico de barrido (MEB) de los antecios superiores. La sección *Cabrera* se caracteriza por presentar el raquis densamente piloso, siendo los pelos tiesos, de base tuberculada (papilosos), dorados, a menudo fasciculados debajo de las espículas; sus espículas son glabras o con pelos simples esparcidos y su antecio superior es glabro, castaño y lustroso. Sus especies se distribuyen por todo el Neotrópico, siendo más abundantes en las sabanas de tierras bajas de Colombia, Brasil y Venezuela. Como resultado de este estudio, se redujo el número de especies de la sección a 2 de las 10 aceptadas anteriormente. Se registra por primera vez el fenómeno de proliferación vegetativa (falsa viviparfa) en una especie de origen tropical (*Axonopus aureus*).

**Palabras clave:** *Axonopus*, Flora Neotropical, Paniceae, Poaceae, Taxonomía de gramíneas tropicales, Proliferación vegetativa.

<sup>1</sup> Este trabajo hace parte de la revisión del género *Axonopus*, investigación adelantada como tesis doctoral en la Universidad Nacional de La Plata (Buenos Aires, Argentina).

<sup>2</sup> Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, D. C., Colombia. Correo electrónico: giraldoc@ciencias.unal.edu.co

### Abstract

A taxonomic study of the species of the sect. *Cabrera* of the genus *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) is presented. The aspects related to the classification, nomenclature, and generic affinities, as well as the summary of the nomenclature history about the genus *Axonopus* are discussed. Keys to recognize the 4 sections of the genus *Axonopus*, and species of the sect. *Cabrera* are given, as well as description of the species, synonymy, geographical distribution, and morphological and ecological observations. Besides, scanning electron microscope microphotographs (SEM) of the upper anthoecia are presented. The sect. *Cabrera* is characterized by its rachis densely hairy, the hairs stiff, papillose, golden, often fascicled below the spikelets; their spikelets are glabrous or sparsely hairy, and its upper anthecium is glabrous, dark brown and shiny. The species of the sect. *Cabrera* are widely distributed in the Neotropics, although they are more frequent in the savannas of lowlands of Colombia, Brazil, and Venezuela. As result of this study, the species of sect. *Cabrera* were reduced from 10 to 2 species. The phenomenon of vegetative proliferation (false vivipary) is recorded for the first time for a species of tropical origin (*Axonopus aureus*).

**Key words:** *Axonopus*, Neotropical Flora, Paniceae, Poaceae, Taxonomy of tropical grasses, Vegetative proliferation.

### Introducción

*Axonopus* P. Beauv. pertenece, dentro de la familia Poaceae, a la tribu Paniceae de la subfamilia Panicoideae. *Axonopus* reúne cerca de 65 especies, distribuidas principalmente en el norte de Suramérica (Giraldo-Cañas, 1999a, 1999b, 2000a, 2000b). El género *Axonopus* incluye hierbas perennes o raras veces anuales, cespitosas, bajas a muy robustas, a veces rastreras, estoloníferas o rizomatosas, de hojas tiernas a muy duras y se distingue de otros miembros de la tribu Paniceae por presentar espículas solitarias en posición inversa, es decir, con el lema fértil en posición abaxial respecto al raquis y por carecer de gluma inferior (Giraldo-Cañas, 1999b).

El presente aporte pretende contribuir al conocimiento de la rica flora agrostológica neotropical y en especial, al esclarecimiento de las especies dudosas o críticas del género *Axonopus*. Además, el género *Axonopus* presenta una delimitación específica pobre, la cual requiere ser estudiada a una escala continental más que regional (Judziewicz, 1991). En la última revisión del género *Axonopus* (Black, 1963), se aceptaban para la sección *Cabrera* (Lag.) Chase 10 especies y con la presente revisión se proponen varias sinonimias, quedando la sección reducida a 2 especies: *A. aureus* P. Beauv. y *A. chrysolepharis* (Lag.) Chase.

### Materiales y métodos

Las técnicas utilizadas corresponden a las empleadas clásicamente en taxonomía vegetal. Se consultaron colecciones de diversos herbarios, tales como AAU, AS, B,

BA, BAA, BAF, BRG, CEN, CEPEC, COAH, COL, CORD, CTES, F, FMB, G, HPUJ, HUA, IAN, IBGE, KEW, LIL, LP, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MO, NY, P, R, RB, SI, SP, TOL, U, US y VEN, abreviados de acuerdo con Holmgren *et al.* (1990). Fueron consultadas las descripciones originales y las fotos de los tipos de la totalidad de los taxones citados, estudiándose además los tipos de la mayoría de ellos. La descripción del género está basada en el estudio de la gran mayoría de las especies conocidas para el género. La definición de antecio superior está basada en McClure & Soderstrom, (1972) y Zuloaga & Soderstrom (1985). Por su parte, la terminología de las estructuras morfológicas planas y tridimensionales está basada en Font Quer (1993) y la terminología sexológica de las plantas está basada en Cocucci (1980). Las observaciones de los antecios superiores al microscopio electrónico de barrido (MEB), se hicieron siguiendo la metodología expuesta por Giraldo-Cañas (1998, 1999a, 2000a).

### Historia del género

La mayoría de los géneros de la tribu Paniceae tratados actualmente como válidos, fueron considerados en el siglo XIX como parte de unos pocos y grandes géneros, tales como *Panicum* L. y *Paspalum* L. por Trinius (1820, 1826), Kunth (1829), Nees (1829), Steudel (1855), Döll (1877) y Hackel (1887). Muchas de las especies hoy consideradas como entidades del género *Axonopus* fueron originalmente descritas bajo *Paspalum* principalmente y, en segunda medida, bajo *Panicum*, a pesar de que a comienzos de dicho siglo, P. de Beauvois (Ess. Agrost. 1812: 12) fundara el género *Axonopus*, sobre la base de 4 especies, todas ellas originalmente descritas en *Milium* L. (M.

### Abstract

A taxonomic study of the species of the sect. *Cabrera* of the genus *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) is presented. The aspects related to the classification, nomenclature, and generic affinities, as well as the summary of the nomenclature history about the genus *Axonopus* are discussed. Keys to recognize the 4 sections of the genus *Axonopus*, and species of the sect. *Cabrera* are given, as well as description of the species, synonymy, geographical distribution, and morphological and ecological observations. Besides, scanning electron microscope microphotographs (SEM) of the upper anthoecia are presented. The sect. *Cabrera* is characterized by its rachis densely hairy, the hairs stiff, papillose, golden, often fascicled below the spikelets; their spikelets are glabrous or sparsely hairy, and its upper anthecium is glabrous, dark brown and shiny. The species of the sect. *Cabrera* are widely distributed in the Neotropics, although they are more frequent in the savannas of lowlands of Colombia, Brazil, and Venezuela. As result of this study, the species of sect. *Cabrera* were reduced from 10 to 2 species. The phenomenon of vegetative proliferation (false vivipary) is recorded for the first time for a species of tropical origin (*Axonopus aureus*).

**Key words:** *Axonopus*, Neotropical Flora, Paniceae, Poaceae, Taxonomy of tropical grasses, Vegetative proliferation.

### Introducción

*Axonopus* P. Beauv. pertenece, dentro de la familia Poaceae, a la tribu Paniceae de la subfamilia Panicoideae. *Axonopus* reúne cerca de 65 especies, distribuidas principalmente en el norte de Suramérica (**Giraldo-Cañas**, 1999a, 1999b, 2000a, 2000b). El género *Axonopus* incluye hierbas perennes o raras veces anuales, cespitosas, bajas a muy robustas, a veces rastreras, estoloníferas o rizomatosas, de hojas tiernas a muy duras y se distingue de otros miembros de la tribu Paniceae por presentar espículas solitarias en posición inversa, es decir, con el lema fértil en posición abaxial respecto al raquis y por carecer de gluma inferior (**Giraldo-Cañas**, 1999b).

El presente aporte pretende contribuir al conocimiento de la rica flora agrostológica neotropical y en especial, al esclarecimiento de las especies dudosas o críticas del género *Axonopus*. Además, el género *Axonopus* presenta una delimitación específica pobre, la cual requiere ser estudiada a una escala continental más que regional (**Judziwicz**, 1991). En la última revisión del género *Axonopus* (**Black**, 1963), se aceptaban para la sección *Cabrera* (Lag.) Chase 10 especies y con la presente revisión se proponen varias sinonimias, quedando la sección reducida a 2 especies: *A. aureus* P. Beauv. y *A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase.

### Materiales y métodos

Las técnicas utilizadas corresponden a las empleadas clásicamente en taxonomía vegetal. Se consultaron colecciones de diversos herbarios, tales como AAU, AS, B,

BA, BAA, BAF, BRG, CEN, CEPEC, COAH, COL, CORD, CTES, F, FMB, G, HPUJ, HUA, IAN, IBGE, KEW, LIL, LP, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MO, NY, P, R, RB, SI, SP, TOL, U, US y VEN, abreviados de acuerdo con **Holmgren et al.** (1990). Fueron consultadas las descripciones originales y las fotos de los tipos de la totalidad de los taxones citados, estudiándose además los tipos de la mayoría de ellos. La descripción del género está basada en el estudio de la gran mayoría de las especies conocidas para el género. La definición de antecio superior está basada en **McClure & Soderstrom**, (1972) y **Zuloaga & Soderstrom** (1985). Por su parte, la terminología de las estructuras morfológicas planas y tridimensionales está basada en **Font Quer** (1993) y la terminología sexológica de las plantas está basada en **Cocucci** (1980). Las observaciones de los antecios superiores al microscopio electrónico de barrido (MEB), se hicieron siguiendo la metodología expuesta por **Giraldo-Cañas** (1998, 1999a, 2000a).

### Historia del género

La mayoría de los géneros de la tribu Paniceae tratados actualmente como válidos, fueron considerados en el siglo XIX como parte de unos pocos y grandes géneros, tales como *Panicum* L. y *Paspalum* L. por **Trinius** (1820, 1826), **Kunth** (1829), **Nees** (1829), **Steudel** (1855), **Döll** (1877) y **Hackel** (1887). Muchas de las especies hoy consideradas como entidades del género *Axonopus* fueron originalmente descritas bajo *Paspalum* principalmente y, en segunda medida, bajo *Panicum*, a pesar de que a comienzos de dicho siglo, **P. de Beauvois** (Ess. Agrost. 1812: 12) fundara el género *Axonopus*, sobre la base de 4 especies, todas ellas originalmente descritas en *Milium* L. (*M.*

perior tiene un callo subcircular y presenta desarticulación primaria en la base del antecio superior (**Morrone & Zuloaga, 1992**). *Urochloa*, por su parte, posee un antecio superior transversalmente rugoso, de ápice recurvo, crestado o aristulado y su base tiene un callo triangular y un espolón, y al igual que *Brachiaria*, *Urochloa* presenta gluma inferior (**Morrone & Zuloaga, 1992, 1993**). *Echinochloa* difiere de *Axonopus* por tener la gluma superior y el lema inferior comúnmente aristados, antecio superior liso, abierto a la madurez, con el lema diferenciado en su ápice en una zona verdosa y la pálea superior por poseer el ápice reflexo (**Zuloaga et al., 1994**).

