

UNA NUEVA SECCIÓN DEL GÉNERO *AXONOPUS* (POACEAE, PANICOIDEAE, PANICEAE)¹

por

Diego Giraldo-Cañas²

Resumen

Giraldo-Cañas, D.: Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24**(91): 183-191, 2000. ISSN 0370-3908.

Se describe una nueva sección para el género *Axonopus* P. Beauv. sobre la base de la especie *A. senescens* (Döll) Henr. Así, el género queda conformado por cuatro secciones: *Axonopus*, *Cabrera* (Lag.) Chase, *Lappagopsis* (Steud.) Chase y *Senescentia* D. Giraldo-Cañas. Se comentan las características micromorfológicas de su antecio superior sobre la base de microfotografías MEB. Sus relaciones morfológicas y anatómicas son discutidas. Se presentan claves para separar las secciones y las especies afines de *A. senescens*.

Palabras clave: *Axonopus*, Antecio superior, micromorfología de gramíneas, Poaceae, Paniceae, Taxonomía de gramíneas tropicales.

Abstract

A new section of the genus *Axonopus* P. Beauv. is described, based on *A. senescens* (Döll) Henr. Thus, the genus *Axonopus* has four sections: *Axonopus*, *Cabrera* (Lag.) Chase, *Lappagopsis* (Steud.) Chase y *Senescentia* D. Giraldo-Cañas. Based on SEM microphotographs, the micromorphological features of the upper anthercium are presented. Its morphological and anatomical relationships are discussed. Keys to the sections and the nearest species to *A. senescens* are provided.

Key words: *Axonopus*, Micromorphology of grasses, Poaceae, Paniceae, Taxonomy of tropical grasses, Upper anthercium.

¹ 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).

² Carrera 4a. Nro. 14-81, Apto. 3-305, Santafé de Bogotá, D. C., Colombia. Correo electrónico: d-giraldo-canas@usa.net

Introducción

Axonopus P. Beauv. es un género nativo de los trópicos y subtropicos de América, con algunos representantes introducidos en el Viejo Mundo. Reúne cerca de 75 especies (Giraldo-Cañas, 1999a, 1999b, 2000), distribuidas principalmente en el norte de Sudamérica (Black, 1963). Sus especies crecen principalmente por debajo de los 1000 m (aunque en la Guayana venezolana el género alcanza los 2400 m, mientras que *A. scoparius* (Flüggé) Kuhl., una especie ruderal, alcanza los 2800 m en la región andina de Colombia y Venezuela), constituyendo importantes elementos en las sabanas naturales, en las formaciones vegetales de los escudos Guayanés y Brasileño (Giraldo-Cañas, 1998, 1999a, 1999b) 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.

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. Algunos de los representantes de *Axonopus* pueden ser confundidos con miembros de *Paspalum* L. (ambos géneros son, en apariencia, muy similares, lo cual se revela en la gran cantidad de especies de *Axonopus* que fueron descritas o bien consideradas dentro de *Paspalum*) y de *Digitaria* Haller bajo un examen ligero, pero difiere de éstos, principalmente, en la posición de las espículas, las cuales presentan el dorso de la gluma superior y del lema superior opuesto al raquis (posición inversa), y de *Digitaria* en la presencia de espículas solitarias en cada nudo del raquis.

Entre las especies conocidas para el género *Axonopus*, hay una que no ha sido posible ubicar correctamente dentro de las secciones propuestas por Chase (1911): *A. senescens* (Döll) Henr. Esta especie presenta afinidades con las secciones *Cabrera* (Lag.) Chase y *Lappagopsis* (Steud.) Chase debido a que su raquis posee pelos con base tuberculada. Pero se diferencia de los miembros de esas secciones en la coloración del antecio superior, el cual es pajizo, mientras que en las secciones mencionadas es castaño.

Döll (1877) describió esta especie, bajo el género *Paspalum*, ubicándola en la sección *Cabrera* Döll de dicho género (*Paspalum* L. sect. *Cabrera* Döll = *Axonopus* P. Beauv. sect. *Cabrera* (Lag.) Chase). Por su parte,

Dedecca (1956) y **Chase & Niles** (1962, citados por **Garofalo**, 1988) ubicaron a *A. senescens* en la sección *Lappagopsis*, mientras que **Black** (1963) y **Anton** (1982) la ubicaron en la sección *Axonopus*, pero esta ubicación es dudosa y quizás sea una entidad intermedia entre ésta y la sección *Cabrera* (Giraldo-Cañas, 1999b), pues en la sección *Axonopus* el antecio superior generalmente es pajizo y el raquis es glabro o raras veces espaciadamente piloso, pero los pelos nunca son de base tuberculada. **Garofalo** (1988), sobre la base de la presencia de pelos blancos en vez de dorados en el raquis de *A. senescens*, argumenta que esta especie no pertenece a la sección *Cabrera* del género *Axonopus*.