Según **Chase (1911)**, *Echinolaena* Desv., *Mesosetum* Steud., *Leucophrys* Rendle, *Eriochloa*, *Brachiaria* y según **Pilger (citado por Black, 1963)** *Yvesia* (género monotípico de Madagascar) y *Entolasia* (5 especies del paleotrópico y Australia) poseen espícula con posición inversa. Todos estos géneros, excepto los dos últimos, presentan gluma inferior, permitiendo así diferenciarlos de *Axonopus*. En *Yvesia* el raquis de la inflorescencia es filiforme y el lema fértil -que es agudo- se prolonga en un mucrón apical, características que le son exclusivas. *Louisiella* (género monotípico de África tropical) y *Eriochloa* por su parte, poseen la gluma inferior diminuta, hialina y con frecuencia enervia y tienen las glumelas medianamente endurecidas. En *Louisiella* la cariopsis tiene hilo lineal casi tan largo como el grano y las flores poseen 3 ó 4 estambres. En *Entolasia* y *Eriochloa*, el hilo es punctiforme y el microsporofiloceo es siempre trímero, distinguiéndose *Eriochloa* con facilidad por la presencia de un callo anular en la base de la espícula. También *Reimarochloa* lleva glumelas poco endurecidas, pero se separa de los géneros mencionados por una serie de caracteres derivados, tales como la ausencia de ambas glumas, la reducción de las piezas del microsporofiloceo (que es dímero), la soldadura basal de los estilos y el antecio superior abierto en el ápice (**Watson & Dallwitz, 1992**).

Ahora bien, *Centrochloa*, *Spheneria* Kuhl. (géneros monotípicos de hábitats abiertos de Brasil, los cuales también carecen de gluma inferior) y *Axonopus* son, por su parte, géneros muy relacionados, pero *Centrochloa* se diferencia por las modificaciones de su gluma superior, la cual se extiende debajo del callo como una larga espuela cónica. En cuanto a *Spheneria*, su espícula es abaxial y su pálea superior es biaquillada, mientras que *Axonopus* y *Centrochloa* poseen espículas adaxiales y sus páleas superiores son enteras (**Watson & Dallwitz, 1992**).

En *Thrasya*, las espículas muestran gluma inferior, la cual es diminuta y escumiforme, aunque raramente puede estar bien desarrollada o no estar presente. En este gé-

nero la inflorescencia se halla muy modificada y las espículas, que en realidad son apareadas, aparentan ser solitarias, pues el pedicelo de la espícula primaria está adnato con el raquis (**Burman, 1987; Pinto-Nolla, 1999**). A raíz de tal soldadura, la posición de las espículas respecto del raquis varía, lo que determina que la gluma inferior sea adaxial o abaxial, según la espícula que se considere (**Chase, 1911; Burman, 1987**). Además, en *Thrasya* hay un solo racimo (muy raramente 2), cuyo raquis, muy aplanado, forma dos alas laterales que encubren y protegen a la única hilera de espículas (**Burman, 1987; Pinto-Nolla, 1999**).

Así pues, la ausencia de la gluma inferior y la posición invertida de la espícula, son los caracteres más contundentes para delimitar a *Axonopus* dentro de la subtribu Setariinae Dum. (véase **Clayton & Renvoize, 1986**). Por otra parte, **Black (1963)** ubica tentativamente a *Axonopus* como género cercano a *Paspalum*, sobre la base de su distribución geográfica y sus similitudes en las características de la inflorescencia y de la espícula.

#### Distribución geográfica y ecológica

*Axonopus* es un género nativo de los trópicos y subtropicos de América, con algunos representantes introducidos al Viejo Mundo. Su distribución en el continente americano está comprendida desde el sur de los Estados Unidos de América hasta la provincia de Buenos Aires (Argentina) e Isla de Pascua (Chile) y las islas del Caribe. Reúne cerca de 65 especies, distribuidas principalmente en el norte de Sudamérica. Sus especies crecen principalmente por debajo de los 1000 m, aunque en la Guayana venezolana el género alcanza los 2400 m (**Giraldo-Cañas, 2000c**), mientras que *A. compressus* y *A. scoparius* (Flüggé) Kuhl., dos especies ruderales, alcanzan los 2800-3000 m en la región andina de Colombia y por su parte, *A. siccus* (Nees) Kuhl. y *A. elegantulus* (J. Presl) Hitchc. alcanzan los 2800 m (Argentina y Bolivia) y los 3400 m (Perú), respectivamente. Éstas constituyen importantes elementos en los campos y cerrados de Brasil (**Black, 1963; Filgueiras, 1999**), en las sabanas, en los llanos (**Ramia, 1993**), en algunas formaciones vegetales de los escudos Guayanés y Brasileño y en zonas degradadas y bordes de bosque, alcanzando su máximo grado de diversidad en el centro-este de Brasil, área que constituye para **Black (1963)** el posible centro de origen del género.

En hábitats naturales, las especies de *Axonopus* se presentan en suelos arcillosos, pedregosos o de arenas blancas (inclusive en pequeñas grietas de rocas expuestas), ácidos o básicos, secos, o húmedos a pantanosos. Éstas son codominantes en las sabanas de *Trachypogon* spp.

(Poaceae: Andropogoneae) de Suramérica. Las especies de *Axonopus*, aunque principalmente distribuidas en hábitats abiertos, muestran una tolerancia a las condiciones de sombra, principalmente las especies *A. compressus*, *A. furcatus* (Flüggé) Hitchc. y *A. scoparius* (observaciones personales). Por su parte, las especies de la sección *Cabrera* se distribuyen por todo el Neotrópico (desde el sur de México hasta Bolivia, Paraguay y sur de Brasil y el Caribe), siendo más abundantes en las sabanas de tierras bajas de Colombia, Brasil y Venezuela.

### Importancia económica del género

Unas pocas especies han sido reconocidas de interés práctico, principalmente para céspedes en jardines y campos deportivos, siendo las más propagadas *A. compressus* y *A. fissifolius* (Raddi) Kuhl. Otras especies son consideradas forrajeras naturales de mediano valor, como por ejemplo *A. compressus*, *A. fissifolius*, *A. furcatus*, *A. purpusii* (Mez) Chase, *A. scoparius* y *A. suffultus* (Mikan ex Trin.) Parodi. Aunque su capacidad de rendimiento es baja, mejora con una fertilización y humedad adecuadas. Dentro de éstas, *A. scoparius* es, quizás, la más importante económicamente, tanto en Centroamérica como en el norte de Suramérica, principalmente en la región andina, ya que se le cultiva como pastura fresca. Por otra parte, en varios ejemplares de herbario se menciona un uso medicinal (diurético) de esta última especie. Estas especies también pueden ser usadas para prevenir la erosión del suelo en áreas tropicales y subtropicales. Según Filgueiras (1995), *A. aureus* y *A. chrysolepharis* son buenas forrajeras, mientras que *A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhl. presenta un valor medio como forrajera. En Brasil son empleadas dos especies, *A. aureus* y *A. brasiliensis*, como ornamentales y se les denomina "siemprevivas" (Giulietti et al., 1996). De lo anterior se desprende que falta mucha más investigación para identificar más especies como nuevas posibles forrajeras o formadoras de césped e inclusive como plantas ornamentales.

### Tratamiento taxonómico

*Axonopus* P. Beauv., Ess. Agrost.: 12. 1812.

*Cabrera* Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816.

*Anastrophus* Schlecht., Bot. Zeitschr. 8: 681. 1850.

*Lappagopsis* Steud., Syn. Pl. Glum. 1: 112. 1854.

Plantas herbáceas, gráciles a más comúnmente robustas, perennes, raramente anuales, cespitosas, estoloníferas o rizomatosas. Culmos erectos o geniculados a decum-

bentes, simples o ramificados. Hojas basales, caulinares a equitantes. Vainas comprimidas o no, redondas o aquilladas, glabras, hispidas o vilosas. Lígulas cortamente membranáceas, ciliadas. Láminas lineares, linear-lanceoladas, lanceoladas a filiformes, raramente subuladas o ensiformes, aplanadas o plegadas a involutas, glabras a pilosas, entonces los pelos de base tuberculada. Inflorescencias 1-2 (—4), terminales, ocasionalmente laterales, exsertas, raramente incluidas en el follaje [*A. triglochoides* (Mez) Dedecca] o en las vainas [en algunos ejemplares de *A. furcatus* (Flüggé) Hitchc.]; panículas simples a ocasionalmente ramificadas hacia su porción proximal, de varios a numerosos racimos delgados [muy raramente uno en algunos ejemplares de *A. fastigiatus* (Nees) Kuhl.], digitados o paniculados, los racimos persistentes en el eje de la inflorescencia al madurar; raquis de 0.3-0.7 (—1.5) mm de lat., triquetro, liso a más comúnmente escabriúsculo, glabro o piloso, entonces los pelos simples o de base tuberculada, el raquis fértil en toda su extensión (salvo en *A. chrysolepharis*), éste con una espícula fértil en su ápice (excepto en algunos ejemplares de *A. chrysolepharis*). Espículas bifloras (aunque unifloras en apariencia, dado que sólo contienen una flor perfecta, quedando el antecio inferior representado por el lema estéril), solitarias, muy raramente geminadas (en este caso, sólo se presentan espículas geminadas en una mínima cantidad en algunos racimos de unas pocas especies de la serie *Barbigeri* G. A. Black), bi-convexas, alternas, sobre 2 caras del raquis, traslapadas secuencialmente, subsésiles a cortamente pediceladas, elipsoides, ovoides, lanceoladas a raramente fusiformes o cuneado-obovadas, dorsiventralmente comprimidas, desarticulando por debajo de la gluma superior, glabras, puberulentas o adpreso pilosas, entonces los pelos simples a raramente de base tuberculada, con el dorso de la gluma y del lema superiores opuesto al raquis (posición abaxial). Gluma inferior ausente. Gluma superior y lema inferior tan largos como la espícula, subiguales, escariosos a membranáceos, similares, con 0-9 nervios. Antecio superior elipsoide a oblongoide, crustáceo a coriáceo, raramente blando [*A. caulescens* (Mez) Henr.], ligera a fuertemente papiloso, glabro o con un mechón de pelos hacia el ápice, pajizo a castaño o negruzco; flor superior perfecta; lodículas 2, de 0.2-0.5 mm de long., ovadas a oblongas, enteras a sublobadas o erosas, glabras; estambres 3 (uno en posición media, entre las lodículas, y 2 laterales), anteras dorsifijas, tecas adnatas y paralelas; megasporofiloceo tricarpelar; estilos 2, estigmas plumosos, purpúreos a cobrizos, raramente blancos. Cariopsis elipsoide a ovoide, dorsiventralmente comprimida; embrión 1/3-1/2 de la longitud de la cariopsis; hilo punctiforme a oblongo, sub-basal.

**Especie tipo:** *A. compressus* (Sw.) P. Beauv. (= *Milium compressum* Sw., Prod. Veg. Ind. Occ.: 24. 1788). Tipo: JAMAICA. *Shakespeare sin nro.* (holotipo S, isotipo BM).

**Etimología:** del griego *axon* = eje y *pous* = pie, probablemente en referencia al eje de las ramificaciones (Dedecca, 1956; Crins, 1991).