Dado que los caracteres exhibidos por *A. senescens* poseen el mismo peso taxonómico que el de los caracteres empleados por **Chase** (1911) para delimitar las secciones del género por ella establecidas, se propone una cuarta sección para éste, monotípica hasta el momento, la cual se describe en esta contribución.

Materiales y métodos

Las muestras de los racimos, espículas y antecios superiores maduros para las observaciones con el microscopio electrónico de barrido (MEB), se obtuvieron de material seco de herbario. Éstas se sometieron a una limpieza previa a la metalización con xileno y ultrasonido por espacio de 15 minutos, esto con el fin de remover ceras e impurezas; luego se secaron a temperatura ambiente por espacio de 8 horas. Posteriormente, se metalizaron con una aleación de oro-paladio en un metalizador BAL-TEC, modelo SCD-050. Las observaciones se realizaron en un microscopio electrónico de barrido Zeiss DSM-940A, perteneciente al Instituto de Botánica Drawinon (Buenos Aires, Argentina).

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). Se sigue a **Ellis** (1979) para la terminología de las estructuras anatómicas, excepto en lo que tiene que ver con los microfilitos (cuerpos de sílice), siguiéndose en este caso a **Zucol** (1996, 1998) y para referirse en forma conjunta a los agujones y ganchos, se empleó el término *asperezas*, acuñado por **Aliscioni & Arriaga** (1998), puesto que la distinción entre estas dos estructuras es arbitraria (**Snow**, 1996). Además, **Metcalf** (1960) sugirió que los agujones son homólogos con los ganchos.

Resultados y discusión

Axonopus P. Beauv. sect. *Senescens* D. Giraldo-Cañas, sect. nov.

Gramen perenne, caespitosum; inflorescentiae terminales; racemi 4-10 (-13), adscendentes; rachi pilis papillosis, rigidis non aureis in marginibus; flosculus superus stramineus.

Species typica: *A. senescens* (Döll) Henr. (= *Paspalum senescens* Döll).

Plantas perennes, cespitosas; inflorescencias terminales; racimos 4-10 (-13), ascendentes; raquis piloso en los márgenes, con pelos tiesos de base tuberculada nunca dorados; espículas con pilosidad estriado-hirtela a hispídas longitudinalmente entre los espacios internervales, con pelos simples y cortos, raramente glabrescentes; antecio superior pajizo.

Axonopus senescens (Döll) Henr., *Blumea* 4 (3): 509. 1941 [*sphalm. canescens*]. *Blumea* 5 (3): 529. 1945.

= *Paspalum senescens* Döll, *Fl. Bras.* 2 (2): 119. 1877. TIPO: Guyana Francesa. *E. Leprieur sin nro.*, año 1838 (holótipo P, isótipos K, MO!).

Plantas perennes, cespitosas. *Cañas* hasta de 50 cm de long., erectas o ascendentes; entrenudos hasta de 22 cm de long., glabros, con aspecto brillante-aceitoso; nudos velutinos, de 3 mm de long.; follaje laxo; hojas equitantes o no, escasas. *Vainas* 7-25 cm long., con venación prominente, brillante-aceitosas, ciliadas, con pelos tuberculados de 0.5-3.0 mm de long., cara ventral glabra o con escasos pelos irregularmente distribuidos, cara dorsal glabra. *Lígula* de 0.7-1 mm de long., membranáceo-ciliada, con pelos tiesos; cuello piloso, con pelos de 1.5-5 mm de long. *Láminas* subuladas a lanceoladas, planas, de 1.6-22 cm de long. x 3-9 mm lat., el ápice agudo, cara ventral glabra o con escasos pelos de longitud variable irregularmente esparcidos, cara dorsal glabra, los márgenes escabriúsculos y ciliados, con pelos tuberculados de 1-3 mm de long.; nervio principal con indumento estrigoso laxo. *Inflorescencias* 2-3, terminales, exsertas; pedúnculos canaliculados, erectos, glabros, de 35-53 cm de long.; panojas laxas, de 12-16 cm de long.; eje principal glabro, estriado, escabriúsculo, de 0.2-2.1 cm de long.; pulvínulos pilosos; racimos 4-10 (-13), ascendentes, flexuosos, los inferiores de 8-15.5 cm de long., los superiores de 8.3-12 cm de long.; raquis triquetro, escabriúsculo en los márgenes, laxa a densamente piloso en los márgenes, con pelos de base tuberculada, blanquecinos o hialinos, tiesos, de 0.3-2.5 mm de long., los cuales son más numerosos y lar-