**Número cromosómico básico:**  $x = 10$ ;  $2n = 20, 40, 50, 60, 80, 98$  y  $100$ , con diferentes niveles de ploidez.

**Tipo fotosintético:** C4, kranz del subtipo anatómico MS (NADP-me).

### Clasificación infragenérica

Las especies incluidas en el género *Axonopus* poseen características que permiten reunir las en grupos bien definidos. En tal sentido, las especies están agrupadas en cuatro secciones (Giraldo-Cañas, 2000a): *Axonopus*, *Cabrera*, *Lappagopsis* y *Senescentia*. La sección *Axonopus*, la cual es la más homogénea y compleja, reúne alrededor de 55-60 especies, mientras que *Cabrera*, *Lappagopsis* y *Senescentia* abarcan 2, 3 y una especies, respectivamente. Los caracteres que delimitan a las secciones son:

- Sección *Axonopus*: raquis glabro, escabroso o escasamente piloso, los pelos nunca de base tuberculada; espículas glabras, pilosas o laxamente pubescentes, nunca con pelos de base tuberculada; antecio superior glabro o piloso sólo en su porción distal, pajizo a castaño oscuro. Las especies de esta sección están ampliamente distribuidas desde el sur de los Estados Unidos de América hasta la provincia de Buenos Aires (Argentina) y la isla de Pascua (Chile), con algunas especies introducidas a África, Australia, Hawai e Indonesia.
- Sección *Cabrera*: raquis densamente piloso, con pelos tiesos de base tuberculada, dorados, a menudo fasciculados debajo de las espículas y ocultándolas; espículas glabras o con pelos simples esparcidos; antecio superior glabro, castaño, lustroso. Las dos especies de la sección están ampliamente distribuidas en el neotrópico.
- Sección *Lappagopsis*: raquis y espículas cubiertas (o sólo espículas) con pelos tiesos de base tuberculada, nunca dorados; antecio superior piloso en su porción distal, castaño a negruzco. Esta sección es endémica de Bolivia, Brasil y Paraguay, y está conformada por sólo tres especies: *A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhl., *A. chaseae* G. A. Black y *A. herzogii* (Hack.) Hitchc.

Sección *Senescentia*: raquis piloso, con pelos de base tuberculada, blanquecinos o hialinos; espículas con pilosidad estriado-hirtela a híspidas longitudinalmente entre los espacios internervales, con pelos simples y cortos, raramente glabrescentes; antecio superior piloso en su porción distal, pajizo. Esta sección monotípica está distribuida en el norte de Suramérica: Orinoquia colombiana, territorio de Amapá (Pará, Brasil) y en la Guayana Francesa. Posiblemente se le encuentre también en Venezuela.

### Clave para separar las secciones del género *Axonopus*

1. Raquis piloso, entonces los pelos de base tuberculada.
2. Antecio superior castaño a negruzco.
3. Pelos del raquis dorados; espículas glabras o pilosas, entonces los pelos simples; antecio superior glabro  
sección *Cabrera*
- 3'. Pelos del raquis blancos; espículas pilosas, entonces los pelos de base tuberculada; antecio superior piloso en la porción distal  
sección *Lappagopsis*
- 2'. Antecio superior pajizo; pelos del raquis blanquecinos a hialinos  
sección *Senescentia*
- 1'. Raquis glabro, raramente piloso, entonces los pelos simples  
sección *Axonopus*

*Axonopus* sect. *Cabrera* (Lag.) Chase, Proc. Biol. Soc. Washington 24: 132. 1911.

*Cabrera* Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816.

*Paspalus* sect. *Axonopodes* Nees, Agrost. Bras. 78. 1829.

*Panicum* subdiv. *Cabrera* Trin., Mem. Acad. St. Petersburg. 1834.

*Panicum* sect. *Cabrera* Trin., Syn. Plant. Glum. 1: 37. 1855.

*Paspalum* sect. *Cabrera* Döll, Fl. Bras. 2, pt. 2: 113. 1877.

*Axonopus* sensu Nash, N. Amer. Fl. 17: 164. 1912.

Plantas perennizantes; raquis densamente piloso, con pelos tiesos de base tuberculada, dorados, a menudo fasciculados debajo de las espículas y ocultándolas; espículas glabras o con pelos simples esparcidos; antecio superior glabro, castaño, lustroso.

**Especie tipo:** *A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase (= *Cabrera chrysoblepharis* Lag.)

Para ampliar la información morfológica, micromorfológica, tipológica y anatómica de las dos especies de la sección *Cabrera* véanse las contribuciones de **Giraldo-Cañas** (2000a, 2000b, 2001, en prensa).

**Clave para separar las especies de la sect. *Cabrera* del género *Axonopus***

1. Raquis de 0.4-0.6 mm de ancho, fértil en toda su extensión; espículas no hundidas dentro del raquis; pedicelos acetabuliformes; cariopsis obovada a elíptica; lígula de < 0.3 mm de long. *A. aureus*

1'. Raquis de 1-1.5 mm de ancho, con la porción distal estéril (sin espículas); espículas hundidas en cavidades cupuliformes dentro del raquis; pedicelos crateriformes; cariopsis ovada; lígula > 0.4 mm de long.

*A. chrysoblepharis*

## Descripción de las especies

1. *Axonopus aureus* P. Beauv., Ess. Agrost.: 12. 1812.

Neotipo (designado por Garófalo-Spalding en: **Judziewicz**, 1991: 88): GUAYANA FRANCESA: savanne Corossony, *G. Cremers* 9571 (US, isoneotipos INPA, MO, NY, U, VEN). Figs. 1A-C, 2A-D.

*Panicum pulchrum* Willd. ex Spreng., Syst. Veg. 1: 272. 1824.

*Paspalum chrysostachyum* Schrad. in Schult., Mant. 2: 176. 1824.

*Paspalum canescens* Nees in Trin. Gram. Panic. 2: 89. 1826.

*Paspalum pulchrum* Nees, Agrost. Brasil. 79. 1829.

*Paspalum ramosissimus* Nees, Agrost. Brasil. 80. 1829.

*Paspalum chrysocomum* Trin. ex Nees, Agrost. Brasil. 81. 1829.

*Paspalum exasperatum* Nees, Agrost. Brasil. 81. 1829.

*Panicum holochrysum* Trin., Mem. Acad. St. Petersb. VI, Sci. Nat. 3, pt. 2: (107) 195. 1935.

*Paspalum radiatum* Trin., Mem. Acad. St. Petersb. VI, Sci. Nat. 3, pt. 2: (107) 195. 1935.

*Panicum chrysostachyum* Trin., Mem. Acad. St. Petersb. VI, Sci. Nat. 3, pt. 2: (108) 196. 1835.

*Panicum chrysodactylon* Trin., Mem. Acad. St. Petersb. VI, Sci. Nat. 3, pt. 2: (109) 197. 1835.

*Panicum chrysites* Steud., Syn. Pl. Glum. 1: 38. 1853.

*Paspalum gnaphaloideum* C. Muell., Bot. Zeitung 19: 332. 1861.

*Paspalum pulchrum* var. *angustifolium* Döll. in Mart. Fl. Bras. 2, pt. 2: 116. 1877.

*Paspalum pulchrum* var. *planifolium* Döll. in Mart. Fl. Bras. 2, pt. 2: 116. 1877.

*Paspalum chrysites* Döll in Mart. Fl. Bras. 2, pt. 2: 117. 1877.

*Paspalum chrysodactylon* (Trin.) Döll in Mart. Fl. Bras. 2, pt. 2: 118. 1877.

*Paspalum chrysodactylon* var. *villosum* Döll in Mart. Fl. Bras. 2, pt. 2: 118. 1877.

*Paspalum chrysodactylon* var. *glabratum* (Trin.) Döll in Mart. Fl. Bras. 2, pt. 2: 118. 1877.

*Paspalum chrysodactylon* var. *psilachne* Döll in Mart. Fl. Bras. 2, pt. 2: 118. 1877.

*Paspalum carinato-vaginatatum* Mez, Fedde Rep. Spec. Nov. 15: 31. 1917.

*Axonopus chrysodactylus* (Trin.) Kuhl., Comm. Lin. Electr. Mato Grosso Amazonas 67, Anexo 5, Bot. pt. 11: 48. 1922.

*A. radiatus* (Trin.) Kuhl., Comm. Lin. Electr. Mato Grosso Amazonas 67, Anexo 5, Bot. pt. 11: 48. 1922.

*A. pulcher* (Nees) Kuhl., Comm. Lin. Electr. Mato Grosso Amazonas 67, Anexo 5, Bot. pt. 11: 88. 1922.

*A. chrysites* (Steud.) Kuhl., Comm. Lin. Electr. Estrat. Mato Grosso Amazonas 67, Anexo 5, Bot. pt. 11: 88. 1922.

*A. aureus* sensu Hitchc., Contr. U. S. Natl. Herb. 24: 431. 1927 (sensu Renvoize, 1998).

*A. aureus* sensu Hitchc., Grass. W. Ind. in U.S. Dept. Agr. Misc. Publ. 243: 188. 1936 (sensu Black, 1963).

*A. chrysostachyus* (Schrad. in Schult.) Pilger in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 14e: 54. 1940.

*A. canescens* (Nees) Pilger in Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 14e: 55. 1940.

*A. ramosissimus* (Nees) Pilger in Engl. & Prantl, Nat.

Pflanzenfam. ed. 2, 14e: 55. 1940.

*A. holochrysus* (Trin.) Henr., Blumea 4: 509. 1941.

*A. minutus* Luces, Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat. 80: 22. 1953.

*A. burchellii* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci 5: 165. 1963.

*A. canescens* var. *psilachne* (Döll) G.A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 167. 1963.

*A. exasperatus* (Nees) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 168. 1963.

*A. paucisetosus* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci 5: 170. 1963.

*A. sprucei* (Döll) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci 5: 173. 1963.

*A. sprucei* var. *glabratus* (Döll) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci 5: 173. 1963.

*A. carinato-vaginatus* (Mez) Scholz, Willdenowia 8 (1): 95. 1977.

*A. carinato-vaginatus* var. *sprucei* (G. A. Black) Scholz, Willdenowia 8 (1): 95. 1977.

*A. tenuis* Renv., Kew Bull. 39: 182. 1984.

Plantas perennizantes, cespitosas; catafilos numerosos, densos, coriáceos, lustrosos, con venación fuertemente impresa; hojas basales a más comúnmente caulinares, follaje laxo a medianamente denso. *Culmos* erguidos, simples o ramificados hacia los nudos intermedios, hasta de 0.8 m de alto; entrenudos 3-10, glabros, pajizos a dorados, lustrosos, lisos a levemente surcados, cilíndricos a comprimidos, raramente canaliculados, de 0.5-20 cm de long., siendo los entrenudos inferiores los más cortos; nudos castaño-oscuros a negruzcos, ocasionalmente castaño-claros, glabros. *Vainas* de 1-19 cm de long., rígidas, medianamente estriadas, lustrosas en la cara adaxial, sus márgenes coriáceos a membranáceos, glabras (ciliadas hacia la porción distal, los pelos blanquecinos, numerosos, flexuosos, de < 1.5 mm de long.) a tomentosas o velutinas. *Lígula* membranaceo-ciliada, ca. 0.2 mm de long., castaña a pajiza, los cilios blanquecinos, lustrosos, de ca. 0.2 mm de long. *Láminas* lanceoladas a lineares, de 1-31 cm de long. x 1-9 mm lat., planas a conduplicadas, lisas, estriadas a escabriúsculas, glabras a leve o mediana e irregularmente pubescentes (los pelos blanquecinos, de base tuberculada, adpresos a medianamente ascendentes), ciliadas hacia la región ligular (los pelos de base tuberculada, blanquecinos a hialinos, lustrosos, rígidos,