gos cerca de los pedicelos, ocasionalmente fasciculados; los pedicelos de 0.1-0.2 mm de long., escabriúsculos. *Espículas* ovoides a elipsoides, de 1.5-2.5 mm de long. x 0.9-1.1 mm lat., con pilosidad estriado-hirtela a hispídas longitudinalmente entre los espacios internervales, con pelos cortos y frágiles, raramente glabrescentes. *Gluma superior* membranácea, 3-5-nervia, nervios laterales prominentes, nervio medio tenue, los márgenes escabriúsculos, traslúcida, ocasionalmente con tintes purpúreos, tan larga como la espícula; *lema inferior* 3-5-nervia, glumiforme. *Antecio superior* ovoide, finamente papiloso en toda su superficie, ocasionalmente reticulado, pajizo, brillante, tan largo como la espícula o levemente más corto que ella, con un penacho apical de pelos cortitos laxos o sin el mismo; flor inferior neutra; flor superior perfecta; lodículas 2, de 0.2-0.3 mm de long., pajizas, hialinas, lustrosas; anteras 3, dorsifijas, de 1.3-1.6 mm de long. x 0.3-0.4 mm lat., purpúreas; filamentos de 0.7-0.8 mm de long., blanquecinos, lustrosos; tecas adnatas y paralelas; megasporofiloceo tricarpelar; estilos 2, estigmas plumosos, purpúreos. *Cariopsis* no vista.

Distribución y hábitat: esta especie se distribuye en el territorio de Amapá (Pará, Brasil), en la Guyana Francesa y en los Llanos Orientales de Colombia (Giraldo-Cañas, 1999b). *A. senescens* crece en diferentes tipos de sabanas de tierras bajas, dominadas principalmente por *Trachypogon* Nees, *Paspalum*, *Panicum* L., *Andropogon* L. y *Axonopus*. Esta especie es poco frecuente, dada la escasez de sus colecciones.

Material examinado: COLOMBIA. CASANARE (Boyacá): Llanos Orientales, al sur de El Yopal, en sabana de *Trachypogon*. 9-VII-1963, *J. Blydenstein & C. Saravia 1098* (COL). GUYANA FRANCESA. Campo de Pasoura. 21-X-1954, *G. Black & Kleim 54-17091* (COL). Cayenne, route de Rochambeau. 6-VII-1955, *J. Hoock 259* (COL, MO); 25-VII-1955, 260 (COL, MO); 28-II-1956, 262 (COL); 30-IV-1956, 264 (COL, MO); 15-II-1957, 266 (COL, MO). Cayenne, route de Rochambeau, km 17. 6-VII-1955, *J. Hoock sin nro.* (NY, P). Sin localidad, sin colector, sin fecha, registro COL Nro. 312280. Sin localidad y sin fecha, *Sagot 120* (P, R).

Observaciones

Espículas. Las espículas de *A. senescens*, al igual que las de todas las especies del género, son bifloras [aunque unifloras en apariencia, dado que sólo contienen una flor perfecta, quedando el antecio inferior (flor inferior neutra) representado por el lema estéril (lema inferior)] y responden al plan básico de las Paniceae (Clayton & Renvoize, 1986; Cialdella & Vega, 1996). Estas son solitarias, ovoides a

elipsoides, dorsiventralmente comprimidas, dispuestas en 2 hileras alternas en la porción inferior de un raquis triquetro (Fig. 1a), desarticulando por debajo de la gluma superior (Fig. 1b) y sin presentar extensión de la raquila. Aunque los racimos de la panoja rematan en una espícula fértil, la respectiva flor no es verdaderamente terminal, puesto que la presencia de la pálea superior define la condición lateral de la flor, ya que las páleas son homólogas a los profilos y éstos sólo se desarrollan en ramificaciones axilares y así, la flor no es verdaderamente terminal (Soreng & Davis, 1998; Giraldo-Cañas, 1999a). Así, la inflorescencia de esta especie es politélica truncada, pues carece de flor terminal (véanse Weberling, 1983; Mora-Osejo & González, 1995). Como se anotó anteriormente, las espículas de *A. senescens* son solitarias, carácter que pudo derivarse del truncamiento del eje primario de un paracladio corto de segundo orden, el cual, a su vez, habría perdido la espícula terminal (Giraldo-Cañas, 1999a, 2000). Por tal razón, las espículas de *A. senescens*, al igual que las de todas las especies del género son paracladios cortos laterales de segundo grado truncados (Giraldo-Cañas, 1999a, 2000).

Antecio superior. El lema superior posee las márgenes enrolladas sobre la pálea superior, cubriendo ca. 1/3 partes de ésta y encerrando el ápice de la misma (Fig. 1c). La superficie adaxial de el lema y pálea es lisa, brillante y nacarada. La epidermis abaxial del lema y pálea posee papilas, micropelos, macropelos y cuerpos de sílice. Las papilas son simples, altas, numerosas, de tamaño variable, con la porción apical plana a aguda; éstas se presentan sobre toda la superficie del antecio, organizadas en filas longitudinales (Figs. 1c, d), las cuales le imprimen el característico aspecto rugoso al antecio superior de esta especie. Los micropelos son muy escasos, éstos son bicelulares, fusiformes y se localizan principalmente hacia la porción apical de el lema y pálea superiores en dirección distal, distribuyéndose irregularmente. Sus células distal y basal son colapsadas, de paredes delgadas; la célula distal es de ápice ligeramente agudo a redondeado. Estos micropelos corresponden al tipo panicoide, donde la célula basal es más corta que la distal (Ellis, 1979; Shaw & Seims, 1981; Thompson & Estes, 1986; Snow, 1996). Los cuerpos de sílice son del tipo halteriforme de centro corto y final convexo, exfoliados, muy escasos y se concentran principalmente en la región distal del antecio superior. Los macropelos son unicelulares, simples y se localizan en el extremo distal del lema superior (Figs. 1c, d, e). Por su parte, las asperezas de los pedicelos son abundantes, imprimiéndole así el carácter escabriúsculo a éstos (Fig. 1f).

En la región proximal del lema superior se halla diferenciada la porción de germinación, lugar por donde

emerge la raíz embrionaria (véanse Rost & Simper, 1975; Johnston & Watson, 1981; Shaw & Smeins, 1981). La porción de germinación observada en *A. senescens* corresponde a la forma típica encontrada en las Paniceae (Rost & Simper, 1975; Johnston & Watson, 1981), siendo la línea de ruptura conspicua y semilunar. Por otra parte, el callo, que es la unión de la raquila con el antecio superior (Morrone & Zuloaga, 1992), es horizontal y de contorno circular.

Especies semejantes a *A. senescens*. Las espículas de *A. senescens* son muy similares a las de *A. purpusii* (Mez) Chase (sección *Axonopus*), pero ambas especies se diferencian básicamente por la presencia de pelos de base tuberculada en el raquis de *A. senescens*. Por otra parte, el antecio superior de *A. senescens* presenta papilas 3-4 veces más grandes (tanto en diámetro como en altura) que las encontradas en *A. purpusii*, además en esta última especie, los macropelos del penacho de su antecio superior son tiesos y cortos, mientras que los de *A. senescens* son flexuosos y largos (Giraldo-Cañas, 1997). Otra diferencia entre estas dos especies es que los macropelos del penacho en *A. senescens* se localizan sólo en la región distal del lema superior, mientras que en *A. purpusii* se observan tanto en el lema como en la pálea superiores, aunque en mayor cantidad en el lema (Giraldo-Cañas, 1997).

El antecio superior de *A. senescens* es muy similar al de *A. centralis* Chase de la sección *Axonopus* (Giraldo-Cañas, 1997). Sin embargo, las dos especies se pueden diferenciar por la siguiente clave:

1. Lígula de 0.7-1 mm de long.; raquis piloso, los pelos de base tuberculada; pedicelos de 0.1-0.2 mm de long.; espículas de 1.5-2.5 mm de long.; gluma superior 3-5-nervia; antecio superior tan largo o apenas ca. 0.2 mm más corto que la espícula
..... *A. senescens*
- 1'. Lígula de 0.2-0.4 mm de long.; raquis glabrescente a laxamente piloso, los pelos simples; pedicelos de 0.2-0.5 mm de long.; espículas de 2.8-4 mm de long.; gluma superior 2-3-nervia; antecio superior 0.7-1.5 mm más corto que la espícula
..... *A. centralis*

Por otra parte, bajo un examen ligero, *A. senescens* podría ser confundida con *A. aureus* de la sección *Cabrera* (Giraldo-Cañas, 1997), pero difiere de ésta, principalmente por el color pajizo de su antecio superior (castaño oscuro en *A. aureus*) y por el color blanquecino a hialino de los pelos del raquis (dorados en *A. aureus*). Estas especies pueden diferenciarse por la siguiente clave:

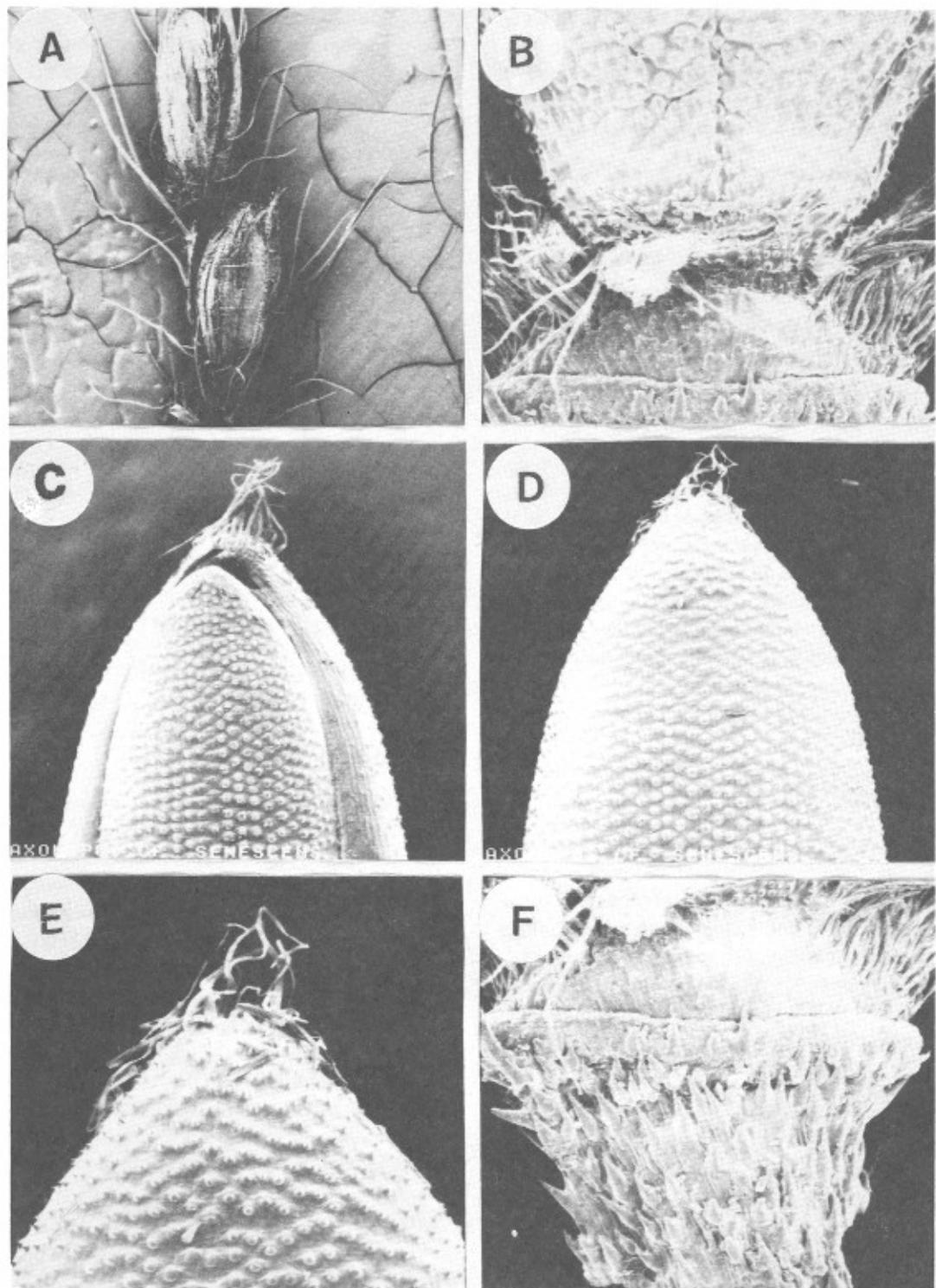


Figura 1. *Axonopus senescens* (Döll) Henr. **A.** Vista general de espículas y raquis piloso (x 25); **B.** Articulación pedicelo-espícula, gluma superior removida (x 200); **C.** Antecio superior visto del lado de la pálea superior (x 100); **D.** Antecio superior visto del lado del lema superior (x 100); **E.** Detalle del extremo distal del lema superior mostrando los macropelos unicelulares y la distribución de las papilas (x 200); **F.** Detalle del pedicelo y la articulación de éste y la espícula, mostrando las asperezas (x 200). Ejemplares: a: Guyana Francesa, *J. Hook* sin nro. (NY); b-f: Colombia, *J. Blydenstein & C. Saravia 1098* (COL).

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*
- 1'. Raquis con pelos de base tuberculada dorados; antecio superior castaño oscuro, sin macropelos en el extremo distal, débilmente papiloso; lígula de 0.2-0.4 mm de long.; gluma superior escariosa, 2-3-nervia *A. aureus*

Así pues, el género *Axonopus* queda conformado por cuatro secciones, las cuales están delimitadas por los siguientes caracteres (los tipos de espícula y pilosidad del raquis para las cuatro secciones del género se ilustran en las Figs. 2 y 3):

- Sección *Axonopus*: raquis glabro, escabroso o escasamente piloso, los pelos nunca de base tuberculada; espículas glabras, pilosas o laxamente pubescentes, nunca con pelos tiesos de base tuberculada; antecio superior 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. Esta sección es la más homogénea y compleja, reúne alrededor de 65-70 especies.
- 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 castaño, lustroso. Esta sección está comprendida por 4 especies, de las cuales *A. aureus* P. Beauv. y *A. chrysolepharis* (Lag.) Chase están ampliamente distribuidas en el neotrópico, mientras que *A. burchellii* G. A. Black y *A. holochrysus* (Trin.) Henr. son endémicas de Brasil.
- Sección *Lappagopsis*: raquis y espículas cubiertas (o sólo espículas) con pelos tiesos de base tuberculada, nunca dorados; antecio superior castaño. 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 hispídas longi-

tudinalmente entre los espacios internervales, con pelos simples y cortos, raramente glabrescentes; antecio superior pajizo. Esta sección monotípica está distribuida en el norte de Suramérica: Orinoquia colombiana, territorio de Amapá (Pará, Brasil) y en la Guyana 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.
 3. Pelos del raquis dorados; espículas glabras o pilosas, entonces los pelos simples sección *Cabrera*
 - 3'. Pelos del raquis blancos; espículas pilosas, entonces los pelos de base tuberculada 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*