hasta de 5 mm de long.) a tomentosas o velutinas; nervios notorios y escabriúsculos; sus márgenes levemente dentados; el ápice agudo a corta o largamente acuminado. *Inflorescencias* 1-2, erectas, exsertas a largamente exsertas, terminales y axilares; pedúnculos capilares, glabros (pilosos sólo hacia la porción distal), lisos, cilíndricos a canaliculados, dorados a castaño-claros, lustrosos, de 16-38.5 cm de long.; pulvínulos pilosos; eje principal piloso, escabriúsculo, de 0-1.8 cm de long.; panículas laxas a medianamente densas, de 2.5-14 cm de long.; racimos 2-15 (-18), ascendentes, alternos, simples, muy raramente los racimos inferiores ramificados, subopuestos, cuando 2 entonces digitados, los inferiores de 2-14 cm de long., los superiores de 2.5-13 cm de long.; raquis de 0.4-0.6 mm lat., triquetro, escabriúsculo, ciliado, los pelos dorados, lustrosos, traslúcidos, de base tuberculada, rígidos, solitarios a más comúnmente fasciculados cerca a la inserción de la espícula, numerosos, hasta de 3.5 mm de long.; pedicelos acetabuliformes, ca. 0.2 mm de long. *Espículas* elípticas a ovadas, raramente cuneado-obovadas a fusiformes, de 1.1-1.9 (-2.2) mm de long. x 0.6-0.9 mm lat., glabras, glabrescentes o con varias filas de pelos entre los nervios, los pelos hasta de 0.7 mm de long., blanquecinos a cremas, lustrosos, orientados hacia la porción distal; el ápice obtuso. *Gluma superior* 2-3-nervia, los nervios tenues a moderadamente marcados, escariosa a membranácea, quebradiza, hialina, traslúcida, dorada a nacarada; *lema inferior* con 2-3 nervios, glumiforme. *Antecio superior* elíptico a ovado, tan largo como la espícula o ligeramente más corto o más largo que ella, glabro, finamente papiloso en toda su superficie, lustroso, castaño claro a oscuro, raramente negruzco, ocasionalmente las porciones basal y apical pajizas; lodículas 2, ca. 0.2 mm de long., oblongas, enteras, pajizas a doradas, lustrosas; anteras dorsifijas, purpúreas, de 0.6-1.3 mm de long. x ca. 0.3 mm lat.; tecas adnatas y paralelas; filamentos hialinos, lustrosos; estilos cobrizos, purpúreos a pajizos; estigmas purpúreos a cobrizos. *Cariopsis* elíptica a obovada, de 0.9-1.4 mm de long. x ca. 0.7 mm lat., castaña a purpúrea.

**Número cromosómico**  $2n = 20$  (Davidse & Pohl, 1972; Pohl & Davidse, 1994).

**Distribución.** Desde el sur de México y las islas del Caribe hasta el sur de Bolivia y sur de Brasil.

**Hábitat.** Esta especie habita en las sabanas de tierras bajas y ocasionalmente se le encuentra a bajas y medias altitudes en la región Andina, en donde se ha registrado a 2100 m en la cordillera Oriental de Colombia en la región de Villa de Leyva y en las Yungas de Bolivia. Muy abundante en las sabanas de los Llanos de Colombia y Vene-

zuela, y en los campos y cerrados de Brasil, donde crece asociada con varias especies de *Trachypogon* (Poaceae: Andropogoneae), *Byrsonima* spp. (Malpighiaceae) y *Curatella americana* L. (Dilleniaceae). También se le encuentra en varias formaciones de los escudos Guayanés y Brasileño, en los bordes de bosques y carreteras y en zonas de vegetación secundaria baja y alterada.

**Rango altitudinal.** 50-2100 m.

**Observaciones.** *Axonopus aureus* es una especie muy variable, tanto en sus caracteres vegetativos como en sus estructuras reproductivas. Esta plasticidad fenotípica puede explicarse por su variabilidad genética, donde los extremos ambientales seleccionan unas u otras características, pues a esta especie se le encuentra tanto en sitios húmedos como secos, en suelos pobres o ricos en nutrientes y con diferentes texturas, y también muestra un rango altitudinal amplio. Dentro de estas características, la pubescencia de sus estructuras vegetativas o reproductivas podría modificar el balance energético de la planta, reduciría el intercambio de calor y la difusión del vapor de agua. Así, el polimorfismo exhibido por *A. aureus* aumentaría la capacidad de la especie para colonizar un mayor rango de ambientes. Otra de las características con alto grado de variación tiene que ver con las dimensiones de las plantas y de sus espículas, al igual que la forma del antecio superior. Esta especie puede presentar individuos anuales o perennes, lo que puede interpretarse como una importante estrategia de la especie para sobrevivir en un ambiente en particular.

En este estudio se ha preferido considerar a *A. aureus* como una entidad polimorfa, donde los extremos de variación, que anteriormente fueron interpretados como nuevos taxones, son asumidos como meras variantes locales, de ahí que se hayan propuesto varios sinónimos en la presente contribución. Esta decisión fue tomada con base en la creencia de que modificaciones de este tipo (fenotípicas), responden, antes que a verdaderas diferencias genotípicas, a factores ecológicos y/o climáticos. También el análisis de gran número de ejemplares resultó coadyutorio en tal sentido. Otra de las razones que sustenta la sinonimia propuesta es el estudio de las características de la ornamentación del antecio superior (Giraldo-Cañas, en prensa), las cuales exhiben una mínima variación, lo que impide que sean usadas con fines diagnósticos para reconocer especies. Además, la forma del antecio superior, la cual es muy variable en *A. aureus*, tampoco reviste importancia para separar especies (Fig. 2). Al respecto, Thomasson (1985) encontró, para varios géneros de gramíneas, que la forma del antecio no posee valor taxonómico para reconocer taxones.

Por otra parte, bajo un examen ligero, *A. aureus* podría ser confundida con *A. senescens* (Döll) Henr. de la sección *Senescentia* (Giraldo-Cañas, 2000a), pero difiere de esta especie principalmente por el color castaño de su antecio superior (pajizo en *A. senescens*), por el color dorado de los pelos del raquis (blanquecinos a hialinos en *A. senescens*) y por el antecio superior glabro (piloso en *A. senescens*). Estas especies pueden diferenciarse por la siguiente clave:

1. Raquis con pelos de base tuberculada dorados; antecio superior castaño oscuro, sin macropelos en el extremo distal, débilmente papiloso; lígula de < 0.3 mm de long.; gluma superior escariosa, 2-3-nervia *A. aureus*

1'. Raquis con pelos de base tuberculada blanquecinos a hialinos; antecio superior pajizo, con macropelos en el extremo distal, fuertemente papiloso; lígula de 0.7-1 mm de long.; gluma superior membranácea, 3-5-nervia *A. senescens*

Como dato curioso se registró el fenómeno de *proliferación vegetativa* en el ejemplar *S. Beck 18510* (LPB, SI) de Bolivia. Este fenómeno se ha asociado a algunas gramíneas de regiones templadas y ártico-alpinas, en donde éstas tienen un período corto de crecimiento (Giraldo-Cañas, datos inéditos). Así, dichas especies producen plántulas pequeñas en la espícula en vez de flósculos. Éstas son las llamadas *espículas prolíferas*. Las plántulas se desprenden de la inflorescencia y al caer al suelo enraizan y producen una nueva planta. Claro está que este fenómeno está asociado a algunas gramíneas perennes con una vida muy larga y una reproducción vegetativa muy vigorosa, las que producen muy pocas semillas viables. Otras géneros para los cuales se conoce la proliferación vegetativa son *Agrostis* L., *Deschampsia* P. Beauv., *Eragrostis* Wolf, *Festuca* L., *Oryza* L., *Phleum* L., *Poa* L., *Setaria* P. Beauv., *Sorghum* Moench y *Zea* L.

Este fenómeno de proliferación es a menudo confundido con viviparí, porque las plántulas (bulbillos) se desarrollan por encima de las glumas, pero en las espículas prolíferas realmente no hay germinación del embrión y aunque el proceso se localiza en las inflorescencias, no hay verdaderamente viviparí. La proliferación vegetativa puede ser debida a que muchas especies no poseen una efectiva capacidad de propagación vegetativa por medio de rizomas o estolones, o puede ser el resultado de teratología o de variación en los factores ambientales. Además, la proliferación puede sustituir a la reproducción sexual y sirve como otro método de reproducción vegetativa bajo ciertas condiciones ecológicas. La verdadera viviparí es rara entre las gramíneas y ha sido registrada en unos pocos

géneros: *Melocanna* Trin., *Melocalamus* Benth. y ocasionalmente en unas pocas especies no bambusoideas.

En el ejemplar mencionado (*Beck 18510*), las espículas de los racimos con proliferación vegetativa son largamente ovoides, de 3-3.8 mm long., con gluma superior y lema inferior de 4-7 nervios, cartáceos. Estas espículas (espículas prolíferas) no tienen antecio superior ni rudimentos de éste, originándose una plantita en cada una de estas espículas por encima de las brácteas. La proliferación vegetativa sólo se observó en las porciones medial a distal de los racimos "anormales". A su vez, las espículas de los racimos sin proliferación vegetativa (racimos "normales") son ovoide-elipsoides, de 1.3-1.4 mm long., con gluma superior y lema inferior escariosos a membranáceos, frágiles, con 2 nervios, con antecio superior desarrollado, éste castaño. Estas características son propias de la especie. Por otra parte, espículas normales y espículas prolíferas se encuentran en una misma panícula, aunque en racimos diferentes. Cabe destacar que el ejemplar estudiado es anual y de una zona tropical ubicada a 1400 m s.n.m. en Bolivia, a diferencia de los casos anteriores registrados, en los que la proliferación vegetativa se da en especies perennes y de regiones templadas y artico-alpinas. Así, este sería, según la amplia bibliografía consultada, el segundo caso de proliferación vegetativa en un género de Paniceae, junto con *Setaria* y el primer registro del fenómeno en una región tropical.

**Nombres vulgares.** Rabo de rapoza, capim perdiz, capim de cerrado, capim ourinho (Brasil), paja ciempiés (Colombia), cola de burro, paja peluda, paja que canta, pata de pava (Venezuela).

**Nombres indígenas.** Dendeha jujuva (lengua Sáliva, Casanare, Colombia), neuthu bosó (lengua Guahiba, Casanare, Colombia), wana'ipun si'si'kon (lengua Panare, Bolívar, Venezuela).

#### Material examinado:

**BELIZE. DISTRITO TOLEDO:** Monkey River in open pine ridge, 2 oct 1941, *P. Gentle 3681* (MO). Colonel English, Pine Ridge, Belize-Cayo road, 26 oct 1957, *P. Gentle 9418* (MEXU, MO).

**BOLIVIA. BENI:** en la zona de influencia del río Yacuma, al borde de la isla Espíritu, 200 m, 13 abr 1980, *S. Beck & S. Renvoize 3374* (SI). **LA PAZ:** prov. Franz Tamayo, Apolo 57 km hacia Charasani, pasando Correo, campamento Calabarea, 1400 m, 6 jun 1990, *S. Beck 18510* (LPB, SI). Iturrealde, en la pista de aterrizaje de Luisita, al O del río Beni, 28 feb 1984, *S. Beck & R. Haase*

9913 (SI), 10108 (MO, SI). San Carlos, Mapiri, 950 m, 17 feb 1927, *O. Buchtien 11* (MO). Nor Yungas, Coroico, sabana antropogénica, arriba del Calvario, 2100 m, 14 may 1989, *S. Beck 14964* (LPB, SI). Nor Yungas, Coroico unos pocos km hacia el S, Bel Jardín, 2100 m, 29 mar 1989, *S. Beck 17190* (LPB, SI). Sud Yungas, 1 km al O de Yanacachi, 2070 m, 29 may 1987, *R. Seidel 978* (SI). **SANTA CRUZ:** Lara, campos arenosos de Buena Vista, 450 m, 25 feb 1925, *J. Steinbach 6948* (MO). Ñuflo de Chávez, 8 km S of Concepción on road to Lomerio, 480 m, 14 feb 1985, *T. Killeen 860* (SI). Ñuflo de Chávez, Est. San Josesito, 8 km NW of Concepción, 500 m, 14 ene 1986, *T. Killeen 1603* (SI). Ñuflo de Chávez, Est. Viera, 2 km SE of Concepción, 480 m, 20 ene 1986, *T. Killeen 1629* (SI). Ñuflo de Chávez, Est. Los Cucis, 50 km NE of Concepción on road to San Ignacio, 370 m, 26 ene 1986, *T. Killeen 1668* (SI). Ñuflo de Chávez, Est. La Madres, curiche by from gate, 9 km N of Concepción, 500 m, 15 feb 1986, *T. Killeen 1804* (SI). Ñuflo de Chávez, serranía San Lorenzo, 10 km W of San Javier, 500 m, 17 abr 1986, *T. Killeen 1982* (SI).