Agradecimientos

Quiero manifestar mi profundo agradecimiento al Instituto de Botánica Darwinion (San Isidro, Buenos Aires, Argentina) por las permanentes facilidades brindadas para el desarrollo del estudio del género *Axonopus*. A la Red Latinoamérica de Botánica por la financiación inicial de los estudios del género *Axonopus* (beca de perfeccionamiento 96-P4). A F. Zuloaga y O. Morrone por su dirección de la tesis doctoral. A D. Rodríguez por su valiosa colaboración con el microscopio electrónico. A A. Vega y L. Giussani por su valiosa colaboración. A mi familia por su apoyo y estímulo constantes. A los curadores de los diferentes herbarios por las facilidades brindadas durante la visita a sus instalaciones (COL, COAH, HUA, JAUM, HPUJ, MEXU, MO, NY, SI y VEN) o por el envío de ejemplares.

Literatura citada

- Aliscioni, S. & M. Arriaga. 1998. Estudio histofoliar comparado de las especies de los grupos *Virgata* y *Quadrifaria* del género *Paspalum* L. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Candollea* 53 (2): 333-348.
- Anton, A. 1982. Las especies de *Axonopus* sección *Axonopus*: sinopsis morfológica y taxonómica. Tesis Doctoral, Univ. Nac. Córdoba, Argentina.