**BRASIL. BAHIA:** Marau, Restinga, 6 oct 1965, *R. Belém 1859* (MO). Mun. Santa Cruz Cabralia, km 15 da estrada Santa Cruz Cabralia-Porto Seguro, 5 nov 1983, *R. Callejas, A. de Carvalho & L. Silva 1668* (MO, NY). 8 km SW of Mucugé, on road from Cascavel near fazenda Paraguacú, 1000 m, 6 feb 1974, *R. Harley 16071* (MO). Serra do Curral Feio; 16 km NW of Lagoinha on side road to Minas do Mimoso, 950-1000 m, 8 mar 1974, *R. Harley 17018* (MO). Mun. Mucuri, a 7 km al NW de Mucuri, 14 sep 1978, *S. Mori, L. Mattos Silva & T. dos Santos 10483* (MO). Mun. Camacari, Praia do Forte, 8 feb 1994, *F. Zuloaga, O. Morrone & J. Pensiero 4747* (SI). Mun. Mucugé, de Mucugé hacia Cascabel, 13 km al S de Mucugé, 960 m, 12 feb 1994, *F. Zuloaga, O. Morrone & J. Pensiero 4802* (IBGE, MO, SI). **DISTRITO FEDERAL:** Bacia do Rio Sao Bartolomeu, campo bajo, 23 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga 2117* (SI). Apa da Cafuringa, 29 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga 2256* (SI). Mun. Guarai, 10 km N of Guarai along Belém-Brasília highway (BR-153), 400 m, 26 feb 1980, *T. Plowman, G. Davidse, N. Rosa, C. Rosario & M. dos Santos 9151* (MO, NY). **GOIÁS:** 2-4 km by road N of Funil and the Rio Paraná, 600 m, 14 mar 1973, *W. Anderson 7027* (MO, NY). Between Viannapolis and Ponta Funda, 900-1000 m, 17 mar 1930, *A. Chase 11334* (MO). Mun. Sao Gabriel, campo limpo a margen da rodovia Brasília-Sao Gabriel, 19 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga 2032* (SI). Sao Gabriel, campo de Murundum, 20 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga 2045* (SI). Sao Joao de Alianca, campo limpo em encosta, 20 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga 2051* (SI). Mun. Alto Paraiso de Goiás; 7 km N de Alto Paraiso,

21 feb 1992, *T. Filgueiras & F. Zuloaga 2067* (SI). Rodovia BR-040, 35 km O de Cristalina, próximo ao rio Sao Bartolomeu, 7 feb 1994, *G. Hatschbach, M. Hatschbach & J. Silva 59903* (SI, dos pliegos). Mun. Tocantins, morro na entrada para Macedo Vehlo, lado esquerdo, 16 jun 1996, *F. Oliveira, R. Mendonça, R. Marquete & M. Fonseca 557* (IBGE, SI). **MARANHAO**: Mun. Imperatriz, 15 km S of Imperatriz along Belém-Brasília highway (BR-010), 290 m, 29 feb 1980, *T. Plowman, G. Davidse, N. Rosa, C. Rosario & M. dos Santos 9343* (MO, NY). Carolina to San Antonio de Balsas, 20-25 mar 1934, *J. Swallen 4053* (NY). **MINAS GERAIS**: ca. 4 km W of Campos Altos along highway 262 to Uberaba, 1160 m, 29 feb 1976, *G. Davidse & T. Ramamoorthy 10844* (MO). Rodovia de Cardenal Mota a Conceicao do Mato Dentro (BR-010), 17 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone 4585* (SI). Rodovia de Serro a Diamantina, 20 km después de Serro, 19 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone 4628* (SI). BR-259, km 506 entre Gouveia y P. Juscelino, 19 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone 4657* (SI). Rodovia de Barroso a Tiradentes (MG-265), 25 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone 4724* (SI). Tiradentes, en bajo, lugar inundado, 26 feb 1993, *F. Zuloaga & O. Morrone 4730* (SI). **PARÁ**: Alto Tapajós, rio Cururú, 10-15 km downstream from Missao Cururú, 130 m, 16 feb 1974, *W. Anderson 11018* (NY, SI). Ilha do Marajó, rio Canará, campos da fazenda Santa Rita, Retiro Pau-Grande, mar 1950, *R. Lima 49* (COL).

**COLOMBIA. AMAZONAS**: río Igará-Paraná (afluente del río Putumayo), corregimiento La Chorrera, 8 jul 1974, *C. Sastre 3592* (COL, P). Río Igará-Paraná (afluente del río Putumayo), corregimiento La Chorrera, Bella Vista, sur l'aéroport, 13 jul 1974, *C. Sastre 3617* (COL, P). **ANTIOQUIA**: Medellín, loma Pajarito, carretera hacia San Pedro, en borde de carretera, 1800-2000 m, 24 sep 1998, *A. Gil-Correa 176* (COL). Cordillera Central, mpio. Santo Domingo, vereda Piedras Gordas, carretera Barbosa-Cisneros a la altura de Pescadito 1, zona de potreros, en bordes de caminos veredales, 1400-1600 m, 4 ene 1997, *D. Giraldo-Cañas 2638* (COL, HUA, MO, SI). Mpio. San Rafael, morro Pan de Azúcar, 1100-1354 m, 14 oct 1981, *C. Orozco et al. 744* (COL). **BOYACÁ**: reserva del acueducto, Villa de Leyva, 2100 m, 4 jun 1984, *J. Wood 4428* (COL). **CASANARE**: El Yopal, al norte del hato Matapantano, sabana de *Trachypogon*, 11 jul 1963, *J. Blydenstein & C. Saravia 1319* (COL). Al sur de El Yopal, sabana de *Trachypogon*, 12 jul 1963, *J. Blydenstein & C. Saravia 1361* (COL). Margen derecha del río Casanare, caserío indígena Morichito, 100 m, 10 jul 1977, *G. Niño 102* (COL). Sobre los Llanos, Aguasclaras, 400 m, 9 jul 1063, *C. Saravia 2637, 2652, 2662, 2707-a* (COL). **CESAR**: hacienda Cucurucu, Poponte, 50 m, 9 jul 1985,

*J. Wood 4967* (COL). **GUAVIARE**: mpio. San José del Guaviare, inspección de La Fuga, sitio "Filo de Hambre", Colecciones realizadas en las sabanas Naturales de La Fuga (sometidas a ganadería extensiva), sabanas interrumpidas por manchones de bosque de diferente tamaño, denominados en la zona como "Matas de monte", 250 m, mar 1996, *D. Giraldo-Cañas & R. López 2591* (COAH). Mpio. San José del Guaviare, vegetación de gramíneas naturales en los alrededores de la comunidad indígena, 290 m, 12 ago 1989, *O. Marulanda & S. Márquez 1253* (HUA). **META**: sabana de San Juan de Arama, en parte baja de la terraza alta, 17 abr 1963, *J. Blydenstein 785* (COL). Hato Aguas Claras, sabana de *Paspalum pectinatum*, 9 may 1963, *J. Blydenstein 901* (COL). Hato La Florida, al este del río Manacacías, sabana de *Paspalum carinatum*, 6 jun 1963, *J. Blydenstein 1033* (COL). 7 km al este de Cumaral, al sur del río Guacavía, 10 sep 1963, *J. Blydenstein 1575, 1611* (COL). Mpio. La Macarena, área de la reserva La Macarena, 13 km O de La Macarena, vía a Conejos, sabanas del Refugio, en suelos arenosos, dominados por Poaceae y Cyperaceae, 415 m, 7 ago 1988, *R. Callejas & O. Marulanda 6888* (COAH, HUA). Carretera Bella Vista-Piñalito, 350 m, 11 ago 1972, *R. Echeverry & E. Jaramillo 2314* (COL). Mpio. San Juan de Arama, estación La Curia, reserva natural La Macarena, El Tablazo, ladera orientada al SW, 580 m, 23 sep 1987, *J. Estrada et al. 335* (COL). Boca de Monte, llanos de San Martín, open savannah, 17 ago 1950, *S. Galen & J. Idrobo 1437* (COL). Llanos Orientales, Puerto López, 390 m, 24 may 1940, *H. García 8464, 8482, 10015* (COL). Alto Minagua app. 4 km E of Puerto López, disturbed ground, 180 m, 9 jun 1995, *S. Laegaard & C. Mayorga 17470* (AAU, COL). Along road to Hacienda Rubiales E of Puerto Gaitán, ± undisturbed Llanos vegetation, 90 m, 18-19 jun 1995, *S. Laegaard & C. Mayorga 17576, 17581* (AAU, COL). Puerto López, los Llanos, 1 ago 1944, *E. Little & R. Little 8382* (COL). El Mico airstrip, last savanna before río Güéjar, 7 nov 1949, *W. Philipson et al. 1355* (COL). De Puerto Gaitán a Planadas, 1 km de la ruta principal, 280 m, 14 jun 1989, *F. Zuloaga 3979* (COL, SI). **NORTE DE SANTANDER**: cordillera Oriental, hoyo del río Tarra, cerro Gordo, lomas áridas, 1600-1700 m, 28 sep 1969, *J. Cuatrecasas & L. Rodríguez 27985* (COL). **SANTANDER**: near Salto de Duende, Mesa de Los Santos, 1600-1675 m, 21 jun 1953, *J. Langenheim 3076* (COL). La Laguna, carretera Lebrija-Pantano, 29 mar 1968, *J. Rivera L-140* (COL, MEDEL). **VICHADA**: mpio. Puerto Carreño, base aérea Terecay, 100 m, sep 1984, *G. Amat y E. Castillo 35* (COL). Territorio faunístico El Tuparro, entre los ríos Tomo y Tuparro, El Tapón, 18 may 1971, *J. Daniel A-16* (COL), 19 may 1971, *J. Daniel B-4* (COL). Alrededores del centro de investigaciones de Gaviotas, valle inferior del río Muco, 165 m, 11

jul 1979, *S. Salamanca AC-360* (COL). Alrededores del centro administrativo del territorio faunístico El Tuparro, entre los valles inferiores de los ríos Tuparrito y Tomo, 11 ago 1979, *S. Salamanca AC-433* (COL). Territorio faunístico El Tuparro, sabana inundable estacionalmente a lo largo de la carretera, 70 km al este del Tapón, 200 m, 17 may 1979, *P. Vincelli 1155* (COAH, FMB). Territorio faunístico El Tuparro bajo, along carretera 75 km, west of El centro administrativo, 150 m, 9 oct 1979, *P. Vincelli 1256* (COL, FMB).

**COSTA RICA. GUANACASTE:** savanna 7 km NW of Bagaces, 80 m, oct 1982, *L. Gómez 18600* (SI). Colinas al lado de la carretera Interamericana, frente a la entrada a la finca Wilson, Liberia, 31 oct 1985, *L. Gómez, G. Herrera & W. Murillo 23915* (MO, SI).

**HONDURAS. MORAZÁN:** Región de Las Mesas, 16 oct 1951, *J. Swallen 10798* (MEXU); 2 nov 1951, *J. Swallen 11257* (MEXU). El Paraiso, open pine forest along Danli Road, ca. 10 km E of El Zamorano, 830 m, 23 nov 1970, *R. Pohl 12524* (MO).

**MÉXICO. CHIAPAS:** Marsh just south of Bachajón. Mpio. Chilón, 900 m, 9 nov 1971, *D. Breedlove 22192* (MEXU). **TABASCO:** Mpio. Huimanguillo, 31 oct 1979, *C. Cowan 2585* (MEXU); 25 sep 1981, *M. Magaña 467* (MEXU). Sabana de Huimanguillo, km 11, camino a F. Rueda, 29 oct 1971, *D. Ricardes 254* (MEXU).

**NICARAGUA. ZELAYA:** Camino a Alamikamba, ca. 8 km al NO de Alamikamba; Llanos de Palmera; en bosque de pino, sin fecha, *A. Grijalva & F. Burgos 1596* (MO).

**PANAMÁ. COCLÉ:** Vicinity of El Valle, sin fecha, *P. Allen 2822* (MO). **HERRERA:** 10 km W of Las Minas on road to El Toro, roadside and cafetal, 200-600 m, 24 ene 1981, *K. Sytsma & W. D'Arcy 3214* (MO). **PANAMÁ:** isla Taboga, 0-350 m, 16 dic 1938, *P. Allen 1279* (MO). Prairie area 1/2 way to top of Cerro Campana, 10 sep 1970, *T. Croat 12174* (MO). Cerro Campana, on grassy slopes and hilltops south of radio tower, 1000 m, 9 nov 1978, *B. Hammel 5505* (COL, MO). Corozal, Canal Zone, 4 sep 1911, *A. Hitchcock 7987* (MO, US).

**PERÚ. SATIPO:** Gran Pajonal, Chequitavo, 1200 m, 27 mar 1984, *D. Smith 6515* (MO, SI).

**PUERTO RICO:** Between Río Piedras and Trujillo Alto, 9 dic 1913, *A. Chase 560* (MEXU, US). Road of Río Piedras to Trujillo Alto, sep 1913, *Hioram 838* (MEXU).

**SURINAM.** Prope Jodensavanne, in savannis arenosis, 8 jun 1957, *P. Heyligers 626* (COL).

**VENEZUELA. AMAZONAS:** Dpto. Atabapo, alrededores de Canaripó, a unos 20 km al E de la confluencia del río Ventuari con el Orinoco, 98 m, 31 may 1978, *O. Huber 1968* (MO, VEN). **ANZOÁTEGUI:** El Tigre, morichal con bañado ácido, 16 jul 1946, *A. Burkart 17238* (SI). Entre Pariaguán y Ciudad Bolívar, 16 jul 1946, *A. Burkart 17283* (SI). Soledad a Tigrecito, 18 jul 1946, *A. Burkart 17311* (SI). **ARAGUA:** 12 km S of Alto de Choroni along road to Maracay, 670 m, 14 nov 1971, *G. Davidse 3072* (MO). **BARINAS:** cerca de Ciudad Barinas, a 10 km de la carretera a Ciudad Bolívar, 9 nov 1955, *M. Ramia 1002* (VEN). **BOLÍVAR:** Distrito Cedeño, vicinity of Panare village of Corozal, 6 km from Maniapure toward Caicara, 90-400 m, 15 oct 1985, *B. Boom & M. Grillo 6374* (COL, MO, MYF, NY). Distrito Sifotes, sabanas del valle del río Karaurín alto; 12 km al SW del Tramen-tepui, 1050 m, 3 sep 1986, *O. Huber 11722* (SI, VEN). A 3 km al S del salto Kama, 1100 m, 13 ago 1989, *F. Zuloaga, M. Ramia, R. Ortiz & O. Huber 4421* (SI, VEN). A 9 km al N de Santa Elena de Uairen, 900 m, 14 ago 1989, *F. Zuloaga, M. Ramia, R. Ortiz & O. Huber 4436* (SI, VEN). **FALCÓN:** Sierra de San Luis, montaña de Paraguariba, 1300 m, 21 jul 1967, *J. Steyermark 99381* (COL, VEN). **GUÁRICO:** Estación Biológica de Los Llanos, ca. 10 km SE of Calabozo, 100 m, 4 nov 1973, *G. Davidse 3706* (MO); 7 ago 1989, *F. Zuloaga, M. Ramia & R. Ortiz 4359* (SI, VEN). **PORTUGUESA:** al N de Boconoito, 250 m, ago 1989, *F. Zuloaga, M. Ramia & R. Ortiz 4307* (SI, VEN).

**2. *Axonopus chrysolepharis*** (Lag.) Chase, Proc. Biol. Soc. Washington 24: 134. 1911.

= *Cabrera chrysolepharis* Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816.

Tipo: PANAMÁ. *Neé sin nro.* (holótipo MA). Figs. 1D-E, 2E-F.

*Paspalum excavatum* Nees in Trin., Gram. Panic. 2: 88. 1826.

*Paspalus inmersus* Nees, Agrost. Bras. 82. 1829.

*Paspalum appendiculatum* J. Presl, Rel. Haenk. 1: 211. 1830.

*Panicum immersum* (Nees) Trin. Mém. Acad. St. Petersb. VI, 3, pt. 2: 197. 1834.

*Panicum savannarum* Schlecht., Linnaea 26: 132. 1853.

*Panicum chrysolephare* Steud., Syn. Pl. Glum. 1: 38. 1854.

*Panicum immersum* var. *pilosum* Döll in Mart. Fl. Bras. 2, pt. 2: 114. 1877.

*Paspalum chrysoblephare* (Lag.) Döll in Mart. Fl. Bras. 2, pt. 2: 119. 1877.

*Axonopus appendiculatus* (J. Presl) Hitchc. & Chase, Contr. U. S. Nat. Herb. 18: 300. 1917.

*A. immersus* (Nees) Kuhl., Comm. Lin. Electr. Estrat. Mato Grosso Amazonas 67, Anexo 5, Bot. pt. 11: 87. 1922.

*A. excavatus* (Nees) Henr., Blumea 4: 509. 1941.

*A. aureus* var. *pilosus* (Döll) Henr., Blumea 4: 510. 1941.

Plantas perennizantes, cespitosas; hojas caulinares, follaje laxo. Culmos erguidos a decumbentes dependiendo de su longitud, simples o ramificados hacia los nudos inferiores, hasta de 1 m de long.; entrenudos 2-10, glabros, amarillos a castaños, lustrosos, lisos, cilíndricos, raramente canaliculados, de 2.5-10 cm de long., sien-

do los entrenudos inferiores los más cortos; nudos castaño-oscuros, glabros, o rala y laxamente pilosos (entonces los pelos pajizos y adpresos) a densamente pilosos (entonces los pelos dorados, hasta de 4 mm de long., perpendiculares a su base, la cual es tuberculada). Vainas de 4-10.8 cm de long., lisas a medianamente estriadas, glabras a hirsutas, los pelos de < 2 mm de long., de base tuberculada. Lígula membranaceo-ciliada, de 0.4-0.9 mm de long., castaña a pajiza, los cilios pajizos, de < 0.5 mm de long. Láminas lineares a linear-lanceoladas, de 2-14.5 cm de long. x 4-12 mm lat., planas, glabras, ciliadas a hirsutas, los pelos de base tuberculada, generalmente de < 1 mm de long., ocasionalmente hasta de 2 mm; nervios notorios, el nervio medio más grueso; el ápice agudo a corta o largamente

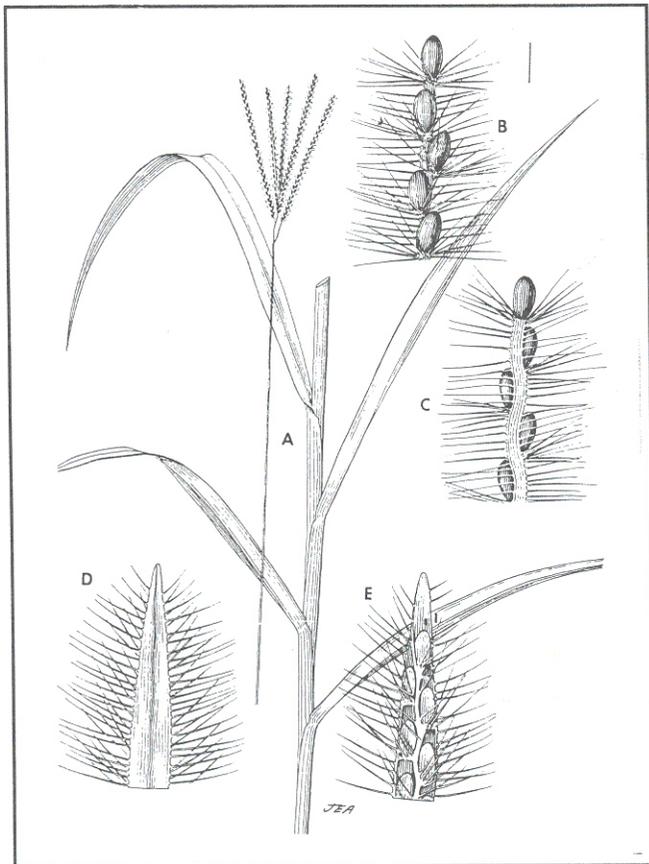


Fig. 1. A-C: *Axonopus aureus* P. Beauv. A, hábito; B y C, porción de un racimo; D y E: *Axonopus chrysoblepharis* (Lag.) Chase, porción de un racimo. Tomado de Judziewicz (1991).

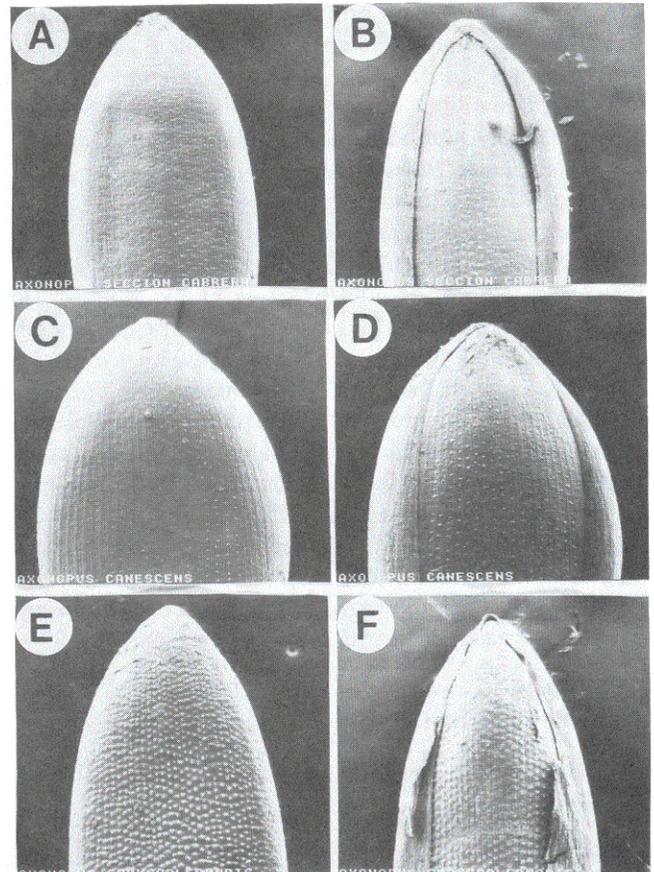


Fig. 2. Microfotografías al microscopio electrónico de barrido (MEB) de vistas generales del antecio superior de las especies de la sect. Cabrera del género *Axonopus*. A-D: *Axonopus aureus* P. Beauv.; E-F: *Axonopus chrysoblepharis* (Lag.) Chase. A, C y E vistas desde el lado del lema superior; B, D y F vistas desde el lado de la pálea superior. Ejemplares: A-B: O. Huber 11722 (SI, VEN), C-D: J. Langenheim 3076 (COL), E-F: J. Cuatrecasas 7649 (COL, US). Todas las microfotografías x 100 aumentos.