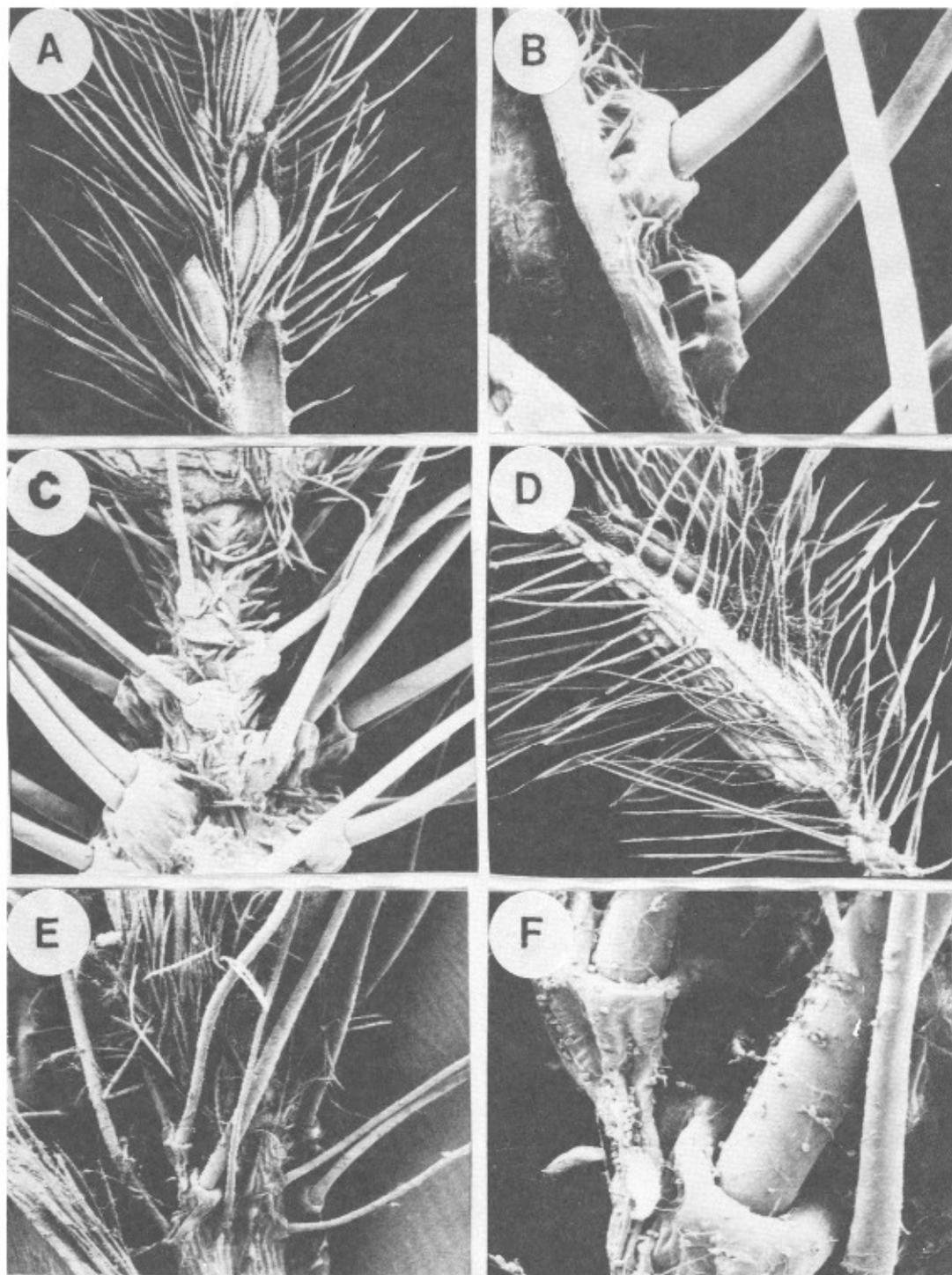


Figura 2. Tipos de espículas y pilosidad del raquis en el género *Axonopus* P. Beauv. **A.** Sección *Cabrera* (Lag.) Chase, *A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase (x 17); **B.** Detalle de los pelos de base tuberculada del raquis de *A. chrysoblepharis* (x 200); **C.** Sección *Lappagopsis* (Steud.) Chase, detalle de los pelos de base tuberculada del raquis de *A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhl. (x 100); **D.** Vista general de una espícula de *A. brasiliensis*, nótese los pelos de base tuberculada en la gluma superior (x 20); **E.** Sección *Senescensia* D. Giraldo-Cañas, vista de una porción del raquis, mostrando los pelos de base tuberculada de *A. senescens* (x 100); **F.** Detalle de la base de dos pelos de base tuberculada del raquis de *A. senescens* (x 500). Ejemplares: a-b: Venezuela, *G. Davidse* 2881 (MO); c-d: Bolivia, *T. Killeen* 2788 (SI); e-f: Guyana Francesa, *J. Hook* sin nro. (NY).