acuminado. *Inflorescencias* 1-2, erectas, exsertas, terminales y axilares; pedúnculos glabros, lisos, cilíndricos a angulosos, amarillos a dorados, de 8-29 cm de long.; pulvínulos pilosos, los pelos dorados o blanquecinos, no tuberculados, más delgados que los del raquis, de < 2 mm de long.; eje principal raramente piloso, escabriúsculo, anguloso, de 0-0.9 cm de long.; panículas laxas a densas, de 3.6-9 cm de long.; racimos 3-12, ascendentes, alternos, subopuestos a digitados, de ápice acuminado, terminando o no en una espícula, los inferiores de 3.4-7.1 cm de long., los superiores de 3.1-6.8 cm de long.; raquis triquetro, dorsiventral, escabriúsculo, ciliado, los pelos dorados, lustrosos, traslúcidos, de base tuberculada, rígidos, solitarios o fasciculados cerca a la inserción de la espícula, hasta de 3.5 mm de long.; el raquis con una cara aplanada de 1-1.5 mm de ancho, glabra, las restantes caras con 2 hileras de cavidades cupuliformes, donde se disponen las espículas. Pedicelos crateriformes, ca. 0.2 mm de long. *Espículas* ovadas a elipsoides, hundidas dentro del raquis, de 1.2-1.8 mm de long. x 0.6-0.7 mm lat., glabras a glabrescentes, de ápice obtuso a agudo. *Gluma superior* 2-nervia, los nervios tenues y próximos a los márgenes, escariosa a membranácea, quebradiza, hialina, traslúcida, pajiza, raramente purpúrea en los márgenes; *lema inferior* con 2-3 nervios, sus nervios más notorios que los de la gluma superior, los laterales no próximos a los márgenes, textura y color como en la gluma superior. *Antecio superior* ovoide a elipsoide, tan largo como la espícula o ligeramente más corto que ella, glabro, finamente papiloso en toda su superficie, lustroso, castaño a dorado, ocasionalmente pajizo o con la región distal pajiza; lodículas 2, ca. 0.2 mm de long., pajizas, lustrosas; anteras dorsifijas, purpúreas, de 0.7-1.3 mm de long. x ca. 0.3 mm lat.; tecas adnatas y paralelas; filamentos hialinos, lustrosos; estilos cobrizos, purpúreos a pajizos; estigmas purpúreos a cobrizos. *Cariopsis* ovada, ca. 1 mm de long., castaña.

**Número cromosómico**  $2n = 20$  (Davidse & Pohl, 1972; Pohl & Davidse, 1994).

**Distribución.** Desde el sur de México hasta el sur de Brasil y Paraguay.

**Hábitat.** *A. chrysolepharis* crece en diferentes tipos de sabana de tierras bajas; ocasionalmente se le encuentra a bajas y medianas alturas en la región andina. Aunque ampliamente distribuida, es una especie poco frecuente.

**Rango altitudinal.** 50-1600 m.

**Observaciones.** *A. chrysolepharis* es una especie fácilmente distinguible por la disposición de sus espículas

(las cuales están hundidas dentro del raquis, Fig. 1E) y por el ancho del raquis (Fig. 1D). Dentro de las especies de *Axonopus* estudiadas, ésta es la única que presenta diferencias marcadas entre la gluma superior y el lema inferior en cuanto al número de nervios y la posición e intensidad de éstos. Además, *A. chrysolepharis* es la única especie con cierto grado de variación en lo que respecta a la porción distal de sus racimos. En ésta los racimos presentan una prolongación estéril (Fig. 1E), donde se evidencian cicatrices de espículas o espículas reducidas a su gluma superior y lema inferior justo en la región terminal, mientras que en el resto del género los racimos son fértiles en toda su extensión y rematan en una espícula fértil (Giraldo-Cañas, 2000b). Por otra parte, esta especie es la que presenta el mayor número de autapomorfías dentro del género *Axonopus* (Giraldo-Cañas, datos inéditos), lo que reflejaría, según los planteamientos de Crisci & Berry (1990), una larga historia de divergencia del resto de las especies del género.

En lo que se refiere a las características del antecio superior, tanto *A. chrysolepharis* como *A. aureus* son muy parecidos, diferenciándose básicamente por la densidad de papilas (14-19 papilas/10.000  $\mu\text{m}^2$  en *A. aureus*, 18-22 papilas/10.000  $\mu\text{m}^2$  en *A. chrysolepharis*) y porque las papilas de *A. chrysolepharis* son un poco más grandes, dándole así un aspecto más rugoso a la superficie del antecio superior (véase la Fig. 2).

Esta especie, al igual que *A. aureus*, puede presentar individuos anuales o perennes, dependiendo de las condiciones ambientales en las que se desarrolla. Por lo tanto, la longevidad de una planta es una respuesta ecológica que no puede ser usada como característica diagnóstica para separar especies.

**Nombre indígena.** Kapi'i cerro ári (lengua Guaraní, Paraguay)

#### Material examinado:

**BOLIVIA. LA PAZ:** prov. Nor Yungas, Coripata 10 km hacia Arapata, 1500 m, 16 abr 1992, *S. Beck 21085* (LPB, SI). **BENI:** estación biológica de Beni, 40 km al E de San Bonja, 200 m, 15 abr 1991, *T. Killeen 2818* (LPB, MO, SI). **SANTA CRUZ:** Ñuflo de Chávez, Ascención de Guarayos, 26 abr 1977, *A. Krapovickas & A. Schinini 31746* (CTES, SI). Ñuflo de Chávez, Est. Las Madres, 15 km N of Concepción, 500 m, 6 may 1985, *T. Killeen 894* (SI). Ñuflo de Chávez, Est. Salta, 10 km S of Concepción, 500 m, 15 abr 1986, *T. Killeen 1957* (SI), 14 abr 1987, *T. Killeen 2456* (SI). Ñuflo de Chávez, 20 km SW of San Javier on road to San Ramón, 450 m, 18 abr 1986, *T.*

*Killeen* 1992 (MO). Ñuflo de Chávez, 3 km SW of Concepción on road around reservoir, 500 m, 10 may 1986, *T. Killeen* 2011-A (SI).

**BRASIL. BAHIA:** Cerrado ca. 5 km W of Cocos, near limestone boulders, 530 m, 17 mar 1972, *W. Anderson, M. Stieber & J. Kirkbride* 37125 (MO, NY). **GOIÁS:** fazenda Buraçao, ca. 35 km (by road) N of Goianésia, 19 abr 1988, *R. Brooks, R. Reeves, A. Baker, J. Rizzo & H. Dias Ferreira* BRASPEX-127 (MO, NY, SI). Mun. Niquelândia, estrada após a fazenda Traíras, ca. 3 km tercera ponte, 13 may 1996, *F. Oliveira, R. Mendonça, R. Marquete & M. Fonseca* 527 (IBGE, SI). Mun. Niquelândia; ca. 40 km em direção a CODEMIN, primera entrada antes do posto, na placa Rosariana, 15 may 1996, *F. Oliveira, R. Mendonça, R. Marquete & M. Fonseca* 539 (IBGE, SI). **MATO GROSSO:** Aquidauana, 181 m, 26 feb 1930, *A. Chase* 11053 (MO). **MINAS GERAIS:** Rio Pandeiros, ca. 52 km by road W of Januária near road to serra das Araras, in sandy cerrado, 520 m, 21 abr 1973, *W. Anderson* 9342 (COL, NY). Corinto; fazenda do Diamante; base of Serra do Angico; scrubby, open woods in dry, red clay, 600 m, 15 abr 1931, *Y. Mexia* 5623 (MO). **PARANÁ:** Capao Bonito, 790 m, 19 mar 1915, *P. Dusén* 16838 (SI).

**COLOMBIA. CUNDINAMARCA:** Quetame, 1500 m, dic 1853, *J. Triana* 761 (COL). **GUAVIARE:** San José del Guaviare, sabana, 240 m, 11 nov 1939, *J. Cuatrecasas* 7649 (COL, US). Mpio. San José del Guaviare, inspección de La Fuga, sitio "Filo de Hambre", colecciones realizadas en las sabanas naturales de La Fuga (sometidas a ganadería extensiva), sabanas interrumpidas por manchones de bosque de diferente tamaño, denominados en la zona como "matasdemonte", 200 m, feb 1997, *D. Giraldo-Cañas & R. López* 2641 (COAH). **MAGDALENA:** Santa Marta, 300 m, años 1898-1901, *H. Smith* 2138 (COL, MO, US). **META:** Llanos Orientales, 15 km al este de San Martín, al sur de Caño Camoa, 11 sep 1963, *J. Blydenstein* 1646 (COL). Hacienda San Cayetano, carretera Villavicencio-Puerto López, terrazas aluviales bajas, 13 sep 1963, *J. Blydenstein* 1707 (COL). Los Llanos, río Meta, Matabubosa, 29 oct 1938, *J. Cuatrecasas & H. García* 4260 (COL). Llanos de San Martín, La Serranía, hoya del río Ariari, sabanas onduladas sometidas a quemas, en los alrededores de la laguna Aguasucia, piso arenoso con abundantes guijarros de arenisca (Formación Roraima), 300-400 m, 12 sep 1958, *R. Jaramillo et al.* 1054 (COL). Mpio. Puerto Gaitán, entre Carimagua y el Porvenir, en sabana alta, ago 1985, *B. Rivera* 4 (COL). Boca de monte, llanos de San Martín, open savannah, wooded along stream-bottoms, 300 m, 17 ago 1950, *S. Smith & J. Idrobo*

1417 (COL, US). Reserva Biológica de La Macarena, río Guayabero, 4 km al SO del Refugio, 350 m, 26-28 oct 1976, *R. Starr* 81 (COL). **VALLE DEL CAUCA:** entre Loboguerrero y Yumbo, 1000-1100 m, 14 nov 1962, *C. Saravia* 1630 (COL). **VICHADA:** 31 km W of Las Gaviotas, along road to Puerto Gaitán, open treeless *Trachypogon vestitus* savanna, 210 m, 30 dic 1973, *G. Davidse & F. Llanos* 5370 (COL, MO). SIN LOCALIDAD: año 1862, *M. Lindig* 1078 (COL, P).

**COSTA RICA. PUNTARENAS:** Along CIA above Río Grande de Térraba, 20 km SE of Buenos Aires intersection, dry hilly savanna, 350 m, 16 dic 1978, *R. Pohl & M. Gabel* 13729 (MO).

**GUATEMALA. ZACAPA:** 13 km E of El Lobo, 220 m, 9 feb 1970, *W. Harmon & A. Fuentes* 1852 (MO).

**PANAMÁ. PANAMÁ:** Savannah covered slopes; hills northeast of Hacienda La Joya, 50-300 m, 9 dic 1934, *C. Dodge, A. Hunter, J. Steyermark & P. Allen* 16892 (MO). Ancón Hill, Canal Zone; open grassy slope, 26 dic 1923, *P. Standley* 25199 (MO, US). 7 milles S of Campana. Rocky hillside bordering mangrove, 3-30 m, 12 dic 1966, *S. McDaniel* 8324 (MO). **VERAGUAS:** Roadside and brushy pasture along Quebrada El Nance at the Santiago-Santa Fe road bridge, 11 km S of Santa Fe, 220 m, 13 nov 1973, *M. Nee* 8156 (MO).

**PARAGUAY. AMAMBAY:** Sierra de Amambay, sin fecha exacta, años 1907-1908, *E. Hassler & T. Rojas* 10747 (BAA). **CONCEPCIÓN:** entre el río Apa y el río Aquidabán, 20 ago 1935, *K. Fiebrig* 5048 (BAA).

**VENEZUELA. AMAZONAS:** isla Carestia, Río Orinoco, ca. 5 km NW of Sanariapo, 50 m, 3 nov 1971, *G. Davidse* 2881 (MO). **ARAGUA:** al O de Ciudad Barinas, 3 dic 1969, *M. Ramia* 3505 (VEN). **COJEDES:** 21 km W of San Carlos, along highway 5, 17 nov 1971, *G. Davidse* 3142 (VEN). **LARA:** entre Cabudare y Sarare, 1 dic 1964, *M. Ramia* 2930 (MO). **TÁCHIRA:** Andrés Bello, Loma Blanca, 27 sep 1942, *F. Tamayo* 2283 (VEN). **SUCRE:** Guanta, Los Altos, ene 1942, *F. Tamayo* 2147 (VEN).

#### Agradecimientos

Quiero manifestar mi profundo agradecimiento al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia por todas las facilidades brindadas. A la Red Latinoamericana de Botánica (Chile) por la financiación inicial de los estudios del género *Axonopus* (Beca de Perfeccionamiento 96-P4). Al Instituto de Botánica Darwinion (Argentina) por brindarme todas las facilidades para lle-

var a cabo la revisión del género *Axonopus* y a todo su personal científico, técnico y administrativo por su valiosa colaboración. Al Ing. D. Rodríguez por su valiosa y grata colaboración con el microscopio electrónico de barrido. A las autoridades del Departamento de Posgrado de la Universidad Nacional de La Plata por toda la colaboración brindada. Al Jardín Botánico de Missouri (MO) y al Jardín Botánico de Nueva York (NY) por las becas otorgadas para visitar sus herbarios. A la Universidad Autónoma Metropolitana de México y a la Red Latinoamericana de Botánica por financiar el viaje y la estadía en el Herbario Nacional de México (MEXU). A todo el personal científico y técnico de los herbarios visitados por su amable colaboración (COAH, COL, HUA, JAUM, MEDEL, MEXU, MO, NY, SI y VEN). A los curadores de los demás herbarios por el envío de colecciones. También, quiero expresar mi eterno sentimiento de gratitud a los doctores F. Zuloaga, O. Morrone, L. Giussani, E. Linares, C. Parra Osorio, A. Vega, M. Múlgura, O. Rivera, A. Magallanes-Nessi, R. Guaglianone, A. Cialdella, R. López, S. Díaz Piedrahita, P. Pinto y J. Hunziker, por sus valiosos y permanentes aportes, enseñanzas, críticas, estímulos y enorme capacidad de entrega. A J. Uribe-M. (COL), M. T. Murillo (COL) y a S. Dressler (FR) por el obsequio de valiosa bibliografía. A las familias Picca-Losteau, Gialloredo-Pszczola, Rivero-Pérez y Giussani-Foscardo por la acogida y cariño que tuvieron para conmigo durante mi estadía en la Argentina y, a todos mis amigos por brindarme su alegría, entusiasmo, colaboración y por haber compartido gratos y enriquecedores momentos. Por último, a mi familia por su apoyo y estímulo constantes.

### Literatura citada

- Anton, A.** 1982. Estudio sobre la biología reproductiva de *Axonopus fissifolius* (Poaceae). Bol. Soc. Argent. Bot. **21** (1-4): 81-130.
- . 1986. Contribución al conocimiento de la anatomía foliar del género *Axonopus* (Poaceae). Darwiniana **27** (1-4): 157-168.
- Beauvois, P. de.** 1812. *Essai d'une nouvelle agrostographie ou nouveaux genres des graminees*. Imprimerie de fain, París.
- Black, G.** 1963. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). Advancing Frontiers Pl. Sci. **5**: 1-186.
- Burman, A.** 1987. The genus *Thrasya* H. B. K. (Gramineae). Acta Bot. Venezuelica **14** (4): 7-93.
- Butzin, F.** 1970. Die systematische Gliederung der Paniceae. Willdenowia **6** (1): 179-192.
- Chase, A.** 1911. Notes on genera of Paniceae, IV. Proc. Biol. Soc. Wash. **24**: 103-160.
- Clayton, W. & S. Renvoize.** 1986. Genera Graminum: Grasses of the world. Kew Bull., Additional series **13**: 1-389.
- Cocucci, A.** 1980. Precisiones sobre la terminología sexológica aplicada a angiospermas. Bol. Soc. Argent. Bot. **19** (1-2): 75-81.
- Crins, W.** 1991. The genera of Paniceae (Gramineae: Panicoideae) in the southeastern United States. J. Arnold Arbor. **1** (suppl. ser. 1): 171-312.
- Crisci, J. & P. Berry.** 1990. A phylogenetic reevaluation of the Old World species of *Fuchsia* (Onagraceae). Ann. Missouri Bot. Gard. **77** (3): 517-522.
- Da Costa, M. & L. Pace.** 1984. Anatomía foliar de *Axonopus compressus* (Sw.) Beauv. - Gramineae. Atas Soc. Bot. Brasil **2** (5): 37-44.
- Davidse, G. & R. Pohl.** 1972. Chromosome numbers and notes on some Central American grasses. Can. J. Bot. **50** (2): 273-283.
- Dedecca, D.** 1956. As espécies brasileiras do gênero *Axonopus* (Gramineae). Bragantia **15** (19): 251-296.
- Döll, J.** 1877. Tribe 3, Paniceae. En: C. Martius (ed.), Fl. Brasiliensis **2** (2): 33-342.
- Filgueiras, T.** 1995. *Flora dos estados de Goiás e Tocantins*, vol. 17 Gramineae (Poaceae). Coleção Rizzo, Goiania.
- . 1999. Grasses of the Brazilian Cerrado Region. En: *Abstracts XVI International Botanical Congress*: 424, Abstract Nro. 791. Saint Louis, Missouri.
- Font Quer, P.** 1993. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S. A., Barcelona.
- Giraldo-Cañas, D.** 1998. Nuevas especies de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Amazonia colombiana. Caldasia **20** (2): 87-92.
- . 1999a. Una nueva especie de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Guayana de Colombia y Venezuela. Caldasia **21** (2): 132-140.
- . 1999b. Nuevas citas de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) para Colombia. Hickenia **3** (14): 47-50.
- . 2000a. Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24** (91): 183-191.
- . 2000b. Estudios sobre la variación estructural de la sinfloroscencia en el género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae): tipología y tendencias evolutivas. Darwiniana **38** (3-4): 209-218.
- . 2000c. Una nueva especie de *Axonopus* (Poaceae: Paniceae) de la Guayana venezolana e inventario del género para Venezuela. Caldasia **22** (2): 237-243.
- . 2001. Estudios micromorfológicos y anatómicos en el género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). I. Epidermis foliar. Caldasia **23** (1): 119-133.
- . en prensa. Estudios micromorfológicos y anatómicos en el género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). II. Antecio superior. Caldasia.
- Giulietti, A., M. Wanderley, H. Longhi-Wagner, J. Pirani & L. Parra.** 1996. Estudos em "sempre-vivas": taxonomia com

- énfase nas espécies de Minas Gerais, Brasil. *Acta Bot. Brasileira* **10** (2): 329-377.
- Gledhill, D.** 1966. Cytotaxonomic revision of the *Axonopus compressus* complex. *Bol. Soc. Broteriana* **2** (40): 125-147.
- Hackel, E.** 1887. Gramineae. En: A. Engler & K. Prantl (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfam.* **2** (2): 1-97.
- Hickenbick, M., J. Valls, F. Salzano & M. Moraes.** 1975. Cytogenetic and evolutionary relationships in the genus *Axonopus* (Gramineae). *Cytologia* **40** (1): 185-204.
- Holmgren, P., N. Holmgren & L. Barnett.** 1990. *Index Herbariorum*. Part I: The Herbaria of the World. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Judziewicz, E.** 1991. Poaceae, fasc. 8, family 187. A. Gorts-van Rijn (ed.), *Flora of the Guianas*. Koeltz Scientific Books, Alemania.
- Kunth, C.** 1829. Révision des Graminées. En: F. Humboldt & A. Bonpland (eds.), *Voyage aux régions équinoxiales du Nouveau Continent, fait en 1799-1804, partie 6, Botanique, sección 6*. Librairie-Gide, París.
- McClure, F. & T. Soderstrom.** 1972. The agrostological term Anthecium. *Taxon* **21** (1): 153-154.
- Morrone, O. & F. Zuloaga.** 1992. Revisión de las especies sudamericanas de los géneros *Brachiaria* y *Urochloa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Darwiniana* **31** (1-4): 43-109.
- \_\_\_\_\_ & \_\_\_\_\_. 1993. Sinopsis del género *Urochloa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) para México y América Central. *Darwiniana* **32** (1-4): 59-75.
- Nees, C.** 1829. Agrostologia Brasiliensis, Gramineae. En: C. Martius (ed.), *Fl. Brasiliensis* **2** (1): 1-608.
- Pinto-Nolla, J.** 1999. El género *Thrasya* Kunth (Paniceae, Panicoideae, Gramineae) para Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **23** (suplemento especial): 107-118.
- Pohl, R. & G. Davidse.** 1994. *Axonopus*. En G. Davidse, M. Sousa & A. Chater (eds.), *Fl. Mesoamericana*, vol. 6: Alismataceae a Cyperaceae: 356-359. Univ. Nac. Autónoma de México-Missouri Bot. Gard.-The Natural History Museum, México, D. F.
- Ramia, M.** 1993. *Ecología de las sabanas del estado Cojedes: relaciones vegetación-suelo en sabanas secas*. Colección Cuadernos Flasa, serie Ciencia y Tecnología Nro. 4. Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas.
- Renvoize, S.** 1998. *Gramíneas de Bolivia*. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Rúgolo de Agrasar, Z.** 1974. Las especies del género *Digitaria* (Gramineae) de la Argentina. *Darwiniana* **19** (1): 65-166.
- Scholz, H.** 1977. Notizen zu einigen *Axonopus*-Arten (Gramineae-Paniceae) nach Berliner typenmaterial. *Willdenowia* **8** (1): 93-99.
- Steudel, E.** 1855. *Synopsis Plantarum Glumacearum, Parte 1: Synopsis Plantarum Graminearum*. J. Metzler Ed., Stuttgart.
- Thomasson, J.** 1985. Miocene fossil grasses: possible adaptation in reproductive bracts (lemma and palea). *Ann. Missouri Bot. Gard.* **72** (4): 843-851.
- Trinius, C.** 1820. *Fundamenta Agrostographiae Sive*. J. Heubner Ed., Viena.
- \_\_\_\_\_. 1826. *De Graminibus Paniceis: Dissertatio botanica altera*. Impensis Academiae Imperialis Scientiarum, St. Petersburg.
- Watson, L. & M. Dallwitz.** 1992. *The grass genera of the world*. CAB International, Wallingford.
- Wipff, J. & S. Hatch.** 1994. A systematic study of *Digitaria* sect. *Pennatae* (Poaceae: Paniceae) in the New World. *Syst. Bot.* **19**: 613-627.
- Zuloaga, F. & T. Soderstrom.** 1985. Classification of the outline species of New World *Panicum* (Poaceae: Paniceae). *Smithsonian Contr. Bot.* **59**: 1-63.
- \_\_\_\_\_, **O. Morrone, Z. Rúgolo de Agrasar, A. Anton, M. Arriaga & A. Cialdella.** 1994. Gramineae V. Pp. 1-327. En: R. Spichiger & L. Ramella (eds.), *Flora del Paraguay*. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève - Missouri Bot. Gard.