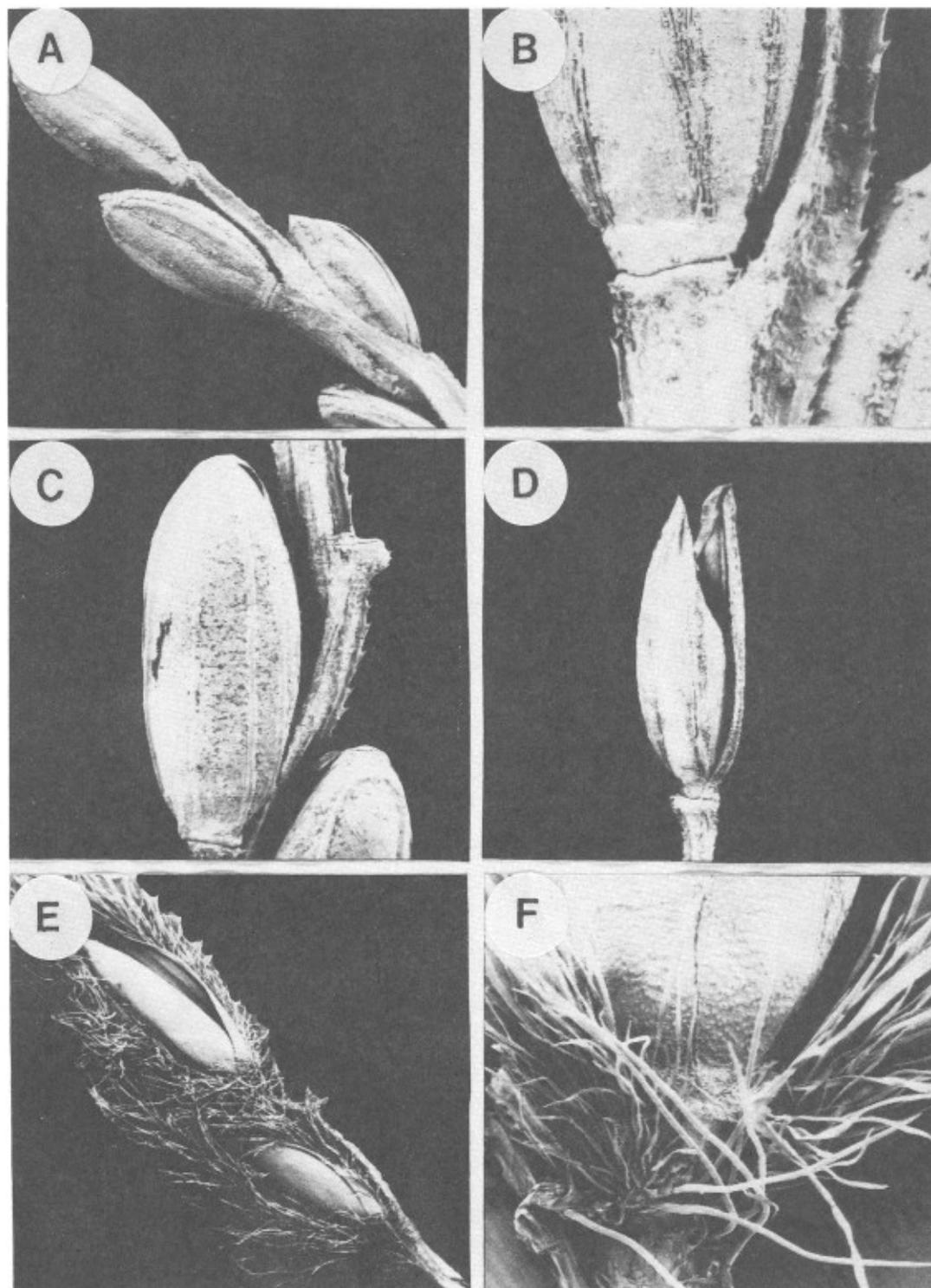


Figura 3. Tipos de espículas y pilosidad del raquis en la sección *Axonopus* del género *Axonopus* P. Beauv. **A.** Vista general de la porción distal de un racimo de *A. morronei* D. Giraldo-Cañas (x 30); **B.** Detalle del raquis de *A. morronei* (x 100); **C.** Detalle de una espícula y raquis de *A. magallanestiae* D. Giraldo-Cañas (x 35); **D.** Detalle de la espícula de *A. leptostachyus* (Flüggé) Hitchc. (x 25); **E.** *A. cf. marginatus* (Trin.) Chase (x 20); **F.** Detalle de los pelos simples del raquis de *A. cf. marginatus* (x 100). Ejemplares: a-b: Colombia, D. Giraldo-Cañas & R. López 2624 (SI); c: Venezuela, O. Huber 12995 (MO); d: Colombia, S. Laegaard & N. Mayorga 17467 (COL); e-f: Brasil, E. Santos 2157 (R).

- Black, G.** 1963. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). *Advancing Frontiers Plant Sciences* 5: 1-186.
- Chase, A.** 1911. Notes on genera of Paniceae. IV. Proceedings of the Biological Society of Washington 24: 103-160.
- Cialdella, A. & A. Vega.** 1996. Estudios sobre la variación estructural de las espículas en géneros de la tribu Paniceae (Poaceae). *Darwiniana* 34 (1-4): 173-182.
- Clayton, W. & S. Renvoize.** 1986. Genera Graminum grasses of the world. *Kew Bulletin, Additional Series* 13: 1-389.
- Cocucci, A.** 1980. Precisiones sobre la terminología sexológica aplicada a angiospermas. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 19 (1-2): 75-81.
- 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.
- Ellis, R.** 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12 (4): 641-671.
- Font Quer, P.** 1993. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S. A., Barcelona.
- Garofalo, B.** 1988. *Systematics of the genus Axonopus section Cabrera (Gramineae: Paniceae)*. Thesis of Master of Science, Iowa State University, Ames, Iowa (EE. UU.).
- Giraldo-Cañas, D.** 1997. Revisión de las especies colombianas de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Informe final de investigación, beca 96-P4, Red Latinoamericana de Botánica. Santiago, Chile.
- . 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.
- . 2000. Estudios sobre la variación estructural de las sinflorescencias del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): tipología y tendencias evolutivas. *Darwiniana* 38 (1-4): en prensa.
- Johnston, C. & L. Watson.** 1981. Germination flaps in grass lemmas. *Phytomorphology* 31: 78-85.
- McClure, F. & T. Soderstrom.** 1972. The agrostological term Anthecium. *Taxon* 21 (1): 153-154.
- Metcalf, C.** 1960. *Anatomy of monocotyledons. I. Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.
- Mora-Osejo, E. & F. González.** 1995. Tipología de las unidades de crecimiento y floración (UCF) y consideraciones sobre la evolución del género *Hypericum* en la cordillera Oriental de Colombia, pp. 377-395, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- 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.
- Rost, T. & D. Simper.** 1975. The germination lid: A characteristic of the lemma in the Paniceae. *Madroño* 23: 68-72.
- Shaw, R. & F. Seims.** 1981. Some anatomical and morphological characteristics of North American species of *Eriochloa* (Poaceae: Paniceae). *Botanical Gazette* 142 (4): 534-544.
- Snow, N.** 1996. The phylogenetic utility of lemmatal micromorphology in *Leptochloa* s.l. and related genera in subtribe Eleusininae (Poaceae, Chloridoideae, Eragrostidae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 83 (4): 504-529.
- Soreng, R. & J. Davis.** 1998. Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): Simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. *The Botanical Review* 64 (1): 1-85.
- Thompson, R. & J. Estes.** 1986. Anthecial and foliar micromorphology and foliar anatomy of *Brachiaria*. *American Journal of Botany* 73: 398-408.
- Weberling, F.** 1983. Fundamental features of modern inflorescence morphology. *Bothalia* 14 (3-4): 917-922.
- Zucol, A.** 1996. Microfitolitos de las Poaceae argentinas: I. Microfitolitos foliares de algunas especies del género *Stipa* (Stipeae: Arundinoideae) de la provincia de Entre Ríos. *Darwiniana* 34 (1-4): 151-172.
- . 1998. Microfitolitos de las Poaceae argentinas: II. Microfitolitos foliares de algunas especies del género *Panicum* (Poaceae, Paniceae) de la provincia de Entre Ríos. *Darwiniana* 36 (1-4): 29-50.
- Zuloaga, F. & T. Soderstrom.** 1985. Classification of the outline species of New World *Panicum* (Poaceae: Paniceae). *Smithsonian Contributions to Botany* (59): 1-63.